

Université de Montréal  
Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne

Le concept classique d'espèce clé de voûte et les éthiques écocentrées.  
*Pour une approche pragmatiste et féministe du rôle des valeurs dans les  
sciences de l'écologie*

*Par*  
Ely Mermans

Département de philosophie, Faculté des arts et des sciences,  
Université de Montréal

UFR de philosophie, Institut d'histoire et de philosophie des sciences et  
des techniques (IHPST) UMR 8590, Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne

Thèse présentée en vue de l'obtention du  
grade de docteur en philosophie

Septembre 2022

© Mermans, 2022



Université de Montréal, Département de philosophie, Faculté des arts et des sciences

UFR de philosophie, Institut d'histoire et de philosophie des sciences et des techniques (IHPST) UMR 8590, Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne

---

*Cette thèse intitulée*

*Le concept classique d'espèce clé de voûte et les éthiques écocentrées.  
Pour une approche pragmatiste et féministe du rôle des valeurs dans les sciences de l'écologie*

*Présentée par*

**Ely Mermans**

*A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes*

**Molly Kao**  
Présidente

**Frédéric Bouchard**  
Directeur de recherche

**Philippe Huneman**  
Directeur de recherche

**Virginie Maris**  
Membre du jury

**Matteo Mossio**  
Membre du jury

**Beatrix Beisner**  
Examinatrice externe

**Yasha Rohwer**  
Examineur externe



## Résumé

Cette thèse questionne la place des valeurs éthiques dans le débat scientifique autour du concept écologique d'espèce clé de voûte, à partir du lien qui unit la version classique, historique, de ce concept – tel que développé par l'écologue Robert T. Paine dans les années 1960/1970 – et les éthiques environnementales écocentrées/istes inspirées de l'éthique de la terre d'Aldo Leopold. Sur la base d'une conception pragmatiste et féministe du contenu et de l'usage des concepts dans les sciences de l'écologie et de la conservation, élaborée à partir des travaux d'Ingo Brigandt et d'Helen Longino, la thèse défendue est qu'il est à la fois requis et légitime de tenir compte de l'ensemble des croyances constitutives du concept d'espèce clé de voûte (épistémiques, plus-qu'épistémiques et non-épistémiques), ceci afin de juger du caractère *adéquat* et/ou *souhaitable* des changements opérés sur celui-ci par les communautés de recherche et/ou d'action qui en ont l'usage. Couplée à une analyse historique et philosophique du concept classique d'espèce clé de voûte, cette approche pragmatiste et féministe permet de rejeter certaines versions contemporaines du concept d'espèce clé de voûte et de soutenir la possible réhabilitation de sa version classique. Je soutiens que pareille réhabilitation exige, néanmoins, de clarifier le contexte d'usage de ce concept et les considérations éthiques et politiques qui touchent à la protection d'espèces animales non-humaines prédatrices et de certains milieux écologiques historiques – deux sources de tension entre philosophies animales et environnementales occidentales que la présente thèse contribue à résoudre.

**Mots-clés** : espèce clé de voûte, écologie, conservation, écocentrisme, pragmatisme, féminisme, concept, valeur, Paine, Leopold



## Abstract

This dissertation questions the place of ethical values in the scientific debate which surrounds the ecological concept of keystone species through a philosophical analysis of the relationship between the classical, historical version of this concept – as developed by the ecologist Robert T. Paine in the 1960s/1970s – and the ecocentric/ist environmental ethics inspired by Aldo Leopold's land ethics. Drawing on the philosophical work of Ingo Brigandt and Helen Longino respectively, this work argues for a pragmatist and feminist conception of the content and use of concepts in the ecological and conservation sciences. This conception allows me to defend that it is both necessary and legitimate to take into account the set of *constitutive* beliefs of the keystone species concept (epistemic, more-than-epistemic and non-epistemic beliefs) in order to evaluate the *adequacy* and/or *desirability* of the changes made by the scientific communities, research and/or action-oriented, that use it. Together with a historical and philosophical analysis of the classical keystone species concept, this particular pragmatist and feminist approach makes it possible to reject some contemporary versions of the keystone species concept and to support the possible rehabilitation of its classical version. I argue that such a rehabilitation requires, nevertheless, to clarify the context of use of the keystone species concept, as well as to acknowledge the ethical and political considerations relating to the protection of non-human predatory animal species and of some historical ecological environments – two sources of tension between Western animal philosophy and Western environmental philosophy this dissertation contributes to resolve.

**Keywords:** keystone species, ecology, conservation, ecocentrism, pragmatism, feminism, concept, value, Paine, Leopold



# Table des matières

Résumé.....	5
Abstract.....	7
Table des matières.....	9
Liste des sigles et abréviations.....	13
Remerciements.....	17
Introduction.....	21
Le concept d'espèce clé de voûte.....	21
L'éthique de la terre d'Aldo Leopold et les éthiques écocentrées/istes	23
Contexte, objectifs et argument de la thèse.....	28
Remarques additionnelles.....	31
Chapitre 1 – Le concept classique d'espèce clé de voûte, 1 <sup>re</sup> partie - Le parcours naturaliste et scientifique de Robert T. Paine (1933-1961).....	35
Introduction.....	35
1.1 Ornithologie, paléontologie et systématique. Des débuts naturalistes à Harvard University (1933-1954).....	38
1.2 Influences et désillusions mayeriennes, fractures disciplinaires et retour à la paléontologie.....	47
1.2.1 Paléontologie, sciences de la biologie, et Théorie de l'évolution par sélection naturelle (TESN) : Fractures théoriques et disciplinaires aux États-Unis de la fin du XIX <sup>e</sup> siècle à la fin des années 1960.....	48
1.2.2 L'ornithologie comme sous-discipline de la systématique vs. de l'écologie scientifique.....	55
1.3 Le tournant doctoral : De la paléontologie à la paléoécologie à l'écologie des communautés (1956-1961).....	58
1.3.1 La paléoécologie comme plan B. Des désillusions paléogéologiques à la rencontre « salvatrice » avec Frederick Edward Smith.....	58

1.3.2	Sur la piste de populations de « fossiles vivants ».....	62
1.4	Espèces prédatrices, stabilité écologique et évolution.....	68
1.4.1	Réalisme métaphysique naturaliste et réalisme scientifique indépendantiste.....	71
1.4.2	Espèces prédatrices, sous-réseaux trophiques, stabilité éco- écologique : premières recherches empiriques et hypothèses théoriques. L'influence d'Elton et de MacArthur.....	76
1.4.2.1	Principes eltoniens d'écologie animale.....	79
1.4.2.2	Clôture énergétique, stabilité en strates et postulats macarthuriens.....	86
Chapitre 2 – Le concept classique d'espèce clé de voûte, 2 <sup>e</sup> partie. Des premières expériences d'exclusion à l'introduction du concept lui-même – ou comment Robert T. Paine en est venu à s'intéresser aux étoiles de mer (1962-1974).....		93
Introduction.....		93
2.1	Entrée en poste à l'University of Washington, découverte de la Baie de Makah et coup de théâtre en milieu intertidal rocheux.....	94
2.1.1	Premières expériences d'exclusion en milieu intertidal rocheux – Baie de Makah (1963-1968), Anawhata (1968-1969) et île Tatoosh (1970- 1973).....	98
2.1.1.1	Passage d'une pratique scientifique naturaliste à une pratique scientifique naturaliste expérimentaliste.....	98
2.1.1.2	Exclure pour mieux expliquer au grand dam des étoiles de mer .....	104
2.2	Objectifs et résultats des premières expériences d'exclusion d'espèces prédatrices. Les relations écologiques insoupçonnées entre étoiles de mer, bivalves et réseaux trophiques intertidaux.....	112
2.2.1	Espèces clés de voûte, prédation-compétition et équilibres écologiques – « Ça change tout » (dixit MacArthur).....	122
2.2.2	Problèmes éthiques des expérimentations de terrain en écologie scientifique occidentale.....	131
Chapitre 3 – Débats scientifiques autour du concept classique d'espèce clé de voûte (1990-2000) – la fin d'un certain « âge d'or ».....		137

Introduction.....	137
3.1 La fin de « l'âge d'or » du concept d'espèce clé de voûte – Variations conceptuelles painéennes.....	141
3.2 La rencontre de Hilo : une « police » conceptuelle au service de la protection de la nature ?.....	144
3.3 Concept classique versus contemporain d'espèce clé de voûte ?....	148
3.4 Visées explicatives et dimensions normatives implicites du concept classique d'espèce clé de voûte.....	153
Chapitre 4 – Approche pragmatiste du « contenu sémantique » des concepts scientifiques. Historicité, inférences matérielles et contraintes (non- et plus-qu')épistémiques.....	161
Introduction.....	161
4.1 Usages et changements conceptuels en sciences. Une introduction au cadre pragmatiste d'Ingo Brigandt.....	165
4.2 Usage pragmatique d'une approche pragmatiste IRS des concepts et du changement conceptuel en vue de son application à l'écologie scientifique et aux sciences de la conservation.....	168
4.3 Rôle inférentiel et inférence matérielle.....	176
4.4 But épistémique des concepts scientifiques et au-delà.....	199
Chapitre 5 – Approche pragmatiste et féministe du contenu des concepts scientifiques et place du concept classique d'espèce clé de voûte dans le débat écocentrisme/ interventionnisme animaliste.....	215
Introduction.....	215
5.1 Révision de l'approche pragmatiste des concepts et des changements conceptuels en sciences de Brigandt à partir d'une version féministe de l'argument de la sous-détermination.....	218
5.1.1 Philosophies féministes des sciences, approches empiristes et clarifications conceptuelles introductives.....	218
5.1.2 L'argument de la sous-détermination au service d'une approche pragmatiste et féministe du contenu et de l'usage des concepts théoriques en sciences de l'écologie ?.....	225
5.2 Le problème de « l'écofascisme » au prisme des positions contemporaines animalistes interventionnistes.....	230

5.2.1 Le grand retour de la « division » au sein de la philosophie occidentale environnementale et animale.....	231
5.2.2 Postulats éthiques et concepts écologiques scientifiques : le rôle ambivalent du concept classique d'espèce clé de voûte.....	237
Conclusion.....	245
Références bibliographiques.....	249

## **Liste des sigles et abréviations**

AOS : American Ornithological Society

AOU : American Ornithologists' Union

AMNH : American Museum of Natural History

CRS : Conceptual Role Semantics

ESA : Ecological Society of America

IBSC : International Boys' Schools Coalition

IRS : Inferential Role Semantics

MCZ : Museum of Comparative Zoology

NSF : National Science Foundation

TESN : Théorie de l'évolution par sélection naturelle



*À ce monde écologique*

*À toustes les étudiant·es, chercheuse·eurs et militant·es trans*



## Remerciements

Mes remerciements les plus directs vont à mes deux directeurs de thèse, Frédéric Bouchard et Philippe Huneman. À maints égards, ce travail n'aurait jamais pu aboutir sans leur soutien, leurs conseils et leur confiance durant toute la durée ce projet de recherche. Mille mercis.

Je tiens aussi à remercier Antoine C.-Dussault pour nos discussions et nos diverses collaborations qui m'ont tant apporté sur le plan philosophique et académique, ainsi que pour son amitié que nos différents/ces ont enrichi autant qu'elles l'ont défiée sans succès durant ces huit années. Je tiens tout aussi sincèrement à remercier Anne-Marie Gagné-Julien pour son amitié inestimable, sa générosité exceptionnelle et nos échanges qui ont contribué au développement de ces recherches, ainsi que pour toutes les aventures qui les ont accompagnées.

Cette thèse est un projet de plusieurs années, marqué par un nombre important de rencontres, de collaborations, de projets, d'actions, au sein de diverses communautés de recherche, militantes et de vie. Ce projet de recherche a également été marqué par des changements personnels significatifs. La suite de ces remerciements tente difficilement de reconnaître la part de toutes les personnes qui trouvent une place dans ce parcours.

Je tiens ainsi à remercier Julie Jebeile, Francesca Merlin, Juliette Roussin et Kristin Voigt dont l'amitié m'est à bien des égards immensément précieuse et sans lesquelles j'aurais très certainement mis un terme à ce projet dans les moments les plus compliqués. Je remercie Youna Tonerre et Marie Michon, amies et partenaires de rédaction à qui je dédie le premier chapitre de cette thèse. Merci à Eze Paez pour toute la queerness, l'affection et les contradictions qui marquent notre relation, ainsi qu'à Mathilde Capone et Charline Rigault, adelphes, interlocutrices, et compagne·ons de lutte extraordinaires, qui trouvent une place toute particulière dans mon parcours de personne et chercheur\* trans. Merci enfin à Antoinette Beltramelli-Mermans, ma grand-mère, sans qui je ne serais jamais arrivé jusque-là dans la vie.

Je tiens également à remercier Guido Caniglia et Caitlin McDonough-Goldstein pour avoir enrichi, aidé et illuminé ma dernière année de

rédaction en Autriche. Je remercie Cameron Hu pour les pauses cigarettes et nos folies nocturnes, mes ami·es Sarah, Niko, Nora, pour m'avoir fait une place dans leur vie, ainsi que Franz et Mischa qui, outre le soin apporté à mon vélo durant les moments de « *I cannot do it myself* », ont contribué à rendre mes dernières semaines de rédaction beaucoup plus supportables.

Un merci sincère aux ami·es, aux collègues et à ces personnes qui me sont cher·es, qui ont contribué de différentes manières à ce travail de recherche et/ou ont enrichi celui-ci de tout ce qui n'entre pas traditionnellement dans la case « académique » : Aliya Affdal, Étienne Amiet, Véronique Armstrong, Caroline Angleraux, Delphine Aslan, Cassandre Barette, Geneviève Barette, Christiane Bailey, Arnaud Béchet, Guillaume Bélec, Nicola Bertoldi, Cécilia Bognon, Gyslain Bolduc, Sophie Bretagnolle, Sihem Brikci, Claire Girard, Marco Casali, Mathieu Charbonneau, Frédéric Côté-Boudreau, Marc-Kevin Daoust, Eva Delmas, Geoffrey Denizet, Maly Diallo, Flavia Fabris, Juliette Ferry, Cyprien Gabrillagues, Martin Gibert, Valéry Giroux, Simon Goyer, Élodie Gutierrez, Maxime Hubert, François Jaquet, Elis Jones, JJ, Kevin Lala, Francois-Joseph Lapointe, Victor Lefèvre, Gaëlle Legrand, Olivier Laliberté, Delphine Loison, Marion, Aude Malkoun-Henrion, Virginie Maris, Angela Martin, Anne-Laure Ménard, Gregory Mikkelson, Guglielmo Militello, David Montminy, Matteo Mossio, Afika Njwaxu, Matías Osta Vélez, François Papale, Nicolas Pastor, Véronica Ponce, Gaëlle Pontarotti, Mauro Rossi, Margaux Ruellan, Stéphanie Ruphy, Christine Tappolet, Cristina Villegas, David Waszek, Jacob Weger, François Xavier-Dessureault, Louis Xavier-Proulx.

Je remercie également les membres du GRÉEA, du LEIPS, de l'IHPST, du KLI, ainsi que les organisateurices et participant·es de l'école d'été en philosophie féministe 2017 pour les échanges, les discussions et les moments de fun si importants.

Un merci tout particulier à Martine Foisy, coordinatrice administrative du CIRST, à qui je dois bien plus qu'un environnement de travail propice à la poursuite de ces recherches. Merci aussi à Hélène Carlettini, responsable des communications et des activités du CIRST, et à Mathilde Rogue, conseillère de Frédéric Bouchard en tant que doyen de la Faculté des arts et des sciences de l'Université de Montréal.

Merci à Luce, Céleste et Ambroise, à ma mère Marie-Claude, à mes grand-parents Geneviève, Georges et René, à Paola, Marilyn et Fabien, à Marguerite, Anne-Fleur, Aline et Frédéric Multon, et à Michel Rousseau. Merci à mes camarades et ami·es de lutte qui se reconnaîtront et à mes

coachs qui m'ont soutenu avant et à travers ma transition. Merci à mes compagne·ons de voyage et aux membres de l'équipage du Rickmers New Orlean et de l'Atlantic Sun, avec qui j'ai traversé l'océan Atlantique en 2017 et 2018 afin de rejoindre l'un et l'autre continent. Enfin, merci à mes divers·es et incroyablement indulgent·es colocs, en particulier, Max, Joanie, Juliette, Picotte, Margaux, Antoine, Laura, Lea et Bea.

Merci aussi à Nino Gabrielli de l'Université de Montréal et Lola Zappara de l'IHPST-Paris pour leur disponibilité et leur aide précieuse dans l'accès aux ouvrages nécessaires à la rédaction de cette thèse. Merci à Peggy Tessier de l'IHPST. Merci à Isabella Sarto-Jackson, Eva Lackner, Gerd Müller, Lynn Chiu, Vahida, Viktoria, Mustafa et, une nouvelle fois, Guido Caniglia pour mon séjour au sein du KLI.

Pour l'accès aux documents d'archive et à certaines ressources bibliographiques particulières, je tiens finalement à remercier : Allison Gamble et Cynthia Richardson, Ann Pearson, Michael R. Leach et Robert Scott Young, Doug Sprugel et Dennis Knight, Fletcher Halliday et Emily Grason, Amy Pursel Ahart, Mikihiro Kanamori, ainsi que Sam Roberts.

Cette thèse a bénéficié du soutien financier de l'Université de Montréal, du CIRST, de l'IHPST-Paris et du KLI.



# Introduction <sup>1</sup>

A thing is right when it tends to preserve the integrity, stability, and beauty of the biotic community. It is wrong when it tends otherwise. (Leopold, 1949, p. 189)

## Le concept d'espèce clé de voûte

En juillet 1963, Robert T. Paine (1933-2016), chercheur étasunien en écologie marine, décide de tenter une expérience. Paine se trouve dans la baie de Makah en territoire autochtone Makah, dans le Nord-Ouest Pacifique. Debout, face aux vagues, en équilibre sur un flanc de rocher, à peu près à mi-chemin entre les niveaux de la mer à marée basse et à marée haute, l'écologue détache l'une de ces étoiles de mer à la couleur orange ou mauve qui cohabitent avec d'autres organismes sur la surface, puis l'envoie plonger dans l'eau un peu plus loin. Paine répète le processus jusqu'à ce qu'il ne puisse plus discerner sur la surface rocheuse que des algues et d'autres animaux non-humains, dont certains consommés par les étoiles de mer (tritons, bivalves, escargots de mer, et autres) (Paine, 1966, 1974). Le retrait des étoiles de mer effectué, Paine quitte la baie de Makah, retourne près de Seattle au nord de l'état actuel de Californie, sur les territoires autochtones de Coast Salish, Stillaguamish, Duwamish, Muckleshoot et Suquamish<sup>2</sup>. C'est dans cette ville, aux actuels États-Unis, que se situe son laboratoire de recherche, au Département de Zoologie de l'University of Washington. Paine retourne dans cette zone rocheuse de quelques mètres carrés en territoire Makah une à deux fois par mois jusqu'en 1968 pour y poursuivre le retrait des étoiles de mer qui, en son absence, y reprennent place (Paine, 1974). Dès les premières semaines et au terme de la première année d'expérience, la composition en espèces de la surface rocheuse change, caractérisée par la disparition de plusieurs populations spécifiques d'organismes<sup>3</sup> (Paine, 1966, 1969a). Après quelques années, la structure de la communauté, organisée autour des relations de

---

1 En tant qu'auteur\* de cette thèse, je tiens à reconnaître qu'une large partie de ce travail a été effectué et a bénéficié du soutien d'institutions situées en territoires autochtones non cédés, Haudenosaunee et Anishinaabeg, à ce qui est aujourd'hui connu sous le nom de Montréal, au dit Québec. Je tiens également à reconnaître que cette déclaration ne se substitue pas aux obligations et responsabilités relatives au contexte de recherche de ce travail (voir aussi la section « remarques additionnelles » de cette introduction).

2 <https://native-land.ca/>, entrée « Seattle, Washington, United States », consultée le 29 juillet 2022. La décision de l'auteur\* de ce travail de mentionner les territoires autochtones à travers celui-ci est expliquée et précisée dans la section « remarques additionnelles » de cette introduction.

consommation et de non-consommation entre ces populations (liens « trophiques » et « non trophiques ») disparaît totalement, avec seulement algues et moules de mer à se partager l'espace rocheux, jusqu'à ce que ce dernier ne soit finalement que recouvert des secondes<sup>4</sup> (Paine, 1974). Ce qui est aujourd'hui connu en écologie scientifique occidentale sous le nom « d'expérience d'exclusion » conduit Paine à l'interprétation suivante (élargie à un autre système écologique au sein de la Grande Barrière de corail – voir chapitre 2 pour les détails) :

Within both these fairly or very complex systems the species composition and physical appearance were greatly modified by the activities of a single native species high in the food web. *These individual populations [or "keystone species"] are the keystone of the community's structure, and the integrity of the community and its unaltered persistence through time, that is, stability, are determined by their activities and abundances.* (Paine, 1969a, p. 92, je souligne)

Cette première caractérisation des « espèces clés de voûte » (*keystone species*, tel qu'indiqué un peu plus dans l'article par Paine lui-même<sup>5</sup>) est celle qui introduit officiellement le *concept d'espèce clé de voûte* en écologie des communautés occidentale et en premier lieu anglophone. Ce concept, dans les années qui participent à sa formation et à celles qui, à travers son usage par certaines communautés d'écologues et de biologistes de la conservation, en soutiennent et permettent d'en préciser le contenu (ce qui, pour simplifier, permet d'en faire sens – voir ci-dessous et chapitre 4), est désigné dans cette thèse sous le nom plus précis de « concept classique d'espèce clé de voûte<sup>6</sup> ». Par contraste, l'expression « concept contemporain d'espèce clé de voûte » est réservée à

3 Par « population spécifique », j'entends les populations d'organismes individuels qui appartiennent à une espèce particulière au sein d'un contexte écologique particulier. Par exemple, les populations de loup gris *Canis lupus* dans le parc du Yellowstone aux actuels États-Unis ou les étoiles de mer *Pisaster ochraceus* dans la baie de Makah, en territoire autochtone Makah.

4 Voir chapitre 2 pour une présentation moins romantisée de cette expérience d'exclusion.

5 À des fins de narration et dans le cadre de cette introduction, j'ai préféré ne pas intégrer la suite de cette citation. Voir chapitre 2 pour détails et discussion.

celui qui, plus tard, est introduit par Mary Power et collègues (Power & Mills, 1995; Power et al., 1996) et qui représente aujourd'hui la version en usage et de référence au sein de la littérature scientifique et philosophique dominante.

Mais pour le moment, il s'agit de s'intéresser au retrait expérimental des étoiles de mer et à ses conséquences sur le système écologique qui intéresse Paine, là, sur ces rochers de la baie de Makah. Mises côte à côte, la citation d'Aldo Leopold, qui précède cette première section introductive, et la citation de Paine, reproduite ci-dessus, se présentent comme les deux pièces centrales d'un puzzle éthique. Pour le dire plus clairement, la caractérisation de Paine des espèces clés de voûte suggère que l'exclusion de celles-ci, comme dans le cas des étoiles de mer, est une mauvaise chose en ce qu'elle met à mal, dans les termes de Leopold, « l'intégrité, la stabilité et la beauté [particulière] » de la communauté d'espèces considérée. Et pour les raisons inverses, la protection, préservation, réintroduction, et autres actions en faveur d'espèces clés de voûte serait une bonne chose. Cette thèse questionne les fondements de cette conclusion et la relation du concept classique d'espèce clé de voûte aux éthiques écocentrées/istes inspirées de l'éthique de la terre leopoldienne.

## **L'éthique de la terre d'Aldo Leopold et les éthiques écocentrées/istes**

En 1949, à titre posthume et dans un essai intitulé « The Land Ethic », conclusion du recueil de textes *A Sand County Almanac*, Leopold défend la nécessité d'envisager une éthique qui reconnaît les obligations générées par les relations écologiques auxquelles prennent part les êtres humains ou dans lesquelles ceux-ci, à travers leurs actions, sont directement ou indirectement impliqués. Ces obligations « à la terre » (*land*) sont dirigées vers les systèmes écologiques ou « communautés biotiques » (communautés composées et organisées autour d'espèces différentes en relation les unes avec les autres et avec leur environnement biotique et abiotique). Celles-ci sont également dues : « to the animals

---

6 Je dois cette formulation à Antoine C.-Dussault, alternative à l'expression confondante de « concept painéen d'espèce clé de voûte ». Voir chapitres 2 et 3 pour discussion.

and plants which grow upon it<sup>7</sup>. » (Leopold, 1949, p. 172). Enfin, Leopold oppose ces obligations qui découlent d'une éthique de la terre à celles qui dépendent en premier lieu de la valeur économique attribuée à ces communautés écologiques et à ses membres (espèces, populations d'organismes, animaux non-humains et organismes non animaux individuels) par les sociétés occidentales modernes, reconnaissant :

A land ethic of course cannot prevent the alteration, management, and use of these 'resources' [soil, waters, plants, animals, in the example given by Leopold], but it does affirm their right to continued existence, and, at least in spots, their continued existence in a *natural state*. (Leopold, 1949, p. 174, je souligne)

Ce que l'« état naturel » de ces communautés écologiques et de leurs membres non-humains ajoute à leur statut éthique ou ce qu'il leur soustrait, de même ce qui signifie « être dans un état naturel » et ce qui permet de le distinguer d'un état « non naturel » a fait l'objet de différentes discussions dans la philosophie de l'environnement de langue anglaise et française dominante (pour une analyse générale, voir par ex. : Siipi, 2008). Au sein de cette littérature, l'idée « d'état naturel » a toutefois été principalement discutée à l'échelle de ce que Leopold nomme la « terre » ou « communauté biotique » et de leurs membres spécifiques individuels. Certaines approches dites de la « *wilderness* » privilégient ainsi une lecture largement influencée par l'histoire coloniale des actuels États-Unis, où la naturalité dépend fortement de la présence ou du degré de modification de milieux écologiques par les actions et activités des nations coloniales pré- et postindustrielles (voir par ex. : Nash, 1976; Callicott & M.P. Nelson, 1998; voir notamment les critiques de : Guha, 1989; Cronon, 1996; Gaard, 1997a, 1997b; Beau, 2015; Larrère & Larrère, 2015). D'autres approches privilégient la dimension écologique et évolutionnaire de l'approche de Leopold et tentent plutôt de définir ce qui est un « bon état naturel » en ces termes (trajectoire évolutive, santé écosystémique ou autre) (voir par ex. : Callicott, 1987; Rolston, 1988; Dussault, 2016; K. J. Warren, 2000). Par son objet, le concept écologique

---

7 Dans ce travail, la pagination indiquée correspond à celle de la version électronique de ce recueil dans son édition de 1987 publiée par Oxford University Press (voir bibliographie).

d'espèce clé de voûte, cette thèse se place davantage dans la lignée des secondes tout en effectuant le pont entre la conception naturaliste et la conception scientifique, écologique et évolutionnaire, de Leopold, et en tenant compte des problèmes posés par cette perspective pour le statut éthique des animaux non-humains individuels.

Au cours des années 1970, alors que le concept classique d'espèce clé de voûte prend sa place en écologie scientifique, le texte de Leopold et l'*Almanac* viennent en effet soutenir le développement d'éthiques environnementales occidentales écocentrées, ici dans une expression non féministe – c'est-à-dire, des éthiques qui reconnaissent, tout comme Leopold, le statut éthique d'ensembles écologiques (populations, espèces, communautés, écosystèmes, etc.) indépendamment de leur valeur instrumentale pour des animaux et des organismes individuels, humains et non humains. L'émergence d'éthiques écocentrées/istes est largement attribuée, tout comme celle d'autres éthiques non anthropocentrées/istes de la même période, à la publication du texte académique de Richard Routley, « Is There a Need for a New, an Environmental Ethic », en 1973 (Routley, 1973; Pour une introduction à l'ensemble de ces éthiques, voir : Larrère, 2012) (un autre ensemble de philosophies environnementales non anthropocentrées et holistiques, davantage dirigées vers l'action concrète, prend forme sous l'influence du texte d'Arne Naess, « The shallow and the deep, long-range ecology movement. A summary », publié la même année (Naess, 1973). L'approche conséquentialiste de Mikkelson discutée dans le chapitre 5 de ce travail tend à s'inscrire à l'intersection des approches inspirées par les textes de Leopold, Routley et Naess. À cette exception, je n'aborde pas plus en détail les philosophies et discussions académiques autour du mouvement de la *deep ecology* (Voir par ex. le débat entre : Plumwood, 1991, et; Sessions, 1991)).

Jusqu'aux années 1990-2000, les approches écocentrées occidentales prennent forme en grande partie à travers les travaux de Holmes Rolston, III et J. Baird Callicott, tous deux mobilisant Leopold à cette fin (voir notamment : Rolston, 1975, 1988; Callicott, 1979, 1984, 1987. Voir chapitre 5 pour d'autres références plus récentes et une critique de la réduction de l'écocentrisme occidental à ces deux auteurs). Et tous deux, Callicott et Rolston, participent, d'une façon différente, plus ou moins explicitement et directement, à la formulation de critiques contre un écocentrisme devenu

écocentriste dans un sens exclusif et/ou hautement hiérarchique. C'est-à-dire, un écocentrisme, où les obligations relatives au statut éthique du tout passent avant les obligations dues à ses parties – et par là même, à une interprétation similaire du contenu et des fondements de l'éthique de la terre de Leopold (Pour une discussion féministe de ce point, voir par ex. : Norlock, 2011; K. J. Warren, 2000).

Principalement sur la base de ces deux théories éthiques, depuis les années 1980, les éthiques écocentrées/istes, occidentales et non féministes, de langue anglaise et française, doivent répondre à deux objections majeures. La première rejoint la remarque précédente, à savoir : la dévalorisation des obligations et des responsabilités éthiques à l'égard des individus et des entités individuelles, humaines et non-humaines, au profit des obligations et des responsabilités qui découlent du propre statut éthique d'ensembles écologiques. Cette critique est connue dans la littérature dominante comme le « problème de l'écofascisme » (Callicott, 2001). Celui-ci met historiquement en opposition les éthiques animales individualistes et les éthiques environnementales écocentristes ou holistiques occidentales (voir chapitre 5 pour détails). La deuxième objection est d'un tout autre ordre. Celle-ci tient aux conditions ou critères d'application des éthiques écocentrées/istes. Celles-ci sont considérées inapplicables et peu utiles à la résolution de problèmes environnementaux car, à la seule échelle des ensembles écologiques jugés éthiquement considérables, elles ne fournissent pas de moyens de résolution des possibles et actuels conflits de valeurs ou d'intérêts entre ces entités écologiques<sup>8</sup> (Ce type de critique se retrouve récemment dans : Mouysset, 2020). Ce à quoi tentent de répondre certaines approches écocentristes ou d'inspiration écocentristes récentes, comme le travail d'Antoine C.-Dussault (2016) autour du concept de santé écosystémique ou encore la théorie conséquentialiste de la richesse développée par Gregory Mikkelson discuté dans le chapitre 5 de cette thèse (Mikkelson, 2011, 2014; Mikkelson & Chapman, 2014).

---

8 Cette objection est à distinguer de celle de Brian Norton, également inspiré par les travaux de Leopold, qui défend une approche anthropocentrée et pragmatiste des enjeux environnementaux, en raison, selon lui, du faible potentiel mobilisateur des éthiques non-anthropocentristes (voir notamment : B. G. Norton, 1984, 1991; voir aussi les réponses de : Westra, 1997; McShane, 2008; Callicott, 2009).

Le présent travail offre un début de contribution aux discussions qui engagent ces deux problèmes à travers une analyse historique et philosophique, pragmatiste et féministe, du concept d'espèce clé de voûte tel qu'introduit par Paine dans les sciences de l'écologie et de la conservation occidentales (en particulier : Paine, 1969a; Power et al., 1996). Il est important de noter que cette thèse ne propose pas une lecture alternative de l'éthique de la terre de Leopold. Elle ne propose pas non plus une nouvelle forme d'éthique écocentriste. J'admets ici, dans la lignée de Karen Warren (2000, p. 147-173), que l'éthique de la terre de Leopold peut, pour le moins, représenter « une source d'inspiration » pour des éthiques écocentristes ou holistiques, en particulier féministes, informant les sciences de l'écologie et de la conservation. Je considère toutefois que la contribution de l'éthique de la terre de Leopold à un tel projet reste largement contrainte, entre autres, par ces deux problèmes philosophiques majeurs qui intéressent et participent de l'histoire occidentale du concept d'espèce clé de voûte.

Le concept d'espèce clé de voûte, dans cette version que je qualifie de « classique », met en jeu trois formes de tensions possibles ou apparentes relatives à ces deux problèmes. La première est la tension possible/apparente entre les intérêts d'espèces ou populations spécifiques d'organismes tenues pour membres historiques de leur communauté écologique et les conditions d'existence et de maintien de cette communauté. Par exemple, l'intérêt des populations de bivalves à occuper l'espace rocheux au sein d'une certaine zone marine et l'intérêt de leur communauté écologique historique à persister à travers le temps (ou à persister dans de bonnes conditions) (voir chapitre 2). La seconde est la tension possible/apparente entre la valorisation de systèmes historiques non dominés par, organisés autour ou dépendant d'activités humaines et celle de systèmes écologiques, historiques ou non historiques, dominés par, organisés autour ou dépendants d'activités humaines. Par exemple, les communautés écologiques du Pacifique Nord, caractérisées par la présence de loutres de mer, de populations d'oursins et de certaines algues marines, et les communautés écologiques qui, par contraste, résultent historiquement de l'extermination des loutres par les nations russe et occidentales, et continuent d'être influencées par d'autres activités d'exploitation, comme dans le cas de la pêche aux ormeaux (voir chapitre 3). La troisième est la

tension possible/apparente entre le statut éthique d'animaux non-humains (sentients) individuels, historiquement membres de communautés écologiques non dominées par, organisées autour ou dépendantes d'activités humaines, à l'échelle de leur population spécifique ou de leur espèce, et la valeur non instrumentale de ces communautés. Par exemple, le problème posé par les conséquences de la prédation par les loups gris sur les cerfs élaphe dans le parc du Yellowstone, aux actuels États-Unis, et la valeur éthique de l'activité de prédation dans les conditions d'existence et de maintien (dans de bonnes conditions) de l'une de leur communauté écologique historique (voir chapitre 5).

En dépit de ces problèmes, l'objectif de ce travail est de montrer en quoi le concept classique d'espèce clé de voûte peut soutenir et bénéficier d'une réflexion éthique écocentrée – ce qui dans le contexte de recherche de cette thèse n'a pas été fait jusqu'à présent<sup>9</sup> –, et de préciser pourquoi cette version « classique » mérite d'être considérée de nouveau par les philosophes et les scientifiques, en particulier dans un contexte de plus en plus dramatique pour la protection d'espèces animales non-humaines prédatrices (pour discussion, voir par ex. : Lansing, 2002; Sergio et al., 2008; Alexander & Sanderson, 2014; Chapron & López-Bao, 2014; Ripple et al., 2016; Heleno et al., 2020; Benavides & Caviedes, 2022; Ingeman et al., 2022).

## **Contexte, objectifs et argument de la thèse**

Cette thèse trouve sa place à l'intersection de plusieurs disciplines : la philosophie et l'histoire de l'écologie, la philosophie féministe et non féministe des sciences, l'éthique de l'environnement et l'éthique animale féministes et non féministes. Elle s'organise autour de deux objectifs principaux qui font échos aux considérations énoncées plus tôt dans cette introduction.

Le premier objectif est de questionner le soutien apparent du concept classique d'espèce clé de voûte à une éthique écocentrée/iste d'inspiration leopoldienne à travers une analyse historique et philosophique de celui-ci,

---

<sup>9</sup> L'intérêt des philosophes comme Callicott (Callicott et al., 1999) ou Mikkelsen (2018) pour le concept d'espèce clé de voûte repose sur la version contemporaine de ce concept ou se présente comme une lecture inadéquate sa version classique (voir chapitres 3 et 5 pour discussion).

de son émergence à la définition plus précise de son contenu (chapitres 1 et 2). Il est également de montrer comment le concept contemporain d'espèce clé de voûte se distingue significativement de cette version historique et en quoi cette distinction tend à réduire la valeur du concept d'espèce clé de voûte pour les éthiques écocentrées/istes – dans leurs développements théoriques et applications pratiques (chapitres 2 et 3). Le second objectif de ce travail est de considérer cette relation depuis la perspective inverse et de montrer comment les éthiques écocentrées/istes peuvent participer, même indirectement et implicitement, au contenu de ce concept, contraignant alors, et légitimement, les changements d'usage de ce concept en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation occidentales (chapitres 4 et 5). Cet objectif est entre autre motivé par les problèmes suivants : Est-il légitime de défendre l'une ou l'autre version du concept d'espèce clé de voûte sur la base de considérations éthiques ? Le fait par exemple que Power et collègues insistent sur la portée pratique du concept dans le domaine de la conservation peut-il justifier, indépendamment de toutes considérations éthiques, les changements opérés ? S'il est possible de reconnaître la possible influence de ce type de considérations, celles-ci viennent-elles s'opposer à la dimension scientifique de ces concepts ? À une forme particulière de concepts scientifiques ? Le concept d'espèce clé de voûte peut-il ne pas être lié par de telles considérations ? Le cas échéant, peut-il servir des fins théoriques dans les sciences de l'écologie ?

En réponse à ces questions, ce travail propose un argument philosophique en faveur de la dimension « plus-qu'épistémique » et « non-épistémique » des éléments qui conditionnent l'usage de concepts en science. Cet argument s'appuie à cet effet sur l'approche pragmatiste des concepts et du changement conceptuel développée par Ingo Brigandt (en particulier : Brigandt, 2006, 2010, 2011, 2012), et d'une révision féministe de cette approche via la version de l'argument de la sous-détermination d'Helen Longino (notamment : Longino, 1990. Voir aussi chapitre 5). Suivant cette révision, le contenu d'un concept est présenté comme l'ensemble des éléments qui permettent d'en faire sens au regard de *ce pour/vers quoi* (buts théoriques, visées pratiques, objectifs symboliques, etc.) et *ce en vertu de quoi* (valeurs éthiques, croyances politiques, considérations métaphysiques, etc.) celui-ci est utilisé par

une certaine communauté scientifique – que celle-ci soit davantage orientée vers la résolution de problèmes théoriques (recherche-orientée) et/ou pratiques (action-orientée<sup>10</sup>). Dans les deux cas, l'une des thèses de ce travail est que *ce pour/vers quoi* et *ce en vertu de quoi*, un concept est utilisé par une communauté scientifique, doit être tenu par défaut comme porteur d'une dimension plus-qu'épistémique et non-épistémique (incluant donc ce qui peut être qualifiée plus généralement de « présuppositions éthiques »). Ce cadre philosophique, pragmatiste et féministe, développé à travers les chapitres 4 et 5 de la thèse, permet de soutenir, premièrement, qu'il est possible de reconnaître certaines valeurs, croyances ou considérations éthiques comme « constitutives » des concepts scientifiques, incluant ceux qui, à l'instar du concept d'espèce clé de voûte, possèdent des visées théoriques. Deuxièmement, je défends que ces considérations éthiques peuvent et doivent, le cas échéant, faire partie de ce qui justifie le choix ou la révision d'un concept par une communauté scientifique.

Appliqué au cas du concept classique d'espèce clé de voûte, et en vertu des éléments présentés dans les chapitres 1 à 3 de ce travail, ainsi que des critères proposés par Brigandt pour évaluer le caractère légitime ou illégitime de changements conceptuels au sein d'un certain contexte d'usage, je soutiens dans le chapitre 4 que la révision proposée par Power et collègues ne représente pas, dans le contexte des sciences de l'écologie et de la conservation visé par ce travail, une révision « adéquate » de ce concept. Il est néanmoins suggéré, lors de la discussion féministe de ce cadre d'analyse philosophique dans le chapitre 5, que l'introduction et l'usage du concept contemporain d'espèce clé de voûte peuvent être jugés légitimes dans les contextes de recherche et d'action des communautés scientifiques impliquées – ceci, à condition de pouvoir justifier les présupposés plus-qu'épistémiques et non-épistémiques qui la soutiennent – soit dans les termes de ce travail, le caractère « souhaitable » des changements effectués dans le contenu du concept classique d'espèce clé de

---

<sup>10</sup> L'idée « d'orientation » est influencée par les travaux de Guido Caniglia en sciences du développement durable (*sustainability sciences*) qui s'inspirent quant à eux de ceux de Sarah Ahmed en philosophie féministe, notamment dans l'expression qu'ils prennent au sein de son livre, *Queer Phenomenology: Orientations, Objects, Others* (Ahmed, 2006; voir aussi : Caniglia et al., 2021). Je tiens à remercier Guido Caniglia pour les échanges précieux sur les questions relatives à cette thèse et ses possibles développements durant sa dernière année de rédaction.

voûte. Dans les deux cas ici aussi, qu'il s'agisse d'un changement/usage adéquat ou d'un changement/usage souhaitable, des considérations éthiques peuvent faire partie des considérations plus-qu'épistémiques et non-épistémiques impliquées. La différence est le rôle que celles-ci jouent dans l'évaluation des changements conceptuels au sein des sciences de l'écologie et de la conservation.

La seconde partie du chapitre 5 revient alors à la question de départ de cette thèse, à travers les disputes entre certaines approches animalistes et écocentrées/istes autour du statut éthique des espèces animales non-humaines prédatrices, et les implications de la présence d'éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques pour la base empirique et scientifique de celles-ci. Enfin, la conclusion générale de la thèse ouvre la discussion entamée dans ce travail, suggérant la possibilité de dépasser la division « animalistes/écocentristes » dans le débat sur le statut éthique des espèces animales prédatrices au sein de systèmes écologiques non dominés par, organisés autour ou dépendants d'activités humaines, via une révision écoféministe du concept classique d'espèce clé de voûte – poursuivant ici l'appel lancé par Warren de considérer les différentes formes de contributions réciproques possibles entre sciences de l'écologie, approches écoféministes et éthiques écocentrées/istes d'inspiration leopoldienne (K. J. Warren, 2000). J'y soutiens également l'importance de questionner le caractère souhaitable de la version contemporaine du concept d'espèce clé de voûte à l'aune de ses « ré-usages » dans différents domaines de recherche et d'action à des fins explicites ou implicites, directes ou indirectes, de conservation (dont ses versions ethnoécologiques et génétiques plus récentes).

## **Remarques additionnelles**

Je conclus cette introduction générale par trois remarques relatives aux dimensions explicitement politiques de cette thèse.

Pour débiter, il m'importe de reconnaître que les textes et sources mobilisées, de langue anglaise et française, sont majoritairement marquées par la position blanche et occidentale des auteurices. La problématique générale de cette thèse émerge et est discutée au sein de ce contexte de recherche particulier, encore largement dominant dans le monde académique,

et depuis une perspective féministe qui reconnaît la présence de rapports de pouvoir additionnels, internes à celui-ci. D'où l'emploi des termes « occidental » et « dominant » lorsque j'y fais référence, avec l'usage du premier ou du second en fonction de la place que prend le caractère occidental dans l'expression dominante d'un débat, d'un ensemble de textes, etc. (je m'inspire ici de la propre position de Max Liboiron sur cette question. Voir : Liboiron, 2021)). Cette position, tout comme l'emploi des termes « occidental » et « dominant » peuvent légitimement être critiqués. Malgré tout, il me paraît important, dans la lignée de philosophes féministes et non féministes, membres de groupes dits dominants ou marginalisés – et en particulier dans le cadre de discussion d'un concept scientifique qui a été développé et appliqué au sein de territoires autochtones non cédés – de mettre en avant le contexte dans lequel ce concept a été et est utilisé et discuté – incluant donc, la littérature citée et discutée dans cette thèse.

Ceci motive également les reconnaissances territoriales effectuées à travers la thèse. À défaut de contact direct avec les communautés autochtones dont les territoires ont été et sont encore colonisés et occupés par les nations occidentales, celles-ci sont en priorité effectuées sur la base des informations collectées par le projet de carte interactive *Native-Land.ca*, référencée en note de bas de page comme suit : « <https://native-land.ca/>, entrée '[nom colon X]', consultée le ... ». Sauf indication contraire, ces reconnaissances territoriales, quasi inexistantes dans la littérature mobilisée par cette thèse, sont du seul fait de l'auteur\* de ce travail. À ce titre, je tiens à reconnaître les limites à la fois de cette forme de reconnaissance territoriale et de la valeur tout autant que des limites de la source d'information sur laquelle elle repose. Je tiens en même temps à exprimer ma profonde reconnaissance aux membres de l'organisation à but non lucratif *Native-Land.ca* pour le travail de collecte, de cartographie et de mise en partage de ces informations. Je presse les lectorices de ce travail de bien vouloir procéder à la vérification des reconnaissances territoriales effectuées dans cette thèse avant toute citation ou reproduction des passages correspondants, et les enjoins de bien vouloir effectuer les corrections requises dans le respect des communautés et des individus concerné·es par celles-ci. J'assume la responsabilité des erreurs, maladresses et toute marque de non-respect à

l'égard des communautés et des territoires autochtones mentionnés ou absents de ce travail.

Enfin, il est à noter que la grammaire adoptée dans cette thèse se veut inclusive d'une certaine diversité de genres. Celle-ci présuppose de ne pas limiter les marqueurs de genre à leur expression dite « masculine » et « féminine » et de ne pas limiter l'emploi de marqueurs de genre masculin et féminin à une vision cishétéronormative de ces catégories. Cette thèse fait ainsi usage de pronoms particuliers, tels que « ceux » ou « iels », l'usage du point milieu pour certains accords de genre (par exemple, « chercheuse·eurs ») et de formes d'accord alternatives (par exemple, « collaborateurices »). L'usage de l'astérisque représente un choix personnel, employé comme marqueur de transmasculinité lors de la référence à l'auteur\* de cette thèse. Enfin, lorsque jugée acceptable, la règle de proximité est utilisée, comme dans cette phrase : « les étoiles de mer et les escargots de mer se sont rencontrés aux confins d'un rocher ». Je renvoie le lectorat de ce travail au guide de l'association *Divergenres* pour une introduction à des formes de grammaires inclusives, dont celles utilisées dans cette thèse<sup>11</sup>.

---

11 <https://diverggenres.org/wp-content/uploads/2021/04/guide-grammaireinclusive-final.pdf>, consulté le 31 août 2022.



# Chapitre 1 – Le concept classique d’espèce clé de voûte, 1<sup>re</sup> partie - Le parcours naturaliste et scientifique de Robert T. Paine (1933-1961)

## Introduction

Le concept d’espèce clé de voûte (*keystone species*, en anglais) est introduit en écologie des communautés par l’écologue étasunien Robert Treat Paine (1933-2016) dans la deuxième moitié des années 1960. Celui-ci est formellement proposé par Paine dans un court article publié dans la revue scientifique *l’American Naturalist* sous le titre : « A Note on Trophic Complexity and Community Stability » (Paine, 1969a). Le concept qualifie alors des espèces animales marines superprédatrices – c.-à-d., et en simplifiant, qui ne sont les proies d’aucune autre espèce animale dans un certain système écologique –, tenues pour essentielles aux conditions structurelles d’existence et de maintien d’une communauté d’espèces admise, quant à elle, pour être l’un des lieux écologiques et d’évolution de leurs populations. Les étoiles de mer de l’espèce *Pisaster ochraceus* dans la baie de Makah, en territoire Makah, sur la côte du Nord-Ouest Pacifique, et les populations de tritons du genre *Charonia*, dans la partie néo-zélandaise de la Grande Barrière de corail, sont les premières à recevoir ce titre.

Dans les manuels et les encyclopédies d’écologie scientifique occidentales de langue anglaise, « A Note on Trophic Complexity and Community Stability » est loin d’être cité de façon systématique, et ce, même lorsque le concept d’espèce clé de voûte est mentionné à plusieurs reprises (voir par ex. : Bowman et al., 2018) ou qu’un chapitre lui est explicitement réservé (voir par ex. : Menge et al., 2013). Une explication possible est que, quand bien même l’article de 1969 représente l’acte de baptême du concept d’espèce clé de voûte, l’une des premières hypothèses théoriques soutenues par le concept et le fondement empirique de celui-ci est présentée par Paine dans un article antérieur, « Food Web Complexity and Species Diversity », paru en 1966. En 2016, Kevin D. Lafferty et Thomas H. Suchanek jugent ainsi que ce dernier est l’« article empirique le plus cité de l’histoire de *l’American Naturalist*<sup>1213</sup> », lequel contrairement à « A

---

12 Citation originale : « “Food Web Complexity and Species Diversity” is the most cited empirical article in the American Naturalist’s history. » (Lafferty & Suchanek, 2016, p. 365)

13 Lafferty et Suchanek basent leur affirmation sur le nombre de citations relevé sur *Web of science* en 2016, soit : « over 2,900 citations in the Web of Science at the time of Bob

Note on Trophic Complexity and Community Stability » est : « [b]y 1991, [...] considered a classic ecological paper (Real and Brown [1991<sup>14</sup>]. » (Lafferty & Suchanek, 2016, p. 365, 367) Tandis qu'aux environs de 2016, Lafferty et Suchanek envisagent à « 22 % » la proportion d'articles qui « font référence à Paine (1966) pour le concept d'espèce clé de voûte<sup>15</sup> », la faveur accordée à cet article par les scientifiques dès les années 1990 est également observée par Scott L. Mills, Michael E. Soulé et Daniel F. Doak. Auteurs de l'une des critiques les plus célèbres contre le concept d'espèce clé de voûte en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation occidentales dominantes, Mills, Soulé et Doak notent :

The term keystone species has enjoyed an enduring popularity in the ecological literature since its introduction by Robert T. Paine in 1969: Paine (1969) was cited in more than 92 publications from 1970 to 1989; an earlier paper (Paine 1966), which introduced the phenomenon of keystone species in intertidal systems<sup>16</sup> but did not use the term, was cited more than 850 times during the same period. (Mills et al., 1993, p. 219)

En dépit de la popularité de l'article de 1966, et même si des exceptions s'appliquent<sup>17</sup>, un groupe significatif d'écologues et de

---

Paine's death (June 13, 2016) » (Lafferty & Suchanek, 2016, p. 365).

14 L'article de Lafferty et Suchanek date la publication de cet ouvrage à 2012, malgré la mention de 1991 dans le texte. N'ayant pas trouvé d'édition ultérieure qui pourrait expliquer cette différence, j'adopte la première et a priori seule date de sortie de l'anthologie de Leslie A. Real et James H. Brown, soit 1991. (Real & Brown, 1991)

15 Citation originale : « Oddly, 22 % cite Paine (1966) for the keystone species concept » (Lafferty & Suchanek, 2016, p. 366).

16 Les travaux scientifiques de Paine ciblent principalement des communautés et des systèmes écologiques dont les dynamiques sont marquées – si ce n'est déterminées – par le rythme et la présence de marées. Ces systèmes et autres entités écologiques sont souvent qualifiées de « intertidal systems » par les scientifiques dans les travaux d'écologie marine en langue anglaise. Dans cette thèse, et pour éviter des confusions avec différentes traductions françaises possiblement non équivalentes, j'utilise l'adjectif anglais « intertidal.e » et parle de « systèmes intertidaux ».

17 Robert Davic, par exemple, qui contribue et participe activement entre 1998 et 2004 aux discussions sur le concept d'espèce clé de voûte et d'espèce culturelle clé de voûte (*cultural keystone species concept*) dans la revue *Ecology & Society*, fait d'abord

biologistes de la conservation dont les publications en langue anglaise dominant ou participent distinctement aux discussions sur le concept d'espèce clé de voûte (autrement dit, qui ne ciblent pas ou non exclusivement l'hypothèse soutenue par le concept présentée dans Paine (1966) – voir les chapitres suivants pour une discussion de la relation entre ce concept et les hypothèses que celui-ci soutient) considèrent le plus souvent l'article de 1969 comme le texte ou l'un de ses textes fondateurs (voir notamment : Young, 1980; Mills et al., 1993; Bond, 1994, 2001; Jones et al., 1994; Menge et al., 1994; Stone, 1995; Power et al., 1996; Navarrete & Menge, 1996; Hurlbert, 1997; Jordán et al., 1999; Kotliar, 2000; Davic, 2002, 2003; Jordán & Scheuring, 2002; Mouquet et al., 2013; Worm & Paine, 2016).

L'un des objectifs de ce premier chapitre, poursuivi dans les chapitres 2 et 3 de la thèse, est d'apporter une contribution historique et philosophique aux discussions dominantes sur le concept d'espèce clé de voûte dans les sciences de l'écologie et de la conservation – une analyse principalement absente dans le contexte de la recherche francophone, clairsemée et incomplète dans celle en langue anglaise. Il est important de souligner que ce premier chapitre, ainsi que les deux suivants, n'ont pas pour objectif de déterminer « la » date d'origine du concept d'espèce clé de voûte. La démarche adoptée vise à montrer au contraire comment le concept d'espèce clé de voûte s'est constitué à travers l'éducation et la formation naturaliste et scientifique de Paine, puis à travers ses premières recherches et expériences en écologie scientifique, soit de 1933 à 1961 (ce chapitre), puis de 1962 à 1973-1974 (chapitre 2); et en quoi l'introduction de ce concept marque un tournant pour la pratique scientifique de ce dernier et l'écologie scientifique dominante. Un second objectif de ce chapitre, ainsi que des deux suivants, est de poser les bases de la thèse défendue dans ce travail, à savoir que le concept historique d'espèce clé de voûte, dit « concept classique d'espèce clé de voûte », dépasse son seul intérêt historiographique et mérite d'être

---

référence à l'article de 1966 (Davic 2000), puis ne cite que celui de 1969 (Davic, 2002, 2003) lorsqu'il s'agit de faire référence au concept et non à l'hypothèse écologique présentée par Paine (1966) (Pour un autre exemple, en dehors du champ de l'écologie scientifique et des sciences de la conservation, voir : Vaggi & Csikász-Nagy, 2012; Sur le concept d'espèce culturelle clé de voûte, voir : Mermans, 2021. Voir aussi chapitre 4 de la thèse).

reconsidéré par les écologues et biologistes de la conservation à des fins de recherche et d'action. Il est également important de rappeler que cette analyse se veut partielle, en ce qu'elle ne vise pas couvrir tous les aspects pertinents à une généalogie du concept classique d'espèce clé de voûte. Elle est également reconnue comme partielle, dans un sens politique et féministe, qui appelle à considérer la position et le contexte social depuis lesquels cette analyse est proposée, visant à marquer ici les présupposés implicites, relatifs à une position et à un contexte privilégiés, occidentaux, blancs et colons<sup>18</sup>.

Ce premier chapitre présente la première partie de la généalogie du concept classique d'espèce clé de voûte, de la naissance de Paine à Cambridge en 1933, dans l'état actuel du Massachusetts, aux États-Unis, et sur les territoires autochtones Pawtucket, Massachusett et Naumkeag<sup>1920</sup>, à ses travaux doctoraux et paradoctoraux en 1959-1960, et sa prise de fonction à l'University of Washington à Seattle, au nord de l'état actuel de Californie, sur les territoires autochtones de Coast Salish, Stillaguamish, Duwamish, Muckleshoot et Suquamish<sup>21</sup>.

## **1.1 Ornithologie, paléontologie et systématique. Des débuts naturalistes à Harvard University (1933-1954)**

Robert Treat Paine naît à Cambridge dans l'état actuel du Massachusetts aux États-Unis, et sur les territoires autochtones Pawtucket,

---

18 Dans cette thèse, j'emploie le terme « colon » dans le sens du terme anglais « *settler* », utilisé dans certains cas par certain·es militant·es anti-coloniales·aux, personnes et communautés autochtones en Amérique du Nord, pour marquer le statut de personnes non autochtones qui résident sur des territoires ancestraux colonisés et qui bénéficient de privilèges liés aux pouvoirs et institutions coloniales en place. (Pour une analyse plus développée, voir : Liboiron, 2021, n. 10)

19 Tel que précisé dans l'introduction générale de la thèse, les noms et territoires autochtones cités et reconnus dans ce travail représentent un acte de reconnaissance territorial qui, sauf mention ou information contraire, ne doit être qu'attribué à l'auteur\* de ce travail.

20 <https://native-land.ca/>, entrée « Cambridge, Massachusetts, United States », consultée le 29 juillet 2022.

21 <https://native-land.ca/>, entrée « Seattle, Washington, United States », consultée le 29 juillet 2022.

Massachusetts et Naumkeag<sup>22</sup>, le 13 avril 1933. Paine profite quelques années de la campagne qui jouxte encore les environs de la ville, ainsi que celle voisine de Boston, avant de quitter temporairement la région avec sa famille en 1939. Robert Treat Paine Sr. (1900-1965, Paine Sr. dans la suite), le père de Paine, vient d'accepter une mission au Japon pour le Département d'arts asiatiques du Musée des Beaux-Arts de Boston, dont il est le conservateur adjoint<sup>23</sup> (Edwards, 1966, p. 243; Paine, 2012, 00:00:25-00:00:48). Le début de la Seconde Guerre mondiale écourte cependant leur séjour. Le père de Paine est pressé par le gouvernement étasunien de quitter le Japon « manu militari » et appelé à rejoindre l'United States Navy, basée à Washington, D.C., sur les territoires traditionnels des communautés Nacotchtank et Piscataway<sup>24</sup>, pour y tenir le poste d'analyste cryptographique pendant toute la durée du conflit (Paine, 2012, 00:00:50; Lee, 1965, p. 7). La famille retourne dans la région de Cambridge en 1945<sup>25</sup>, alors que Paine entre en huitième année à la Belmont Hill School (« Belmont Hill » dans la suite) – une école privée réservée aux étudiants reconnus garçons, située à une dizaine de kilomètres de la

---

22 <https://native-land.ca/>, entrée « Cambridge, Massachusetts, United States », consultée le 29 juillet 2022.

23 Conservateur adjoint de 1932 à 1963, Robert Treat Paine Sr. est promu conservateur en chef en 1963, deux ans avant sa mort en 1965 (Edwards, 1966, p. 243; Lee, 2000, p. 35, 40).

24 <https://native-land.ca/>, entrée « Washington, District of Columbia, United States », consultée le 29 juillet 2022.

25 Sur la base des ressources historiques que j'ai pu consulter, il est difficile de déterminer la date exacte à laquelle la famille de Paine est retournée à Cambridge. Dans son histoire du Département des arts asiatiques du Musée des Beaux-Arts de Boston, Hong-Eun Lee suggère qu'un tel retour aurait pu avoir lieu entre 1945 et 1947 : « In 1941 the Japanese galleries were closed and the valuable objects removed from displays immediately after the Pear Harbor attack as a precaution against possible vandalism until 1947. Despite the closing of the galleries, some of Japanese paintings were on view in an exhibition, 'A Thousand Years of Landscape East and West', in 1945 » (Lee 2000, 35). Les archives qui m'ont été transmises par Belmont Hill School confortent quant à elles l'hypothèse d'un retour dès 1945. Dans un questionnaire daté de 1973, Paine note y avoir passé cinq années, de sa 8<sup>e</sup> à sa 12<sup>e</sup> année de scolarité, et avoir terminé son cursus en 1950 – date à laquelle celui-ci entre à Harvard (Paine, 1973). La présence de Paine à Cambridge dès la rentrée 1945 ou peu de temps après semble donc relativement probable. Je tiens à remercier Allison Gamble et Cynthia Richardson de Belmont Hill School pour l'accès à ces archives.

ville de Cambridge, en territoire autochtone Pawtucket et Massachusett<sup>26</sup> (Paine, 1973; Paine, 2012, 00:00:55). Dans un entretien réalisé le 30 juillet 2012 par Douglas Sprugel, Paine note qu'en dépit du contexte martial qui marque ses séjours au Japon, puis à Washington D.C., ceux-ci lui apportent une expérience en décalage avec celle des autres étudiants de son âge au sein de l'institution – laquelle, suivant le travail d'archives effectué par Roger F. Duncan, membre enseignant et facultaire de l'école de 1945 à 1981, se voulait alors accessible sur le plan financier à des familles de statut économique relativement divers, bien que largement, si ce n'est exclusivement blanches, colons ou immigrées européennes<sup>27</sup> (Paine,

---

26 <https://native-land.ca/>, entrée « Belmont Hill, Belmont, Massachusetts, United States », consultée le 29 juillet 2022.

27 [Avertissement : Cette note reproduit des propos à caractère raciste et colonialiste]. Selon Duncan, le directeur de l'époque, Charles F. Hamilton : « did not want to see Belmont Hill School become a 'rich boy's school » (Duncan, 1985, p. 142). Le récit historique que propose Duncan de l'époque où Paine y étudie, entre 1945 et 1950, fait par contre état de l'absence de questionnements quant à la dimension raciale du processus de sélection et de recrutement de l'école, et d'une culture coloniale totalement assumée et institutionnellement normalisée, illustrée par le passage suivant : « Excitement was almost constant. The entire Lower School [l'école primaire, non fréquentée par Paine] was divided into clubs named Iroquois, Apaches, Mohawks and Pawnees. The banner of the leading tribe in each week was hung up for that week in the study hall. » (Duncan, 1985, p. 145-146). Les photographies rassemblées par Harold Prenatt, ex-membre facultaire, pour le 75<sup>e</sup> anniversaire de l'école offrent quant à elles un témoignage de l'histoire blanche de celle-ci jusqu'au début des années 2000 (Prenatt, 1998). Depuis 2018, Belmont Hill possède un « Diversity Action Plan » pour agir contre le racisme et les différentes formes de discriminations raciales au sein et en dehors de l'école – les problèmes posés par les pré-supposés essentialistes et cishétérosexistes de sa politique de non-mixité, partagés par l'International Boys' Schools Coalition (IBSC), ne sont quant à eux que très superficiellement remis en question (voir par exemple : <https://www.theibsc.org/about-ibsc/celebrate>, consulté le 29 juillet 2022). À cet égard, et bien que cela dépasse le cadre de cette thèse, il est à noter que le « Transgender Position Statement » de l'IBSC, adopté en 2018, suite à la mise en place en 2016 d'une « Transgender Task Force » (document dont l'auteur\* de ce travail a pu avoir accès sous réserve de non-publicisation), ne remet pas en question fondamentalement le cadre d'éducation promu par l'IBSC et de ses membres – il s'agit de trouver des moyens d'inclusion des personnes transgenres et « de genre non conforme » dans un cadre éducatif cishétéronormatif et cisandrocentriste. Cette « déclaration » représente de fait un appel à la « conscientisation » des écoles membres de la coalition, et suggère globalement des moyens de « gestion » (aussi bienveillants soient-ils) des personnes s'identifiant transgenres et de genre non conforme dans ces établissements. (The International Boys' Schools Coalition (IBSC), 2018) Je tiens néanmoins à remercier Amy Pursel Ahart de l'IBSC pour le partage dudit document.

2012, 00:00:54-00:01:02; Duncan, 1985, p. 141-142, 155). À Belmont Hill, Paine n'indique n'avoir eu que : « very few fond memories of » (Paine, 2012). Tout comme ses premières années en dehors des États-Unis et de Cambridge, le contexte scolaire que Paine rejoint sans enthousiasme en 1945 n'est que très peu associé par ce dernier à ses débuts naturalistes. En 1973, Paine note par exemple, en réponse à un questionnaire commandé par Belmont Hill pour la célébration des 50 ans d'existence de l'école, que son « intérêt pour les animaux [non-humains] et leur histoire naturelle a commencé à un très jeune âge » et que son parcours académique ultérieur « n'a probablement pas [été influencé par ses années à Belmont Hill<sup>28</sup>] ». Paine situe les débuts de ses intérêts naturalistes aux premières explorations qu'il entreprend dans la campagne de l'état actuel étasunien du Massachusetts :

[M]y lifelong interests in natural history [...] reflects the attitudes of permissive, long-suffering and forgiving parents who let me roam what then seemed to be uninhabited wilderness 30 miles west of Cambridge, Massachusetts (USA), and now is suburbia. I was forgiven for having pockets stuffed with earthworms and salamanders, taken on mushroom hunts, encountered beer and flying squirrels as part of a moth attractant recipe, and was encouraged to become a boy bird-watcher. (Paine, 1994, p. XXI, voir aussi: 1973; Roberts, 2016)

Ces explorations ont lieu avant même le départ de la famille pour le Japon, Mary Power et collègues notant par exemple : « Bob's early memories include sitting in the dirt driveway of his home at age 2-3, watching ants. » (Power et al., 2018, p. 2).

Paine attribue en premier lieu à son père, fervent cueilleur de champignons, l'origine de son affection pour le monde vivant (Paine, 2012, 00:02:07-00:02:42; Edwards, 1966, p. 244). Accompagner Paine Sr., raconte Paine : « was one of the avenues of putting me in touch with nature, and

---

28 Questions 1 et 2 typographiées du questionnaire et réponses manuscrites de Paine : « 1. When did you decide on your undergraduate field of concentration? ». Réponse validée par Paine : « While at Belmont Hill ». « 2. In what way did you career at Belmont Hill influence your choice? ». Réponse de Paine : « Probably didnt. My interest in animals and their natural history began at a very early age. » (Paine, 1973)

basically teaching me how to observe what was going on in a rather strange, dark corner of the natural world. » (Paine, 2012, 00:02:33-00:02:43) En dépit de la curiosité suscitée par ces excursions, l'observation des oiseaux à travers la pratique de l'ornithologie devient rapidement l'une des principales activités de Paine. Largement encouragée par ses deux parents avec, ici, dans le rôle principal, sa mère, Barbara Birkhoff (1909-1995) (Paine, 2012, 00:02:43-00:02:54; Silliman et al., 2017, p. xi), ce qui devient finalement une passion lui vaut la reconnaissance de plusieurs spécialistes de renom dès l'âge de treize ou quatorze ans. À l'époque, la région de Cambridge rassemble un nombre important d'ornithologues, amatrice·eurs et professionnel·les, réunies pour la plupart au sein du très réputé Nuttall Ornithological Club dont l'expertise fait autorité aux États-Unis<sup>29</sup> (Root, 1979, p. 156; Carroll, 2016a, p. 113; Power et al., 2018, p. 2; voir aussi Paine, 2012, 00:02:43-00:03:20). Parmi ceux-ci, Wendell Taber (1897-1960) et Ludlow Griscom (1890-1959), voisins de la maison familiale, participent activement à la formation de Paine<sup>30</sup> (Paine, 2012, 00:03:23-00:03:56; Root, 1979, p. 156). Alors qu'à Belmont Hill, Paine se contente « d'étudier le strict minimum pour éviter les ennuis académiques<sup>31</sup> » (Paine, 1973), Paine accompagne régulièrement Taber et

29 Sur la côte ouest étasunienne, le Cooper Ornithological Club, devenu ensuite la Cooper Ornithological Society, puis l'American Ornithological Society (AOS) après fusion le 11 octobre 2016 avec l'American Ornithologists' Union (AOU), tend à remplir un rôle similaire à l'époque, mais semble-t-il de moins grande ampleur. La côte ouest étasunienne compte néanmoins plusieurs ornithologues reconnues dans les milieux non autochtones. Outre Joseph Grinnell (1877-1939), qui est sans doute le plus connu, il convient de noter, à la suite de Vinciane Despret (2019, p. 47-51), l'influence et l'expertise de Margaret Morse Nice (1883-1974) et Barbara Blanchard (DeWolfe) (1912-2008) dans le domaine – une mention importante considérant le mentorat exclusivement (cis) masculin cité par Paine. Pour l'anecdote historique, Blanchard a effectué son doctorat en zoologie sous la supervision de Grinnell aux dépens du dernier, qui l'a accueilli avec la plus belle forme de cismysogynisme qui soit, et du dédain de celui-ci pour certains groupes d'organismes vivants. Rothstein raconte : « When Barbara first met with Grinnell and expressed her interest in working on birds, he told her that studying something like a worm would be easier, but he quickly relented and accepted a Ph.D. project on birds when she told him that invertebrates did not interest her very much. » (Rothstein, 2010, p. 236) (sur Grinnell, voir par ex. : Linsdale, 1942; Sur Nice, voir aussi : Trautman, 1977).

30 Dans un courriel adressé à Connie Rinaldo, ancienne responsable de la bibliothèque Ernst Mayr du Musée de zoologie comparée, Paine mentionne également l'influence de James Greenway (1903-1989) (Paine, 1954, vol. 1, p.1).

31 Citation originale reproduite en entier : « As I recall them, my 5 years at BHS [Belmont Hill School] were probably characterized by the minimum amount of study necessary to

Griscom dans leurs sorties, et acquiert grâce à eux une connaissance précise des techniques d'observation ornithologiques et de l'avifaune locale. Ce mentorat atteint son point culminant lorsque, quelques années plus tard, Griscom s'en remet ponctuellement à Paine pour le conduire en excursion (Peterson, 1965, p. 604). Ceci offre à ce dernier l'opportunité d'accroître significativement ses compétences dans le domaine malgré les circonstances malheureuses qui amènent Griscom à solliciter Paine<sup>32</sup> (Paine, 2012, 00:03:46-00:03:56). Cette passion pour l'ornithologie permet en outre à Paine de mettre un premier pas à Harvard University – en territoire autochtone Pawtucket, Massachusetts et Naumkeag<sup>33</sup> – par l'intermédiaire de James Lee Peters (1889-1952). Responsable du Département d'ornithologie du Museum of Comparative Zoology (MCZ) de 1932 à 1952 et président de l'American Ornithologists' Union (AOU) de 1942 à 1945 (Wetmore, 1957), Peters se rend disponible pour Paine, qui sollicite régulièrement son expertise :

[W]hen I wanted to have him [i.e., Peters] identify something or confirm something, I'd bring it to him, and until eventually he would drive over to our house a few miles away. And I would have taken him out of the woods and show him some Pileated Woodpecker's nest or a Screech-Owl's den in a hole in some big old tree. (Paine, 2012, 00:04:11-00:04:30)

Peters lui obtient en outre, et à titre exceptionnel, un accès à la collection de spécimens d'oiseaux entreposés au MCZ (Stolzenburg, 2008, p. 16; Paine, 2012, 00:04:35-00:04:42; voir aussi Paine, 1954, vol. 1, p.1). Ses années à Belmont Hill terminées, Paine intègre Harvard University en 1950 pour entreprendre un baccalauréat en paléontologie (*bachelor degree*).

---

staying out of academic trouble. » (Paine, 1973)

32 Griscom est victime de deux crises cardiaques en 1949 et 1956 qui réduisent considérablement ses capacités physiques. Paine raconte avoir conduit Griscom à plusieurs reprises après sa seconde crise cardiaque (Paine, 2012, 00:03:48-00:03:56). Cependant, Paine ayant passé semble-t-il peu de temps à Cambridge après sa diplomation à Harvard en 1954, il paraît plus probable que Paine ait assisté Griscom à la suite de sa première crise cardiaque, à la fin des années 1940. Je reporte la clarification de ce point à un travail ultérieur.

33 <https://native-land.ca/>, entrée « Cambridge, Massachusetts, United States », consultée le 29 juillet 2022.

À l'hiver 1954, alors qu'il est dans sa dernière année d'étude, Paine est repéré par Ernst Mayr (1904-2005), qui vient tout juste d'accepter le poste de professeur de zoologie Alexander Agassiz (Junker, 1996, p. 31; Winsor, 2005, p. 416). Paine s'inscrit au cours de biologie (« Biologie 40 ») enseigné par Mayr au trimestre suivant (Paine, 1954, vol. 1, p.1). Paine raconte ainsi :

[Mayr] came to Harvard in the beginning of the Winter semester of my senior year. [...] I had Ernst Mayr to myself probably twenty hours a week, talking about birds. He said, he recognized my reputation as a boy birdwatcher, and he says: 'You don't need any more fieldwork. If you want to be an ornithologist, you want to see how a museum works and how systematics works.' (Paine, 2012, 00:05:40-00:06:05)

À son arrivée à Harvard University, Mayr bénéficie déjà d'une reconnaissance internationale occidentale pour ses travaux dans le domaine de la systématique, ainsi que pour ses nombreuses publications en ornithologie et sa contribution au développement de la biologie de l'évolution dans la lignée du projet de la Synthèse Moderne, initié par Julian Huxley (1887-1975) et Theodosius Dobzhansky (1900-1975) (Bock, 1994; Junker, 1996). Cette renommée est notamment facilitée par les Jesup lecture<sup>34</sup>, série de conférences données en 1941 par Mayr à Columbia University, sur les territoires autochtones Munsee Lenape, Schaghticoke et Wappinger<sup>35</sup>, à la demande de Leslie Clarence Dunn (1893-1974), généticien et professeur au Département de zoologie de l'université. Dunn rencontre Mayr deux ans plus tôt, en 1939, lors d'une journée d'étude organisée par l'American Society of Naturalists and the Genetics Society of America sur la spéciation. La présentation qu'y donne Mayr incite Dunn à inviter ce dernier à présenter ses travaux à Columbia (Bock, 1994, p. 278-279). Puis, sur sollicitation des Columbia University Press, ces conférences donnent lieu à la publication, en 1942, de *Systematics and the Origin of Species* (Mayr, 1942, préface). L'ouvrage, tenu pour avoir bouleversé à la fois le

---

34 Voir le site de Columbia University pour une description des Jesup lecture :

[http://www.columbia.edu/cu/biology/dept/special\\_lectures/jesup.htm](http://www.columbia.edu/cu/biology/dept/special_lectures/jesup.htm), consulté le 07 janvier 2021.

35 <https://native-land.ca/>, entrée « Columbia University, 535 W 116th St, New York, New York 10027, United States », consultée le 29 juillet 2022.

domaine de la systématique et de la biologie de l'évolution, font de Mayr, selon les termes de Walter J. Bock : « a central figure in the evolutionary synthesis<sup>3637</sup> » (Bock, 1994, p. 279; voir aussi Huneman, 2019, p. 649).

Sous la direction de Mayr, Paine passe donc une grande partie de ses derniers mois à Harvard à étudier les spécimens d'oiseaux qui composent les collections ornithologiques du MCZ. Paine est poussé par Mayr à « observer avec minutie des séries de spécimens [...], à décrypter les différences subtiles dans les motifs de plumes<sup>38</sup> » (Stolzenburg, 2008, p. 17), et à développer plus généralement un sens de l'observation différent de celui des ornithologues de terrain. L'une des versions archivées de son manuscrit de recherche, ainsi qu'un courriel adressé en 2013 à Connie Rinaldo, ex-responsable de la bibliothèque Ernst Mayr du MCZ, précédemment cité en note de ce chapitre, indiquent que le projet de Paine s'inscrit clairement dans le champ de la systématique :

Our focus [of Paine and Mayr] was on a generic revision of North American sparrows<sup>39</sup>. I'd long had access to the MCZ bird division, [...], and Mayr had me studying sparrows there. I suspected he eventually wanted a MCZ publication out of it, but I got drafted

---

36 Dans cette thèse, j'utilise les termes « Synthèse Moderne » et « synthèse évolutionnaire » de manière équivalente.

37 Dans l'introduction de *Systematics and the Origin of Species*, Dobzhansky juge en ces mots la contribution de Mayr au projet de la Synthèse Moderne : « Although this book contains a critical reassessment of the evidence furnished by zoological systematics regarding the course and the mechanisms of the biological evolution, that is not what makes it unique. [...] Mayr's chief accomplishment in this book has been to correlate the evidence and the points of view of modern systematics with those of other biological disciplines, particularly genetics and ecology. » (Dobzhansky, 1942, p. viii)

38 Citation originale dans son entièreté : « He [Mayr] sent Paine through the library stacks and museum collections, had him staring at series of bird skins, deciphering subtle difference in feather patterns. » (Stolzenburg, 2008, p. 17)

39 En anglais le terme « sparrow » désigne les oiseaux de la famille des Passerellidae et Emberizidae. Paine étudie un certain nombre d'espèces de ces deux familles, dont celles du genre *Zonotrichia* (*Z. albicollis*, *Z. leucophrys*, *Z. capensis*, *Z. atricappilla*, *Z. querula*), du genre *Passerella*, ou bien encore celles alors associées au genre *Aimophila*, maintenant *Peucaea* (Paine, 1954, vol. 1, p. 1, 7, 8; vol. 2, p. 2-3).

and moved to other things.<sup>4041</sup> (Paine, 1954, vol. 1, p.1; voir aussi : Paine, 1954, vol. 2, p. 1)

Certains passages des notes de Paine qui ont été archivées au MCZ (1954, vol. 2, p. 3) soulignent la prise en compte des « facteurs d'évolution » dans son travail d'analyse, une caractéristique de l'approche de la systématique particulière à Mayr (Junker, 1996, p. 32-33). Pour exemple, Paine mobilise les concepts d'espèce et de « super-espèce » développés et appliqués par Mayr (1942, p. 7, 169-171) au problème de classification des groupes de passereaux du genre *Junco* :

The second of the above two difficulties [regarding the validity of species of *Junco*] is harder to examine for its solution [involves] the utilization of the "new species concept". In this only the sexually isolated birds producing no intergraded hybrids by chance interbreedings are considered true species. [...] [T]hose interbreeding birds in which a fairly stable hybrid population had been maintained [...] must be thought of as subspecies and so be made conspecific. Fortunately they are divisible into three groups – *vulcani*, *phaenotus*, and *hyemalis* [...]. Mayr (1942) [however] favors their inclusion as three species in one superspecies and his concepts of the specific limits of *Junco* will be followed in this paper. (Paine, 1954, vol. 2, p. 4)

Richard Root estime que la formation de Mayr a participé à élargir « [l]a prédilection [de Paine] pour l'histoire naturelle [...] en un intérêt

---

40 Paine effectue son service militaire au sein de l'United States Army de 1955 à 1956. (Paine, 1973)

41 Les notes de Paine archivées par Harvard University ne possèdent pas de référence spécifique outre la mention « (ARC 286) ». Ces archives sont conservées dans six dossiers qui m'ont été transmis par voie électronique. Le numéro de volume correspond ici au numéro du fichier électronique (dossier) et la page indiquée à celle du document dans le fichier électronique tel qu'il m'a été transmis par Robert Scott Young, les 20 janvier et 08 mars 2021. Enfin, comme je ne cite ici que les notes de cours rédigées par Paine et non les annotations, dessins ou lettres attribuées à Mayr, j'ai préféré ne pas suivre le système de référence suggéré par Harvard University. Pour un aperçu du contenu de ces archives, voir : <http://id.lib.harvard.edu/alma/990138266680203941/catalog>, consulté le 07 août 2021.

plus large pour l'évolution et la paléoécologie<sup>42</sup> [l'écologie des formes vivantes fossilisées] » (Root, 1979, p. 156), tandis que Paine reconnaît moins spécifiquement qu'il s'agissait d'une « expérience inestimable » (Paine, 2012, 00:06:02-10). L'évaluation de l'influence de Mayr sur Paine demanderait un travail de recherche historique approfondi. Néanmoins, les documents d'archives, ainsi que les biographies, entretiens et témoignages cités dans le présent travail permettent de préciser cette influence sur la carrière de Paine et le développement du concept classique d'espèce clé de voûte – permettant ainsi de soutenir une interprétation différente du parcours de Paine. Ce matériel permet également, associés à une analyse du contexte scientifique de l'époque aux États-Unis, en paléontologie et dans les sciences de l'écologie, d'émettre certaines hypothèses quant à la portée de cette influence, notamment en ce qui concerne l'attention portée aux questions d'évolution et de taxonomie dans les travaux ultérieurs de Paine en écologie des communautés – une attention qui, comme je le défends dans la suite de ce chapitre, est en effet renforcée par le passage par la paléoécologie, mais aussi, et de manière significative, l'adoption relativement explicite d'une approche eltonienne de l'écologie scientifique.

## **1.2 Influences et désillusions mayeriennes, fractures disciplinaires et retour à la paléontologie**

L'objectif de cette sous-section est d'analyser la nature et l'étendue de l'influence du passage de Paine par Harvard University dans la place accordée aux questions d'évolution dans ses recherches ultérieures en écologie des communautés et à la préférence qu'il accorde ultimement à cette dernière plutôt qu'à l'étude des fossiles. Cette analyse s'organise autour de deux pôles principaux : la spécialisation de Paine en paléontologie et la formation à la systématique par Mayr. Les thèses défendues sont, pour la première, que la diplomation de Paine en paléontologie sans la rencontre avec Mayr ne peut expliquer la familiarité de Paine avec la théorie de l'évolution par sélection naturelle et la valorisation par celui-ci d'une approche historique, évolutionnaire, du monde naturel et de ses dynamiques écologiques; et, pour la seconde, que

---

42 Citation originale reproduite en entier : « He [Paine] entered Harvard University where his predilection for natural history matured under the tutelage of Ernst Mayr and various paleontologists into a broad interest in evolution and paleoecology.» (Root, 1979, p. 156)

l'influence de Mayr suggérée par Root (1979, p. 156) sur la suite du parcours académique de Paine est ironiquement une conséquence de l'insuccès de Paine à adopter la vision de Mayr quant à la (bonne) façon d'étudier le monde vivant. La première thèse tient essentiellement à la fracture disciplinaire entre la paléontologie et la biologie de l'évolution à la fin des années 1940, début des années 1950, aux États-Unis. La seconde thèse à l'écart infranchissable, d'après Mayr, entre systématique et écologie, auquel n'échappe pas l'ornithologie.

### **1.2.1 Paléontologie, sciences de la biologie, et Théorie de l'évolution par sélection naturelle (TESN) : Fractures théoriques et disciplinaires aux États-Unis de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle à la fin des années 1960**

Dans le questionnaire de Belmont Hill, Paine indique avoir pris la décision de poursuivre ses études en paléontologie avant même la fin de ses années collégiales (Paine, 1973). Paine mentionne par ailleurs dans son entretien avec Sprugel qu'un des attraits d'Harvard University à cet égard est que : « they were probably the world setter for lots of what might what now has become known as paleobiology » (Paine, 2012, 00:04:53-00:05:07). Je reviens ici sur l'état de la discipline aux États-Unis, sa relation avec le projet de la Synthèse Moderne et l'émergence de la paléobiologie.

Aujourd'hui, il est possible d'affirmer que la Théorie de l'évolution par sélection naturelle (TESN dans la suite) fait pleinement partie du cadre théorique de la paléontologie dans la version académique occidentale et dominante de la discipline. Cette légitimité, et la place de choix qu'elle y trouve, rend probablement moins évidente la valeur de la rencontre avec Mayr et de l'enseignement dispensé à Harvard University par ce dernier en 1954. Mais en dépit du potentiel mentionné par Paine quant à la participation d'Harvard University dans l'institutionnalisation d'une approche biologique des fossiles sous le nom de paléobiologie – rôle que l'analyse historique de David Sepkoski suggère peu prépondérant jusqu'aux années 1970 (voir en particulier : Sepkoski, 2012, Chapitres 2 et 4) – l'intégration de la TESH dans la discipline et, à l'inverse, la contribution et la place de la paléontologie au sein de la biologie de l'évolution sur le plan théorique et institutionnel sont loin d'être effectives aux États-Unis en 1950 – date à laquelle Paine entame son

baccalauréat. Cette situation ne changera pas significativement avant les années 1970 (J. M. Smith, 1984, p. 401; Sepkoski & Ruse, 2009, p. 1-5; mais voir Laporte, 1983, p. 402-409).

L'une des premières contributions occidentales étasuniennes à la création d'un pont entre paléontologie et TESN, et ayant retenu l'attention des historien·nes, est le premier ouvrage de George Gaylord Simpson (1902-1984) : *Tempo and Mode of Evolution* (1944). Au moment de sa publication, l'ouvrage reste globalement ignoré des paléontologues, et ce, en dépit des retours favorables qu'il reçoit des biologistes et de l'intérêt qu'il suscite parmi les figures de la Synthèse évolutionnaire, dont Huxley et Dobzhansky<sup>43</sup> (Laporte, 1983, p. 404-405, 1991, p. 92-93). Cet accueil par Huxley et Dobzhansky représente en quelque sorte un succès à lui seul, considérant qu'à peine deux ans plus tôt, le premier, Huxley, n'envisage aucune participation active de la paléontologie au projet de la Synthèse Moderne. En raison de l'incomplétude des données fossiles, Huxley estime alors : « All that paleontology can do [...] is to assert that, as regards the type of organisms which it studies, the evolutionary methods suggested by geneticists and evolutionists shall not contradict its data<sup>44</sup>. » (Huxley, 1942, p. 31, 38, cité dans Sepkoski & Ruse, 2009, p. 3-4) En dépit du changement d'attitude que réalise la publication de *Tempo and Mode of Evolution* sur Huxley et certain·es scientifiques, la majorité des biologistes reste encore largement réfractaire à l'engagement théorique de la paléontologie sur les questions d'évolution; une situation que le peu d'enthousiasme des paléontologues à cet égard ne fait que renforcer<sup>45</sup> :

---

43 L'une des réalisations de *Tempo and Mode of Evolution* est la démonstration qu'il est possible de recourir à des méthodes statistiques en paléontologie à des fins théoriques – méthode que Simpson développe avec Anne Roe (1904-1991) à l'occasion de la publication de *Quantative Zoology* en 1939 (Simpson & Roe, 1939; Sepkoski, 2009, p. 22, 25; voir aussi, Laporte, 1983). Comme pour l'écologie scientifique quelques années plus tard, le recours aux mathématiques, dont se glorifient les sciences physiques, est perçue par les biologistes comme une condition *sine qua none* à la reconnaissance de leurs pratiques comme scientifiques. L'un des enjeux pour la paléontologie est donc de pouvoir intégrer une forme de mathématisation à sa méthodologie, ce à quoi contribuent les travaux de Roe et Simpson. Selon l'analyse de David Sepkoski, le développement de méthodes quantitatives en paléontologie reste néanmoins mineur jusqu'aux années 1960-1970 (Sepkoski, 2009, p. 34-35).

44 Pour Huxley, l'incomplétude des données fossiles pose des contraintes insurmontables au travail de théorisation (Sepkoski & Ruse, 2009, p. 3).

[Simpson] was [...] in many respects an iconoclast, and even as he appealed to the biological understanding of evolution promoted by the other major architects of the synthesis, his vision was significantly at odds with many of his paleontologist colleagues. Simpson appears to have been aware of how radical his views were—both for biologists and paleontologists. Echoing the sentiments of many contemporary biologists, he later recalled that “at the time when I began to consider this subject [of evolution] I believe that the majority of paleontologists were opposed to Darwinism and neo-Darwinism, and most were still opposed in the early years of the synthetic theory<sup>46</sup>.” (Sepkoski, 2009, p. 22)

Rejoint par Simpson en 1927, le Département de paléontologie des vertébrés de l’American Museum of Natural History (AMNH), sur les territoires autochtones Munsee Lenape et Wappinger<sup>47</sup> représente la seule exception étasunienne à la fracture institutionnelle et théorique entre la paléontologie et les sciences biologiques et de l’évolution dans le premier tiers du XX<sup>e</sup> siècle (Laporte, 1991, p. 80, 84). Chargé de sa création en 1891, Henry Fairfield Osborn (1857-1935) facilite son émergence et son développement grâce à l’acquisition en 1895 de la collection privée d’Edward Drinker Cope (1840-1897), paléontologue hautement respecté par ses pairs avec qui Osborn partage des liens intellectuels et d’amitié (Gregory, 1935, p. 453; Laporte, 1991, p. 80, 84-87, 2013, p. 2; Rainger, 1981, p. 145, 148-152). Cette acquisition, qui permet d’agrandir significativement les archives fossiles de l’AMNH, puis la nomination d’Osborn à la direction du conseil d’administration de l’institution en 1908 (Gregory, 1935, p. 454), accélèrent la mise en place d’une équipe de recherche chargée d’analyser les hypothèses évolutionnaires présentées par Charles Darwin (1809-1882) dans *L’Origine des espèces (On the Origin of Species)* (Darwin,

45 Plusieurs auteurs mentionnés ci-dessus notent qu’en plus d’un contexte institutionnel et scientifique peu favorable, Simpson lui-même tend à ralentir la révolution que semblait engager *Tempo and Mode of Evolution* lors qu’il publie *The Major Features of Evolution* en 1953 (voir par ex. : Sepkoski & Ruse, 2009, p. 4).

46 Sepkoski reproduit ici une citation de Simpson, tirée d’un article de Mayr publié en 1980, « G. G. Simpson », dans l’ouvrage *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*, à la page 455 (Sepkoski, 2009, n. 25).

47 <https://native-land.ca/>, entrée « 200 Central Park West, New York, New York 10024, United States », consultée le 29 juillet 2022.

1859). Or, bien que le projet d'Osborn et des scientifiques associées ait une dimension « évolutionnaire », l'un de ses objectifs est de développer des alternatives théoriques plutôt que des ajustements à la TESN lorsque celle-ci se révèle incapable d'expliquer les changements observables dans les archives fossiles<sup>48</sup>. Ronald Rainger, cité par Léo F. Laporte, remarque ainsi :

Owing to his intellectual and material resources as well as his energetic and dynamic leadership, Osborn created an institution of singular distinction. Within vertebrate paleontology, Osborn developed a department in which 'problems of biogeography, the process and pattern of evolution, or the relationship between inheritance and development, more than the traditional issues in systematics and stratigraphy, were the heart and soul.' (Rainger, 1988, p. 221, cité par Laporte, 1991, p. 86)

Osborn lui-même, à partir de 1895 et jusqu'à la fin de sa carrière, se trouve « motivé par [le] désir de développer une théorie globale de l'évolution qui ne s'appuierait pas exclusivement sur le néo-lamarckisme ou le néo-darwinisme<sup>49</sup> » ; un projet qu'il le conduit à proposer une conception de l'évolution dite « tétra-plastique », empiriquement soutenu par des données fossiles de mammifères dont il est spécialiste et qui fait intervenir quatre processus en interaction : « l'hérédité, l'environnement, l'ontogénie et la sélection » (Rainger, 1981, p. 149-150; voir aussi : Gregory, 1935, p. 454). Simpson, cité par Laporte, propose une explication partielle de cette tendance de certains paléontologues à se détourner de la TESN :

[because] none of the mechanistic schools ... seemed fully adequate to interpret paleontological observations ... [and] paleontologists themselves failed to find a satisfying alternative ... [,] some

---

48 Cope fait également partie des quelques paléontologues qui à cette époque cherchent à développer une théorie de l'évolution alternative à celle par sélection naturelle de Charles Darwin. À l'instar d'Osborn, Cope propose plusieurs « principes morphologiques et évolutionnaires » qui ont pour objectif d'expliquer autrement les changements observés dans les fossiles de mammifères (Rainger, 1981, p. 134-140).

49 Citation originale contextualisée : « [...] [O]n the basis of his desire to develop a comprehensive evolution theory that did not draw exclusively on neo-Lamarckism or neo-Darwinism, Osborn put forth in 1895 a new explanation for the evolution of fossil vertebrates ». (Rainger, 1981, p. 150)

paleontologists [including Osborn] began to support a non-mechanistic, that is, in a broad sense, a vitalistic explanation. (Simpson 1946, p. 52, cité dans Laporte, 1991; voir aussi : Sepkoski, 2009, p. 22)

En outre, même après la publication de *Tempo and Mode of Evolution*, Laporte remarque que : « the great majority of practitioners were still not so theoretically inclined. » (Laporte, 1991, p. 93) Enfin, comme Paine en fait plus tard et plus directement l'expérience, la paléontologie, aux États-Unis, reste fortement contrainte par ses liens institutionnels et hiérarchiques avec la géologie (voir section 1.3.1, ce chapitre). Suivant Sepkoski, il faut attendre l'arrivée de Norman D. Newell (1909-2005) à l'AMNH en 1947, pour qu'en plus des actions ultérieures de Simpson, responsable du recrutement de Newell, et de certain·es autres paléontologues (par exemple, J. Brookes Knight) (Sepkoski, 2012, p. 53,56), un rapprochement concret voit le jour entre la paléontologie comme discipline, la TESN – dans sa version promue par les actrices de la synthèse évolutionnaire – et les sciences de la biologie (et dans une certaine mesure, de l'écologie scientifique à travers la paléoécologie). À Columbia University, à laquelle est associée l'AMNH, et dans quelques autres grandes universités étasuniennes, ce rapprochement prend néanmoins plus d'une dizaine d'années et, en ce qui concerne Harvard University, Sepkoski note : « Harvard had a solid reputation for paleontology, but despite producing graduates like Raup, it was fairly conservative towards the major currents in paleobiology until the early 1970s. » (Sepkoski, 2012, p. 123)

Il est à cet égard notable, dans le contexte du présent travail, que les historien·nes n'ont à ce jour fait état d'aucune collaboration significative entre l'AMNH et le MCZ. Le seul lien entre les deux institutions, très indirect et avec peu d'incidence pour les recherches effectuées au MCZ, est l'influence possible de William King Gregory (1876-1970), chercheur à l'AMNH (Laporte, 1991, p. 84-85, 2013, p. 2), sur Alfred Sherwood Romer (1894-1973) dont il supervise les recherches doctorales (Whitmore, 1973). Romer, cité par Paine comme l'un des précurseurs de la recherche en paléobiologie à Harvard University<sup>50</sup> (Paine, 2012, 00:05:09-

50 Paine cite également Harry B. Whittington et un autre paléoécologue que l'auteur\* de ce travail n'a pas réussi à identifier. (Paine, 2012, 00:05:09-00:05:33)

00:05:33), est engagé en 1934 par Harvard University comme professeur d'anatomie comparée. Il est ensuite nommé directeur du MCZ en 1946 – poste qu'il conservera jusqu'en 1961. Romer participe au sauvetage du musée, alors en proie à d'importantes difficultés financières, et redonne à l'institution une certaine réputation grâce au recrutement de chercheurs réputés dans ce milieu, dont Mayr en 1954 et Simpson en 1959 (Whitmore, 1973, p. 4-5). Sur le plan institutionnel, Romer participe activement à créer une place à la biologie de l'évolution. Mais alors que Romer aurait pu ouvrir une porte à la paléontologie dans les sciences de l'évolution par sélection naturelle (ou inversement), créant ainsi une alternative à l'initiative d'Osborn, il s'avère qu'en dépit également de l'intérêt de Romer pour les recherches de Simpson<sup>51</sup>, il faut attendre l'entrée en poste de Stephen Jay Gould (1941-2002) en tant que curateur du MCZ en 1966 pour qu'un tel changement se produise (German, 2009, p. 419-420). Le militantisme de Gould au MCZ, sur les terres des nations autochtones Pawtucket, Massachusett et Naumkeag, couplé aux efforts de Thomas Schopf à Chicago University, sur les territoires des communautés Potawatomi, Miami, Peoria, and Kickapoo, et dont il est reconnu que l'existence de Chicago University tient historiquement au travail forcé d'esclaves afro-américain·es aux États-Unis<sup>52</sup>, ainsi qu'aux actions de David Rop à Rochester University, sur les terres de la nation Seneca, membre de la Confédération Haudenosaunee<sup>53</sup>, à celles de Newell à l'AMNH sur les territoires des communautés Munsee Lenape et Wappinger, et finalement, au dynamisme du Département de paléontologie de Yale University, en terres autochtones Quinnipiac, Paugussett et Wappinger<sup>54</sup>, permet alors de mettre fin à l'absence des « paléontologues [...] de la grande table des théoricien·nes de l'évolution [aux États-Unis]» (J. M. Smith, 1984, p. 402; voir sur ce point : Bambach, 2009; German, 2009; Sepkoski, 2009, p. 26-36).

---

51 Celui-ci se positionne favorablement à certaines des thèses présentées dans *The Major Features of Evolution* (Simpson, 1953).

52 « Land and Labor acknowledgment for UChicago », <https://guides.lib.uchicago.edu/landlaboracknowledgment>, consulté le 06 août 2022.

53 <https://native-land.ca/>, entrée « University of Rochester, 401 Elmwood Ave, Rochester, New York 14620, United States », consultée le 29 juillet 2022; <https://www.haudenosauneeconfederacy.com/>, consulté le 29 juillet 2022.

54 <https://native-land.ca/>, entrée « 105 Wall St, New Haven, Connecticut 06511, United States », consultée le 29 juillet 2022.

Enfin, Romer ayant été contraint de conserver sa charge professorale à Harvard en raison du peu de fonds disponibles au MCZ pour lui payer un salaire décent (Whitmore, 1973, p. 4-5), il est par ailleurs très improbable que Paine ait eu l'occasion d'assister à ses cours d'anatomie comparée et d'être hypothétiquement introduit à la TESN par ce biais.

La valeur du programme proposé par Harvard University en paléontologie, aux yeux de Paine et pour son parcours académique ultérieur, est donc sans doute beaucoup plus significatif pour le lien assumé par l'institution entre biologie, paléontologie et possiblement aussi écologie des plantes – un lien encore peu courant et au cœur de fortes contestations dans la discipline aux États-Unis (voir ci-dessous pour les détails) – qu'entre biologie de l'évolution (ou TESN) et paléontologie (Paine, 2012, 00:05:09-00:05-33; Sepkoski, 2009, 2012; German, 2009). Cette conclusion peut certainement paraître encore trop fortement spéculative. Néanmoins, les éléments présentés ci-dessus tendent à suggérer le caractère non anodin de l'arrivée de Mayr au MCZ en 1954 et l'introduction de Paine à la systématique avant sa diplomation pour la considération des processus évolutionnaires dans les facteurs d'organisation des communautés écologiques. Il est par contre largement injustifié de poser Mayr en responsable principal et exclusif de l'approche évolutionnaire adoptée par Paine dans ses recherches en écologie des communautés – plus encore, lorsqu'il s'agit de reconnaître, comme Paine, un rôle premier aux facteurs dits « biotiques » dans l'évolution des espèces et les conditions d'émergence et/ou de maintien de leurs communautés écologiques (c.-à-d., mettant en jeu des formes vivantes ou processus biologiques en interactions, suivant une compréhension large, naturaliste et scientifique occidentale de ces termes) (voir par ex. : Paine, 1963b. Voir section 1.4 et chapitre 2 de la thèse pour discussion). D'une part, parce que ceci reviendrait à simplifier l'histoire et à omettre les autres sources d'influence tout aussi, voire beaucoup plus majeures en la matière, entre autres : la supervision de Paine par Frederick Edward Smith (1920-2012) à Michigan University à Ann Arbor, dans l'état actuel du Michigan aux États-Unis, et sur les territoires des nations autochtones Fox, Peoria, Meskwaki et Anishinabewaki et Potawatomi<sup>55</sup> dans le cadre de ses recherches

---

55 <https://native-land.ca/>, entrée « University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, United States », consultée le 29 juillet 2022; <https://www.meskwaki.org/>, consulté le 29 juillet 2022.

doctorales en paléocéologie et les travaux en écologie animale de Charles Elton (1927, voir section 1.4 pour les détails). D'autre part, parce que Mayr n'a absolument pas cherché à enseigner à Paine une vision éco-évolutionnaire du monde vivant, bien au contraire. Ceci me permet d'aborder le second point analysé ici : la place de Mayr dans la direction prise par la carrière de Paine.

### **1.2.2 L'ornithologie comme sous-discipline de la systématique vs. de l'écologie scientifique**

Contrairement à ce qu'affirme Root (1979, p. 156), il est peu probable que Mayr ait été à l'origine de « l'intérêt » de Paine pour la paléocéologie, puis de l'écologie scientifique. Tel que mentionné en note précédemment, Paine suggère la présence d'au moins un·e paléocéologue à Harvard University parmi les chercheuse·eurs qui contribuent à son intérêt pour la discipline. Paine, avant l'arrivée de Mayr, est donc tout du moins conscient de l'existence de la paléocéologie. Mais au-delà de cette connaissance plus ou moins vague de la discipline, les récits autobiographiques et biographiques disponibles tendent à s'accorder sur le fait que la spécialisation de Paine en paléocéologie découle plus directement d'un compromis entre Paine et son directeur de thèse, Frederick Edward Smith (je détaille ce point dans la section 1.3 de ce chapitre). Il est cependant juste de noter que le choix de Paine de poursuivre ses études en paléontologie suite à sa diplomation à Harvard University en 1954 (Leach, communication personnelle, 20 janvier 2021) n'est pas totalement déconnectée de sa relation avec Mayr. Dans son entretien avec Sprugel, Paine indique les deux raisons les plus évidentes qui selon lui le conduisent à privilégier cette voie : l'absence de biologie dans le programme de paléontologie de Michigan University, qu'il intègre quelques années après sa diplomation, et l'écart sensible entre la conception de l'ornithologie par Mayr – fortement ancrée dans la systématique – et celle qui marque sa propre pratique de terrain – naturaliste, holistique et systémique. Je développe brièvement la seconde et reviens sur la première dans la section 1.3 de ce chapitre.

Un épisode relaté par Paine et repris par William Stolzenburg rend explicite la dissension entre les deux chercheurs et son impact sur la carrière de Paine en ce qui touche à l'ornithologie et, plus largement,

l'étude du monde vivant (Stolzenburg, 2008; voir aussi : Paine, 2012). L'échec de Mayr à faire de Paine un expert en systématique devient évident à l'été 1954 lorsque celui-ci est envoyé au Mexique par Mayr afin d'agrandir la collection ornithologique du MCZ. Stolzenburg raconte :

Mayr temporarily freed Paine to accompany a Harvard ornithological expedition to the tropical forests of southern Mexico. In this strange and fearsome place crawling with jaguars and fer-de-lance vipers, Paine's job was to collect birds, which he did with the museum's tool of choice. For eight hours a day, Paine plugged away with his shotgun, bagging specimens. When he returned, Mayr was waiting with questions. They had to do with distinguishing variations in plumage and bill length and eye color. Paine answered with questions of his own. What he rather wanted to know was what had lain inside their stomachs. He wanted to know how they lived, how they all interacted, how the system worked. "Those are interesting questions," said Mayr, looking Paine in the eye. "And you'll never make a professional ornithologist asking those questions." "It was 1954," remembered Paine. "And the world wasn't ready for such thinking." (Stolzenburg, 2008, p. 17; voir aussi Paine, 2012, 00:06:29-00:07:35)

Et Paine de mentionner l'échange qui suit sa mission au Mexique entre ses parents et Mayr :

[M]y mother [who] was fearless in this sort of endeavor asked Ernst Mayr: "Will my son ever become an ornithologist?" And Mayr looked her in the eye and said: "No. He's much too much in how things work". And that's basically characterized my career, but Mayr hit it right ... the nail right on the head. (Paine, 2012, 00:07:35-00:08:05)

L'issue de la supervision de Paine par Mayr souligne l'un des revers majeurs de celle-ci. Elle offre bien à Paine l'occasion de développer une pratique de la systématique informée par la TESN (Paine, 1954), et sans doute, pour les raisons mentionnées plus haut, elle lui en donne une connaissance qui ne lui aurait sûrement pas été autrement accessible à

Harvard University. Mais depuis la perspective de Mayr, si l'ornithologie est une sous-discipline de la systématique, elle-même en passe d'être intégrée à la biologie de l'évolution, l'adoption d'une perspective écologique en ornithologie n'est souhaitable qu'en vertu d'une contribution à la réalisation des objectifs de l'une ou l'autre discipline – contribution dont le potentiel pour Mayr paraît de toute évidence tout sauf établi. Certes, Mayr tient compte dans ses écrits de certains facteurs écologiques. Par exemple, lorsqu'il aborde le processus de spéciation<sup>56</sup> (Bock, 1994, p. 312-313) ou, plus tard, lorsqu'il propose une révision du concept biologique d'espèce (Mayr, 1982; voir aussi : Hengeveld, 1988). Mayr est par ailleurs associé à ce que Philippe Huneman nomme l'« acclimatation » écologique de la Synthèse Moderne<sup>57</sup> (Huneman, 2019). Huneman note par exemple les remerciements qui lui sont adressés par Warder Clyde Allee (1885-1955), Orlando Park (1901-1969), Alfred E. Emerson (1896-1976), Thomas Park (1908-1992) et Karl P. Schmidt (1890-1957) pour sa révision partielle de la section « Ecology and Evolution » dans *Principles of Animal ecology* (Allee et al., 1949) – ouvrage de synthèse, qui met pour la première fois en relation les principes de l'écologie, principalement de l'écologie animale, et de la biologie de l'évolution dans leur forme occidentale<sup>58</sup> (Allee et al., 1949, p. vii; Huneman, 2019, p. 651-653).

---

56 Bock note par exemple : « Mayr did discuss adaptations to differing ecological conditions during speciation, but this was never a major part of his thinking. Much of the early important discussion of the ecological aspects in the speciation process were published by Lack (1944, 1949, 1971). Lack stressed these aspects of speciation in both the initial allopatric and the later sympatric phases of speciation. Mayr knew and used Lack's conclusions in his writings. » (Bock, 1994, p. 312-313)

57 Huneman justifie l'emploi du terme « acclimatation » par les raisons suivantes : « On various topics and questions, some elements of the Synthesis informed ecological thinking, while at other points the Synthesis was removed from ecological theorizing. Thus, I speak of acclimation (of the Synthesis within ecology) rather than of unification (of ecology and evolution), integration (of ecology within the Synthesis), or synthesis (between ecology and the Synthesis) » (Huneman, 2019, p. 637).

58 Allee et al. expriment dans la préface de l'ouvrage leur souhait de ne pas dissocier les deux grandes catégories de principes ou lois générales qui guident la recherche en écologie occidentale, en plaçant d'un côté les principes fonctionnalistes – au sens « physiologiste » du terme (voir Dussault, 2018) – et d'un autre côté les principes évolutionnaires. À l'inverse, Allee et al. espèrent à travers cet ouvrage démontrer le « lien essentiel » (*essential interrelation*) qui unit « ces deux aspects de l'écologie » et « à travers cette mise en relation, offrir une meilleure représentation de l'écologie » (Allee et al., 1949, p. vii, idem pour la citation originale).

Enfin, si Mayr n'a pas dirigé Paine vers la paléoécologie, celui-ci a su identifier le type de questions qui animait son étudiant et qui, sous l'impulsion de Smith, vont définir le cadre de ses recherches en écologie.

Il reste qu'en cette période qui entoure la diplomation de Paine, le fait que Mayr ne conçoive aucune collaboration possible entre systématique et écologie scientifique vient à la fois mettre un terme aux projets de carrière de Paine (et de ses parents) dans le domaine de l'ornithologie et à éloigner celui-ci de l'écologie. Au sortir de son service militaire, en 1956, Paine qui reconnaît la valeur de sa formation à Harvard, se tourne en effet de nouveau vers la paléontologie (Paine, 2012, 00:08:14-22; voir aussi Lubchenco, 2016).

### **1.3 Le tournant doctoral : De la paléontologie à la paléoécologie à l'écologie des communautés (1956-1961)**

#### **1.3.1 La paléoécologie comme plan B. Des désillusions paléogéologiques à la rencontre « salvatrice » avec Frederick Edward Smith**

La section 1.2 a offert un aperçu de la fracture disciplinaire et théorique entre les sciences de la biologie de l'évolution par sélection naturelle et la paléontologie aux États-Unis, de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle à la fin des années 1950. L'intérêt variable des paléontologues pour les questions d'évolution, qu'ils adoptent ou non une perspective darwinienne, ralentit à un autre niveau le rapprochement des deux disciplines.

Il faut en effet attendre la fin des années 1960 pour que le débat entre ceux qui appellent au rapprochement de leur discipline avec les sciences du vivant et ceux qui considèrent qu'une rupture avec la géologie n'est pas souhaitable produisent des changements institutionnels majeurs aux États-Unis<sup>59</sup> (Sepkoski, 2009, p. 26-27). Avant 1970, la

---

59 Aujourd'hui encore, à Michigan University, l'enseignement et la recherche en paléontologie dépendent du Département des sciences géologiques, renommé au début des années 2010 « Département des Sciences de la terre et de l'environnement ». La biologie de l'évolution est quant à elle associée aux sciences de l'écologie depuis 1975 suite à la réorganisation des Départements de zoologie et de botanique au sein de l'université, ainsi qu'à la création subséquente du Département de biologie de l'évolution et d'écologie. Voir : <https://lsa.umich.edu/eeb/about-us/history.html> ; <https://lsa.umich.edu/earth/about-us/department-history/department-chairs.html>, consultés

paléontologie est largement conçue comme une sous-discipline de la géologie. Ainsi, lorsque Paine intègre l'école d'études supérieures Rackham de Michigan University à Ann Arbor, en terres autochtones Fox, Peoria, Meskwaki et Anishinabewaki et Potawatomi, c'est en tant qu'étudiant du Département de géologie. Contrairement à Harvard, où Paine bénéficie d'une formation relativement motivante, en partie grâce à la dimension biologique des enseignements fournis (Paine, 1973, 2012), les cours dispensés à Michigan University se révèlent plus que décevants (Paine, 2012, 00:08:22-00:08:33; voir aussi : H. Burgess et al., 2013, p. 5). L'une des raisons est qu'en plus d'être encore largement séparés institutionnellement et sur le plan théorique des sciences du vivant, l'enseignement et le développement de la recherche en paléontologie sont fortement influencés par les intérêts économiques des compagnies pétrolières. Celles-ci mobilisent l'expertise de paléontologues et de géologues pour identifier de potentiels sites d'exploitation, ciblant tout particulièrement les scientifiques avec une spécialisation en sédimentologie et en paléoécologie (Rainger, 2001, p. 1059; voir aussi Sepkoski, 2009, p. 18, 2012, p. 52-53). Sepkoski note par exemple l'irritation de Newell, qui en 1948-1949 écrit :

'[T]he majority of teachers of paleontology' being 'stratigraphers or petroleum geologists, concerned entirely with the application of paleontology to geology [...] Little progress is being made toward an understanding and interpretation of fossils and their life environment.' (Newell n.d., cité dans Sepkoski, 2009, p. 29)

Paine qui ne trouve aucun intérêt dans les connaissances utiles aux compagnies pétrolières est, selon ses propres termes, « sauvé de la géologie<sup>60</sup> » (Power et al., 2018, p. 3) par Smith dont il suit les cours de zoologie et de statistiques (Paine, 2013a, p. 21). À la fin de sa première année, en 1957, Smith propose à Paine de le superviser et assure son inscription *in extremis* dans le programme d'études supérieures du Département de zoologie<sup>61</sup> (Paine, 2012, 00:08:51-00:09:17; Carroll, 2016a, p. 114). Smith, tout comme Mayr, est largement crédité par Paine pour la

---

le 11 février 2021.

60 Citation originale contextualisée : « In a conversation with one of us, Bob recently quipped "Freddie [i.e., Frederick E. Smith] saved me from geology." » (Power et al., 2018, p. 3)

direction prise par sa carrière scientifique. Mais bien qu'eux-deux écartent – ou tentent d'écarter – leur étudiant de la paléontologie, leur influence est clairement distincte.

La rencontre avec Mayr permet à Paine de prendre conscience, peut-être vraiment clairement pour la première fois, que sous-jacente à son intérêt pour l'ornithologie réside une curiosité pour l'ensemble du système écologique dans lequel les oiseaux et populations d'oiseaux évoluent – au sens large, écologique et évolutionnaire, du terme. Elle lui permet aussi d'obtenir une formation en systématique, informée par certains principes de la TESN, qui – comme reconnu dans la section 1.2 – joue certainement un rôle dans l'attention qu'il porte aux facteurs d'évolution en écologie. Détourné par Mayr de l'ornithologie, réduite à une sous-discipline de la systématique (et probablement aussi par Griscom, qui selon Roger T. Peterson, n'a pas pour réputation de pousser ses étudiant·es à faire de l'ornithologie leur profession, et ce, même si Paine n'est pas strictement « supervisé » par Griscom (Peterson, 1965, p. 603)), Paine n'est pas pour autant incité par Mayr à se spécialiser en écologie scientifique.

Smith représente la figure intellectuelle et académique qui, volontairement ou non, conduit Paine à quitter définitivement la paléontologie. Smith, « vénéré » par Paine du propre aveu de ce dernier (H. Burgess et al., 2013), réussit à la fois à convaincre (partiellement) Paine d'abandonner son intérêt pour les questions de paléobiologie et à diriger le désir de compréhension du monde vivant de ce dernier vers les questions d'écologie scientifique. Tel que mentionné, le passage par la paléoécologie mentionné par Root (1979, p. 156) est le résultat d'un compromis entre Paine et Smith qui offre, sans planification en amont de la part de Smith, le contexte propice à ses premiers travaux en science de l'écologie. En ce sens, il ne s'agit pas tant de « l'évolution [des] intérêts [de Paine] de la paléontologie à l'écologie » (Root, 1979, p. 156). Il s'agit plutôt d'un changement de cadre académique, possiblement favorisé par une introduction à la paléoécologie à Harvard University et une approche systémique du monde

---

61 Paine raconte ainsi : « Fred Smith, I'm taking a course from, on the very last day that the Zoology Department that Michigan was admitting students, came over and said: 'You don't want to be a geologist, how would you like to be a zoologist? And if you'll get your papers from Geology, I will get you admitted to the Zoology Department at Michigan and you will be my student'. And that's where it all began. » (Paine, 2012, 00:08:50-00:09:15; voir aussi H. Burgess et al., 2013, p. 5)

vivant pointée du doigt par Mayr, finalement rendue possible par Smith. Cela explique aussi sûrement pourquoi Smith est l'un des rares chercheurs<sup>62</sup> explicitement cités par les étudiant·es de Paine, ainsi que les auteurices de biographies qui ne l'ont pas eu pour professeur ou directeur, lorsqu'il s'agit de noter les fondements théoriques de ses premières recherches (en particulier celles qui concernent le rôle des espèces prédatrices dans l'organisation des communautés écologiques, voir plus particulièrement chapitre 2) (Estes et al., 2016, p. 2906; Lubchenco, 2016; voir aussi Paine, 2013a, p. 21). Les sections suivantes présentent le contexte scientifique et écologique, ainsi que le cadre méthodologique et théorique des recherches doctorales et paradoctorales de Paine.

L'objectif de cet exposé au-delà de son intérêt historique est d'introduire le cadre d'émergence du concept classique d'espèce clé de voûte en tenant compte du processus de formation et de recherche scientifique dans lequel celui-ci s'inscrit – c.-à-d. en posant l'hypothèse non pas d'un concept qui résulterait directement, et nécessairement, de la trajectoire prise par le parcours personnel et académique de Paine dans un contexte académique occidental, blanc, étasunien, à bien des égards largement privilégié. L'objectif est, du moins, de soumettre l'hypothèse que ce parcours, qui sur le plan personnel et académique est tout sauf linéaire – et loin d'avoir été préétabli par Paine ou son entourage dont les témoignages à ce sujet sont disponibles –; que ce parcours, donc, conduit Paine à proposer un nouveau concept écologique d'espèce à l'aune de considérations que l'analyse historique de cette trajectoire permet de mettre en valeur. En particulier, la valeur éthique et esthétique qu'attribue Paine aux interactions et ensembles écologiques, aux formes animales, vertébrées et invertébrées non-humaines, qui soutiennent et contribuent à ces interactions, à laquelle s'ajoute sa motivation, guidée par une pratique naturaliste et scientifique, à comprendre l'organisation et les dynamiques de ces interactions, l'histoire et les conditions de maintien de ces collectifs écologiques, puis, enfin, les liens entre les deux.

---

62 Les scientifiques académiques cités·es par Paine comme ayant marqué·es son parcours naturaliste et scientifique sont toutes identifiés·es par Paine, leurs biographes, collègues et institutions comme des hommes a priori cisgenres.

### 1.3.2 Sur la piste de populations de « fossiles vivants »

En 1957, Paine entame donc un doctorat en zoologie sous la direction de Smith à Michigan University. Smith est un écologue des populations, spécialiste des brachiopodes. Celui-ci étudie le plus souvent en collaboration avec Edward R. Baylor<sup>63</sup>, également professeur au Département de zoologie de la Michigan University, la réponse de populations de *Daphnia magna* et celles qui appartiennent à l'ordre des Cladocera à divers stimuli environnementaux (Voir par ex. : Baylor & F. E. Smith, 1953a, 1953b, 1958; F. E. Smith, 1963; F. E. Smith & Baylor, 1960). Paine a quant à lui une connaissance de ces organismes grâce à sa formation en paléontologie, à la fois en raison de leur présence élevée dans les archives fossiles (Carroll, 2016a, p. 114; Paine, 1963a, p. 188), l'engouement des paléontologues depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle pour l'analyse morphologique de leurs formes vivantes, et les travaux effectués depuis près d'un siècle sur l'histoire naturelle de certaines espèces (Paine, 1962c, p. 597, 1963a, p. 190; voir aussi Greenberg et al., 2010, p. 154). L'enjeu pour Paine est de convaincre Smith qu'il est possible d'étudier l'écologie de populations d'individus vivants, présentes dans certains milieux naturels des États-Unis, alors que Smith, qui doute de cette possibilité, effectue exclusivement ses recherches à partir de populations de laboratoire<sup>64</sup>. Paine explique ainsi à Hillary Burgess et collègues qui l'interrogent en 2013 sur les moments clés de sa carrière académique :

The brachiopod I worked on had a fossilized record that goes back to right after the Cambrian. I wanted to know--these organisms

---

63 L'auteur\* de ce travail n'ait pas parvenu à trouver les dates de naissance et de décès d'Edward R. Baylor.

64 Paine raconte également à Hillary Burgess et collègues comment Smith remet en doute la nécessité même de quitter Ann Arbor pour étudier le monde vivant alors que, à l'instar de l'expérience qu'en fait Paine dès l'enfance à travers la cueillette de champignons et l'ornithologie, Smith remarque : « 'I can assure you that in the dirt in my front lawn there are probably 60-70 species of micro arthropod that we know nothing about, a rich and mysterious assemblage' » (H. Burgess et al., 2013, p. 2, voir aussi : 2013, p. 5)– une remarque que Paine reprend à son compte dans une certaine mesure lorsque, bien qu'ayant largement voyagé durant sa carrière, il promeut l'étude locale, détaillée et à long terme de communautés écologiques particulières (ce point est repris à différents endroits de la thèse). Je tiens à remercier Emily Grason et Fletcher Halliday pour l'accès à la version prépublication de cet entretien, aujourd'hui non disponible dans sa version en ligne sur le site BioDiverse Perspective : <https://biodiversity.tamu.edu/2014/12/biodv/>, consulté le 29 juillet 2022.

are basically morphologically unchanged--I wanted to know whether there was any clue that one could garner by studying them, as to what contributed to their 450 plus million years of generic longevity. I did this by going out there and observing and doing my best to quantify things. (H. Burgess et al., 2013, 5)

Mais avant de pouvoir effectuer ces observations, Paine se doit d'effectuer des : « exploratory trips from Ann Arbor (University of Michigan) in 1957 and 1958, just to prove to my advisor that brachiopods could be found. » (Paine cité dans Greenberg et al., 2010, p. 154; voir aussi, Carroll, 2016a, p. 114; Paine, 1963a, p. 188). À des fins « d'exploration » donc, Paine voyage le long du littoral des états actuels de la Caroline du Nord, de la Géorgie jusqu'au Golfe du Mexique, qu'il atteint depuis la Floride, et un certain nombre de territoires autochtones pour lesquels je me permets exceptionnellement de renvoyer à la représentation cartographique, disponible au lien suivant : [native-land.ca](http://native-land.ca). Durant ce voyage, Paine repère plusieurs sites de peuplement de *Glottidia pyramidata* (*G. pyramidata* dans la suite), ainsi que quelques autres espèces de brachiopodes. Après avoir collecté ses premiers spécimens (Paine, 1963a, p. 188), et de retour à Ann Arbor, Paine convainc Smith de la faisabilité de son projet de recherche qui, à l'été 1959, lui donne son feu vert pour entamer son doctorat sur l'écologie de *G. pyramidata*.

Paine restreint ses recherches à deux ensembles de populations de *G. pyramidata* repérés en Floride : ceux du Cape Haze Marine Laboratory dans la collectivité de Placida, sur les territoires autochtones Mascogo, Calusa et Miccosukee; et ceux voisins de l'Alligator Harbor Marine Laboratory, laboratoire d'écologie marine situé non loin de la localité de Panacea, sur les terres des nations Apalachees et Muscogee<sup>65</sup>. À l'Alligator Harbor Marine Laboratory, le directeur de l'époque, Harold Humm<sup>66</sup>, fournit gracieusement à Paine un hébergement et le soutien logistique nécessaire à ses recherches de terrain et de laboratoire du mois de septembre 1959 au mois d'août 1960<sup>67</sup> (Greenberg et al., 2010, p. 154; voir aussi : Paine, 1963a, p. 187, 1962b, 1962a, p. 516-517; Power et al., 2018, p. 3). Dans le cadre de ces

---

65 <https://native-land.ca/>, respectivement entrées « Placida, Florida, United States » et « Panacea, Florida, United States », consultées le 06 août 2022.

66 L'auteur\* de ce travail n'ait pas parvenu à trouver les dates de naissance et de décès de Harold Humm.

travaux, Paine s'intéresse aux relations d'association, de prédation et de parasitisme entre les populations de *G. pyramidata* et les populations d'autres espèces qui coexistent sur ces deux sites (par exemple, le dépôt d'œufs par d'autres espèces de mollusques sur la coquille de *G. pyramidata* ou la relation parasitique entre les vers de la sous-famille des Gymnophallinae et *G. pyramidata*, et la conséquence de la présence des premiers chez les individus de la seconde) (Paine, 1963a, p. 192-193). Il étudie également l'influence que ces relations peuvent avoir sur les dynamiques populationnelles de *G. pyramidata*, à savoir la variation à travers le temps du nombre d'individus adultes et de larves observables dans les aires écologiques étudiées (Paine, 1963a, p. 207-210). Paine, enfin, étend ses conclusions au-delà de l'écologie actuelle de *G. pyramidata* et utilise cet ensemble de données biologiques et écologiques pour expliquer les conditions de persistance de cette espèce de brachiopodes sur une échelle des temps évolutionnaire, aussi qualifiée de géologique (Paine, 1963a, p. 210-211).

Moins évident sans doute dans le cadre d'un travail de paléoécologie, et où le niveau d'étude est celui de populations d'organismes, la méthode utilisée par Paine se veut dans ses propres termes « naturaliste » (*life history approach*) (Paine, 1963a, p. 187) – c'est-à-dire, qu'en plus d'être une étude de terrain, où il s'agit d'étudier des populations d'organismes dans un certain environnement naturel, celle-ci tient compte, dans le cadre et en plus des considérations précédemment exposées, de la biologie des organismes de l'espèce *G. pyramidata*, des stades larvaires aux stades de vie plus avancés de ces brachiopodes. Ce choix méthodologique n'est pas justifié, mais est présenté par Paine comme : « [a] requirement basic to

---

67 Les données utilisées par Paine sont essentiellement des données d'observations récoltées sur les plages de ces deux sites. Paine effectue toutefois quelques expériences en laboratoire avec, pour objectif, de préciser le taux de survie des individus *G. pyramidata* dans certaines conditions environnementales. S'ajoute à ces expériences de laboratoire, et dans le même objectif, une expérience de terrain qui consiste à recouvrir les organismes d'une certaine quantité de sable afin de déterminer leurs capacités de survie à divers seuils de recouvrement (Paine, 1963a, p. 191). En 2013, à l'occasion d'un entretien avec Hillary Burgess, Halley Froelich et Emily Grason, Paine évoque les difficultés liées à son terrain d'étude, notant que, comparativement aux milieux intertidaux rocheux qui constituent son environnement de recherche ultérieur : « in a soft-bottom situation--both the species and the physical setting doesn't lend itself to experiments of any sort. Rocky shores you can do almost anything, soft-bottom situations are very difficult. » (H. Burgess et al., 2013, p. 5)

understanding natural communities, their composition and organization » (Paine, 1963a, p. 187). Or, comme je le montre dans le chapitre 2 (voir aussi discussion dans le chapitre 3), cette dimension naturaliste conserve une place centrale dans les travaux de Paine plus directement initiateurs du concept d'espèce clé de voûte (voir par ex. : Ecological Society of America, 2001, p. 28; Wilbur, 1998, p. i). Plus encore, la thèse défendue dans ce travail est que cette approche naturaliste ne peut être séparée du contenu dit « sémantique » du concept, c'est-à-dire, et en simplifiant à l'extrême aux fins de l'exposition, ce qui permet d'en faire sens dans sa version classique ou historique (voir chapitre 4 pour les détails et discussion).

Les sections précédentes de ce chapitre ont montré que cette approche naturaliste tient en partie au contexte d'éducation et de formation académique de Paine, avant son arrivée à Michigan University en 1956 et le début de son doctorat en 1959. Une autre thèse soutenue dans ce travail est que cette vision de l'écologie scientifique, ainsi qu'une partie du cadre théorique du concept d'espèce clé de voûte, est intimement liée à l'approche de l'écologie développée par Elton dans *Animal ecology* (1927) – ouvrage cité par Paine dès ses premières publications. Dès les lignes introductives d'*Animal ecology* en effet, Elton présente l'écologie comme « histoire naturelle scientifique » (Elton, 1927, p. 1; voir aussi Paine, 1994, p. 11-12). Pour Elton, cette histoire naturelle scientifique (« l'écologie ») se distingue et doit se distinguer de la pratique zoologique occidentale prédominante au début du XX<sup>e</sup> siècle, essentiellement effectuée en laboratoire et dirigée vers la résolution de questions de morphologie et de physiologie animales, par ailleurs, indifférente à l'espèce des animaux étudiés<sup>68</sup>. L'une des visées premières de l'écologie

---

68 Dans les termes d'Elton : « It was an age of studying whole problems on many animals, rather than the whole biology of any one animal. » (Elton, 1927, p. 2). Il faut néanmoins distinguer la critique émise par Elton quant à la prédominance des études morphologiques et physiologiques en zoologie entre 1900 et 1930 et la valeur que les connaissances relatives à la physiologie des animaux peuvent avoir pour l'écologie animale. Elton reconnaît que ces dernières, et le travail de laboratoire qu'elles peuvent nécessiter, font partie de la trousse à outils de l'écologue. Celles-ci s'avèrent notamment utiles lorsqu'il s'agit d'identifier les facteurs environnementaux qui limitent l'action et la distribution de certaines populations espèces dans un habitat particulier (Elton, 1927, p. 44-47). Il est par ailleurs important de considérer l'héritage physiologique de l'une des branches dominantes de l'écologie qu'est l'écologie des écosystèmes (Dussault, 2018, p. 5-6).

scientifique doit être, par contraste, d'arriver à dénouer la complexité des relations qu'entretiennent « les animaux [et les autres formes d'êtres vivants] avec leurs environnements naturels<sup>69</sup> (*natural surroundings*) » (Elton, 1927, p. 3). Or, pour Elton, la conduite adéquate de cette recherche impose deux choses aux écologues : d'une part, d'aller se confronter à cet « air libre qui [pour les zoologistes] semble tellement froid<sup>70</sup> » et peu avenant (Elton, 1927, p. 3, pour les détails de la méthode à suivre selon Elton, voir : p. 168-178); d'autre part, elle les engage à acquérir un large panel de connaissances et de compétences théoriques et pratiques :

[I]t must be quite clear that the study of the manner in which environmental factors affect animals lies on the borderline of a great many different subjects, and that the task of the ecologist is to be a sort of liaison officer between these subjects. [...] At the same time there are problems in the reactions of animals with their environment which call for a special point of view and a special equipment, and one of the most important of these is a slight knowledge of a number of different subjects, if only a knowledge of whom to ask or where to look up the information that is required. (Elton, 1927, p. 34-35, voir aussi : p. 164-168)

La méthode dite naturaliste, adoptée et défendue par Paine répond à cette double exigence. Elle dépend, premièrement, de données d'observation récoltées sur le terrain (données empiriques obtenues et mobilisées aux fins de son projet de recherche) et présuppose une analyse interdisciplinaire, fondée sur les cadres théoriques, travaux empiriques et – comme je le défends dans le chapitre 4 – un ensemble de croyances qui soutiennent et constituent la pratique, ainsi que la connaissance produite et partagée par les communautés de recherche concernées (dans ce cas-ci,

---

69 Citation originale contextualisée : « It is one of the objects of this book [*Animal ecology*] to show that zoologists require quite special methods of their own in order to cope properly with the problems which face them in animal ecology. [...] When we take a broad historical view, it becomes evident that men have studied animals in their natural surroundings thousands of years – [...]. » (Elton, 1927, p. 3)

70 Citation originale contextualisée : « the discoveries of Darwin, himself a magnificent field naturalist, had the remarkable effect of sending the whole zoological world flocking indoors [...], and whence they are now beginning to put forth cautious heads again into the open air. » (Elton, 1927, p. 3)

les sciences de la biologie, de l'évolution, de la paléontologie, de l'écologie des populations occidentales). Deuxièmement, et en plus de l'aide matérielle offerte par l'Alligator Harbor Marine Laboratory, les recherches de Paine impliquent la propre capacité de celui-ci à s'adapter aux autres contraintes rencontrées sur le terrain et aux défis posés par une compréhension large, multidimensionnelle de son sujet d'étude (contraintes et défis qui peuvent être liés, comme dans le cas de la catégorisation taxonomique des organismes observés, un enjeu de premier plan pour Elton). Cette compétence ne tient absolument pas à la seule personne de Paine. Elle représente, pour Elton et telle qu'exemplifiée par Paine, une « capacité » acquise via le soutien de divers individus, collectifs, institutions organisations, etc., ici : chercheuse·eurs, assistant·es de recherche et techniques, taxonomistes, bourses de recherche et accès aux collections du MCZ, de l'AMNH, etc. (Paine, 1963, p. 187).

Ainsi, si l'étude de *G. pyramidata* peut à première vue n'être que d'un intérêt incertain pour l'analyse historique et philosophique du concept d'espèce clé de voûte – sur le fond, il est clairement délicat d'établir une substantielle relation –, celle-ci se révèle importante à prendre en compte en ce qu'elle vient poser, en plus d'illustrer de manière éclatante, plusieurs dimensions de la pratique scientifique de Paine. Les travaux initiaux de Paine qui s'avèrent plus directement liés à l'émergence de ce concept, et qui ont lieu lors de ce séjour à l'Alligator Harbor Marine Laboratory, impliquent en effet d'ores et déjà aussi cette pratique qui plus tard vaut à Paine le titre de : « experimental naturalist » (Paine, 1973). Celle-ci, pour en résumer plus formellement les principaux points, représente donc une pratique scientifique de terrain, plus tard indissociable, aux yeux de Paine, de sa dimension expérimentale, dont l'objectif est d'obtenir des données empiriques pour développer, tester, soutenir des hypothèses et systèmes théoriques. Il s'agit en ce sens – et bien que cela puisse sembler évident – d'une approche empiriste de la connaissance scientifique du monde écologique. Cette approche naturaliste scientifique<sup>71</sup> représente également une approche holistique des

---

71 Dans la thèse, je parle d'approche « naturaliste et scientifique » lorsque je souhaite insister sur la mise en relation de deux ensembles de pratique et systèmes de connaissance, sur leur complémentarité ou sur leurs différences. Je parle d'approche « naturaliste scientifique » lorsque je souhaite désigner le résultat de cette mise en relation.

phénomènes écologiques, en ce qu'elle prend en compte différentes dimensions connues et/ou supposées de ceux-ci. Elle implique, par suite, une analyse multi- ou interdisciplinaire, voire transdisciplinaire, en ce qu'elle aborde ces dimensions et analyse les données relatives à celles-ci, à partir des ressources disponibles au sein de champs de recherche, d'action et de connaissances distincts (académiques et non académiques). Enfin, elle se doit d'être collaborative, pour les raisons soulignées par Elton, mais aussi pour des raisons éthiques et politiques (par exemple, l'accès à des territoires non cédés et sous juridiction autochtone), et ce, même lorsqu'il s'agit de projets de recherche menés en grande partie par un seul individu (comme dans le cas de Paine).

J'en viens maintenant à la présentation des recherches paradoctores de Paine qui posent les bases empiriques et théoriques du concept d'espèce clé de voûte.

#### **1.4 Espèces prédatrices, stabilité écologique et évolution**

De l'automne 1959 à l'été 1960, Paine, alors en séjour à l'Alligator Harbor Marine Laboratory, dans l'état actuel de Floride et en territoire autochtone Apalachees et Muscogee dans le cadre de son doctorat, s'intéresse à un groupe d'espèces prédatrices de la classe des gastéropodes. L'une des caractéristiques de ces espèces est que leurs membres sont facilement observables pour Paine du fait de leur taille relativement grande – la longueur de leur coquille mesurée du plus haut point à l'ouverture varie de 6 à 35 cm (Paine, 1963b, p. 63, 1963b, tbl. 1). À marée basse, sur la bande sableuse qui clôt la zone portuaire de l'Alligator Harbor, Paine procède à l'observation des interactions trophiques entre huit de ces espèces d'escargots et leurs proies (Paine, 1963b, p. 64; voir aussi Carroll, 2016a, p. 114-115). Les organismes consommés par les escargots incluent des gastéropodes, des polychètes, des organismes de la sous-classe des Cirripedia et de la classe des Polychaeta, une espèce de bernacle et des organismes en décomposition (Paine, 1963b, Table II). Parmi les gastéropodes, sept des huit espèces prédatrices sont elles-mêmes les proies de quatre d'entre elles<sup>72</sup>. L'exception notable est

72 Suivant la taxonomie utilisée par Paine, *Fasciolaria tulipa*, *Fasciolaria hunteria*, *Busycon contrarium*, *Busycon spiratum*, *Murex florifer*, *Polinices duplicatus*, sont elles-mêmes les proies de *Pleuroploca gigantea*, *Fasciolaria tulipa*, *Fasciolaria hunteria* et/ou *Busycon spiratum* (Paine, 1963b, p. Table II). Je suis ici cette désignation taxonomique pour

*Pleuroploca gigantea* (*P. gigantea* dans la suite), qui n'est la proie d'aucune autre dans le système écologique étudié par Paine et est, pour cette raison, qualifiée de « superprédatrice ».

Paine utilise ce système écologique pour tester un certain nombre d'hypothèses qui incluent les considérations écologiques et évolutionnaires suivantes : le rôle que jouent les interactions trophiques interspécifiques dans les conditions de stabilité des communautés écologiques (Paine, 1963b), les conditions de coexistence d'espèces qui partagent une proximité phylogénétique<sup>7374</sup> (Paine, 1962a), et les facteurs qui déterminent, contraignent ou favorisent les habitudes alimentaires des espèces animales non-humaines (Paine, 1962a, 1963b). Cette sous-section aborde les premier et troisième ensembles de considérations et se focalise sur l'une des trois publications qui résultent de ce travail parallèle, à savoir l'article « Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods », publié en 1963 dans la revue *Ecology* (Paine, 1963).

---

éviter des confusions possibles entre le texte original et les changements taxonomiques qui ont eu lieu et pourront avoir lieu depuis sa publication et la rédaction de ce travail.

73 C'est-à-dire, des espèces dont le point de spéciation qui marque le début de leur existence en tant que « lignée évolutive » ou « phylon » est soit le même, soit considéré relativement proche en raison d'un nombre restreint d'événements intermédiaires de spéciation dans leur histoire évolutive commune ou « arbre phylogénétique ».

74 L'une des présuppositions théoriques ici est que la proximité phylogénétique de deux espèces doit conduire à une forte compétition pour les ressources et à l'exclusion à moyen-court terme de l'une au profit de l'autre. La seconde hypothèse théorique est tirée des travaux de Nelson G. Hairston avec qui collabore Smith. Hairston (1959) soutient que la seule manière d'expliquer l'une des caractéristiques du modèle de partition de niche défendu par Robert MacArthur (1957), à savoir l'idée que les niches des espèces sont réparties dans une communauté de manière « contiguë, mais non-entrelacées », est d'envisager l'existence d'un facteur de compétition qui « ne peut pas être partagé, mais qui est complètement utilisé » par chacune des espèces de la communauté. Excluant l'espace comme candidat potentiel, et n'envisageant que deux facteurs explicatifs possibles, Hairston défend alors que ce qui explique ce type de partition doit être, par déduction, la nourriture (Hairston, 1959, p. 414). Partant de cette idée, théorisée par Elton (1927, p. 56), et reprise par MacArthur et Hairston, que les relations trophiques doivent être au fondement de ce qui structure une communauté écologique (ici, en ce qu'elles déterminent le niveau d'abondance des populations d'espèces distinctes qui coexistent dans un environnement donné), Paine pose l'hypothèse que les conditions de coexistence de *Busycon contrarium* et *Busycon spiratum* tiennent à une « diversification écologique », ici, à travers la diversification des relations et modalité d'accès à la nourriture des deux espèces de gastéropodes. (Pour les détails, voir : Paine, 1962a)

Cet article est clairement celui qui est le plus cité par ses étudiant·es, collègues ou à l'occasion d'entretiens, lorsqu'il s'agit de lier le parcours de Paine à l'émergence du concept d'espèce clé de voûte (voir par ex. : Carroll, 2016, p. 114-115; Power et al., 2018, p. 3; Silliman et al., 2017, p. xiv). Le plus souvent aussi cependant, cet article est uniquement présenté comme une simple première étude sur les interactions trophiques entre des espèces prédatrices animales ayant en commun une histoire évolutive et coexistantes au sein d'un même contexte écologique (espèces en « sympatrie ») dont celles-ci assurent d'une certaine manière une forme de stabilité. Je défends ici la thèse plus forte que cet article pose les bases théoriques du concept d'espèce clé de voûte et lui apporte un premier soutien empirique. Autrement dit, cet article apporte pour la première fois des éléments empiriques et théoriques en faveur du rôle central d'espèces prédatrices (ici, *Fasciolaria tulipa* et *Fasciolaria hunteria*) et superprédatrices (ici, *P. gigantea*) dans les conditions de maintien de leur système écologique et d'évolution. Cette contribution n'est pas directe. L'objectif principal de Paine dans ce travail est de démontrer empiriquement l'existence de « subdivisions » ou « sous-réseaux trophiques naturels » au sein de communautés écologiques difficiles à appréhender et à théoriser en raison de leur complexité. La « naturalité » de tels sous-systèmes écologiques ne suffit pas à leur valeur pratique et théorique. Ce qui les rend intéressant à étudier aux yeux de l'écologue est leur statut supposé d'« unités fonctionnelles » – statut qui découle de leur rôle présumé dans la stabilité de ces systèmes, ici comprise dans le sens théorique de Robert H. MacArthur (1930-1972), soit à la capacité globale des différentes populations d'espèces d'un système à résister aux fluctuations des autres populations d'espèces en présence en vertu du nombre de liens (par exemple, trophiques) qui lient ces populations d'espèces entre elles (MacArthur, 1955). Considérant cependant que cet article propose une explication des conditions de stabilité de ces unités fonctionnelles qui, d'une part et dans ce cas-ci, ne se limite pas au sens de MacArthur et qui, d'autre part, ne concerne pas cette forme de stabilité à un niveau organisationnel supérieur, je préfère éviter l'usage des termes « fonction » et « stabilité » pour la présente sous-section – tous deux étant l'objet d'intenses discussions en sciences et philosophie de l'écologie et de la biologie occidentale (sur le concept de fonction en écologie scientifique occidentale, voir notamment :

Bouchard, 2013; Dussault, 2018; Dussault & Bouchard, 2016; Jax, 2005; Malaterre et al., 2019; Nunes-Neto et al., 2013; Odenbaugh, 2019; Pour les sciences biologiques, voir par ex. : Neander, 1991; Gayon et al., 2010; Mossio et al., 2010; Huneman, 2013) (voir sous-section suivante et chapitre 2 pour la notion de stabilité). À la suite de Paine, j'emploie les termes « sous-réseaux » et « subdivisions » trophiques en référence à ces sous-systèmes trophiques et je fais usage, dans cette sous-section principalement, du terme « cohésion » plutôt que « stabilité » pour désigner le type de maintien conditionné par la présence et l'activité trophique des espèces prédatrices et superprédatrices au sein de ces sous-systèmes.

Outre son importance pour l'histoire du concept d'espèce clé de voûte et l'analyse de ses présupposés implicites, cet article permet d'aborder deux autres points majeurs. D'une part, il permet d'introduire un autre aspect de l'approche naturaliste scientifique de Paine, qu'est sa croyance en la capacité des théories ainsi produites à offrir une représentation réaliste d'entités, processus et phénomènes biologiques et écologiques – posture réaliste qui s'applique aux entités désignées et aux phénomènes identifiés, décrits, expliqués, par le concept d'espèce clé de voûte. D'autre part, il permet la mise en perspective, initiée dans la section précédente, entre l'approche écologique de Paine et celle d'Elton, et d'introduire la relation également importante entre les travaux de Paine et ceux de MacArthur, son contemporain. Je débute avec la question du réalisme.

#### **1.4.1 Réalisme métaphysique naturaliste et réalisme scientifique indépendantiste**

Dans cette sous-section, j'introduis une première position philosophique endossée par Paine, à savoir une posture réaliste quant à certaines formes et moyens de connaissance du monde biologique et écologique. Cette position réaliste est introduite en amont de la présentation du concept d'espèce clé de voûte en raison de l'expression qu'elle prend dans l'article de 1963 et du rôle fondamental des hypothèses soutenues dans cette publication pour le contenu et la place du concept en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation. Ce réalisme que je qualifie à la fois de « métaphysique » et de « scientifique » dans

le sens établi ci-dessous est conditionné à l'approche naturaliste scientifique de Paine. Celle-ci, et ce qu'elle implique pour le concept d'espèce clé de voûte, est loin d'être établie à ce moment de la carrière de Paine. En outre, et non moins significatif, l'argument philosophique et féministe en faveur d'une revalorisation du concept « classique » d'espèce clé de voûte développé dans ce travail entre tension directe avec cette posture réaliste. La précision et discussion de cette posture doit donc être vue comme transversale à cette thèse. Dans la présente sous-section, je présente cette position dans sa forme initiale et pose les bases du cadre conceptuel, féministe et philosophique, qui me permet d'en clarifier la nature et les fondements. Je poursuis cette présentation et discussion dans les sections et les chapitres ultérieurs (voir en particulier, chapitres 4 et 5).

Je défends ici que la position réaliste de Paine, rendue le plus souvent explicite dans sa dimension ontologique (c.-à.-d., et en simplifiant, au regard de ce qui existe effectivement et matériellement dans le monde écologique), s'appuie sur une forme d'objectivisme (ou neutralisme), quant à elle relativement implicite, vis-à-vis des critères ou moyens de connaissance du monde biologique et écologique. Ce neutralisme ou objectivisme présuppose qu'il existe des critères et moyens de recherche capable de rendre compte du monde biologique et écologique tel qu'il est en vérité, à un temps et lieu donné, indépendamment du contexte social, théorique, culturel, philosophique, politique, etc., dans lequel, au profit ou à l'intention duquel ces critères et moyens de connaissance sont élaborés et utilisés. J'introduis cette posture réaliste en m'appuyant sur la typologie du concept d'objectivité proposé par Elisabeth Lloyd à partir de ses usages en philosophie analytique occidentale dans les années 1990 (E.A. Lloyd, 1995, p. 353-354). Cet outil d'analyse féministe et philosophique permet en effet de clarifier les caractéristiques et présupposés du réalisme de Paine, et de souligner les liens entre ce dernier et le contexte de recherche discuté par Lloyd, à savoir où les positions réalistes dominantes (« influentes ») sont globalement celles de chercheurs hommes, blancs, cisgenres, occidentaux (voir aussi chapitres 4 et 5 de la thèse pour une discussion plus générale des positions neutralistes empiristes et réalistes en science et philosophie des

sciences, ainsi que les conséquences de la position féministe empiriste défendue dans la thèse à cet égard).

Dans l'article de 1963, qui sert ici de contexte de discussion, les subdivisions écologiques que sont les sous-réseaux trophiques organisés autour d'espèces superprédatrices sont qualifiées de « naturelles », au sens de « non idéalisées » (dites « réelles » dans la suite). Ce caractère réel rejoint deux des sens que peut prendre le concept d'objectivité dans la typologie de Lloyd. Le sens le plus évident dans lequel Paine fait référence au caractère réel des divisions trophiques est ontologique ou métaphysique. Ces sous-structures font partie de ce que Lloyd nomme le « Réellement Réel » – ce qui existe indépendamment de la « subjectivité » propre à une forme de connaissance individuelle (par ex. : celle de Paine) ou collective (par ex. : celle des communautés de recherche en écologie), et plus généralement de toute forme de connaissance du monde, scientifique ou non-scientifique. Du caractère réel découle le caractère « naturel » de ces subdivisions (Paine, 1963b, p. 63). Il est important de noter que l'emploi du terme naturel au sens de « réel » dans ce contexte ne présuppose pas nécessairement l'absence d'influence extrinsèque ou intrinsèque humaine sur la nature (réellement réelle) de telles subdivisions. Cet usage se distingue donc de celui que peut en faire Paine – ou via le recours à des termes équivalents – pour qualifier par exemple l'état écologique non perturbé, modifié ou en quelque manière influencé par des activités humaines de communautés d'espèces organisées autour d'espèces clés de voûte. Je reviens sur ce point plus loin dans la thèse (voir en particulier, chapitre 2 et conclusion générale de la thèse). En ce qui concerne la présente discussion et cette première dimension de l'idée de « naturalité-réalité » endossée par Paine, je qualifie de « réalisme métaphysique naturaliste » cette position qui voit dans le naturel, parmi d'autres caractéristiques possibles, l'expression de cette part « réellement réelle » du monde écologique. Le second sens dans lequel Paine utilise le terme « réel » peut être dit épistémique, dans un sens non technique ou très général, en ce qu'il concerne les conditions d'identification de ces sous-structures écologiques à des fins de connaissance (voir chapitre 4 pour une présentation plus précise de ce qui tombe dans la catégorie « épistémique » suivant l'approche des concepts et de la pratique scientifique défendue dans cette thèse). Paine suggère

qu'une des raisons pour lesquelles il est possible de croire en l'existence « réellement réelle » de sous-réseaux trophiques est le caractère « neutre » ou « objectif » des critères qui permettent de les identifier. Ce qui, dans le sens que prend cette objectivité chez Paine, représente une version partielle de ce que Lloyd nomme « la tyrannie ontologique » (*ontological tyranny*) (E.A. Lloyd, 1995, p. 356).

Dans la typologie de Lloyd, cette forme d'objectivité implique implicitement l'« indépendance » de ce qui cherche à être connu (par ex. : un phénomène écologique) ou, dans le cas présent, de ce qui permet de connaître (par ex. : les critères d'identification du phénomène) de ceux qui cherchent à connaître (par ex. : un groupe d'écologues) vis-à-vis de certaines formes d'influence jugées, par définition, incompatibles avec le caractère objectif ou neutre du processus de recherche. Lloyd reconnaît au moins deux sens dans lequel cette indépendance peut être comprise : une indépendance relative à ce qui  *motive*  ou  *justifie*  l'étude d'un phénomène, ici élargie aux moyens de connaissances du phénomène (« independence from human will and wishes »), ou l'idée que ce qui permet aux individus ou communautés d'individus de disposer d'un statut « d'individu ou communauté d'individus connaissants » (par exemple, certaines capacités cognitives, mais aussi, leur position sociale) n'a pas d'influence sur les moyens employés à cette fin ou sur la nature de ce qui vise à être connue (E.A. Lloyd, 1995, p. 354-355). Pour exemple, l'intérêt des compagnies pétrolières pour l'identification de certaines formes fossiles et les critères utilisés par les paléontologues pour satisfaire cet intérêt peuvent être jugés comme entrant en conflit avec un processus de recherche neutre et objectif, dans la mesure où la nature des fossiles étudiés et les moyens d'identification de ces derniers sont fondamentalement conditionnés par l'usage que les compagnies pétrolières souhaitent faire de la connaissance issue du processus de recherche<sup>75</sup>.

---

75 Sur le plan argumentatif, et dans le contexte philosophique de cette thèse, ceci ne permet pas nécessairement de conclure que la présence de ces intérêts est problématique pour la bonne conduite de la recherche en paléontologie. Si l'objectivité de la paléontologie, dans le sens entendu ici, n'est pas tenue pour acquise, il faut alors expliquer pourquoi celle-ci devrait en être une condition constitutive ou, en admettant que la paléontologie n'ait pas à répondre de ce type d'objectivité, pourquoi cette forme d'influence n'est malgré tout pas acceptable (pour des raisons éthiques, politiques, et/ou relatives aux objectifs visés par la paléontologie). Ce dernier point est abordé dans les chapitres 3 et 4 de la thèse dans le cadre de la discussion des problèmes posés par les intérêts,

De manière générale, je fais référence à cette forme de réalisme, qui envisage le caractère naturel, objectif, ou encore réellement réel d'un élément participant au processus de formation de connaissance scientifique en raison de l'une ou l'autre forme d'indépendance, en tant que « réalisme scientifique indépendantiste ». Cette terminologie permet de laisser ouverte la question de ce qui se doit d'être indépendant de qui et de quoi, pour quoi et en vertu de quoi, à des fins d'objectivité dans un contexte de recherche et d'action scientifique (je tiens pour acquis que cet usage de l'expression « réalisme scientifique », aussi discutable soit-il, ne s'écarte pas substantiellement de ses divers usages en philosophie des sciences occidentale de langue anglaise. En soutien à ce point, voir par ex. : (Chakravartty, 2017)). Dans les deux cas, je tiens dès ce chapitre à attirer l'attention dans la lignée de Lloyd (1995), Helen Longino (1990) et d'autres philosophes féministes des sciences occidentales (Crasnow & Intemann, 2020), que loin d'être apolitiques, ces deux formes de réalisme favorisent, mises ensemble, les visions, les intérêts, les croyances, les valeurs, ou bien encore les principes de certains groupes sociaux au détriment d'autres, dont en particulier ceux auxquels appartiennent les individus et collectifs d'individus qui les endossent – historiquement et encore aujourd'hui, dans le domaine de la recherche académique occidentale et dominante, celles d'hommes et de personnes blanches cisgenres hétérosexuel·les occidentaux·les.

À partir de ces éléments, il est possible de distinguer deux formes de réalisme scientifique indépendantiste, et de défendre par la même occasion que le réalisme métaphysique de Paine découle plus précisément de trois postulats généraux : (1) un postulat empiriste – ne peut être connu de façon certaine à propos du monde écologique que ce qui peut être obtenu à partir d'une certaine forme d'expérience matérielle –, et de deux postulats qui représentent les sous-formes de son réalisme scientifique indépendantiste, comprenant : (2) un postulat que je nomme « existentialiste indépendantiste » – ne peut être connu de façon certaine à propos du monde écologique que ce qui peut possiblement exister indépendamment des moyens et des conditions de connaissance –, et (3) un postulat « neutraliste ou objectiviste indépendantiste » – ne peut être

---

objectifs, croyances, et autres considérations éthiques et politiques impliquées dans le contenu du concept d'espèce clé de voûte (dans ses versions dites « classique » et ultérieures).

connu de façon certaine à propos du monde écologique que ce qui peut être obtenu à partir de moyens neutres ou objectifs, indépendants, par définition, de toute forme d'influence illégitime. Mis ensemble, ces trois postulats conduisent à la position de Paine : (4) ce qui, dans le monde écologique, est connu empiriquement de façon neutre ou objective, et peut exister indépendamment des moyens et des conditions de connaissance, existe de manière certaine (« est réellement réel ») dans le monde écologique. Dans cette thèse, il convient de noter que mon objectif n'est pas tant de discuter directement cette position réaliste que de remettre en question le postulat (3). Plus précisément, l'argument philosophique central de cette thèse est de remettre en question ce qui est généralement exclu d'une position neutraliste dans la philosophie des sciences occidentale dominante et dans les débats scientifiques sur le concept d'espèce clé de voûte, en particulier les (ou certaines) considérations éthiques qui conditionnent l'acquisition d'un certain type connaissances empiriques et/ou théoriques, ici à l'échelle des concepts. Cette discussion est le sujet des chapitres 4 et 5.

J'aborde maintenant le contenu de l'article de 1963, les premières hypothèses soutenues par Paine quant au rôle des espèces prédatrices dans l'organisation des communautés écologiques et l'existence (réelle et objective) de sous-réseaux trophiques. Je précise, tel qu'indiqué en introduction de cette sous-section, l'héritage d'Elton et l'influence de MacArthur.

#### **1.4.2 Espèces prédatrices, sous-réseaux trophiques, stabilité évolutive : premières recherches empiriques et hypothèses théoriques. L'influence d'Elton et de MacArthur**

La sous-section précédente a eu pour objectif d'introduire certaines présuppositions philosophiques sous-jacentes à l'approche naturaliste scientifique de Paine. Ces présuppositions, auxquelles je réfère dans le chapitre 4 sous le terme de « croyances » (voir notamment section 4.1), ont été présentées comme l'expression d'une forme de réalisme métaphysique naturaliste et d'un réalisme scientifique indépendantiste.

Comme mentionné précédemment, l'intérêt de Paine pour les relations trophiques qui lient huit espèces prédatrices d'escargot entre elles et avec d'autres espèces qui leur servent de proies, près de l'Alligator

Harbor Marine Laboratory, sur les territoires autochtones Apalachees et Muscogee, est motivé par différentes questions. Celles-ci concernent l'écologie, la biologie et/ou les conditions d'évolution des espèces animales en présence, des individus qui forment leurs populations, du réseau lui-même et de la communauté d'espèces plus large dont ce dernier est l'un des constituants. Tel qu'également souligné en introduction de cette section 1.4, l'article de 1963 représente la première publication scientifique de Paine sur la contribution possible et significative d'espèces animales prédatrices et superprédatrices à une forme de stabilité écologique. L'article répond à cette question empiriquement, à l'échelle d'un sous-réseau trophique, et étend, théoriquement et de façon beaucoup plus spéculative, l'interprétation des résultats issus de cette étude empirique aux conditions de stabilité des communautés d'espèces organisées autour de ce type de sous-réseau. La relation directe de ce projet de recherche avec le concept d'espèce clé de voûte est qu'il vise à soutenir l'existence réellement réelle (« naturelle ») de systèmes écologiques (« subdivisions trophiques ») dont la propre existence et les conditions de persistance sont plus tard démontrées par Paine comme reposant sur la présence et l'activité de leur espèce superprédatrice (leur « clé de voûte »). Tout aussi significatif pour l'histoire de ce concept est que l'article de 1963 propose une première explication « descendante » (*top-down*) à l'existence de ces subdivisions trophiques ou, pour éviter l'adoption d'une terminologie hiérarchique problématique, dominante en écologie scientifique occidentale, que je propose d'abandonner par la suite (voir chapitres 2 et 4, notamment) : une explication relative aux activités trophiques d'espèces prédatrices particulières et à leurs conséquences, directes et indirectes, pour d'autres groupes trophiques d'organismes (par ex. : herbivores, omnivores). Or, outre le fait que ce type d'explication se trouve être largement ignorée en écologie scientifique occidentale jusqu'à l'introduction du concept d'espèce clé de voûte (voir section 1.2), cette première suggestion vient confronter un précédent concept d'entités écologiques « clés » introduit par Elton qu'est le concept d'« animal clé-industrie » (*key-industry animal*) qui vient soutenir les approches alors dominantes – dites « ascendantes » (*bottom-up*) – focalisées sur les espèces herbivores (Elton, 1930, p. 57, 64; voir aussi : Allee et al., 1949, p. 515). Cet article est donc, pour ces raisons, tout aussi important à l'histoire du concept d'espèce clé de voûte que les articles de Paine

subséquents qui viennent soutenir plus directement son contenu empirique et théorique (voir notamment : Paine, 1966, 1974, 1976, 1980), puis lui conférer un nom (Paine, 1969a).

En vue de ces différents éléments, l'objectif de cette section est de montrer tout d'abord comment le cadre théorique et méthodologique développé par Elton pour expliquer les conditions d'organisation (« l'économie ») des communautés animales permet de situer les recherches, et certains aspects du propre cadre théorique et méthodologique de Paine – tel qu'introduit dans cet article de 1963 et dans la forme qu'il prend à travers ses travaux sur ou initiés par le concept d'espèce clé de voûte. Malgré la mise en relation des concepts d'espèce clé de voûte et d'animal clé-industrie par certain·es chercheuse·eurs, souvent ancienn·es étudiant·es de Paine (voir par ex. : Birkeland, 1974; Power, 1992), l'influence conceptuelle et théorique eltonienne est en effet rarement mentionnée par les membres de la communauté de recherche de Paine ou ceux ayant eu l'occasion de s'entretenir avec celui-ci<sup>76</sup> (mais voir : Carroll, 2016, p. 114-115). Ceci contraste clairement avec celles plus ou moins fondées de Mayr, de Smith et de « l'hypothèse du monde vert » (*green world hypothesis*) ou « hypothèse HSS » développée par Smith en collaboration avec Hairston et Lawrence B. Slobodkin durant le doctorat de Paine (laquelle n'ayant pas eu d'incidence évidente sur le développement du concept d'espèce clé de voûte, bien qu'importante dans le contexte scientifique de l'époque, est laissée de côté pour le présent travail<sup>77</sup>). Le second temps de cette section est dédié à une présentation de l'hypothèse écologique-évolutionnaire de « stabilité » soutenue par Paine dans « Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods », sa relation théorique à MacArthur (1955), et comment celle-ci permet de proposer une alternative explicative à

---

76 La littérature philosophique de langue anglaise et française sur le concept d'espèce clé de voûte est à ce jour quasi inexistante, à l'exception d'une publication collective de J. Baird Callicott à la fin des années 1990 et d'une seconde de l'auteur\* de cette thèse, en 2021 (voir : Callicott et al., 1999; Mermans, 2021).

77 Paine s'appuie néanmoins sur les travaux respectifs d'Hairston et de Slobodkin dans ses analyses et fait régulièrement mention de ceux du second pour défendre la valeur de ses premières recherches sur le rôle écologique de la prédation (voir par ex. : Paine, 1966, 1971). L'influence des deux écologues sur les travaux de Paine paraît toutefois secondaire dans le cadre de ce travail et n'a donc pas été privilégiée (Cette thèse est soutenue en outre par la déclaration de Paine dans : H. Burgess et al., 2013, p. 2). Néanmoins, elle mériterait certainement une attention ultérieure.

certains principes et postulats eltoniens d'organisation écologique, incluant le concept d'animal clé-industrie.

#### **1.4.2.1 Principes eltoniens d'écologie animale**

Si « Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods » (Paine, 1963b) représente une publication importante pour l'analyse du lien Elton-Paine relativement au concept d'espèce clé de voûte, c'est essentiellement pour deux raisons. Premièrement, le travail de recherche parallèle mené par Paine en 1959-1960 en Floride, en territoire Apalachees et Muscogee, intègre et vise à offrir explicitement un soutien empirique à plusieurs éléments d'*Animal ecology* (Elton, 1927). Paine débute « Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods » en notant l'absence d'études quantitatives de réseaux trophiques en écologie scientifique – un constat déjà effectué par Elton lors de la rédaction de l'ouvrage de 1927 (voir par ex. : Elton, 1927, p. 80). Dans cet article, Paine entend combler ce manque et soumettre à un test empirique au moins deux des principes théoriques défendus par Elton : « la taille de la nourriture » et « la pyramide des nombres », soit, en résumé, les conséquences de la taille et du type d'organismes consommateurs, consommés et consommables par des espèces animales non-humaines sur l'organisation en chaînes trophiques des communautés écologiques<sup>78</sup> (Elton, 1927, p. 59-63, 68-70). À la défense des membres de la communauté de recherche de Paine, cette reconnaissance et la discussion explicite des thèses d'Elton ne se retrouve dans aucune autre de ses publications scientifiques. Paine laisse ainsi à l'arrière-plan de ses recherches ultérieures, les postulats méthodologiques, théoriques et autres présumés repris de, ou relatifs à, *Animal ecology* (Elton, 1927). Or, et à la défense cette fois de la thèse ici soutenue, Paine, dans son entretien avec Sprugel en 2012, évoquant une demande de financement au fond de recherche scientifique étasunien, la National Science Foundation (NSF), qui vient ultimement soutenir ses recherches sur les espèces clés de voûte, admet l'étendue de sa dette envers Elton :

---

78 Elton considère que l'espèce humaine représente la seule exception à la règle dans le sens où il ne semble pas exister, selon Elton, de limites minimales et maximales au type de nourriture que les êtres humains peuvent consommer – les autres espèces animales qui font exceptions sont supposées être néanmoins limitées d'une certaine manière par leur taille et celle de leurs proies. (Elton, 1927, p. 61)

I based this proposal on my interest in predation, which I developed during my thesis work and as a side project, suggesting that there were such things as food chains, food webs, or the food cycle. This is stolen strictly from Charles Elton, who remains one of my great heroes. Elton nailed it in his wonderful book on animal ecology. So that was the format.(Paine, 2012, 00:19:28-00:19:54)

Dans quelle mesure ce premier travail se rapporte-t-il à celui d'Elton ? Pour commencer, il est à noter que la stratégie adoptée par Paine, à savoir considérer une sous-partie d'un réseau complexe d'interactions écologiques est celle qui permet entre autre à Elton d'expliquer certaines des conditions d'organisation des communautés animales<sup>79</sup>. Elton introduit ainsi ses quatre « principes généraux » d'organisation écologique, que sont l'existence de « chaînes et cycles trophiques », de contraintes relatives à l'acquisition de nourriture, de « niches [écologiques] » et de « pyramides des nombres » :

It is clear that animals are organised into a complex society [...]. At first sight we might despair of discovering any general principles regulating animal communities. But careful study of simple communities shows that there are several principles which

---

79 Un réseau trophique peut être jugé complexe lorsque, par exemple, les interactions qui le structurent ne peuvent pas être adéquatement représentées sous forme de chaînes trophiques individuelles, distinctes les unes des autres, où chaque espèce animale identifiée ne serait la proie ou la prédatrice que d'une autre espèce individuelle. Dans le cas du sous-réseau trophique étudié par Paine, ce dernier estime, à partir de ses observations, que toutes les espèces animales considérées sont liées à *P. gigantea* par deux à cinq liens trophiques, si ce n'est par un seul lien direct. Cela signifie, pour le dire autrement, que *P. gigantea*, qui est la seule espèce à être liée à toutes les autres espèces du sous-réseau, l'est à travers des liens trophiques qui n'impliquent pas plus de cinq espèces, limitant ainsi le degré de complexité du sous-réseau (Paine, 1963b, p. 72, voir aussi : 1963b, fig. 3). Ces observations viennent par ailleurs conforter l'hypothèse théorique d'Evelyn G. Hutchinson (1959, p. 147) – mentionnée par Paine (Paine, 1963b, p. 63) – quant au nombre maximum de liens possibles au sein d'une chaîne trophique individuelle – une possibilité envisagée par Elton, comme implication de son principe relatif à la « taille de la nourriture » : « Each stage in an ordinary food-chain has the effect of making a smaller food into a larger one, and so making it available to a larger animal. But since there are upper and lower limits to the size of animals, a progressive food-chain cannot contain more than a certain number of links, and usually has less than five. » (Elton, 1927, p. 61) Ce principe est exposé plus loin dans la section.

enable us to analyze an animal community into its parts, and in the light of which much of the apparent complication disappears. (Elton, 1927, p. 55)

En échos, Paine note :

It is [...] probably difficult to describe a naturally occurring multilinked food chain in which each successive predator eats only a single prey species and when the food consumed at each trophic level is completely known. It is possible, though, to describe the community food web and, because a number of "top predators" exist in each community, to subdivide the food web into more or less discrete units each culminating in its own "top predator." Such a division is often desirable because it permits the observer to concentrate his efforts on a functional unit within the community nexus in which the species membership is limited. (Paine, 1963b, p. 63)

Comparativement au projet de Paine, *Animal ecology* présente trois sortes de « communautés simples » à des fins théoriques et pédagogiques : en premier lieu, des sous-systèmes simplifiés ou idéalisés (par exemple, via l'omission de certaines espèces, niveaux ou relations trophiques, comme dans l'exemple du diagramme repris de A.C. Hardy qui « mènent » aux populations de hareng dans la mer du Nord, et où Elton note qu'en vue d'être « complet », l'ajout de l'espèce superprédatrice de requins de la famille des Squalidae, serait requis) (Elton, 1927, p. 57-58) ; en second lieu, des systèmes strictement hypothétiques (par exemple, à des fins d'illustration, comme dans le chapitre sur les cycles trophiques « hôtes-parasites ») (Elton, 1927, p. 80) ; et, enfin, des sous-systèmes trophiques établis empiriquement, qui peuvent être considérés relativement distincts ou autonomes vis-à-vis des autres systèmes et composantes de la communauté d'espèces animales à laquelle ou auxquelles ils peuvent être rattachés (c'est le cas par exemple, selon Elton, du réseau constitué des espèces animales identifiées à Bear Island par Victor Samuel Summerhayes et Elton en 1921, dans l'état actuel du Maine, aux États-Unis, sur les territoires autochtones de la Confédération Dawnland, et des nations Penobscot,

Passamaquoddy, et Abénaki<sup>80</sup>) (Elton, 1927, p. 57-58; Summerhayes & Elton, 1923). L'objectif de Paine est de démontrer l'existence « naturelle » (réellement réelle et objective) des troisièmes.

La seconde citation suggère par ailleurs l'existence d'une relation d'exclusivité entre espèces superprédatrices et réseaux trophiques : chaque sous-réseau mettant en jeu des espèces en relation directe et indirecte sur le plan de l'alimentation<sup>81</sup> – ce qu'Elton nomme « cycle trophique » – possède une espèce superprédatrice qui lui est particulière. C'est sur cette relation d'exclusivité que mise Paine lorsqu'il défend la possibilité d'identifier des subdivisions réelles dans le monde écologique. Cette idée qu'il existe une « espèce prédatrice terminale » (Paine, 1963b, p. 69) pour chaque chaîne ou réseau trophique, et la représentation hiérarchique qui l'accompagne, se retrouve chez Elton dans sa présentation générale des réseaux trophiques et chez MacArthur dans une version beaucoup plus schématique :

The herbivores are usually preyed upon by carnivores, which get the energy of the sunlight at third-hand, and these again may be preyed upon by other carnivores, and so on, until we reach an animal which has no enemies, and which forms, as it were, a terminus on this food-cycle. (Elton, 1927, p. 56)

The interactions between species are represented graphically in a "food web" of the community, in which 'a eats b' is represented [...] with the predator above the prey. Energy goes from b [the prey who is eaten] to a [the predator eating the prey] in this

---

80 <https://native-land.ca/>, entrée « Bear Island Way, Mount Desert, Maine 04609, United States », consultée le 08 août 2022.

81 Chez Elton, et encore aujourd'hui en écologie scientifique occidentale dominante, ces relations incluent généralement les interactions écologiques dites d'herbivorie, de prédation, de décomposition, et quelques fois de parasitisme. Les autres formes d'interactions écologiques, par exemple, celles envisagées en termes de compétition, collaboration ou de symbiose, qui ne sont pas abordées en premier lieu depuis une perspective trophique, sont qualifiées de « non-trophiques » même lorsqu'elles incluent cette dimension. Ce point est abordé dans une certaine mesure par Elton dans sa discussion sur le parasitisme (Elton, 1927, p. 72-73). La mise en relation de ces deux ensembles d'interactions interspécifiques, trophiques et non trophiques, dans l'organisation des communautés écologiques est l'une des contributions du concept d'espèce clé de voûte (voir chapitres 2 et 3 pour les détails).

process. More generally it passes from the sun to the lowest trophic level and thence up through the web of the highest level of carnivore. (MacArthur, 1955, p. 534)

Le troisième élément requiert une correction préalable. Paine reconnaît, à la suite d'Allee et collaborateurs<sup>82</sup> (1949), que les chaînes trophiques eltoniennes représentent une idéalisation des interactions relatives à l'acquisition de nourriture par les membres d'espèces d'un même système écologique (Paine, 1963b, p. 63; Allee et al., 1949, p. 508, 516). L'impossibilité d'envisager les communautés écologiques comme des collections de chaînes trophiques individuelles individualisables est bel et bien reconnue par Elton. Celui-ci note par exemple dans sa discussion des relations dites hôtes-parasites :

It has been necessary [...] to speak continually of food-chains as if they commonly consisted of simple series of species, without taking into account any of the complications found in actual practice. This is of course far from the truth, because the food-relations of animals are extremely complicated and form a very closely and intricately woven fabric.

Et Elton de poursuivre :

[A woven fabric] so elaborate that it is usually quite impossible to predict the precise effects of twitching one thread in the fabric. [...] (Elton, 1927, p. 79)

L'étude d'un sous-système trophique de huit espèces d'escargot par Paine, puis de systèmes intertidaux rocheux dans les années qui suivent (aux termes desquelles émerge une première version du concept d'espèce clé de voûte) est une réponse à ce défi. Ces sous-systèmes sont utilisés par Paine pour déterminer empiriquement ces « liens » trophiques qu'il n'est

---

82 Allee et al. proposent une terminologie alternative pour les concepts eltoniens de cycles et de chaîne trophiques, parlant de « réseaux » et de « liens » trophiques respectivement (Allee et al., 1949, p. 516). Considérant que le terme « lien » renvoie aujourd'hui, dans la littérature scientifique dominante, à une relation entre deux entités d'un réseau écologique (« espèces », « nœuds », « groupe d'organismes plurispécifique »), je me limite à employer le terme « réseau trophique » comme équivalent du concept eltonien de « cycle trophique ».

pas possibles de « remuer » (perturber, *twitcher*) sans conséquence pour la structure écologique de sous-réseaux ou de réseaux d'interactions d'espèces particuliers. Car, outre leur caractère naturel dans le sens établi ci-dessus, les sous-réseaux trophiques ont pour avantage selon Paine de permettre l'étude des conditions d'organisation, de maintien et de persistance de communautés écologiques sans rencontrer les problèmes de deux approches dominantes dans les sciences de l'écologie : les approches populationnelles qui, en se focalisant sur les interactions écologiques relatives aux dynamiques internes à la population d'une espèce, tendent à ignorer le contexte écologique plus large de cette population, et les approches écosystémiques qui, du fait de leur caractère global et de leur focalisation sur les flux de matière et d'énergie, font généralement abstraction des espèces impliquées dans ces conditions (Paine, 1963b, p. 63; voir aussi : H. Burgess et al., 2013, p. 3; Paine, 2013b, p. 18). Pour Paine, autrement dit l'une des raisons pour lesquelles l'analyse de ces conditions à l'échelle et à travers celles qui structurent des sous-réseaux d'interactions interspécifiques offre un précieux point d'accès pour décrire et expliquer les conditions internes au maintien de systèmes écologiques complexes est qu'elle permet de tenir compte par défaut, et significativement, de la contribution des espèces et des populations d'espèces qui en sont membres. Se pose néanmoins la question : pourquoi tant d'insistance sur le niveau spécifique des systèmes écologiques ?

Cette idée, chez Paine, qu'il convient d'intégrer un niveau spécifique dans l'étude de collectifs, communautés, systèmes écologiques est soutenue, tout d'abord, par une perspective et une valorisation naturaliste du monde écologique. Cette approche est enseignée à Paine, puis développée par celui-ci dès l'enfance, dans le contexte familial et à travers ses sorties et sa formation ornithologiques, puis à Harvard, où la rencontre avec Mayr et la systématique sont sur ce point assurément marquantes (voir sections précédentes, ce chapitre). Or cette approche naturaliste, dans sa forme occidentale dominante, connue et adoptée par Paine, repose largement sur une division spécifique, taxonomique, des organismes et populations d'organismes vivants. S'ajoute à ceci que la valeur accordée à l'étude et à la conceptualisation du monde vivant depuis le niveau « espèce » marque l'histoire occidentale des sciences de la biologie, de l'évolution et de l'écologie, ainsi que les sciences et les

politiques de conservation occidentales et coloniales. La contribution et l'influence de Mayr aux discussions scientifiques et philosophiques autour de ce concept sont à cet égard majeures dès le second quart du XX<sup>e</sup> siècle (Mayr, 1942; Mayr reste par ailleurs largement cité en philosophie de la biologie occidentale dans les discussions autour du « problème d'espèce ». Voir par ex. : Hull, 1978; Van Valen, 1976; Ereshefsky, 1992; Mayden, 1997; Reydon, 2005; De Queiroz, 2005). Ce concept autour duquel se structure l'activité naturaliste est endossé et clairement défendu par Elton lui-même (dont l'influence en sciences de l'écologie animale et des communautés de cette tradition ne se limite pas aux travaux de Paine). L'un des chapitres conclusifs d'*Animal ecology*, intitulé « Methods », insiste ainsi sur le fait que l'une des capacités que se doit d'acquérir ultimement tout·e bon·ne écologue, aidé·e d'expert·es en systématique, est un : « *species sense* ». Selon Elton :

This is the essential basis of the whole thing ; without it the ecologist is helpless, and the whole of his work may be rendered useless, or at any rate of far less use than it might be otherwise have been, by errors such as including several species as one, or using the wrong names for animals. (Elton, 1927, p. 164)

Comme je le présente par la suite, le concept d'espèce clé de voûte vient à la fois réaffirmer et questionner la valeur d'une perspective spécifique pour la recherche et les actions portées par les sciences de l'écologie et de la conservation dans leur contexte étasunien. Enfin, troisième et dernier point, en plus de tenir ces espèces prédatrices terminales pour preuves de l'existence de sous-ensembles écologiques réellement présents dans le monde écologique – qui donc, implicitement et en vertu de ce qui a été défendu dans la section 1.4.1, ne résultent pas d'une division arbitraire, intéressée du monde écologique et qui n'est pas autrement dépendante de ce qui permet aux écologues d'en prendre connaissance (capacités cognitives, position sociale, perspective théorique, etc.) –, et de souligner la valeur d'une perspective spécifique pour l'étude de systèmes écologiques, Paine défend l'importance d'adopter une approche « sous-systémique » sur la base de la contribution supposée de ces subdivisions à la « stabilité » du réseau écologique dont ils forment

les parties<sup>83</sup>. Ici, Paine s'écarte significativement d'Elton, premièrement, en remettant en question le rôle qu'y ont les espèces consommatrices de « moindre niveau trophique » hautement spécialisées (dont la diète se limite à quelques espèces particulières), en partie désignées par le concept d'« animaux clés-industrie ». Deuxièmement, il s'en écarte via l'adoption temporaire du concept de stabilité de MacArthur (1955) et l'idée d'une sélection évolutionnaire à l'échelle des communautés, idée qu'Elton rejette dans les années 1930<sup>84</sup> (1930; sur l'approche ultérieure d'Elton, voir par ex. : deLaplante & Picasso, 2011, p. 170-171; McCann, 2005, p. 185-186). Aux fins de l'exposition, je reporte à un autre travail la discussion détaillée des dissensions et possibles complémentarités entre les approches de Paine et d'Elton sur les facteurs éco-évolutionnaires de stabilité des communautés d'espèces. Je reviens sur le concept d'animal clé-industrie dans la sous-section suivante.

Je conclus ce premier chapitre et cette présente sous-section avec la présentation de deux hypothèses majeures de l'article de 1963 : l'existence réelle et objective de sous-réseaux trophiques et le rôle structurel déterminant qu'y trouvent certaines espèces prédatrices.

#### **1.4.2.2 Clôture énergétique, stabilité en strates et postulats macarthuriens**

Le projet de recherche de Paine centré sur huit espèces prédatrices d'escargots publié en 1963 vise donc à démontrer l'existence de sous-réseaux trophiques réellement réels et objectifs, et à confronter empiriquement deux des quatre principes d'écologie animale développés par Elton dans *Animal ecology* (Elton, 1927) : le principe de « la taille de la nourriture » et la « pyramide des nombres ». Il a été suggéré que cette « mise à l'épreuve » de la théorie écologique d'Elton permet en outre à Paine de préciser et de suggérer d'autres conditions à l'existence, l'organisation et la « cohésion » de sous-systèmes trophiques, venant ainsi

---

83 Ces sous-systèmes doivent être distingués de ce que plus tard Paine qualifie techniquement de « modules » et qui représentent, en simplifiant à l'extrême, des sous-structures au sein de ces sous-systèmes dont l'existence dépend de la présence d'une espèce clé de voûte (Paine, 1980. Voir aussi, chapitre 3).

84 Je tiens à remercier Antoine C.-Dussault pour m'avoir permis de prendre connaissance de cette publication d'Elton, peu citée en histoire et philosophie de l'écologie de langue française et anglaise.

confronter le postulat d'Elton quant au rôle écologique d'animaux « clés-industrie ». La question des critères utilisés par Paine pour démontrer le fondement empirique de ces présupposés théoriques permet d'aborder le contenu de l'étude et l'influence théorique également importante de MacArthur dont les travaux sont, par contraste avec ceux d'Elton, régulièrement cités par Paine (voir par ex. : Paine, 1966, 1969, 1977).

Paine suggère que l'une des preuves qu'un réseau trophique caractérisé par la présence d'une espèce superprédatrice représente bien un système réellement réel, indépendant du reste des interactions qui structurent sa communauté écologique, est ce qui pourrait être qualifiée de « clôture énergétique » (clôture à distinguer néanmoins de celle qui soutient le concept de fonction écologique défendu par Nei Nunes-Neto, Alvaro Moreno et Charbel N. El-Hani (Nunes-Neto et al., 2013)). Cette clôture énergétique est évaluée par Paine en fonction de l'impact des activités de prédation sur la mortalité des membres adultes des espèces impliquées. Dans cette étude, un lien trophique est jugé significatif s'il participe à 30 % au moins de la mortalité des individus adultes de la population d'espèce considérée. Or, d'une part l'ensemble des espèces intégrées au réseau partage un lien trophique qui, pour les proies, permet d'expliquer à hauteur de 30 % au moins la variation démographique de leurs populations sur le plan de la mortalité observée par Paine; d'autre part, l'addition des différents liens trophiques qui unissent chacune des populations de ces espèces tend à expliquer entièrement cette mortalité à leur échelle individuelle (c.-à-d., à hauteur de 100 %) (Paine, 1963b, p. 70, 1963b, fig. 3). Paine soutient ainsi : « Leaks in the cohesiveness of the structure due to incomplete information undoubtedly occur, but none is thought to be serious. » (Paine, 1963b, p. 70)

L'idée de stabilité sert quant à elle à expliquer l'organisation verticale en « strates » de ce sous-réseau trophique, avec *P. gigantea*, espèce superprédatrice, dont la mortalité des individus ne tient pas à l'activité de prédation d'une autre espèce animale, représentant à elle seule la plus haute strate<sup>85</sup>. L'hypothèse théorique de Paine est que *P. gigantea*, *Fasciolaria tulipa* et *Fasciolaria hunteria* sont les éléments

---

85 Il est à noter que *P. gigantea* est toutefois considérée par Paine comme membre du même niveau trophique que *Fasciolaria tulipa* et *Fasciolaria hunteria*, en raison d'une diète composée essentiellement de gastéropodes tout comme ces deux autres espèces.

stabilisateurs de cet ensemble écologique. Si Paine n'attribue pas exclusivement ce rôle à *P. gigantea*, celui-ci suggère néanmoins qu'entre ces trois espèces, *P. gigantea* est certainement celle qui possède un rôle premier dans la stabilité du tout. Cette hypothèse découle, dans sa version plus ou moins spéculative (trois *versus* une espèce prédatrice stabilisatrice), des postulats relatifs à l'idée de stabilité présentée par MacArthur dans l'article « Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability ». Publié en 1955 dans la revue *Ecology*, MacArthur y suggère, sur la base d'un argument largement théorique<sup>86</sup>, que plus le nombre de liens (trophiques) entre les populations d'espèces distinctes d'un réseau (trophique) est important, plus la « stabilité » du réseau tend à être élevée. Par stabilité, MacArthur entend la capacité théorique ou concrète d'un réseau d'interactions à conserver le même nombre d'espèces et, pour chacune de ces espèces, la même densité de population face à un changement dans le nombre d'individus d'une autre population spécifique au sein du réseau<sup>87</sup> (baisse ou augmentation du nombre d'individus). Dans cet

---

86 Comme le souligne Kevin S. McCann (2005, p. 184) dans des termes inutilement péjoratifs, si MacArthur formalise mathématiquement certaines parties de son argument, cette formalisation ne lui est pas centrale. Elle vise plutôt à traduire mathématiquement une définition empirique, théorique et reconnue, en effet, comme en partie « intuitive » à des fins de modélisation ou représentation graphique. En réponse à la critique de McCann, il est à noter que MacArthur ne présente en aucun cas son argument comme un argument « formellement » mathématique ni comme un argument logique dont les prémisses et la conclusion seraient définitives. MacArthur a le mérite de reconnaître les choix effectués dans la définition et caractérisation de la stabilité d'un réseau écologique, de reconnaître aussi explicitement qu'il est possible de les rejeter ou de les réviser et donc, implicitement, de rejeter tout simplement son argument. MacArthur offre dans cet article une contribution théorique qui, bien que discutable, peut et doit être évaluée indépendamment de sa dimension mathématique.

87 Dans la littérature scientifique et philosophique en langue anglaise sur le débat « diversité-stabilité », l'approche de MacArthur est souvent introduite dans une perspective écosystémique – en se focalisant sur l'influence de l'approche d'Eugene P. Odum sur le concept de stabilité employé par MacArthur –, et est l'objet d'interprétations qui prennent clairement position pour l'une ou l'autre condition de stabilité suggérée par MacArthur, comme celle qui associe « diversité » à nombre important d'espèces distinctes (Ives, 2005, p. 167-169; voir aussi : deLaplante & Picasso, 2011, p. 170-171). Certes, l'argument de MacArthur permet d'affirmer qu'un nombre plus important d'espèces et/ou d'espèces liées à plusieurs autres espèces garanti en théorie un haut degré de stabilité, dans le sens présenté dans le texte. Mais l'argument de MacArthur établit et permet également de soutenir l'existence d'une forme de stabilité qui repose sur la présence d'un faible nombre d'espèces qui possèdent un nombre important de liens avec les autres espèces du réseau (R. MacArthur, 1955, p. 535). Puisque cette dernière possibilité correspond au

article, MacArthur admet que ce type de stabilité peut en théorie être obtenu via différentes configurations. Celles-ci doivent néanmoins, lorsqu'il s'agit de réseaux écologiques, répondre à un compromis entre deux formes de sélection : celle qui s'applique aux organismes individuels (« sélection naturelle ») et celle qui concerne les conditions de persistance des communautés écologiques (laquelle pourrait être qualifiée de « sélection écologique ») (MacArthur, 1955, p. 534-535; Paine, 1963, p. 71; Pour la critique par Elton d'une conception évolutionnaire similaire, voir : Elton, 1930, p. 28-35, et note ci-dessous).

L'une de ces configurations correspond à celles observées sur le terrain par Paine. Celle-ci implique la présence d'un nombre restreint d'espèces prédatrices en relation multiple avec les autres espèces animales non-humaines du réseau, elles-mêmes en relation relativement exclusive, ici sur le plan trophique, avec les espèces herbivores ou « phytovores » de ce dernier. Adoptant les postulats de MacArthur, Paine observe ainsi :

Animals lower in the trophic pyramid are dietarily more specialized, feeding on a reduced diversity of prey organisms (Fig. 4). By dint of their proximity to the primary producers they can contribute little to community stability, but because of increase efficiencies, presumably gained through specialization of feeding activities, are able to support larger or more diverse predator populations. [...] [In contrast,] [t]he higher order predators appear to be behaviorally more flexible and to eat a greater diversity of prey [...]. *It is these then which stabilize the subweb.* In this vein, it might be especially significant that adult *Pleuroplaca*, the top predator, although restricted in its feeding to larger organisms, does not select among these [...], permitting it to concentrate its predatory effort on the most abundant prey species. (Paine, 1963b, p. 72, je souligne)

---

système étudié par Paine, et que l'approche de Paine bien qu'énergétique par son focus sur les interactions trophiques proies-prédatrices se distingue d'une conception écosystémique, je me permets d'en proposer une présentation relativement différente. Il est à noter, en anticipation de la section 1.2, que chez MacArthur, l'accent reste mis sur la complexité d'un réseau d'espèces, évaluée en fonction de la structure et du nombre de liens entre celles-ci. Elle ne tient pas compte de l'activité des organismes ni de l'espèce à laquelle ceux-ci appartiennent, et est à cet égard contestée par les travaux de Paine sur le rôle écologique de la prédation et les espèces clés de voûte.

En ce sens, Paine effectue une première remise en question significative du concept d'animal clé-industrie. Celui qui fait échos à l'idée de « producteur primaire » est défini plus précisément par Elton comme : « animals which feed upon plants [i.e primary producers] and which are so numerous as to have a very large number of animals dependent upon them. » (Elton, 1927, p. 57) Paine, que ce soit dans ce premier projet de recherche sur la prédation animale ou plus tard avec ceux qui introduisent le concept d'espèce clé de voûte au sein de l'écologie scientifique occidentale, ne rejette pas l'importance du rôle des animaux clés-industrie. La différence cruciale est que lorsqu'il s'agit de déterminer les conditions d'existence et de persistance de systèmes écologiques en tenant compte de leur particularité structurelle et compositionnelle, l'activité des espèces prédatrices et superprédatrices est celle qu'il convient d'examiner. Déjà affirmée dans ce premier projet de recherche, cette hypothèse est précisée, et notamment revue en ce qui tient à l'idée de stabilité, lors de l'introduction du concept d'espèce clé de voûte dans les années suivantes (voir chapitre 2). À ce titre, la différence entre le concept de stabilité mobilisé dans ce premier travail paradocteur et celui qui vient définir le concept d'espèce clé de voûte s'avère tout aussi importante. Dans cette optique, et en conclusion de ce chapitre, j'illustre l'analyse de Paine, dans cet article de 1963, par l'analogie suivante.

À des fins d'illustration, donc, le statut écologique des trois espèces prédatrices peut être comparé au rôle fictif d'une équipe « volante » dans un contexte sportif<sup>88</sup>. Dans cette situation imaginaire, la responsabilité d'une équipe volante est double : elle doit réussir à effectuer des actions de jeu qui lui permettent de rester sur le terrain tout en assurant un certain équilibre entre les autres équipes qui coexistent et évoluent sur celui-ci. Or tout comme le rôle de cette équipe volante fictive n'est pas de faciliter la victoire d'une équipe de joueuse·eurs sur une autre ni de vaincre toutes les équipes, le rôle des trois espèces prédatrices n'est pas de faciliter l'exclusion d'une population de proies par une autre ni de réduire à néant les espèces qui peuvent en théorie et en pratique assurer leurs besoins nutritionnels.

---

88 Le terme fait échos ici (mais n'est pas équivalent à) l'expression de « goal volant·e » utilisée en France dans certains contextes de jeu, au soccer ou football (gardien·ne de but qui n'est pas attaché·e à ses buts et peut tenir plusieurs positions sur le terrain : défense, milieu, attaque, par exemple).

L'équipe volante doit son titre au fait qu'elle est en mesure d'assurer et assure en effet la *cohésion* d'un réseau *particulier* d'équipes sportives, où les équipes ne visent pas et ne favorisent pas nécessairement l'intérêt du réseau ni celui de l'une ou l'autre équipe. Dans ce cas fictif, l'enjeu est strictement quantitatif, de sorte que l'existence et la persistance du réseau sont uniquement tenues pour dépendre de la présence et le maintien d'un nombre de joueuse·eurs adéquat dans chacune des équipes. En théorie, il est aussi admis que chacune des équipes peut intégrer un nombre indéfini de nouvelles joueuse·eurs à travers la réalisation de certaines actions et dans les limites du nombre maximal de joueuse·eurs admissibles sur le terrain (lequel peut être envisagé avec des limites flexibles et variables à travers le temps et l'espace, néanmoins avec certaines limites, définies ici en fonction des conditions d'existence et de maintien internes au réseau). En pratique cependant, les moyens et techniques de jeu particulières à chaque équipe, les conditions de réalisation de ces actions et les liens qui unissent ces équipes influencent leur recrutement respectif, le rendant plus ou moins facile, plus ou moins effectif, etc. – avec incidence une organisation, une composition et une dynamique de jeu particulière à ce réseau d'équipes (on peut imaginer par exemple que deux équipes « coopèrent » si elles favorisent leur stabilité numéraire à travers des actions de jeu complémentaires, tandis qu'elles entrent en « compétition » si les actions de l'une représente un obstacle aux actions qui engagent, par exemple, le recrutement de nouvelles joueuse·eurs par l'autre). Finalement, il est admis que la cohésion de ce réseau d'équipes s'effectue à travers le contrôle numérique des joueuse·eurs par l'équipe volante, notamment à travers la réduction du nombre de joueuse·eurs des équipes en situation de supériorité numérique.

Par analogie, Paine envisage le rôle stabilisateur, contextuel, de *P. gigantea*, *Fasciolaria tulipa* et *Fasciolaria hunteria* dans les termes suivants : l'absence de préférence des espèces prédatrices vis-à-vis des espèces du réseau qui subviennent ou peuvent subvenir à leurs besoins nutritionnels (l'équipe volante ne définit pas à l'avance les équipes concernées par ses propres actions de jeu), la diversité de leur diète, potentielle et observée (capacité théorique de l'équipe volante à pouvoir cibler plusieurs, voire n'importe quelle équipe sur le terrain et à cibler en pratique plusieurs d'entre elles suivant les conditions de jeu en

présence), et une tendance à privilégier néanmoins les espèces dont les populations sont les plus abondantes à un temps donné<sup>89</sup> (actions dirigées vers les équipes en situation de supériorité numérique). Ces éléments permettent d'expliquer comment au sein de ce sous-réseau écologique, défini à partir d'une espèce superprédatrice (*P. gigantea*), les dynamiques populationnelles au sein du réseau sont contrôlées, au moins en partie, depuis deux « strates » et un niveau trophique constitués de trois espèces prédatrices, de sorte que : « Although one cannot say that these prey populations are regulated by their particular predators, the mechanism for their control exists within the structural framework of the subweb » (Paine, 1963b, p. 72).

L'une des contributions du concept d'espèce clé de voûte est de montrer comment, dans certains contextes écologiques et indépendamment cette fois des postulats de MacArthur, la structure de sous-réseaux d'espèces dépend en effet de la présence et de l'activité trophique particulière d'une espèce superprédatrice, autrement dit, s'il est possible d'utiliser l'expression anglaise : « last but not least ».

---

89 En réponse aux possibles critiques de cet exemple, je tiens à reconnaître qu'en raison des modalités de « mise au banc » des organismes ciblés – la plupart du temps via leur mortalité directe ou indirecte –, l'analogie sportive ne peut clairement pas servir à analyser les enjeux éthiques et sociopolitiques posés par l'activité de prédation, dont la forme qu'elle prend et le contexte dans lequel elle s'exerce chez certaines espèces animales non-humaines prédatrices. J'aborde ces enjeux dans le chapitre 5 et la conclusion générale de la thèse.

## **Chapitre 2 – Le concept classique d'espèce clé de voûte, 2<sup>e</sup> partie. Des premières expériences d'exclusion à l'introduction du concept lui-même – ou comment Robert T. Paine en est venu à s'intéresser aux étoiles de mer (1962-1974)**

### **Introduction**

Le chapitre précédent a offert une présentation de l'éducation naturaliste et de la formation académique de l'écologue Robert T. Paine, de sa naissance à Cambridge, en 1933, aux États-Unis, dans l'état actuel du Massachusetts, sur les terres autochtones Pawtucke, Massachusett et Naumkeag, à ses premières recherches en écologie scientifique en 1959-1960 à l'Alligator Harbor Marine Laboratory, dans l'état actuel de Floride, en terres autochtones Apalachees et Muscogee. Ces dernières y sont effectuées à l'occasion de la récolte de données de terrain, qui lui servent à soutenir sa thèse en paléoécologie, supervisée par Frederick E. Smith à Michigan University à Ann Arbor, dans l'état actuel du Michigan aux États-Unis, et sur les territoires des nations autochtones Fox, Peoria, Meskwaki et Anishinabewaki et Potawatomi. Parmi ces recherches publiées entre 1962 et 1963, celle de 1963, intitulée « Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods », et objet de la section 1.4, a été présentée comme la première à établir, dans la carrière de Paine, un lien explicite et empirique au sein d'une publication scientifique entre une forme de stabilité écologique (MacArthur, 1955) et l'activité trophique de certaines espèces prédatrices et superprédatrices (Paine, 1963b). Il a par ailleurs été avancé que l'objectif principal de ce travail, qu'est la démonstration empirique par Paine de l'existence de sous-structures écologiques organisées autour d'une espèce superprédatrice, révèle la position réaliste de l'écologue (qualifiée de « métaphysique naturaliste » et « scientifique indépendantiste », voir section 1.4.1) et sert de base théorique et méthodologique au concept d'espèce clé de voûte. Cette seconde thèse et l'introduction du concept d'espèce clé de voûte sont l'objet de cette section.

## 2.1 Entrée en poste à l'University of Washington, découverte de la Baie de Makah et coup de théâtre en milieu intertidal rocheux

Après l'obtention de son doctorat en 1961 à Michigan University à Ann Arbor, dans l'état actuel du Michigan aux États-Unis, et sur les territoires des nations Fox, Peoria, Meskwaki et Anishinabewaki et Potawatomi, Paine obtient un contrat de recherche postdoctoral à la Scripps Institution of Oceanography, dans la ville de San Diego, au sud-ouest de l'état actuel de Californie, aux États-Unis, en territoire Kumeyaay<sup>90</sup>. Il y poursuit ses travaux sur les brachiopodes (Paine, 1962c) et étudie l'écologie d'une autre espèce de gastéropode, l'opisthobranche *Navanax inermis*, aussi connu sous le nom anglais de *California aglaja*<sup>91</sup> (Paine, 1965). L'événement qui participe à sa spécialisation définitive en écologie scientifique a lieu en 1962, peu de temps avant son recrutement la même année par le Département de zoologie de l'University of Washington, à Seattle, au nord de l'état actuel de Californie, sur les territoires autochtones de Coast Salish, Stillaguamish, Duwamish, Muckleshoot et Suquamish<sup>92</sup> (Lubchenco, 2016, p. 356; voir aussi : Power et al., 2018, p. 4; Estes et al., 2016, p. 2906). Poussé par Smith, Paine, alors en postdoctorat à la Scripps Institution of Oceanography, candidate à une bourse de recherche de la NSF. Dans l'esprit de son projet de recherche sur le réseau de gastéropodes, Paine explique à Sprugel que le projet de recherche gage sur le potentiel de deux espèces locales de taille relativement large, une espèce d'étoile de mer et une espèce d'escargot, pour étudier le rôle écologique de la prédation, cette fois, au sein de communautés intertidales rocheuses (Paine, 2012). Or contre toute attente, la NSF accepte de soutenir financièrement le projet, permettant à Paine d'entrer en fonction à l'University of Washington avec l'argent nécessaire pour conduire des expériences de terrain. Sur place, Paine doit

---

90 <https://native-land.ca/>, entrée « San Diego, California, United States », consultée le 11 août 2022.

91 <https://www.gbif.org/species/2291515>, consulté le 04 août 2021.

92 <https://native-land.ca/>, entrée « Seattle, Washington, United States », consultée le 29 juillet 2022.

malheureusement se rendre à l'évidence que les espèces identifiées n'ont pas les interactions trophiques espérées. Il explique ainsi :

I based this proposal on my interest in predation, which I developed during my thesis work and as a side project, suggesting that there were such things as food chains, food webs, or the food cycle. [...] [H]aving only been in the state of Washington twice in my life, [I was] going into the literature. Here, there're big starfish feeding on moon snails, moon snails were drilling clams, clams you could [easily] sample quantitatively [...] Here was the food chain. [...] And I was going to manipulate this large starfish and see how it affected moon snails, and then their numbers increased how that affected the rate of predation on clams. Moon snails leave a hallmark, they drill, [...], and they eat clams. It was ideal. I spent the first six months here looking for this imaginary food web. And of course, I couldn't find it. (Paine, 2012, 00:19:26-00:20:55)

Alors que le projet soumis à la NSF risque de rester lettre morte, Paine trouve une porte de sortie, quelque peu par hasard, lors d'une excursion pédagogique dans la baie de Makah au début de l'été 1963. La baie de Makah se situe dans les frontières actuelles du territoire autochtone Makah, au nord-ouest des territoires autochtones de Coast Salish, Stillaguamish, Duwamish, Muckleshoot et Suquamish, et à environ 250 km de l'actuelle ville étasunienne de Seattle. Paine découvre que les abords rocheux de la baie sont occupés par une diversité d'espèces marines, à son avis facilement observables et potentiellement manipulables à des fins de recherche (Carroll, 2016a, p. 111-112; Paine, 2012, 00:21:17-00:21:24). Ces espèces, qui incluent étoiles et escargots de mer, une variété de populations de mollusques et d'algues marines, n'attirent pas simplement l'attention de Paine pour leur taille exceptionnelle comparativement à d'autres espèces de mêmes familles. Paine commente : « It was a dynamic foodweb, you could turn over the starfish, you could see what they were eating » (Paine, 2012. 00:21:12-00:21:20). Paine, qui y voit une opportunité de sauver son projet de recherche, revient alors dans la baie de Makah en juin 1963 et un mois plus tard, en juillet 1963, débute l'une de ses premières expériences de terrain qui le conduisent en 1969 à

proposer un nouveau concept d'espèce, le concept d'espèce clé de voûte<sup>93</sup> (Paine, 1969a, 1974, p. 94, 1976, p. 859; voir aussi : Carroll, 2016a, p. 111-112).

Les premiers résultats sont publiés dans l'article de 1966 « Food Web Complexity and Species Diversity ». Paine y offre une interprétation des conséquences écologiques de « l'exclusion » expérimentale d'une espèce superprédatrice, l'étoile de mer *Pisaster ochraceus*, pour l'un des sous-réseaux trophiques organisés autour de relations trophiques qui lient cette espèce aux autres espèces et groupes d'espèces animales d'invertébrés présents dans la baie de Makah. Paine à cette occasion réaffirme la valeur d'une étude locale, partielle – mais non partielle, au sens de « non-objectif » (section 1.4.1) – des communautés écologiques pour expliquer (révéler) leurs conditions d'existence et de persistance, en particulier ce que Paine tient pour : « causal processes » ou « structural causes » (Paine, 1966, p. 65, 1974, p. 93, voir aussi : 1994, p. 44). Mais la méthode utilisée lors de ses recherches de 1959-1960, et les croyances qui l'accompagnent, le conduisent à des conclusions significativement différentes de la publication de 1963. Entre autre, à partir de 1966, Paine n'explique plus les modalités et conditions de contribution des espèces (super)prédatrices à l'existence et à la persistance d'une certaine forme de stabilité écologique en vertu du nombre élevé de liens trophiques directs, observés et potentiels, entre ces espèces et les autres espèces d'un sous-système écologique (voir notamment : Paine, 1966, 1969a, 1971). Ceci marque sa prise de distance avec la théorie de la stabilité de MacArthur (1955) – écart qui s'accroît avec les publications subséquentes de Paine et l'introduction du concept d'espèce clé de voûte contre l'idée d'une forme de stabilité écologique déterminée de prime abord et fondamentalement par les interactions interspécifiques dites de compétition; et ce, alors même que MacArthur publie quasiment au même moment une version autrement développée de ses travaux dans *The Theory of Island Biogeography* en collaboration avec Edward O. Wilson (MacArthur & Wilson, 1967), soutenue peu de temps après par les expériences de terrain

<sup>93</sup> Paine (1966, p. 70) indique juin 1963 pour le début de ses expériences d'exclusion de *Pisaster ochraceus* dans la baie de Makah. Comme cette date n'est pas soutenue par les publications ultérieures citées dans le texte où Paine présente en détail ses résultats, et ne l'est pas non plus par ses entretiens ultérieurs, par exemple avec Sean B. Carroll, je privilégie juillet 1963 à la suite de ceux-ci comme point de départ de ses premiers retraits expérimentaux d'étoiles de mer.

du second et de Daniel Simberloff nonobstant certains ajustements (Wilson & Simberloff, 1969; Simberloff & Wilson, 1969, 1970). J’y reviens par après.

Les premiers résultats et analyses de l’expérience d’exclusion menée par Paine dans la baie de Makah de l’été 1963 à l’été 1968 sont soutenus, dans l’article de 1966, par des observations effectuées aux printemps 1962, 1963 et 1964 sur les côtes de la Péninsule de Basse-Californie au Mexique, sur les territoires autochtones Cochimi, O’odham Jeweḍ et Hia-Ced O’odham ainsi que dans le golfe de Nicoya, au Costa Rica, en territoire Chorotega<sup>94</sup>, sur une période nettement plus restreinte (cinq jours), très probablement entre 1962 et 1965<sup>95</sup> (Paine, 1966. Les noms des lieux cités dans le texte original ont été corrigés). Paine, une vingtaine d’années plus tard, indique néanmoins :

Although the jargon term “keystone species” did not appear until Paine (1969a), it is the sweeping compositional change [first observed at Makah bay between 1963 and 1968] which catalyzed its introduction<sup>96</sup>. (Paine, 1994, p. 56)

---

94 <https://native-land.ca/>, entrées « Puertecitos, Ensenada, Baja California, Mexico » et « Puerto Peñasco, Sonora, Mexico », et « Nicoya, Guanacaste, Costa Rica », consultées le 11 août 2022.

95 Dans cet article, qui est le seul où Paine utilise les données issues de ses observations au Costa Rica, Paine ne précise pas la période à laquelle celles-ci ont été récoltées. La période 1962-1965 suggérée dans le texte tient compte du fait que ce voyage a été financé par l’University of Washington, rejointe par Paine en 1962, et que l’article où celui-ci est mentionné paraît dans le numéro de janvier-février 1966 de *The American Naturalist* – soutenant l’hypothèse d’une soumission antérieure vers la fin 1965 ou antérieurement. Il n’a pas été possible dans le cadre de cette thèse de préciser davantage cette datation.

96 Le concept d’espèce clé de voûte, ici devenu « jargon », est à quelques reprises désavoué par Paine en raison de la popularité du terme en écologie qui s’exprime à travers une diversité d’usages à la fois incompatibles entre eux et plus ou moins éloignés du concept original – ceci est l’objet du chapitre 3 de ce travail. D’ores et déjà, il peut être noté qu’à cet égard les années 1990 sont loin d’être propices à une défense de ce concept critiqué par plusieurs écologues occidentaux·les. Dans la suite de la citation reproduite ici, et discutée également plus loin, Paine suggère ainsi de parler d’« espèce critique » (*critical species*) plutôt que d’« espèce clé de voûte » – une proposition qui se veut principalement terminologique, puisque, je le montre plus loin, celle-ci ne change pas significativement le contenu du concept historique (« classique ») d’espèce clé de voûte. Approchée sur l’ensemble de sa carrière, il est possible d’affirmer que la relation de Paine au concept d’espèce clé de voûte et non au terme d’espèce clé de voûte est solide, à plusieurs reprises défendu et revendiqué par celui-ci, finalement reconnu comme l’une de ses contributions majeures à un certain champ de l’écologie scientifique. (voir par ex. :

Quelques années plus tard, en 1968-1969, ces résultats se trouvent confortés expérimentalement à Anawhata, en Nouvelle-Zélande, sur les territoires autochtones Ngāti Whātua, Te Kawerau a Maki, Ngāti Tamaoho et Te Ākitai Waiohua<sup>97</sup> (Paine, 1971), puis, à partir de 1970, sur l'île Tatoosh (Paine, 1974), archipel situé à l'extrême nord de la péninsule Olympique, alors sous contrôle étasunien et depuis 1984 de nouveau partie prenante du territoire Makah<sup>98</sup> (Ziontz & Wilkinson, 2009, p. 77). La suite de cette section présente ces expériences et leurs objectifs, les résultats empiriques ainsi obtenus, enfin l'interprétation et les conclusions qu'en propose Paine avec, au passage, l'affirmation et le baptême du concept d'espèce clé de voûte. Cet exposé quitte la linéarité historique jusqu'ici suivie. Elle reste toutefois confinée à une certaine période, de 1962 au début des années 1970, en tant qu'années décisives pour le concept d'espèce clé de voûte : celles qui, à travers ces expériences, viennent l'introduire sous une forme que les recherches de 1959-1960 qui, bien qu'elles le soutiennent en partie, ne permettent pas d'en anticiper les aspects les plus décisifs pour la pratique et l'activité théorique d'un certain pan occidental de l'écologie scientifique et des sciences de la conservation.

### **2.1.1 Premières expériences d'exclusion en milieu intertidal rocheux – Baie de Makah (1963-1968), Anawhata (1968-1969) et île Tatoosh (1970-1973)**

#### ***2.1.1.1 Passage d'une pratique scientifique naturaliste à une pratique scientifique naturaliste expérimentaliste***

Tel que noté dans l'introduction de cette section, la baie de Makah, en territoire Makah, n'est probablement pas le premier lieu d'expérimentation de Paine. Suivant le témoignage de ce dernier, cité plus haut, la baie de Makah est le site écologique qui lui permet d'obtenir des données expérimentales capables de soutenir et de confronter des hypothèses théoriques relatives au rôle écologique d'espèces animales non-humaines prédatrices. Paine n'a produit aucune publication de ce qu'il considère comme un échec, ces : « first six months here [in the region of Seattle]

---

Paine, 2012, 00:12:30-00:13:09, 1995, 2013b; H. Burgess et al., 2013)

97 <https://native-land.ca/>, entrée « Anawhata, Anawhata Rd, New Lynn, Auckland 0772, New Zealand », consultée le 12 août 2022.

98 Paine n'aurait eu connaissance de l'île Tatoosh qu'en 1967 (Power et al., 2018, p. 9).

looking for [an] imaginary food web » (Paine, 2012, 00:19:26-00:20:55). Aussi infructueux soit-il, ce projet de recherche permet de souligner deux des aspects essentiels à la pratique scientifique de Paine dans son expression naturaliste et scientifique : une connaissance de terrain des systèmes écologiques étudiés et la mobilisation d'un certain corpus empirique et théorique. Il permet également d'introduire le passage d'une pratique « naturaliste scientifique » à une pratique « naturaliste scientifique expérimentaliste », centrale au développement du concept d'espèce clé de voûte.

Pour Paine, il en a été question dans le chapitre 1, l'étude adéquate de communautés interspécifiques, capable de rendre compte d'une organisation écologique réellement réelle et objective, implique de s'appuyer sur une connaissance biologique, écologique et évolutionnaire de ces communautés. Cet ensemble de connaissances doit inclure une part théorique et se doit aussi d'intégrer, dans une perspective naturaliste, une dimension empirique, résultat d'une pratique de terrain. La complémentarité des connaissances « théorie-terrain » manque très certainement à la première mouture de son projet de recherche NSF. La brève présentation qu'en donne Paine souligne cependant deux autres éléments qui se révèlent cruciaux pour le concept d'espèce clé de voûte et les champs disciplinaires de l'écologie marine et de l'écologie des communautés occidentales (voir par ex. : Ecological Society of America, 2001, p. 28; Silliman et al., 2017; Long, 2013; Estes et al., 2016, p. 2908). Le premier est la valeur que Paine accorde à un certain corpus scientifique et naturaliste pour la pratique de l'écologie scientifique. Paine mobilise non seulement un ensemble de sources différentes afin de rendre compte de la complexité des phénomènes écologiques<sup>99</sup> – position dite « holistique » dans

---

99 Paine, en 2012, vient défendre la valeur de cette approche holistique dans son entretien avec Sprugel en vue de l'évolution des publications scientifiques dans les revues occidentales de langue anglaise : « The [...] journals both the *Ecology* and *Ecological Monographs* and of course *Ecological Applications* have become more *sciency*, there are more tables, ANOVA tables, they are more based on analyses. That makes them harder for Luddites, like myself, to interpret. What has been lost also, in the press of publication and these increasingly dense publications, there are a lot of interest in setting the context for which the study was done, some of the essential bits and pieces of either locality information or natural history information, which in fact, tend to guide once both probably initial interest and in the structuring of the actual investigation. Those tend to be omitted, and I think much to ecology's detriment. All one has to do is look at *Ecological Monographs*, and how it's evolved over the last 30 years. The older *Ecological*

le chapitre 1 –, il valorise plus généralement l'importance de prendre connaissance et de tenir compte des travaux théoriques et empiriques qui ont été et sont menés au sein et à l'intersection des communautés de recherche et d'action concernées par l'étude d'un phénomène écologique (Silliman et al., 2017, p. xii-xiii). Sa discussion des théories d'Elton et l'adoption temporaire du concept de stabilité de MacArthur dans le contexte de ses recherches paradoctales (Paine, 1963b) ne représentent pas en ce sens un cas isolé. Ce corpus est caractérisé par la présence quasi-exclusive de travaux de chercheurs qui bénéficient d'une reconnaissance certaine, socialement privilégiée au sein des sciences de l'écologie et de la biologie occidentales en 1960-1970. Ceci est loin de constituer un détail historique. Indépendamment des intentions de Paine, la mobilisation de ces travaux apporte un soutien non négligeable à ses analyses, et contribue en partie à leur publication et à leur discussion. Ceci permet aussi à celui-ci, qui partage une part importante de ces privilèges sociaux, de situer et d'opposer plus aisément ses travaux aux positions dominantes. Le concept d'espèce clé de voûte est le produit et bénéficiaire partiel de ce contexte de recherche (voir aussi les éléments mentionnés dans la section 1.1) : il est informé et influencé par le cadre théorique et pratique dominant dans les sciences de l'écologie, de la biologie et de l'évolution occidentales, et il est favorisé par la propre position sociale de Paine (en particulier, cismasculine, blanche, occidentale) qui permet à ce dernier de contribuer, tout en le bousculant, à ce cadre de recherche scientifique. Suivant la perspective féministe adoptée dans cette thèse, et défendue dans les chapitres 4 et 5 de ce travail, ce contexte, puis cette position sociale marquent dans une certaine mesure le contenu du concept d'espèce clé de voûte, nécessitant donc d'être identifiées et discutées. Mais le fait que Paine valorise explicitement la dimension collective de l'activité de recherche scientifique – à laquelle il contribue activement durant sa carrière, par ses recherches, la supervision d'un nombre incroyable d'étudiant·es, son implication dans les activités de l'Ecological Society of America, les jurys de la NSF, etc. (voir par ex. : Root, 1979; Ecological Society of America, 2001; Yong, 2013; Silliman et

---

Monographs provided a lot of this ancillary information, some of the details about the environment, some of the subtleties of it, some of the quirks of the organism, plant and animals behavior of, some of its phenology, when it fruited, when it didn't, detail like that is often omitted. And I think that makes the papers both less interesting, and certainly in the long run less generalizable. » (Paine, 2012, 00:45:23-00:47:03)

al., 2017)–, et insiste sur l'importance de tenir compte de cette dimension collective dans le cadre et à des fins de production de connaissance rend d'autant plus évident le besoin d'une contextualisation du concept d'espèce clé de voûte (car si la démarche de Paine facilite dans une certaine mesure ce travail de mise en contexte, les éléments exposés dans le présent chapitre montrent cependant qu'elle ne se substitue pas à une enquête philosophique et historique, propre à mettre en lumière les influences, présumés et autres considérations implicites dans les recherches de ce dernier).

Le deuxième et nouvel élément additionnel relatif à la pratique scientifique de Paine, qui suit ses premières études de terrain en territoire Makah, est qu'il n'est alors plus possible pour Paine de séparer activité théorique, connaissance empirique de systèmes écologiques particuliers et pratique expérimentale de terrain. Plus encore, Paine tend à rejeter la valeur épistémique de données empiriques non expérimentales, incluant le type d'observations propres à cette tradition naturaliste ornithologique qui l'introduit à une forme de connaissance du monde écologique. En 1994, Paine déclare ainsi :

[O]bservational studies [...] present "nature" as it is, often as a snapshot in time, and usually draw inferences about the underlying mechanisms and their consequences. [...] My intent is to suggest that even detailed observations on competitive relationships in the absence of experimentation fail to reveal the innate capacities of the species in question. (Paine, 1994, p. 44; Pour une discussion de cette position, voir notamment: Power et al., 1998)

Dans son entretien avec Burgess et collègues en 2013, Paine attribue l'origine de sa démarche expérimentale à un professeur de chimie, rencontré lors de son stage postdoctoral à la Scripps Institution of Oceanography en 1961-1962, et à l'écart entre la pratique scientifique de celui-ci et celle du professeur chargé de le superviser (H. Burgess et al., 2013, p. 2; cet épisode est repris par : Power et al., 2018, p. 12). Outre son intérêt historique, ce témoignage exprime clairement ce qui conduit et conforte Paine à remettre en question la valeur explicative d'une démarche

strictement et de prime abord observationnelle, d'inspiration naturaliste, en écologie scientifique :

The man I was post-doc-ing with said you have to go out and sample the world and then use all the power of statistics [...] [W]hat he sampled so carefully and diligently off of Scripps pier, you can't go out and repeat that today because the ocean has changed. [...] The other man was a physical chemist basically. He said you design equipment to understand the physical process you are interested in, you design equipment to test a hypothesis and do a measurement only once. If it doesn't work, you lost, because you know the equipment is right. If it works, you learn something. So that's what I did when I came [...] eventually to the outer coast of Washington. (H. Burgess et al., 2013, p. 2; voir aussi : Power et al., 2018, p. 12)

En pratique cependant, Paine fait bien usage d'observations non expérimentales pour définir, concevoir et conduire ses expériences, puis pour soutenir l'analyse de leurs résultats et ses conclusions. Paine par ailleurs reconnaît à certains endroits le caractère mixte de sa méthode, par exemple, en la qualifiant de : « observational-experimental » (Paine, 1976, p. 858). Ce qui change avec cette expérience initiatrice dans la baie de Makah est la place et le rôle de ces observations dans sa pratique. Pour ces raisons, et lorsque nécessaire, je fais à présent référence à celle-ci et dans le reste de cette thèse comme une « pratique scientifique naturaliste expérimentaliste ». Comme l'illustrent les expériences particulières, dites « d'exclusion », qui viennent soutenir le concept d'espèce clé de voûte que je présente ci-dessous, cette pratique se veut minimaliste en termes de ressources utilisées (matérielles, humaines, financières, etc.), locale quant aux entités écologiques soumises au protocole d'expérimentation (sous-réseaux écologiques), et influencée par certaines croyances éthiques largement implicites (voir chapitres 3, 4 et 5). Le témoignage de Brian R. Silliman et collègues exemplifie ce point :

[Paine's] address to the American Society of Naturalists in 2010 [...] emphasized that the fastest and most effective way of advancing ecology was by probing via experiments the role of species at a local scale (hence, microecology) and how

confirmation bias was likely to occur more often if in situ experimental ecology became a thing of the past and gave way to desktop, synthesis ecology and large-scale correlation studies only (Paine 2010). [...] Theory to Bob tied the natural world together, but it needed to be relentlessly questioned and confronted with natural observations and field experiments to move forward<sup>100</sup>. (Silliman et al., 2017, p. xiv-xv; voir aussi : Ecological Society of America, 2001, p. 28; Paine, 1994, p. 44; Power et al., 2018, p. 4)

Cette position implique évidemment un certain nombre de présuppositions : quant aux problèmes et phénomènes sur lesquels l'écologie scientifique occidentale devrait se pencher, quant aux entités, aux processus, aux systèmes écologiques, biologiques, sociaux, et autres, qu'il convient d'étudier, et quant aux moyens, aux conditions et aux capacités requises à l'analyse de ces phénomènes. Pour simple rappel, et en conclusion de cette première sous-section, l'objectif de cette thèse n'est pas de discuter l'ensemble des présupposés engagés par la pratique scientifique de Paine ou le concept d'espèce clé de voûte. Son objectif est premièrement d'identifier et de souligner ceux qui soutiennent et sont soutenus par le concept d'espèce clé de voûte, dans sa forme dite classique (introduite et développée par Paine jusqu'aux « tournant de Hilo » dans les années 1990) et certaines de ses versions ultérieures (par exemple, celle de Power et collègues, Ann Garibaldi et Nancy Turner, ou plus récemment Matthew A. Barbour et collègues) (Barbour et al., 2022; Garibaldi & Turner, 2004; Power et al., 1996. Voir chapitre 3 et conclusion générale de la thèse). Deuxièmement, l'une des visées de ce travail est d'offrir un argument philosophique en faveur de la dimension « plus-qu'épistémique » et « non-épistémique » de ces présuppositions, tout en proposant un cadre normatif, pragmatiste et féministe, à partir duquel évaluer les changements conceptuels dans les sciences de l'écologie et de la conservation qui ne conduit pas à conclure au caractère illégitime (inadéquat) de ces dimensions (voir chapitre 4 et section 5.1). Troisièmement, le but de cette thèse est de suggérer comment le concept classique d'espèce clé de voûte peut tout à la fois être soutenu et soutenir une position éthique

---

<sup>100</sup> Je laisse de côté la question des « biais » mentionnés par Silliman et collègues pour la présente section. Voir chapitres 4 et 5 pour une discussion générale.

écocentriste, et comment cette relation doit être prise en compte à des fins théoriques et de protection du monde écologique. Enfin, et quatrièmement, mon objectif est de défendre l'importance conditionnelle de redonner à cette version classique à la fois une place en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation dominantes (chapitre 5 et conclusion générale de la thèse).

#### **2.1.1.2 Exclure pour mieux expliquer au grand dam des étoiles de mer**

Il a été suggéré dans la sous-section précédente qu'une limite du premier projet de recherche NSF de Paine lors de sa prise de poste à l'University of Washington en 1962 est en partie due à un manque de connaissance empirique des systèmes écologiques locaux. En 1963, lorsque Paine décide d'effectuer son projet de recherche dans la baie de Makah, Paine ne possède qu'une connaissance naturaliste et écologique superficielle des communautés d'espèces et des espèces qui « résident » dans cette zone rocheuse soumise à l'action des marées (Paine, 1994, p. 42). Le principe même des expériences d'exclusion, et le type de connaissance scientifique qu'elles permettent et visent à offrir, tend à tempérer et à complexifier cet appel à n'interagir qu'avec les éléments de systèmes écologiques « familiers ». Pour citer le résumé qu'en font Power et collègues :

A question that has served as an extremely productive opening gambit for community ecologists as they first explore a system has been: 'What would happen if ...' [...] This is the approach that has revealed important surprises, such as keystone species (Paine 1966, 1969). (Power et al., 1998, p. 114-115)

Suivant les termes employés par Estes et collègues, les expériences d'exclusion menées par Paine, que ce soit dans la baie de Makah, à Anawhata ou sur l'île Tatoosh peuvent être jugées « dans leur conception [et en principe comme] élégamment simples » (Estes et al., 2016, p. 2906). Celles-ci consistent à retirer (« exclure ») et à maintenir à l'écart les représentant·es d'une ou plusieurs espèces dans les limites d'une zone écologique préalablement délimitée, en vue d'observer les conséquences de leur absence sur le système ou la communauté écologique étudiée. Dans l'approche développée par Paine, largement suivie par ses étudiant·es, ce

type d'expériences se caractérise par l'usage de techniques et de moyens de retrait peu intrusifs et faiblement dispendieux (retrait manuel et/ou mise en place de barrières physiques avec, par exemple, l'emploi de cages ou de filets en milieu intertidal, aquatique et marin) – contrebalancés toutefois par des besoins logistiques importants pour accéder à des sites d'expérience difficilement accessibles. Ceci permet aussi – mais n'assure pas – de limiter l'impact direct des manipulations sur les organismes exclus et le reste du système – pour le moins dans la perspective des données récoltées.

Certain·es écologues aux États-Unis emploient depuis l'expression « *kick it and see* », littéralement « envoie le/la valser et observe », pour faire référence à ces expériences<sup>101</sup> (Power et al., 1998, p. 114; Yong, 2013, p. 287; Carroll, 2016). Dans ce travail, je fais le choix de ne pas employer cette expression et parle simplement d'« expériences d'exclusion ». Premièrement, parce que l'idée de « *kick it and see* » renforce certaines idées contestables qui ont été et sont associées au concept d'espèce clé de voûte (par exemple, l'idée qu'il suffit d'exclure une population d'organismes pour déterminer son rôle écologique spécifique et généraliser ce dernier à tout système écologique constitué de populations de cette espèce). Deuxièmement, parce qu'elle renforce une conception tout aussi critiquable de la relation des scientifiques au monde écologique et à ses êtres vivants : totalement détachée, purement instrumentale et défaite de toute responsabilité quant à l'expression qu'elle prend et à ses implications – conception qui malgré les tensions entre la valorisation du monde écologique et la pratique scientifique de Paine peut difficilement lui être attribuée en ces termes (mais voir ci-dessous, ainsi que les chapitres 1, 3 et 5 de ce travail) et qui, comme défendu ci-après, n'est pas constitutive de ce type d'expériences ni du concept d'espèce classique d'espèce clé de voûte. Je laisse ce point de côté pour l'instant et m'intéresse à la question suivante : comment se présentent ces expériences chez Paine ?

Sur les trois sites qui posent la base empirique expérimentale du concept d'espèce clé de voûte, les expériences d'exclusion impliquent trois catégories trophiques d'espèces : des espèces prédatrices et

---

101 Power et collègues (1998, p. 114) attribuent l'expression à l'écologue Arthur (« Art ») Dunham.

superprédatrices (étoiles de mer et escargots de mer), des espèces herbivores (oursins) et des espèces capables de photosynthèse (algues). Contrairement à ce que suggèrent certaines critiques du concept classique d'espèce clé de voûte (voir notamment le débat : Foster, 1990, 1991; Paine, 1991; Estes & Duggins, 1995), ces expériences, les données que Paine en tire et l'analyse qu'il en propose sont toutes contextualisées. Aussi, bien que Paine suggère dès ses premières publications de généraliser ses conclusions à d'autres systèmes écologiques, notamment intertidaux rocheux (Paine, 1966), ou à de mêmes systèmes écologiques (par exemple, des systèmes organisés autour de mêmes espèces et groupes d'espèces) (Paine, 1974), voire dans le cas général de la prédation (hors cas de prédation « clé de voûte ») à des systèmes non intertidaux (Paine, 1971, p. 1105), celles-ci sont en premier lieu présentées comme locales et relatives au contexte d'étude. Celui inclut : les systèmes écologiques étudiés (par exemple, réseaux d'interactions interspécifiques organisés autour de *Pisaster ochraceus*); la zone intertidale rocheuse impliquée (« semi-intertidale » suivant les critères utilisés par Paine et en écologie marine); l'influence directe et significative d'activités humaines (ici jugée absente); la dimension historique ou évolutionnaire des systèmes écologiques; les conditions « physiques » ou environnementales abiotiques en présence (dans ce cas-ci, par exemple, le niveau d'exposition et la force des vagues, avec les trois sites jugés « fortement exposés aux vagues »). J'y reviens plus loin.

Dans la baie Makah et à Anawhata, Paine entreprend sur chaque site deux expériences d'exclusion. Dans la baie de Makah, Paine s'intéresse au rôle écologique de l'étoile de mer *Pisaster ochraceus* (*P. ochraceus* dans la suite) dans le sous-système écologique dont elle tient la place d'espèce superprédatrice (Paine, 1966, 1969, 1974, 1976). Il s'intéresse aussi au rôle écologique d'une espèce herbivore, les oursins du genre *Strongylocentrotus*, en collaboration avec Robert L. Vadas (Paine & Vadas, 1969). À Anawhata, l'une des expériences d'exclusion est dirigée vers une autre espèce d'étoile de mer, *Stichaster australis* (*S. australis* pour simplifier), superprédatrice dans le système écologique étudié par Paine. Cette expérience vise à reproduire l'expérience effectuée sur *P. ochraceus* dans la baie de Makah, afin d'évaluer la généralisation possible des conclusions de Paine à d'autres systèmes intertidaux rocheux. Celle-ci

prend place de septembre 1968 à mai 1969. Au cours d'une période similaire, à quelques jours près, Paine entreprend de clarifier les dynamiques écologiques impliquées dans ce sous-système à partir d'une seconde série d'expériences d'exclusion, visant cette fois les algues *Durvillea antarctica* (*D. antarctica* dans la suite), puis le duo *D. antarctica*-*S. australis* à partir de novembre 1968. Enfin, sur l'île Tatoosh, à partir du mois de septembre 1970 et jusqu'en 1973, pour la publication de 1974 utilisée dans cette section, Paine reproduit également l'expérience d'exclusion effectuée dans la baie de Makah, cette fois-ci dans un système écologique et des conditions environnementales relativement identiques, avec, pour espèce superprédatrice, *P. ochraceus* (Paine, 1974, voir aussi : 1976). Je me limite ici à la présentation des expériences qui impliquent les espèces superprédatrices, en raison de leurs implications directes dans l'émergence et le « contenu sémantique » (sens) du concept d'espèce clé de voûte (voir chapitre 4). Je reviens brièvement sur l'expérience qui implique les oursins du genre *Strongylocentrotus* dans le chapitre 3 de la thèse, lors de la présentation de l'un des premiers usages du concept dans un contexte mêlant recherche et conservation, ici, par James A. Estes et John F. Palmisano (Estes & Palmisano, 1974; voir aussi : Carroll, 2016a, p. 121).

En pratique, le retrait des étoiles de mer *P. ochraceus* et *S. australis* est effectué par Paine en solitaire et manuellement, quelques fois avec l'aide d'une barre de fer (« pied de biche ») pour détacher les animaux des rochers, comme dans la baie de Makah (Paine, 1974, p. 104-105, 112; Carroll, 2016a, p. 111-112). Chaque site est organisé en zones d'expérience et zones de contrôle, aussi appelées « zones de référence<sup>102</sup> » (Power et al., 1998, p. 123). Chaque zone d'expérience possède au moins une zone de référence, établie non loin de celle-ci. Les changements associés à

<sup>102</sup> Je fais le choix de parler de zone de référence dans la suite du texte, dans la mesure où dans le cas des expériences d'exclusion, il s'agit de comparer les données de la zone écologique d'expérimentation aux données d'une zone écologique non expérimentalement modifiée et/ou aux données d'une zone écologique sous contrôle des expérimentateurs. Bien que la citation de Power et collègues soutient cet usage, il convient de noter que celui-ci se distingue de leur propre emploi qui désigne des états de référence « manipulés » (zones écologiques dont certaines dimensions ont été modifiées et pour lesquelles des données empiriques sont disponibles sur une période jugée significative pour servir de base comparative à des expériences et/ou observations) ou « analytiques » (inférés à partir de données empiriques) (Power et al., 1998, p. 123-128). Voir aussi ci-après.

l'expérimentation, ici, l'exclusion des membres d'une espèce particulière, sont évalués en comparant les données de la zone expérimentale où s'effectue l'exclusion aux données de la zone de référence. Il est à noter que dans le cas des expériences d'exclusion effectuées par Paine, la récolte de données se poursuit après la fin de l'expérience afin d'observer la capacité, le temps et les conditions de retour du système écologique impacté à un état « pré-perturbation » relativement aux caractéristiques étudiées (en particulier : composition spécifique et densité des populations d'espèce ou des groupes taxonomiques/trophiques préalablement identifiés). En théorie, pour remplir adéquatement sa fonction, une zone de référence ne doit pas être impactée par l'expérience et ne doit pas l'être par d'autres actions/événements qui n'impacteraient pas tout à la fois celle-ci et la zone d'expérience. Ceci signifie, en pratique, et plus généralement, que la zone de référence ne doit pas être perturbée significativement du début de l'expérience à la fin de celle-ci suivant les critères adoptés par l'expérimentatrice et (entre autre) la communauté de recherche à laquelle iel soumet les résultats de ses expériences<sup>103</sup>. La zone de référence doit en outre pouvoir être tenue pour similaire à la zone expérimentale dans les conditions qui prévalent avant le début de l'expérience. Cette similarité dépend des objectifs visés par les scientifiques et de leurs présupposés quant à ce qui, dans ce contexte, soit influencerait défavorablement l'interprétation des données expérimentales si telle ou telle dimension ou tel ou tel élément s'avérait différent, soit limiterait la portée de leur analyse si une dimension ou un élément en était absent<sup>104</sup>.

103 Paine, par exemple, identifie des variations dans la densité des populations de moules de l'espèce *Mytilus californianus*, consommées par *P. ochraceus* et les escargots de l'espèce *Thais canaliculata*, dans la baie de Makah entre 1963 et 1968. Celui-ci estime cependant que ces variations ne sont pas suffisamment importantes pour influencer l'interprétation des données expérimentales qui attribue à *P. ochraceus* un rôle central dans la régulation de ces populations. (Paine, 1974, p. 111)

104 Il est important de noter que de tels objectifs et présupposés ne sont pas tenus pour résulter de décisions strictement individuelles, conscientes ou non, quant à ce qui justifie la mise en œuvre d'une expérience d'exclusion et ce qui permet de juger de ses conditions d'application. En accord avec l'argument féministe développé dans le chapitre 5 de ce travail, ces objectifs et présupposés sont tenus pour dépendre en partie du contexte de recherche et/ou d'action propre à ces expériences, et des communautés chargées d'en évaluer ultimement les résultats et conclusions, par ailleurs, elles-mêmes indissociables du contexte social et environnemental plus large qui favorisent, conditionnent, limitent, autorisent, etc., leurs activités. Aussi, même lorsque ces objectifs et présupposés

Sur les trois sites considérés (baie de Makah, Anawhata, île Tatoosh), Paine détermine les zones de référence en fonction de critères environnementaux « physiques » (degré d'exposition et force des vagues, notamment), topographiques (relief des surfaces rocheuses, degré d'inclinaison), écologiques (composition spécifique, présence et activité de l'espèce visée par l'expérience d'exclusion, densité des populations d'organismes en interactions), et sociaux-humains (chance de visite inopinée d'êtres humains sur les sites d'expérience et dans les zones de référence) (Paine, 1971, 1974). Parmi ces critères, qui représentent également un effort de contextualisation des communautés d'espèces étudiées (voir plus haut et chapitre 1), l'attention portée à la topographie des sites par exemple peut s'expliquer par le focus de Paine sur l'occupation des surfaces rocheuses en présence ou en l'absence d'étoiles de mer. Le souci, pour Paine, de tenir compte de l'influence et de la présence potentielle d'interactions humaines peut quant à lui s'expliquer par sa croyance dans le degré de « naturalité » (réalité) supérieur des systèmes écologiques en contact restreint ou largement indirect avec des êtres humains. Enfin, la prise en compte de certaines conditions physiques relatives aux systèmes étudiés répond à la fois aux exigences de classification des zones littorales en écologie marine occidentale et cible des facteurs physiques alors largement tenus pour déterminant dans l'organisation des communautés écologiques intertidales rocheuses – une influence que les expériences d'exclusion de Paine viennent contester.

L'évaluation de la similarité d'un système écologique avec le système visé par une expérience d'exclusion dépend donc de critères qui en plus d'être contextuels au cadre d'expérimentation dépendent de l'accès à des informations de nature diverse. Ces informations, que ce soit pour les zones de référence ou d'expérience sont obtenues chez Paine à partir d'un travail de littérature et d'observations de terrain préalable. Pour simple exemple, à l'île Tatoosh, Paine relève le nombre d'étoiles de mer individuelles de l'espèce *P. ochraceus* qui résident dans les zones de référence deux ans avant le début du processus d'exclusion en septembre 1970 (ceci limite implicitement le risque d'écarts trop grands entre la densité d'étoiles de mer moyenne au sein de la zone de référence et la

---

viennent confronter et/ou modifier la pratique d'une communauté de recherche et/ou d'action à l'initiative d'un·e ou de quelques individus, comme dans le cas de Paine, la prise en compte de ce contexte s'avère essentielle à leur analyse et évaluation.

densité initiale relevée dans la zone expérimentale avant le début de l'exclusion (Paine, 1974, p. 112)). À Anawhata, par contraste, Paine s'appuie majoritairement sur les publications scientifiques disponibles pour déterminer les zones d'exclusion et subséquemment celles de référence, peu de temps après une première visite, fin août 1968. Ultiment, le choix de la zone de référence représente un compromis, plus ou moins explicite, entre les contraintes imposées par le lieu d'expérimentation, les moyens mobilisés/ables pour la réalisation des contrôles, les objectifs et autres attentes relatives à l'expérience et à sa mise en pratique, et les critères utilisés pour évaluer le degré de similarité entre la zone de référence et la zone expérimentale. Pour dernière illustration, le site d'expérimentation choisie dans la baie de Makah pour l'exclusion de *P. ochraceus* pose des difficultés à Paine qui, à défaut de pouvoir définir une zone unique de référence sur la partie nord de la falaise où il effectue l'exclusion, en définit cinq au sud de celle-ci (quatre verticales et une horizontale) (Paine, 1974, p. 104-105).

En ce qui concerne plus spécifiquement la zone expérimentale, pour chaque expérience d'exclusion, la zone écologique prédéfinie doit être occupée avant toute manipulation par l'espèce ou le groupe d'espèces visé. En d'autres termes, même si cela peut sembler évident, cette mise à l'écart doit engager l'exclusion initiale des organismes de l'espèce en question. Dans le cas d'animaux non-humains, ceux-ci sont exclus maintenus absents par intervention manuelle (par ex. : Menge et al., 1994) ou par l'usage de barrières physiques, par exemple, des cages ou des filets (voir par ex. : Menge et al., 1986; mais voir : Power et al., 1998). En pratique, la parfaite mise à l'écart d'une population d'organismes s'avère le plus souvent impossible. Plusieurs éléments peuvent entrer en ligne de compte. Paine mentionne par exemple le cas de l'expérience menée par Bruce Menge et collègues (1986) qui, bien qu'idéale en ce qui tient à l'exclusion de l'ensemble des groupes trophiques se trouve limitée à un niveau d'étude plus restreint : « Although [...] it [was] possible to exclude all consumers and large consumers, but not small consumers while simultaneously permitting access to the resources by large consumers. » (Paine, 1994, p. 68; voir aussi : Menge et al., 1986, p. 236) Dans la baie de Makah, l'exclusion des étoiles de mer *P. ochraceus* est partielle, contrainte par l'absence de « dispositif d'exclusion [...] capable de résister à l'action

de vagues violentes dans une zone exposée » et d'un accès quotidien à la zone d'expérience<sup>105</sup> (Paine, 1974, p. 105). S'ajoutent à ceci, les difficultés posées par les conditions environnementales locales, qui atteignent certains extrêmes sur l'île Tatoosh. Power et collègues racontent ainsi :

Fieldwork on Tatoosh was challenging. During storm surges, boat access was impossible, and ecologists had to be lowered from helicopters. Scientists hefted all their supplies and equipment up 100 homemade steps to derelict Coast Guard structures that housed the scientists during their stay. The field work required "leaps of faith" across surge channels, maintaining footing on slippery algae ("the goddam *Hedophyllum*," as Bob called them), and surviving waves that overturned boats and threatened people clinging to the shore (Bob was once rescued by David Duggins after a rogue wave swept him off). Yet every two weeks during the summer, and at longer intervals in winter, Bob's group visited the island to conduct experiments and track changes. (Power et al., 2018, p. 9-10)

Dans la baie de Makah, Paine note également : « Local topography and the occasional extreme physical hazard of working in exposed locations made it impossible to remove all the *Pisaster* [...]. » (Paine, 1974, p. 109) Enfin, à Anawhata, les zones dans lesquelles Paine procèdent à la double exclusion des algues *D. antarctica* et des étoiles de mer *S. australis* le mettent, là aussi, clairement à risque de se faire emporter par les vagues, le contraignant à accepter l'irrégularité et le caractère partiel du processus d'exclusion des secondes (Paine, 1971, p. 1099-1100). Aussi extrêmes soient-elles, ces conditions environnementales participent à ce qui, pour Paine, contribue à la valeur de ces trois sites : une faible chance de fréquentation de ces systèmes écologiques et des zones d'expériences par les êtres humains (autochtones, colons et allochtones). La valeur attribuée à l'absence de contact entre les systèmes écologiques étudiés et les individus humains visent essentiellement à garantir le caractère naturel, « réellement réel », des premiers. Par conséquent,

---

105 Citation originale dans son entièreté : « This might have been realized if I had lived on the Makah Indian Reservation, or had been able to construct a starfish exclusion device capable of withstanding heavy wave action in an exposed situation. » (Paine, 1974, p. 105)

l'enjeu est donc plutôt de réussir à anticiper et à s'ajuster autant que possible à celles-ci afin de limiter l'incidence du caractère peu accessible et praticable des zones sélectionnées sur la récolte des données<sup>106</sup> (ce qui inclut l'irrégularité des visites, les complications inattendues, les problèmes de mise en pratique des protocoles d'expériences, des conditions d'observation inadéquates, etc.). À cet égard, le caractère imparfait des données expérimentales utilisées par Paine pour soutenir ses hypothèses théoriques quant aux conditions structurelles de maintien des systèmes écologiques est peu critiqué par les écologues. Par comparaison, l'absence de « réplication » de ces expériences sur un même site les rend davantage sujettes à caution – notamment en ce qui concerne la généralisation des conclusions de Paine à d'autres systèmes écologiques (intertidaux, exposés ou non aux vagues, sur la côte Pacifique ou en d'autres zones géographiques, etc.) (Paine, 1994, p. 56, 2012, 00:21:39-00:21:41; H. Burgess et al., 2013, p. 6; Ceci ne s'applique à la double exclusion de *D. antarctica* et *S. australis*. Voir : Paine, 1971).

J'en viens maintenant à la présentation des expériences elles-mêmes et à l'introduction du concept d'espèce clé de voûte. Je clarifie également un point qui nourrit les débats autour du concept d'espèce clé de voûte en précisant la relation entre, d'un côté, les objectifs de ces expériences et l'usage que Paine fait de leurs résultats et, de l'autre, les objectifs et caractéristiques initiales du concept d'espèce clé de voûte.

## **2.2 Objectifs et résultats des premières expériences d'exclusion d'espèces prédatrices. Les relations écologiques insoupçonnées entre étoiles de mer, bivalves et réseaux trophiques intertidaux**

En 2013, Paine commente ainsi le résultat de ses premières exclusions expérimentales d'étoiles de mer dans la baie de Makah :

---

<sup>106</sup> À l'opposé, il mérite d'être souligné qu'en tant que colon étasunien et membre d'une institution publique de recherche colon/iale, Paine est redevable au Makah Tribal Council de lui permettre l'accès à la baie de Makah, puis de poursuivre ses recherches sur l'île Tatoosh pendant toute sa carrière, tout en posant a priori peu de limites aux expériences qu'il effectue sur place (voir notamment : Paine, 1976; Long, 2013; Palumbi et al., 2017, p. 6882; Power et al., 2018, p. 9).

When I discovered the outer coast of Washington, my wonderland and getting rid of *Pisaster* (sea stars) [...] I knew I hit gold. [...] [This experience] led to the keystone species hypothesis and eventually trophic cascades which are some of the important cornerstones of appreciating apex predators and conservation biology (H. Burgess et al., 2013, p. 6)

L'exclusion d'étoiles de mer *P. ochraceus* dans la baie de Makah et sur l'île Tatoosh, en Amérique du Nord, et *S. australis* à Anawhata, en Océanie, Nouvelle-Zélande, répond à trois ensembles de considérations. Dans la baie de Makah, en 1963, Paine « prend une chance » pour utiliser une expression courante québécoise. Mais Paine ne choisit pas pour autant au hasard ces zones d'expérience (voir sous-section précédente). Il ne décide pas non plus « par chance » de l'espèce prédatrice à exclure. Paine présuppose, renforcé dans ses croyances par les résultats de ses observations en 1959-1960, dans l'actuelle Floride (Paine, 1963b. Voir aussi chapitre 1), qu'il est possible d'identifier des subdivisions écologiques naturelles (réellement réelles et objectives) à partir des interactions interspécifiques qui lient une espèce superprédatrice à d'autres espèces et groupes d'espèces dans une certaine zone écologique (ce qui présuppose d'éviter entre autre la circularité dans les critères utilisés à l'identification de l'espèce superprédatrice, dont le statut reste contextuel au système écologique ainsi défini – n'ayant pas pour objectif de défendre la position réaliste de Paine, je laisse cette question ouverte). Paine est par contre chanceux en ce que son premier choix d'exclure l'espèce superprédatrice *P. ochraceus* s'avère concluant dans les changements écologiques qu'il produit : en l'absence d'étoiles de mer, la composition en espèces et groupes d'espèces de la communauté change radicalement et visiblement avec, d'un côté, une présence numéraire et spatiale des populations de moules *Mytilus californianus* (*M. californianus*, dans la suite) beaucoup plus importante et, de l'autre, un nombre total d'espèces en chute libre (de 15 à 8 espèces en 1964, à 2 espèces en 1966, à 1 espèce – *M. californianus* – en 1971). À Anawhata, Paine qui choisit un sous-système structurellement et phylogénétiquement similaire à celui de la baie de Makah présuppose d'abord que la structure des interactions interspécifiques dépend de l'activité de prédation des escargots de mer

*Neothais scalaris* (de nom taxonomique actuel, *Dicathais orbita*<sup>107</sup>). Paine est ainsi contraint de modifier son cadre expérimental lorsqu'il s'aperçoit que le retrait des escargots ne produit pas les changements attendus, soit l'occupation de l'espace rocheux par les moules *P. canaliculus* au détriment des autres espèces et la modification subséquente de la structure et composition du système (Paine, 1971, p. 1097, 1103). Ce cas peu discuté dans la littérature scientifique sur le concept d'espèce clé de voûte est intéressant à plusieurs égards. Publié après l'article « baptême » de 1969, celui-ci en renforce les fondements empiriques et représente une addition centrale aux publications de Paine en ce qui tient à la dimension évolutionnaire du concept.

Le 20 mai 1968, Paine qui peut alors s'appuyer sur cinq années continues d'exclusion de *P. ochraceus* dans la baie de Makah introduit ainsi le concept d'espèce clé de voûte dans une « lettre aux éditeurs » de la revue *The American Naturalist* – mentionnant à cette occasion un autre système écologique de la Grande Barrière de corail, avec les tritons *Charonia* pour espèces prédatrices et l'étoile de mer *Acanthaster planci* pour proie :

Within both these fairly or very complex systems the species composition and physical appearance were greatly modified by the activities of a single native species high in the food web. These individual populations are the keystone of the community's structure, and the integrity of the community and its unaltered persistence through time, that is, stability, are determined by their activities and abundance. (Paine, 1969a, p. 92)

Et de poursuivre :

The two keystone species discussed above have little in common. *Pisaster* is abundant and is somewhat of a trophic generalist; *Charonia* is rare and a food specialist. [...] The significance of these carnivores could not have been guessed beforehand, since other carnivores coexist with them. [...] Whatever, then, the significance of ecological complexity may be, it seems to have exercised little influence in ameliorating significant, short-

---

107 <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=396664>, consulté le 24 août 2022.

term changes in these two communities, and hence has contributed minimally to stability. (Paine, 1969a, p. 93)

Ces deux blocs de citation appellent un certain nombre de remarques. En premier lieu, Paine souligne la possibilité d'attribuer à différentes espèces prédatrices le statut d'espèce clés de voûte dès lors que celles-ci sont situées, suivant la représentation en réseau adoptée, à une distance ou à un niveau suffisamment éloigné des espèces non carnivores ou herbivores (notamment ici : Elton, 1927; Paine, 1963b, 1966, 1980; voir aussi : Jordán et al., 1999; Jordán & Scheuring, 2002; Jordán et al., 2006; Jordán, 2009). Autrement dit, en 1969, il n'est pas question de limiter le concept à des espèces « superprédatrices », mais de souligner le rôle écologique particulier et spécifique de certaines populations prédatrices, carnivores, d'organismes. Avant d'aborder la question hautement sensible de ce rôle écologique, il convient de souligner deux autres points importants. Le premier est la dimension locale et contextuelle de ce concept, largement interprétée par les écologues et biologistes de la conservation comme une limite à celui-ci. Dans sa conception initiale, une espèce clé de voûte est plus précisément une *population spécifique clé de voûte* appréhendée au sein d'un système d'interactions interspécifique ou écologique particulier. Elle n'est pas *l'ensemble des populations d'une espèce particulière*. Une « espèce » est *clé de voûte* de la même manière qu'une « espèce » est *membre* d'une communauté écologique. Elle l'est à travers une ou plusieurs populations d'organismes, membres ou représentants de cette espèce au sein de la communauté écologique considérée. Ceci pose certainement un problème s'il s'agit d'utiliser ce concept à des fins de généralisation ou de prédiction, interpopulationnelles ou intersystémiques. L'une des thèses de ce travail est que, contrairement à ce que certains scientifiques soutiennent (voir chapitre 3), les limites prédictives du concept n'en réduisent pas la valeur théorique et pratique et constituent, en ce sens, une objection non justifiée à son usage dans les sciences de l'écologie et de la conservation (voir chapitres 3 à 5 pour les détails). Dans la même lignée, et c'est le deuxième point à mentionner, cette première caractérisation des espèces clés de voûte souligne la difficulté posée à toute tentative d'application a priori du concept – et ce malgré les efforts depuis lors des écologues pour déterminer ce qui en dehors de sa position et de ses caractéristiques trophiques, de son rôle écologique

et/ou des modalités de ce dernier, peut bien caractériser une espèce clé de voûte (ici encore, le plus souvent à des fins de prédiction, notamment considérées en termes de planification de programmes et d'actions de conservation ou d'anticipation des implications de ces programmes et actions pour les entités, systèmes, individus humains et non-humains impliqués et/ou impactés) (voir chapitre 3).

Dans la section citée de cet article, Paine remarque qu'il est a priori difficile d'associer le statut clé de voûte d'espèces prédatrices à une forme de diète particulière, dans son expression généraliste (où l'espèce prédatrice peut consommer une part importante d'espèces présentes au sein du système, comme *P. ochraceus*) ou relativement spécifique (nombre limité d'espèces dont les organismes peuvent être consommés par l'espèce prédatrice, par exemple, *Charonia*). Cette distinction est également observée à Anawhata, où *S. australis* tombe dans la catégorie des espèces spécialistes (Paine, 1971, p. 1105-1106). Par ailleurs, et ceci concerne le passage cité ci-dessous, Paine remarque que les espèces d'étoile de mer des deux systèmes écologiques présentés dans l'article de 1969 – l'une prédatrice et clé de voûte, *P. ochraceus*, l'autre essentiellement non prédatrice et non clé de voûte, *Acanthaster planci* – partagent davantage de caractéristiques trophiques que les deux espèces clés de voûte :

If *Charonia* was unimportant, and the plague of *Acanthaster* was due to other causes, then the comparison between the latter species and *Pisaster* reveals many common features. Both are starfish feeding on a variety of prey, although both apparently prefer that species or category of prey that is capable of monopolizing the basic requisite in a space-limited system: mussels on the open coast of Washington and corals on the reef. (Paine, 1969a, p. 92-93)

Cette citation laisse toutefois une ouverture, tout comme l'article de 1971, quant à l'importance du statut trophique d'une espèce/population spécifique d'organismes pour son statut clé de voûte – c'est-à-dire, dans l'article de 1969, à supposer qu'*Acanthaster planci* ne soit pas jugée destructurante du système corallien en l'absence des tritons du genre *Charonia*, et, dans l'article de 1971, qu'une telle activité structurante soit aussi attribuable à des espèces non prédatrices, serait-il possible,

conceptuellement, d'appliquer le concept d'espèce clé de voûte à *Acanthaster planci* et à ces autres espèces ? Je soutiens dans la suite de ce travail, et contrairement à Paine, que ceci tend à écarter le concept classique d'espèce clé de voûte de son « sens » historique (*sensu* Brigandt, 2010 – voir chapitre 4 pour les détails), d'une part en l'éloignant de ses objectifs de recherche et d'action, d'autre part en réduisant sa valeur théorique, éthique et pratique – et ce, en dépit des problèmes, de diverse nature que cette restriction du concept aux espèces animales prédatrices soulève (voir notamment la sous-section suivante, le chapitre 5 et conclusion générale de la thèse pour discussion). Avant d'aborder cette question, il convient de préciser le rôle écologique des espèces clés de voûte : en quoi celui-ci peut-il être dit « structurant » ? Cela m'amène à aborder le choix par Paine du terme « clé de voûte<sup>108</sup> ».

Dans un article publié en 1995, Paine explique que ce choix est motivé par sa volonté de souligner : « a sense of nature's dynamic fragility and the unsuspected consequences of removing (or adding) species. » (Paine, 1995, p. 962) Cette explication est proposée dans un contexte de forte remise en question du concept en écologie scientifique et en biologie de la conservation occidentales, et fait suite à plus de vingt-cinq ans d'usages variables du terme d'espèce clé de voûte dans ces domaines (voir chapitre 3, ce travail). Elle marque également le début une période où Paine adopte une conception beaucoup plus explicitement hiérarchique et normative des espèces clés de voûte – période qui s'étend jusqu'en 2016, année de sa dernière publication scientifique, en collaboration avec Boris Worm (2016), et de son décès, le 13 juin 2016. En conséquence, la suite de cette citation et l'article de 1995 se doivent d'être utilisés avec précaution lorsqu'il s'agit de retracer l'histoire du concept d'espèce clé de voûte (voir par ailleurs chapitre 3 pour une analyse détaillée de cette publication). Mais, hors contexte, pourrait-on dire, cette citation traduit adéquatement deux dimensions initiales du concept.

En architecture, une clé de voûte est la pierre de taille qui retient toutes les autres à partir du point le plus haut et le plus central de la

---

108 Une partie des éléments qui suivent sont tirés d'une publication de l'auteur\* de ce travail, « Le concept d'espèce culturelle clé de voûte : enjeux conceptuels et de conservation » (Mermans, 2021).

voûte (Ramée, 1868, p. 87-88), ce qui, dans un contexte écologique et suivant une représentation verticale des interactions trophiques interspécifiques, conduit à identifier la clé de voûte aux espèces qui répondent au minimum aux deux conditions suivantes : être une espèce prédatrice et, lorsque ôtée, exclue ou disparue d'un système écologique, entraîne, toutes choses égales par ailleurs, l'effondrement de ce système ou augmente fortement ses chances d'occurrence. Quant à l'idée de surprise (« unsuspected consequences »), celle-ci fait tout d'abord échos aux remarques précédentes quant aux enjeux relatifs à l'identification d'espèces clés de voûte sur la base de leurs caractéristiques trophiques. Déterminer la clé de voûte au sein d'une arche, architecturale ou écologique, peut en effet faire intervenir une certaine dose de chance. Or, face à trois pierres situées relativement au centre et à même hauteur, le choix de l'une ou l'autre peut produire des conséquences radicalement différentes. S'il ne s'agit pas de la clé de voûte, le retrait de la pierre peut produire une instabilité temporaire, qui peut possiblement et à certains égards être compensée par d'autres pierres (par analogie avec les réseaux interspécifiques, même disposition et nature des pierres, même structure générale, par exemple). Cette « perturbation » ou instabilité peut alors être jugée non significative et/ou ne pas l'être au même titre que le retrait de la pierre clé de voûte. Si, par contre, il s'agit de la clé de voûte, l'effet de surprise vient de la destruction quasi immédiate de l'arche/système écologique ou d'une réduction manifeste et non anticipée de la stabilité de celle-ci/celui-ci. Ce qui augmente l'effet de surprise dans le cas des systèmes écologiques est qu'il peut également être difficile d'identifier les systèmes qui possèdent une structure en « clé de voûte ». Or en dépit des efforts produits par certaines communautés scientifiques depuis les premiers travaux de Paine pour palier à cette difficulté, la forme apparente, matérielle, mesurable et caractérisable de ces systèmes ou les représentations graphiques, mathématiques et autres qu'il est possible d'en offrir ne permettent pas de résoudre ce problème (par exemple, via l'identification de propriétés écologiques, structurelles ou quantifiables généralisables)(pour une approche empirique appliquée au cas des systèmes intertidaux rocheux, voir notamment : Menge et al., 1994; Pour une approche topologique, voir : Jordán et al., 2006; Jordán, 2009). Encore une fois, et tel que discuté plus amplement dans le chapitre 3 de la thèse, dès lors que le caractère contextuel de ce concept est tenu pour

partie prenante de celui-ci, cette difficulté ne peut toutefois constituer une objection directe à son usage ni justifier, par là même, sa révision. Ceci étant dit, une critique possible de l'analogie de la clé de voûte, et de l'explication fournie par Paine (1995), est que l'idée de clé de voûte semble favoriser une interprétation « statique » des systèmes écologiques et une conception « équilibriste » du rôle structurant (« stabilisateur ») des espèces clés de voûte, et ce, à l'encontre même du concept d'espèce clé de voûte lui-même (Paine, 1966, 1969a. Voir aussi ci-dessous). Cette tension peut s'expliquer en considérant de nouveau le contexte d'émergence de ce concept.

Paine introduit le concept d'espèce clé de voûte dans un champ de l'écologie scientifique, l'écologie marine, où les expériences en milieux intertidaux rocheux marquent et influencent le développement des approches expérimentales dans ce domaine (Paine, 1994; Grodwohl et al., 2018. Voir aussi sous-section suivante). Paine reconnaît par exemple à plusieurs reprises, incluant les publications considérées ici, le caractère déterminant des expériences de Joseph H. Connell pour le développement d'approches expérimentales de terrain en écologie marine, en particulier, du fait des explications des conditions de compétition animale non-humaine dans les zones intertidales du littoral écossais qu'elles lui permettent de dégager (Connell, 1961, 1961; voir aussi mentions dans : Paine, 1966, 1971, 1974, Pour une analyse historique et contemporaine des approches expérimentales dans ce domaine de l'écologie scientifique, voir : 1994; voir aussi : Grodwohl et al., 2018; Power et al., 1998. Pour une analyse plus générale des approches expérimentales en écologie scientifique occidentale, voir : Resetarits et al., 1995; Resetarits & Bernardo, 1998. Pour une réflexion plus politique, voir : Whipple et al., 2021). Au regard des éléments préalablement exposés, les travaux de Connell soutiennent et informent les expériences d'exclusion de Paine plus qu'ils ne convainquent ce dernier d'effectuer les siennes en milieu intertidal rocheux (voir notamment : Paine, 1994, p. 55). Néanmoins, Connell et d'autres scientifiques précurseur·ses de ces approches, dont l'un des premiers étudiants de Paine, Paul K. Dayton (1971, 1973), démontrent avec Paine la valeur de ces systèmes pour la recherche en écologie scientifique – et ce, comme l'illustre le concept d'espèce clé de voûte, au-delà de l'écologie marine. Mais dans les années 1960, le cas des expériences de terrain n'est

définitivement pas gagné. Aussi, dans l'article de 1966, où Paine présente les résultats préliminaires d'une année seulement d'exclusion de *P. ochraceus* dans la baie de Makah, de novembre 1963 à novembre 1964, celui-ci insiste sur ce qu'il soutiendra à plusieurs reprises dans ses publications ultérieures : les milieux intertidaux rocheux représentent des lieux de recherche théorique privilégiés pour l'écologie scientifique en raison des avantages que ces milieux possèdent pour la mise en place d'expérience de terrain (statut soutenu indirectement et implicitement aussi par les possibles applications et visées pratiques de la recherche théorique en science de l'écologie). Ce caractère favorable peut sembler paradoxal considérant les difficultés associées à « l'accessibilité » des sites sélectionnés par Paine pour ses expériences d'exclusion (Paine, 1974, p. 94). Mais comparativement à d'autres milieux écologiques, comme les milieux sableux, océaniques ou terrestres par exemple (H. Burgess et al., 2013, p. 4-5), Paine note que les milieux intertidaux rocheux ont deux atouts. Ceux-ci sont composés d'animaux non-humains et autres macroorganismes qu'il est possible de déplacer, d'observer, de mesurer, autrement dit, de « manipuler » à des fins d'expérience. De plus, ceux-ci possèdent des cycles de vie qui peuvent se compter en plusieurs années, ce qui, associé aux interactions écologiques entre leurs populations qui peuvent s'étaler sur plusieurs mois, facilite la mise en place de protocoles expérimentaux à plus ou moins long terme (Paine, 1966, p. 66, 1974, p. 118). Paine insiste :

The rocky intertidal zone is perhaps unique in that the major limiting factor of the majority of its primary consumers is living space, which can be directly observed, as the elegant studies on interspecific competition of Connell (1961a,b) have shown. (Paine, 1966, p. 66, voir aussi : 1971, p. 1096-1097)

De retour à l'analogie de la clé de voûte, celle-ci traduit l'idée de « fragilité dynamique » des systèmes organisés autour d'espèce clé de voûte en tant qu'expression fautive ou infondée, suivant Paine, de l'état inchangé, si ce n'est de manière passive, des systèmes écologiques intertidaux. Car l'un des objectifs de Paine, à travers ces premières expériences d'exclusion, auquel contribue directement le concept d'espèce clé de voûte, est de s'opposer à une conception « physicienne » des changements observables dans ces systèmes. Dans l'article de 1974, sur la

base des données récoltées dans la baie de Makah (1963-1968) et sur l'île Tatoosh (1970-1973), Paine défend à l'inverse une approche éco-évolutionnaire, dynamique et « biotique » de ces modifications, conséquences des activités de prédation des étoiles de mer *P. ochraceus* sur les interactions dites de compétition entre les moules *M. californianus* et les autres espèces du sous-système écologique. Ces interactions et les populations spécifiques impliquées établissent pour Paine, sur une échelle des temps écologique et évolutionnaire, les conditions de maintien et les caractéristiques de ces systèmes en apparence aussi statique qu'une arche de pierre (nombre d'espèces, composition spécifique, « zonation » ou zones et limites répartition des populations de ces espèces sur les surfaces verticales rocheuses). Paine explique :

There is no evidence that the members of this community are "physically-controlled" (Sanders, 1968) unless one considers only the upper distributional limits of the highest intertidal species. Further, I find the argument that the vigorous prey-predator or competitive (Connell, 1961; Dayton, 1971; Luckens, 1970) observable in this relationships community are evidence for lack of biological organization unacceptable. On the contrary, they impress me as being the result of natural selection operating on individuals in a physically predictable, though varying environment, not characterized by extreme spatial heterogeneity (at least not structural heterogeneity that has permitted rampant niche diversification). A species has evolved, *M. californianus*, that can competitively hold a spatial resource against all other species ; a predator, *Pisaster*, has evolved that consumes this prey preferentially, and in so doing predictably renews the limiting resource, making it available to a host of other species. It is precisely because the dynamic interaction is predictable that the rocky intertidal is a biologically rich and vibrant community, one showing few signs of the lack of organization and absence of important or visible processes that one would associate with an ecologically stringent environment continually disrupted by events of unpredictable timing, position or magnitude. (Paine, 1974, p. 118)

Ceci m'amène à aborder la question de l'équilibre ou de la stabilité écologique que Paine associe au concept d'espèce clé de voûte, et à préciser le rapport prédation-compétition dans le contenu sémantique (« sens ») de celui-ci. Je précise à cette occasion les objectifs des expériences d'exclusion initiales, ainsi que du choix des données récoltées et de leurs analyses par Paine entre 1966 et 1974 en relation avec les visées propres à ce concept d'espèce écologique. Finalement, je termine la mise en contexte théorique, conceptuel et pratique plus large du concept initial (« classique ») d'espèce clé de voûte dans le champ de l'écologie scientifique occidentale.

### **2.2.1 Espèces clés de voûte, prédation-compétition et équilibres écologiques – « Ça change tout » (dixit MacArthur)**

Les systèmes écologiques étudiés et modifiés expérimentalement par Paine, en Amérique du Nord et sur les côtes de l'actuelle Nouvelle-Zélande, ont pour support d'existence ce que Paine désigne sous le nom de « substrat rocheux ». Ce qui désigne, plus simplement, la surface des rochers sur lesquels s'organisent ces communautés interspécifiques composées d'algues, d'animaux invertébrés et d'autre macro- et microorganismes (Paine, 1994, p. 41). Les conséquences du retrait ou de l'absence des étoiles de mer de l'espèce *P. ochraceus* ou *S. australis* sur ces communautés respectives sont interprétées par Paine en termes de rapport prédation-compétition. Dans l'article de 1966, l'objectif de Paine est de proposer une possible explication pour la variation observée dans la diversité/richeesse spécifique des systèmes écologiques à travers la planète (« gradients de diversité ») et les conditions de maintien de cette diversité à l'échelle de sous-systèmes écologiques (« stabilité »). Cette analyse intègre des considérations quantitatives (nombre de populations d'organismes d'espèces distinctes) et topologiques (structure du réseau, indépendamment de la nature des composants de ce dernier et de leurs interactions). Dans la mesure où l'approche et l'hypothèse de Paine se veulent locales, son objectif est plus précisément de proposer une explication aux degrés de richesse spécifique (nombre d'espèces) et aux conditions de stabilité de sous-systèmes écologiques intertidaux rocheux (c.-à-d., aux conditions de maintien du degré particulier de richesse spécifique de ces sous-systèmes et de la structure du réseau d'interactions interspécifiques autour

desquels ceux-ci s'organisent respectivement) dans différentes zones climatiques du littoral américain (Paine, 1966).

Cette publication de 1966 marque l'histoire de l'écologie scientifique occidentale. D'une part, pour le soutien empirique, partiellement expérimental, qu'elle apporte à une hypothèse explicative jusqu'à alors minoritaire qu'est la contribution centrale de l'activité de prédation à cette richesse spécifique et forme de stabilité écologique. D'autre part, en raison de ses implications pour le statut explicatif de la compétition interspécifique favorisé par les théories écologiques dominantes. Mais « l'hypothèse de la prédation » défendue par Paine ne reflète pas exactement l'idée de stabilité écologique attachée au concept d'espèce clé de voûte. Elle représente plutôt un premier pas vers celle-ci, en partie en raison des données empiriques utilisées. Tandis que les données récoltées dans la baie de Makah reflètent les conséquences écologiques du retrait expérimental d'une population spécifique prédatrice (les étoiles de mer de l'espèce *P. ochraceus*) sur un seul site écologique et durant une seule année (1963-1964) – ce qui, en vertu des postulats (justifiés ou non) de Paine quant au rythme des processus écologiques intertidaux paraît insuffisant à l'évaluation adéquate des changements entraînés par leur perturbation expérimentale –, les données empiriques utilisées dans le cas des réseaux trophiques de la Péninsule de Basse-Californie et du Costa Rica ne sont qu'observationnelles (données qui pour Paine, et suivant le changement de méthodologie opéré dans la deuxième moitié des années 1960, ne peuvent pas adéquatement soutenir les explications scientifiques de phénomènes écologiques).

Les articles de 1971 et 1974, ainsi qu'un troisième publié en 1969 non discuté dans ce travail (Paine, 1969b), participent crucialement à la consolidation, ajustement et développement de l'hypothèse initiale de 1966. L'article de 1971 expose et analyse les données obtenues par l'exclusion des étoiles de mer *S. australis* à Anawhata, dans l'actuelle Nouvelle-Zélande, en relation avec l'occupation du substrat rocheux par les populations de moules *P. canaliculus*. Cette expérience rejoint les objectifs de l'article de 1966 tout en cherchant à confronter l'étendue de ses conclusions. Paine réalise cet objectif à Anawhata à travers l'étude d'un système jugé similaire à celui de la baie de Makah sur les plans écologiques et évolutionnaires (phylogénétiques), mais constitué d'espèces

et situé dans une zone climatique différentes. Paine reconnaît ainsi : « I had hoped to examine common organizational properties shared by these independently evolved communities by subjecting them to comparable experimental manipulation » (Paine, 1971, p. 1097) – ce qui, à cet égard, et bien que Paine s'avère critique du concept de niche dans cet article et à d'autres endroits, représente aussi une forme de test expérimental de la théorie de la niche d'Elton<sup>109</sup> (1927, p. 63-68). Enfin, en 1974, Paine fait usage des premières données expérimentales du retrait de *P. ochraceus* sur l'île Tatoosh (septembre 1970 à septembre 1973) et présente en détail celles obtenues dans la baie de Makah (1963-1968). L'un des objectifs est, comme précisé plus haut, de démontrer l'existence d'une forme de stabilité dite « dynamique », résultat de l'impact de certaines interactions interspécifiques (prédation et compétition) sur la structure des systèmes intertidaux rocheux. Paine précise à cette occasion ce qu'il tient pour constituer les conditions d'occurrence du rôle écologique, structurant, de la prédation. Paine propose une explication éco-évolutive comportementale, suggérant l'existence d'une prédation préférentielle des moules *M. californianus* – espèce « compétitrice dominante » – par *P. ochraceus* – espèce superprédatrice, capable de limiter par son activité cette « domination compétitive » –, conséquence de la coévolution de ces (population d') espèces dans un environnement similaire sur une échelle des temps évolutive. La stabilité des systèmes impliqués est quant à elle de nouveau évaluée en termes de richesse spécifique, avec une précision quant aux changements dans la composition en espèces du système et, additionnellement, en ce qui tient à sa zonation (occupation particulière de l'espace rocheux, sur un plan horizontal et vertical). Dans quelle mesure ces trois analyses impliquent-elles et soutiennent-elles le concept d'espèce clé de voûte ?

Le lien le plus direct entre ces publications et le concept d'espèce clé de voûte est le rejet de la conception de la stabilité des systèmes écologiques défendue par MacArthur présentée dans la section 1.4 de ce

---

<sup>109</sup> L'une des versions préliminaires de ce travail avait pour objectif de préciser les dimensions écologiques et évolutives du concept classique d'espèce clé de voûte à partir du concept écologique et évolutif d'espèce de Leigh van Valen, et d'y intégrer à travers une révision du concept de niche utilisé par van Valen, la troisième dimension, topologique, caractéristique du concept classique d'espèce clé de voûte (voir en particulier et respectivement : Van Valen, 1971, 1976; Jordán, 2009). À des fins de concision, il a été décidé de reporter ce projet à un travail ultérieur.

travail. Paine ne bouscule pas le cadre de l'écologie théorique sans abandonner certaines des « intuitions » de MacArthur quant aux conditions de stabilité des réseaux d'interactions interspécifiques (MacArthur, 1955). En 1959-1960, l'idée de stabilité mobilisée par Paine suit celle de MacArthur (Paine, 1963b). Il s'agit de compter le nombre de populations d'organismes qui appartiennent à des espèces distinctes au sein d'un système écologique donné – ou, suivant l'interprétation privilégiée, le nombre d'individus au sein de chacune de ces populations en interactions –, de déterminer les liens possibles ou existants entre ces espèces, puis de définir la stabilité du système en fonction de la variation du nombre d'espèces au sein de celui-ci (plus ce nombre varie, plus le système est jugé instable) ou de l'évaluer à partir des liens possibles ou existants entre leurs populations (voir section 1.4.2.2 pour les détails). Deux des hypothèses théoriques de MacArthur – au-delà de l'article de 1955 – est qu'une condition de stabilité du réseau est la présence d'un nombre élevé de liens (interactions) entre certaines espèces et les autres espèces du système, et – notamment, en collaboration avec Richard Levins (MacArthur & Levins, 1964) – qu'un facteur de stabilité déterminant est la compétition, suivant ce que Paine nomme : « "one resource-one species" hypothesis » (Paine, 1971, p. 1096; Pour une contextualisation et revue historique des différentes thèses de MacArthur autour de la notion de stabilité, voir aussi : Odenbaugh, 2011). Les premières expériences d'exclusion menées par Paine dans la baie de Makah poussent Paine à reconsidérer les fondements de l'approche théorique de MacArthur et son degré de généralisation. S'il est toujours question d'évolution par exemple, il n'est plus question de niveau de sélection systémique. De même, la place de la compétition relativement au rôle de la prédation dans l'organisation des communautés écologiques change : la compétition participe à cette organisation en vertu et dans les contraintes imposées par l'activité de prédation d'une espèce particulière. Dans le système écologique étudié par Paine, et dans ceux qu'il estime similaires sur le plan structurel, la compétition n'est pas l'interaction qui détermine « centralement » les conditions de stabilité des réseaux d'interactions interspécifiques. Non contrainte, elle produit en fait l'effet inverse : l'instabilité du système, sa disparition et celles de ses composantes, jusqu'à son remplacement par un système fortement simplifié qui peut difficilement être qualifié de « réseau interspécifique ».

En 1966, l'hypothèse soutenue par Paine est que l'activité de prédation a un impact positif et déterminant sur la stabilité des réseaux trophiques en vertu et en raison de la contrainte qu'elle exerce sur les conditions de compétition interspécifique (Paine, 1966, p. 65, 70). L'hypothèse de Paine est qu'en l'absence d'une activité de prédation adéquate, les systèmes étudiés tendent vers un nombre d'espèces plus faible et voient leur composition spécifique, ainsi que leur structure fondamentalement modifiée (en premier lieu, en raison de cette réduction numérique). Dans la baie de Makah, entre novembre 1963 et 1964, ceci se traduit par une augmentation de la présence de populations de moules *M. californianus* sur l'espace rocheux soumis à l'exclusion des étoiles de mer *P. ochraceus*; augmentation accompagnée de la disparition, non contrebalancée, de sept autres espèces sur les 15 préalablement identifiées par Paine, et de la réduction consécutive du nombre de liens et de niveaux trophiques dans le système – ce qui conduit plus généralement, dans les termes de Paine, à une « simplification » de ce dernier :

In contrast to Margalef's (1958) generalization about the tendency, with higher successional status towards "an ecosystem of more complex structure," these removal experiments demonstrate the opposite trend: in the absence of a complicating factor (predation), there is a 'winner' in the competition for space, and the local system tends toward simplicity. Predation by this interpretation interrupts the successional process and, on a local basis, tends to increase local diversity. (Paine, 1966, p. 70)

Ultimement, les résultats des deux expériences d'exclusion de *P. ochraceus* en territoire Makah ne représentent même pas un cas de chaîne trophique eltonienne, puisque les populations de moules *Mytilus californianus* prennent place après quelques années d'expérience sur toute la surface rocheuse disponible (Paine, 1974, 1994, p. 41). Dans le cas d'Anawhata, Paine propose la même interprétation, utilisant cette fois le concept de climax pour désigner une forme de stabilité caractérisée par la présence unique d'une espèce macroscopique (ici, les moules *P. canaliculus*) ayant eu raison de toutes les interactions de compétition avec les espèces préalablement établies (ou ayant tenté de s'établir dans l'habitat considéré) et capable en théorie de se maintenir dans les mêmes conditions

abiotiques ou physiques environnementales sur une durée indéfinie<sup>110</sup> (Paine, 1971, p. 1104).

Parmi les anecdotes qui traversent les récits biographiques et les entretiens de Paine, la réaction de MacArthur à l'article de 1966 est sans doute l'une de celle qui est à la fois la plus citée et dont la source, tenue pour être une lettre manuscrite adressée à Paine (Roberts, 2016; Ruesink, 2016), reste peu vérifiée. Pour n'en citer qu'une version parmi toutes celles qui ont été publiées suite au décès de Paine, le 13 juin 2016, à Seattle, sur les territoires autochtones de Coast Salish, Stillaguamish, Duwamish, Muckleshoot et Suquamish :

Even early on, another giant in ecology, Robert MacArthur, who in the 1960s had championed the importance of competition in structuring ecological communities, understood how profound Bob's keystone species findings were. Writing to him three months after the initial starfish results were published [i.e., in 1966], MacArthur stated simply: "This changes everything." And so it did. (Lubchenco, 2016, p. 356)

La réaction concise attribuée à MacArthur a pour avantage de laisser le champ à une interprétation large de « ce qui change » avec les publications de Paine de 1966 et suivantes (Paine, 1966, 1969a, 1971, 1974, voir aussi : 1969b, 1976). Je poursuis l'analyse de « ce qui change » avec le concept d'espèce clé de voûte au-delà de ce qui vient d'être présenté.

Le titre et le paragraphe introductif de l'article qui établit officiellement le concept d'espèce clé de voûte en 1969, « A Note on Trophic Complexity and Community Stability », en suggère la teneur. Comme la citation reproduite plus haut le souligne, Paine qui discute directement l'idée de stabilité de MacArthur dans cet article n'effectue pas une simple clarification de la relation stabilité-complexité (Paine, 1969a, p. 93). Avant même les expériences d'exclusion à Anawhata et sur l'île Tatoosh, Paine, à travers le concept d'espèce clé de voûte, rejette explicitement la

---

<sup>110</sup> La notion de climax utilisée par Paine est différente (et ne se revendique pas) du concept de climax développé et usuellement associé à la théorie écologique des successions végétales de Frederic E. Clements (ou dans sa forme tardive à celle des communautés animales et végétales, dites « communautés biotiques ») (Clements, 1916, 1936; Clements & Shelford, 1939).

valeur de cette relation pour expliquer la stabilité des systèmes intertidaux rocheux. Plus encore, il réaffirme, contre MacArthur et les théories écologiques dominantes dans les années 1960-1970, le rôle écologique majeur de la prédation exercée par une ou plusieurs espèces particulières (ou ce que j'ai appelé « populations spécifiques d'organismes ») pour la contribution conditionnelle de la compétition interspécifique à une forme de stabilité écologique. Enfin, Paine s'écarte de la définition de la stabilité de MacArthur et, tout en reconnaissant les problèmes conceptuels de ce terme en écologie scientifique, décrit à grands traits une forme de stabilité écologique relative à la présence et l'activité d'espèces clés de voûte. À la fin des années 1960-début des années 1970, celle-ci se présente comme la capacité d'un système écologique historique, résultat de processus écologiques et évolutifs, à conserver sa cohésion structurelle, sa composition en espèces, ainsi que la forme matérielle (« apparence physique ») sous laquelle celui-ci se présente à travers le temps (« intégrité ») – et ce, même en présence d'un haut degré de perturbation abiotique associée à leur environnement (par exemple, forte exposition aux vagues) (Paine, 1969a, p. 92, 1974; voir aussi : Levin & Paine, 1974). Aussi, contrairement aux objectifs affichés dans les publications de Paine discutées jusqu'ici (Paine, 1966, 1971, 1974), qui contribuent centralement à définir le concept ou, comme dans le cas de l'expérience d'exclusion de *S. australis* à Anawhata en 1968-1969, le mobilise à des fins de recherche et d'analyse (Paine, 1971, p. 1105), je soutiens que le concept classique d'espèce clé de voûte n'est pas un concept qui concerne la diversité (richesse) spécifique des systèmes écologiques – une thèse qui s'écarte des interprétations dominantes du concept dans ses usages scientifiques et philosophiques occidentaux (voir chapitre 3, ainsi que la sous-section suivante).

Cette thèse appelle deux remarques. La première, qui tend à renforcer la lecture tout juste défendue, est que contrairement aux trois autres publications de 1966, 1971 et 1974, Paine n'utilise pas le terme de richesse ou de diversité spécifique dans « A Note on Trophic Complexity and Community Stability ». Dans cet article, Paine traite de la stabilité des systèmes écologiques sous différents angles (maintien de leur « structure » ou de leur « intégrité », « persistance à travers le temps », « composition spécifique », « apparence physique ») mais seul le concept de « composition

spécifique » est utilisé pour désigner la dimension « spécifique » du système. Au-delà de cet aspect terminologique, même dans le cadre d'analyse de ses données d'expérience entre 1963-1973, les critères que Paine utilise pour déterminer les changements dans le nombre d'espèces au sein de ces systèmes écologiques, et la dimension contextuelle de ses explications, conditionnent à la fois l'évaluation de cette diversité spécifique et de ses conditions de variation à l'échelle d'un système écologique ou d'une catégorie de système écologique particulière (systèmes qui, en vertu des éléments exposés dans ce chapitre peuvent être jugés similaires sur les plans écologiques, évolutionnaires et topologiques/structurels, ainsi qu'en vertu de toute autre dimension relativement pertinente). Ces critères permettent donc d'identifier un facteur de changement de la composition en espèces de systèmes écologiques. Celui-ci implique certes une altération dans le nombre d'espèces en présence, et dans le cas des premiers systèmes étudiés par Paine, la réduction de ce nombre, mais d'une part, il ne s'y limite pas et surtout, il ne représente pas ce qui, en premier lieu, *importe*. Ce qui « importe » dans le cas du concept classique d'espèce clé de voûte est l'impact de cette variation ou instabilité sur les modalités de persistance du système (son degré de « fragilité » dans les termes de Paine) et comment l'activité de certaines espèces prédatrices particulières participent de ces modalités. Il est important de noter qu'il ne s'agit pas ici de la position de Paine. En 1960-1970 et par la suite, Paine souligne et défend régulièrement la relation positive entre prédation clé-de-voûte et richesse/diversité spécifique (qu'il distingue toutefois de la notion de biodiversité en raison du caractère trop généralisant, non spécifique, de ses usages dans les sciences de l'écologie et de la conservation), contribuant activement à faire de cette relation un élément tenu pour indissociable du concept dans la sphère scientifique et non scientifique (voir par ex. : Paine, 2013b). Pour le dire plus directement, je défends une interprétation du concept historique (« classique ») d'espèce clé de voûte qui en s'appuyant et en tenant compte de son contexte d'émergence conduit, à cet égard, à se dissocier de celle de Paine.

La seconde remarque vient faire le pont entre cette caractérisation générale historique du concept d'espèce clé de voûte et les philosophies environnementales écocentristes occidentales qui intéressent cette thèse. L'analyse présentée dans ce travail s'écarte également, plus ou moins

significativement, de l'interprétation qui soutient les rares usages de ce concept au sein de ce corpus théorique. Dans ce cas-ci, par exemple, cette analyse détache la valeur éthique du concept d'espèce clé de voûte de la contribution positive des espèces clés de voûte à la « richesse » éthique du monde écologique et insiste sur la dimension contextuelle, historique et spécifique de ce concept, à l'encontre de certaines positions conséquentialistes (voir notamment : Mikkelson, 2018. Ce point est développé dans le chapitre 5 de ce travail). Par ailleurs, cette présentation du concept classique d'espèce clé de voûte dans sa version historique originale ne fait pas usage de la notion de « naturalité ». Dans ce travail, le terme n'est pas utilisé pour faire référence aux systèmes écologiques organisés autour d'espèces clé de voûte, il ne l'est pas non plus pour définir leur statut ontologique ou les critères qui permettent d'en avoir une connaissance scientifique. L'idée de naturalité qui possède plusieurs sens chez Paine – être réellement réelle, être indépendante de toute condition, moyen, modalité de connaissance ou de toute influence illégitime, et ne pas être impactée significativement par des activités humaines – est définitivement importante pour comprendre la conception des espèces clés de voûte par et pour Paine. Son non-usage dans une thèse en philosophie de l'écologie et de l'environnement occidentale peut par ailleurs étonner. Mais, d'une part, ici aussi, il est possible de séparer l'analyse historique biographique de l'analyse historique conceptuelle. D'autre part, les chapitres 4 et 5 de ce travail montrent qu'en plus de pouvoir justifier légitimement cette séparation sur la base de considérations éthiques et politiques, la réalisation des objectifs, le respect et l'expression des valeurs éthiques associées au concept classique d'espèce clé de voûte gagnent à ne pas être définies en termes de naturalité. Dans un contexte de haute destruction, perturbation et changement écologique, environnementale et climatique, qui transcende les échelles d'analyse, et dans un contexte d'injustices environnementales qui ne fait que s'aggraver (Ripple et al., 2016; Otto-Portner et al., 2021; IPCC, 2021; IPBES, 2022. Voir aussi : <https://ejatlas.org/>), je soutiens que le concept peut ainsi aider à soutenir adéquatement et plus efficacement la protection et résurgence de systèmes écologiques historiques (et ce, même en tant que systèmes écologiques structurés autour d'espèces prédatrices et superprédatrices, qui génèrent des débats éthiques et politiques conséquents – voir chapitre 5 et conclusion générale pour

discussion). C'est-à-dire, qu'il peut permettre de soutenir et de convaincre du bien-fondé d'actions et de programmes de recherche explicitement dirigés vers ce type de systèmes écologiques sans suggérer ni embrasser une posture colonialiste, raciste, (cis) hétérosexiste, caractéristique des approches naturalistes occidentales dominantes (voir par ex. : Guha, 1989; Gaard, 1997b, 1997a; Callicott, 2000; mais voir : Maris, 2018). Il peut également, et plus positivement suivant certaines révisions, possiblement permettre d'identifier, de protéger et de soutenir des systèmes écologiques dont la dimension historique répond explicitement à des considérations, parmi d'autres, anti-colonialiste, anti-raciste, queer et transféministe (voir conclusion générale de la thèse).

Je conclus ce chapitre avec deux éléments additionnels relatifs au contexte de recherche dans lequel se développe le concept d'espèce clé de voûte et l'approche scientifique naturaliste expérimentaliste de Paine. L'objectif ici est de souligner un autre ensemble d'enjeux éthiques, relatifs cette fois à la méthode utilisée. Car si celle-ci peut être jugée « constitutive » du concept classique d'espèce clé de voûte, tel que suggéré dans le chapitre 4, les questions et les problèmes éthiques qu'elle engendre nécessitent de faire partie des discussions scientifiques et philosophiques autour de celui-ci.

### **2.2.2 Problèmes éthiques des expérimentations de terrain en écologie scientifique occidentale**

Tel qu'indiqué dans la section 2.1, l'approche expérimentale de Paine se distingue à maints égards, dans sa méthode et ses conclusions, des expériences conduites par Edward O. Wilson et Daniel Simberloff à peu près à la même période, en 1966-1967. Celles-ci, effectuées sur six îles mangroves, en territoire autochtone Calusa, Seminole, Taíno et Mascogo<sup>111</sup>, et dans l'état actuel de Floride aux États-Unis, sont célèbres pour le soutien empirique qu'elles ont en partie apporté à une théorie « équilibrante » dite « dynamique » de la stabilité écologique développée par Wilson et MacArthur (1967), ainsi que pour « l'extermination<sup>112</sup> » de <https://native-land.ca/>, entrée « Saddlebunch Key, Key West, Florida 33042, United States », consultée le 14 août 2022.

112 Simberloff et Wilson qualifient eux-mêmes leur expérience d'action de « destruction » et d'« extermination » de la faune locale. Ceux-ci emploient également, et plus souvent, le terme de « défaunation » (*defaunation*) (Simberloff & Wilson, 1970).

populations d'invertébrés qu'elles ont impliqués (Wilson & Simberloff, 1969; D. Simberloff & Wilson, 1969, 1970). Dans cette série de trois articles, parus entre 1969 et 1970, Wilson et Simberloff soutiennent à partir des données issues de ces expériences, que les communautés écologiques conservent, dans un contexte insulaire et possiblement dans des contextes non insulaires similaires (Simberloff, 1974), un nombre stable d'espèces à travers le temps en dépit de variations ponctuelles dues à certaines perturbations et de changements de composition. Ceux-ci soutiennent également que cette stabilité repose, en premier lieu, sur la capacité de nouvelles espèces à prendre place sur l'île une fois la perturbation passée et n'est que très peu contrainte, dans la première phase de retour à l'état stable, par les interactions entre espèces (compétition et prédation). Le retour à l'état stable, pour Wilson et Simberloff, est essentiellement conditionné aux facteurs physiques en place (par exemple, précipitations, hauteur des eaux) (Simberloff & Wilson, 1969, mais voir : 1970; Simberloff, 1974). Paine, par contraste, défend à partir de ses expériences en milieu intertidal rocheux que certains systèmes écologiques ne retournent pas à un état stable pré-perturbation si certaines populations spécifiques d'organismes demeurent absentes : pour qu'il y ait réinstallation d'espèces, puis le « retour à l'équilibre » de la communauté, la présence de conditions environnementales favorables ne suffit pas. De même, ce qui chez Wilson et Simberloff pourrait constituer la « seconde phase » de retour à l'état stable (ou consolidation de celui-ci) ne dépend pas secondairement de l'activité de prédation. Elle est, chez Paine, une condition requise à l'existence et à la persistance de ces systèmes écologiques.

J'ai discuté dans les sous-sections précédentes le défi posé par les expériences d'exclusions de Paine et le concept d'espèce clé de voûte aux hypothèses et théories qui expliquent la stabilité et certaines caractéristiques des systèmes écologiques, relativement similairement à Wilson et Simberloff (c'est-à-dire, en termes de conditions environnementales physiques et de compétition). Il a aussi été question de la relation ambivalente entre le concept d'espèce clé de voûte et la notion de richesse spécifique. La mise en perspective des travaux de Paine avec ceux de Wilson et Simberloff dans cette sous-section est motivé par leurs

divergences méthodologiques et ce que ces divergences présupposent ou impliquent sur le plan éthique.

Dans leurs expériences de terrain, Wilson et Simberloff choisissent de tuer les arthropodes présents sur les îles qui leur servent de lieux d'expérience par fumigation au bromure de méthyle. L'objectif est de créer des milieux écologiques « purs » de toute forme animale afin d'identifier, le cas échéant, les modalités de réoccupation de ces milieux par des populations animales et, par extension, les conditions de stabilité des systèmes écologiques insulaires (Wilson & Simberloff, 1969; Simberloff & Wilson, 1969, 1970). Cette approche implique donc de réduire à néant et volontairement les organismes et les communautés écologiques présentes sur l'île. Par comparaison, Paine contrairement à Wilson et Simberloff ne cherche pas à tuer les animaux ni à détruire les communautés d'espèces de la baie de Makah. Celui-ci s'en tient à une procédure qui implique d'exclure (et non d'exterminer) les organismes de la zone d'expérience – autrement dit de les écarter sans compromettre directement et volontairement leurs conditions de survie. Elle implique également de limiter au possible les conséquences des manipulations sur le reste du système et milieu écologique. Instrumentalement, pour la mise en place de zones de référence, la poursuite d'expériences à moyen-long terme ou la création de ce que Power et collègues nomment des « zones de référence expérimentales » (zones écologiques transformées en zones expérimentales dont les dynamiques écologiques sont alors tenues pour connues) (Power et al., 1998, p. 123-124). Instrumentalement aussi, en vertu de l'approche favorisée et des objectifs de recherche explicitement visés (par exemple, pour Paine, identifier, décrire et expliquer les conditions d'organisation écologique de certains sous-systèmes à partir de changements induits au sein de communautés d'espèces non préalablement et significativement impactées par des activités humaines). Mais l'un des objectifs de ce travail est également de montrer que ces considérations instrumentales engagent d'autres objectifs (par exemple, de conservation) et d'autres croyances<sup>113</sup> qui doivent être pris en compte, en interne, pour évaluer et justifier

<sup>113</sup> Le terme de croyance dans cette thèse est employé de manière non (ou peu) technique sur le plan philosophique. Celui-ci est ici synonyme de présupposé, présupposition, et englobe ce qui est tenu pour vrai, justifié, fondé ou autre, à propos du monde matériel et immatériel, par des individus et des collectifs d'individus, et qui peut soutenir des raisonnements et des actions – ce que je désigne sous le nom d'inférence matérielle dans le chapitre 4 à la suite d'Ingo Brigandt (2010). Voir chapitre 4 pour les détails.

certains choix méthodologiques. Les expériences de Paine, par exemple, se révèlent fortement perturbatrices, au point de faire disparaître après quelques années l'un des premiers sous-systèmes écologiques étudiés (c.-à-d., celui qui met en jeu les étoiles de mer *P. ochraceus* et les moules *M. californianus* dans la baie de Makah). Et c'est ce caractère perturbateur, qui permet à Paine d'introduire le concept d'espèce clé de voûte en écologie scientifique et de soutenir, à travers celui-ci, son travail de théorisation du rôle écologique de la prédation. Contrairement à Wilson et Simberloff cependant, Paine n'a pas pour objectif de faire disparaître le système qui lui sert de sujet d'expérience ni de le perturber irrémédiablement. Ces expériences sont par ailleurs rapidement soutenues par la croyance, constitutive du concept d'espèce clé de voûte, qu'une fois l'expérience d'exclusion achevée, si les conditions environnementales peuvent être jugées similaires à l'état « pré-perturbation » – elles n'ont pas été drastiquement impactées par l'expérience et elles n'ont pas été modifiées par d'autres événements entre-temps –, le système écologique doit être capable de se reconstituer dans toute sa particularité (une croyance qui s'étend aux systèmes modifiés par des activités humaines à des fins non expérimentales de façon analogue) (Paine, 1971, p. 1100). Cette attitude et l'influence de cette croyance sur la pratique scientifique de Paine ne permettent certainement pas de définir le statut éthique des expériences d'exclusion hors de leur contexte. En comparaison toutefois des expériences de Wilson et Simberloff, elles représentent une forme de recherche scientifique expérimentale qui peut, d'un côté, adéquatement fournir une base empirique à des éthiques qui reconnaissent la valeur non instrumentale d'entités écologiques comme les éthiques écocentristes/ées et holistiques occidentales et, à l'inverse, être soutenue ou justifiée par celles-ci (voir chapitre 5 pour une présentation détaillée de ces éthiques et discussion).

Ceci étant dit, l'approche naturaliste et expérimentale de Paine se distingue ouvertement sur le plan méthodologique de trois autres approches prépondérantes en écologie scientifique occidentale en 1960 et encore aujourd'hui, qui peuvent sembler moins « intrusives » que les démarches expérimentales respectives de Paine, et de Wilson et Simberloff : celles qui privilégient les expériences en laboratoire aux expériences de terrain, illustrée par la pratique de Smith, le directeur de thèse de Paine; celles

qui adoptent une approche strictement théorique, avec ou sans soutien empirique, à l'instar de MacArthur (1955; 1957; voir aussi : MacArthur & Levins, 1964, 1967); et celles plus récentes qui favorisent l'analyse computationnelle de grands ensembles de données empiriques, obtenues le plus souvent non expérimentalement (à ce sujet, voir par ex. : Osawa, 2019; Poisot et al., 2019, 2021). En outre, là où la méthode utilisée par Paine inspire le tristement célèbre « *kick it and see* » est qu'elle ne consiste pas à ôter les étoiles de mer des rochers avec précaution et attention (*care*). Dans la baie de Makah, où Paine se rend une à deux fois par mois entre 1953 et 1968 – avec une présence accrue d'avril à septembre en raison du nombre plus important d'étoiles de mer à s'introduire dans la zone expérimentale entre deux phases d'exclusion (Paine, 1974, p. 106, Fig. 4) –, Paine retire autant d'étoiles de mer que possible à chacune de ses visites, puis les remet à l'eau en les lançant dans la baie à plusieurs mètres de distance de la zone d'expérience et des zones de référence (Paine, 1974, p. 105; Carroll, 2016a, p. 212). Le procédé « manuel » utilisé par Paine à Tatoosh et Anawhata est sans aucun doute le même. Aussi même à admettre, avec Paine et d'autres écologues, que les expériences d'exclusion permettent d'obtenir une connaissance des systèmes écologiques que ne permettent pas d'autres approches, le traitement éthique et pratique des animaux impliqués par celles-ci, et l'incidence directe et indirecte de ces expériences sur leurs conditions de vie, peut encore questionner la valeur de la connaissance obtenue (visée) à partir de celles-ci. Je laisse cette question ouverte pour le moment et y reviens plus largement dans le chapitre 5.

J'en viens à présent aux débats générés par le concept d'espèce clé de voûte en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation occidentales. Car après environ deux décades à bénéficier d'une popularité certaine auprès des membres de ces communautés de recherche et d'action, le concept devient la cible de critiques qui conduisent au milieu des années 1990 à l'introduction d'un nouveau concept d'espèce clé de voûte, dit « concept contemporain d'espèce clé de voûte » dans cette thèse (Power et al., 1996). Ce passage du concept classique d'espèce clé de voûte au concept contemporain d'espèce clé de voûte est l'objet du troisième chapitre de cette thèse.



# Chapitre 3 – Débats scientifiques autour du concept classique d'espèce clé de voûte (1990-2000) – la fin d'un certain « âge d'or »

## Introduction<sup>114</sup>

Suite à son introduction par Paine à travers le milieu et la fin des années 1960, le concept d'espèce clé de voûte est rapidement adopté par les communautés scientifiques d'écologues, puis de biologistes de la conservation occidentales aux (Mills et al., 1993; Bond, 1994; Power et al., 1996; Palumbi et al., 2017, p. 6881-6882; voir aussi : Ecological Society of America, 2001, p. 28; Estes et al., 2016, p. 2907; Silliman et al., 2017, p. xi; Power et al., 2018, p. 7). En particulier aux États-Unis, dès 1970 et sous l'influence de Paine, le concept est utilisé dans un contexte qui mêle beaucoup plus explicitement, non sans certaines tensions, recherche et conservation : la translocation de populations de loutres dans l'océan Pacifique Nord (Estes & Palmisano, 1974; VanBlaricom & Estes, 1988; Carroll, 2016a, p. 121-122). La poursuite par Paine de ses recherches expérimentales dans les milieux intertidaux rocheux, ainsi que celles menées par ses étudiant·es dans ces milieux ou dans des environnements marins et aquatiques (par ex. : Dayton, 1971; Menge, 1976; Menge & Lubchenco, 1981; Power et al., 1985) participent activement à soutenir la base empirique du concept et à consolider la valeur de celui-ci pour le développement de théories scientifiques écologiques. Ceci, du rôle de la prédation dans les conditions d'existence et de persistance de ces systèmes écologiques relativement à l'impact de la prédation sur les interactions dites de compétition, au rôle de la force des interactions entre espèces, aux conditions écologiques et structurelles d'interdépendances entre populations spécifiques, à la formulation de nouveaux concepts qui étendent certaines hypothèses soutenues par le concept d'espèce clé de voûte à d'autres phénomènes et systèmes écologiques, comme le concept de « cascade trophique » (Paine, 1980, 1994, 2010; voir aussi : Estes et al., 2016, p. 2907).

Dès 1971, Paine évoque lui-même la possibilité d'élargir le concept d'espèce clé de voûte à d'autres catégories ou groupes d'espèces, notamment herbivores, notant pour seule condition que : « their activities are important determinants of community structure ». (Paine, 1971, p. 1105). En

---

114 Ce chapitre reprend des éléments et des sections d'une publication de l'auteur\* de ce travail. (Mermans, 2021)

1980, si ce n'est avant, le concept d'espèce clé de voûte est, dans cette lignée, associé en écologie scientifique occidentale à l'idée d'importance structurelle sans spécification trophique, ouvrant la possibilité au concept classique d'espèce clé de voûte d'être finalement, et dans certains contextes, peu dissociable du concept eltonien d'animal clé-industrie (voir par ex. : Young, 1980; voir aussi section 1.4.2, ce travail). En 1985, Michael Soulé fait du concept d'espèce clé de voûte l'un des « principes fonctionnels » de la biologie de la conservation occidentale. Soulé, quant à lui, insiste sur la dimension causale du concept, soit – et toujours suivant une représentation verticale des relations trophiques entre espèces – les conséquences produites par le retrait ou le retour d'une espèce clé de voûte sur les niveaux ou strates trophiques inférieures, phénomène identifié par Paine et maintenant connu dans le champ de l'écologie scientifique dominante sous le nom de « cascade trophique » (Paine, 1980). Soulé propose une interprétation ouverte de ce phénomène « d'effets en chaîne » désignant par suite sous le nom d'espèce clé de voûte toute espèce dont les populations : « may initiate sequences of causally linked events that ultimately lead to further extinctions. » (Soulé, 1985, p. 729) Cet usage influence sans aucun doute le passage d'une vision structuraliste à une conception fonctionnaliste des espèces clés de voûte.

Les années 1990 marquent un tournant dans l'usage du terme en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation occidentales. Elles représentent tout d'abord une période d'importante remise en cause du concept, marquée par d'intenses discussions. Écologues et biologistes de la conservation, incluant Soulé, questionnent la base empirique du concept, sa valeur théorique, le flou produit par les usages divers et pour le moins libéraux de celui-ci, sa conversion, jugée arbitraire si ce n'est dangereuse, en un label de qualité pour les programmes de conservation, l'usage de ce label aux dépens d'autres concepts ou critères de recherche et d'action, sa fâcheuse imperméabilité aux modèles mathématiques et prédictifs, etc. (voir par ex. : Foster, 1990, 1991; Mills et al., 1993; Bond, 1994). En 1990, donc, ce qui pourrait être considéré comme « l'âge d'or » du concept (soit, les années 1970-1980) tire à sa fin. Les écologues et biologistes de la conservation occidentaux, qui font usage du concept, avec en tête ceux qui font partie de la communauté de recherche formée

autour et sous l'influence de Paine en écologie marine (notamment, Jane Lubchenco, Mary E. Power, James A. Estes, Bruce Menge) ne sont toutefois pas prêt·es à renoncer à celui-ci (voir par ex. la réponse à Foster par : Paine, 1991; Estes & Duggins, 1995; voir aussi : Menge et al., 1994; et ci-dessous). L'ensemble de ces échanges et discussions motivent l'organisation d'une conférence spéciale en 1994, à Hilo, à Hawaï, en territoire autochtone Kānaka Maoli<sup>115</sup>. Celle-ci, organisée par Jane Lubchenco et Hal Mooney entre les 8 et 11 décembre 1994, représente l'une des sessions de travail du premier rapport onusien « sur la biodiversité globale » (*Global Biodiversity Assessment*) publié un an plus tard, le 14 novembre 1995 (Power & Mills, 1995. Voir aussi : <https://press.un.org/en/1995/19951114.he916.html>, consulté le 29 août 2022). Elle représente plus directement ce que je qualifie de « point de rupture » avec le concept classique d'espèce clé de voûte en ce qu'elle conduit à une révision significative de son contenu, dont le résultat, introduit en 1995, puis présenté plus formellement en 1996 dans un article intitulé « Challenges in the Quest for Keystones », représente depuis lors la référence principale en écologie et biologie de la conservation occidentales (Power & Mills, 1995; Power et al., 1996).

Parallèlement à ces discussions, les années 1990 voient se mettre en place l'un des programmes de réintroduction d'espèces animales prédatrices les plus conséquents aux États-Unis. En 1995, puis 1996, près d'un siècle après la quasi-disparition des populations de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc du Yellowstone (Leopold et al., 1947), et plusieurs décades après l'extermination des derniers loups, en 1926, l'U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service décide d'y réintroduire des individus de l'actuel Canada (Morgenweck, 1994; Bangs & Fritts, 1996). Cette réintroduction est accompagnée de programmes de recherche sur les changements produits par la présence de loups, dont l'impact de celle-ci sur les populations de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*, proies des loups) et plusieurs espèces végétales (dont les peupliers faux-tremble, *Populus tremuloides*, consommés par les cerfs), avant de s'élargir aux impacts écologiques plus larges (incluant la variation dans la composition en espèces et dans la densité des populations animales et végétales en présence, ainsi que les modifications structurelles et dites fonctionnelles des systèmes écologiques du Yellowstone) (Ripple et al., 2001; Ripple & <sup>115</sup> <https://native-land.ca/>, entrée « Hilo, Hawaii, United States », consulté le 29 août 2022.

Beschta, 2004, 2012; Beschta & Ripple, 2009, 2016; M. E. Soulé et al., 2003; voir aussi : *Some Animals Are More Equal than Others: Keystone Species and Trophic Cascades*, 2016). Cet exemple représente un cas d'application du concept d'espèce clé de voûte – et du concept de cascade trophique –, envisagé dans son expression « la plus classique ». Comparativement à l'usage qu'en font Estes et John F. Palmisano dans le cas de la translocation des loutres, celui-ci représente aussi un cas beaucoup plus assumé d'entrelacement des visées théoriques et politiques du concept (voir section 3.4). En ce qui tient à la dimension philosophique de cette thèse, la réintroduction des loups dans le parc du Yellowstone est symbolique par la manière dont il renforce le lien entre le principe d'action d'Aldo Leopold (1949), la place de celui-ci dans le développement d'éthiques écocentrées/istes et la conception historique de Paine des espèces clés de voûte (voir introduction, chapitres 2 et 5). Ce lien est toutefois plus que symbolique en ce qu'il cristallise les tensions récemment renouvelées entre positions animalistes utilitaristes et/ou conséquentialistes et approches écocentristes (voir notamment : Horta, 2010b; Mikkelsen, 2018). Pour cette raison, je réserve l'analyse et discussion de cet exemple au chapitre 5 de ce travail.

Dans la seconde moitié des années 1990, les propositions de redéfinition du concept se poursuivent sans néanmoins réussir à supplanter l'approche de Power et collègues (voir notamment : Hurlbert, 1997; Jordán et al., 1999; Davic, 2000). Tandis que la mobilisation du concept en écologie scientifique occidentale à des fins théoriques tend à être moins préminente (mais voir : Menge et al., 2013), son usage à des fins de conservation se poursuit, bien qu'en certains cas indirectement à travers le concept de cascade trophique (voir par ex. : Estes, 1996; Simberloff, 1998; Callicott et al., 1999; Estes et al., 2011; Ripple et al., 2016). Le concept est par ailleurs encore largement attrayant sous ses différentes formes pour d'autres disciplines, dont l'ethnoécologie (Cristancho & Vining, 2004; Garibaldi & Turner, 2004; Platten & Henfrey, 2009; Cuerrier et al., 2015), l'écologie des paysages (Mouquet et al., 2013), la biologie moléculaire et les sciences de l'évolution (Vaggi & Csikász-Nagy, 2012; Barbour et al., 2022; Nosil & Gompert, 2022). Il est ainsi question respectivement d'« espèce culturelle clé de voûte » (*cultural keystone species*), de « communautés clés de voûte » (*keystone community*) ou bien

encore de « gènes clés de voûte » (*keystone gene*). Ces usages multi-, inter- et transdisciplinaires génèrent des problèmes conceptuels aux implications concrètes pour la recherche en écologie scientifique, pour ces autres domaines de recherche et d'action, et pour la réponse à donner aux questions de conservation.

À l'aune de ces considérations, l'objectif de ce chapitre est double. Le premier est de présenter plus en détail l'introduction du concept contemporain d'espèce clé de voûte, tel que proposé par Power et collègues en 1995-1995, et ce qui permet de soutenir, contre les auteurices, un acte de rupture avec le concept dit « classique » d'espèce clé de voûte. Le second est de présenter les enjeux et présupposés relatifs à deux des questions posées par le débat scientifique autour de ce concept dans les années 1990 qui se révèlent d'intérêt direct pour le présent travail. Ces deux questions peuvent être résumées et reformulées ainsi : quelle place est-il possible de reconnaître à l'histoire d'un concept scientifique et à des considérations plus-qu'épistémiques ou non-épistémiques dans l'évaluation de ses usages et changements, à travers le temps, au sein ou à travers les frontières d'une ou plusieurs communautés scientifiques de recherche et d'action ?

### **3.1 La fin de « l'âge d'or » du concept d'espèce clé de voûte – Variations conceptuelles painéennes**

Au début des années 1990, le concept d'espèce clé de voûte fait donc face à plusieurs critiques : multiplication des définitions, usages hétérogènes, difficultés d'opérationnalisation, statut contestable en biologie de la conservation. Comme indiqué dans le chapitre précédent, cette période est aussi marquée par l'ambivalence de Paine vis-à-vis du concept. J'ouvre cette section avec la discussion de cette position ambiguë de Paine, puis présente le contexte d'introduction du concept contemporain d'espèce clé de voûte (sensu Power et al., 1996).

Dans un ouvrage important – et trop peu connu –, paru en 1994, où Paine y présente un historique, ainsi qu'une synthèse des contributions de l'écologie expérimentale en milieux intertidaux à la recherche en écologie scientifique – *Marine Rocky Shores and Community Ecology: An Experimentalist's Perspective* –, Paine souligne sa préférence pour le terme

« d'espèce critique » (*critical species*) à celui d'espèce clé de voûte. La raison avancée par Paine, qui rejoint celle de certaines critiques, est que le terme d'espèce clé de voûte est devenu beaucoup trop « jargonneux » (Paine, 1994, p. 56, 75). Dans ce livre, Paine maintient une interprétation relativement ouverte du concept, proche de sa suggestion de 1971, notant que l'un de ses objectifs est de permettre : « to identify single species whose presence and activities are major determinants of community structure and organization. » (Paine, 1994, p. 56) En 1995, peu de temps après la rencontre de Hilo, à Hawaï, Paine réagit plus significativement à celle-ci en offrant un compte rendu des échanges sous forme de dialogue platonicien (la position de Paine étant admise pour s'exprimer la plupart du temps à travers la voix de « l'empiriste ») (Paine, 1995). Cet article souligne trois points importants pour l'analyse du concept d'espèce clé de voûte.

En premier point, Paine (l'empiriste), qui rappelle brièvement l'histoire du concept, les expériences d'exclusion et de réintroduction au sens large qui lui apportent un soutien empirique dont les siennes et celles d'Estes présentées plus loin, reconnaît que : « Paine (1969) described it [the keystone species concept] narrowly for a marine rocky shore in which a starfish, through selective predation on a competitively superior prey, maintained resources for a host of other species » (Paine, 1995, p. 962). Cette caractérisation « restrictive » est celle qui définit le contexte d'émergence de ce que je désigne sous le nom de concept classique d'espèce clé de voûte (elle informe, mais ne doit pas être identifiée au concept). En second point, Paine et possiblement d'autres participant·es à la discussion proposent, à travers la voix de l'empiriste, une distinction entre des processus abiotiques et des espèces particulières structurellement significatives (ironiquement, ces processus sont baptisés « processus critiques »). Autrement dit, Paine (et collègues) suggèrent d'éviter la réduction sous un même concept de tout ce qui possède un rôle significatif dans l'existence et/ou la persistance d'une structure écologique même si, par exemple, sur le plan explicatif cette réduction peut être jugée non problématique (par exemple, lorsqu'il s'agit de répondre à la question : « pourquoi ou comment une communauté écologique peut-elle persister sous une forme X ou Y à travers le temps ? »). Ce qui intéresse Paine et collègues dans ce texte est l'impact de cette réduction pour la valeur du concept en ce qui touche au domaine des sciences de la

conservation. Mais sous-jacente à cette inquiétude est la croyance<sup>116</sup> que, aussi structurants et importants soient-ils pour la persistance d'un système écologique, les processus abiotiques s'ils doivent être intégrés au concept d'espèce clé de voûte en changeraient significativement la visée et la portée descriptive, si ce n'est explicative. Or cette dimension descriptive s'avère cruciale pour les visées non théoriques du concept. À l'échelle seule des espèces clés de voûte, par exemple, si la description des systèmes écologiques ne permet pas à travers ce concept de distinguer le rôle structurel d'une entité biologique historique d'un processus physique anhistorique, ceci pose une incertitude quant aux actions à déployer pour maintenir cet élément structurellement important. Celle-ci demande également à reconsidérer les raisons pour lesquelles engager de telles actions et comment les mener. Dans une perspective occidentale où les marées ont le statut de processus abiotique ou physique, leur action structurante peut être envisagée depuis une perspective d'ingénieure, qui ne requière pas de tenir compte du « bien » des marées. Par comparaison, et pour exemple, l'action structurante de loutres de mer ne peut être laissée à l'évaluation d'expert·es en ingénierie. Toute action relative aux loutres de mer soulève des enjeux éthiques que ne rencontrent pas les actions relatives aux marées, incluant le bien des loutres individuelles et les chances et conditions de survie des populations déplacées. Ceci permet d'introduire deux thèses défendues dans le chapitre 4, ainsi que les enjeux posés par le concept de Power et collègues (1996). D'une part, la crainte exprimée par la position empiriste dans l'article de Paine montre que l'enjeu de ce qui tombe dans le domaine de référence d'un concept scientifique ne tient pas nécessairement et exclusivement à des considérations ontologiques ou empiriques (il pourrait par exemple être démontré empiriquement que les marées jouent le même rôle que les loutres de mer sur le plan structurel pour une communauté écologique X ou soutenu, sur une base empirique et/ou métaphysique, que les marées ne sont pas si ontologiquement éloignées des loutres de mer). L'un des enjeux ici est la perte de l'une des visées du concept qu'est la protection d'espèces singulières relativement à ce qu'engage leur statut clé de voûte – ce qui, à de simples fins stratégiques de mise à l'écart des ingénieur·es des politiques de conservation, peut suffire à la considérer non équivalente, sur le plan éthique et politique, à un objectif de protection de « tout ce

---

116 Voir chapitre 4 et note 106, chapitre 2.

qui est écologiquement, structurellement important » (qui à des fins d'illustration est ici limitée au « rôle structurel » des espèces clés de voûte, mais qui, comme présenté dans le chapitre 1 et discuté plus loin, ne s'y réduit pas). Or, et c'est la seconde remarque, il n'est pas moins significatif que ce soit la position empiriste qui, dans le dialogue de Paine, reconnaisse le poids de telles visées « pratiques », par ailleurs, hautement politiques. Reconnaître que des visées ou des considérations non théoriques puissent jouer un rôle dans le contenu d'un concept scientifique, en contraindre les visées théoriques et les conditions dans lesquelles celui-ci peut participer à leur réalisation, s'oppose à la fois aux approches empiristes logiques occidentales, longtemps dominantes en philosophie des sciences, et au neutralisme relatif à la position réaliste de Paine<sup>117</sup>. Ce point est abordé dans le chapitre 4.

Le dernier et troisième point à souligner, relativement à cet article de 1995, est l'introduction par Paine d'une modification non moins manifeste du concept classique d'espèce clé de voûte, réaffirmée en 2016 dans l'article cosigné avec Boris Worm, soit la possibilité de considérer certaines populations humaines comme « espèces [populations spécifiques] clés de voûte » (Paine, 1995, p. 962; Worm & Paine, 2016). J'aborde dans la conclusion générale de la thèse pourquoi, même en faisant fi des problèmes éthiques et politiques que pose la qualification de communautés humaines du titre « d'espèce clé de voûte », la proposition de Paine représente une modification du concept autrement discutable (ce qui en résumé concerne l'absence, dans cet article de 2016, d'une vision qualitative et historique des relations entretenues entre les populations humaines et les entités biologiques et écologiques non-exclusivement humaines et non-humaines). De retour au débat sur le concept d'espèce clé de voûte, en quoi la rencontre à Hilo en 1994 représente-t-elle un tournant?

### **3.2 La rencontre de Hilo : une « police » conceptuelle au service de la protection de la nature ?**

Tel que présenté dans le chapitre 1, le concept d'espèce clé de voûte est associé à une vision « verticale » (pour ne pas dire « hiérarchique »)

---

<sup>117</sup> Ceci est renforcé par l'introduction du dialogue, où Paine reconnaît explicitement la valeur et le rôle du concept d'espèce clé de voûte dans les sciences et le domaine de la conservation. (Paine, 1995, p. 962)

des systèmes écologiques. Néanmoins, comme l'illustrent les travaux de Ferenc Jordán, et Jordán<sup>118</sup> et collègues (pour comparaison, voir par ex. : Jordán, 2009; Jordán et al., 2009), ni la dimension topologique ni la dimension trophique du concept d'espèce clé de voûte ne requiert d'envisager, autrement qu'à des fins d'analogie, la position et le rôle des espèces clés de voûte comme hiérarchiquement supérieurs (sur la notion de topologie, voir section 3.4). Les éléments qui permettent d'expliquer le choix terminologique de Paine ont été présentés dans le chapitre 2 et il ne s'agit pas dans ce travail de suggérer un changement de terminologie. Mais il est clair que Paine, dans ses prises de position en faveur du concept et en en tirant les concepts de « cascade trophique » et de « force d'interaction » (les deux concepts sont développés dans : Paine, 1980), contribue à renforcer l'idée d'un lien inhérent entre une approche axio-écologique hiérarchique des espèces et le concept classique d'espèce clé de voûte.

Aussi, en 1990, l'une des critiques adressées au concept, qui en justifie l'abandon puis en motive la révision, est pour Scott Mills, Michael Soulé et Daniel Doak (1993), cette idée même que les espèces clés de voûte seraient : « more equal than others » (Paine, 1995, p. 962; *Some Animals Are More Equal than Others: Keystone Species and Trophic Cascades*, 2016). Pour Mills, Soulé et Doak, cette présupposition pose deux problèmes. Une première inquiétude est que la variété d'espèces désignées par le terme est trop importante pour savoir ce qui se cache derrière le titre d'espèce « clé de voûte ». Les exemples produits par Mills, Soulé et Doak vont ainsi, et pour n'en citer que trois exemples, des « prédatrices clés de voûte » (par ex., étoiles de mer, loups, loutres) aux « proies clés de voûte » (en raison de l'impact significatif de leur retrait, extinction ou absence pour leurs espèces prédatrices et, à travers celui-ci, pour le reste du système écologique) aux « modificatrices clés de voûte » (aujourd'hui connues sous le nom d'ingénieurs écologiques, comme dans le cas du castor nord-américain, *Castor canadensis*) (Jones et al., 1994). Les auteurs jugent que l'écart entre ces catégories (notamment, en ce qui

---

118 Je tiens à remercier très sincèrement Eva Delmas pour m'avoir introduit aux travaux de Jordán, pour nos discussions tellement précieuses dans les premières années de ce projet de recherche, et pour la présentation commune des réflexions issues de ces échanges lors du colloque 2016 du Laboratoire étudiant interuniversitaire en philosophie des sciences (LEIPS).

concerne les processus écologiques impliqués et les entités désignées par le terme) ne permet pas d'envisager un méta-concept d'espèce clé de voûte (Mills et al., 1993, p. 221). Ceux-ci reconnaissent néanmoins la contribution théorique du concept dans un certain champ de l'écologie scientifique, en particulier pour sa remise en question des approches dominantes sur les conditions d'organisation des communautés écologiques (dont la mise en lumière des implications systémiques qui peuvent suivre l'extinction ou la réintroduction de certaines espèces, en dépit du nombre de liens qui les lient aux autres espèces ou groupes d'espèces du réseau) (Mills et al., 1993, p. 221-222; voir aussi chapitre 2). Ce qui conduit ultimement les trois scientifiques à proposer le rejet du concept sont les problèmes que posent celui-ci sur le plan de la conservation.

Dans le contexte étasunien, Mills, Soulé et Doak expliquent que répondre ainsi aux enjeux de financement de l'Endangered Species Act – loi fédérale de protection des espèces, en vigueur aux États-Unis depuis 1973, soit peu de temps après l'introduction du concept d'espèce clé de voûte – n'est d'aucune aide et, plus encore, peut s'avérer désastreuse pour la protection de certaines espèces et de certains systèmes écologiques. Entre autre, les auteurs craignent que la valeur écologique suggérée par le terme d'espèce clé de voûte confère par défaut un statut de conservation privilégié aux espèces qui s'y qualifient au détriment d'autres espèces ou entités écologiques, tout en renforçant l'idée erronée et dangereuse, selon eux, de communautés écologiques « statiques » (voir section 1.2 de ce travail pour discussion. Voir aussi : Paine, 1995). Selon Mills, Soulé et Doak, faire du statut clé de voûte :

a conservation criterion that favors the maintenance of keystone species [...] may fail to protect other species of interest to conservationists or the public at large. [...] – et suggérant : If they abandon the keystone species concept and the rigid structure it imposes on species interaction, investigators are less likely to assume that interactions and their strengths and distributions are constant in space and time. (Mills et al., 1993, p. 222)

La conférence de Hilo qui a lieu en décembre 1994 est à ce titre, et s'il m'est permis d'utiliser cette expression anglaise, un « *game changer* ».

Ce qui est officiellement une session de travail de la conférence internationale pour un rapport sur la biodiversité globale organisée par les Nations-Unis (contexte de discussion doublement en tension avec la position de Paine quant à la relation entre politique et pratique scientifique, et écologie scientifique et concept de biodiversité) représente un comité réduit de ce que Power et Mills qualifient plus tard de « keystone cops » (Power & Mills, 1995). William Bond, Juan Carlos Castilla, Estes, Gretchen Daily, Paine, Mills, Menge, Power, David Tilman, sont les écologues présent·es et, en pratique, représentant·es de leur communauté scientifique. En discussion avec quatre représentant·es du groupe d'expert·es chargé de participer à la rédaction de ce rapport onusien sur la biodiversité globale, les membres de la conférence s'entendent pour sauver le concept (Power & Mills, 1995; Power et al., 1996). La version révisée de ce dernier (ou nouveau concept) est présentée comme une *extension* du concept classique d'espèce clé de voûte, avec, pour référence directe,<sup>119</sup> l'article de 1969 de Paine, « A Note on Trophic Complexity and Community Stability ». La nouvelle définition proposée à la suite de cette rencontre est la suivante :

[A] keystone species [is] [...] one whose impact on its community or ecosystem is large, and disproportionately large relative to its abundance. In mathematical terms,

$$CI \text{ [Community importance]} = [d(\text{trait})/dp] [1/(\text{trait})]$$

where  $p$  is the proportional abundance (in most cases, proportional biomass relative to the total biomass of all other species in the community) of the species whose abundance is modified. *Trait* refers to a quantitative trait of a community or ecosystem [...] [e.g.,] productivity, nutrient cycling, species richness, or the abundance of one or more functional groups of species or of dominant species. (Power et al., 1996, p. 609)

En d'autres termes, le concept fait dorénavant référence à n'importe quelle espèce dont l'exclusion ou la réintroduction de ses populations est significativement corrélée à un changement écologique ou écosystémique

---

<sup>119</sup> Power et collègues citent aussi l'article de 1974 comme un cas concret d'identification d'espèce clé de voûte (Power et al., 1996, p. 613).

mesurable, jugé conséquent et beaucoup plus important que le nombre relatif d'individus au sein des populations de cette espèce (Pour une illustration, voir : Power et al., 1996, fig. 3). Je discute dans la suite de ce chapitre les points d'accord et de dissemblances entre cette approche des espèces clés de voûte et le concept de Paine.

### **3.3 Concept classique versus contemporain d'espèce clé de voûte ?**

Tel qu'exposé dans l'introduction générale de la thèse, le cadre philosophique d'analyse qui vise à soutenir une certaine version du concept classique d'espèce clé de voûte se veut pragmatiste et féministe. Ce cadre est exposé dans les chapitres 4 et 5 de ce travail. À des fins d'exposition, il est important de souligner que celui-ci, dans la lignée de l'approche d'Ingo Brigandt (2010b) sur laquelle il s'appuie, ne réduit pas le sens ou « contenu sémantique » d'un concept à sa définition et à sa référence. L'analyse comparative des deux concepts vise donc ici à contextualiser la définition de Power et collègues tout juste citée en tenant compte des objectifs visés (théoriques et pratiques) et des considérations éthiques sous-jacentes et impliquées par ceux-ci.

Le premier point notable est que la définition de Power et collègues restreint la portée systémique du concept d'espèce clé de voûte. Celui-ci, tout comme sa version classique, est contextuel : une espèce clé de voûte est une population spécifique associée à un certain système écologique ou écosystème. Cela signifie que les populations d'une même espèce (par exemple, les loutres de mer, *Enhydra lutris*) peuvent être toutes clés de voûte dans le système écologique considéré ou système écologique respectif, mais aussi ne pas l'être. Contrairement à la version classique du concept, celle de Power et collègues évalue le statut et rôle des espèces clés de voûte à partir d'une dimension (« trait ») ou d'une collection de traits. Il n'est plus question de définir ni d'appréhender les espèces clés de voûte relativement aux conditions d'existence et de maintien de la structure, de la composition et de l'expression globale d'un système ou sous-système écologique. Dans la lignée de certaines approches fonctionnalistes en écologie scientifique, dites « approches traits » (Lavorel & Garnier, 2002; Malaterre et al., 2019), le statut d'une espèce clé de voûte tient uniquement à son rôle (« fonction ») dans un système

écologique relativement à une dimension mesurable de celui-ci (je laisse la distinction de Sandra Lavorel et Eric Garnier entre « trait-réponse » et « trait-effet » de côté pour le présent travail et discussion). Bien qu'en apparence cette approche semble moins dogmatique dans la représentation qu'elle propose de la relation espèce clé de voûte-système écologique, admettant différents angles sous lesquels analyser la contribution de ces espèces à leur système écologique et, par suite, différentes voies et modalités de contribution spécifique à celui-ci, elle n'en est pas moins normative. L'approche de Power et collègues nécessite de définir quelles dimensions (traits ou fonctions) sont suffisamment significatives pour considérer que l'impact de l'exclusion/réintroduction de certaines espèces particulières sur ces dimensions mérite une attention théorique ou pratique. Or en définissant « l'importance communautaire » des espèces clés de voûte en fonction de leur importance pour *un* trait communautaire/écosystémique, l'approche de Power et collègues rend paradoxalement la valeur systémique des espèces clés de voûte secondaire. Une espèce clé de voûte ne conditionne pas nécessairement le maintien d'un système écologique particulier et elle ne conditionne pas nécessairement le maintien du système écologique dans son entier – la définition de Power et collègues présuppose seulement de pouvoir démontrer que la présence ou l'absence d'une espèce a un impact significatif et disproportionnel à la place qu'elle occupe dans un milieu écologique sur les conditions d'occurrence d'un processus ou d'une fonction qui contribue en quelque façon au maintien ou à l'existence d'un système écologique dans un état fonctionnel particulier (en présence ou en l'absence duquel le système s'en trouve possiblement, mais non nécessairement, significativement modifié). Ceci a deux implications.

La première implication est que l'approche trait n'implique en aucun cas d'évaluer l'« importance communautaire » (CI) d'une espèce clé de voûte en vertu de valeur non instrumentale de la communauté d'espèce ou du système écologique de référence. Cela signifie que la valeur d'une espèce clé de voûte relativement à la fonction qu'elle occupe dans le système peut être jugée significative, positivement ou négativement, indépendamment de sa valeur pour le système lui-même. Si, par exemple, à l'image des approches « services » en conservation (historiquement : Millenium Ecosystem Assessment, 2005; pour une critique, voir : Maris, 2012), le

maintien de milieux écologiques avec une productivité primaire élevée est jugé souhaitable sur la base de considérations strictement humaines (économiques, éthiques, politiques, par exemple), et qu'une espèce s'avère indispensable au maintien d'un haut taux de production première dans un certain milieu écologique, les autres conditions étant remplies, cela suffit à conférer à cette espèce une importance communautaire qui la qualifie « clé de voûte » indépendamment de l'impact que cette productivité primaire peut avoir pour les autres conditions d'existence et de maintien des systèmes ou des communautés écologiques impliquées. Par contraste, le concept classique d'espèce clé de voûte incombe, entre autre, d'identifier un réseau d'interactions interspécifiques particulier afin d'évaluer le caractère clé de voûte d'une espèce dans un milieu écologique donné (chez Paine, par exemple, à partir de l'identification d'espèces superprédatrices) et de juger de ce caractère clé de voûte à partir de critères choisis en premier lieu pour leur capacité à rendre compte adéquatement des (bonnes) conditions d'existence et de persistance de ce système indépendamment de considérations extrinsèques (par exemple, relativement à ce qui tient à la dimension historique de sa composition spécifique ou de la structure de ces interactions). Cela ne signifie pas que ces croyances n'engagent pas de considérations extrinsèques ou que cette valeur intrinsèque, au sens employé ici, soit suffisante à conférer un statut éthique aux systèmes considérés. À l'inverse, l'argument développé dans les chapitres 4 et 5 de ce travail vise à montrer que le choix entre l'un ou l'autre concept d'espèce clé de voûte, ainsi que les révisions possibles de ces concepts, engagent des considérations (croyances) éthiques et politiques qui participent à expliquer et à justifier leur adoption ou ces changements. Le point souligné ici est qu'en comparaison du concept d'espèce clé de voûte de Power et collègues, la version classique de celui-ci implique *constitutivement* une évaluation non exclusivement instrumentale de la valeur systémique des espèces clés de voûte. Même à admettre que l'approche de Power et collègues puisse, après révision, tenir compte d'une collection de traits mesurables, jugés essentiels au maintien d'un certain système écologique, indépendamment de leur valeur extrinsèque, la dimension exclusivement quantitative de cette approche conduit à faire abstraction de leur dimension qualitative, par exemple, leur dimension historique et leurs caractéristiques écologiques et biologiques spécifiques. Contrairement au concept classique d'espèce clé de

voûte, l'approche de Power et collègues ne fait pas de place aux relations de coévolution entre espèces, à la composition spécifique des systèmes écologiques, et à une évaluation non exclusivement quantitative des changements associés à l'exclusion/réintroduction d'une espèce clé de voûte (par exemple, chez Paine, « l'apparence physique » des communautés écologiques). Pour cette raison principalement, elle ne garantit pas non plus le caractère unique, irremplaçable (ou difficilement équivalent), des espèces clés de voûte, caractéristique de l'approche dite classique. Dans l'approche de Power et collègues par exemple, il est possible d'envisager que les étoiles de mer *P. ochraceus* (Baie de Makah) et *S. australis* (Anawhata) sont fonctionnellement équivalentes et, par conséquent, possiblement substituables dans l'une et l'autre de leur communauté écologique. Depuis la perspective du concept classique d'espèce clé de voûte, celle-ci sont contextuellement équivalentes et non substituables : certes, ces espèces d'étoiles de mer possèdent des traits biologiques, écologiques et évolutionnaires analogues, et toutes deux possèdent un statut et un rôle clé de voûte similaires au sein de systèmes écologiques jugés également semblables sur le plan évolutif et structurel (relativement à leur environnement physique et à leur relation aux activités humaines, entre autres). Mais ce statut et ce rôle clé de voûte restent conditionnels, conceptuellement, au contexte écologique et évolutionnaire particulier dans lequel celui-ci prend forme. Autrement dit, qu'empiriquement *P. ochraceus* et *S. australis* contribuent de la même façon aux conditions de persistance de leurs systèmes écologiques respectifs (ou qu'elles puissent y contribuer) ne suffit pas à les rendre interchangeables. Les chapitres 4 et 5 de cette thèse me permettent de soutenir que les présuppositions et croyances sous-jacentes à ces différences, ainsi que celles présentées ci-dessous, doivent être prises en compte, reconnues et mises en discussion par les écologues, biologistes de la conservation et philosophes, *en raison de* (et non « malgré ») leur dimension éthique et politique – et que, contrairement à une position neutraliste, ces présuppositions ne peuvent et ne doivent pas être soustraites du contenu des concepts scientifiques. La conclusion générale de la thèse suggère, par ailleurs, que ces différences, en raison de leurs implications et présuppositions éthiques, confèrent, depuis une position écocentriste et holistique, une valeur pratique au concept classique

d'espèce clé de voûte que l'opérationnalité de sa version contemporaine ne peut ni remplacer ni égaler.

La seconde implication met en jeu l'argument d'inclusivité et d'opérationnalité avancé par Power et collègues pour justifier la fin du critère d'appartenance trophique et, de nouveau ici, son remplacement par un critère quantitatif (exprimé en termes de rapport inverse entre « l'abondance proportionnelle relative » d'une population spécifique et l'impact de l'exclusion/réintroduction sur le trait écologique ou écosystémique considéré). D'une part, ce critère possiblement exclut les populations d'étoiles de mer *P. ochraceus* étudiées par Paine de leur statut historique d'espèce clé de voûte, en premier lieu pour des raisons conceptuelles. Paine, en effet, souligne qu'au sein des systèmes intertidaux rocheux, les populations de *P. ochraceus* peuvent être jugées relativement abondantes (Paine, 1969a, p. 91). Et le niveau d'abondance des populations relativement à leur impact sur la structure et la composition en espèces de leur système écologique n'est pas utilisé par Paine comme critère d'identification (si ce n'est de caractérisation) des espèces clés de voûte, notamment en raison de sa variation. À Anawhata, par exemple, *S. australis* est relativement peu abondante et répond au critère de Power et collègues (Paine, 1971). Plus significativement, l'exclusion de certaines espèces ou populations spécifiques, leur caractère possiblement substituable, etc., est critiquable en tant que conséquences d'un changement radical d'objectifs du concept d'espèce clé de voûte.

La révision fonctionnaliste du concept classique d'espèce clé de voûte par Power et collègues est justifiée, d'un côté, par certains objectifs de conservation attachés au concept, d'un autre côté, par la présupposition que la réalisation de ces objectifs requiert de privilégier le pouvoir prédictif du concept avant toute autre valeur ou visée épistémique, enfin, par l'idée qu'il est préférable d'avoir un concept d'espèce clé de voûte capable de faire sens de ses différents usages plutôt que tenir ceux-ci pour non légitimes (voir notamment : Power & Mills, 1995). Puisque cette deuxième présupposition, qui conduit à l'inclusion d'espèces non prédatrices dans le champ de référence du concept, est l'objet du chapitre 4, je laisse de côté pour l'instant.

La présupposition conduit à substituer les objectifs de conservation aux objectifs théoriques initialement visés et portés par le concept, et à réduire les objectifs de conservation du concept d'espèce clé de voûte à ceux qu'une approche prédictive des phénomènes écologiques permet de poursuivre ou favorise. L'argument développé dans le chapitre 4 permet de soutenir que ces modifications constituent une rupture conceptuelle majeure en ce qu'elles impactent directement le contenu du concept classique d'espèce clé de voûte. Celui-ci permet également de soutenir qu'une telle rupture n'est pas « neutre » dans le sens où en excluant les visées explicatives et descriptives initiales du concept, elle exclut les valeurs (ou croyances) plus-qu'épistémiques et non-épistémiques qui leur sont attachées au profit d'autres valeurs (croyances) plus-qu'épistémiques et non-épistémiques, prenant ainsi position éthiquement et politiquement quant au contenu du concept. Aussi, bien que la perspective féministe adoptée dans cette thèse considère, dans la lignée d'Helen Longino<sup>120</sup> (1990), comme largement inévitable la présence de telles croyances ou valeurs en science, et en particulier dans les sciences de l'écologie et de la conservation; le problème de « légitimité » tient uniquement à l'absence de justification de ces croyances ou valeurs et à la façon dont elles contraignent incidemment les discussions *au sein de la sphère scientifique*, non à leur caractère plus-qu'épistémiques ou non-épistémiques. En ce qui concerne le présent chapitre, je me limite à présenter les objectifs tenus pour « constitutifs » (parties prenantes) du contenu du concept classique d'espèce clé de voûte.

### **3.4 Visées explicatives et dimensions normatives implicites du concept classique d'espèce clé de voûte**

Jusqu'aux années 1990, le concept d'espèce clé de voûte vise et participe à soutenir trois types d'explications des phénomènes écologiques : causales, évolutionnaires et topologiques.

Sur le plan causal, le concept vise à expliquer les changements observés par l'exclusion/réintroduction d'une espèce superprédatrice dans la structure et la composition spécifique d'un système écologique en vertu

---

<sup>120</sup> Contrairement à Longino toutefois, le caractère inévitable des valeurs non-épistémiques et plus-qu'épistémiques se retrouve, pour les mêmes raisons, dans un cadre théorique (recherche-orientée) et pratique (action-orientée). Voir chapitre 5 pour les détails.

des effets directs et indirects produits par cette exclusion/réintroduction sur les autres entités du système. Ce qui est décrit comme une suite de réactions écologiques en chaîne est désigné par Paine sous le nom de « cascade trophique » (Paine, 1980). Paine, Estes et Palmisano attribuent respectivement cette succession d'effets à l'intensité de la prédation exercée par l'espèce clé de voûte sur une proie « à tendance dominante ». Ainsi, les étoiles de mer *P. ochraceus* tempèrent, à un certain niveau d'abondance, la « compétitivité » des populations de moules en se nourrissant de leurs individus, tandis que les loutres de mer, par un processus similaire, restreignent l'herbivorie des oursins au profit des forêts de kelp et des espèces qui leur sont associées (Estes & Palmisano, 1974). William J. Ripple et Robert L. Beschta reconnaissent quant à eux une cause comportementale, dite « écologie de la peur », aux modifications écologiques observées dans le parc du Yellowstone, aux actuels États-Unis, après la réintroduction de loups gris (voir chapitre 5 pour discussion). L'explication proposée est que les cerfs élaphe modifieraient leurs zones de pâturage pour éviter les loups, relâchant la pression sur certaines communautés végétales, lesquelles pourraient alors se développer et favoriser le retour d'autres espèces animales (voir par ex. : Beschta & Ripple, 2016).

Les facteurs évolutionnaires viennent s'ajouter aux facteurs causaux pour expliquer en partie pourquoi certaines espèces prédatrices et superprédatrices disposent d'un statut particulier et rôle écologique central au sein de leur communauté ou système écologique (voir notamment : Paine, 1974. Voir chapitres 1 et 2 pour détails). Ce type d'explication limite de fait le domaine d'application du concept d'espèce clé de voûte aux communautés écologiques historiques qui se sont constituées sur une échelle des temps évolutionnaires. Cette dimension historique/évolutionnaire suggère également qu'une communauté écologique organisée autour d'une espèce clé de voûte possède certaines particularités structurelles qui résultent et dépendent au moins en partie des caractéristiques particulières à l'environnement biotique et abiotique dans lequel cette communauté s'est formée ou peut exister (Paine, 1980; Menge et al., 1994). Enfin, le troisième type d'explications soutenues et constitutives du concept classique d'espèce clé de voûte est dit « topologique ».

Celui attribue le rôle structurel des espèces clés de voûte à leur position – et non leur « activité » – dans un réseau d'interactions écologiques (Paine, 1980; voir aussi et pour ex. : Jordán et al., 2006; Huneman, 2010, voir : 2018 sur le rôle des explications topologiques en écologie). Dans une approche topologique, les espèces représentent les « nœuds » d'un réseau et les interactions interspécifiques, les « liens » entre ces nœuds. La structure d'un réseau est déterminée par la disposition de ces nœuds, le nombre, l'intensité et la direction des liens entre les nœuds, ou bien encore les sous-structures qui en résultent (voir par ex. : Jordán, 2009). Dans le cas des communautés intertidales rocheuses, la prédation préférentielle de *P. ochraceus* sur *M. californianus* représente un lien fort, qui autorise en théorie le regroupement des deux espèces en une sous-structure appelée « module ». Les autres espèces de la communauté, qui ne sont pas en forte relation dite de compétition et qui dépendent de l'interaction *Pisaster-Mytilus*, forment quant à elles un autre module, caractérisé par leurs interactions faibles (Pour une représentation graphique, voir : Paine, 1980, fig. 1; Pour une autre analyse, voir : Jordán, 2009). Cette structure particulière, où le premier module conditionne l'existence du second, participe à l'explication des conditions de stabilité (persistance) de la communauté globale. Un aspect important des explications topologiques est leur caractère abstrait. Bien qu'elles soient utilisées pour expliquer des phénomènes matériels, elles ne tiennent pas compte de la nature des liens (par exemple, prédation, compétition, facilitation, etc.) ni des entités représentées par les nœuds (*P. ochraceus*, *M. californianus*, un artefact, etc.). Dans le cas du concept classique d'espèce clé de voûte, couplées aux deux formes d'explications précédentes (causales et évolutionnaires), cette perspective topologique participe néanmoins à expliquer, premièrement, pourquoi certaines interactions écologiques entre deux espèces peuvent avoir des implications structurelles significatives même lorsque celles-ci paraissent similaires sur les plans causaux et/ou évolutionnaires à des interactions dont l'effet reste quant à lui local ou limité (par exemple, pourquoi les étoiles de mer *S. australis* et non pas les escargots *Neothais scalaris* (*Dicathais orbita*) disposent d'un statut clé de voûte à Anawhata). Deuxièmement, elle participe aussi à expliquer pourquoi l'espèce qui tend à définir ces conditions de stabilité est non substituable – ici en raison de la *position*

*particulière* de l'espèce ou population spécifique dans le réseau d'interactions écologiques.

Mis ensemble, ces trois types d'explications proposent une conception des dynamiques écologiques et du rôle singulier, dans certains cas central, des espèces prédatrices au sein des communautés écologiques; conception dont le caractère holistique et les implications théoriques et pratiques – suivant ce qui a été présenté plus haut – entrent en tension avec l'approche prédictive, strictement causale (fonctionnaliste) et anhistorique de Power et collègues.

Plus délicate est l'identification et l'affirmation d'un objectif de conservation *constitutif* du concept classique d'espèce clé de voûte à partir duquel analyser l'écart entre celui-ci et sa version contemporaine dans les sciences de l'écologie et de la conservation occidentales. Beaucoup moins évident et explicite que les objectifs théoriques attachés au concept, ce type d'objectif demande en outre de s'appuyer sur un cadre théorique du contenu des concepts et du changement conceptuel. En premier lieu, afin de défendre la possibilité pour un concept scientifique aux visées théoriques d'inclure (et non de soutenir incidemment ou de façon indépendante) des considérations non théoriques et non exclusivement épistémiques (voir introduction et chapitre 4). En second lieu, afin de distinguer entre la présence légitime de buts non initialement ou non explicitement attachés à un concept scientifique et les changements illégitimes (inadéquats) dans le contenu (objectifs) d'un concept. Ce cadre théorique est l'objet des chapitres 4 et 5 de ce travail. Néanmoins, il est possible de soutenir d'ores et déjà que l'orientation théorique du concept d'espèce clé de voûte et les éléments qui contribuent à lui faire une place en écologie scientifique possèdent une dimension non strictement théorique ni exclusivement épistémique qu'il convient d'intégrer à une évaluation des changements conceptuels proposés par Power et collègues. J'introduis en partie ces éléments dans ce chapitre et les discute plus amplement dans le chapitre 4 et la conclusion générale de ce travail.

En première remarque, il convient de noter qu'en vertu de sa focalisation sur des espèces (super)prédatrices et des systèmes écologiques historiques et/ou peu impactés par des activités humaines, il est difficile de dissocier les usages du concept classique d'espèce clé de voûte de tout

contexte socio-politique, même lorsque ses objectifs se veulent principalement ou exclusivement théoriques. Ceci en raison, par exemple, des conditions d'étude de ces systèmes (par exemple, lorsque ceux-ci sont situés en territoire autochtone et étudiés par des groupes scientifiques essentiellement occidentaux, blancs et/ou colons), ou bien encore des enjeux relatifs au maintien ou à l'existence de ces systèmes et à celles des espèces clés de voûte, ou, pour dernier exemple, du contexte de financement ou d'implémentation des programmes de recherche, comme dans le cas de la réintroduction de loups gris (*Canis lupus*) dans le Yellowstone, aux actuels États-Unis, ou de la translocation de populations de loutres de mer (*Enhydra lutris*) dans le Pacifique Nord. Le cas des loutres de mer est intéressant en ce qu'il représente l'un des premiers contextes « mixtes » d'usage du concept classique d'espèce clé de voûte, mêlant recherche et conservation. Plus encore, il soutient l'une des premières études non menées par Paine qui vient à la fois conforter la base empirique et la portée explicative de ce concept et en reconnaître implicitement, aux dépens des chercheurs, l'une des dimensions non exclusivement épistémiques. Je le présente et discute ci-dessous.

Le chapitre 2 a mentionné la réalisation d'une seconde expérience d'exclusion dans la baie de Makah, en territoire Makah, par Paine et Robert L. Vadas, peu de temps après le début du retrait d'étoiles de mer *P. ochraceus* (Paine & Vadas, 1969). Cette expérience, qui a lieu entre 1964 et 1967, prend également place sur l'île San Juan, proche de la localité du Friday Harbor Laboratory, en divers territoires autochtones (<https://native-land.ca/>, entrée « Friday Harbor, Washington, United States », consultée le 31 août 2022). Dans le cadre de cette expérience, Paine et Vadas excluent différentes espèces d'oursins du genre *Strongylocentrotus* afin d'observer les différences de composition et dynamiques d'installation de populations d'algues en leur absence. Aux deux lieux géographiques, les zones de référence sont caractérisées par une dense population d'oursins, tandis que les zones expérimentales par un couvert d'algues, relativement diversifié. Paine et Vadas, qui postulent comme hypothèse de départ la prise de l'espace disponible aux termes de l'expérience et à un niveau macroscopique par un nombre restreint d'espèces d'algues (ici, davantage dans l'idée clementsienne de climax et des approches équilibristes de la stabilité) (voir chapitres 1 et 2), proposent

alors deux hypothèses alternatives pour expliquer leurs observations, dont l'une se trouve plus tard soutenue, sous une dimension historique, par le concept d'espèce clé de voûte (autrement dit, où le rapport prédation-diversité spécifique n'est pas seulement expliqué par l'activité de prédation sur un plan strictement causal, mais également évolutionnaire et local). Paine et Vadas expliquent :

The other general interpretation invokes a broader consideration of the local landscape. Urchin browsing, especially when the animals are dense, reduces the associated algal standing crop to a brief list. *Urchin browsing that is intermittent, because of local destruction of the urchins or their movements*, introduces a heterogeneity factor of space available for algal colonization that, coupled with asynchronous algal development in urchin-free areas, could lead to a substantial increase in the number of species "co-existing" within larger portions of these rocky areas. (Paine & Vadas, 1969, p. 718, je souligne)

Sous l'influence directe de Paine (Carroll, 2016a, p. 121-122), la confrontation de cette hypothèse par Estes et Palmisano peu de temps après, dans un cadre qui mêle explicitement recherche et conservation (la translocation de populations de loutres de mer (*Enhydra lutris*) dans le Pacifique Nord), vient cette fois renforcer directement la base empirique et portée explicative du concept d'espèce clé de voûte et, à cette occasion, souligner l'une de ses dimensions normatives qui en 1990 nourrit les critiques. Les relevés d'Estes et Palmisano, qui débutent en 1970, suivent de plus de vingt années les premiers programmes de translocations de populations de loutres de mer dans le Pacifique Nord. Entamées dès 1951 et poursuivies jusqu'en 1972 par le gouvernement étasunien en place, l'objectif de ces translocations est le rétablissement des colonies de loutres dans les zones où elles ont été exterminées par la chasse à la fourrure menée par la Russie et les actuels États-Unis entre le XVIII<sup>e</sup> et le début du XX<sup>e</sup> siècle (Jameson et al., 1982; Riedman & Estes, 1988, p. 7-12). En 1970, les conséquences écologiques de ces translocations ne sont pas connues, ou sont mal étudiées, malgré les allégations des pêcheur·ses qui craignent une chute des populations d'ormeaux et de leur chiffre d'affaires (Estes & Palmisano, 1974, p. 1058, 1060). La visée première du projet de recherche d'Estes et Palmisano, révisé suite à la rencontre avec

Paine, est d'apporter des éléments scientifiques au débat (depuis une perspective supposément neutre et objective dans le sens du chapitre 1) en tentant de déterminer la place et le rôle écologique des loutres de mer dans ces milieux marins. Pour les deux écologues, en dépit de leur volonté explicite de participer aux discussions sur les programmes de translocation de loutres, il n'est certainement pas question d'utiliser leurs études et le concept d'espèce clé de voûte à des fins de conservation. Mais si Estes et Palmisano se gardent bien d'appeler à la protection des loutres de mer, il est difficile de ne pas reconnaître que l'un des objectifs plus-qu'épistémiques implicites de leurs recherches est bien de définir ce qu'il serait bon de faire pour « protéger l'intégrité et la stabilité de l'écosystème [marin] » dans l'état sous lequel il se trouvait avant le développement de la pêche aux ormeaux et de l'extermination des populations de loutres (Estes et Palmisano, 1974, p. 1058). En concluant, à partir de leurs observations, que la loutre de mer est un « composant évolutionnaire essentiel à l'intégrité et la stabilité de l'écosystème<sup>121</sup> », les auteurs donnent des raisons scientifiques (épistémiques et non seulement épistémiques, ou « plus-qu'épistémiques » dans la terminologie de ce travail) de considérer la translocation de populations de loutres de mer comme étant effectivement une bonne chose, et ce : « beyond economic and esthetic arguments by commercial abalone interests and groups concerned with the sea otters' welfare. » (Estes & Palmisano, 1974, p. 1058; pour discussion, voir : VanBlaricom & Estes, 1988).

Cet exemple montre ainsi, sans toutefois permettre de porter un jugement quant au caractère légitime ou non de cette dimension, ni affirmer le caractère inhérent, constitutif, de celle-ci, que l'usage du concept classique d'espèce clé de voûte et le type de connaissance soutenue par celui-ci en écologie scientifique ne sont pas nécessairement axiologiquement neutres. Pour le formuler autrement, les éléments de définition, le champ de référence et les objectifs théoriques visés par le concept classique d'espèce clé de voûte laissent la place à une forme d'évaluation d'ordre non exclusivement épistémique quant à ce qui, par exemple, mérite ou non d'être étudié, protégé, mobilisé ou utilisé à des fins de recherche dans le monde écologique, ce qui représente ou non un bon

---

121 Citation originale : « We believe that the sea otter is an evolutionary component essential to the integrity and stability of the ecosystem ». (Estes & Palmisano, 1974, p. 1058)

état écologique, ou encore ce qui peut compter comme une interaction interspécifique favorable ou une activité spécifique souhaitable. Or, dans la mesure où ces dimensions, comme indiqué plus tôt, favorisent, conditionnent et peuvent s'opposer à la mise en place d'un certain type d'actions, dont certaines formes d'expérimentation ou actions de conservation, la relation des concepts scientifiques à ces dimensions non seulement épistémiques (en particulier, « plus-qu'épistémiques ») devient déterminante lorsqu'il s'agit d'évaluer et de justifier l'emploi d'un concept à certaines fins ou en vertu de certaines valeurs et croyances. De la même façon, et tel que je le défends dans les chapitres 4 et 5 de cette thèse, celles-ci s'avèrent déterminantes pour évaluer des changements dans le contenu des concepts scientifiques, incluant les concepts utilisés en écologie à des fins théoriques, dont le concept d'espèce clé de voûte. À ce stade de l'argumentation néanmoins, le cas des loutres tout juste discuté ne fait que légitimer une « veille » éthique ou politique des usages et des modifications du concept classique d'espèce clé de voûte. Il est donc temps de présenter le cadre philosophique qui permet de soutenir la position plus forte défendue par cette thèse, à savoir : que cette veille n'est pas seulement possible et légitime, mais qu'elle est requise et se doit d'être « active ».

# **Chapitre 4 – Approche pragmatiste du « contenu sémantique » des concepts scientifiques. Historicité, inférences matérielles et contraintes (non- et plus-qu')épistémiques**

## **Introduction**

Les chapitres 1 et 2 de ce travail ont offert une analyse historique et philosophique du concept classique d'espèce clé de voûte tel qu'introduit par Paine en écologie scientifique dans les années 1960, début des années 1970. Le chapitre 1 s'est focalisé sur les conditions d'émergence du concept (période 1933-1962), tandis que le chapitre 2 a souligné le contexte plus directement associé à son introduction. À travers la présentation des premières expériences d'exclusion de Paine (1962-1974), le chapitre 2 a ainsi mis en avant les éléments dits « constitutifs » du concept classique d'espèce clé de voûte – à savoir, ce qui permet d'en faire sens depuis la perspective pragmatique présentée dans ce chapitre (*sensu* Brigandt, 2010). Ont ainsi été spécifiés : les objectifs historiques du concept (explicatifs, descriptifs); certaines considérations plus implicites (valorisation de certains systèmes, espèces et formes de stabilité écologiques); les entités biologiques et écologiques désignées ou impliquées par le terme (espèces prédatrices et superprédatrices, réseaux d'interactions interspécifiques, systèmes écologiques historiques non significativement influencés par les activités humaines, occidentales et non occidentales). Le chapitre 3 a quant à lui insisté sur les changements conceptuels opérés par certain·es écologues et membres d'organisation proches des sciences de la conservation (la « rencontre de Hilo ») au milieu des années 1990. Il a alors été défendu que l'introduction d'un « concept contemporain d'espèce clé de voûte » (Power et al., 1996), rapidement accepté par l'ensemble des communautés scientifiques où le terme se trouve ensuite en usage malgré certaines critiques et propositions alternatives (Hurlbert, 1997; Davic, 2000), représente une « rupture » significative avec le concept classique d'espèce clé de voûte. Contre Power et collègues, l'idée que le concept contemporain d'espèce clé de voûte représente une « extension » du concept historiquement introduit par Paine a été rejetée sur la base de divergences majeures dans leurs objectifs, dimensions normatives, et champs de référence. Plus largement les conséquences de ces changements pour les actions de conservation et activités de recherche soutenues par le concept d'espèce clé de voûte ont

été jugées suffisamment distinctes pour dépendre de cadres de justification différents (en particulier sur le plan éthique).

L'objectif du présent chapitre est de préciser d'une part l'idée de « contenu sémantique » utilisée dans les chapitres précédents, ainsi que la nature des éléments qui peuvent être dits « constitutifs » d'un concept scientifique. Ceci est effectué à partir de l'approche pragmatiste développée par Ingo Brigandt pour les sciences du vivant (notamment : Brigandt, 2006, 2010b, 2011a, 2012). Le cadre théorique de Brigandt est mobilisé par ce travail en raison de sa capacité à faire sens de la relation d'un concept scientifique à ses usages historiques et contemporains par des individus et des communautés d'individus. Il est également mobilisé en raison de son approche matérialiste des inférences scientifiques dans les sciences du vivant, une approche qui ne présuppose pas de réduire les inférences scientifiques à des propositions logiques. Enfin, le recours à ce cadre pragmatiste se justifie par le soutien qu'il offre pour le développement d'une conception féministe de la pratique scientifique à l'échelle des concepts. Ce dernier objectif est réalisé, dans le chapitre 5, à travers la mobilisation d'un argument écarté par Brigandt (2015), qu'est l'argument de la sous-détermination des théories par les données, dans cette thèse, appréhendé depuis la version féministe et empiriste qu'en offre Helen Longino (en particulier : Longino, 1990, 2002). La thèse générale soutenue à partir de ce cadre philosophique pragmatiste et féministe est premièrement qu'il est possible de reconnaître certaines considérations éthiques comme « constitutives » des concepts scientifiques, incluant ceux qui possèdent des visées théoriques. Deuxièmement, je défends que ces considérations éthiques peuvent et doivent, le cas échéant, faire partie de ce qui justifie le choix ou la révision d'un concept. Appliqué au cas du concept classique d'espèce clé de voûte, et en vertu des éléments présentés dans le chapitre 3 de ce travail, je soutiens alors que la révision proposée par Power et collègues ne représente pas une révision « adéquate » de ce concept. Néanmoins, il est suggéré que la version de Power et collègues peut encore remplacer le concept classique d'espèce clé de voûte en tant que version « souhaitable » de celui-ci à condition de pouvoir justifier les présupposés plus- qu'épistémiques et non-épistémiques qui la soutiennent – incluant donc la

mise en discussion de leurs croyances éthiques et politiques. Autrement dit, l'une des thèses soutenues est que le « fardeau de la preuve » quant au caractère souhaitable des changements opérés en 1990 se trouve dans ce cas-ci du côté de Power et collègues (mais voir conclusion générale pour discussion).

Avant d'entamer ce chapitre, il convient de procéder à deux clarifications terminologique et conceptuelle. Premièrement, dans ce chapitre, comme dans le reste de la thèse, j'utilise les termes « épistémique » (*épistémè*) et « plus-qu'épistémique » d'une façon qui se veut contextuelle, non-hiérarchique et non-oppositionnelle. J'emploie le terme « épistémique » lorsqu'il s'agit de qualifier un but, une valeur ou une croyance constitutive d'un concept théorique au sein d'un certain contexte d'usage, en vertu de la relation que ce but, cette valeur ou cette croyance possède avec une forme de connaissance scientifique. Cet usage du terme « épistémique » s'inspire du concept de « but épistémique » employé par Brigandt : « the type of knowledge (certain kinds of inferences, explanations, discoveries) the concept is intended to deliver, given its usage by a research community » (Brigandt 2011, 177). Il est par exemple possible de qualifier le but explicatif du concept classique d'espèce clé de voûte de « but épistémique » dès lors qu'il s'agit de désigner le lien qui unit cet objectif à la connaissance attendue ou produite par l'usage du terme dans un certain contexte d'usage. Mon usage du terme épistémique diffère de celui de Brigandt sous deux aspects. D'une part, et bien qu'il s'agit d'une différence mineure, celui-ci ne limite pas le qualificatif « épistémique » aux seuls buts poursuivis à travers l'usage d'un concept – il est possible de parler de « valeurs épistémiques » par exemple. D'autre part, il marque davantage l'existence d'une dimension épistémique dans le sens définit plus haut, que l'existence d'un élément qu'il serait possible d'isoler et d'étudier en tant que composant propre du contenu d'un concept (voir, en particulier, section 4.3 et 4.4). J'emploie le terme « plus-qu'épistémique » afin de souligner et de discuter les dimensions d'un but, d'une valeur ou d'une croyance qui impliquent plus que la relation que ce but, cette valeur ou cette croyance partage avec une certaine forme de connaissance – par exemple, leur relation à des considérations éthiques ou politiques. Par contraste avec le terme « épistémique », j'utilise le terme « non-épistémique » lorsqu'une telle dimension s'avère totalement absente –

ce qui, suivant la position défendue dans le présent travail, ne s'applique pas, sinon rarement, au contenu des concepts théoriques. Je tends néanmoins dans la thèse à qualifier de « plus-qu'épistémiques » et « non-épistémiques » les objectifs de conservation attachés au concept d'espèce clé de voûte dans la mesure où ceux-ci peuvent à la fois justifier le type de connaissance visée par l'une ou l'autre version de ce concept tout en restant en partie autonome vis-à-vis de cette visée/dimension épistémique (engageant, par suite, des contraintes de nature non-épistémique à l'usage du concept d'espèce clé de voûte et aux changements d'usage de celui-ci par une communauté de recherche ou d'action).

Deuxièmement, il est important de noter dès à présent que les changements conceptuels discutés, aussi importants soient-ils pour l'activité scientifique de recherche et les actions qu'elles visent à réaliser, ne constituent pas systématiquement un progrès (pour une critique anti-colonialiste de cette notion, voir notamment : Liboiron 2021, voir aussi section 3.3. et chapitre 4). Au lieu d'aborder ces changements en termes d'« avancées conceptuelles », je propose de les évaluer en termes de changements (plus ou moins) « adéquats », « favorables » et « souhaitables » relativement au contexte d'usage des concepts considérés, et à la théorie de Brigandt du contenu des concepts et du changement conceptuel. Un changement conceptuel peut ainsi être jugé (plus ou moins) *adéquat* s'il respecte, au moins en partie, les objectifs ou croyances poursuivies et endossées respectivement par une communauté scientifique à travers l'usage du terme à un temps et dans un contexte donnés. Un changement conceptuel peut être jugé (plus ou moins) *favorable* pour une communauté scientifique, à un temps et dans un contexte donnés, s'il *favorise adéquatement* et *significativement* la réalisation des objectifs ou l'expression du contenu des croyances d'un concept relativement à un état conceptuel passé. Un changement conceptuel est finalement (plus ou moins) *souhaitable* ou *désirable* si les objectifs et les valeurs ainsi réalisées et endossées sont jugées *acceptables* par ou depuis la perspective des membres de la communauté scientifique qui en fait usage, mais aussi, dans ce cas-ci, les individus et groupes d'individus qui participent directement ou indirectement aux recherches ou aux actions soutenues par le concept, ou bien encore les individus et groupes d'individus qui sont impactés ou autrement concernés par celles-ci (voir

ci-dessous, chapitre 5 et conclusion générale de la thèse). Ces trois propriétés ne sont pas exclusives et, à l'exception de la seconde, ne découlent ni ne présupposent l'une ou l'autre. Qualifier un changement conceptuel de « progrès » (mais voir remarque, section 4.4) peut s'apparenter suivant cette typologie à un changement favorable et souhaitable, un changement uniquement favorable ou un changement souhaitable qui peut se révéler adéquat ou ne pas l'être. Enfin, ces propriétés ne présupposent aucune séparation *a priori* entre ce qui concerne la dimension épistémique, plus-qu'épistémique et non-épistémique d'un changement conceptuel. En accord avec la thèse défendue dans ce travail, ce qui permet d'évaluer l'adéquation, la profitabilité et le caractère souhaitable ou désirable d'une variation dans l'usage et le contenu sémantique d'un concept fait intervenir des considérations épistémiques, plus-qu'épistémiques et, dans certains cas, non-épistémiques.

Ce chapitre expose et discute le cadre philosophique développé par Ingo Brigandt dans le contexte des sciences du vivant occidentales – ici appliqué aux sciences de l'écologie et de la conservation – pour déterminer le rôle qu'y jouent certains concepts et ce qui permet d'expliquer et/ou de justifier des modifications de contenu (Brigandt 2006; 2010a; 2010b; 2011; voir aussi : 2012).

#### **4.1 Usages et changements conceptuels en sciences. Une introduction au cadre pragmatiste d'Ingo Brigandt**

L'approche de Brigandt part de la considération suivante :

[T]raditional approaches in the philosophy of science often assumed that theoretical progress presupposes that the reference of scientific terms remains unchanged during theoretical change, and avoided talking about the notions of 'meaning' and in particular 'change of meaning', suggesting that concepts and semantic properties of terms cannot change for theoretical progress to occur. In contrast, my approach assumes that conceptual innovation and advance is not only consistent with substantial change in meaning, but that changes in meaning are part and parcel of conceptual advance. (Brigandt, 2006, p. 46)

Le cadre d'analyse de Brigandt se présente comme une version de ce qui est connu en philosophie du langage et en philosophie de l'esprit sous le nom de « Inferential Role Semantics » (IRS dans la suite) ou « Conceptual Role Semantics<sup>122</sup> » (CRS dans la suite). IRS et CRS forment un ensemble hétérogène d'approches du « contenu sémantique » ou « sens » des concepts (Båve, 2020; voir aussi : Block, 1998; Brandom, 1998; Brigandt, 2006, p. 52, 2010a, p. 33-34; pour une introduction récente à IRS et CRS, voir par ex. : Whiting, 2006). En dépit de leurs différences, ces approches ont pour point commun d'envisager le sens d'un concept en fonction du rôle que celui-ci joue dans les inférences effectuées par ses utilisatrices<sup>123</sup>. Ce rôle, détaillé par après, constitue le « rôle inférentiel » d'un terme ou d'un concept. Un second point de rencontre des positions IRS et CRS est leur approche des concepts en termes de représentation mentale, laquelle découle chez Brigandt du contenu sémantique du terme qui leur est associé : « A term (a syntactic entity) as used in a certain context has semantic properties or content – the associated contentful mental representation is called a “concept”. » (Brigandt 2010b, 21)

Cette caractérisation peut néanmoins s'avérer trompeuse dans la mesure où elle suggère qu'un concept possède une dimension subjective. Or un aspect important de l'approche de Brigandt est qu'un concept n'est pas une entité subjective au sens individuel du terme. Ce n'est pas la représentation singulière et particulière qu'un·e individu·e peut avoir du sens d'un certain terme (par exemple, en sciences du vivant et de l'écologie, la représentation que les scientifiques possèdent individuellement du contenu des termes « organisme », « espèce », « population », « communauté », « fonction », etc.). Un concept est une

---

122 IRS et CRS peuvent aussi être associées dans la littérature aux « Functional Role Semantics » ou « Computational Role Semantics ». Brigandt distingue cependant son approche de ces dernières et la situe clairement dans le cadre philosophique IRS, certaines fois en y faisant référence en tant qu'approche CRS (voir par ex. : Brigandt, 2006, p. 51-53, 64-65). Puisqu'une présentation détaillée de cet ensemble théorique et de leurs spécificités dépasserait le cadre de cette thèse, je choisis de suivre Brigandt et d'aborder son approche en tant qu'approche IRS.

123 Tel qu'indiqué en introduction de ce chapitre, Brigandt fait appel à une notion particulière d'inférence dite « inférence matérielle » (*material inference*). Ce type d'inférence couvre à la fois les raisonnements effectués par une agente entre deux propositions (par ex. : « si  $P_x$  alors  $P_y$  ») et entre une action et une proposition (par ex. : « si  $A_z$  alors  $P_w$  », ou vice versa). Je précise ce point dans la section 4.3.

entité intersubjective, contextuelle et relative à certains buts : elle résulte de l'usage d'un terme par un ensemble d'individus dans un contexte particulier, à une période donnée et pour des fins spécifiques. Par exemple, l'usage du terme « chaîne trophique » par les communautés d'écologues, aux États-Unis, entre 1960 et 1970, pour décrire certaines formes d'interactions écologiques déterminent en ce sens un *concept* particulier de chaîne trophique. Pour reprendre la définition de Brigandt, un concept est donc plus précisément la représentation (mentale) intersubjective des éléments qui permettent contextuellement à une communauté d'individus de faire sens d'un terme en vertu de certains objectifs<sup>124</sup>. Ces éléments dans l'approche IRS de Brigandt sont au nombre de quatre. Ils incluent : le référent, la définition, le rôle inférentiel et le but épistémique d'un terme (Brigandt compte au nombre de trois ces éléments, compte tenu du fait que la définition peut être subsumée sous le rôle inférentiel (Brigandt 2010b, 22). Par souci de clarté, et afin d'éviter une réduction du second à la première, je choisis de distinguer ces deux éléments). Le but poursuivi par une communauté d'utilisatrices à travers l'usage d'un terme fait ainsi partie du sens ou contenu sémantique de ce terme/concept.

L'un des objectifs de ce chapitre est de montrer qu'il est justifié et souhaitable de reconnaître aux côtés du but épistémique, certains buts ou éléments non-épistémiques (par exemple, des objectifs de conservation) et de ce que j'ai introduit plus tôt en tant qu'éléments « plus- qu'épistémiques » (par exemple, des valeurs ou des considérations éthiques) – si ce n'est pour toutes les sciences, tout du moins pour les sciences de l'écologie et de la conservation. Je précise le contexte de l'approche de Brigandt, ses liens avec le projet de cette thèse, et ces différentes notions dans la seconde section de ce chapitre et dans les sections subséquentes.

---

124 Je reconnais cependant avec Brigandt (2006, mais voir : 2010b, p. 23) que le contenu d'un concept peut résulter de l'usage qu'un·e scientifique en particulier fait ou a fait d'un certain terme – par exemple, Robert T. Paine dans le cas du concept classique d'espèce clé de voûte. Dans le cadre de cette thèse, il suffit de noter qu'en dépit de leur influence, ces usages individuels restent conditionnés, pour soutenir l'existence d'un concept, à leur adoption par une communauté d'individus – adoption qui reste, dans tous les cas, partielle.

## 4.2 Usage pragmatique d'une approche pragmatiste IRS des concepts et du changement conceptuel en vue de son application à l'écologie scientifique et aux sciences de la conservation

Le cadre d'analyse de Brigandt se présente donc comme une approche IRS (ou CRS) des concepts et du changement conceptuel dans les sciences du vivant. Dans la présente section, je m'intéresse uniquement à l'utilisation que fait Brigandt de cet ensemble de théories philosophiques pour répondre aux deux problèmes suivants : « A) How does a concept make successful practice possible? [...] B) How it is possible for a concept to change in the course of history in a rational fashion? » (Brigandt 2006, 47)

Comme indiqué en introduction, l'objectif de ce chapitre n'est pas de défendre une application stricte de l'approche de Brigandt aux sciences de l'écologie et de la conservation. L'une des raisons est qu'en dépit de leurs liens étroits, l'approche de Brigandt et sa révision féministe proposée par la suite n'envisagent pas les problèmes posés par les changements conceptuels en science de la même façon. Une question posée par cette thèse, et à laquelle les chapitres 1 et 2 ont déjà offert une réponse partielle, rejoint A). Celle-ci peut être formulée ainsi : « Quels buts l'introduction du concept d'espèce clé de voûte visait-il et quel rôle a-t-il eu en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation, notamment aux États-Unis entre 1960 et le début des années 2000 ? » Mais l'interprétation de cette question en termes de « succès », de « progrès » ou de « réalisations » effectives ou attendues, telle que suggéré par A), est problématique par son caractère limitant. Entre autre, elle tend à exclure la question du caractère *souhaitable* de l'usage de certains concepts scientifiques<sup>125</sup>. Par contraste, la position pragmatiste et féministe adoptée dans cette thèse, exposée dans ce chapitre et le chapitre 5, implique de reconnaître la part active et contraignante de considérations éthiques et politiques dans l'usage des concepts et dans les changements conceptuels au sein des sciences de l'écologie et de la

---

125 En éthique de l'environnement, et en particulier dans la tradition occidentale dominante, nord-américaine et anglophone, cette critique est une objection classique au pragmatisme écologique de Brian Norton (voir en particulier : B. G. Norton, 1984, 1991; McShane, 2008; Callicott, 2009). L'un des objectifs de ce chapitre est de montrer qu'il est possible d'éviter cette critique à partir d'une approche pragmatiste et féministe de l'usage des concepts et du changement conceptuel dans les sciences de l'écologie et de la conservation.

conservation – à la fois en tant qu'éléments qui conditionnent l'usage *adéquat* d'un concept et le caractère *favorable* d'un changement conceptuel par et pour une certaine communauté d'utilisatrices, et en tant qu'éléments qui peuvent expliquer et justifier l'adoption ou l'abandon d'un concept avec, pour enjeu, le caractère *souhaitable* de son usage par cette communauté d'utilisatrices (un abandon peut s'effectuer, par exemple, via une révision complète du contenu sémantique du terme associé au concept ou par le rejet pur et simple du terme et du concept).

Le problème de la question B) vient de la place centrale qu'elle donne à l'idée de rationalité dans le projet de Brigandt. Ainsi formulée, elle conditionne ce qui justifie ou légitime l'usage d'un concept (au sens d'*adéquat* et non pas *souhaitable*) et un changement conceptuel à ce qui peut les qualifier de rationnels. Je soutiens qu'il est possible et préférable de distinguer ces deux problèmes. À savoir, il est légitime et préférable de distinguer ce qui permet de justifier l'usage d'un concept et ce qui permet de le qualifier de rationnel. Une première raison à cette distinction est qu'une formulation du premier problème dans les termes du second détourne l'attention de ce qui est en jeu, soit la recherche de critères pour évaluer les changements conceptuels dans les sciences de l'écologie et de la conservation. Définir ces critères en fonction des objectifs et des enjeux propres aux communautés de recherche et d'action, et en fonction de considérations éthiques et politiques tel que défendu dans ce travail, ne requiert pas de faire appel à un certain concept de rationalité. En outre, le rôle de ce concept et la place privilégiée dont il dispose en philosophie occidentale sont fortement liées, historiquement et encore aujourd'hui, à des présupposés favorables aux groupes sociaux dominants (blancs, occidentaux, colons, cisgenres, hétérosexuels, valides, et autres) – préjugés qui limitent ce qui peut être qualifié de rationnel et tout ce qui peut, en vertu de cette qualité, être jugé : légitime, justifié, digne de respect, d'attention, détenteurice de certains droits, etc. Je tiens ces présupposés pour problématiques et bien qu'ils ne soient certainement pas tous impliqués par l'application de l'idée de rationalité à la question du changement conceptuel, et qu'il est par ailleurs possible d'envisager un concept de rationalité développé depuis une position et perspective transféministe, antiraciste, anticolonialiste, anticapacitiste, ou autre, j'admets qu'en ce qui concerne le présent travail, il est tout

aussi effectif, beaucoup plus simple, et d'autant plus acceptable de se passer de ce concept. Le choix de ne pas endosser B) est donc politique et stratégique. Il est politique vis-à-vis de l'histoire du terme et de la position féministe adoptée dans la thèse. Il est stratégique quant à la façon dont le concept de rationalité structure à leurs dépens les débats philosophiques et l'absence d'utilité évidente de celui-ci. Il convient néanmoins de souligner que l'idée de rationalité dans le cadre théorique de Brigandt est loin d'être antinomique à une approche féministe – c'est ce qui entre autre motive son usage aux fins de ce travail. Cette idée de rationalité dépend en effet d'une notion d'inférence particulière, dite d'« inférence matérielle », qui permet d'inclure parmi les actions rationnelles, des raisonnements et des activités qui ne répondent pas à des règles logiques ou qui ne répondent pas aux principes de raisonnement qui font autorité en science et en philosophie des sciences (Brigandt, 2006, p. 68-72, 2010a). Je discute cette particularité de l'approche de Brigandt ci-dessous (voir section 4.3).

Deux aspects centraux de l'approche de Brigandt qui intéressent cette thèse est son cadre IRS et sa dimension pragmatique. Plus précisément, l'approche de Brigandt est pragmatique de par son usage d'IRS et dans son rapport à IRS. Elle est pragmatique de par son usage d'IRS dans la mesure où l'usage (inférentiel) que font les individus de certains termes au sein d'un certain contexte est ce qui leur donne en premier lieu un sens. En introduction de son livre, *Making it explicit : reasoning, representing, and discursive commitment*, Robert B. Brandom, qui est l'une des influences principales de Brigandt, explique par exemple que :

One of the overarching methodological commitments that orients this project is to explain the *meanings* of linguistic expressions in terms of their *use* – an endorsement of one dimension of Wittgenstein's pragmatism. [...] (Brandom, 1998, p. xii)

Mais l'approche de Brigandt est également pragmatique dans son rapport aux théories ou approches IRS. Elle l'est premièrement en ce qu'elle s'appuie sur celles-ci à des fins qui ne concernent pas le caractère « vrai » ou « exact » de ces théories ou approches. Elle l'est deuxièmement en ce qu'elle les utilise dans un objectif relativement étranger aux domaines de recherche philosophique et scientifique auxquelles

les approches IRS s'adressent habituellement et au sein desquelles elles se sont développées (philosophie du langage et de l'esprit, sciences cognitives et linguistique, par exemple) – cet objectif étant de contribuer à « l'étude philosophique des épisodes historiques de la science » (Brigandt, 2006, p. 45,48,51,110, voir aussi : 2011b, p. 184). Cet usage pragmatique des approches IRS par Brigandt a deux implications importantes. D'une part, elle s'oppose à l'évaluation de l'approche IRS de Brigandt en fonction de sa capacité à contribuer aux projets d'autres approches IRS. Ceci la protège notamment de critiques possibles en provenance de la philosophie de l'esprit ou de la philosophie du langage. D'autre part, elle n'est pas tenue d'offrir, en tant qu'approche IRS, une présentation *vraie* et *unique* des concepts et du changement conceptuel. À cet égard, comme le mentionne Brigandt, les approches IRS peuvent difficilement prétendre résoudre tous les problèmes philosophiques que posent l'usage de concepts en science ou en d'autres contextes (Brigandt 2011, 184; 2006, 48). Pour cette simple raison, elles ne peuvent donc être tenues pour universellement vraies. Deuxièmement, il est tout à fait possible que sous la forme proposée par Brigandt, cette approche IRS n'offre pas un exposé « réaliste », au sens métaphysique du terme (chapitre 1), de la nature des concepts et des changements conceptuels dans les sciences du vivant – la même chose s'applique à la version féministe de cette thèse pour les domaines de l'écologie scientifique et des sciences de la conservation. Sur le plan descriptif, et à l'échelle de ces domaines, il est ainsi concevable que l'approche de Brigandt et l'expression qu'elle trouve dans le présent travail puissent être jugées fausses ou incorrectes. Enfin, même à admettre que les approches IRS puissent soutenir un cadre d'analyse adéquat – si ce n'est vrai ou juste – des concepts et du changement conceptuel, en général ou dans les domaines considérés, il est peu probable que celles-ci soient les seules à y arriver – autrement dit, qu'elles ne représentent qu'une option parmi d'autres (voir par ex. : A. Burgess & Plunkett, 2013a, 2013b; Plunkett & Cappelen, 2020). Ces remarques ne peuvent pas néanmoins constituer des objections à l'adoption d'une approche IRS dès lors que dans le cas de Brigandt, comme dans le cadre de cette thèse, le recours à ce type d'approche est pragmatique. La dimension IRS du cadre d'analyse de Brigandt, tout comme celle qui concerne la version développée dans cette thèse, doit par conséquent être jugée à l'aune de sa capacité à répondre aux objectifs respectifs de ces deux projets philosophiques. La question

qu'il convient de poser, autrement dit, ne concerne pas le caractère vrai, premier ou unique de ces cadres d'analyse dans leur dimension IRS. Elle concerne leur habilité à, d'une part, expliquer et justifier ainsi de façon adéquate et acceptable le rôle de *certain*s concepts dans *certain*s contextes de recherche et d'action et, d'autre part, à définir les conditions dans lesquelles le contenu de ces concepts peut possiblement et légitimement se trouver modifié.

Cette réponse peut encore être contestée. Il peut par exemple être attendu, en dépit de ces considérations, que le cadre IRS de Brigandt, pour le projet de ce dernier ou l'usage qu'en fait cette thèse, possède une base théorique solide suivant les critères des domaines/communautés de recherche où ce type de théories est développé. Brigandt (2010a, p. 33) défend par exemple que : « inferential role semantics (also called conceptual role semantics), nowadays one of the main contenders for a theory of meaning. » Brigandt (2006, p. 73-89) discute par ailleurs certaines objections opposées aux approches IRS, dont celle de Jerry Fodor concernant leur manquement à respecter la contrainte dite de « compositionnalité » des concepts (en simplifiant, l'idée que le sens d'un concept devrait nécessairement découler de la mise en commun des éléments de signification de chacun des termes qui « composent » ce concept (pour davantage de détails, je renvoie à : Brigandt 2006, 73-80)). Cette discussion permet à Brigandt de situer son approche dans le paysage de la philosophie du langage occidentale et de montrer qu'en dépit des divergences existantes dans ce domaine, IRS représente une approche légitime, relativement aux questions qui intéressent la philosophie du langage et aux critères d'évaluation du contenu des concepts jugés acceptables dans ce domaine.

Dans cette thèse, je ne prends pas position quant à la valeur d'IRS pour les domaines de la philosophie du langage ou de la philosophie de l'esprit. Ce qui m'intéresse est de montrer qu'une certaine théorie philosophique des concepts scientifiques – en l'occurrence, celle de Brigand – peut soutenir une analyse pragmatiste et féministe de l'usage de concepts dans les sciences de l'écologie et de la conservation occidentales, et en premier lieu, des usages du concept d'espèce clé de voûte dans ces domaines. Néanmoins, en réponse à cette critique hypothétique, il est possible de rappeler qu'une théorie n'a pas à être vraie, exacte, empiriquement fondée, etc., pour servir des fins de

recherche ou d'action. Défendre le contraire revient à endosser une forme extrême de réalisme scientifique métaphysique qui soutiendrait, par exemple, qu'une théorie a, dans l'absolu, une valeur scientifique *si et seulement si* cette théorie offre une description vraie du phénomène qu'elle est censée décrire – elle peut n'avoir aucune valeur pour les communautés scientifiques qui attendent de celles-ci qu'elle offre une description vraie du phénomène, mais elle peut être utile à d'autres communautés scientifiques qui souhaitent quant à elles prédire les conditions d'occurrence du phénomène (que la description qu'elle en offre puisse être jugée vraie ou non). Or de même qu'il est difficile de soutenir une forme radicale de réalisme scientifique métaphysique, il est difficile de soutenir une forme radicale de réalisme philosophique métaphysique. Le fardeau de la preuve revient donc aux critiques de démontrer qu'en vue de servir les fins pour lesquelles elles sont utilisées, l'approche de Brigandt et la version développée dans cette thèse doivent s'appuyer nécessairement sur une théorie vraie des concepts scientifiques (Brigandt utilise un argument similaire à celui présenté ci-dessus à partir du concept de « lois ». Celui-ci ne permettant pas de soutenir exactement le même point, je le laisse de côté pour la présente discussion. Brigandt, 2006, p. 60).

En échos aux remarques précédentes, la proposition de cette thèse peut être critiquée pour sa valeur relative – entre autre, et dans le meilleur des cas, en tant qu'approche tout aussi bonne que d'autres pour accomplir le même projet. J'admets en conséquence que l'approche des concepts et du changement conceptuel proposée ici n'est pas obligatoirement la seule à pouvoir répondre aux problèmes discutés. Je défends par ailleurs qu'il est souhaitable d'avoir plus d'un cadre philosophique pragmatique et féministe pour analyser l'usage des concepts dans les sciences de l'écologie et de la conservation. Mon objectif est de démontrer que, d'un côté, ce cadre philosophique permet une analyse des débats sur le concept d'espèce clé de voûte et d'autres concepts majeurs en écologie scientifique et en biologie de la conservation, capable de mettre en lumière des éléments et des considérations jusqu'ici ignorées par les scientifiques et philosophes. D'un autre côté, que ce faisant, et tout en appelant à questionner les présupposés qui structurent ces débats, celui-ci permet de justifier une défense du concept classique d'espèce clé de voûte sur la

base de certaines valeurs (croyances) éthiques et politiques<sup>126</sup> (dans cette thèse, écocentrées/istes, holistiques et féministes). Puisque le fait que ce cadre d'analyse soit le seul à pouvoir réaliser cet objectif ne conditionne pas ce dernier, et que je ne présume pas qu'il soit possible ou souhaitable qu'il le soit, le rejet de celui-ci sur la base que d'autres approches font « le même travail » ne peut constituer une objection recevable. Le cas échéant, cependant, la démonstration qu'il existe d'autres manières d'arriver au même but doit amener à établir les différences entre ces approches et à les évaluer en fonction des valeurs, points de vue situés et perspectives impliquées, relativement au contexte d'usage de ces approches.

Relatif à ce dernier point, une inquiétude légitime, qu'il convient de mentionner, est que les approches IRS puissent inclure des présupposés ou des implications problématiques sur le plan éthique ou politique, qui contreviendraient à leur valeur pour l'objectif visé – présupposés et implications non identifiées dans ce travail à l'exception de celles qui concernent la version qu'en propose Brigandt (voir aussi : Brigandt & Rosario, 2020; pour un exemple d'utilisation d'une approche IRS à des fins politiques, voir Tirrell, 1999). Brigandt ne discute pas cette éventualité et limite l'évaluation de son approche à sa « richesse » (*fruitfulness*) pour l'objectif visé. Il affirme ainsi :

Inferential role semantics is not defended here as the right metaphysical doctrine about the nature of concepts, instead it is used as a heuristic tool to study conceptual change. The claim is not that my semantic account must always be adopted as a theory of concepts; rather the subsequent case studies attempt to display the advantages of adopting it for the present purposes. For this reason, my account is to be evaluated in terms of its fruitfulness for understanding conceptual change. (Brigandt, 2006, p. 60)

---

126 Il est à noter que cette posture rejoint celle de Brigandt. Dans le cas des sciences du vivant, qui représente le domaine d'application de son approche, celui-ci indique que : « [M]y primary aim [...] is to show [...] that the properties of reference, inferential role, and epistemic goal can be ascribed to scientific concepts as actually used, and that such semantic ascription can be defended based on the fact they yield philosophical insights in the interpretation of scientific practice, in particular the rationality of conceptual change. » (Brigandt 2006, 85)

Moyennant certains ajustements, Brigandt tient donc uniquement à montrer que le recours à IRS permet de rendre compte de ce qui confère un rôle majeur à certains termes dans les sciences du vivant (par exemple, « gène », « homologie », analysés par Brigandt), et des conditions dans lesquelles les concepts relatifs au contenu sémantique de ces termes peuvent légitimement subir des changements (Brigandt 2006; 2010a; 2012). Dans cette thèse, comme déjà indiqué, je défends qu'une conception féministe de l'usage des concepts ne peut pas se satisfaire d'une analyse pragmatique qui nie ou ignore les dimensions non-épistémiques et plus-qu'épistémiques des objectifs de recherche et d'action constitutifs des concepts utilisés dans les sciences de l'écologie et de la conservation (l'analyse de ces dimensions étant limitée dans le présent travail aux dimensions éthiques et politiques de ces objectifs et à certaines d'entre elles seulement). Cette thèse qui encore une fois n'adopte qu'en partie le cadre de Brigandt s'en écarte sur ce point. N'est utilisé ici que ce qui permet de développer un cadre d'analyse féministe et pragmatiste des concepts, de leur usage et de leurs variations en écologie scientifique et en biologie de la conservation, applicable de prime abord au concept d'espèce clé de voûte. Néanmoins, en réponse à l'inquiétude légitime mentionnée plus haut, il s'agit de reconnaître la responsabilité de l'auteur\* de ce travail au regard de ce qui n'a pas été identifié par celui-ci\* et qui pourrait être jugé problématique sur le plan éthique ou politique, en particulier depuis une perspective ou un point de vue situé différent<sup>127</sup>. Autrement dit, il s'agit de reconnaître qu'en dépit des aménagements et des modifications de l'approche de Brigandt proposées dans cette thèse, et de la prise en compte de possibles préoccupations quant aux présupposés explicites qui soutiennent ces aménagements et modifications, ce cadre d'analyse peut toujours se révéler légitimement inacceptable à d'autres égards. Le cas échéant, contrairement à ce que suggère la citation précédente de Brigandt, il est admis que la capacité de cette approche à répondre aux enjeux qui justifient son adoption serait justement critiquable et possiblement s'en trouver révisée.

---

127 Le terme « point de vue situé » est utilisé dans un sens féministe. Je suis ici la définition générale d'Elizabeth Potter (2006, p.131-132) : « A standpoint arises when people occupying a subordinate social location engage in political struggle to change the conditions of their lives and so engage in an analysis of these conditions in order to change them. [...] [A] standpoint is an achievement that is 'struggled for'. »

Il convient à présent de présenter ce qui fait de l'approche de Brigandt un outil intéressant pour le projet de cette thèse. La section suivante introduit les deux premiers éléments qui caractérisent cette approche et jouent un rôle important pour l'argument de ce travail : l'idée de rôle inférentiel et la notion d'inférence matérielle.

### 4.3 Rôle inférentiel et inférence matérielle

Les approches IRS se caractérisent principalement par la place qu'elles accordent au rôle inférentiel des concepts. Brigandt explique ainsi :

Traditional representationalist approaches start out with an account of the representational aspect of intentionality<sup>128</sup>, by offering an account of concepts that views representational features of concepts such as their reference as meaning-constitutive. [...] IRS reverses the order of explanation by viewing the inferential dimension of concept use as meaning-constitutive, and offering an account of what makes concepts refer to worldly categories in a second step. (voir aussi : Brandom & Ivashchenko, 2019, p. 135-136; Brigandt, 2006, p. 51-52)

Dans le cas des sciences biologiques, Brigandt reconnaît l'existence d'un élément additionnel au référent, à la définition et au rôle inférentiel d'un terme : le but épistémique. J'aborde cet élément dans la section suivante. Le rôle inférentiel chez Brigandt (2006) prend deux formes qu'il convient de distinguer, qualifiées respectivement de « rôle inférentiel » et de « rôle inférentiel total ». La deuxième formulation (« rôle inférentiel total ») désigne l'ensemble des croyances qu'un *individu* possède à l'égard des entités désignées par un terme particulier – par exemple, les croyances que *l'écologue* Mary Power possède à l'égard des espèces clés de voûte. La première expression (« rôle inférentiel ») renvoie aux croyances qu'un *groupe d'individus* partagent à l'égard de ce même terme ou concept (Brigandt 2006, 54-55; 2010b, 22) – dans l'exemple

---

128 Le terme « intentionality » est utilisé dans cette citation dans un sens technique et philosophique. Je renvoie ici à la définition proposée par Pierre Jacob, à savoir : « power of minds and mental states to be about, to represent, or to stand for, things, properties and states of affairs. » (Jacob, 2019)

précédent, les croyances d'une *communauté d'écologues* sur les espèces clés de voûte. Pour éviter toute confusion, j'utilise l'expression « rôle inférentiel conceptuel » dans la suite de la thèse pour parler du « rôle inférentiel » d'un concept<sup>129</sup>. Je parle de « rôle inférentiel » lorsqu'il n'existe pas de différence apparente ou significative entre le rôle inférentiel total et le rôle inférentiel conceptuel d'un terme.

Un premier aspect important du rôle inférentiel pour l'analyse des discussions sur le concept d'espèce clé de voûte, et son propre rôle dans l'argument de ce chapitre, est sa dimension contextuelle. L'approche de Brigandt admet que les croyances attachées à un concept (ou au terme dont il est la représentation mentale) peuvent varier d'un·e chercheuse·eur à l'autre et d'une communauté de recherche à l'autre. Elles peuvent également changer à l'échelle d'un individu ou d'une communauté scientifique en fonction de la période temporelle considérée. Enfin, elles sont sensibles au contexte de recherche ou d'action dans lequel cet individu ou les membres de cette communauté utilisent le terme (usage collectif qui peut subir certaines variations internes dans l'approche de Brigandt, voir section 4.4 pour les détails). Afin de déterminer le *rôle inférentiel total* du terme d'espèce clé de voûte, il convient donc de définir l'individu qui en a l'usage : Mary Power, Robert Paine, Jane Lubchenco, l'auteur\* de cette thèse ? Idem pour le *rôle inférentiel conceptuel* : s'agit-il d'une communauté d'écologues, un groupe d'écologues et de biologistes de la conservation, un ensemble d'écologues, d'ethnoécologues et d'activistes ? D'autre part, il est nécessaire de définir le cadre spatio-temporel de l'analyse. Quelle est la période d'intérêt durant laquelle ces individus ou ces communautés ont possiblement ou effectivement utilisé le terme ? Par exemple, les années 1960-1970 lors de l'introduction du concept ou les années 2000 avec l'augmentation des usages multi-, inter- et transdisciplinaires ? Enfin, depuis quels lieux géographiques, quels environnements écologiques, quelles positions politico-sociales, quelles structures institutionnelles, ces individus et ces communautés en ont-elles fait usage ? Dans le cas du *concept* d'espèce clé de voûte, s'agit-il par exemple de communautés composées de scientifiques, de scientifiques et de

---

129 Brigandt utilise l'expression « conceptual role » au lieu de « inferential role » à certains endroits de sa thèse (voir par ex. : Brigandt, 2006, p. 117). Je privilégie à dessein l'expression « rôle inférentiel conceptuel » afin d'éviter de confondre le rôle d'un concept avec son rôle inférentiel.

conservationnistes, d'ethnoécologues, de représentant·es autochtones, d'activistes et d'industriel·les ? De communautés de recherches sud-africaines, brésiliennes, étasuniennes ? De groupes marqués par une position blanche, autochtone, racisée, coloniale/iste, dé-/anticoloniale/iste, cis- et/ou transmasculine/iste, de femmes trans- ou cisgenre, transféministe, hétérosexuelle et/ou queer ? D'environnements écologiques peu modifiés par des activités industrielles ou extractives, largement anthropisés, ou bien faiblement impactés par les changements climatiques ?

La prise en compte de ces éléments de contexte est essentielle à l'analyse du rôle inférentiel d'un terme en raison de la relation qui lie ce dernier aux croyances des utilisatrices du terme. L'approche de Brigandt admet en effet que les croyances des individus et des communautés d'individus qui constituent le rôle inférentiel d'un terme ne peuvent pas être détachées du contexte dans lequel le terme est utilisé. Elles peuvent, par conséquent, s'en trouver modifiées. Or, et c'est un second aspect important, ces croyances sont tenues par Brigandt comme *constituantes* du rôle inférentiel d'un terme. Dans le cas des sciences biologiques, Brigandt explique ainsi que le rôle inférentiel : « consists in a subset of the beliefs scientists have about the term's referent (those beliefs that are meaning-constitutive, and that determine the term's referent). » (Brigandt 2010, 22; voir aussi : 2006, 63) Cette citation peut être interprétée de plusieurs façons.

Elle peut être lue comme l'affirmation que les croyances qui entreraient en jeu dans le rôle inférentiel d'un terme scientifique seraient celles, et uniquement celles, qui concernent la nature de ce qui est désigné·e par le terme dans le monde matériel (par exemple, la croyance que les espèces clés de voûte sont des espèces superprédatrices). Il n'y aurait alors pas grand intérêt à distinguer le rôle inférentiel de la définition d'un terme. Une lecture plus adéquate, relativement au rôle de l'idée de rôle inférentiel dans l'approche de Brigandt, est que les croyances qui constituent ce rôle inférentiel sont des croyances à *propos* – ou *en relation à* – ce qui est désigné par le terme (et non exclusivement sur ce que le terme désigne dans le monde matériel, c.-à-d. le référent). La notion de croyance chez Brigandt possède un sens large qui, bien que non précisément défini, ne s'arrête pas aux croyances relatives à la nature des

entités désignées par un terme. Certes, une partie des croyances, qui constituent le rôle inférentiel concernent le référent du terme. Celles-ci se retrouvent dans la définition ou dans ce qu'une telle définition présuppose de manière plus ou moins explicite. Ainsi, il est par exemple attendu que les scientifiques qui emploient le terme « espèce clé de voûte » dans le sens de Mary Power et collègues (1996) envisagent (« aient pour croyance ») les espèces clés de voûte comme des espèces « dont l'impact sur la communauté ou l'écosystème est important et l'est de manière disproportionnée au regard de leur abondance<sup>130</sup> » (Power et al., 1996, p. 609). Mais comme indiqué précédemment, le rôle inférentiel ne se réduit pas à la définition d'un terme. Il s'ensuit que celui-ci ne se réduit pas non plus aux croyances des scientifiques sur le référent – dans l'exemple précédent, aux croyances qui concernent la nature des espèces clés de voûte. Une autre forme de croyances prise en compte par Brigandt concerne les critères à partir desquels les scientifiques évaluent les inférences soutenues par un concept – l'équivalent des « standards » de la pratique scientifique chez Helen Longino (voir par ex. : Longino 1990, 77-78; 1992; 2002, 130-31).

Brigandt, tout comme Longino, reconnaît que ces critères sont le plus souvent endossés tacitement par les membres d'une communauté de recherche. Ceux-ci touchent néanmoins directement à la capacité inférentielle d'un concept ou, pour le dire autrement, au soutien que celui-ci peut fournir aux scientifiques dans leurs actions et leurs raisonnements (tous deux représentent des formes possibles d'inférence dans le cadre IRS de Brigandt. J'y reviens par après). Brigandt explique ainsi :

[A] term's inferential role [...] is more inclusive than a theoretical 'definition' which scientists may put forward. For in addition to a simple theoretical characterization, there are further features relevant for a term's successful usage. This may include central criteria that scientists need to find and investigate the term's referent. As a result, a historical change in a term's definition entails a change in its inferential role (but not necessarily the other way round) [...]. (Brigandt, 2010b, p. 22)

---

130 Citation originale : « one whose impact on its community or ecosystem is large, and disproportionately large relative to its abundance. » (Power et al., 1996, p. 609)

Ces critères qui, centralement, conditionnent l'usage d'un terme peuvent être illustrés à partir de l'un des cas d'étude de Brigandt. Dans sa thèse de doctorat, Brigandt (2006) applique son approche au concept d'homologie utilisé dans les sciences du vivant occidentales (voir aussi : Brigandt, 2012). Brigandt note qu'un aspect important du rôle inférentiel du concept d'homologie tient aux critères utilisés par les biologistes pour identifier des homologues en pratique. Les homologues sont ici conçus comme des structures morphologiques qui peuvent être observées avec peu de différence chez des organismes d'espèces distinctes, et qui ne dépendent pas, pour tenir lieu d'homologues, de ce à quoi elles ont pu servir ou ce à quoi elles servent chez ces organismes. Pour prendre un exemple utilisé par Brigandt, la patte avant des chauves-souris et la patte avant des chattes, qui ont des fonctions motrices différentes, peuvent être qualifiées d'homologues, car les éléments qui composent ce membre et leur disposition est relativement la même chez les deux groupes d'organismes (en d'autres mots, que les chauves-souris puissent voler en utilisant leurs pattes de devant, alors que les chattes ne le peuvent pas, n'est pas jugé pertinent) (Brigandt, 2006, fig. 1, p. 128). Brigandt identifie au moins quatre concepts d'homologie entre le début du XIX<sup>e</sup> siècle, date de son introduction en Europe, et les années 2000. Or ce nombre dépend en partie de l'extension de la notion de rôle inférentiel au-delà de ce que recoupe l'idée de définition. Celle-ci permet entre autre de refuser la thèse qui fait de l'adoption d'un nouveau cadre théorique, un facteur de rupture conceptuelle, nécessaire ou systématique, dans l'usage d'un terme. Dans ce cas-ci, Brigandt rejette par exemple l'existence de deux concepts d'homologie avant et après l'adoption des thèses darwiniennes par les communautés scientifiques occidentales, soit des travaux d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire jusqu'aux années 1950 environ<sup>131</sup>. L'une des raisons avancées

---

131 L'introduction du concept d'homologie en Europe de l'Ouest est attribuée à Geoffroy Saint-Hilaire, qui le développe à partir du terme « analogie ». Dans les sciences du vivant occidentales, les deux termes sont à présent associés à des concepts différents. Il est par exemple reconnu que le concept d'analogie possède une dimension fonctionnelle que ne partage pas le concept d'homologie. La distinction entre ces deux concepts et le changement terminologique qui l'accompagne, un peu plus tard au XIX<sup>e</sup> siècle, sont quant à eux généralement prêtés à Richard Owen (Brigandt, 2006, p. 129, voir aussi 154-157; Schmitt, 2019, paragr. 79-95). Brigandt ne discute pas les implications de ces changements terminologiques pour son approche des concepts. Une raison possible est qu'en tant que représentation (mentale) du *contenu* sémantique d'un terme, un concept ne dépend pas de la *forme* terminologique que prend le dit contenu sémantique. Et puisqu'en théorie, l'approche

par Brigandt est que sur cette période, en dépit de changements dans les croyances des scientifiques, le rôle inférentiel du concept ne change quasiment pas. En particulier, que les scientifiques approchent les homologues en termes de structure idéale<sup>132</sup>, à la suite de Geoffroy Saint-Hilaire (Brigandt, 2006, p. 136-145; voir aussi : Schmitt, 2019, p. 131-193), ou d'un ancêtre commun, suivant la TESN de Charles Darwin (1859), n'a pas d'incidence sur les critères utilisés par les scientifiques pour les identifier empiriquement<sup>133</sup>. Or dans le cas présent et suivant l'analyse de Brigandt, les inférences soutenues par le concept d'homologie dépendent en premier lieu, selon lui, de ces critères. Le critère de « position relative » (ou « principe des connexions ») de Geoffroy Saint-Hilaire en est un exemple. Brigandt affirme que bien que ce critère ait été introduit plusieurs années avant la publication de la première édition de *L'origine des espèces* (Darwin, 1859) (Brigandt 2006, 136-45), son usage lui survit en ce qu'il ne requiert pas d'accepter le cadre théorique et ontologique de Geoffroy Saint-Hilaire<sup>134</sup> : « what matters [in this case] is the relative

---

de Brigandt n'empêche pas deux termes d'avoir le même contenu sémantique, et qu'elle ne s'oppose pas non plus à un « transfert » de contenu sémantique d'un terme vers un autre, il est donc possible de parler du concept d'homologie avant et après le changement terminologique opéré par Owen, tout comme il serait en théorie possible d'abandonner l'idée de « clé de voûte » pour un autre terme sans renoncer au concept classique d'espèce clé de voûte lui-même (sur ce point, voir aussi : Brigandt & Rosario, 2020, p. 105-106).

132 Suivant Geoffroy Saint-Hilaire, si par exemple les chauve-souris et les chattes possèdent des structures homologues, c'est parce qu'elles font partie d'un groupe taxonomique caractérisé par une certaine « structure idéale » ou « patron type » dont l'expression chez les espèces de chauve-souris et de chattes en représente des variations – dans ce cas-ci, les Vertébrés (Brigandt 2006, 138-40).

133 Brigandt note par ailleurs que les quelques changements qui ont lieu dans le rôle inférentiel du concept peuvent être justifiés par la façon dont ils auraient contribué à une meilleure réalisation de ses objectifs épistémiques – lesquels resteraient sensiblement inchangés jusqu'en 1950 (Brigandt, 2006, p. 208-210). Voir section 4.4 sur les contraintes qui s'appliquent au changement de rôle inférentiel relativement au but épistémique d'un concept.

134 Une seconde hypothèse, mentionnée dans la note précédente, est que l'adoption progressive des thèses darwiniennes par les communautés scientifiques à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle et durant la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle ne modifie pas les objectifs de recherche (« buts épistémiques ») du concept. Avant et après 1859, le concept d'homologie, suivant Brigandt, continue d'être utilisé pour décrire les structures morphologiques des organismes dans une perspective non anthropocentriste et non spécifique à l'espèce des organismes, et continue d'être utilisé pour classer les espèces biologiques par groupes taxonomiques (Brigandt, 2006, p. 208-210, 271-272).

position of structures and the way in which they are topologically related to and connected with each other in an organism. » (Brigandt, 2006, p. 141).

Dans le cadre de cette thèse, l'analyse de Brigandt du concept d'homologie se veut un simple exemple de ce qui différencie le rôle inférentiel de la définition d'un terme scientifique. Elle permet de montrer pourquoi la prise en compte de ces deux éléments peut s'avérer essentielle pour l'analyse historique et philosophique du contenu d'un concept, à savoir : expliquer et de justifier la possibilité même d'une forme de *persistance* ou *stabilité conceptuelle* face à des changements majeurs dans le contenu sémantique ou le contexte d'usage d'un terme scientifique. Dans l'exemple précédent, l'absence de changements évidents dans les critères d'identification d'homologues et, ce faisant, dans le rôle inférentiel du concept d'homologie, permet d'expliquer en partie pourquoi le sens du concept est resté relativement le même après l'adoption des thèses darwiniennes. Ceci permet également d'expliquer pourquoi cette stabilité conceptuelle peut être jugée légitime ou justifiée après ce virage théorique en prenant en considération la contribution des inférences soutenues par le terme à la réalisation partielle du but épistémique qui, avant et après l'adoption des thèses darwiniennes, lui est attaché. En outre, le cas d'étude ci-dessus permet d'illustrer les liens possibles entre le contenu de certains concepts et des aspects de la pratique scientifique qui ne concernent pas directement ou exclusivement les activités de raisonnement. Un enjeu posé par le concept classique d'espèce clé de voûte à une approche philosophique des concepts scientifiques et du changement conceptuel est, par exemple, de réussir à rendre compte du lien privilégié et particulier que les scientifiques tendent à effectuer entre celui-ci et les expériences d'exclusion. Comment faire sens de cette relation sans la discréditer ou la sous-évaluer et comment définir les conditions dans lesquelles cette relation peut légitimement contraindre l'usage du concept par les écologues est un défi que peut par exemple difficilement relever l'un des ensembles théoriques les plus influents en philosophie des sciences occidentales depuis le XX<sup>e</sup> siècle, formé des approches positivistes et empiriste logiques et leurs héritières (voir la discussion sur la notion d'inférence matérielle, développée plus bas, pour les détails). Dans le chapitre 5, je défends que la version féministe de

l'approche de Brigandt proposée dans ce travail peut adéquatement expliquer cette relation en tant que partie *constitutive* du concept classique d'espèce clé de voûte (en résumé, la thèse défendue est que les expériences d'exclusion ont substantiellement déterminé le cadre d'identification des entités visées par le concept, ont influencé et contraint les autres critères et méthodes utilisés par les écologues pour identifier celles-ci, et ont ainsi établi, avec d'autres éléments, la gamme d'inférences possiblement soutenues par le concept). Cette approche pragmatiste et féministe fournit par ailleurs un cadre d'évaluation de cette relation et des éléments constitutifs du concept classique d'espèce clé de voûte en définissant et en distinguant les conditions dans lesquelles un changement dans le contenu d'un concept scientifique peut être dit *favorable* – relativement aux objectifs visés et à leurs différentes dimensions, par exemple, éthiques et politiques – et les conditions dans lesquelles l'abandon de celui-ci, à travers un changement majeur d'objectifs et/ou des dimensions épistémiques, plus-qu'épistémiques ou non-épistémiques de ceux-ci, peut être jugé *acceptable* ou *souhaitable*. Or à cet égard, je suggère dans le chapitre 5 et la conclusion générale de la thèse – et en dépit des arguments avancés en leur faveur dans le chapitre 2 de cette thèse – que le *non-recours* aux expériences d'exclusion, ou à certaines d'entre elles, peut représenter un changement favorable à l'atteinte des objectifs du concept classique d'espèce clé de voûte, dès lors que les dimensions plus-qu'épistémiques et objectifs non-épistémiques de celui-ci sont pris en compte<sup>135</sup>. En dernier point, le cas du concept d'homologie participe en partie à justifier, à partir d'un exemple concret, le caractère fondé de la distinction effectuée par Brigandt entre le rôle inférentiel d'un concept scientifique et sa définition. Mais les exemples offerts par Brigandt dans le contexte des sciences biologiques, comme le concept d'homologie, permettent de montrer aussi qu'il y a des raisons de présupposer l'intervention de croyances autres que celles relatives à la nature du référent dans l'analyse des usages et des changements des concepts scientifiques – et ce, en dehors de la question des croyances impliquées

---

135 En particulier, l'une des suggestions du chapitre 5 et de la conclusion générale de la thèse est qu'en dépit de cette relation historique, une version holistique et (éco)fémiste du concept classique d'espèce clé de voûte permet d'envisager une révision des conditions d'occurrence et de la nature de cette relation, c.-à-d. entre expériences d'exclusion et concept classique d'espèce clé de voûte. Voir chapitre 5 et conclusion générale pour les détails.

dans le rôle inférentiel des concepts. Dans le chapitre 5, je montre qu'il convient de renforcer la proposition de Brigandt en élargissant le type de croyances qui peut soutenir le rôle inférentiel d'un concept aux croyances plus-qu'épistémiques et non-épistémiques.

J'ai jusqu'ici présenté les deux types de rôle inférentiel (total et conceptuel) et les deux ensembles de croyances pertinents à la compréhension de l'idée de rôle inférentiel dans le cadre théorique de Brigandt (croyances relatives au référent d'un terme et aux critères d'identification du référent). Jusqu'ici également, l'idée de croyance, telle qu'employée par Brigandt, n'a pas été explicitement définie (mais voir note 106, chapitre 1). Une telle caractérisation n'est pas offerte par Brigandt. Dans cette thèse, j'utilise le terme « croyance » dans un sens large, lui aussi largement indéfini. L'objectif est de laisser la porte ouverte à la diversité de positionnements possibles vis-à-vis du monde matériel et de ce qui s'y rapporte (quant à ce qui est, pourrait et/ou devrait être le cas, et à ce qui possiblement ne répond pas à ces trois modalités d'existence) et qui peuvent influencer, suivant le contexte et à différents degrés, le contenu et les conditions d'usage des concepts scientifiques (j'admets que cet usage de l'idée de croyance fait fi des travaux du champ de l'épistémologie occidentale sur cette notion et que cette position peut être, à cet égard, justement critiquée. Dans le cadre de ce travail, je considère cependant qu'il est préférable de rester flexible quant à ce qu'elle peut englober afin d'éviter de définir *a priori* ce qui fait et peut légitimement faire partie d'un concept scientifique). Cette position me conduit à une première révision de l'approche des concepts de Brigandt.

Brigandt réduit les croyances qui constituent le rôle inférentiel d'un concept aux croyances empiriques (Brigandt, 2010b, p. 23-24). Les deux catégories de croyances mentionnées plus haut devraient donc, suivant cette condition, inclure des croyances à propos de ce qui peut être observé dans le monde et seulement à propos de celui-ci – qu'il s'agisse de la nature du référent ou de ce qui permettrait de l'identifier, voire de tout autre élément de croyance qui constituerait le rôle inférentiel d'un concept. Une autre implication de cette restriction par Brigandt est que le rôle inférentiel d'un concept ne pourrait et ne devrait être modifié que sur la base de croyances empiriques. Dans cette thèse, je reconnais qu'il est

fondamental pour le rôle inférentiel des concepts utilisés dans les sciences de l'écologie et de la conservation qu'une partie des croyances impliquées aient une dimension empirique, et que cette dimension ait un rôle central, bien que possiblement non proéminent, dans la capacité du concept à soutenir les inférences dans lesquelles celui-ci est utilisé. Je soutiens cependant, en anticipation de l'argument développé dans le chapitre suivant, que le caractère empirique d'une croyance ne représente ni une condition nécessaire ni une condition unique à sa participation dans le rôle inférentiel d'un concept scientifique (justifiant par ailleurs une approche non technique, sur le plan philosophique, de l'idée de croyance). Mais même à refuser l'argument de cette thèse, la restriction posée par Brigandt reste pour le moins questionnable. D'une part, elle exclut les croyances logiques, mathématiques et métaphysiques, qui soutiennent le rôle inférentiel des concepts scientifiques – ce qui même pour la tradition empiriste non féministe (et non pro-féministe) de la philosophie des sciences est hautement discutable (Duhem, 2016; Quine, 1951). D'autre part, elle écarte toute croyance éthique et politique dont le contenu ne serait pas empirique ou le serait de façon peu significative pour les conditions de justification ou de validité de ces croyances. Le problème peut être illustré à travers la présentation des deux grandes catégories d'inférences qu'associe Brigandt à l'activité scientifique et qui dépendent, pour leur réalisation, de l'usage adéquat de certains concepts.

La première catégorie regroupe les inférences qui mettent en lien des propositions entre elles. Dans ce cas, une ou plusieurs propositions  $P_s$  suit ou conditionne<sup>136</sup> une ou plusieurs autres propositions  $P_s$ . Un exemple d'inférence de ce type est le suivant : « [P<sub>1</sub>] Les populations d'escargots de mer de la communauté X ont disparu parce que [P<sub>2</sub>] l'espèce clé de voûte Y a été retirée de X ». Dans cet exemple, le sens du concept d'espèce clé de voûte dépend en partie du rôle joué par le terme dans le raisonnement qui permet à un groupe de scientifiques de conclure  $P_1$  (*explanandum* – le phénomène à expliquer) en vertu (entre autre) de  $P_2$  (*explanans* – ce qui explique le phénomène) – ce rôle inférentiel permet en retour d'expliquer

136 L'usage de ces termes au lieu des expressions plus communes qui voudraient qu'une proposition « implique » ou « découle d' » une autre proposition – implicitement en vertu de certaines règles logiques de raisonnement – est motivé par la conception matérialiste des inférences scientifiques de Brigandt. L'une des particularités de cette approche, introduite ci-après, est qu'elle ne conditionne pas la validité d'une inférence à une forme de validité logique.

pourquoi il serait justifié de conclure  $P_1$  en raison (entre autre) de  $P_2$ . Il a été mentionné que le rôle inférentiel est contextuel. Ce qui permet d'expliquer comment le terme d'espèce clé de voûte soutient le passage de  $P_2$  à  $P_1$  peut donc varier avec le contexte de recherche ou d'action considéré. Le rôle inférentiel du concept d'espèce clé de voûte proposé par Power et collègues (1996), et présenté dans le chapitre 3 de la thèse, implique par exemple des croyances mathématiques, qui ne se retrouvent pas dans le concept classique d'espèce clé de voûte. Dans l'approche de Power et collègues, ces croyances conditionnent significativement l'usage adéquat (« réussi » dans les termes de Brigandt) du concept. Elles contraignent ainsi la validité du raisonnement précédent, laquelle peut être formalisée ainsi : «  $[P_1]$  Les populations d'escargots de mer de la communauté  $X$  ont disparu parce que  $[P_2]$  l'espèce clé de voûte  $Y$  [étant admis que  $[P_3]$   $Y$  est une espèce clé de voûte dans la communauté écologique  $X$  si et seulement si  $[P_4]$   $CI = [d(T_x)/dp_y] [1/(T_x)]$ , où  $p_y$  représente l'abondance relative de  $Y$  dans  $X$  et  $T_x$  un trait particulier de  $X$ , et  $[P_5]$  la valeur absolue  $CI$  de  $X$  est supérieure à 1 et que  $[P_6]$  les conditions  $[P_4]$  et  $[P_5]$  sont remplies]] a été retirée de  $X$ <sup>137</sup> » (adapté de Power et al., 1996, p. 609-611). Plus simplement, le rôle inférentiel du concept d'espèce clé de voûte dans le passage de  $P_2$  à  $P_1$  requiert d'admettre la relation mathématique entre  $CI$ ,  $T_x$  et  $p_y$ , soit de tenir compte de certaines croyances non-empiriques partagées par les écologues et biologistes de la conservation.

La seconde catégorie d'inférences soulève les mêmes difficultés. Celles-ci regroupent ce que Brigandt nomme des relations « langage-monde » : relations qui impliquent une relation entre des propositions et des actions matérielles (Brigandt 2006, 53-54). Dans ce cas-ci, une ou plusieurs propositions  $P_s$  suivent ou précèdent une ou plusieurs actions  $A_s$ . Un exemple de ce type serait : «  $[A_1]$  Ayant observé que les populations des espèces animales  $Z_s$  de la communauté  $X$  ont disparu,  $W$  en conclut que  $[P_2]$  l'espèce clé de voûte  $Y$  a été retirée de  $X$  », où  $W$  peut désigner un·e scientifique ou une communauté de chercheuse·eurs. Ici, la conclusion  $P_2$  effectuée par  $W$  dépend fondamentalement de l'observation  $A_1$  (effectuée par, ou connue de  $W$ ). Le contenu du concept d'espèce clé de voûte dépend quant à lui du rôle que le terme joue dans les conditions d'inférence de  $P_2$  suivant

<sup>137</sup> Ici, le sens du concept d'espèce clé de voûte ne dépend pas tant du rôle joué par le terme dans la conclusion  $P_1$  que du rôle inférentiel que le terme d'espèce clé de voûte peut jouer dans d'autres inférences tel que définit par  $P_2$  et  $P_3$ .

(au moins en partie)  $A_1$  (autrement dit, dans ce qui permet à  $W$  de conclure  $P_2$  suite à  $A_1$  ou sachant  $A_1$ ). Ici aussi, l'absence d'information quant au contexte de recherche ou d'action dans lequel cette inférence est effectuée laisse le rôle inférentiel du concept d'espèce clé de voûte indéterminé. Pour simple rappel, et dans les termes de Brigandt : « [t]he idea of inferential role semantics is that the content of linguistic expressions or mental representations is at least partially constituted by the cognitive or inferential role they have for a thinker or community. » (Brigandt 2006, 52, je souligne). Un exemple qui suggère, s'il ne peut démontrer le caractère « plus-qu'empirique » des croyances impliquées dans des inférences « langage-monde » à l'échelle des concepts utilisés, est celui que font Estes et Palmisano du concept d'espèce clé de voûte, déjà discuté dans le chapitre précédent (Estes & Palmisano, 1974). Lorsque au début des années 1970, Estes et Palmisano décident d'étudier le rôle écologique des loutres de mer (*Enhydra lutris*) dans la partie Pacifique nord des îles Aléoutiennes (*Unangam Tanangin* de son nom Unanga<sup>138</sup>), l'objectif initial est d'apporter une perspective écologique et scientifique au débat qui oppose des groupes aux considérations et intérêts peu conciliables (en simplifiant, d'un côté ceux qui défendent les intérêts des loutres, de l'autre les compagnies, propriétaires et employé·es de pêcheries en Californie, États-Unis, qui défendent leurs propres intérêts) (Estes & Palmisano, 1974; VanBlaricom & Estes, 1988; Carswell et al., 2015; voir aussi : Mermans, 2021). Estes et Palmisano se défendent de prendre position dans le débat. Comme je le reconnais dans le chapitre 3, ceux-ci ne se prononcent pas, en effet, sur les politiques de conservation en place ni ne donnent d'avis explicite sur celles à mettre en œuvre. Néanmoins, le lien que ces deux chercheurs établissent entre les observations effectuées depuis trois îles Aléoutiennes (Amchitka, Samiya[ $\hat{x}$ ]<sup>139</sup> de son nom Unanga $\hat{x}$ , et Attu) et le concept d'espèce clé de voûte impliquent des croyances relatives à ce qu'est un « bon » écosystème et ce qu'est un « bon état stable et intègre » sur le plan écosystémique (Estes & Palmisano, 1974, p. 1060). Ces croyances sont en partie empiriques. Elles concernent des

138 <https://native-land.ca/maps/territories/aleut/>;

<https://decolonialatlas.wordpress.com/2017/09/13/unangam-tanangin/>, consultés le 07 mars 2022.

139 Terminologie corrigée de l'entrée anglaise « Shemya » de Wikipédia (<https://en.wikipedia.org/wiki/Shemya>, consultée le 07 mars 2022) à partir de la citation originale (Bergsland 1994, 351).

entités et des processus écologiques dont les représentations qu'en ont les scientifiques découlent en partie de données récoltées dans le monde sensible. La thèse soutenue dans ce travail est qu'elles sont également théoriques, métaphysiques et axiologiques. Or ignorer ou minimiser ces dimensions (théoriques, métaphysiques, axiologiques) dans l'analyse du rôle inférentiel des concepts, même lorsqu'il s'agit de relation « langage-monde », relève de l'arbitraire (en plus d'être problématique sur le plan éthique et politique, voir chapitre 5). Ainsi lorsque Estes et Palmisano concluent ( $P_1$ ) de leurs observations ( $A_1$ ) que « la loutre de mer [en tant qu'espèce clé de voûte] est un élément évolutif essentiel à l'intégrité et la stabilité de l'écosystème<sup>140</sup> » (Estes & Palmisano, 1974, p. 1060), il paraît juste d'affirmer que leur inférence, soutenue par le concept d'espèce clé de voûte, engage un ensemble de croyances empiriques, non-empiriques et plus-qu'empiriques qui ne peuvent être ignorées au profit des premières (et ce, même si le contenu non- ou plus-qu'empirique du concept d'espèce clé de voûte et le rôle qu'il joue dans le passage de  $A_1$  à  $P_1$  n'est pas reconnu par les chercheurs) (voir aussi chapitre 3, section 3.4).

À ces remarques, une réponse possible est que l'une des raisons avancées par Brigandt pour justifier la prise en compte de ces deux catégories d'inférence est que :

each of these types of inferential dispositions – the disposition to draw inferences between statements, the ability to use observed states of the world as evidence for claims, and the ability to use knowledge to carry out experimental investigations – is a crucial epistemic ability that scientists possess and that enables their theoretical and practical success. (Brigandt, 2006, p. 53-54)

Cette citation, qui précise les différentes expressions que peut prendre le rôle inférentiel d'un concept, peut permettre de justifier la position empiriste de Brigandt par le cadre d'application de son approche des concepts et du changement conceptuel (ou celui auquel cette approche s'adresse). Ce qui intéresse Brigandt est ce qui permet aux biologistes de mener à bien leurs recherches, dans leurs aspects pratiques et théoriques,

---

140 Citation originale : « the sea otter is an evolutionary component essential to the integrity and stability of the ecosystem. » (Estes & Palmisano, 1974, p. 1060)

via l'usage de certains termes comme « gène » ou « homologue » – lesquels, le cas échéant, peuvent être qualifiés de « concepts ». S'il est admis que ces recherches ne concernent que des phénomènes biologiques observables, les inférences relatives à ces phénomènes ne devraient-elles donc pas avoir une base empirique ? Et si ces inférences empiriques dépendent, pour être valides ou justifiées, du contenu de certains concepts, les croyances qui forment le contenu de ces concepts ne devraient-elles pas être elles-mêmes empiriques ? À admettre que cette objection ne constitue pas qu'une série de questions rhétoriques, elle fait face à des problèmes identiques à ceux mentionnés plus haut. À partir du moment où le rôle inférentiel des concepts dépend, pour les raisons avancées par Brigandt et/ ou de celles avancées dans le chapitre 5, de croyances *relatives* à et non uniquement *sur* le phénomène en question, il n'y a rien de nécessaire à ce que *l'ensemble des croyances constitutives du contenu des concepts scientifiques* soient exclusivement et/ou fondamentalement empiriques. La charge de la preuve revient donc à Brigandt et à ceux qui adoptent sa position d'apporter des éléments en faveur de l'affirmation inverse (c.-à-d., que ces croyances devraient être exclusivement et/ou fondamentalement empiriques).

Une autre réponse possible, qui permet de conclure la présentation du rôle inférentiel des concepts scientifiques, est que la position de Brigandt suit sa conception *matérialiste* des inférences scientifiques. L'approche IRS des concepts développée par celui-ci s'inspire majoritairement des travaux de Wilfrid Sellars et de Robert B. Brandom<sup>141</sup> (Brandom, 1998; Brigandt, 2006, 2010a; en particulier : Sellars, 1953). Or l'une des contributions théoriques de Sellars est l'idée de « principes matériels d'inférence », reprise par Brandom, puis Brigandt sous le terme d'« inférence matérielle » (Brandom, 1998, p. 97-102; Brigandt, 2010a, p. 33-34). Cette approche implique la thèse suivante :

Whereas a 'formal inference' is valid due to its logical form, a material inference (not to be confused with material implication

---

141 Dans le cadre de sa présentation de l'idée d'inférence matérielle, Brigandt (2006, 68) mentionne aussi les travaux d'Anil Gupta (1999) tandis que Brigandt (2006, p. 69-71, 2010a, p. 31-33) discute plus directement l'approche de John D. Norton (2003). L'approche de Gupta est cependant utilisée par Brigandt à d'autres fins, tandis que l'approche de Norton est finalement rejetée par Brigandt. Par soucis de concision, je renvoie aux développements plus récents des théories défendues par ces auteurs pour de plus amples détails (voir : Gupta, 2012; J. D. Norton, 2021).

and the material conditional) is valid in virtue of the content of the premises and the conclusion. (The validity may be of higher or lower degree in the case of inductive inferences.) More specifically, a material inference is justified based on the meaning of the various concepts contained in the premises and conclusion. (Brigandt, 2010a, p. 33)

Dans cette perspective matérialiste, les inférences scientifiques n'ont pas à avoir une forme logique particulière. Celle-ci peut varier d'un domaine de recherche à l'autre, d'une communauté de recherche à une autre. Les inférences scientifiques ne sont pas non plus tenues de respecter des règles ou des principes logiques spécifiques. Cela ne signifie pas que les inférences matérielles ne sont pas formalisables en termes logiques ou qu'elles ne suivent aucunes règles logiques. La thèse avancée par Brigandt est que la « validité » des inférences matérielles – ou ce que je qualifie de caractère « fondé » ou « justifié » – ne dépend pas de cette dimension. Une première implication de cette conception est que la forme logique des inférences effectuées par les scientifiques, qu'elles soient de nature déductive, inductive, abductive ou autre, ne détermine pas leur caractère scientifique ni leur contribution relative à l'activité de recherche (c'est le cas, par exemple, des expériences d'exclusion, dont le raisonnement répond difficilement, et ne paraît adéquatement formalisé en termes logiques – même à accepter sa dimension non déductive). Plus centrale à la thèse matérialiste, la formalisation logique d'une inférence scientifique et sa possibilité théorique n'est pas requise à son évaluation. Une inférence matérielle peut suivre certaines règles logiques et peut être logiquement formalisable. Le point important à retenir est que cela ne conditionne pas la validité ou le caractère justifié de l'inférence ni de sa valeur en science.

Ce qui permet de considérer qu'une action ou qu'un raisonnement est justifié ou, dans les termes de Brigandt, qu'une inférence matérielle est valide, dépend premièrement du contenu des concepts impliqués. Brigandt affirme ainsi : « I assume that the concepts occurring in the inference determine the acceptability of the inference, as the meaning of scientific terms embodies crucial empirical knowledge » (Brigandt, 2006, p. 70). Le rôle *inférentiel* d'un concept scientifique doit donc être compris comme le

rôle qu'un terme possède dans une inférence *matérielle*, que celle-ci mette en lien des propositions uniquement ou des propositions et des actions. Il a été indiqué plus haut que ce rôle inférentiel dépend essentiellement de deux grands ensembles de croyances. D'une part, celles qui concernent le référent (par exemple, les croyances que les scientifiques à temps T, dans un contexte de recherche C, ont sur les homologues ou les espèces clés de voûte). D'autre part, celles qui portent sur les conditions d'identification des entités désignées par le terme (par exemple, et en simplifiant, le type de similitude morphologique caractéristique d'une homologie ou, dans le cas des espèces clés de voûte, leur statut d'espèce superprédatrice). Ces croyances jouent un rôle essentiel dans la capacité d'un concept scientifique à soutenir une inférence matérielle, c'est-à-dire une inférence dont les concepts ne sont pas strictement logiques ou mathématiques<sup>142</sup> et qui, dans le cas des sciences empiriques, sont au moins, en partie, à propos de phénomènes observables.

Dans l'approche IRS des concepts de Brigandt, les croyances relatives au rôle inférentiel d'un concept, aussi essentielles soient-elles, se trouvent doublement contraintes. Contraintes, premièrement, par l'état du monde sensible et le type de données empiriques à partir desquelles la connaissance scientifique de celui-ci est élaborée et déployée. Contraintes, deuxièmement, par le « but épistémique » que les communautés scientifiques cherchent à atteindre à travers l'usage du concept (but épistémique élargi dans le cadre de cette thèse aux objectifs de recherche et d'action). Or l'une des caractéristiques de l'approche IRS de Brigandt, qui justifie son intérêt pour une analyse philosophique et féministe du concept d'espèce clé de voûte, est à la fois la prise en compte des buts poursuivis par les communautés de recherche dans le contenu des concepts et les contraintes que les premiers exercent sur les autres éléments sémantiques : le référent, la définition et le rôle inférentiel. Ainsi, lorsque Brigandt affirme dans la lignée de Brandom (1998, 102) que « le caractère adéquat d'une inférence matérielle se doit d'être évalué en fonction de si [le contenu conceptuel des] prémisses justifient la

---

142 Brandom insiste lui-même sur cette caractéristique, distinguant les inférences matérielles d'autres inférences « purement » logiques : « [M]aterially good inferences correspond to the conceptual content of nonlogical expressions, while inferences valid in virtue of their logical form alone correspond to the conceptual content of purely logical expressions. » (Brandom 1998, 102)

conclusion<sup>143</sup> » (Brigandt 2010, 34), cette évaluation doit tenir compte des différentes croyances mentionnées plus haut (par exemple, les croyances des chercheuse·eurs français·es spécialisé·es en anatomie comparée à propos, d'une part, du référent du concept d'homologie entre 1800 et 1840 et, d'autre part, des critères utilisés pour l'identification d'homologies dans ce domaine) et de la capacité du terme, à travers son usage inférentiel, à soutenir *ce vers quoi* certaines communautés de recherche tendent lorsqu'elles en font un usage privilégié (par exemple, à cette époque et dans ce contexte de recherche, l'identification d'un certain type de structures morphologiques et la classification taxonomique d'espèces biologiques).

De retour au problème initial, je soutiens que l'idée d'inférence matérielle ne s'oppose pas à la possibilité qu'en sus des croyances empiriques, d'autres croyances puissent prendre part au contenu des concepts scientifiques. S'il peut être démontré, comme je le défends dans le chapitre suivant, que le contenu des concepts utilisés dans les sciences de l'écologie et de la conservation implique certes, et centralement, des croyances empiriques, mais aussi d'autres types de croyances (en particulier, des croyances d'ordre éthique et politique), il doit être reconnu que cet ensemble de croyances conditionne, avec les autres éléments de contenu conceptuel et les contraintes qui leur sont propres, la validité ou le caractère fondé des inférences matérielles dans ces domaines. Il est utile de noter, à cet égard, que l'ouverture du cadre théorique de Brigandt à d'autres types de croyances s'accorde avec l'usage récent qu'en fait ce dernier pour répondre aux problèmes posés par les concepts de genre et de race dans les sciences sociales<sup>144</sup> (Brigandt & Rosario, 2020). En

---

143 Citation originale : « [T]he adequacy of a material inference is always to be evaluated in terms of whether the content of the premises warrants the conclusion. » (Brigandt, 2010a, p. 34)

144 Dans cet article, les auteurices utilisent l'approche de Brigandt comme base possible d'un « projet d'ingénierie conceptuelle » (*conceptual engineering*). L'ingénierie conceptuelle ou « éthique conceptuelle » (A. Burgess & Plunkett, 2013a, 2013b; voir par ex. : Plunkett, 2016; Plunkett & Cappelen, 2020) est un ensemble d'approches philosophiques qui abordent le contenu des concepts en fonction des objectifs ou des valeurs que ces concepts devraient servir. Depuis les années 2010, l'ingénierie conceptuelle et l'éthique conceptuelle possèdent une certaine (ou nouvelle) popularité dans la philosophie anglophone de tradition analytique. Aux fins de l'argument développé dans ce travail, je choisis de ne pas recourir à celles-ci.

collaboration avec Esther Rosario, Brigandt reconnaît dans cet article l'intervention possible de croyances « normatives », de « buts sociaux » et de « valeurs non-épistémiques » dans le contenu des concepts utilisées en sciences (Brigandt & Rosario, 2020, p. 103-104). Brigandt et Rosario notent que cette dimension normative, sociale et non-épistémique est particulièrement saillante dans « les concepts qui servent explicitement des objectifs sociaux-politiques<sup>145</sup> ». Celleux-ci laissent cependant la porte ouverte à la possibilité que celle-ci ne s'y limite pas, notant ainsi : « [t]his *entwinement of the epistemic and the social* also holds for scientific concepts and categories, which can implicitly embody non-epistemic values, or at least their use can be criticized based on such values (Brigandt 2015) ». (Brigandt et Rosario 2020, 104).

En conclusion de cette discussion, je présente quelques éléments en faveur de l'idée d'inférence matérielle pour une théorie des concepts scientifiques dans le cadre qui intéresse Brigandt (sciences du vivant) et celui de cette thèse (sciences de l'écologie et de la conservation). L'un des points forts de la notion d'inférence matérielle, que Brigandt met lui-même en avant (Brigandt, 2010a, p. 38-42), est qu'elle permet d'élargir l'idée d'inférence à des actions et des activités scientifiques à qui le statut de raisonnement ou la qualité de rationalité a historiquement été refusée ou a été largement débattue en philosophie et en histoire des sciences occidentales. Brigandt s'intéresse en particulier aux explications scientifiques dont la formalisation a été l'un des projets phares des positivistes et empiristes logiques du XX<sup>e</sup> siècle, ainsi qu'aux actions et aux raisonnements qui soutiennent la découverte de nouveaux phénomènes. Ces derniers sont généralement jugés non rationnels par le même groupe d'intellectuel·les car impossible à formaliser selon les règles de la logique classique (un statut dont rend compte la distinction d'Hans Reichenbach (1938; voir aussi : Bagce 2011) entre le « contexte de découverte » et le « contexte de justification » d'un objet d'étude scientifique. Cette distinction a largement été endossée par les positivistes et empiristes logiques malgré certaines variations (voir par ex. : Hempel, 1965, p. 5-6; Popper, 1978, p. 242-244)). Par comparaison avec le courant positiviste et empiriste logique, une approche matérialiste

---

145 Citation originale : « concepts that explicitly serve social-political aims. » (Brigandt & Rosario, 2020, p. 104)

ne requiert pas de pouvoir traduire les actions et les raisonnements (« inférences ») scientifiques en termes logiques. Tel qu'indiqué précédemment, l'évaluation du caractère « rationnel », « fondé », « justifié » ou « valide » d'une inférence dépend en premier lieu du contenu des concepts employés. En outre, l'approche matérialiste, contrairement aux approches positivistes et empiristes logiques, ne cantonne pas la formalisation logique d'une inférence, lorsqu'elle est possible, à un seul type d'expression. Suivant cette position, un schème logique peut être adéquat et souhaitable pour certains objectifs de recherche, et ne pas l'être pour d'autres. Cette position pluraliste implique qu'une inférence scientifique n'est ni une inférence ni une scientifique en vertu de sa forme logique, et qu'il n'y a donc pas nécessairement d'enjeu à identifier ou à déterminer celle-ci. Brandom et Brigandt insistent néanmoins tous les deux sur l'importance de rendre explicite les éléments de contenu conceptuel, de la même façon que les empiristes et positivistes logiques insistent sur la nécessité de pouvoir rendre compte possiblement de l'ensemble des étapes logiques d'un raisonnement. Brandom contraste ainsi les deux courants :

What is at issue is two different ways of understanding the relation between something implicit and an explicit expression of it. It is possible to agree with the formalist in understanding conditionals<sup>146</sup> as inference licenses, which make explicit in the content of a claim what is implicit in the endorsement of an inference, without going on to construe all inferences as involving the use of conditionals. The question is how one ought to construe the relation between what is explicit in the form of a rule or principle (in this case a conditional claim) and what is implicit in properties of practice (in this case in the endorsement of an inference). [...] There are general reasons to prefer an order of explanation that begins with what is implicit in practice (what people do) and proceeds to an account of what they explicitly believe or say, over one taking the opposite tack. Only in this way can one hope to understand believing or

---

146 Brandom fait référence aux inférences de type « Si P, alors Q » aussi connues sous la forme logique suivante : «  $P \rightarrow Q$  ».

saying in terms of more primitive<sup>147</sup> capacities (knowing-that in terms of knowing how). (Brandom, 1998, p. 101)

L'inclusion par Brigandt du but épistémique dans le contenu des concepts utilisés dans les sciences du vivant répond à cette dernière exigence. Dans cette thèse, il est à noter que l'idée d'inférence matérielle est envisagée de manière plus large. En accord avec le cadre théorique de Brigandt, je reconnais que les visées théoriques et pratiques des concepts utilisés dans les sciences de l'écologie et de la conservation sont *constitutives* de ces concepts. Je défends également, tel qu'exposé dans la section suivante, que ces objectifs conditionnent de prime abord l'usage *adéquat* des concepts dans un contexte de recherche ou d'action particulier. Enfin, je soutiens que ceux-ci conditionnent en premier lieu les changements conceptuels qui peuvent s'expliquer et/ou être jugés légitimes, car *favorables* à la réalisation totale ou partielle de ces objectifs. Là où la proposition de cette thèse se distingue de celle de Brigandt est qu'elle ne se limite pas aux objectifs épistémiques. En outre, par sa perspective féministe, elle intègre parmi ces objectifs et ce qui les constituent, ce qui, en échos à la citation précédente de Brandom, pourrait être qualifié de « savoir *en vertu de quoi* ». Ce « savoir *en vertu de quoi* » fait référence ici aux croyances éthiques ou politiques qui forment, avec d'autres, la part plus-qu'épistémique et non-épistémique du contenu des concepts scientifiques, entre autre, en tant que dimension ou éléments sous-jacents de leurs visées théoriques et pratiques. Dans le chapitre 5, je soutiens ainsi que l'adoption d'une approche matérialiste facilite l'élaboration d'une approche féministe des concepts et du changement conceptuel dans les sciences de l'écologie et de la conservation. Je défends par exemple que, suivant une analyse matérialiste, l'évaluation d'une inférence à partir ce qu'elle vise à accomplir et la prise en compte à cet effet des croyances engagées implicitement, ou non questionnées, dans le contenu des concepts mobilisés, vient renforcer et élargir les arguments avancés par les philosophes féministes contre les approches logicistes et neutralistes en philosophie des sciences. En outre, et dans le cas particulier de l'argument de la sous-détermination d'Helen Longino discuté plus loin, cette posture matérialiste possède l'intérêt supplémentaire d'offrir une nouvelle défense de cet argument via une

---

147 Je n'endosse pas l'expression de « capacités primitives » utilisée par Brandom.

réinterprétation – ou « ouverture » – de l'idée de « vide logique » entre les données empiriques et les inférences scientifiques que ces données soutiennent (au lieu de parler de « vide logique », je propose plutôt de parler de « vide inférentiel » ou de « limites inférentielles ». Voir chapitre 5 pour les détails).

Un autre attrait de la conception matérialiste des inférences proposée par Brigandt est le type d'analyse philosophique que celle-ci permet de conduire dans le cas des discussions scientifiques autour du concept d'espèce clé de voûte – attrait indépendant de l'adoption d'une position féministe. En premier lieu, l'adoption d'une posture matérialiste permet de reconnaître la diversité, ainsi que la spécificité des formes de raisonnement qui participent aux activités de recherche dans les domaines de l'écologie scientifique et des sciences de la conservation. Ceci permet d'éviter le rejet systématique de pratiques scientifiques qui ne répondent pas aux schèmes logiques des philosophes des sciences, adoptés, plus ou moins délibérément et explicitement, par certaines écologues et biologistes de la conservation (Underwood, 1991). À la suite de Brigandt, j'admets qu'une telle approche permet ainsi de rendre compte de façon plus adéquate des activités de découverte et du rôle majeur qu'y trouvent certains concepts, incluant : l'identification de nouvelles entités, processus et phénomènes empiriques, l'élaboration et le test de nouvelles hypothèses, le développement de théories alternatives à celles en place dans un domaine de recherche, et la création de programmes d'action. Les conditions d'introduction du concept classique d'espèce clé de voûte peuvent ici servir d'illustration.

L'une des thèses soutenues dans le chapitre 2 est que l'expérience et l'éducation de Paine jouent un rôle majeur dans la direction et la forme prise par ses travaux en écologie. Elle guide par exemple son intérêt pour le rôle écologique des espèces animales prédatrices et superprédatrices et sa valorisation des expériences de terrain pour l'étude de phénomènes écologiques. Elle influence aussi très certainement la tendance de l'écologue à favoriser une interprétation hiérarchique de la place et du rôle écologique des espèces clés de voûte dans l'organisation de leurs communautés. Reste qu'au moment où Paine introduit le concept d'espèce clé de voûte à la fin des années 1960, celui-ci s'oppose à un certain nombre de principes et de présupposés théoriques et pratiques qui font autorité en

écologie des communautés, tout du moins aux États-Unis. Or si, comme discuté dans les chapitres 1 et 2, il est difficile de parler de rupture théorique, il est par exemple impossible de traduire déductivement, sur la base de lois écologiques préalablement adoptées par la communauté scientifique (Hempel, 1965), les phénomènes que le concept d'espèce clé de voûte permet d'identifier ou d'expliquer (en particulier, le rôle de certaines populations d'espèces prédatrices dans les conditions de maintien d'un réseau ou d'une communauté écologique, et l'identification de ces réseaux d'interactions spécifiques et de ces communautés). Il est également difficile de justifier les conclusions de Paine sur une base inductive. Parmi les différentes critiques qui ont été adressées au concept d'espèce clé de voûte, et dont certaines ont été présentées dans le chapitre 3, figurent à cet égard : le caractère hautement contextuel des observations et données d'expérience utilisées par Paine, les limites posées par le cadre d'expérience et d'observation privilégié par l'écologue, ainsi que le caractère unique (non répliqué) de ses premières expériences d'exclusion (mais voir chapitre 2 pour détails). Je soutiens dans le chapitre 5 qu'une approche matérialiste permet de reconnaître la valeur théorique, pratique et contextuelle du concept classique d'espèce clé de voûte pour la recherche en écologie des communautés, et plus tard dans les sciences de la conservation, en dépit de ces difficultés. Elle permet également de mieux expliquer pourquoi ce concept – dans sa forme « classique » – a eu une telle importance dans ces domaines jusque dans les années 1990-2000, et pourquoi cet usage pouvait alors se justifier. Dans la lignée de Brigandt, l'une des présuppositions impliquées ici est que :

The content of the various empirical concepts involved in a case of discovery not only motivates the reasoning steps but also justifies their quality. In addition to accounting for what makes reasoning in discovery rational, this idea also explains why 'principles' of discovery are context-dependent, i.e., valid only in a restricted domain and dependent on empirical considerations peculiar to that context. (Brigandt, 2010a, p. 40)

Un second point à noter est qu'au sein d'un cadre matérialiste, il est attendu qu'en plus de conduire l'analyse des inférences effectuées par des individus ou groupes d'individus en partant du contenu des concepts impliqués soit explicitées les croyances partagées par les utilisatrices

d'un terme ou d'un concept. L'attribution d'un rôle central à ce type d'éléments, souvent implicites, dans le caractère fondé ou justifié d'une inférence matérielle justifient de prioriser l'identification des présuppositions qui soutiennent les inférences mettant en jeu le concept d'espèce clé de voûte sur l'évaluation de leur validité logique ou matérielle. Pour le dire autrement, une approche matérialiste renverse l'analyse en faisant passer la question « Dans quelles conditions, l'usage du concept K dans une inférence I au sein d'un contexte de recherche ou d'action X est-il adéquat ou souhaitable ? » avant la question « L'inférence I qui mobilise le concept K dans X est-elle justifiée ? ». Or pour répondre à la première question, il est crucial d'élargir le champ de l'analyse au contexte dans lequel une inférence est déployée, puisque seule une prise en compte de ce contexte peut permettre d'explicitier les éléments qui s'y trouvent non explicités (éléments épistémiques chez Brigandt; épistémiques, plus-qu'épistémiques et non-épistémiques dans cette thèse). Une approche matérialiste suffit donc à justifier, contre les approches positivistes et empiristes logiques mentionnées plus haut, la mobilisation d'éléments « contextuels » en tant que possibles « éléments constitutifs » du contenu des concepts. Par conséquent, elle justifie de tenir compte du contexte d'usage du concept d'espèce clé de voûte, à des fins d'analyse et d'évaluation, et de faire de l'analyse de ce contexte un prérequis à leur conduite (et ce, sans égard pour la distinction positiviste et empiriste logique entre « contexte de découverte » et « contexte de justification »). Cette contextualisation permet d'identifier les éléments implicites qui soutiennent l'usage ou la modification d'un concept, mais aussi de faciliter l'identification de ceux qui bien qu'explicitement formulés, comme dans le cas des discussions scientifiques et philosophiques autour du concept d'espèce clé de voûte, ne se trouvent jamais questionnés (par exemple, la présupposition de Power et collègues que pour soutenir efficacement des politiques de conservation, une approche fonctionnaliste anhistorique est nécessaire). Le chapitre 5 et la conclusion générale de la thèse reviennent sur l'importance de ce renversement pour répondre à certaines critiques adressées au concept classique d'espèce clé de voûte, discutées dans cette thèse (chapitre 3).

Je passe à présent à la présentation du deuxième élément caractéristique de l'approche IRS des concepts et du changement conceptuel de Brigandt : le but épistémique.

#### **4.4 But épistémique des concepts scientifiques et au-delà**

Pour Brigandt, un concept est donc la représentation mentale des éléments qui permettent aux membres d'une communauté linguistique de faire sens d'un terme collectivement dans un cadre d'utilisation donné (Brigandt 2010b, 21; 2006, 48-49). Suivant l'analyse proposée de l'approche IRS de Brigandt, ces éléments qui forment le contenu d'un concept sont au nombre de quatre : le référent, la définition, le rôle inférentiel et le but épistémique. Ayant présenté l'idée de rôle inférentiel dans la section précédente, j'introduis à présent le second élément central de l'approche de Brigandt parmi les quatre susmentionnés, le but épistémique.

En philosophie de la biologie et de l'écologie occidentale, les visées épistémiques des concepts scientifiques sont généralement approchées en tant qu'éléments de contexte. Elles peuvent influencer l'usage d'un concept, comme le concept d'espèce biologique (Reydon, 2005) ou de fonction écologique (Dussault, 2018), mais elles ne font pas partie du concept lui-même. Dans l'approche de Brigandt, le but épistémique d'un concept peut être dit « contextuellement constitutif ». Il est tout aussi inséparable du contexte d'usage du concept que des autres éléments grâce auxquels il est possible de faire sens du terme dont il est la représentation. En théorie, il est par conséquent impossible de connaître le sens d'un concept et ses conditions d'usage sans connaître le but épistémique pour lequel il est utilisé dans un certain contexte. Dans l'approche de Brigandt, le but épistémique possède une relation hiérarchique avec les trois autres éléments de contenu sémantique. Il détermine, au sein d'un certain contexte d'usage, les attributions et les changements possibles de référent, de définition et de rôle inférentiel.

Le but épistémique n'est pas le seul à imposer des contraintes sur le contenu d'un concept. Dans le cas des sciences du vivant et tel que discuté dans la section précédente, Brigandt reconnaît un statut important à la base empirique des croyances qui constituent le rôle inférentiel des concepts biologiques. J'ai défendu que cette contrainte peut être étendue

aux croyances plus-qu'empiriques et non-empiriques constitutives du rôle inférentiel (de la même manière que le but d'un concept théorique peut intégrer des dimensions plus-qu'épistémiques et non-épistémiques) – ce qui justifie d'autant plus la nécessité d'une reconnaissance et d'une discussion ouverte de cette diversité de croyances, ainsi que l'importance de leur contextualisation lorsqu'il s'agit d'évaluer les changements qui impactent significativement le contenu des concepts scientifiques. Les croyances qui forment et soutiennent le rôle inférentiel d'un concept ne peuvent changer librement – elles dépendent du monde empirique, de principes métaphysiques, de théories mathématiques et/ou de positions éthiques et politiques, ainsi que d'un ensemble additionnel de croyances et présupposés relatifs à la position sociale et au point de vue situé des scientifiques qui partagent ces croyances. Aussi, les conditions qui autorisent des changements dans le contenu des concepts scientifiques à l'échelle du rôle inférentiel tendent à être en grande partie plurielles et contextuelles. Le but épistémique pose, par comparaison une contrainte, elle aussi, dépendante du contexte d'usage d'un concept, mais qui se veut relativement fixe et première sur les contraintes issues des croyances du rôle inférentiel. Elle est en quelque sorte le jonc autour duquel des changements conceptuels sont tenus de s'organiser. Plus explicitement formulé, le but épistémique est ce qui permet de justifier, en premier lieu, tout changement dans le contenu d'un concept : à l'échelle du référent, de la définition et du rôle inférentiel. Comment cette contrainte fonctionne-t-elle ?

Un changement de référent, de définition ou de rôle inférentiel est justifié, selon Brigandt, s'il augmente les chances d'une communauté de recherche d'atteindre le but épistémique<sup>148</sup> qui lui a été *préalablement et collectivement attribué* – explicitement ou non – par les membres de cette communauté (Brigandt, 2006, p. 120, 2010b, p. 24). Le but épistémique permet ainsi d'expliquer pourquoi il n'est pas en soi « insensé », dans un contexte de recherche ou d'action particulier, à un temps donné, d'utiliser un même terme pour désigner différentes entités (usage le plus souvent

<sup>148</sup>Dans cette thèse, et pour simple rappel, je défends l'élargissement de l'idée de but épistémique aux objectifs qui possèdent une visée épistémique (relative à l'acquisition d'une certaine forme de connaissance) et ce que je qualifie de « plus-qu'épistémique » (relatif à ce qui justifie ou motive l'acquisition de ce type de connaissance) ou « non-épistémique » (qui ne concerne pas l'acquisition de connaissance). Je reviens sur ce point dans la suite de cette section et dans 5.1.

considéré problématique dans la littérature, car impliquant un changement de référent) ou de recourir à différents critères pour identifier le même type d'entités (dans ce cas-ci, recours considéré problématique si les différents critères désignent plusieurs entités, et ce, au sein d'une même catégorie ontologique – le « type » d'entités référées par le terme –, comme dans le cas des débats sur le concept de fonction ou d'espèce, mentionnés dans les chapitres précédents). À l'inverse, le but épistémique, dans l'approche de Brigandt, permet d'expliquer pourquoi il peut être jugé illégitime, au sens ici d'inadéquat, de changer la définition et le référent d'un concept, ou plus largement le type d'inférence que celui-ci peut soutenir, même lorsque de nouvelles données empiriques, de nouvelles croyances vis-à-vis du monde matériel, ou d'autres croyances plus-empiriques et non-empiriques peuvent inciter à modifier ces éléments sémantiques. Le but épistémique, dans l'approche pragmatique des concepts et du changement conceptuel de Brigandt, est autrement dit le « principe rationnel » des changements conceptuels en science ou, dans les termes privilégiés dans cette thèse, ce qui justifie le cas échéant de tels changements. Brigandt explique ainsi :

A concept's epistemic goal sets the standards for which possible changes in inferential role count as rational. For the epistemic goal pursued by the concept's use is the demand that the concept deliver a certain epistemic product: justifications of certain kinds of hypotheses (the conclusion of inferences), certain types of explanations, or a certain kind of investigation and discovery. A change in a concept's inferential role and a possible correlated change in the concept's reference is rational if the new inferential role (the inferences and explanations supported by the concept at this later stage) actually meets the epistemic goal to a larger extent than the old variant of the concept. [...] [W]hile a concept's inferential role reflects some beliefs scientists have at a certain point in time, the concept's epistemic goal reflects what scientists attempt to achieve by having those beliefs. (Brigandt, 2006, p. 120)

Dans la section précédente, j'ai expliqué comment l'idée d'inférence matérielle permet à Brigandt d'inclure parmi les inférences scientifiques, des formes de raisonnement et d'actions qui ne répondent pas nécessairement

à l'idée qu'en a un certain nombre de philosophes des sciences occidentaux. Il a été souligné que les inférences scientifiques, en tant qu'inférences matérielles, n'ont pas à respecter des règles logiques particulières et n'ont pas à être formalisables en termes logiques pour être considérées valides ou fondées. Une conséquence de cette approche est qu'elle rend possible l'*extension* de l'idée d'inférence à des activités de recherche qui, en raison des difficultés qu'elles posent à toute entreprise de rationalisation logique, ne peuvent s'y qualifier (avec, pour résultat, d'être largement exclues du champ de la philosophie des sciences occidentale). Elle autorise ainsi de concevoir le rôle des concepts scientifiques au-delà de celui que ces concepts jouent dans la justification des hypothèses et des théories (par exemple, et dans le cas du concept d'espèce clé de voûte, dans les activités ou expériences de recherche ou relativement à des actions de conservation). Une autre implication non mentionnée jusqu'ici est qu'elle offre la possibilité de *rejeter* des inférences scientifiques tout à fait valides sur le plan logique, non seulement, ni nécessairement pour des considérations empiriques, mais plus largement en raison du contenu des concepts impliqués – lequel ne dépend pas uniquement de l'état du monde, des données observables disponibles et de leur interprétation par une communauté scientifique – justifiant ainsi l'intervention possible d'autres contraintes dans l'usage de concepts et le changement conceptuel (comme le rôle inférentiel dans les approches IRS et/ou le but épistémique dans la version que Brigandt en propose). Cette conception matérialiste des inférences peut être jugée arbitraire. Il peut, par exemple, être suggéré que celle-ci ne vise qu'à accommoder des activités de recherche et des usages conceptuels qui ne respectent pas ceux de sciences considérées exemplaires, à l'image de la physique ou la chimie dans le monde occidental. Considérant que l'écologie scientifique, la biologie de la conservation et certains domaines des sciences biologiques, ont historiquement été dévalués et discrédités en raison de standards peu conformes à ceux de champs de recherche jugés scientifiques par excellence (Dans le cas des sciences biologiques, voir par ex. : Grene, 1961, 1972; Dans le cas des sciences écologiques et de la conservation, voir par ex. : Saarinen, 1982; Vellend, 2017, 2019), et qu'une approche matérialiste des inférences tend à justifier en partie la prise en compte des objectifs poursuivis par les scientifiques dans leur usage de certains concepts, il

convient de rappeler certains éléments de contexte propre à cette thèse (car si l'adoption d'une approche matérialiste au sein de ce travail est pragmatique, elle n'est pas pour autant arbitraire).

L'un des objectifs de cette thèse est de rendre compte de la place et du rôle, possible et historique, du concept classique d'espèce clé de voûte en écologie et de la biologie de la conservation, au sein et au-delà de leur contexte occidental de recherche et d'action. Or, les éléments présentés dans les chapitres 1 à 3 de la thèse permettent de soutenir qu'il est impossible de mener adéquatement ce projet si les usages étrangers au contexte de justification des positivistes et empiristes logiques sont a priori exclus de l'analyse (par exemple, ceux qui font à la fois partie du domaine de la recherche et de la conservation, ou bien encore ceux qui tiennent davantage de l'identification que de l'explication ou de la prédiction de phénomènes matériels, comme l'identification de dynamiques et structures écologiques associées à la présence d'espèces clés de voûte). Or ces éléments permettent également de défendre qu'un tel projet ne peut être mené à bien si, et comme avancé dans la section précédente, les usages qui pourraient faire partie de ce contexte de justification dussent nécessairement se conformer à certaines règles de raisonnement logiques pour leur validité. Même à admettre une posture pluraliste, qui reconnaît la possibilité de règles logiques propres aux sciences de l'écologie et de la conservation, il faudrait en effet encore pouvoir démontrer que les raisonnements effectués à partir du concept d'espèce clé de voûte – comme ceux fondés sur les données issues d'expériences d'exclusion – possèdent une certaine structure logique, démonstration qui, encore une fois, est loin d'être évidente – et qui, même si elle reste envisageable peut encore être jugée secondaire au projet de cette thèse. L'adoption d'une approche matérialiste permet d'éviter ces problèmes en approchant le rôle des concepts et ce qui en justifie l'usage indépendamment de considérations logiques, prenant pour base d'analyse et évaluative le contexte concret (« matériel ») de ce rôle et de ces usages. Une position matérialiste reconnaît ainsi la part active des concepts dans les conditions d'existence et de validité des raisonnements scientifiques et ne limite pas ce qui peut tenir lieu d'inférences à des suites de propositions logiques. Elle autorise en outre un champ plus large d'inférences possibles, incluant les inférences « langage-monde » reconnues

par Brigandt, et en conséquence une plus grande flexibilité dans l'analyse historique et philosophique des concepts scientifiques. En ce sens, elle représente un cadre plus adéquat pour mener le projet de cette thèse que celui des approches issues de la tradition positiviste et empiriste logique, encore dominantes en philosophie des sciences occidentale. Dans cette perspective matérialiste et pragmatiste, une analyse historique et philosophique du concept classique d'espèce clé de voûte se doit donc d'identifier les éléments qui, en tant que parties prenantes de ce concept, peuvent lui permettre, lui permettent effectivement ou lui ont permis de soutenir les activités de certaines communautés de recherche et d'action (dans cette thèse, en priorité, les communautés d'écologues et de biologistes de la conservation dont l'usage s'inscrit dans le contexte de recherche et d'action précisé en introduction de la thèse). Couplée à l'approche de Brigandt, cette analyse requiert d'explicitier le contenu d'un concept, et notamment ce qui conditionne son usage adéquat, au-delà des éléments de signification habituellement reconnus par les philosophes du langage et des sciences occidentales (le référent et la définition), c'est-à-dire, en portant attention à son rôle inférentiel et à son but épistémique dans le contexte à l'étude – but épistémique que l'argument présenté dans le chapitre 5 de la thèse permet d'élargir à des considérations plus-qu'épistémiques et non-épistémiques (et en particulier, de tenir compte, non pas seulement de *ce vers quoi* les scientifiques tendent à travers l'usage d'un concept, mais aussi de *ce en vertu de quoi*, ces scientifiques utilisent ce concept – valeurs éthiques comprises). Ce travail de clarification est d'autant plus rendu nécessaire par la contrainte de premier ordre<sup>149</sup> que le but épistémique chez Brigandt (auquel s'ajoutent, dans cette thèse, les considérations plus-qu'épistémiques et

---

149 Il convient de souligner ici que si Brigandt (2006) reconnaît l'asymétrie des relations entre les autres éléments de contenu des concepts et le but épistémique, à la faveur de ce dernier, il attribue également ce statut au « rôle inférentiel total » d'un terme scientifique, soit le rôle inférentiel d'un terme à l'échelle d'un individu particulier (par exemple, le rôle inférentiel du terme « espèce clé de voûte » du point de vue de l'écologue Mary Power). Ce statut peut s'expliquer par le fait que le rôle inférentiel d'un concept (« rôle inférentiel conceptuel ») n'existe qu'en vertu de l'existence d'un point de rencontre entre différents rôles inférentiels totaux. Dans la thèse, je me limite à considérer la prévalence des contraintes exercées par les visées d'un concept scientifique et les éléments qui leur sont attachés (considérations ou croyances éthiques dans cette thèse) sur les conditions d'usage adéquat ou souhaitable d'un concept.

non-épistémiques des visées directrices d'un concept) exerce sur le référent, la définition et le rôle inférentiel d'un terme scientifique.

Chez Brigandt, le but épistémique définit à la fois les limites dans lesquelles un terme scientifique peut être légitimement utilisé – autrement dit, le rôle que celui-ci peut jouer dans les inférences effectuées par les scientifiques (raisonnements, actions) et le type d'entités que le terme peut possiblement désigner dans le monde matériel – et représente la condition *sine qua none* à tout changement dans le contenu d'un concept. Ceci étant dit, il est important de noter qu'une variation dans l'usage d'un concept, au sein d'un contexte donné, ne peut être expliquée ni justifiée à partir du seul but épistémique. Le contenu d'un concept scientifique – dans le cas des sciences du vivant, de l'écologie et de la conservation – reste contraint par l'état du monde matériel et les croyances relatives à (mais non nécessairement ni exclusivement fondées sur) celui-ci. Reste que le but épistémique est ce qui permet ultimement d'expliquer comment le contenu sémantique d'un terme scientifique (référent, définition, rôle inférentiel) peut partiellement changer à travers le temps ou au sein d'une communauté de recherche ou d'action particulière sans qu'une perte de « sens » – ou un changement de concept – s'ensuive inévitablement, et pourquoi un tel changement peut se justifier.

À la différence d'une majorité d'approches en philosophie du langage et des sciences occidentales, l'approche IRS de Brigandt distingue donc l'histoire d'un concept de celle de l'histoire de son référent ou de sa définition – une séparation rendue possible par l'inclusion de critères non définitionnels dans le rôle inférentiel d'un concept – et à la différence de certaines approches IRS, celle-ci distingue les conditions de persistance d'un concept de celles du rôle inférentiel – tenant compte de ce qui permet aux concepts de soutenir la pratique d'une communauté scientifique au-delà de *ce pour quoi* les membres de cette communauté peuvent en faire un usage particulier, ponctuel ou récurrent (au profit, donc, de *ce vers quoi*, les scientifiques tendent via l'usage de ce concept). Pour simple illustration, l'une des thèses avancées dans le chapitre 3 est que le passage du concept classique au concept contemporain d'espèce clé de voûte peut être considéré en partie injustifié en raison du

changement de but épistémique<sup>150</sup> qu'implique la proposition de Power et collègues. Dans ce cas-ci, et en simplifiant, la visée explicative du concept classique d'espèce clé de voûte est remplacée, parmi d'autres éléments, par un objectif d'opérationnalité qui, tel qu'envisagé par Power et collègues, conditionne la valeur du concept d'espèce clé de voûte pour l'écologie scientifique et la biologie de la conservation à une capacité prédictive incompatible à plusieurs égards avec son objectif épistémique initial. Les modifications qui accompagnent le changement de but épistémique sont substantielles et touchent les trois autres éléments qui forment le contenu du concept classique d'espèce clé de voûte. Elles peuvent donc être légitimement contestables. Suivant l'approche de Brigandt, toutefois, l'un des problèmes posés par la proposition de Power et collègues n'est pas que le changement de but épistémique vient avec un changement de rôle inférentiel, de définition et de référent – conséquences qui suffiraient à produire une rupture sémantique et à l'émergence d'un nouveau concept d'espèce clé de voûte pour la plupart des approches dominantes du contenu des concepts, et justifierait de contester la démarche de Power et collègues sur cette base. L'un des problèmes posés par la proposition de Power et collègues est le changement de but épistémique lui-même.

Dans un contexte d'usage donné, l'approche de Brigandt veut que si le but épistémique d'un terme scientifique change, le concept qui lui est attaché change également. Power et collègues ne peuvent donc pas effectuer de « changements » à proprement parler dans le contenu du concept d'espèce clé de voûte si ceux-ci en modifient le but épistémique. Le cas échéant, ce que ceux-ci proposent est un nouveau concept d'espèce clé de voûte avec ses propres conditions d'usage et d'évolution. Le cadre d'analyse de Brigandt permet-il alors de contester une telle rupture conceptuelle ? Brigandt ne développe pas ce point en dehors de la question des conditions d'individuation des concepts. Son approche suggère toutefois qu'il est non seulement possible de contester une rupture conceptuelle, mais qu'il est rarement possible de la justifier. Deux options permettraient par exemple

<sup>150</sup> Contrairement à la version féministe défendue dans cette thèse et précisée dans le chapitre 5, le cadre de Brigandt ne cible qu'un seul type d'objectifs, caractérisé par une seule dimension, dite épistémique. Il ne permet donc pas de prendre en compte les autres dimensions possibles et contraignantes de ces objectifs, par exemple éthiques et politiques, ni de reconnaître le statut tout aussi contraignant d'objectifs non-épistémiques.

de défendre le concept de Power et collègues : contester le but épistémique du concept d'espèce clé de voûte « dans ses propres termes » (ce qui justifie de le poursuivre à l'échelle de la communauté d'écologues et de biologistes de la conservation qui en a l'usage) ou ne plus pouvoir envisager sa réalisation (par exemple, l'absence de financement de projets de recherche qui impliquent des espèces animales superprédatrices, ou l'impossibilité pratique de mener à bien des expériences d'exclusion dans les conditions requises par les autres dimensions du concept). Si ces options ne sont pas disponibles, la rupture conceptuelle effectuée par Power et collègues ne peut être justifiée et, ce faisant, ne peut qu'être jugée arbitraire. Dans cette thèse cependant, la prise en compte d'éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques dans le contenu des concepts, et l'évaluation des usages et des changements conceptuels en termes de caractère « adéquat », « favorable » et « souhaitable » permet d'éviter cette conclusion – notamment, en appelant, dans le premier cas, à reconnaître les contraintes exercées par des objectifs non-épistémiques et les dimensions plus-qu'épistémiques du but épistémique et, dans le second cas, à admettre l'intervention possible de considérations « externes » qui peuvent conditionnellement, mais légitimement, remettre en question les objectifs de recherche, visées pratiques, et autres éléments constitutifs d'un concept scientifique (par exemple, en tenant compte de ce qui peut rendre l'adoption ou l'abandon d'un concept « souhaitable » ou, à l'inverse, « indésirable »). Je reviens sur ces points dans le chapitre suivant et la conclusion générale de la thèse.

Une autre objection possible à l'approche de Brigandt en dehors des enjeux d'abandon/adoption de concepts, et les ruptures conceptuelles qu'elles impliquent, est son apparent « fixisme épistémique ». J'utilise ici l'expression « fixisme épistémique » pour dénoter l'idée qu'un concept scientifique ne peut changer de but épistémique à travers le temps ou au sein de la communauté qui en a l'usage. En l'occurrence, Brigandt l'admet lui-même :

To be sure, this basic scheme explains semantic change assuming a stable epistemic goal. Et reconnaît : yet change in a concept's inferential role or reference can be accompanied by a change in the concept's epistemic goal. (Brigandt, 2010b, p. 24)

Brigandt adopte de fait une approche plus souple. Pour Brigandt, les contraintes imposées par le but épistémique d'un concept scientifique sur l'usage et le changement de celui-ci par une communauté de recherche particulière peuvent évoluer dans le temps ou au sein de cette communauté à condition qu'il s'agisse de modifications progressives, relativement peu discernables lors de leur prise d'effet. Ainsi, lorsqu'un changement de rôle inférentiel paraît entraîner un changement dans le but épistémique d'un concept :

Change in inferential role can nonetheless be rational in such a situation, provided that the modification in epistemic goal occurred in gradual fashion, and each stepwise change in inferential role counts as rational relative to the epistemic goal that obtained immediately prior to this change in inferential role. (Brigandt, 2010b, p. 30)

Cette condition implique de vérifier que le but épistémique qui sert de référence pour expliquer et évaluer l'usage d'un concept est bien resté « stable » ou relativement identique à travers le temps ou la communauté qui en a l'usage. Elle impose une contrainte additionnelle à l'analyse et l'évaluation du contenu des concepts et du changement conceptuel. Brigandt procède à cet ajustement – soit refuser un fixisme épistémique au profit d'une approche gradualiste – en réponse aux difficultés posées par l'histoire du concept de gène dans les sciences du vivant. Dans ce cas-ci, une approche gradualiste permet d'expliquer pourquoi le passage du « concept classique de gène » au « concept moléculaire de gène » est justifié (« rationnel ») relativement aux objectifs poursuivis par les scientifiques de l'époque (Brigandt, 2006, p. 347-350, Pour les détails, voir : 2010b, p. 30-31). Ces deux concepts représentent deux entités conceptuelles distinctes, en partie et en premier lieu, en raison de l'écart qui sépare leurs objectifs épistémiques respectifs. La position de Brigandt est que s'il est possible de lier ces objectifs à travers l'identification de modifications mineures qui, de l'une à l'autre, conduisent les scientifiques à modifier *ce vers quoi* ceux-ci utilisent le terme de gène dans leur pratique (avec un impact plus ou moins substantiel pour les autres éléments de contenu, comme le rôle inférentiel ou le référent), il est possible d'expliquer, et de possiblement justifier, le passage d'un concept à un autre au sein de ce contexte d'usage, et ce,

en dépit de la rupture épistémique qui marque l'émergence d'un nouveau concept. Il est par conséquent possible de reconnaître la possibilité de « transitions conceptuelles » et d'évaluer les changements de rôle inférentiel et de référent en fonction des mêmes critères présentés plus haut : le but épistémique alors en vigueur et les croyances relatives au (ou impliquées dans le changement de) référent. Il est à noter ici que Brigandt parle de « progrès conceptuel » plutôt que de « transition conceptuelle » (voir par ex. : Brigandt, 2006, p. 347). Par exemple, le passage du concept classique de gène au concept moléculaire est envisagé par Brigandt comme un progrès conceptuel en ce qu'il vient élargir à *certaines égards et relativement* aux objectifs de la communauté scientifique considérée, la capacité explicative du concept classique de gène. Suivant la terminologie utilisée dans cette thèse, et suivant l'analyse de Brigandt, le développement du concept moléculaire de gène implique des modifications à l'échelle du but épistémique et des autres éléments de contenu du concept (rôle inférentiel, référent) qui peuvent être jugées légitimes, car *favorables* à la poursuite d'un aspect du but épistémique du concept classique de gène. Cette position suggère qu'il est impossible d'avoir de transition conceptuelle sans progrès conceptuel. Néanmoins, je soutiens que parler de progrès dès lors qu'un changement est favorable d'une certaine façon à la réalisation du but d'un concept est contestable. En admettant que la réalisation du but d'un concept ou d'un aspect de celui-ci peut prendre diverses formes  $F_s$ , la concrétisation de l'objectif visé sous une forme  $F_a$  à un temps  $T_2$  ne représente qu'un progrès *partiel et partial* par rapport à un temps  $T_1$  où le but se trouverait moindrement ou autrement réalisé sous  $F_a$  ou autre  $F$ . Le concept moléculaire de gène par exemple est incapable de couvrir l'ensemble des explications soutenues par le concept classique de gène, et comme le note Brigandt, ne désigne pas le même type d'entités dans le monde matériel. Les modifications que  $F_a$  peut entraîner dans les autres éléments de contenu du concept et ses usages, autrement dit, ce qui conditionne ce progrès conceptuel, peuvent donc être jugées *défavorables*. C'est par exemple le cas lorsqu'elles limitent ou compromettent les chances de réalisation d'autres aspects du but en question ou bien encore si elles s'opposent ou atténuent l'expression de certaines dimensions épistémiques, plus-qu'épistémiques et non-épistémiques de cet objectif. Il s'ensuit que la réalisation du but épistémique sous  $F_a$  est possiblement, seulement partiellement légitime au regard de ce qui

conditionne le caractère adéquat d'un changement conceptuel. Au sein de ce travail, je privilégie donc l'expression « transition conceptuelle » à celle de « progrès conceptuel » pour désigner la substitution *progressive et adéquate, partielle et partiale*, d'un concept par un autre au sein d'un certain contexte d'usage. Je réserve l'expression de « progrès conceptuel » aux cas très particuliers où le caractère favorable d'un changement dans le contenu d'un concept vis-à-vis de *ce vers quoi* et/ou *en vertu de quoi* le concept est utilisé par une communauté de recherche ou d'action est clairement présenté comme une avancée partielle et partiale du but associé à ce concept (deux dimensions qu'oblitére généralement l'idée de progrès).

La position gradualiste de Brigandt implique qu'un changement dans les autres éléments qui participent au contenu d'un concept (réfèrent, définition, rôle inférentiel) est *contextuel* en un sens additionnel. Son caractère adéquat ou inadéquat dépend de la nature du but épistémique *au moment considéré* dans un certain contexte d'usage, et non plus systématiquement et exclusivement en fonction de la *forme initiale* de celui-ci au sein de ce même contexte d'usage. Ce changement est toujours conditionné à l'apport favorable du changement de réfèrent, de définition ou de rôle inférentiel pour la réalisation du but épistémique : il est légitime *si et seulement si* les chances de réalisation du but épistémique s'en trouvent (au moins partiellement et partialement) augmentées. Néanmoins, l'assouplissement de la contrainte exercée par le but épistémique sur les changements conceptuels en science permet d'expliquer, et possiblement justifier, un changement de réfèrent, définition ou rôle inférentiel à un temps  $T_x$  en raison de sa capacité, pour le moins admise, à consolider la réalisation du but épistémique en vigueur à  $T_x$ , même lorsque ce changement s'est avéré ou se révélerait injustifié à un autre temps  $T_y$  (antérieur ou postérieur à  $T_x$ ). Dans le cas du concept d'espèce clé de voûte, par exemple, s'il est ainsi possible de démontrer, en simplifiant, que le passage d'un concept porteur d'une visée explicative à un concept porteur d'une visée prédictive est, comme Power et collaboratrices le suggèrent, le résultat de l'évolution progressive du but épistémique de ce concept entre 1960 et le milieu des années 1990 dans les communautés de recherche et d'action considérées (Power et al., 1996), le changement reste contestable, mais il n'est plus d'emblée injustifié puisqu'il est notamment possible de soutenir que le concept contemporain est le produit de

l'évolution du concept classique d'espèce clé de voûte. Dans ce travail, je rejette cette analyse en raison du rôle joué et reconnu au concept classique d'espèce clé de voûte par les membres des communautés scientifiques concernées, relativement aux objectifs théoriques et aux considérations plus ou moins implicites plus-qu'épistémiques et non-épistémiques attachées à celui-ci (voir chapitres 2 et 3).

J'ajouterai cependant deux remarques en conclusion de ce chapitre. La première concerne le « lieu d'application » de l'approche de Brigandt. Celle-ci définit le contenu d'un concept, les conditions d'usage de celui-ci et les changements possibles à l'échelle d'une communauté de recherche. Jusqu'ici la composition de cette communauté n'a pas été spécifiée. Brigandt reconnaît qu'une communauté de recherche peut faire intervenir plusieurs disciplines et plusieurs sous-communautés, notamment dans le cas d'une division des tâches entre scientifiques, comme dans le cadre d'un « programme de travail » (*problem agenda*) (Brigandt 2011, 183-85; sur la notion de « programme de travail » voir : Love 2008, 876-78; pour des cas concrets dans les sciences du vivant, voir par ex. : Brigandt et Love 2010; Brigandt 2012, 7-11). Cette division des tâches est en théorie et en pratique un facteur de « variation » du contenu d'un concept. Le cadre de Brigandt peut en partie expliquer, et possiblement justifier, ces variations. Il permet par exemple d'expliquer pourquoi plusieurs groupes de scientifiques peuvent utiliser un même concept tout en faisant référence à des entités ou des phénomènes distincts. Il peut également expliquer pourquoi une différenciation des méthodes ou des critères d'identification adoptés par de tels groupes n'entraîne pas nécessairement de rupture conceptuelle. Tant que ces groupes utilisent un terme à des fins similaires et que les variations engagées par leurs usages collectifs respectifs participent à la réalisation de ces fins, *toutes choses égales par ailleurs*, ces groupes font usage du même concept et sont parties prenantes d'une même communauté d'usage. Dans cette thèse, je rejoins Brigandt sur la possibilité d'usages inter- et transdisciplinaire de concepts scientifiques. Là où l'approche de Brigandt se révèle insatisfaisante est qu'elle ne permet pas de répondre aux problèmes soulevés par l'emprunt ou l'appropriation partielle de concepts à des fins plus-qu'épistémiques et non-épistémiques. Or, je soutiens que les sciences de l'écologie et de la conservation sont toutes deux, et au premier chef, concernées par ce type

d'objectifs. Les débats autour de l'usage du concept d'espèce clé de voûte en ethnoécologie sous le nom de concept d'espèce culturelle clé de voûte (*cultural keystone species concept*) (Cristancho & Vining, 2004; Garibaldi & Turner, 2004; Platten & Henfrey, 2009, et les critiques de : Davic, 2004; Nuñez & Simberloff, 2005), par exemple, permettent d'illustrer cet enjeu (celui-ci est détaillé dans : Mermans, 2021).

Le concept d'espèce culturelle clé de voûte met en relation trois disciplines, l'écologie des communautés, la biologie de la conservation et l'ethnoécologie. Cette relation tripartite reste superficielle en ce qui concerne la contribution potentielle du concept d'espèce clé de voûte à la poursuite des objectifs de recherche des ethnoécologues qui en ont l'usage. Elle est superficielle du fait que les objectifs de recherche poursuivis par les ethnoécologues ne sont pas partagés par les communautés occidentales d'écologues et de biologistes de la conservation qui, jusque dans les années 2000, ont eu recours au concept d'espèce clé de voûte dans leurs propres cadres de recherche et d'action. Or suivant l'approche de Brigandt, cet écart entre les objectifs de recherche pose problème si et seulement si les trois communautés de recherche partagent un même but épistémique à un certain temps T et emploient ensuite le terme à d'autres fins épistémiques, incompatibles entre elles ou suffisamment distinctes pour être jugées non complémentaires (autrement dit, cet écart pose problème si le concept ne fait pas partie d'un programme de travail commun aux trois communautés scientifiques). Pour faire sens des débats autour du concept d'espèce culturelle clé de voûte, le cadre de Brigandt nécessite de reconnaître l'existence d'objectifs qui, bien que parties prenantes du contenu de concepts scientifiques, ne sont pas uniquement épistémiques. Si donc, comme je le défends dans le chapitre suivant, il est possible de reconnaître la présence effective et légitime de visées ou dimensions non-épistémiques et plus-qu'épistémiques au sein du contenu de certains concepts scientifiques, le cadre de Brigandt justifie d'évaluer les versions ethnoécologiques du concept d'espèce clé de voûte en fonction d'autres objectifs, par exemple leurs objectifs de conservation – objectifs qui, pour le coup, entrent en tension avec ceux des communautés d'écologues et de biologistes de la conservation en question.

La seconde remarque, qui tient davantage lieu de précision, peut être introduite à partir du même débat. Martin Nuñez et Simberloff (2005)

critiquent le concept d'espèce culturelle clé de voûte d'Ann Garibaldi et Nancy Turner (2004) en raison de ses objectifs pratiques, jugés incompatibles avec ceux de la biologie de la conservation – dans ce cas-ci, la protection d'espèces natives. La critique de Nuñez et Simberloff présuppose l'existence d'objectifs, de principes directeurs et de valeurs partagées par les communautés de recherche et d'action majoritaires et/ou dominantes dans le champ de la biologie de la conservation. La critique des auteurs s'aligne de fait sur celles qui ont été historiquement formulées par Soulé (voir notamment : 1985, p. 731). Le problème ici est que même à admettre que la thèse de Nuñez et Simberloff ne présuppose pas qu'il existe un ensemble de croyances, d'objectifs et de valeurs unilatéralement partagé par les communautés de biologistes de la conservation, mais plutôt qu'en dépit de certaines variations celles-ci possèdent une base commune historiquement articulée et popularisée par Soulé (voir ici : 1985; 1987); l'existence de cette base commune à une échelle globale reste, d'une part, fortement contestable, d'autre part, sa dimension historique n'ajoute rien à sa légitimité. L'approche adoptée dans cette thèse ne nécessite pas d'établir l'existence de principes communs à une discipline ou à un champ de recherche. Elle ne demande pas non plus d'établir l'histoire d'une discipline pour analyser et évaluer l'usage d'un concept dans un contexte particulier de recherche ou d'action. Elle offre par contre une place à l'histoire des concepts, analysée dans un certain contexte d'usage et en vertu d'un cadre d'analyse philosophique qui justifie de tenir compte de cette dimension historique pour l'évaluation des changements de contenu opérés.



# **Chapitre 5 – Approche pragmatiste et féministe du contenu des concepts scientifiques et place du concept classique d'espèce clé de voûte dans le débat écocentrisme/ interventionnisme animaliste**

## **Introduction**

*It is often implied, suggested, or presupposed that science and values are rather like oil and water – distinct sorts of things that are not expected to mix. (Longino 1983, 7)*

Au début des années 1990, le concept classique d'espèce clé de voûte est accusé par Mills, Soulé et Doak de privilégier un certain type d'intérêts spécifique et écologique à travers son usage dans le domaine de la conservation (Mills et al., 1993, p. 222). Cette critique a été présentée dans le chapitre 3 de la thèse. Dans ce chapitre, je soutiens la thèse de Mills, Soulé et Doak que ces intérêts ne peuvent pas être aisément détachés du contenu du concept d'espèce clé de voûte – qu'il s'agisse du concept classique d'espèce clé de voûte, de sa version contemporaine (Power et al., 1996) ou de leurs alternatives (par ex. : Bond, 1994; Hurlbert, 1997; Davic, 2003). Je reconnais également avec ces auteurs, bien qu'en d'autres termes, que la réalisation des objectifs de recherche et de conservation relatifs à ces intérêts peut être limitée, voire compromise par les autres éléments de contenu du concept – un argument repris par le groupe d'écologues et de biologistes de la conservation à l'origine du concept contemporain d'espèce clé de voûte (Power et Mills 1995; Power et al. 1996). Je rejette cependant la présupposition de Mills, Soulé et Doak, ainsi que celle de Power et collaboratrices, que les objectifs de conservation, ainsi que les considérations qui les soutiennent, servent de critères externes pour évaluer la valeur du concept dans les domaines de l'écologie scientifique et de la biologie de la conservation occidentales, et je refuse pareillement la présupposition qu'il existerait une seule voie possible, unique et neutre, de réaliser ce *pour quoi*, ce *vers quoi* et ce *en vertu de quoi*, le concept d'espèce clé de voûte est utilisé par les membres de ces communautés.

L'argument déployé dans la première partie de ce chapitre propose une révision féministe de l'approche IRS de Brigandt du contenu des concepts scientifiques et du changement conceptuel en sciences, présentée dans le chapitre précédent. Cette révision, effectuée à partir de l'argument de la sous-détermination des théories par les données d'Helen Longino (1990), permet de soutenir que les objectifs et considérations « non-épistémiques » et « plus-qu'épistémiques » (respectivement, celles qui ne concernent pas l'acquisition d'une certaine forme de connaissance scientifique et celles qui ne s'y limitent pas) doivent être tenues par défaut comme parties constitutives et contextuelles des concepts scientifiques – de la même manière que les autres éléments de signification reconnus par Brigandt sont à la fois parties prenantes et relatifs au contexte dans lequel un concept est utilisé (c'est-à-dire, le référent, la définition, le rôle inférentiel et le but épistémique) (voir chapitre 4 pour les détails). L'une des implications de cette mise en relation de l'approche de Brigandt et de l'argument de la sous-détermination de Longino est qu'il n'est pas possible d'évaluer ou de modifier le contenu d'un concept scientifique sans tenir compte de ces éléments plus-qu'épistémiques et possiblement non-épistémiques, explicites ou implicites. Dans le cadre de Brigandt, cela signifie plus précisément que les visées et considérations plus-qu'épistémiques et non-épistémiques qui participent à justifier l'usage d'un concept peuvent légitimement contraindre les changements de rôle inférentiel, de définition et de référent de celui-ci, à l'instar de ses visées et considérations épistémiques (voir notamment, section 4.4). Dans le cas du concept d'espèce clé de voûte, les écarts soulignés dans les chapitres précédents entre sa version classique et sa version contemporaine ont une portée évaluative en ce qu'ils permettent de refuser comme légitimes/adéquats les changements de contenu opérés par Power et collègues (en particulier, le remplacement des objectifs théoriques de la version classique du concept par d'autres objectifs théoriques et pratiques incompatibles avec les premiers, ainsi qu'avec les valeurs et croyances éthiques qui soutiennent, d'une part, ces objectifs et, d'autre part, les autres éléments de contenu du concept – rôle inférentiel et référent notamment). Par ailleurs, je soutiens que le fait que les changements produits par la révision de Power et collègues puissent éventuellement, et en vertu de l'approche des concepts et du changement conceptuel défendue

dans cette thèse, être néanmoins jugés souhaitables, justifiant, contre la position soutenue à partir de ce même cadre, une rupture avec le concept classique d'espèce clé de voûte ne s'oppose pas à l'approche défendue ici. Ce qu'elle souligne, à l'inverse, est le caractère légitime et nécessaire d'une prise en compte des dimensions plus-qu'épistémiques et non-épistémiques impliquées dans le contenu des concepts et les modifications effectuées par les communautés de recherche et d'action, en sciences de l'écologie et de la conservation, de la contextualisation et de la discussion appropriée de ce contenu et de ces changements.

La seconde partie de ce chapitre propose un début de réflexion éthique quant aux dimensions plus-qu'épistémiques et non-épistémiques du concept classique d'espèce clé de voûte. L'une des motivations initiales de cette thèse, présentée dans l'introduction générale, est d'un côté la volonté de questionner le soutien apparent du concept classique d'espèce clé de voûte au principe d'action de l'éthique de la terre d'Aldo Leopold (1949), notamment à travers la première caractérisation explicite du concept d'espèce clé de voûte par Paine dans « A Note on Trophic Complexity and Community Stability » (Paine, 1969). D'un autre côté, la nécessité de considérer les problèmes éthiques posés par un cas concret de mise en pratique du principe leopoldien sur la base du concept d'espèce clé de voûte, dans le contexte même de l'essai qui l'a rendu célèbre, « Thinking Like a Mountain » avec la réintroduction de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc du Yellowstone, aux actuels États-Unis. Les chapitres 1 et 2 de la thèse ont présenté un certain nombre d'éléments à partir desquels il est possible d'évaluer le soutien du concept classique d'espèce clé de voûte à l'un des principes centraux de l'éthique de la terre de Leopold. Le chapitre 3 a quant à lui suggéré que ce soutien, le cas échéant, n'est pas unidirectionnel et que, la version contemporaine du concept d'espèce clé de voûte, qui remet en question substantiellement le contenu de la version classique, ne peut être tenue pour soutenir et être soutenue par les mêmes considérations éthiques et politiques – remettant ainsi en question le lien privilégié entre le concept classique d'espèce clé de voûte et les éthiques environnementales écocentrées/istes d'inspiration leopoldienne. Le chapitre 4 et la première partie de ce chapitre proposent à eux deux un cadre d'analyse philosophique, pragmatiste et féministe, qui permet de justifier une défense écocentrisme de l'une ou l'autre version du concept d'espèce

clé de voûte dans le cadre de ses usages au sein des sciences de l'écologie et de la conservation, renversant ainsi la perspective initialement adoptée sur la relation entre ce concept scientifique et cet ensemble de théories philosophiques. Pour des raisons contingentes à cette thèse, le présent chapitre se contente de discuter l'une des critiques les plus actuelles des positions écocentrées/istes relativement à la place de la prédation animale non-humaine dans la littérature dominante – critique qui permet de défendre, en éthique animale, certaines positions dites « interventionnistes ». La conclusion générale de la thèse présente néanmoins un certain nombre de voies de réflexion et de questions de recherche que ce support réciproque (non équivalent) entre sciences écologiques, de la conservation et éthiques écocentrées/istes à l'échelle du concept d'espèce clé de voûte appelle à poursuivre.

## **5.1 Révision de l'approche pragmatiste des concepts et des changements conceptuels en sciences de Brigandt à partir d'une version féministe de l'argument de la sous-détermination**

### **5.1.1 Philosophies féministes des sciences, approches empiristes et clarifications conceptuelles introductives**

L'épistémologie féministe et la philosophie féministe des sciences, dans leur forme occidentale dominante, émergent aux États-Unis dans les années 1970 et 1980. À cette période, les événements et publications académiques qui lient considérations féministes, pratiques et connaissances scientifiques se multiplient. Celles-ci engagent plusieurs champs de recherche : sciences du vivant et médicales, sciences humaines et sociales, sciences physiques et mathématiques (Alic, 1986; sur ces dernières, voir par ex. : Harding, 1986, p. 30-57; Trawick, 1988). Dans les sciences du vivant, les contributions féministes sont à la fois philosophiques et historiques (Alic, 1986; Haraway, 1981, 1984, 1988; Harding, 1982, 1986; par ex. : G. Lloyd, 1984; Longino, 1983, 1987; Tuana, 1989), scientifiques (Bleier, 1984; Fausto-Sterling, 1985; Hrdy, 1981, 1982; Hrdy & Williams, 1983; par ex. : Hubbard et al., 1979; Keller, 1982, 1983, 1985, 1988) et le résultat de collaborations ou de collections de textes philosophiques, historiques et scientifiques (Bleier, 1986; Harding & Hintikka, 1983; Harding & O'Barr, 1987; par ex. : Longino & Doell, 1983; voir aussi la

revue de littérature en langue anglaise par : Searing, 1986). Elles sont aussi marquées, en dépit de quelques exceptions, par le point de vue de chercheuses cisgenres, hétérosexuelles, blanches, occidentales et valides (Longino, 1987, 1990; mais voir : Lugones & Spelman, 1983)<sup>151</sup>. Ce point de vue n'empêche pas certaines d'entre elles de reconnaître les liens entre racisme et (cis) sexisme dans le contexte étasunien, à l'image de Sandra Harding (1986). Les différentes dimensions de cette position sociale et leurs limites vis-à-vis des projets féministes restent cependant largement implicites jusque dans les années 1990 (voir par ex. : Keller et Longino 1996, 13). Encore aujourd'hui, lorsqu'elles tendent à être explicitées, voire discutées, elles continuent de définir les objectifs de l'épistémologie féministe et de la philosophie féministe des sciences en fonction de la diversité interne à la catégorie de genre « femme » dans les sciences et en d'autres contextes sociaux, et en tenant compte d'une part seulement de cette diversité. Par exemple, jusqu'à très récemment, la présence de présupposés cissexistes et cisgenristes dans les sciences du vivant n'a été que très peu questionnée par les chercheuse·eurs féministes qui, en dehors de certain·es chercheuse·eurs transféministes (voir en particulier : Serano 2007; 2016; voir aussi : Brigandt et Rosario 2020), les intègrent de fait à leurs analyses (voir par ex. : Fausto-Sterling, 2000). En dépit de ces limites, contrairement aux approches non féministes en philosophie des sciences dominantes, ces approches philosophiques qui engagent politiquement le lien entre genre et science à travers les questions que ce lien pose pour ou en relation avec la pratique et la connaissance scientifique favorisent la discussion de leurs propres présupposés et offrent un cadre d'analyse propice à la discussion du caractère contextuel, sociopolitique, de la pratique scientifique au-delà des présupposés de genre.

C'est dans cette perspective que l'argument présenté dans cette section s'appuie sur le cadre philosophique et féministe de la pratique scientifique développé par Helen Longino dans les années 1980 et 1990 (en particulier : Longino, 1983, 1987, 1990, 1993, voir aussi la réponse aux

---

<sup>151</sup>Cette mention n'est pas seulement importante pour situer l'origine de ce champ de recherche et le caractère partiel et partial des travaux féministes qui y ont participé. Elle représente aussi un avertissement quant au contenu de ces textes qui, en raison de ce point de vue, implique et peut impliquer implicitement des présupposés et propos discriminants à l'encontre de groupes marginalisés.

critiques dans : 2002). Les travaux de Longino avec ceux de Lynn Hankinson Nelson (1990) forment la base historique de la toile d'approches empiristes qui composent aujourd'hui, aux côtés d'autres approches théoriques, les champs de l'épistémologie féministe et de la philosophie féministe des sciences occidentales<sup>152</sup> (Anderson, 2020; Borgerson, 2020, p. 82; Intemann, 2010). L'idée de toile illustre ici les liens et points de rencontre, ainsi que les écarts plus ou moins grands, entre les cadres conceptuels, théoriques et pratiques empiristes dans ces domaines. Un point commun de ces approches est qu'elles reconnaissent une place centrale aux données sensibles dans l'évaluation des pratiques qui visent à produire un certain type de connaissance et à l'évaluation de la connaissance issues de ces pratiques, incluant celles qui ont cours dans un contexte de recherche scientifique occidental et non occidental (pour une introduction aux sciences et philosophie des sciences autochtones, voir : Whyte, 2020). Ces positions féministes et empiristes ne forment pas un bloc monolithique. Depuis les années 1990, celles-ci se sont diversifiées : empirisme contextualiste critique (Longino, 1990, 2002), empirisme féministe modéré (Anderson, 1995), empirisme contextualiste situé (Intemann, 2010), empirisme social (Solomon, 2001), empirisme pragmatiste (Clough, 2013; Clough & McHugh, 2020). Ces approches se distancient ou s'opposent à certains égards au point de paraître dans certains cas plus proches de positions non fondamentalement empiristes – par exemple, vis-à-vis de leurs objectifs, du type de féminisme qu'elles défendent, présupposent ou favorisent, de la forme des arguments philosophiques qui les soutiennent, etc. D'un autre côté, et notamment parce qu'elles s'empruntent ou partagent aussi certains éléments issus de leurs discussions respectives, il est impossible de les séparer a priori en catégories, traditions ou courants empiristes et féministes distincts. L'idée de toile qui sert ici d'illustration doit donc être comprise comme malléable, flexible, la nature et les caractéristiques des nœuds et des liens qui la soutiennent définies en fonction du point de vue, de la perspective et des critères d'analyse adoptés. L'argument qui suit ne nécessite pas de prendre position pour l'une ou l'autre de ces classifications, et en ce sens s'accorde avec les constats récents de plusieurs philosophes féministes des sciences quant aux limites d'une division par courants ou traditions au sein de ce champ de

---

152 Pour les approches empiristes en épistémologie féministe qui dépassent ou ne concernent pas directement le cadre de la pratique et de la connaissance scientifiques, voir également (Borgerson, 2020; Intemann, 2010).

recherche (cette vision, qui place d'un côté les théories du point de vue situé, d'un autre les approches postmodernistes et encore ailleurs les positions empiristes, et qui les prend pour focal sans tenir compte de la place et du rôle déterminant d'autres éléments sur le plan des valeurs, objectifs, méthodes, etc. (par exemple impérialistes ou anti- et décoloniale/istes, validistes ou anti- et dévalidiste, cissexistes, cisgenristes ou transféministes); cette vision est l'héritière de l'une des premières méta-analyses de l'épistémologie féministe, effectuée par Sandra Harding dans les années 1980 (Harding 1986, 24-29)).

Le contexte théorique et disciplinaire de l'argument qui suit étant posé, certaines clarifications conceptuelles et terminologiques nécessitent d'être introduites avant la présentation de cet argument et de son usage aux fins de cette thèse.

Pour débiter, dans les chapitres précédents, les qualificatifs « être constitutif de » et « être contextuel à » ont été utilisés à plusieurs reprises pour qualifier différents éléments et diverses dimensions relatives au contenu et aux usages du concept d'espèce clé de voûte. Le sens dans lequel ces deux expressions sont employées et la relation que celles-ci entretiennent dans ce travail découlent de la mise en commun du cadre théorique et philosophique de Brigandt et de l'approche féministe, dite « empiriste contextualiste », de la pratique scientifique d'Helen Longino (en particulier : Longino, 1983, 1987, 1990, Voir aussi : 1992, 1993, 1994, 2002). Leur usage est donc largement influencé par celui qu'en ont Brigandt et Longino, mais s'en distinguent aussi sur plusieurs points importants. Je précise ici ces différences.

En ce qui tient au contexte, tout d'abord. Il a été établi dans le chapitre précédent qu'au sein de l'approche de Brigandt, la part contextuelle des éléments de contenu d'un concept – incluant le but épistémique – est définie par la communauté de recherche et d'action qui en a l'usage et la part temporelle de cet usage. L'argument présenté dans cette section appelle en outre à tenir compte des aspects suivants. D'une part, la composition, la structure et le fonctionnement des systèmes socio-politiques humains et des systèmes écologiques, humains, non-exclusivement humains et non-dominés par des activités humaines, dans lesquels s'inscrivent les activités des communautés scientifiques. D'autre part, le

rôle et la place qu'ont ces communautés au sein de ces systèmes, ainsi que les rapports de pouvoir que ces dernières entretiennent avec les différents sous-systèmes, groupes et individus en présence. Le sens dans lequel le contenu d'un concept est relatif à son contexte d'usage est donc plus large que celui qu'en propose Brigandt et doit être considéré lorsqu'il s'agit d'évaluer le caractère souhaitable ou acceptable du contenu d'un concept ou d'un changement conceptuel (voir conclusion générale de la thèse). Une autre différence tient à la relation entre le caractère constitutif et la dimension contextuelle d'un élément de contenu conceptuel. Celle-ci se distingue cette fois de celle que dresse Longino entre les concepts de « valeurs contextuelles » et de « valeurs constitutives », ceci, à quatre égards (voir notamment : Longino, 1990, 2002, voir aussi : 1983, p. 7-8, 1987).

Premièrement, dans cette thèse, les éléments de contenu d'un concept et leurs dimensions épistémiques, plus-qu'épistémiques et non-épistémiques ne sont pas exclusivement envisagés en termes de « valeurs ». Un objectif est d'éviter de limiter a priori les éléments qui font ou peuvent faire partie du contenu des concepts scientifiques, qu'une analyse philosophique, pragmatiste et féministe des concepts et du changement conceptuel se devrait de prendre en compte. Le choix de ne pas privilégier l'emploi du terme valeur pour parler des éléments et des dimensions épistémiques, plus-qu'épistémiques et non-épistémiques constitutives d'un concept vise aussi à éviter la confusion régnante dans les débats contemporains dominants sur l'influence de ces éléments dans la pratique scientifique.

Deuxièmement, l'idée de « valeur contextuelle » chez Longino suggère qu'il existe un ensemble prédéfini de valeurs éthiques, politiques et culturelles qui forment le contexte social d'une communauté scientifique, propres à soutenir tacitement l'activité théorique (recherche-orientée) ou pratique (action-orientée) des membres de cette communauté. Depuis cette perspective, l'une des contributions possibles d'une conception féministe de la pratique scientifique, à l'instar de l'approche de Longino, est alors de suggérer des moyens d'identification de ces valeurs, en particulier les valeurs sexistes qui peuvent faire partie de ce contexte et être constitutives de l'activité théorique (Longino, 1990, p. 76-82). Par contraste, je soutiens dans cette thèse que les croyances, valeurs et principes relatifs au cadre social et écologique d'une communauté

scientifique influencent et composent la part plus-qu'épistémique et non-épistémique du contenu des concepts utilisés par la communauté – dans le sens où ces croyances, ces valeurs et ces principes, en étant contraints par les autres éléments et dimensions du contenu d'un concept, en sont constitutifs sous une forme spécifique – et sont eux-mêmes parties prenantes de ce contexte sous une forme qui peut être plus ou moins influencées par le type de connaissance scientifique ou les actions qu'un concept permet de produire ou de réaliser. Pour le dire autrement, je soutiens qu'il est difficile de considérer que l'activité scientifique ne fait que renforcer ou légitimer un ensemble de croyances éthiques, politiques ou culturelles préexistantes à celle-ci – par exemple, le renforcement, par les recherches sur l'évolution humaine, de présupposés (cis)sexistes et (cis)androcentristes sur le rôle et le statut sociaux différenciés des hommes et des femmes (Longino, 1990, p. 104-111). L'approche adoptée dans cette thèse présuppose qu'il n'existe pas de « transfert » strict et unidirectionnel des croyances, valeurs et principes plus-qu'épistémiques et non-épistémiques qui constituent à un certain temps T le contexte social d'une communauté scientifique vers le contenu des concepts en usage dans la communauté. Ce qui est défendu est l'existence d'un *réseau d'influence*, à échelle et degré variables, entre les croyances, les valeurs ou les principes constitutifs de certains concepts et le contexte socio-politique et écologique de la communauté scientifique de recherche ou d'action qui en a l'usage. Une implication cruciale de cette position est qu'elle permet d'envisager la relation entre l'éthique de l'environnement et les sciences de l'écologie et de la conservation comme pluridirectionnelle, où la première peut informer et influencer substantiellement la connaissance produite et les actions menées par les secondes de la même façon que ces dernières peuvent informer et influencer l'éthique environnementale sur le plan conceptuel, théorique et dans ses applications.

Troisièmement, au lieu d'employer l'expression « élément constitutif » et l'expression « élément contextuel » dans la lignée de Longino en fonction de la perspective depuis laquelle l'élément est approché – ce qui correspondrait au contenu d'un concept dans le premier cas et au cadre socio-politique et écologique dans lequel le concept est utilisé dans le second cas – et d'exclure par exemple le contenu d'un

concept de ce qui constitue le « contexte » d'un élément de signification, j'utilise ces expressions relativement à l'entité, le système ou bien encore le processus discuté. Je parle ainsi de ce qui est « constitutif de » et « contextuel à » une entité (par exemple, un concept), d'un système (par exemple, socio-politique ou écologique), ou bien encore ce processus (par exemple, de recherche ou d'action). Un avantage de cette approche est qu'elle permet plus facilement d'effacer les liens, encore largement tenus pour acquis (voir chapitre 4), entre épistémique et non-contextuel, et non-épistémique/plus-qu'épistémique et non-constitutif.

Quatrièmement, et en dernier point, l'usage du terme « valeur contextuelle » par Longino maintient l'idée que parler de valeurs sociales (« contextuelles ») est une manière simplifiée de parler de valeurs *non-épistémiques*, par exemple, éthiques ou politiques. Dans ce travail, une croyance, valeur ou principe n'est pas tenue pour sociale ou contextuelle en raison, et en raison seulement, de sa dimension plus-qu'épistémique ou non-épistémique. Une croyance, valeur ou principe épistémique est tout aussi socialement déterminée et relative à un contexte d'usage – elle se distingue seulement de ces autres dimensions en ce qui tient à la relation de ces croyances, valeurs ou principes à l'acquisition d'une certaine forme de connaissance. Ceci me permet ainsi de refuser la présupposition, caractéristique des débats dominants en philosophie des sciences occidentale, que le caractère social ou contextuel – au sens de Longino – de certaines valeurs (celles qui sont le plus souvent placées dans la catégorie des « valeurs non cognitives » ou « valeurs non-épistémiques ») est ce qui les rend de prime abord problématiques pour la recherche et l'usage de concepts en science. Puisque ce caractère social ne permet pas de distinguer ce qui est épistémique de ce qui est plus-qu'épistémique et non-épistémique, la question de ce qui peut légitimement faire partie du contenu d'un concept scientifique ou en justifier la modification nécessite d'autres critères d'évaluation (voir aussi section 5.1.2).

L'un des objectifs de la sous-section suivante est de montrer comment l'argument de la sous-détermination d'Helen Longino, analysé depuis le cadre théorique de Brigandt, permet de soutenir que les éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques d'un concept scientifique *ne peuvent pas ne pas* faire partie de son contenu, en particulier dans les sciences de l'écologie et de la conservation. Un second objectif est d'établir les

conditions dans lesquelles leur présence peut être jugée légitime, car adéquate, favorable et/ou souhaitable depuis une perspective pragmatiste et féministe. Je défends que la réalisation de cet objectif requiert à la fois de s'appuyer et de réviser, d'autant plus significativement, le cadre théorique et philosophique de Brigandt. Le plus souvent, les approches féministes dominantes en philosophie des sciences et en particulier celle de Longino ciblent les éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques *implicites* (par ex. : les présuppositions et croyances sexistes, racistes, cisgenristes, hétérosexistes, colonialistes, capacitistes, cismasculinistes, etc.). Un troisième objectif de cette section est de montrer qu'explicitement ces éléments nécessitent également de s'intéresser à ceux qui sont *explicitement reconnus et endossés* par les communautés scientifiques, comme dans le cas de Power et collaboratrices (1996), mais sont *implicitement tenus pour acquis* et non discutés par celles-ci.

### **5.1.2 L'argument de la sous-détermination au service d'une approche pragmatiste et féministe du contenu et de l'usage des concepts théoriques en sciences de l'écologie ?**

Dans les domaines de la philosophie féministe et non féministe des sciences dominants, la thèse de la sous-détermination a pour objet la relation de support (aussi qualifiée de « relation de preuve » ou « relation de confirmation » dans la littérature considérée) entre des énoncés théoriques (en particulier, des hypothèses) et des données empiriques (relatives à certaines formes d'expérience matérielle) dans les inférences effectuées par les scientifiques. Dans sa forme la plus simple, la thèse alors soutenue est que cette relation est marquée par un vide inférentiel<sup>153</sup>, le plus souvent envisagé du point de vue logique, qui rend

---

153 L'expression « vide inférentiel » est privilégiée dans ce travail aux expressions « vide logique » (*logical gap*), « vide » ou « écart » (*gap*) ou bien encore « distance » (*distance*) qui sont plus couramment employées dans la littérature mobilisée, en particulier en philosophie féministe des sciences occidentale (Intemann, 2005, p. 1001-1004; Longino, 1990, p. 58; voir respectivement et pour illustration : Longino & Doell, 1983, p. 209-210). Le choix de parler de vide « inférentiel » découle principalement de l'approche matérialiste des inférences adoptée dans la thèse. Celle-ci demande en effet d'analyser les inférences scientifiques et, par suite, le problème de la sous-détermination des théories scientifiques par les données empiriques, au-delà des questions de structure logique. Le choix de parler de « vide » plutôt que « d'écart » ou de « distance » répond quant à lui à la volonté d'insister sur l'idée qu'il existe un espace *disponible* au sein des inférences qui possèdent une base empirique (que celle-ci

impossible l'évaluation des énoncés portant sur, ou impliquant, des phénomènes empiriques à partir des seules données relatives à ces phénomènes (que ces données soient d'ores et déjà disponibles ou ne puissent l'être qu'hypothétiquement; qu'elles soient quantitatives ou qualitatives; qu'elles soient obtenues à partir d'une ou plusieurs méthodes). Il est alors dit que le contenu de ces énoncés ou les actions qui les engagent (par exemple, et en simplifiant, la préférence accordée par une communauté de recherche à un cadre théorique ou à une hypothèse aux dépens d'une autre; pour une illustration de cas sans « alternative » évidente, voir la discussion du « modèle hormonal » en neuroendocrinologie par Longino : 1990, p. 135-143; Turnbull, 2017) sont sous-déterminées par leur base empirique. Pour être menée à bien, l'évaluation des inférences dans lesquelles ces énoncés sont impliqués ou de celles qui sont engagées par le contenu des énoncés alors évalués doit par conséquent tenir compte des éléments qui, avec les données empiriques, soutiennent ces inférences et énoncés.

Dans l'argument développé par Helen Longino, ces éléments se répartissent en deux grandes catégories avec d'un côté les « présuppositions ou hypothèses d'arrière-plan » (« présupposition d'arrière-plan » dans la suite), de l'autre les « croyances d'arrière-plan » :

Background beliefs or assumptions, then, are expressed in statements that are required in order to demonstrate the evidential import of a set of data to a hypothesis. As such, they both facilitate and constrain reasoning from one category of

---

soit relativement explicite ou qu'elle ne le soit pas du tout). Le choix de l'une ou l'autre de ces expressions reste néanmoins questionnable dans la représentation qu'elles offrent du statut des éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques en science. Celles-ci contribuent à maintenir leur statut de « médiateurs » ou de « véhicules » entre données et théories (voir par ex. : Longino, 1990, p. 50, Sur la notion d'hypothèse auxiliaire et les raisons pour lesquels celle-ci n'est pas adoptée par Longino, voir notamment : 1990, p. 49-51; Ruphy, 2015, paragr. 12, Longino 1992, p. 204, cité dans : 2015, paragr. 12), avec, pour conséquences, de limiter, d'une part, le type de contribution que ces éléments peuvent offrir aux inférences scientifiques (rôle de complémentation et de mise en relation) et, d'autre part, de soutenir les positions neutralistes en philosophie des sciences et en sciences en suggérant qu'il *manque* quelque chose dans la structure ou modalités d'existence des inférences scientifiques qu'il serait possible et conviendrait en théorie de corriger (c.-à-d., en changeant la structure des inférences ou leurs modalités d'occurrence).

phenomena to another. Although I shall use these terms interchangeably, it is appropriate to speak of *beliefs* when these statements are more or less explicitly adopted as tenets and of *assumptions* when their necessity to a bit of evidential reasoning is not explicitly acknowledged. (Longino, 1990, p. 59, je souligne)

Dans les deux cas, les présuppositions et les croyances d'arrière-plan représentent des postulats mobilisés par les scientifiques pour effectuer le lien entre énoncés théoriques et données empiriques. L'une des thèses centrales de Longino est que si ces postulats à l'échelle des inférences considérées dépendent des individus qui les mobilisent, et selon Longino relèvent de leur responsabilité (au sens du terme anglais : *accountability*) (Longino, 1987, p. 60-61, 1990, p. 191-192), leur mobilisation dépend également et significativement du contexte social, politique, culturel dans lequel les individus mènent leur recherche – lequel contexte influence et est influencé par l'activité ou pratique scientifique. Ainsi :

Scientific knowledge is [...] social knowledge. It is produced by processes that are intrinsically social, and once a theory, hypothesis, or set of data has been accepted by a community, it becomes a public resource. It is available to use in support of other theories and hypotheses and as a basis of action. Scientific knowledge is social both in the ways it is created and in the uses it serves. (Longino, 1990, p. 75-76)

L'existence et le caractère possiblement légitime de la seconde forme d'influence (« the uses [scientific knowledge] serves ») est généralement admis en science et en philosophie féministe et non féministe des sciences. Cette influence pose, par exemple, la question de la relation de l'activité scientifique à son contexte extra-académique dans les usages qu'en font et peuvent en faire des organisations, groupes et collectifs d'action à des fins expressément politiques. Ceci ne signifie pas que toutes les « voies » et « lieux d'influence » de la recherche scientifique soient également et systématiquement reconnus. Cela ne signifie pas non plus que la responsabilité morale et politique des actrices impliquées soit prise en

compte et questionnée systématiquement ni qu'une réponse adéquate lui soit habituellement apportée (c'est loin d'être le cas pour les membres de groupes sociaux marginalisés). Par ailleurs, les enjeux posés par l'usage distinct et indépendant de données, concepts, éléments théoriques, méthodes, et autre, entre champs disciplinaires et communautés scientifiques se trouvent peu discutés si ce n'est au regard de considérations internes à ces champs et communautés – par exemple, les problèmes théoriques et pratiques posés par les différents usages du concept d'espèce dans les sciences du vivant occidentales ont longtemps été cantonnés à la valeur de ce concept pour la réalisation des objectifs théoriques des différentes communautés de recherche impliquées (mais voir : Leonelli, 2019). En dépit de ce traitement imparfait, partial et partiel, de cette seconde forme d'influence par les scientifiques et les philosophes occidentales, il reste que la possibilité d'une influence adéquate et/ou souhaitable de ce qui résulte et soutient l'activité scientifique, à l'interne et/ou à l'externe, n'est le plus souvent pas contestée – c'est plutôt l'expression que cette influence peut prendre et ce qu'elle implique qui est au centre des discussions philosophiques et scientifiques (Voir par ex. : Bedessem & Ruphy, 2020; Douglas, 2005, 2009). Par contraste, la première forme d'influence, soit celle du contexte social interne et externe à l'activité scientifique sur les conditions d'exercice de celle-ci, est largement rejetée et critiquée. Et c'est donc celle-ci qui intéresse la version féministe de l'argument de la sous-détermination proposée par Longino. J'expose à présent une interprétation « matérialiste », au sens de Brigandt, de cet argument (1-7), suivie d'une possible réponse (8-9) aux critiques qui, à l'instar de ces positions dominantes, tiennent par défaut pour problématique la présence et influence significative d'éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques au sein de l'activité théorique en science.

L'argument se présente comme suit :

(1) Considérant l'approche matérialiste, pragmatiste et empiriste, des inférences de Brigandt et ce qui constitue, au sein de son cadre théorique philosophique, le contenu des concepts scientifiques (réfèrent, définition, rôle inférentiel, et visées épistémiques), et

(2) l'argument de la sous-détermination des théories par les données tel que présenté par Longino (1990), et

(3) en tenant compte des distinctions théoriques et conceptuelles défendues et/ou adoptées dans les chapitres 4 et 5 de ce travail relativement à (1) et (2), et si

(4) suivant (1), le sens des concepts scientifiques dépend en partie et crucialement du rôle qu'ils jouent ou sont supposés jouer dans les inférences scientifiques, et que

(5) le caractère justifié ou valide des inférences scientifiques dépend à son tour des éléments de contenu des concepts qui les soutiennent (suivant un principe de non-circularité), et que

(6) le caractère justifié ou valide des inférences scientifiques dépend aussi fondamentalement du caractère fondé des croyances empiriques relatives aux phénomènes désignés ou concernés par ces concepts qui les soutiennent, et que

(6a) en vertu de (2), le sens des concepts scientifiques doit soit dépendre, soit être en accord avec les présuppositions et croyances d'arrière-plan qui soutiennent ces inférences, et que

(6b) en vertu de (2) également, ces présuppositions et croyances d'arrière-plan représentent des lieux privilégiés pour l'influence d'éléments (valeurs, croyances) plus-qu'épistémiques et non-épistémiques entre la base empirique des inférences scientifiques matérielles et le contenu de ces inférences, alors

(7) en vertu de (1-6b), la présence d'éléments (valeurs, croyances) plus-qu'épistémiques et non-épistémiques implicites (« d'arrière-plan ») dans le contenu des concepts scientifiques et/ou au sein des inférences qui en déterminent ce contenu représente une possibilité logique et matérielle.

Si, par ailleurs :

(8) Dans les termes de Wyckoff (2014), il est possible de considérer que la relation entre contenu conceptuel et éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques puisse être tenue pour systémique en raisons de

facteurs historiques et matériels relatifs au contexte dans lequel s'effectuent ces inférences scientifiques, alors

(9) la dimension conceptuelle constitutive des éléments plus- qu'épistémiques et non-épistémiques, parmi lesquelles des croyances, valeurs et principes éthiques et politiques, doit être acceptée par défaut.

En admettant le caractère fondé de cet argument, et en considérant que les éléments exposés dans les chapitres 1 à 3 de la thèse soutiennent la relation privilégiée du concept classique d'espèce clé de voûte à une certaine forme d'éthiques écocentrées/istes d'inspiration leopoldienne, je soutiens qu'une défense du concept classique d'espèce clé de voûte, à des fins de recherche ou d'action, se doit de répondre à certaines objections directement adressées à ces éthiques quant au statut qu'elles accordent à la prédation animale non-humaine. C'est l'objet de la seconde et dernière section de ce travail.

## **5.2 Le problème de « l'écofascisme » au prisme des positions contemporaines animalistes interventionnistes**

Les chapitres 2 et 3 de cette thèse ont mis en avant deux exemples majeurs d'expériences de réintroduction et de translocation d'espèces clés de voûte aux États-Unis qui entremêlent objectifs de conservation et de recherche : la réintroduction de loups gris de l'espèce *Canis lupus* dans le parc du Yellowstone au milieu des années 1990, dans les États-Unis actuels et, plus en détail, la translocation de populations de loutres de mer de l'espèce *Enhydra lutris* dans l'océan Pacifique Nord. Dans les deux cas, la rétribution de ces territoires historiquement occupés par ces populations animales non-humaines, toutes deux jugées espèce clé de voûte, a été accompagnée de nouvelles dynamiques écologiques entre populations animales non-humaines et groupes d'individus humains, mais aussi de changements environnementaux et dans les conditions de vie des individus et des organismes en présence, ainsi que de vives tensions politiques entre plusieurs groupes humains diversement impliqués : écologues, conservationnistes, rancher·es, pêcheur·ses d'ormeaux, militant·es pour les droits des animaux, environnementalistes, etc. (voir chapitres 2 et 3 pour les détails). Cette section discute l'une des dimensions éthiques de ces débats dans son expression philosophique récente, mettant en opposition la

position conséquentialiste écocentriste de Gregory Mikkelson et celle utilitariste-conséquentialiste sentientiste d'Oscar Horta.

### 5.2.1 Le grand retour de la « division » au sein de la philosophie occidentale environnementale et animale

Le débat entre Mikkelson et Horta est l'expression contemporaine d'une « fracture » (*divide*) historique entre certaines approches dominantes en éthique environnementale et en éthique animale occidentales de langue anglaise<sup>154155</sup> (Hargrove, 1992; Mermans, 2018; Zimmerman, 1993). Ce qui est aussi connu sous le nom de « schisme historique » a lieu au début des années 1980, une dizaine d'années après les premières publications académiques qui participent à la formation des deux communautés de recherche (Callicott, 1979; Feinberg, 1974; Pour l'éthique animale : Godlovitch et al., 1971; voir aussi : Jamieson, 1998; Naess, 1973; Nash, 1976; Regan, 1975; Rolston, 1975; Pour l'éthique environnementale : Routley, 1973; Singer, 1974, 1975). J. Baird Callicott (1980, 2011) et Mark Sagoff (1984) publient successivement deux articles qui soutiennent l'existence de divergences fondamentales entre les positions alors

---

154 Les philosophies politiques environnementales et animales se développent et obtiennent une reconnaissance académique plus tardive. Celles-ci tiennent compte et discutent dans certains cas de cette opposition, mais il paraît difficile d'affirmer qu'elles y participent activement avant les années 2010. *Zoopolis* de Sue Donaldson et Will Kymlicka, qui paraît en 2011, en est à la fois l'un des exemples les plus connus et l'un des points centraux des discussions actuelles à travers les réponses ou alternatives qui en ont été proposées. (Cormier & Rossi, 2018; Donaldson & Kymlicka, 2011, 2013)

155 Cet exposé historique reprend des éléments de (Mermans, 2018), introduction à un dossier spécial publié dans le numéro d'hiver 2018 des *ateliers de l'éthique/The Ethics Forum* : « Changements climatiques, autonomie de la nature et souffrance animale : repenser les frontières entre l'éthique animale et l'éthique environnementale/Climate Change, Autonomy of Nature, and Animal Suffering: Rethinking Borders Between Animal Ethics and Environmental Ethics ». Ce dossier représente les actes de la conférence internationale organisée sur ce thème par le Centre de recherche en éthique (CRÉ) et le Groupe de recherche en éthique environnementale et animale (GRÉEA), les 17-19 mai 2017 à ce qui est aujourd'hui connu sous le nom de « Montréal », dans l'actuel Québec, en territoire autochtone Haudenosaunee et Anishinaabeg – cette conférence et le GRÉEA représentent le cadre académique et de recherche dans lequel les échanges entre Mikkelson et Horta ont eu lieu initialement. Voir : [https://greea.ca/%C3%A9v%C3%A8nement/conference-internationale-cre-greea-convergence-et-divergence-entre-ethique-animale-et-environnementale-17-19-mai/?instance\\_id=8](https://greea.ca/%C3%A9v%C3%A8nement/conference-internationale-cre-greea-convergence-et-divergence-entre-ethique-animale-et-environnementale-17-19-mai/?instance_id=8), consulté le 18 août 2022.

dominantes au sein de l'éthique environnementale et de l'éthique animale. Pour Callicott, les principes et les actions soutenues par les philosophies écocentristes de tradition leopoldienne s'opposent aussi bien aux positions animalistes libérationnistes théorisées par Peter Singer, qu'aux approches libérales « humanistes », anthropocentristes, contre lesquelles l'éthique environnementale – en tant que champs de recherche philosophique – s'est développée (Routley, 1973). La seule différence entre ces dernières est que la première (animaliste) reconnaît le statut moral de tous les animaux capables de ressentir, en en étant conscients, de la peine et du plaisir indépendamment de leur espèce<sup>156</sup> (animaux dits « sentients ») tandis que la seconde (humaniste) ne reconnaît que le statut moral des êtres humains et uniquement de certains d'entre eux. L'article, suivi de peu par celui de Sagoff, jette clairement un froid entre les deux communautés de recherche. Contrairement à Sagoff cependant, et suite à certaines réponses dont celle de Mary Anne Warren (1983), Callicott révisé sa position en 1988, proposant une approche communautariste pour base de réconciliation et cadre éthique théorique unique, avec des obligations différenciées et pondérées en fonction des liens communautaires et intérêts individuels et collectifs engagés (Callicott, 1988) – cette réponse hautement problématique sur les plans éthique et politique<sup>157</sup>, présentée comme le résultat d'une mise en commun de l'approche de Mary Midgley et celle d'Aldo Leopold, est discutée plus loin dans son application au cas de la prédation et de sa relation aux sciences de l'écologie occidentales. Finalement, en 2010-2011, Callicott rejette officiellement l'article de 1980 à travers la publication d'une « Palinodie<sup>158</sup> ». Il y admet que l'existence de

---

156 Singer reconnaît toutefois dans ses premiers écrits des différences de degrés de considération morale entre les animaux en fonction de leur espèce d'appartenance (discrimination qui, profitable ou préjudiciable, représente une forme de « spécisme »).

157 L'article de l'auteur\* qui sert de ce support à cette section, bien qu'introduisant brièvement lui aussi cet événement historique, ne fait pas non plus mention de cet aspect. Il est à noter que la dimension communautariste de l'approche de Callicott a néanmoins été soulignée et critiquée par Angela Martin dans le cadre de son commentaire à la conférence plénière donnée par ce dernier lors de la conférence internationale de 2017, mentionnée précédemment en note. (Angela Martin, communication personnelle, 18 août 2022)

158 À des fins de référence bibliographique, j'utilise la date de publication de l'ouvrage *Animaes Têm Direitos? Perspectivas e Argumentos*, édité par Pedro Galvão, dans lequel Callicott fait paraître pour la première fois et en portugais, ce texte introductif au texte de 1980. <https://jbcalicott.weebly.com/introductory-palinode.html>, consulté le 18 août 2022.

dissensions théoriques entre les éthiques écocentristes leopoldiennes et les éthiques animalistes développées à la suite de Singer et Regan – dont il reste fortement critique – ne peut et ne devrait pas oblitérer leurs points de convergence pratiques. Callicott reconnaît ainsi contre Sagoff que :

My biggest regret is that I achieved exactly what I set out to achieve by means of TA [“Animal Liberation: A Triangular Affair”, 1980]– to drive a wedge between animal ethics and environmental ethics. [...] And yes [...], one may continue to [rightly] think that saving species is a higher moral imperative than saving the lives and preventing the suffering of individual animals. But on the whole, few other practical agendas are as congruent with the practical agenda of environmental ethics as is the practical agenda of animal ethics. » (Callicott, 2011)

Pour ces raisons, le texte de Sagoff est celui qui sert généralement de référence lorsqu’il s’agit de discuter, au sein de ce contexte philosophique, de l’écart supposément insurmontable entre ces deux communautés de recherche. Mais le texte de Sagoff fait plus qu’asseoir la division introduite par Callicott. Les points de rupture identifiés par Sagoff dépendent de l’acceptation d’un certain nombre de présupposés, entre autres, quant aux conditions de vie des animaux sauvages et à leur relation avec leur milieu naturel, écologique et évolutionnaire, et quant aux actions soutenues par une position animaliste-utilitariste/déontologique ou, par opposition, environnementaliste holistique/écocentrisme leopoldienne. Or, il est frappant de voir à quel point ces présupposés, avec ou sans références explicites à l’article de Sagoff, structurent les débats occidentaux autour de la prédation animale non-humaine et sur les conditions d’intervention dans les milieux naturels en faveur des intérêts et droits fondamentaux des animaux non-humains (intérêts et droits fondamentaux à ne pas souffrir, à une vie bonne, à être autonomes, etc.) (Faria & Paez, 2019; voir notamment : Horta, 2010a, 2013, 2015, 2018; Kianpour & Paez, 2022; Paez, 2020a, 2020b; mais voir : K. J. Warren, 2000; Palmer, 2015; Maris & Huchard, 2018; Plumwood, 2021). En particulier, les éléments avancés par Sagoff (1984, p. 302-304) pour soutenir l’existence d’une souffrance animale exceptionnelle en milieu naturel (qui rend par ailleurs le problème de l’exploitation animale proprement superficiel), et

la suggestion qu'il serait tout à fait possible via des moyens techniques et technologiques humains de réduire celle-ci à grande échelle (imaginant par exemple ce qui semble aujourd'hui beaucoup trop concrètement envisageable : « One may modestly propose the conversion of national wilderness areas, especially national parks, into farms in order to replace violent wild areas with more humane and managed environments. » Ou encore : « Birds that now kill earthworms may repair instead to birdhouses stocked with food, including textured soybean protein »)(Sagoff, 1984, p. 303-304)), puis, finalement, l'emploi de termes qui renforcent l'idée d'une nature sans merci, intrinsèquement portée à l'affirmation de cette souffrance en raison des processus écologiques et évolutionnaires autour desquelles elle s'organise, et ce, à moins de la placer sous contrôle occidental humain, se retrouvent, quasi textuellement, dans les arguments utilitaristes et conséquentialistes développés en faveur d'une intervention large et conséquente dans la nature<sup>159</sup>. Cette position est celle qu'adopte Oscar Horta et que je résume ci-dessous.

Du côté de l'éthique environnementale, la volonté d'éviter les accusations d'« écofascisme », suivant la terminologie utilisée par Tom Regan (1983, 361-62, cité par : Jamieson 1998, 45) en réponse à l'article de 1980 de Callicott, ou de formuler des théories écocentrées/istes et holistiques propres à être interprétées comme telles, motive généralement le rejet explicite des prémisses qui soutiennent la thèse de Sagoff dans sa forme la plus clivante :

---

159 Pour simple exemple, quand Sagoff remarque avec un brin de sarcasme : « Ever since Darwin, we have been aware that few organisms survive to reach sexual maturity ; most are quickly annihilated in the struggle for existence. [...] the ways in which creatures in nature die are typically violent: predation, starvation, disease, parasitism, cold. »; Horta note avec sérieux et considération : « [I]t appears that the main reason why suffering is widespread in the wild is that the majority of young animals have to endure these sources of harm without enjoying positive things enough to compensate for them. This is related to the fact that most animals have painful early deaths. », et Horta de poursuivre : « The way these animals die is often very painful and sometimes slow. Many of them starve. Others die of cold or dehydration. Others are eaten alive (sometimes by parasites who may take a long time to do it). They thus suffer a great deal. » Dans les deux cas, il est à noter que le focus est sur le fait de réussir à atteindre un stage adulte, considéré exclusivement en termes de reproduction sexuelle, ce qui depuis une perspective non hétéronormative est autrement problématique (Sagoff 1984, 302-3; Horta 2018, 87. Voir aussi ci-dessous).

The environmentalist would sacrifice the lives of individual creatures to preserve the authenticity, integrity and complexity of ecological systems. The liberationist – if the reduction of animal misery is taken seriously as a goal – must be willing, in principle, to sacrifice the authenticity, integrity and complexity of ecosystems to protect the rights, or guard the lives, of animals. (Sagoff, 1984, p. 304, voir aussi 301-2)

Tout du moins, même si l'objectif des éthicien·nes environnementales·aux et philosophes de la conservation<sup>160</sup> est rarement de démontrer qu'il n'existe pas de points de rupture entre certaines positions animalistes, environnementalistes ou mixtes, ceux-ci défendent aussi rarement la prévalence inconditionnelle des devoirs relatifs au statut éthique d'entités et systèmes écologiques (populations et groupes d'organismes, espèces, communautés interspécifiques, écosystèmes, etc.) sur celui d'autres entités et systèmes plus-que, autrement et/ou non *prima facie* biologiques et écologiques (ce qui inclut les êtres humains, les sociétés, communautés et groupes culturels humains et/ou non humains, et les animaux sentients non-humains). Sur le plan théorique, la posture des éthicien·nes environnementales·aux et philosophes de la conservation contraste clairement avec les positions animalistes interventionnistes occidentales des deux dernières décades. Les secondes ne présupposent en aucun cas le statut éthique des entités et des systèmes biologiques et écologiques. À moins de démontrer que ces entités et que ces systèmes sont en un certain sens « sentients », elles se refusent par défaut à considérer leurs intérêts, droits ou valeur, autrement qu'indirectement ou instrumentalement. Ceci étant dit, à l'image de Mikkelson, les éthicien·nes environnementales·aux et philosophes de la conservation tendent à s'accorder avec la nuance apportée par Callicott à sa « Palinodie », c'est-à-dire : « [T]o contrast *individualistic* animal ethics with *holistic* environmental ethics. » ; et plus précisément, de poursuivre le projet de Richard Routley (1973) de développer : « an environmental ethic that is both holistic and non-anthropocentric. » (Callicott 2011) Ceci conduit à une situation de casse-tête philosophique où l'objectif est d'arriver à

---

160 Je reprends cette expression de Virginie Maris qui l'utilise parfois pour situer ses propres recherches dans le champ de la philosophie de l'environnement. Virginie Maris, communication personnelle.

trouver des principes d'action capables d'accommoder des valeurs, des intérêts, des droits fondamentaux, individuels et collectifs qui, dans le monde écologique, ne s'accordent jamais parfaitement, et où la solution technologique, interventionniste et politique, favorisée par la philosophie animale occidentale pour résoudre les cas de conflits entre intérêts individuels sentients, est soit incompatible avec ces éthiques soit génératrice de nouveaux conflits. Que ce casse-tête soit abordé avec des ambitions universalistes ou contextualistes, il est certain qu'en pratique sa résolution ne peut garantir que tous les intérêts, les droits, les valeurs individuelles et collectives alors en jeu seront respectées – en particulier, de par le caractère situé, partiel et partial des croyances relatives au statut éthique et à la nature des entités, des systèmes et des relations considérées (incluant, comme je le défends par après, les croyances épistémiques, plus-qu'épistémiques, non-épistémiques engagées par les concepts scientifiques). Irrémédiablement, les solutions écocentrées/istes et holistiques proposées seront jugées insatisfaisantes par les tenant·es d'une position animaliste individualiste universaliste caractéristique des approches interventionnistes occidentales.

C'est ici que les choses se compliquent. Car même si là encore ce projet d'éthique environnementale vise à offrir une version « inclusive » en dehors des cadres théoriques dominants de l'éthique animale occidentale (singeriens et reganiens), à l'instar mais sans se limiter à la proposition hautement problématique de Callicott (par exemple, le caractère secondaire ou absent de devoirs éthiques relatifs aux torts historiquement et actuellement causés par des groupes sociaux dominants envers les membres de communautés marginalisées), et même s'il est possible de défendre à la suite de Clare Palmer que les dissensions pratiques ne peuvent être réduites à une division « éthique environnementale/éthique animale » (Palmer 2018); le débat Mikkelson-Horta révèle le rôle crucial de la perspective adoptée par les parties prenantes pour la base scientifique et empirique de leurs arguments. Certes, une difficulté posée par la protection d'espèces animales prédatrices et des systèmes écologiques qui en dépendent est l'atteinte au droit ou intérêt fondamental des animaux non-humains à ne pas être tués ou à ne pas souffrir. Et certes, en tant que droit ou intérêt fondamental, celui-ci, s'il est reconnu, ne peut être ignoré si ce n'est exceptionnellement et/ou conditionnellement à d'autres

droits ou intérêts suffisants à justifier des exceptions. Mais lorsqu'il s'agit de déterminer des situations d'exception, de pondérer des intérêts fondamentaux ou de hiérarchiser certains droits (par exemple, le droit ou l'intérêt fondamental à ne pas vivre sous tutelle humaine ou à profiter d'un environnement X), le rôle que joue la perspective éthique adoptée dans le choix et l'interprétation des études scientifiques mobilisées à des fins d'argumentation pose un tout autre enjeu, largement absent des discussions. Je défends dans la sous-section suivante, à travers une présentation critique du débat Mikkelson-Horta, que celle-ci a des conséquences pour les conclusions et implications matérielles des positions philosophiques (animalistes, environmentalistes, mixtes, écoféministes, etc.). Additionnellement, je défends, en vertu de l'argument développé dans le chapitre 4 et section 5.1 de ce travail, que ce choix et cette interprétation ne peuvent être détachées des propres présupposés éthiques (implicites) de ces études, présupposés portés par les scientifiques qui les mènent et les communautés scientifiques qui les valident, et qui s'expriment en partie à travers les concepts impliqués – concepts qui, dans les études mobilisées par le débat Mikkelson-Horta, inclus le concept d'espèce clé de voûte.

### **5.2.2 Postulats éthiques et concepts écologiques scientifiques : le rôle ambivalent du concept classique d'espèce clé de voûte**

L'argument utilitariste-conséquentialiste d'Oscar Horta repose sur deux prémisses relatives à l'état du monde écologique et au statut des animaux non-humains sentients au sein de celui-ci. La première est qu'il existe un déséquilibre significatif entre les états de plaisir et de souffrance des animaux non-humains sentients en milieu naturel sauvage en faveur des seconds. La seconde est que ce déséquilibre représente la norme plutôt que l'exception en raison de la mort rapide de la plupart de ces animaux (Horta, 2010a, 2010b, 2015, 2018). S'ajoutent à celles-ci, les postulats philosophiques suivants. Premièrement, Horta admet qu'il est éthiquement requis de maintenir une « balance positive » entre plaisir et souffrance (approche utilitariste) et/ou entre ce qui a de la valeur et ce qui n'en a pas (approche conséquentialiste) – c'est-à-dire qu'il convient, par obligation éthique, de favoriser les situations où le plaisir prévaut sur la souffrance et où, plus largement, ce qui peut se voir attribuer une valeur « positive » (par exemple, pour Horta, atteindre un âge de vie

relativement avancé) prédomine sur ce qui possède une valeur jugée « négative » (par contraste, mourir dans ses premiers moments, jours, années d'existence). Or, et deuxièmement, Horta présuppose que ce qui compte pour valeur dans le monde matériel inclut, parmi d'autres valeurs possibles, le fait de ne pas mourir avant d'atteindre un certain âge de vie (Horta 2018, 87). Troisièmement, Horta admet néanmoins, qu'en tant que défenseur d'une version minimaliste des positions conséquentialistes sentientistes, qu'il suffit de démontrer la validité des deux prémisses empiriques précédentes (soit, mises ensemble, l'existence d'un déséquilibre plaisir/souffrance dans les milieux écologiques/naturels sauvages soutenu par la mortalité élevée d'animaux non-humains sentients peu de temps après leur naissance) pour soutenir les deux affirmations suivantes : d'une part, l'existence d'un déséquilibre valeur/non-valeur dans les milieux écologiques/naturels sauvages et, par suite, l'obligation éthique d'agir en faveur d'une balance positive (ces lieux de vie, en raison de cette balance négative, se présentant comme éthiquement problématiques) (Horta, 2015, p. 20-21). Ces deux conclusions soutiennent finalement les trois thèses controversées d'Horta, dans les champs de l'éthique animale et de l'éthique environnementale occidentale dominantes, critiquées par Mikkelson, soit la responsabilité éthique : d'intervenir autant que possible, avec les moyens d'action disponibles, dans les milieux écologiques/naturels sauvages à des fins de réduction de la souffrance des animaux non-humains sentients; d'éliminer ou de réduire drastiquement à cette fin toute forme écologique existante de prédation envers les animaux non-humains sentients, incluant les formes de prédation animale non-humaine; enfin, et suite à une révision de sa position, que ce devoir ou obligation éthique d'intervention peut, entre autre, être soutenu par certaines approches écocentristes (Horta, 2018).

Je détaille à présent les arguments avancés par Horta et les réponses que lui oppose Mikkelson (2018) en me concentrant sur le cas de la réintroduction de populations de loups gris (*Canis lupus*) dans le parc national étasunien du Yellowstone, qui est au cœur du débat entre les deux parties. Je souligne, en conclusion, les implications de leurs positions respectives pour le contenu et l'usage du concept d'espèce clé de voûte en écologie scientifique et dans les sciences de la conservation.

Le premier point de désaccord entre Horta et Mikkelson tient à la fracture supposée entre leurs champs de recherche respectifs. Horta, qui mobilise le texte de Sagoff pour soutenir sa vision du monde écologique (Horta, 2015, 2018), explique que si écocentristes et animalistes se divisent sur l'intervention en milieu écologique sauvage, je cite :

This is because, according to ecocentrism, the entities that are morally considerable are entities such as ecosystems, biocenoses, or ecosystemic relations, not individual entities. Accepting this view would lead us to conclude that the harms suffered by nonhuman animals are either not disvalues at all or disvalues that are to be considered necessary results of more important processes. Therefore, we should not be concerned with them. (Horta, 2018, p. 89)

La lecture de l'écocentrisme proposée par Horta est dans sa globalité critiquable pour la réduction de cette position éthique aux travaux de Callicott – approche influente et encore dominante en éthique environnementale occidentale, mais qui, contrairement à ce que soutient Horta, et même à accepter sa distinction entre approches « écocentristes » (centrées sur les entités et systèmes écologiques) et « naturalistes » (centrées sur les entités et systèmes naturels), ne « typéfie » pas plus l'écocentrisme qu'elle n'en définit à elle seule le cadre théorique (pour un exemple de position « callicottienne », voir : Dussault, 2013; pour d'autres approches, voir par ex. : Larrère & Larrère, 1997, 2015; Maris, 2018; voir par ex. : McShane, 2014; Mikkelson & Chapman, 2014). Dans le contexte des milieux écologiques sauvages, cette réduction de l'écocentrisme à la position de Callicott explique en partie la vision strictement holistique sur laquelle s'appuie l'analyse d'Horta.

Tel que noté précédemment, en 1988, Callicott corrige sa position quant au statut éthique des animaux non-humains individuels et à la relation que celui-ci implique pour la relation entre éthiques environnementales écocentristes leopoldiennes et éthiques animales utilitaristes singeriennes ou déontologiques reganiennes. Il reconnaît, à la suite de Midgley et de Leopold, et contre Sagoff, des obligations éthiques envers ceux qui font partie de communautés « plus-qu'humaines » (*larger-than-human*). Suivant l'approche communautariste adoptée par

Callicott, ces obligations éthiques dépendent et varient avec les communautés impliquées – autrement dit, et en simplifiant : à chaque communauté son cadre éthique. L'une des implications de cette approche communautariste, qui tient à sa dimension contextuelle et non à sa dimension communautariste *per se*, est qu'elle s'oppose à la reconnaissance d'intérêts et de droits fondamentaux qui, en tout temps et en toute situation, poseraient des limites aux actions en faveur d'autres intérêts et d'autres droits jugés, par contraste, moins fondamentaux. Or, lorsque Callicott (1988) discute le cas de la prédation animale non-humaine, celui-ci estime qu'en ce qui concerne son occurrence au sein de la « communauté biotique » – en référence aux communautés écologiques, considérées séparément ou sensiblement à l'écart de toutes communautés humaines ou « plus-qu'humaines » –, Callicott donne raison à Horta en estimant que : « disvalues that are to be considered necessary results of more important processes » (Horta, 2018, p. 89). Attribuant à l'écologie scientifique un rôle central dans l'identification des principes éthiques qui doivent guider les actions humaines dans le contexte particulier du monde écologique (« communauté biotique ») Callicott explique ainsi :

Not only would the (humane) eradication of predators destroy the community, it would destroy the species which are the intended beneficiaries of this [assumed] misplaced morality. [...] And, at a deeper level, we must remember that the alertness, speed, grace, and all the other qualities we most admire in herbivorous animals – all the qualities, indeed, which make them subjects-of-a-life and thus worthy of moral consideration/rights – were evolved in direct response to their carnivorous symbionts (Callicott, 1988, p. 168)

En résumé, pour Callicott et dans les termes d'Horta, la prédation représente une valeur positive dans le contexte de la communauté biotique ; et si, contrairement à ce qu'affirme Horta, la théorie éthique écocentrisme de Callicott ne nie pas l'intérêt ou droit individuel de vivre et à ne pas souffrir des animaux sentients non-humains, celle-ci les limite à certains cadres communautaires dont les animaux sauvages se trouvent exclus.

Par contraste avec la position de Callicott, l'écocentrisme de Mikkelson ne pose pas d'exception à la considération éthique des animaux

sentients non-humains. Elle pose, par contre, des conditions aux obligations et responsabilités à l'égard de ces individus, de la même façon qu'elle conditionne – au moins en théorie – celles qui concernent les individus humains, organismes non sentients, entités et autres systèmes écologiques. L'approche de Mikkelson peut être qualifiée de conséquentialisme de la richesse. La valeur de la prédation et d'une intervention humaine en milieux écologiques sauvages dépend ainsi de leur contribution à la richesse totale du monde matériel (diversité et quantité de valeurs globale considérée/able), contextuellement ou globalement considérée (Mikkelson, 2011, 2014). Mikkelson (2018) critique l'analyse utilitariste-conséquentialiste d'Horta à plusieurs égards. La suite de cette sous-section s'intéresse uniquement aux analyses conséquentialistes respectivement proposées par Horta et Mikkelson de la valeur éthique de la prédation animale non-humain en milieu écologique. Aussi, au lieu de poursuivre cette discussion en termes de milieux écologiques « sauvages » ou « naturels », je parle simplement de systèmes ou milieux écologiques dans un sens spécifique relatif à la présente discussion, soit : les communautés interspécifiques concernées ou possiblement candidates à des programmes scientifiques de recherche et d'action écologique et/ou de conservation.

Horta et Mikkelson, donc, proposent une interprétation différente des programmes de réintroduction de populations de loup gris dans le parc du Yellowstone aux États-Unis, en divers territoires autochtones<sup>161</sup>. Dans les deux cas, l'un des enjeux est de déterminer à quel point le statut écologique de la prédation permet de justifier l'absence d'obligation et de responsabilité éthique face aux torts causés par celle-ci à certains individus animaux non-humains. Dans les deux cas également, la stratégie adoptée est d'évaluer la contribution, effective ou supposée, de la prédation à la valeur positive des milieux et des systèmes écologiques. Enfin, leur analyse commune (mais divergente) du cas de la réintroduction et protection d'animaux et espèce prédatrices vient directement poser la question de la légitimité des programmes de recherche et de conservation soutenus ou justifiés par le concept classique d'espèce clé de voûte (et/ou les concepts qui lui sont associés, comme le concept de cascade trophique (Horta 2010, 177-78)). Les objectifs d'Horta et Mikkelson ne sont pas

---

161 <https://www.nps.gov/yell/learn/historyculture/associatedtribes.htm>, consulté le 21 août 2022. Voir plus spécifiquement : <https://native-land.ca/>, consulté le 21 août 2022.

exactement identiques. Horta utilise cet exemple pour s'opposer à la généralisation de ce type de programmes (Horta 2010). Celui-ci lui sert également à défendre la priorité des torts effectifs, qui peuvent être considérés comme empiriquement attestés, sur des biens hypothétiques – en l'occurrence, la souffrance et l'atteinte au droit de vivre des animaux sentients non-humains par l'activité de prédation animale non-humaine *versus* le plaisir et la valeur positive que les animaux humains et non-humains individuels tirent de celle-ci. Dans sa réponse à Horta, Mikkelson cherche à défendre une analyse différente du cas du Yellowstone et, à travers celle-ci, à soutenir la thèse d'une contribution générale de la prédation animale non-humaine (clé de voûte ou non) à « l'équilibre positif » entre valeur et non-valeur dans le monde écologique.

La première chose à souligner est qu'entre la date de publication de l'analyse d'Horta et celle de Mikkelson huit années se sont écoulées. La dernière étude de Robert L. Beschta et William J. Ripple citée par Horta, et relative à ce programme de réintroduction et de protection de loups gris date de 2007. Or plusieurs des publications qui la suivent viennent offrir des données empiriques et une analyse scientifique des conséquences possibles de la présence renouvelée et de plus en plus importante numériquement de populations de loups gris à l'échelle de populations d'espèces végétales et d'autres populations animales (Ripple et Beschta 2012; Beschta et Ripple 2012; 2016). Celles-ci concernent le Yellowstone, d'autres parcs nationaux étasuniens et la relation des loups à leur milieu écologique et/ou à leur environnement plus large, aux États-Unis et ailleurs (Beschta & Ripple, 2009; Janeiro-Otero et al., 2020). Néanmoins, et même en admettant la diversité des systèmes écologiques organisés autour d'espèces prédatrices clé de voûte, les difficultés que cela entraîne pour anticiper les caractéristiques écologiques et biologiques de ces systèmes, ajoutées aux incertitudes quant au fondement/validité des inférences qui conduisent à identifier certaines espèces prédatrices comme « clés de voûte » ou responsables de cascades tropiques, les travaux scientifiques de Ripple et Beschta, avant et après 2007, utilisés par Horta et Mikkelson tendent à soutenir l'analyse de Mikkelson<sup>162</sup>.

---

162 Le second argument avancé souligne un paradoxe classique des approches utilitaristes et les propres limites d'une considération strictement individualiste de ce qui possède une valeur éthique. Horta reconnaît qu'une des alternatives possibles à la réintroduction des loups est de laisser les conditions de vie des cerfs élaphe et autres animaux herbivores

Horta soutient en effet qu'à la date de rédaction de son article, il n'existe pas de données empiriques et de ressources scientifiques adéquates pour effectuer un calcul satisfaisant des conséquences *positives* de la prédation des loups sur le bien-être individuel des animaux sentients non-humains impactés par leur réintroduction dans ce contexte écologique particulier. Ainsi, bien que le statut clé de voûte des loups puisse laisser envisager des changements écologiques significatifs, ce statut ne permet pas d'estimer l'impact positif de la présence de loups sur le bien-être individuel des animaux sentients non-humains présents dans le parc. Par comparaison, Horta remarque, qu'il est possible d'estimer ses conséquences négatives pour leurs proies, comme l'augmentation de la mortalité de certaines populations et la dégradation de leurs conditions de vie (stress, malnutrition, etc.). Horta conclut ainsi :

We lack an understanding of the whole ramifications, for good or bad, upon the wellbeing of nonhuman animals of the introduction of an ecology of fear. However, we are certain of the harm imposed on the victims of it. This gives us a pro tanto reason to reject such measure. (Horta, 2010b, p. 177)

En réponse, Mikkelson s'appuie sur l'une des études plus récentes de Beschta et Ripple où ceux-ci évaluent l'association entre le retour des loups, le nombre d'espèces animales, la densité de leurs populations, leurs conditions de vie, etc., et deux autres études qui soutiennent la conclusion inverse :

Recent studies have confirmed the negative impact of wolves on at least elk numbers and also on one other species, the wolves' competitor, the coyote. But scores of other vertebrate species have surged due to wolf reintroduction. This is because plant species like willows and aspens have flourished as herbivory by elk has declined. In turn, these plants have directly or indirectly improved the supply of food and/or habitat for

---

se dégrader du fait de leur propre action (réduction de la nourriture disponible du fait d'une herbivorie inadaptée à l'environnement de vie), et ainsi de réduire les chances de reproduction, limitant ainsi la relation entre souffrance et nombre d'individus en présence. Ce qui conduit tout bonnement à reconnaître le statut équivalent sur le plan éthique d'un monde écologique avec le moins de « sentience » possible, indépendamment des questions de prédation, et d'un monde écologique avec le moins de souffrance et/ou valeur négative possible.

amphibians, badgers, bears, beavers, ducks, eagles, fish, flycatchers, foxes, hawks, mice, muskrats, otters, rabbits, ravens, reptiles, sparrows, vireos, warblers, weasels, yellowthroats, and other sentient animals (Baril et al., 2011; Ripple and Beschta, 2012; Monbiot, 2013). (Mikkelson, 2018, p. 106)

Or si Horta n'a certainement pas tort de souligner le peu d'intérêt des écologues pour l'impact des dynamiques et des changements écologiques pour le bien-être des animaux individuels, les études disponibles ciblent principalement les animaux reconnus pour sentients par les théories animalistes. D'un autre côté, bien que les études actuellement disponibles tendent à soutenir la position conséquentialiste écocentriste de Mikkelson, celles-ci ne permettent pas de conclure inconditionnellement en sa faveur. Outre le fait que la généralisation effectuée par Mikkelson à partir du cas du Yellowstone représente une affirmation semble-t-elle beaucoup trop ambitieuse, là où l'enjeu de la perspective adoptée dans ces études est plus crucial est, d'une part, comment les valeurs éthiques adoptées par les communautés de recherche influencent l'analyse des données et, d'autre part, comment celles-ci favorisent certaines conclusions (par exemple en faveur de la réintroduction et protection des loups, mais aussi quant au bien-être des populations et des individus animaux sentients non-humains). Or de la même façon que cette question ne peut être laissée aux scientifiques, celle-ci peut difficilement être contrainte au seul champ de la philosophie. Aussi, si comme dans le cas du débat Mikkelson-Horta, les études scientifiques qui jouent un rôle central dans la dimension non-exclusivement éthique des questions relatives au statut éthique de la prédation animale non-humaine présupposent implicitement certaines des valeurs endossées par les parties en présence (par exemple, écocentristes), ces études scientifiques ne peuvent être considérées comme « arbitres empiriques neutres » au sein de ces discussions. À l'inverse, puisqu'elles sont tout autant susceptibles d'être la cible des critiques de l'une ou l'autre partie, elles se doivent d'être intégrées au débat à ce titre et en vertu de leurs propres présupposés éthiques. Je discute les implications de cette influence bilatérale pour le débat présenté dans cette section et le concept classique d'espèce clé de voûte dans la conclusion générale de la thèse.

## Conclusion

Cette thèse a proposé une lecture historique et philosophique, pragmatiste et féministe, du concept d'espèce clé de voûte tel qu'introduit par Robert T. Paine dans les sciences de l'écologie et de la conservation occidentales, et a procédé à la clarification et à la discussion du lien qui unit la version dite « classique » de ce concept aux éthiques écocentrées/istes d'inspiration leopoldienne.

Sur la base des éléments exposés dans les chapitres 1 à 3, il a été soutenu que le concept classique d'espèce clé de voûte représente un concept naturaliste et scientifique d'espèce dont les dimensions écologiques, évolutionnaires et topologiques soutiennent la visée descriptive et explicative de ce concept. Il a par ailleurs été avancé que cette visée descriptive et explicative a pour objet la place et le rôle écologique d'espèces animales non-humaines prédatrices particulières (ou « populations spécifiques d'organismes ») dans les conditions structurelles et compositionnelles d'existence, et de persistance, de sous-systèmes écologiques – sous-systèmes écologiques avec lesquelles ces espèces (populations spécifiques) partagent un lien historique. La relation entre espèces clés de voûte et richesse/diversité spécifique se veut à cet égard, et en premier lieu, locale et particulière à un sous-système écologique. Il en va de même pour la portée « prédictive » du concept classique d'espèce clé de voûte. En vertu de l'argument philosophique présenté dans les chapitres 4 et 5 de la thèse, développé à partir des travaux d'Ingo Brigandt et d'Helen Longino, et de l'approche pragmatiste et féministe des concepts et du changement conceptuel en science qui en résulte, j'ai néanmoins défendu que le contenu empirique et non exclusivement empirique du concept classique d'espèce clé de voûte peut et doit pouvoir être modifié, contextuellement et conditionnellement.

L'une des premières conditions avancées à toute modification conceptuelle en science est que celle-ci, lorsqu'elle met en jeu les éléments de contenu d'un concept, doit être envisagée contextuellement. Elle doit ainsi tenir compte de *ce pour quoi, ce vers quoi* (visées) et *ce en vertu de quoi* (valeurs) une communauté scientifique a historiquement fait usage, sous une forme inférentielle dite « matérielle » (chapitre 4), d'un certain terme (concept). L'identification de ces visées et de ces valeurs implique par ailleurs, suivant la perspective féministe de la pratique scientifique adoptée dans la thèse, de tenir compte du caractère situé de cette communauté, socialement, politiquement et écologiquement.

Ceci offre alors un cadre d'analyse à partir duquel il est possible d'évaluer « l'adéquation » et le caractère « favorable » et/ou « souhaitable » de changements conceptuels.

Il a ainsi été suggéré qu'un changement est « adéquat » si, premièrement, celui-ci respecte les visées et valeurs contextuellement constitutives d'un concept antérieures à ce changement et, deuxièmement et le cas échéant, si les croyances (empiriques, non exclusivement empiriques et non-empiriques) qui soutiennent ce changement, et qui participent à définir les entités désignées par le terme et à en offrir une définition, peuvent être justifiées. Il est « inadéquat » si la première et/ou la seconde condition n'est pas remplie. J'ai ainsi défendu que la visée pratique du concept classique d'espèce clé de voûte, à l'intersection des sciences de l'écologie et de la conservation, qui suit l'usage qu'en font Estes et Palmisano dans le cadre de leur projet de recherche sur le statut écologique des loutres de mer dans le Pacifique Nord, peut être jugée adéquate dans la mesure où : elle ne contrevient pas aux objectifs théoriques préalables du concept (et ce qui conditionne leur réalisation, comme dans le cas des expériences d'exclusion) et ne s'oppose pas aux croyances ou valeurs plus-qu'épistémiques et non-épistémiques sous-jacentes à ces objectifs (à l'inverse, il a été suggéré que dans les deux cas, l'usage que font Estes et Palmisano du concept tend à soutenir ces objectifs et à réaffirmer ces valeurs). Ces dernières ne sont certainement pas aisément et en tout temps identifiables. Dans cette thèse, celles-ci ont été mises en lumière grâce à une généalogie du concept d'espèce clé de voûte (chapitre 1 et 2) et à la mise en perspective de ce concept avec celui de Power et collègues, dit « concept contemporain d'espèce clé de voûte » (chapitre 3). Il a ainsi été suggéré que ces croyances ou valeurs découlent en partie de la pratique scientifique naturaliste expérimentaliste de Paine et du contexte social, culturel, écologique, qui influence et autorise et/ou facilite cette pratique. S'il n'est pas possible dans le cadre de ce travail d'affirmer que celles-ci ont directement ou indirectement été influencées par l'éthique de la terre de Leopold, il est par contre possible de défendre que ces croyances/valeurs sont l'expression (du moins partielle) d'une éthique ou axiologie écocentrée/iste du monde écologique relativement équivalente (voir

introduction générale de la thèse et chapitre 1 et 2). Ceci, tel que défendu dans les chapitres 4 et 5, et illustré dans le chapitre 5 avec le débat Horta/Mikkelson sur la réintroduction de loups gris dans le parc du Yellowstone aux actuels États-Unis, justifie de faire une place au caractère souhaitable d'un changement conceptuel dans le cadre théorique de Brigandt.

La présentation du débat Horta/Mikkelson dans le chapitre 5 a eu pour intention de mettre en avant, d'une part, la relation du concept classique d'espèce clé de voûte à l'une des tensions présentées en introduction de la thèse entre différentes formes d'obligations et responsabilités éthiques (indépendamment de l'usage critiquable que font Horta et Mikkelson des études scientifiques soutenues directement ou indirectement par celui-ci) – laquelle tension peut possiblement justifier, au sein d'un contexte de recherche ou d'action particulier, un changement dans le contenu du concept classique d'espèce clé de voûte incompatible avec les visées et valeurs de celui-ci (c'est le cas du concept de Power et collègues, mais également de versions ethnoécologiques et génétiques du concept d'espèce clé de voûte plus récentes) (par ex. : Garibaldi & Turner, 2004; Barbour et al., 2022). D'autre part, le cas Horta/Mikkelson a permis de souligner les enjeux posés par la mobilisation de concepts scientifiques (ou d'études soutenues par ceux-ci) dans les débats éthiques sans tenir compte de leurs éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques constitutifs. Or ceci est d'autant plus pressant et nécessaire à prendre en compte lorsque, comme dans le cas particulier du concept classique d'espèce clé de voûte et de la protection d'espèces animales non-humaines prédatrices et de leur système écologique historique/éco-évolutionnaire, ceci réinstaura une fracture entre deux formes d'éthiques occidentales non anthropocentristes, animalistes et écocentrées/istes, dont les intérêts et valeurs des entités et/ou systèmes qu'elles défendent peuvent être jugés tout aussi importantes à considérer éthiquement. S'il convient ainsi de reconnaître la place d'une réflexion éthique dans les sciences de l'écologie et de la conservation à l'échelle des concepts utilisés, il convient également de reconnaître la place d'une réflexion épistémique en philosophie de l'environnement et animale quant aux éléments plus-qu'épistémiques et non-épistémiques qui soutiennent la pratique et la connaissance scientifique soutenues ou relatives à ces concepts et mobilisées par les philosophes à des fins d'argumentation.

Ceci, en vue, de justifier l'usage privilégié d'un concept scientifique dans un contexte scientifique et/ou philosophique particulier, et/ou de possibles changements conceptuels.

Dans son expression pragmatiste et féministe, la position défendue dans cette thèse ne permet pas et ne vise pas à établir les changements conceptuels qui peuvent être jugés souhaitables sans contextualisation préalable. Elle autorise et facilite, par contre, une défense écoféministe du concept classique d'espèce clé de voûte, tout comme elle autorise et facilite une critique écoféministe d'usages non adéquats de ce concept dans certaines sphères de recherche et d'action, scientifiques et philosophiques. Elle permet ainsi par exemple de s'opposer aux approches d'Horta et de Mikkelson en considérant qu'une approche conséquentialiste (et/ou utilitariste) ne permet pas d'évaluer adéquatement sur le plan éthique et politique les obligations et responsabilités impliquées par les activités de prédation dans leur forme animale non-humaine – notamment, parce qu'elle présuppose d'évaluer les valeurs et les intérêts en jeu suivant une méthode calculatoire qui requiert de pouvoir considérer ceux-ci comme équivalents ou également commensurables (pour un argument similaire, voir : Maris & Revéret, 2009). Elle permet aussi de questionner le caractère souhaitable des changements effectués par Power et collègues face aux ré-usages questionnables de leur concept dans les domaines de l'ethnoécologie et de la biologie évolutionnaire (voir par ex. : Mermans, 2021). Enfin, elle permet de légitimer et de faciliter des révisions explicitement éthiques et politiques du concept classique d'espèce clé de voûte qui, tout en admettant le statut éthique des espèces animales non-humaines prédatrices et de systèmes écologiques historiques, ainsi que la nécessité de contextualiser les visées et valeurs attachées à ce concept, peuvent tenir compte d'une diversité de valeurs et d'intérêts individuels et collectifs, animaux et non animaux, humains et non-humains.

## Références bibliographiques

- Ahmed, S. (2006). *Queer Phenomenology : Orientations, Objects, Others*. Duke University Press.
- Alexander, K. A., & Sanderson, C. E. (2014). Conserving Carnivores : More than Numbers. *Science*, 343(6176), 1199-1199. <https://doi.org/10.1126/science.343.6176.1199-a>
- Alic, M. (1986). *Hypatia's heritage : A history of women in science from antiquity to the late nineteenth century*. Women's Press.
- Allee, W. C., Park, O., Emerson, A. E., Park, T., & Schmidt, K. P. (1949). *Principles of animal ecology*. Philadelphia, Saunders Co. <http://archive.org/details/principlesofanim00alle>
- Anderson, E. (1995). Feminist Epistemology : An Interpretation and a Defense. *Hypatia*, 10(3), 50-84.
- Anderson, E. (2020). Feminist Epistemology and Philosophy of Science. Dans E. N. Zalta (Éd.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2020). Metaphysics Research Lab, Stanford University. <https://plato.stanford.edu/archives/spr2020/entries/feminism-epistemology/>
- Bagce, S. (2011). Reichenbach on the relative a priori and the context of discovery/justification distinction. *Synthese*, 181(1), 79-93.
- Bambach, R. (2009). From Empirical Paleoecology to Evolutionary Paleobiology : A Personal Journey. Dans *The Paleobiological Revolution* (p. 398-415). University of Chicago Press.
- Bangs, E. E., & Fritts, S. H. (1996). Reintroducing the Gray Wolf to Central Idaho and Yellowstone National Park. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 24(3), 402-413.
- Barbour, M. A., Kliebenstein, D. J., & Bascompte, J. (2022). A keystone gene underlies the persistence of an experimental food web. *Science*, 376(6588), 70-73. <https://doi.org/10.1126/science.abf2232>
- Båve, A. (2020). Conceptual Role Semantics. Dans *Oxford bibliographies*. <https://www.oxfordbibliographies.com/view/document/obo-9780195396577/obo-9780195396577-0293.xml?rskey=hsdHeo&result=1&q=Conceptual+Role+Semantics#firstMatch>
- Baylor, E. R., & Smith, F. E. (1953a). A Physiological Light Trap. *Ecology*, 34(1), 223-224. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1930328>
- Baylor, E. R., & Smith, F. E. (1953b). The Orientation of Cladocera to Polarized Light. *The American Naturalist*, 87(833), 97-101. JSTOR.

- Baylor, E. R., & Smith, F. E. (1958). Animal Perception of X-Rays. *Radiation Research*, 8(6), 466-474. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/3570438>
- Beau, R. (2015). From Wilderness to Ordinary Nature : A French View on an American Debate. *Environmental Ethics*, 37(4), 425-443. <https://doi.org/10.5840/enviroethics201537441>
- Bedessem, B., & Ruphy, S. (2020). Citizen Science and Scientific Objectivity : Mapping Out Epistemic Risks and Benefits. *Perspectives on Science*, 28(5), 630-654. [https://doi.org/10.1162/posc\\_a\\_00353](https://doi.org/10.1162/posc_a_00353)
- Benavides, P., & Caviedes, J. (2022). Unnatural Pumas and Domestic Foxes : Relations with Protected Predators and Conspiratorial Rumours in Southern Chile. *Environmental Values*, 31(2), 131-152. <https://doi.org/10.3197/096327121X16141642287782>
- Bergsland, K. (1994). *Aleut dictionary*. Alaska Native Language Center, University of Alaska Fairbanks; <https://www.uaf.edu/anla/record.php?identifier=AL950B1994a>
- Beschta, R. L., & Ripple, W. J. (2009). Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation*, 142(11), 2401-2414. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.015>
- Beschta, R. L., & Ripple, W. J. (2012). The role of large predators in maintaining riparian plant communities and river morphology. *Geomorphology*, 157-158, 88-98. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.04.042>
- Beschta, R. L., & Ripple, W. J. (2016). Riparian Vegetation Recovery in Yellowstone : The First Two Decades after Wolf Reintroduction. *Biological Conservation*, 198, 93-103. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.031>
- Birkeland, C. (1974). Interactions between a Sea Pen and Seven of Its Predators. *Ecological Monographs*, 44(2), 211-232. <https://doi.org/10.2307/1942312>
- Bleier, R. (1984). *Science and Gender : A Critique of Biology and its Theories on Women*. Pergamon Press.
- Bleier, R. (Éd.). (1986). *Feminist approaches to science*. Pergamon Press. <http://archive.org/details/feministapproach00ruth>
- Block, N. (1998). Conceptual Role Semantics. Dans *Routledge Encyclopedia of Philosophy* (p. 242-256). Routledge.
- Bock, W. J. (1994). Ernst Mayr, naturalist : His contributions to systematics and evolution. *Biology and Philosophy*, 9(3), 267-327. <https://doi.org/10.1007/BF00857938>

- Bond, W. (1994). Keystone Species. Dans P. D. E.-D. Schulze & P. D. H. A. Mooney (Éds.), *Biodiversity and Ecosystem Function* (p. 237-253). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-642-58001-7_11)
- Bond, W. (2001). Keystone Species : Hunting the Snark? *Science*, 292(5514), 63-64.
- Borgerson, K. (2020). Feminist Empiricism. Dans S. Crasnow & K. Intemann (Éds.), *The Routledge Handbook of Feminist Philosophy of Science* (p. 79-88). Routledge.
- Bouchard, F. (2013). How Ecosystem Evolution Strengthens the Case for Functional Pluralism. Dans P. Huneman (Éd.), *Functions : Selection and mechanisms* (p. 83-95). Springer.
- Bowman, W. D., Hacker, S. D., & Cain, M. L. (2018). *Ecology* (Fourth edition.). Sinauer Associates, Inc.
- Brandom, R. B. (1998). *Making it explicit : Reasoning, representing, and discursive commitment*. Harvard University Press. <http://archive.org/details/makingitexplicit0000bran>
- Brandom, R. B., & Ivashchenko, I. (2019). The Commitment to Inference. *Sententiae*, 38(2), 124-150. <https://doi.org/10.22240/sent38.02.124>
- Brigandt, I. (2006). *A Theory of Conceptual Advance : Explaining Conceptual Change in Evolutionary, Molecular, and Evolutionary Developmental Biology* [University of Pittsburgh]. <http://d-scholarship.pitt.edu/8849/>
- Brigandt, I. (2010a). Scientific Reasoning Is Material Inference : Combining Confirmation, Discovery, and Explanation. *International Studies in the Philosophy of Science*, 24(1), 31-43. <https://doi.org/10.1080/02698590903467101>
- Brigandt, I. (2010b). The Epistemic Goal of a Concept : Accounting for the Rationality of Semantic Change and Variation. *Synthese*, 177(1), 19-40. JSTOR.
- Brigandt, I. (2011a). Explanation in Biology : Reduction, Pluralism, and Explanatory Aims. *Science & Education*, 22(1), 69-91. <https://doi.org/10.1007/s11191-011-9350-7>
- Brigandt, I. (2011b). Natural Kinds and Concepts : A Pragmatist and Methodologically Naturalistic Account. Dans J. Knowles & H. Rydenfelt (Éds.), *Pragmatism, Science and Naturalism* (p. 171-196). Frankfurt am Main: Peter Lang Publishing.
- Brigandt, I. (2012). The Dynamics of Scientific Concepts : The Relevance of Epistemic Aims and Values. Dans U. Feest & F. Steinie (Éds.),

*Scientific Concepts and Investigative Practice*. De Gruyter.  
<https://doi.org/10.1515/9783110253610.75>

- Brigandt, I. (2015). Social values influence the adequacy conditions of scientific theories : Beyond inductive risk. *Canadian Journal of Philosophy*, 45(3), 326-356.  
<https://doi.org/10.1080/00455091.2015.1079004>
- Brigandt, I., & Love, A. C. (2010). Evolutionary Novelty and the Evo-Devo Synthesis : Field Notes. *Evolutionary Biology*, 37(2), 93-99.  
<https://doi.org/10.1007/s11692-010-9083-6>
- Brigandt, I., & Rosario, E. (2020). Strategic Conceptual Engineering for Epistemic and Social Aims. Dans *Conceptual Engineering and Conceptual Ethics*. Oxford University Press.  
<https://doi.org/10.1093/oso/9780198801856.003.0005>
- Burgess, A., & Plunkett, D. (2013a). Conceptual Ethics I. *Philosophy Compass*, 8(12), 1091-1101. <https://doi.org/10.1111/phc3.12086>
- Burgess, A., & Plunkett, D. (2013b). Conceptual Ethics II. *Philosophy Compass*, 8(12), 1102-1110. <https://doi.org/10.1111/phc3.12085>
- Burgess, H., Froelich, H., & Grason, E. (2013). *A Conversation with Bob Paine*.
- Callicott, J. B. (1979). Elements of an Environmental Ethic : Moral Considerability and the Biotic Community. *Environmental Ethics*, 1(1), 71-81.
- Callicott, J. B. (1980). Animal Liberation : A Triangular Affair. *Environmental Ethics*, 2(4), 311-338.
- Callicott, J. B. (1984). Non-Anthropocentric Value Theory and Environmental Ethics. *American Philosophical Quarterly*, 21(4), 299-309.
- Callicott, J. B. (1987). The Conceptual Foundations of the Land Ethic. Dans C. Hanks (Éd.), *Companion to a Sand County Almanac*. University of Wisconsin Press.
- Callicott, J. B. (1988). Animal liberation and environmental ethics : Back together again. *Between the Species*, 4(3), Art. 3.  
<https://doi.org/10.15368/bts.1988v4n3.1>
- Callicott, J. B. (2000). Contemporary criticisms of the received wilderness idea. *Wilderness science in a time of change conference proceedings*, 1, 23-27. [http://www.wilderness.net/library/documents/Callicott\\_1-4.pdf](http://www.wilderness.net/library/documents/Callicott_1-4.pdf)
- Callicott, J. B. (2001). Holistic Environmental Ethics and the Problem of Ecofascism. Dans M. E. Zimmerman, J. B. Callicott, G. Sessions, K. J. Warren, & J. Clark (Éds.), *Environmental Philosophy : From Animal Rights to Radical Ecology* (p. 111-125). Prentice Hall.

- Callicott, J. B. (2009). The Convergence Hypothesis Falsified : Implicit Intrinsic Value, Operational Rights, and de Facto Standing in the Endangered Species Act. Dans B. A. Minteer (Éd.), *Nature in Common? : Environmental Ethics and the Contested Foundations of Environmental Policy*. Temple University Press.
- Callicott, J. B. (2011). *Introductory Palinode to "Animal Liberation : A Triangular Affair"*. J. Baird Callicott. <http://jbcalicott.weebly.com/introductory-palinode.html>
- Callicott, J. B., Crowder, L. B., & Mumford, K. (1999). Current Normative Concepts in Conservation. *Conservation Biology*, 13(1), 22-35. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97333.x>
- Callicott, J. B., & Nelson, M. P. (1998). *The great new wilderness debate : An expansive collection of writings defining wilderness, from John Muir to Gary Snyder*.
- Caniglia, G., Luederitz, C., von Wirth, T., Fazey, I., Martín-López, B., Hondrila, K., König, A., von Wehrden, H., Schöpke, N. A., Laubichler, M. D., & Lang, D. J. (2021). A pluralistic and integrated approach to action-oriented knowledge for sustainability. *Nature Sustainability*, 4(2), 93-100. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00616-z>
- Carroll, S. B. (2016a). *The Serengeti rules : The quest to discover how life works and why it matters*. Princeton University Press.
- Carroll, S. B. (2016b, mars 10). The Ecologist Who Threw Starfish. *Nautilus*. <http://nautil.us/issue/34/adaptation/the-ecologist-who-threw-starfish>
- Carswell, L. P., Speckman, S. G., & Gill, V. A. (2015). Chapter 12—Shellfish Fishery Conflicts and Perceptions of Sea Otters in California and Alaska. Dans S. E. Larson, J. L. Bodkin, & G. R. VanBlaricom (Éds.), *Sea Otter Conservation* (p. 333-368). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801402-8.00012-3>
- Chakravartty, A. (2017). Scientific Realism. Dans E. N. Zalta (Éd.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2017). Metaphysics Research Lab, Stanford University. <https://plato.stanford.edu/archives/sum2017/entries/scientific-realism/>
- Chapron, G., & López-Bao, J. V. (2014). Conserving Carnivores : Politics in Play. *Science*, 343(6176), 1199-1200. <https://doi.org/10.1126/science.343.6176.1199-b>
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession; an analysis of the development of vegetation*. Washington, Carnegie Institution of Washington. <http://archive.org/details/cu31924000531818>

- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology*, 24(1), 252. <https://doi.org/10.2307/2256278>
- Clements, F. E., & Shelford, V. E. (1939). *Bio-ecology*. Chapman & Hall. <http://archive.org/details/bioecology00clem>
- Clough, S. (2013). Pragmatism and Embodiment as Resources for Feminist Interventions in Science. *Contemporary Pragmatism*, 10(2), 121-134. <https://doi.org/10.1163/18758185-90000262>
- Clough, S., & McHugh, N. A. (2020). Where Are All of the Pragmatist Feminist Philosophers of Science. Dans S. Crasnow & K. Intemann (Éds.), *The Routledge Handbook of Feminist Philosophy of Science* (p. 170-183).
- Connell, J. H. (1961). The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. *Ecology*, 42(4), 710-723. <https://doi.org/10.2307/1933500>
- Cormier, A.-A., & Rossi, M. (2018). The Problem of Predation in Zoopolis. *Journal of Applied Philosophy*, 35(4), 718-736. <https://doi.org/10.1111/japp.12250>
- Crasnow, S., & Intemann, K. (Éds.). (2020). *The Routledge Handbook of Feminist Philosophy of Science*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780429507731>
- Cristancho, S., & Vining, J. (2004). Culturally Defined Keystone Species. *Research in Human Ecology*, 11(2), 153-164.
- Cronon, W. (1996). The Trouble with Wilderness : Or, Getting Back to the Wrong Nature. *Environmental History*, 1(1), 7. <https://doi.org/10.2307/3985059>
- Cuerrier, A., Turner, N. J., Gomes, T. C., Garibaldi, A., & Downing, A. (2015). Cultural Keystone Places : Conservation and Restoration in Cultural Landscapes. *Journal of Ethnobiology*, 35(3), 427-448. <https://doi.org/10.2993/0278-0771-35.3.427>
- Darwin, C. (1859). *L'origine des espèces : Texte intégral de la première édition de 1859* (T. Hoquet, Trad.). Seuil.
- Davic, R. (2000). Ecological Dominants vs. Keystone Species : A Call for Reason. *Conservation Ecology*, 4(1). <https://doi.org/10.5751/ES-00167-0401r02>
- Davic, R. (2002). Herbivores as Keystone Predators. *Conservation Ecology*, 6(2). <https://doi.org/10.5751/ES-00450-0602r08>
- Davic, R. (2003). Linking Keystone Species and Functional Groups : A New Operational Definition of the Keystone Species Concept. *Conservation Ecology*, 7(1). <https://doi.org/10.5751/ES-00502-0701r11>

- Davic, R. (2004). Epistemology, Culture, and Keystone Species. *Ecology and Society*, 9(3). <https://doi.org/10.5751/ES-00673-0903r01>
- Dayton, P. K. (1971). Competition, Disturbance, and Community Organization : The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs*, 41(4), 351-389. <https://doi.org/10.2307/1948498>
- Dayton, P. K. (1973). Two Cases of Resource Partitioning in an Intertidal Community : Making the Right Prediction for the Wrong Reason. *The American Naturalist*, 107(957), 662-670. <https://doi.org/10.1086/282865>
- De Queiroz, K. (2005). Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27(12), 1263-1269. <https://doi.org/10.1002/bies.20325>
- deLaplante, K., & Picasso, V. (2011). The Biodiversity–Ecosystem Function Debate in Ecology. Dans K. deLaplante, B. Brown, & K. A. Peacock (Éds.), *Philosophy of Ecology* (Vol. 11, p. 169-200). Elsevier.
- Despret, V. (2019). *Habiter en oiseau*. Actes Sud.
- Dobzhansky, T. (1942). Introduction. Dans E. Mayr, *Systematics and the Origin of Species* (p. vii-viii). Columbia University Press.
- Donaldson, S., & Kymlicka, W. (2011). *Zoopolis : A Political Theory of Animal Rights*. Oxford University Press.
- Donaldson, S., & Kymlicka, W. (2013). A Defense of animal citizens and sovereigns. *Law, Ethics and Philosophy*, 1(0), 143-160-160. <https://doi.org/294786>
- Douglas, H. (2005). Inserting the Public Into Science. Dans S. Maasen & P. Weingart (Éds.), *Democratization of Expertise?* (p. 153-169). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/1-4020-3754-6\\_9](https://doi.org/10.1007/1-4020-3754-6_9)
- Douglas, H. (2009). *Science, Policy, and the Value-Free Ideal*. University of Pittsburgh Press.
- Duhem, P. (2016). *La théorie physique. Son objet, sa structure*. ENS Éditions. <http://books.openedition.org/enseditions/6077>
- Duncan, R. F. (1985). *Story of Belmont Hill*. Belmont Hill School.
- Dussault, A. C. (2013). In Search of Ecocentric Sentiments : Insights from the CAD Model in Moral Psychology. *Environmental Ethics*, 35(4), 419-437. <https://doi.org/10.5840/enviroethics201335441>
- Dussault, A. C. (2016). *Qu'est-ce que le bien des écosystèmes? Fondements philosophiques des notions de fonction écologique et de santé écosystémique*. <https://papyrus.bib.umontreal.ca/xmlui/handle/1866/13726>
- Dussault, A. C. (2018). Functional ecology's non-selectionist understanding of function. *Studies in History and Philosophy of Science Part C:*

- Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 70, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2018.05.001>
- Dussault, A. C., & Bouchard, F. (2016). A persistence enhancing propensity account of ecological function to explain ecosystem evolution. *Synthese*, 1-31. <https://doi.org/10.1007/s11229-016-1065-5>
- Ecological Society of America. (2001). Eminent Ecologist Award : Robert T. Paine. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 82(1), 27-28.
- Edwards, R. (1966). Robert Treat Paine (1900-1965). *Ars Orientalis*, 6, 243-247.
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Elton, C. S. (1930). *Animal ecology and evolution*. The Clarendon Press; H. Milford.
- Ereshefsky, M. (1992). *The Units of evolution : Essays on the nature of species*. MIT Press.
- Estes, J. A. (1996). Predators and Ecosystem Management. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 24(3), 390-396.
- Estes, J. A., Dayton, P. K., Kareiva, P., Levin, S. A., Lubchenco, J., Menge, B. A., Palumbi, S. R., Power, M. E., & Terborgh, J. (2016). A Keystone Ecologist : Robert Treat Paine, 1933–2016. *Ecology*, 97(11), 2905-2909. <https://doi.org/10.1002/ecy.1572>
- Estes, J. A., & Duggins, D. O. (1995). Sea Otters and Kelp Forests in Alaska : Generality and Variation in a Community Ecological Paradigm. *Ecological Monographs*, 65(1), 75-100. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2937159>
- Estes, J. A., & Palmisano, J. F. (1974). Sea Otters : Their Role in Structuring Nearshore Communities. *Science (New York, N.Y.)*, 185(4156), 1058-1060. <https://doi.org/10.1126/science.185.4156.1058>
- Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pickett, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M., Schoener, T. W., ... Wardle, D. A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333(6040), 301-306. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>
- Faria, C., & Paez, E. (2019). It's Splitsville : Why Animal Ethics and Environmental Ethics Are Incompatible. *American Behavioral Scientist*, 63(8), 1047-1060. <https://doi.org/10.1177/0002764219830467>
- Fausto-Sterling, A. (1985). *Myths of Gender : Biological Theories about Women and Men*. Basic Books.

- Fausto-Sterling, A. (2000). The Five Sexes, Revisited. *Sciences*, 40(4), 18-23. <https://doi.org/10.1002/j.2326-1951.2000.tb03504.x>
- Feinberg, J. (1974). The Rights of Animals and Future Generations. Dans W. Blackstone (Éd.), *Philosophy and Environmental Crisis*. University of Georgia Press.
- Foster, M. S. (1990). Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific : The assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia*, 192(1), 21-33. <https://doi.org/10.1007/BF00006225>
- Foster, M. S. (1991). Rammed by the Exxon Valdez : A Reply to Paine. *Oikos*, 62(1), 93-96. <https://doi.org/10.2307/3545453>
- Gaard, G. (1997a). Ecofeminism and Wilderness. *Environmental Ethics*, 19(1), 5-24.
- Gaard, G. (1997b). Toward a Queer Ecofeminism. *Hypatia*, 12(1), 114-137. <https://doi.org/10.1111/j.1527-2001.1997.tb00174.x>
- Garibaldi, A., & Turner, N. (2004). Cultural Keystone Species : Implications for Ecological Conservation and Restoration. *Ecology and Society*, 9(3). <https://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss3/art1/main.html>
- Gayon, J., Ricqlès, A. de, & Mossio, M. (2010). *Les fonctions des organismes aux artefacts*. Presses universitaires de France.
- German, R. Z. (2009). Intellectual Evolution across an Academic Landscape. Dans D. Sepkoski & M. Ruse (Éds.), *The Paleobiological Revolution* (p. 416-422). University of Chicago Press.
- Godlovitch, S., Godlovitch, R., & Harris, J. (Éds.). (1971). *Animals, men and morals : An enquiry into the maltreatment of non-humans*. Grove Press.
- Greenberg, M. J., Herrnkind, W. F., & Coleman, F. C. (2010). Evolution of the Florida State University Coastal and Marine Laboratory. *Gulf of Mexico Science*, 28(1). <https://doi.org/10.18785/goms.2801.17>
- Gregory, W. K. (1935). Henry Fairfield Osborn. *Science*, 82(2133), 452-454.
- Grene, M. (1961). The Logic of Biology. Dans *The logic of Personal knowledge : Essays presented to Michael Polanyi on his seventieth birthday, 11th March 1961* (p. 191-205).
- Grene, M. (1972). Aristotle and Modern Biology. *Journal of the History of Ideas*, 33(3), 395-424. <https://doi.org/10.2307/2709043>
- Grodwohl, J.-B., Porto, F., & El-Hani, C. N. (2018). The Instability of Field Experiments : Building an Experimental Research Tradition on the Rocky Seashores. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 40(3), 45. <https://doi.org/10.1007/s40656-018-0209-y>

- Guha, R. (1989). Radical american environmentalism and wilderness preservation : A third world critique. *Environmental Ethics*, 11(1), 71-83.
- Gupta, A. (1999). Meaning and misconceptions. Dans R. S. Jackendoff, P. Bloom, & K. Wynn (Éds.), *Language, Logic, and Concepts* (p. 15-41). MIT Press.
- Gupta, A. (2012). *Truth, Meaning, Experience*. Oxford University Press.
- Hairston, N. G. (1959). Species Abundance and Community Organization. *Ecology*, 40(3), 404-416.
- Haraway, D. (1981). In the Beginning Was the Word : The Genesis of Biological Theory. *Signs*, 6(3), 469-481.
- Haraway, D. (1984). Primatology is Politics by Other Means. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association, 1984*, 489-524.
- Haraway, D. (1988). Situated Knowledges : The Science Question in Feminism and the Privilege of Partial Perspective. *Feminist Studies*, 14(3), 575-599.
- Harding, S. (1982). Is Gender a Variable in Conceptions of Rationality? A Survey of Issues. *Dialectica*, 36(2/3), 225-242.
- Harding, S. (1986). *The Science Question in Feminism*. Cornell University Press.
- Harding, S., & Hintikka, M. B. (Éds.). (1983). *Discovering Reality : Feminist Perspectives on Epistemology, Metaphysics, Methodology, and Philosophy of Science*. Kluwer Academic Publishers.
- Harding, S., & O'Barr, J. F. (1987). *Sex and Scientific Inquiry*. University of Chicago Press.  
<https://www.press.uchicago.edu/ucp/books/book/distributed/S/bo5977707.html>
- Hargrove, E. C. (Éd.). (1992). *The Animal Rights/Environmental Ethics Debate : The Environmental Perspective*. State University of New York Press.
- Heleno, R. H., Ripple, W. J., Traveset, A., & Traveset, A. (2020). Scientists' warning on endangered food webs. *Web Ecology*, 20, 1-10.  
<https://doi.org/10.5194/we-20-1-2020>
- Hempel, C. G. (1965). Aspects of Scientific Explanation. Dans *Philosophy and Phenomenological Research* (p. 504). Free Press.
- Hengeveld, R. (1988). Mayr's Ecological Species Criterion. *Systematic Zoology*, 37(1), 47-55. <https://doi.org/10.2307/2413188>

- Horta, O. (2010a). Debunking the Idyllic View of Natural Processes : Population Dynamics and Suffering in the Wild. *Telos: Critical Theory of the Contemporary*, 17(1), 73-90.
- Horta, O. (2010b). The Ethics of the Ecology of Fear Against the Nonspeciesist Paradigm : A Shift in the Aims of Intervention in Nature. *Between the Species*, 13(10), 163-187.
- Horta, O. (2013). Zoopolis, Intervention and the State of Nature. *Law, Ethics and Philosophy*, 1, 113-125.
- Horta, O. (2015). The Problem of Evil in Nature : Evolutionary Bases of the Prevalence of Disvalue. *Relations: Beyond Anthropocentrism*, 3(1), 17-32.
- Horta, O. (2018). Concern for Wild Animal Suffering and Environmental Ethics : What Are the Limits of the Disagreement? *Les Ateliers de l'Éthique / the Ethics Forum*, 13(1), 85-100.  
<https://doi.org/10.7202/1055119ar>
- Hrdy, S. B. (1981). *The Woman That Never Evolved*. Harvard University Press.
- Hrdy, S. B. (1982). Positivist thinking encounters field primatology resulting in agonistic behavior. *Social Science Information*, 21(2), 245-250.  
<https://journals.sagepub.com/doi/pdf/10.1177/053901882021002003>
- Hrdy, S. B., & Williams, G. C. (1983). Behavioral Biology and the Double Standard. Dans S. K. Wasser (Éd.), *Social Behavior of Female Vertebrates* (p. 3-17). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-735950-2.50006-2>
- Hubbard, R., Henifin, M. S., & Fried, B. (Éds.). (1979). *Women look at biology looking at women : A collection of feminist critiques*. G.K. Hall.
- Hull, D. L. (1978). A Matter of Individuality. *Philosophy of science*, 335-360.
- Huneman, P. (2010). Topological explanations and robustness in biological sciences. *Synthese*, 177(2), 213-245. <https://doi.org/10.1007/s11229-010-9842-z>
- Huneman, P. (Éd.). (2013). *Functions : Selection and mechanisms*. Springer.
- Huneman, P. (2018). Diversifying the picture of explanations in biological sciences : Ways of combining topology with mechanisms. *Synthese*, 195(1), 115-146. <https://doi.org/10.1007/s11229-015-0808-z>
- Huneman, P. (2019). How the Modern Synthesis Came to Ecology. *Journal of the History of Biology*, 52(4), 635-686.  
<https://doi.org/10.1007/s10739-019-09570-9>

- Hurlbert, S. H. (1997). Functional Importance vs Keystoneness : Reformulating Some Questions in Theoretical Biocenology. *Australian Journal of Ecology*, 22(4), 369-382. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1997.tb00687.x>
- Huxley, J. (1942). *Evolution : The Modern Synthesis*. George Allen & Unwin Ltd. <http://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.280031>
- Ingeman, K., Zhao, L. Z., Wolf, C., Williams, D. R., Ritger, A. L., Ripple, W. J., Kopecky, K. L., Dillon, E. M., DiFiore, B. P., Curtis, J. S., Csik, S. R., Bui, A., & Stier, A. C. (2022). Glimmers of hope in large carnivore recoveries. *Scientific Reports*, 12, 10005. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13671-7>
- Intemann, K. (2005). Feminism, Underdetermination, and Values in Science. *Philosophy of Science*, 72(5), 1001-1012. <https://doi.org/10.1086/508956>
- Intemann, K. (2010). 25 Years of Feminist Empiricism and Standpoint Theory : Where Are We Now? *Hypatia*, 25(4), 778-796. <https://doi.org/10.1111/j.1527-2001.2010.01138.x>
- IPBES. (2022). *Summary for policymakers of the methodological assessment of the diverse values and valuation of nature of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES)*. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6813144>
- IPCC. (2021). *Summary for Policymakers*. Cambridge University Press.
- Ives, A. R. (2005). Community Diversity and Stability : Changing Perspectives and Changing Definitions. Dans *Ecological Paradigms Lost : Routes of Theory Change* (p. 159-182). Elsevier Academic Press.
- Jacob, P. (2019). Intentionality. Dans E. N. Zalta (Éd.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Winter 2019). Metaphysics Research Lab, Stanford University. <https://plato.stanford.edu/archives/win2019/entries/intentionality/>
- Jameson, R. J., Kenyon, K. W., Johnson, A. M., & Wight, H. W. (1982). History and Status of Translocated Sea Otter Populations in North America. *Wildlife Society Bulletin*, 10(2), 100-107.
- Jamieson, D. (1998). Animal Liberation is an Environmental Ethic. *Environmental Values*, 7(1), 41-57.
- Janeiro-Otero, A., Newsome, T. M., van Eeden, L. M., Ripple, W. J., Dormann, C. F., & Dormann, C. F. (2020). Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation*, 243(108433). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108433>

- Jax, K. (2005). Function and “functioning” in ecology : What does it mean? *Oikos*, 111(3), 641-648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.13851.x>
- Jones, C. G., Lawton, J., & Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, 69(3), 373-386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Jordán, F. (2009). Keystone Species and Food Webs. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 364(1524), 1733-1741.
- Jordán, F., Liu, W., Davis, A. J., & Memmott, J. (2006). Topological Keystone Species : Measures of Positional Importance in Food Webs. *Oikos*, 112(3), 535-546.
- Jordán, F., Liu, W., & Mike, Á. (2009). Trophic field overlap : A new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling*, 220(21), 2899-2907. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.12.003>
- Jordán, F., & Scheuring, I. (2002). Searching for Keystones in Ecological Networks. *Oikos*, 99(3), 607-612. JSTOR.
- Jordán, F., Takács-Sánta, A., & Molnár, I. (1999). A Reliability Theoretical Quest for Keystones. *Oikos*, 86(3), 453-462. <https://doi.org/10.2307/3546650>
- Junker, T. (1996). Factors shaping Ernst Mayr’s concepts in the history of biology. *Journal of the History of Biology*, 29(1), 29-77. <https://doi.org/10.1007/BF00129696>
- Keller, E. F. (1982). Feminism and Science. *Signs: Journal of Women in Culture and Society*, 7(3), 589-602. <https://doi.org/10.1086/493901>
- Keller, E. F. (1983). *A Feeling for The Organism : The Life and Work of Barbara McClintock*. W.H. Freeman.
- Keller, E. F. (1985). *Reflections on Gender and Science*. Yale University Press.
- Keller, E. F. (1988). Feminist Perspectives On Science Studies. *Thesis Eleven*, 21(1), 65-81. <https://doi.org/10.1177/072551368802100105>
- Keller, E. F., & Longino, H. (Éds.). (1996). *Feminism & Science*. Oxford University Press.
- Kianpour, C. K., & Paez, E. (2022). Red in Tooth and Claw No More : Animal Rights and the Permissibility to Redesign Nature. *Environmental Values*, 31(2), 211-231. <https://doi.org/10.3197/096327121X16081160834777>
- Kotliar, N. B. (2000). Application of the New Keystone-Species Concept to Prairie Dogs : How Well Does It Work? *Conservation Biology*, 14(6), 1715-1721. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.98384.x>
- Lafferty, K. D., & Suchanek, T. H. (2016). Revisiting Paine’s 1966 Sea Star Removal Experiment, the Most-Cited Empirical Article in the American

- Naturalist. *The American Naturalist*, 188(4), 365-378.  
<https://doi.org/10.1086/688045>
- Lansing, M. (2002). Environmental Ethics, Green Politics and the History of Predator Biology. *Ethics, Place & Environment*, 5(1), 43-49.  
<https://doi.org/10.1080/13668790220146447>
- Laporte, L. F. (1983). Simpson's « Tempo and Mode in Evolution » Revisited. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 127(6), 365-417.
- Laporte, L. F. (1991). George G. Simpson, Paleontology, and the Expansion of Biology. Dans *Expansion of American Biology* (p. 80-106). Rutgers University Press.
- Laporte, L. F. (2013). A Novice's Biography of George Gaylord Simpson. *Earth Sciences History*, 32(1), 1-8.
- Larrère, C. (2012). Les éthiques environnementales. *Natures Sciences Sociétés*, 18(4), 405-413.
- Larrère, C., & Larrère, R. (1997). *Du bon usage de la nature : Pour une philosophie de l'environnement*. Aubier.
- Larrère, C., & Larrère, R. (2015). *Penser et agir avec la nature : Une enquête philosophique*. La Découverte.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lee, H.-E. (2000). *The History of Asiatic Department : Boston Museum of Fine Arts, Focused On The Far Eastern Arts* [Master's thesis].
- Lee, S. E. (1965). In Memoriam : Robert Treat Paine (1900-1965). *Archives of the Chinese Art Society of America*, 19, 6-7.
- Leonelli, S. (2019). What distinguishes data from models? *European Journal for Philosophy of Science*, 9(2), 22. <https://doi.org/10.1007/s13194-018-0246-0>
- Leopold, A. (1949). *A Sand County Almanac, and sketches here and there : With other essays on conservation from Round River*. Oxford University Press.
- Leopold, A., Sowls, L. K., & Spencer, D. L. (1947). A Survey of Over-Populated Deer Ranges in the United States. *The Journal of Wildlife Management*, 11(2), 162-177. <https://doi.org/10.2307/3795561>
- Levin, S. A., & Paine, R. T. (1974). Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71(7), 2744-2747.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.71.7.2744>
- Liboiron, M. (2021). *Pollution is colonialism*. Duke University Press.

- Linsdale, J. M. (1942). In Memoriam : Joseph Grinnell. *The Auk*, 59(2), 269-285. <https://doi.org/10.2307/4079557>
- Lloyd, E. A. (1995). Objectivity and the double standard for feminist epistemologies. *Synthese*, 104(3), 351-381.
- Lloyd, G. (1984). *The Man of Reason : « Male » and « Female » in Western Philosophy* (2<sup>e</sup> éd.). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780203423240>
- Long, K. (2013, août 2). Retired UW prof wins \$408,000 for groundbreaking ecology work. *The Seattle Times*. <https://www.seattletimes.com/seattle-news/retired-uw-prof-wins-408000-for-groundbreaking-ecology-work/>
- Longino, H. (1983). Beyond « Bad Science » : Skeptical Reflections on the Value-Freedom of Scientific Inquiry. *Science, Technology, & Human Values*, 8(1), 7-17.
- Longino, H. (1987). Can There Be A Feminist Science? *Hypatia*, 2(3), 51-64. <https://doi.org/10.1111/j.1527-2001.1987.tb01341.x>
- Longino, H. (1990). *Science as Social Knowledge : Values and Objectivity in Scientific Inquiry*. Princeton University Press.
- Longino, H. (1992). Taking Gender Seriously in Philosophy of Science. *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association, 1992*, 333-340. <https://doi.org/10.2307/192847>
- Longino, H. (1993). Essential tensions-Phase Two : Feminist, Philosophical and Social Studies of Science. Dans L. M. Antony & C. Witt (Éds.), *A Mind of One's Own : Feminist Essays on Reason and Objectivity* (2nd éd., p. 93-109). Westview Press.
- Longino, H. (1994). In Search of Feminist Epistemology. *The Monist*, 77(4), 472-485.
- Longino, H. (2002). *The Fate of Knowledge*. Princeton University Press.
- Longino, H., & Doell, R. (1983). Body, Bias, and Behavior : A Comparative Analysis of Reasoning in Two Areas of Biological Science. *Signs*, 9(2), 206-227.
- Love, A. C. (2008). Explaining Evolutionary Innovations and Novelties : Criteria of Explanatory Adequacy and Epistemological Prerequisites. *Philosophy of Science*, 75(5), 874-886. <https://doi.org/10.1086/594531>
- Lubchenco, J. (2016). Robert Treat Paine (1933–2016). *Nature*, 535(7612), 356. <https://doi.org/10.1038/535356a>
- Lugones, M., & Spelman, E. V. (1983). Have we got a theory for you ! Feminist theory, cultural imperialism and the demand for 'the woman's voice'. *Women's Studies International Forum*, 6(6), 573-581. [https://doi.org/10.1016/0277-5395\(83\)90019-5](https://doi.org/10.1016/0277-5395(83)90019-5)

- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3), 533-536. <https://doi.org/10.2307/1929601>
- MacArthur, R. (1957). On the Relative Abundance of Bird Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 43(3), 293-295. <https://doi.org/10.1073/pnas.43.3.293>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1964). Competition, Habitat Selection and Character Displacement in A Patchy Environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 51, 1207-1210. <https://doi.org/10.1073/pnas.51.6.1207>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- MacArthur, R., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. <https://press.princeton.edu/books/paperback/9780691088365/the-theory-of-island-biogeography>
- Malaterre, C., Dussault, A. C., Mermans, E., Barker, G., Beisner, B. E., Bouchard, F., Desjardins, E., Handa, I. T., Kembel, S. W., Lajoie, G., Maris, V., Munson, A. D., Odenbaugh, J., Poisot, T., Shapiro, B. J., & Suttle, C. A. (2019). Functional Diversity : An Epistemic Roadmap. *BioScience*, 69(10), 800-811. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz089>
- Maris, V. (2012). De la nature aux services écosystémiques – Une commodification de la nature. *Ecorev*, 38, 19-23.
- Maris, V. (2018). *La part sauvage du monde–Penser la nature dans l’Anthropocène*. Seuil.
- Maris, V., & Huchard, É. (2018). Interventionnisme et faune sauvage. *Les ateliers de l'éthique / The Ethics Forum*, 13(1), 115-142. <https://doi.org/10.7202/1055121ar>
- Maris, V., & Revéret, J.-P. (2009). Les limites de l'évaluation économique de la biodiversité. *Les ateliers de l'éthique / The Ethics Forum*, 4(1), 52-66. <https://doi.org/10.7202/1044581ar>
- Mayden, R. L. (1997). A Hierarchy of Species Concepts : The Denouement in the Saga of the Species Problem. Dans M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. R. Wilson (Éds.), *Species : The units of diversity*, (p. 381-423). Chapman and Hall.
- Mayr, E. (1942). *Systematics And The Origin Of Species*. Columbia University Press. <http://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.20284>

- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought : Diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press.
- McCann, K. S. (2005). Perspectives on diversity, structure and stability. Dans K. Cuddington & B. E. Beisner (Éds.), *Ecological paradigms lost : Routes of theory change*. Elsevier Academic Press.
- McShane, K. (2008). Convergence, Noninstrumental Value and the Semantics of 'Love' : Reply to Norton. *Environmental Values*, 17(1), 15-22. <https://doi.org/10.3197/096327108X271923>
- McShane, K. (2014). Individualist Biocentrism Vs. Holism Revisited. *Les ateliers de l'éthique/The Ethics Forum*, 9(2), 130-148.
- Menge, B. A. (1976). Organization of the New England Rocky Intertidal Community : Role of Predation, Competition, and Environmental Heterogeneity. *Ecological Monographs*, 46(4), 355-393. <https://doi.org/10.2307/1942563>
- Menge, B. A., Berlow, E., Blanchette, C., Navarrete, S., & Yamada, S. (1994). The Keystone Species Concept—Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. *Ecological Monographs*, 64(3), 249-286. <https://doi.org/10.2307/2937163>
- Menge, B. A., Iles, A. C., & Freidenburg, T. L. (2013). Keystone Species. Dans S. A. Levin (Éd.), *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)* (p. 442-457). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00081-2>
- Menge, B. A., & Lubchenco, J. (1981). Community Organization in Temperate and Tropical Rocky Intertidal Habitats : Prey Refuges in Relation to Consumer Pressure Gradients. *Ecological Monographs*, 51(4), 429-450. <https://doi.org/10.2307/2937323>
- Menge, B. A., Lubchenco, J., Ashkenas, L. R., & Ramsey, F. (1986). Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama : Direct and indirect consequences of food web complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 100(1), 225-269. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90164-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90164-4)
- Mermans, E. (2018). Changements climatiques, autonomie de la nature et souffrance animale : Repenser les frontières entre l'éthique animale et l'éthique environnementale. *Les Ateliers de l'Éthique / the Ethics Forum*, 13(1), 4-16. <https://doi.org/10.7202/1055115ar>
- Mermans, E. (2021). Le concept d'espèce culturelle clé de voûte : Enjeux conceptuels et de conservation. Dans E. Mermans & A. C. Dussault (Éds.), *Protéger l'environnement : De la science à l'action* (p. 129-172). Éditions Matériologiques.

- Mikkelson, G. (2011). Weighing Species. *Environmental Ethics*, 33(2), 185-196. <https://doi.org/10.5840/enviroethics201133220>
- Mikkelson, G. (2014). Richness Theory : From Value to Action. *Les Ateliers de l'éthique / The Ethics Forum*, 9(2), 99-109. <https://doi.org/10.7202/1026680ar>
- Mikkelson, G. (2018). Convergence And Divergence Between Ecocentrism And Sentientism Concerning Net Value. *Les Ateliers de l'éthique / The Ethics Forum*, 13(1), 101-114. <https://doi.org/10.7202/1055120ar>
- Mikkelson, G., & Chapman, C. A. (2014). Individualistic Environmental Ethics. *Environmental Ethics*, 36(3), 333-338.
- Millenium Ecosystem Assessment (Éd.). (2005). *Ecosystems and Human Well-Being : Synthesis*. Island Press.
- Mills, L. S., Soulé, M. E., & Doak, D. F. (1993). The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience*, 43(4), 219-224. <https://doi.org/10.2307/1312122>
- Morgenweck, R. O. (1994). *The Reintroduction of Gray Wolves to Yellowstone National Park and Central Idaho. Final Environmental Impact Statement*. (p. 65). U.S. Fish and Wildlife Service.
- Mossio, M., Saborido, C., & Moreno, A. (2010). *Fonctions : Normativité, téléologie et organisation*. Presses Universitaires de France. <https://www.cairn.info/les-fonctions-des-organismes-aux-artefacts--9782130574415-page-159.htm>
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F., & Calcagno, V. (2013). Extending the Concept of Keystone Species to Communities and Ecosystems. *Ecology Letters*, 16(1), 1-8. <https://doi.org/10.1111/ele.12014>
- Mouysset, L. (2020). La valeur de la biodiversité dans les débats scientifiques : Entre pluralisme et opérationnalité. Dans E. Mermans & A. C. Dussault (Éds.), *Penser la protection de l'environnement à partir de l'écologie*. Éditions Matériologiques.
- Naess, A. (1973). The shallow and the deep, long-range ecology movement. A summary. *Inquiry*, 16(1-4), 95-100. <https://doi.org/10.1080/00201747308601682>
- Nash, R. (1976). The Value of Wilderness. *Environmental History Review*, 1(3), 14-25. <https://doi.org/10.2307/3984308>
- Navarrete, S. A., & Menge, B. A. (1996). Keystone Predation and Interaction Strength : Interactive Effects of Predators on Their Main Prey. *Ecological Monographs*, 66(4), 409-429. <https://doi.org/10.2307/2963488>
- Neander, K. (1991). The teleological notion of « fonction ». *Australasian Journal of Philosophy*, 69(4), 454-468.

- Nelson, L. H. (1990). *Who Knows ? From Quine to a Feminist Empiricism*. Temple University Press.  
<http://catalogue.bnf.fr/ark:/12148/cb35539295s>
- Norton, B. G. (1984). Environmental Ethics and Weak Anthropocentrism. *Environmental Ethics*, 6(2), 131-148.
- Norton, B. G. (1991). *Toward Unity among Environmentalists*. Oxford University Press.
- Norton, J. D. (2003). A Material Theory of Induction. *Philosophy of Science*, 70(4), 647-670. <https://doi.org/10.1086/378858>
- Norton, J. D. (2021). *The Material Theory of Induction*. University of Calgary Press.
- Nosil, P., & Gompert, Z. (2022). Eco-evolutionary effects of keystone genes. *Science*, 376(6588), 30-31.  
<https://doi.org/10.1126/science.abo3575>
- Nunes-Neto, N., Moreno, A., & El-Hani, C. N. (2013). Function in ecology : An organizational approach. *Biology & Philosophy*, 29(1), 123-141.  
<https://doi.org/10.1007/s10539-013-9398-7>
- Nuñez, M. A., & Simberloff, D. (2005). Invasive Species and the Cultural Keystone Species Concept. *Ecology and Society*, 10(1).  
<https://doi.org/10.5751/ES-01342-1001r04>
- Odenbaugh, J. (2011). *Philosophical Themes in the Work of Robert H. MacArthur* (K. deLaplante, B. Brown, & K. A. Peacock, Éds.; p. 109-128). Elsevier.
- Odenbaugh, J. (2019). Functions in Ecosystem Ecology. *Philosophical Topics*, 47(1), 167-180. <https://doi.org/10.5840/philtopics20194719>
- Osawa, T. (2019). Perspectives on biodiversity informatics for ecology. *Ecological Research*, 34(4), 446-456. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12023>
- Otto-Portner, H., Scholes, B., Agard, J., Archer, E., Arneth, A., Bai, X., Barnes, D., Burrows, M., Chan, L., Cheung, W. L. (William), Diamond, S., Donatti, C., Duarte, C., Eisenhauer, N., Foden, W., Gasalla, M. A., Handa, C., Hickler, T., Hoegh-Guldberg, O., ... Ngo, H. (2021). *Scientific outcome of the IPBES-IPCC co-sponsored workshop on biodiversity and climate change*. Zenodo.  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.5031995>
- Paez, E. (2020a). Preserving nature for the benefit of all sentient individuals. *Animal Sentience*, 4(27). <https://doi.org/10.51291/2377-7478.1551>
- Paez, E. (2020b). A Kantian ethics of paradise engineering. *Analysis*, 80(2), 283-293. <https://doi.org/10.1093/analys/anz077>

- Paine, R. T. (1954). *Student notes taken during Ernst Mayr's spring 1954 Biology 40 course, Harvard University, 1954.*
- Paine, R. T. (1962a). Ecological Diversification in Sympatric Gastropods of the Genus *Busycon*. *Evolution*, 16(4), 515-523. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2406183>
- Paine, R. T. (1962b). Ecological Notes on a Gymnophalline Metacercaria from the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *The Journal of Parasitology*, 48(3), 509-509. <https://doi.org/10.2307/3275243>
- Paine, R. T. (1962c). Filter-Feeding Pattern and Local Distribution of the Brachiopod, *Discinisca strigata*. *Biological Bulletin*, 123(3), 597-604. <https://doi.org/10.2307/1539581>
- Paine, R. T. (1963a). Ecology of the Brachiopod *Glottidia pyramidata*. *Ecological Monographs*, 33(3), 187-213. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1942626>
- Paine, R. T. (1963b). Trophic Relationships of 8 Sympatric Predatory Gastropods. *Ecology*, 44(1), 63-73. <https://doi.org/10.2307/1933181>
- Paine, R. T. (1965). Natural History, Limiting Factors and Energetics of the Opisthobranch *Navanax Inermis*. *Ecology*, 46(5), 603-619. <https://doi.org/10.2307/1935000>
- Paine, R. T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *American Naturalist*, 65-75.
- Paine, R. T. (1969a). A Note on Trophic Complexity and Community Stability. *The American Naturalist*, 103(929), 91-93. <https://doi.org/10.1086/282586>
- Paine, R. T. (1969b). The *Pisaster*-*Tegula* Interaction : Prey Patches, Predator Food Preference, and Intertidal Community Structure. *Ecology*, 50(6). <https://doi.org/10.2307/1936888>
- Paine, R. T. (1971). A Short-Term Experimental Investigation of Resource Partitioning in a New Zealand Rocky Intertidal Habitat. *Ecology*, 52(6), 1096-1106. <https://doi.org/10.2307/1933819>
- Paine, R. T. (1973). *Archives de Belmont Hill School.*
- Paine, R. T. (1974). Intertidal Community Structure : Experimental Studies on the Relationship between a Dominant Competitor and Its Principal Predator. *Oecologia*, 15(2), 93-120.
- Paine, R. T. (1976). Size-Limited Predation : An Observational and Experimental Approach with the *Mytilus*-*Pisaster* Interaction. *Ecology*, 57(5), 858. <https://doi.org/10.2307/1941053>
- Paine, R. T. (1977). Controlled Manipulations in the Marine Intertidal Zone and their Contributions to Ecological Theory. Dans C. E. Goulden

- (Éd.), *Changing Scenes in the Natural Sciences, 1776-1976* (p. 245-270). Academy of Natural Sciences.
- Paine, R. T. (1980). Food Webs : Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49(3), 667-685. <https://doi.org/10.2307/4220>
- Paine, R. T. (1991). Between Scylla and Charybdis : Do Some Kinds of Criticism Merit a Response? *Oikos*, 62(1), 90-92. <https://doi.org/10.2307/3545452>
- Paine, R. T. (1994). *Marine Rocky Shores and Community Ecology : An Experimentalist's Perspective* (O. Kinne, Éd.; Vol. 4). International Ecology Institute.
- Paine, R. T. (1995). A Conversation on Refining the Concept of Keystone Species. *Conservation Biology*, 9(4), 962-964. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040962.x>
- Paine, R. T. (2010). Food Chain Dynamics and Trophic Cascades in Intertidal Habitats. Dans J. Terborgh & J. A. Estes (Éds.), *Trophic cascades : Predators, prey, and the changing dynamics of nature* (p. 21-35). Island Press.
- Paine, R. T. (2012). *Interview with Robert T. Paine, July 30, 2012*. UGA Special Collections Libraries Oral Histories. <https://soundcloud.com/russelllibraryoralhistory/rbrl416esa-001-paine>
- Paine, R. T. (2013a). Frederick Edward Smith 1920–2012. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 94(1), 20-23. JSTOR.
- Paine, R. T. (2013b, novembre). *Biodiversity, Conservation and Nature's Dynamical Fabric* [Conférence]. [https://www.expo-cosmos.or.jp/english/cosmos/album/album\\_21.html](https://www.expo-cosmos.or.jp/english/cosmos/album/album_21.html)
- Paine, R. T., & Vadas, R. L. (1969). The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. *Limnology and Oceanography*, 14(5), 710-719. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.5.0710>
- Palmer, C. (2015). Against the View That We Are Normally Required to Assist Wild Animals. *Relations. Beyond Anthropocentrism*, 3(2), 203-210. <https://doi.org/10.7358/rela-2015-002-palm>
- Palmer, C. (2018). Conservation Strategies in a Changing Climate—Moving Beyond an “Animal Liberation/Environmental Ethics” Divide. *Les Ateliers de l'éthique / The Ethics Forum*, 13(1), 17-42. <https://doi.org/10.7202/1055116ar>
- Palumbi, S. R., Estes, J. A., Kareiva, P., Levin, S. A., Lubchenco, J., & Power, M. E. (2017). Robert Treat Paine III (1933–2016). *Proceedings*

- of the *National Academy of Sciences*, 114(27), 6881-6882.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1706692114>
- Peterson, R. T. (1965). In Memoriam : Ludlow Griscom. *The Auk*, 82(4), 598-605. <https://doi.org/10.2307/4083222>
- Platten, S., & Henfrey, T. (2009). The Cultural Keystone Concept : Insights from Ecological Anthropology. *Human Ecology*, 37(4), 491-500. <https://doi.org/10.1007/s10745-009-9237-2>
- Plumwood, V. (1991). Nature, Self, and Gender : Feminism, Environmental Philosophy, and the Critique of Rationalism. *Hypatia*, 6(1), 3-27. JSTOR.
- Plumwood, V. (2021). *Dans l'œil du crocodile. L'humanité comme proie* (P. Madelin, Trad.). Wildproject.
- Plunkett, D. (2016). Conceptual History, Conceptual Ethics, and the Aims of Inquiry : A Framework for Thinking about the Relevance of the History/Genealogy of Concepts to Normative Inquiry. *Ergo, an Open Access Journal of Philosophy*, 3. <https://doi.org/10.3998/ergo.12405314.0003.002>
- Plunkett, D., & Cappelen, H. (2020). A Guided Tour Of Conceptual Engineering and Conceptual Ethics. Dans H. Cappelen, D. Plunkett, & A. Burgess (Éds.), *Conceptual Engineering and Conceptual Ethics* (p. 1-26). Oxford: Oxford University Press.
- Poisot, T., Bergeron, G., Cazelles, K., Dallas, T., Gravel, D., MacDonald, A., Mercier, B., Violet, C., & Vissault, S. (2021). Global knowledge gaps in species interaction networks data. *Journal of Biogeography*, 48(7), 1552-1563. <https://doi.org/10.1111/jbi.14127>
- Poisot, T., LaBrie, R., Larson, E., Rahlin, A., & Simmons, B. I. (2019). Data-based, synthesis-driven : Setting the agenda for computational ecology. *Ideas in Ecology and Evolution*, 12. <https://doi.org/10.24908/iee.2019.12.2.e>
- Popper, K. R. (1978). *La logique de la découverte scientifique*. Payot.
- Power, M. E. (1992). Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs : Do Plants Have Primacy. *Ecology*, 73(3), 733-746. <https://doi.org/10.2307/1940153>
- Power, M. E., Dietrich, W. E., & Sullivan, K. O. (1998). Experimentation, Observation, and Inference in River and Watershed Investigation. Dans W. J. Resetarits & J. Bernardo (Éds.), *Experimental Ecology : Issues and Perspectives* (p. 113-132). Oxford University Press.
- Power, M. E., Estes, J. A., Kareiva, P., Levin, S. A., Lubchenco, J., & Palumbi, S. R. (2018). *Robert T. Paine (1933-2016)*. National Academy

- of Sciences. <http://www.nasonline.org/member-directory/deceased-members/40334.html>
- Power, M. E., Matthews, W. J., & Stewart, A. J. (1985). Grazing Minnows, Piscivorous Bass, and Stream Algae : Dynamics of a Strong Interaction. *Ecology*, 66(5), 1448-1456. <https://doi.org/10.2307/1938007>
- Power, M. E., & Mills, L. S. (1995). The Keystone Cops Meet in Hilo. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(5), 182-184. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89047-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89047-3)
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., & Paine, R. T. (1996). Challenges in the Quest for Keystones. *BioScience*, 46(8), 609-620. <https://doi.org/10.2307/1312990>
- Prenatt, H. (1998). *Belmont Hill School 1923-1998. An Anniversary Album*. Belmont Hill School.
- Quine, W. V. O. (1951). Two Dogmas of Empiricism. *Philosophical Review*, 60(1), 20-43.
- Rainger, R. (1981). The continuation of the morphological tradition : American paleontology, 1880–1910. *Journal of the History of Biology*, 14(1), 129-158. <https://doi.org/10.1007/BF00127518>
- Rainger, R. (2001). Subtle Agents for Change : The Journal of Paleontology, J. Marvin Weller, and Shifting Emphases in Invertebrate Paleontology, 1930-1965. *Journal of Paleontology*, 75(6), 1058-1064.
- Ramée, D. (Daniel). (1868). *Dictionnaire Général des termes d'architecture : En français, allemand, anglais et italien*. Paris : C. Reinwald, Libraire-Éditeur. <http://archive.org/details/dictionnairegn00ram>
- Real, L. A., & Brown, J. H. (Éds.). (1991). *Foundations of Ecology : Classic Papers with Commentaries*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/F/bo3613618.html>
- Regan, T. (1975). The Moral Basis of Vegetarianism. *Canadian Journal of Philosophy*, 5(2), 181-214. <https://doi.org/10.2307/40230566>
- Regan, T. (1983). *The Case for Animal Rights*. Routledge & Kegan Paul.
- Reichenbach, H. (1938). *Experience and prediction; : An analysis of the foundations and the structure of knowledge, by Hans Reichenbach ..* The University of Chicago Press. <http://archive.org/details/experiencepredic00reic>
- Resetarits, W. J., & Bernardo, J. (Éds.). (1998). *Experimental Ecology : Issues and Perspectives*. Oxford University Press.

- Resetarits, W. J., Bernardo, J., & Fischman, J. (1995). The Role of Experiments in Ecology. *Science*, 270(5236), 561-564.
- Reydon, T. A. C. (2005). On the nature of the species problem and the four meanings of 'species'. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36(1), 135-158. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2004.12.004>
- Riedman, M. L., & Estes, J. A. (1988). A Review of the History, Distribution and Foraging Ecology of Sea Otters. Dans G. R. VanBlaricom & J. A. Estes (Éds.), *The Community Ecology of Sea Otters* (Vol. 65). Springer-Verlag.
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2004). Wolves and the Ecology of Fear : Can Predation Risk Structure Ecosystems? *BioScience*, 54(8), 755-766.
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone : The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1), 205-213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.005>
- Ripple, W. J., Chapron, G., López-Bao, J. V., Durant, S. M., Macdonald, D. W., Lindsey, P. A., Bennett, E. L., Beschta, R. L., Bruskotter, J. T., Campos-Arceiz, A., Corlett, R. T., Darimont, C. T., Dickman, A. J., Dirzo, R., Dublin, H. T., Estes, J. A., Everatt, K. T., Galetti, M., Goswami, V. R., ... Zhang, L. (2016). Saving the World's Terrestrial Megafauna. *BioScience*. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw092>
- Ripple, W. J., Larsen, E. J., Renkin, R. A., & Smith, D. W. (2001). Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation*, 102(3), 227-234. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00107-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00107-0)
- Roberts, S. (2016, juin 18). Robert Paine, Ecologist Who Found 'Keystone Species,' Dies at 83. *The New York Times*. <https://www.nytimes.com/2016/06/18/science/robert-paine-ecologist-who-found-keystone-species-dies-at-83.html>
- Rolston, H., III. (1975). Is There an Ecological Ethic? *Ethics*, 85(2), 93-109.
- Rolston, H., III. (1988). *Environmental Ethics* (Temple University Press). [http://www.temple.edu/tempress/titles/489\\_reg\\_print.html](http://www.temple.edu/tempress/titles/489_reg_print.html)
- Root, R. B. (1979). Robert T. Paine, President 1979-1980. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 60(3), 156-157. JSTOR.

- Rothstein, S. I. (2010). In Memoriam : Barbara Blanchard Dewolfe, 1912–2008. *The Auk*, 127(1), 235-237. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.127.1.235>
- Routley, R. (1973). Is There a Need for a New, an Environmental, Ethic? Dans *Proceedings of the XVth World Congress of Philosophy 17th to 22nd September* (Sofia Press, p. 205-210).
- Ruphy, S. (2015). Rôle des valeurs en science : Contributions de la philosophie féministe des sciences. *Écologie & politique*, 51, 41-54.
- Saarinen, E. (Éd.). (1982). *Conceptual Issues in Ecology*. Springer.
- Sagoff, M. (1984). Animal Liberation and Environmental Ethics : Bad Marriage, Quick Divorce. *Philosophy & Public Policy Quarterly*, 4(2), 297-307. <https://doi.org/10.13021/G8PPPQ.41984.1177>
- Schmitt, S. (2019). Homologie unité de plan : Vers un archétype segmenté. Dans *Histoire d'une question anatomique : La répétition des parties* (p. 131-193). Publications scientifiques du Muséum. <http://books.openedition.org/mnhn/1995>
- Searing, S. E. (1986). Further Readings on Feminism and Science. Dans *Feminist Approaches to Science* (p. 191-195). Pergamon Press.
- Sellars, W. (1953). Inference and Meaning. *Mind*, 62(247), 313-338.
- Sepkoski, D. (2009). The Emergence of Paleobiology. Dans D. Sepkoski & M. Ruse (Éds.), *The Paleobiological Revolution* (p. 15-42). University of Chicago Press.
- Sepkoski, D. (2012). *Rereading the Fossil Record : The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/R/bo12778556.html>
- Sepkoski, D., & Ruse, M. (Éds.). (2009). *The Paleobiological Revolution*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/P/bo6058048.html>
- Serano, J. (2007). *Whipping Girl. A Transsexual Woman on Sexism and the Scapegoating of Femininity*. Seal Press.
- Serano, J. (2016). *OUTSPOKEN: A Decade of Transgender Activism and Trans Feminism*. Switch Hitter Press.
- Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K., & Hiraldo, F. (2008). Top Predators as Conservation Tools : Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 1-19. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545>

- Sessions, R. (1991). Deep Ecology versus Ecofeminism : Healthy Differences or Incompatible Philosophies? *Hypatia*, 6(1), 90-107. <https://doi.org/10.1111/j.1527-2001.1991.tb00211.x>
- Siipi, H. (2008). Dimensions of naturalness. *Ethics & the Environment*, 13(1), 71-103.
- Silliman, B. R., Kareiva, P., & Pfister, C. A. (2017). In Memoriam : Robert Treat Paine III (1933–2016), An Outsized American Naturalist. *The American Naturalist*, 189(1), xi-xv. <https://doi.org/10.1086/689447>
- Simberloff, D. (1974). Equilibrium Theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 161-182.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, Umbrellas, and Keystones : Is Single-Species Management Passé in the Landscape Era? *Biological Conservation*, 83(3), 247-257. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5)
- Simberloff, D., & Wilson, E. O. (1969). Experimental Zoogeography of Islands : The Colonization of Empty Islands. *Ecology*, 50(2), 278-296. <https://doi.org/10.2307/1934856>
- Simberloff, D., & Wilson, E. O. (1970). Experimental Zoogeography of Islands. A Two-Year Record of Colonization. *Ecology*, 51(5), 934-937. <https://doi.org/10.2307/1933995>
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press.
- Simpson, G. G. (1949). *The Meaning of Evolution*. Yale University Press.
- Simpson, G. G., & Roe, A. (1939). *Quantitative Zoology. Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals*. The Mapple Press Company. <http://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.19161>
- Singer, P. (1974). All animals are equal. *Philosophical Exchange*, 1(5), 103-116.
- Singer, P. (1975). *Animal Liberation : A New Ethics for Our Treatment of Animals*. New York Review : Distributed by Random House.
- Smith, F. E. (1963). Population Dynamics in *Daphnia magna* and a New Model for Population Growth. *Ecology*, 44(4), 651-663. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1933011>
- Smith, F. E., & Baylor, E. R. (1960). Bees, *Daphnia*, and Polarized Light. *Ecology*, 41(2), 360-363. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/1930229>
- Smith, J. M. (1984). Evolution : Palaeontology at the high table. *Nature*, 309(5967), 401-402. <https://doi.org/10.1038/309401a0>
- Solomon, M. (2001). *Social Empiricism*. A Bradford Book.

- Some Animals Are More Equal than Others : Keystone Species and Trophic Cascades*. (2016). [Documentaire]. Howard Hughes Medical Institute. <http://media.hhmi.org/biointeractive/films/TrophicCascades.html>
- Soulé, M. E. (1985). What Is Conservation Biology? *BioScience*, 35(11), 727-734. <https://doi.org/10.2307/1310054>
- Soulé, M. E. (1987). History of the Society for Conservation Biology : How and why we got there. *Conservation Biology*, 1(1), 4-5.
- Soulé, M. E., Estes, J. A., Berger, J., & Del Rio, C. M. (2003). Ecological Effectiveness : Conservation Goals for Interactive Species. *Conservation Biology*, 17(5), 1238-1250. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01599.x>
- Stolzenburg, W. (2008). *Where the wild things were : Life, death, and ecological wreckage in a land of vanishing predators* (1st U.S. ed.). Bloomsbury. <http://catdir.loc.gov/catdir/toc/ecip0810/2008002392.html>
- Stone, R. (1995). Taking a New Look at Life Through a Functional Lens. *Science*, 269(5222), 316-317. <https://doi.org/10.1126/science.269.5222.316>
- Summerhayes, V. S., & Elton, C. S. (1923). Introduction. *Journal of Ecology*, 11(2), 214-216. <https://doi.org/10.2307/2255863>
- The International Boys' Schools Coalition (IBSC). (2018). *Thoughts from IBSC on Transgender Conversations at Your School February 2018*.
- Tirrell, L. (1999). Derogatory Terms : Racism, Sexism and the Inferential Role Theory of Meaning. Dans *Language and Liberation : Feminism, Philosophy and Language*, (p. 41-79). SUNY Press.
- Trautman, M. B. (1977). In Memoriam : Margaret Morse Nice. *The Auk*, 94(3), 430-441.
- Traweek, S. (1988). *Beamtimes and Lifetimes : The World of High Energy Physicists*. Harvard University Press.
- Tuana, N. (Éd.). (1989). *Feminism & Science*. Indiana University Press.
- Turnbull, M. G. (2017). Underdetermination in science : What it is and why we should care. *Philosophy Compass*, 13(2), e12475. <https://doi.org/10.1111/phc3.12475>
- Underwood, A. (1991). *The Logic of Ecological Experiments : A Case History From Studies of the Distribution of Macro-Algae on Rocky Intertidal Shores*. <https://doi.org/10.1017/S0025315400053509>
- Vaggi, F., & Csikász-Nagy, A. (2012). "Keystone Species" of Molecular Interaction Networks. Dans F. Jordán & S. E. Jørgensen (Éds.), *Developments in Environmental Modelling* (Vol. 25, p. 73-88). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59396-2.00005-5>

- Van Valen, L. (1971). Adaptive Zones and the Orders of Mammals. *Evolution*, 25(2), 420-428. <https://doi.org/10.2307/2406935>
- Van Valen, L. (1976). Ecological Species, Multispecies, and Oaks. *Taxon*, 25(2/3), 233. <https://doi.org/10.2307/1219444>
- VanBlaricom, G. R., & Estes, J. A. (1988). *The community ecology of sea otters*. Springer-Verlag.
- Vellend, M. (2017). The Biodiversity Conservation Paradox. *American Scientist*, 105(2), 94-101. <https://doi.org/10.1511/2017.105.2.94>
- Vellend, M. (2019). The Behavioral Economics of Biodiversity Conservation Scientists. *Philosophical Topics*, 47(1), 219-238.
- Warren, K. J. (2000). *Ecofeminist Philosophy : A Western Perspective on What It Is and Why It Matters*. Rowman & Littlefield.
- Warren, M. A. (1983). The Rights of the Nonhuman World. Dans R. Elliot & G. Arran (Éds.), *Environmental Philosophy : A Collection of Readings* (p. 109-131). The Pennsylvania State University Press.
- Westra, L. (1997). Why Norton's Approach is Insufficient for Environmental Ethics. *Environmental Ethics*, 19(3), 279-297.
- Wetmore, A. (1957). In Memoriam : James Lee Peters. *The Auk*, 74(2), 167-173. <https://doi.org/10.2307/4081709>
- Whipple, S., Bowser, G., Harvey, R., & Roberts, N. S. (2021). The Field Experience as a Potential Barrier to Underrepresented Minority Student Participation in Ecological Sciences. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 102(4), 1-11.
- Whiting, D. (2006). Conceptual Role Semantics. Dans *Internet Encyclopedia of Philosophy*. <https://iep.utm.edu/conc-rol/>
- Whitmore, F. C. (1973). Memorial to Alfred Sherwood Romer. *Geological Society of America*, 05, 1-10.
- Whyte, K. (2020). Sciences of Consent. Indigenous Knowledge, Governance Value, and Responsibility. Dans S. Crasnow & K. Intemann (Éds.), *The Routledge Handbook of Feminist Philosophy of Science* (p. 117-130).
- Wilbur, H. M. (1998). 1996 Sewall Wright Award : Robert T. Paine. *The American Naturalist*, 151(1), i-i. <https://doi.org/10.1086/513833>
- Wilson, E. O., & Simberloff, D. (1969). Experimental Zoogeography of Islands : Defaunation and Monitoring Techniques. *Ecology*, 50(2), 267-278. <https://doi.org/10.2307/1934855>
- Winsor, M. P. (2005). Eloge : Ernst Mayr, 1904–2005. *Isis*, 96(3), 415-418. JSTOR. <https://doi.org/10.1086/447752>
- Worm, B., & Paine, R. T. (2016). Humans as a Hyperkeystone Species. *Trends in Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.05.008>

- Wyckoff, J. (2014). Linking Sexism and Speciesism. *Hypatia*, 29(4), 721-737.  
<https://doi.org/10.1111/hypa.12098>
- Yong, E. (2013). Scientific families : Dynasty. *Nature News*, 493(7432), 286. <https://doi.org/10.1038/493286a>
- Young, D. D. (1980). The Keystone Species Concept. *The American Biology Teacher*, 42(5), 312-324. <https://doi.org/10.2307/4446950>
- Zimmerman, M. E. (1993). *Environmental philosophy : From animal rights to radical ecology* (1st éd.). Prentice-Hall.
- Ziontz, A. J., & Wilkinson, C. (2009). Recovering Lost Property : Ozette, Tatoosh, and Waadah. Dans *A Lawyer in Indian Country* (p. 68-78). University of Washington Press.  
<https://www.jstor.org/stable/j.ctvcwndv6.14>