



HAL
open science

Biologie et complexité : histoire et modèles du commensalisme

Brice Poreau

► **To cite this version:**

Brice Poreau. Biologie et complexité : histoire et modèles du commensalisme. Ecologie, Environnement. Université Claude Bernard - Lyon I, 2014. Français. NNT : 2014LYO10114 . tel-01063917

HAL Id: tel-01063917

<https://theses.hal.science/tel-01063917>

Submitted on 15 Sep 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON
Délivrée par
L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON 1
En vue de l'obtention du
DIPLOME DE DOCTORAT
(Arrêté du 7 août 2006)

Soutenue publiquement le 4 juillet 2014
Par

Brice POREAU

Spécialité
Histoire, philosophie et épistémologie des sciences, des techniques et des technologies
Ecole doctorale
485 – EPIC

Biologie et complexité : histoire et modèles du commensalisme

Directeur de thèse : Olivier PERRU

Jury :

Stéphane TIRARD	Rapporteur
Professeur d'université, Université de Nantes	
Marie-Claire VAN DYCK	Rapporteur
Chercheur qualifié, Fondation Morren	
Professeur, Université catholique de Louvain	
Olivier PERRU	Directeur
Professeur d'université, Université de Lyon	
Pascal NOUVEL	Président
Professeur d'université, Université de Montpellier	

Et pourtant, rien au monde ne peut empêcher l'homme de se sentir né pour la liberté.

Jamais, quoi qu'il advienne, il ne peut accepter la servitude ; car il pense.

Simone Weil, *Oppression et liberté*

Résumé: Le commensalisme est une association biologique au sein de laquelle le commensal obtient un avantage, alors que son hôte n'obtient ni avantage, ni désavantage. Ce type d'association est théorisé durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle, notamment par Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894). Zoologiste belge, professeur à l'université de Louvain, il propose dans son ouvrage de 1875 intitulé *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, 264 exemples d'associations qu'il classe parmi le commensalisme. Ses travaux ont un retentissement majeur dans l'univers des zoologistes de son époque. Le concept de commensalisme perdure alors jusqu'au vingt-et-unième siècle et interroge sur les notions d'individualité, d'individuation et d'association. Notre étude porte non seulement sur le développement de ce concept au cours du dix-neuvième siècle, que nous démontrons par de nombreux documents inédits issus des archives de Pierre-Joseph Van Beneden, mais aussi sur la pérennité du concept jusqu'à nos jours. Le commensalisme est interprété comme un « marqueur » de l'émergence de nouvelles sciences du vivant : la microbiologie et l'écologie. Plus qu'un concept scientifique, le commensalisme apparaît alors comme un concept illustrant la complexité du vivant.

Title: Biology and complexity: history and models of commensalism

Summary: Commensalism is a biological association in which one partner (the commensal) benefits while neither harming nor benefitting the host. Parasitism and mutualism were well defined during the nineteenth century and commensalism was theorized during the second part of that century. Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894), a Belgian professor at the University of Louvain, developed this concept of commensalism. In his 1875 publication *Animal Parasites and Messmates*, Van Beneden presented 264 examples of commensalism. His conception was widely accepted by his contemporaries and commensalism has continued to be used as a concept right up to the present day. Our thesis examines the development of commensalism during the nineteenth century and the use of the concept in modern science. We have used hitherto unpublished archival material for Pierre-Joseph Van Beneden to explore the pertinence of his concept. From an epistemological point of view, commensalism can be seen as a marker of the new domains in the life sciences: microbiology and ecology. Through their use of different models of the concept, these two sciences gave a new sense to commensalism. Beyond being simply a scientific concept, commensalism illustrates the complexity of life.

Mots-clés: Commensalisme, associations biologiques, Pierre-Joseph Van Beneden, modèles mathématiques, écologie, microbiologie, individuation, histoire des sciences, épistémologie

Keywords: Commensalism, biological associations, Pierre-Joseph Van Beneden, mathematical models, ecology, microbiology, individuation, history of sciences, epistemology.

Thèse préparée au Laboratoire S2HEP, Bâtiment « La Pagode », 38 bd Niels Bohr, La Doua, Université Claude Bernard Lyon 1, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

Remerciements

Je remercie tout d'abord Olivier Perru. Merci de m'avoir transmis la passion de l'histoire et de la philosophie des sciences. Merci de m'avoir fait confiance durant toutes ces années et de m'avoir encouragé à poursuivre mes travaux. J'espère avoir été à la hauteur de tes attentes.

Je remercie tous les membres du laboratoire S2HEP, enseignants-chercheurs, doctorants, pour leur aide, pour leur point de vue sur l'histoire des sciences et pour leur soutien dans cette dernière ligne droite.

Je remercie les personnels très accueillants des bibliothèques de Lyon (Bibliothèque municipale, université Lyon 1, université Lyon 3), Paris (BNF, Institut Pasteur, Archives nationales, Museum national d'Histoire naturelle), de Rennes, Marseille, ou encore Genève. Grâce à eux, de nouvelles idées ont pu permettre d'avancer sur ma thématique de recherche.

Je remercie les membres des sociétés savantes qui aident les jeunes générations : la Société d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie, la Société linnéenne de Lyon, la Société Française d'Histoire de la Médecine.

Je remercie Mme Van Dyck pour son accueil à Louvain-la-Neuve, et pour m'avoir permis d'effectuer le travail de recherche que je présente ici. Merci également d'avoir accepté d'être rapporteur.

Je remercie Stéphane Tirard pour avoir accepté de juger cette thèse en tant que rapporteur et membre du jury.

Je remercie Pascal Nouvel pour avoir également accepté de juger cette thèse en tant que président et membre du jury.

Enfin, je remercie mes proches, mes parents, mes grands-parents, mon frère, ma femme, et ma fille.

Introduction

L'histoire du commensalisme du dix-neuvième siècle à nos jours est une histoire des sciences singulière. Elle nous fait traverser trois siècles au cours desquels les sciences du vivant ont pris un essor sans précédent. Cette histoire est aussi un « marqueur » de l'émergence de nouvelles sciences du vingtième siècle dont la vie est le domaine *princeps* d'étude, tel est le cas de l'écologie. Le projet de cette thèse peut paraître ambitieux. Produire l'histoire d'un concept est difficile. La principale raison est qu'en tant que concept, il est souvent réemployé dans des disciplines connexes de celle pour laquelle il a été créé. Le sens du concept peut alors changer, ou se figer. Ce sont ainsi les autres concepts avec lesquels il interagit qui peuvent s'en trouver bouleversés. Les associations biologiques sont un sujet d'étude passionnant. Si l'adjectif biologique est joint au nom association, c'est principalement pour recentrer l'histoire des concepts d'associations au sein des sciences de la vie. Implicitement, cela signifie que les associations peuvent être autres que biologiques. L'action sociale, comme le mentionne Michel Serres, est ce qui vient en premier à l'esprit dans notre univers contemporain.

Retour donc à la nature ! Cela signifie : au contrat exclusivement social ajouter la passation d'un contrat naturel de symbiose et de réciprocité où notre rapport aux choses laisserait maîtrise et possession pour l'écoute admirative, la réciprocité, la contemplation et le respect, où la connaissance ne supposerait plus la propriété, ni l'action la maîtrise, ni celles-ci leurs résultats ou conditions stercoraires¹.

Décrivant le « contrat naturel », Michel Serres propose en même temps une vision philosophique. De fait, nous le voyons en quelques mots, l'association biologique est certes un concept des sciences du vivant, mais n'est-il pas également emprunté, voire même issu de la sociologie, de l'économie, de la philosophie ?

Nous voulons produire une histoire du commensalisme, aussi est-il essentiel de se référer aux travaux antérieurs en histoire et philosophie des sciences concernant les associations biologiques. Les premiers travaux que nous souhaitons aborder sont ceux d'Olivier Perru. Source majeure des études des associations biologiques en France, ils portent sur l'association en général versus l'individualité². Ils mettent en lumière le concept général

¹ Serres M., *Le contrat naturel*, Flammarion, Champs, Paris, 1992, p. 67.

² Perru O., *Analyse épistémologique des concepts d'individualité et d'association, les degrés de l'association*, Thèse d'université, Université de Paris I, Paris, Panthéon-Sorbonne, 1996.

d'association biologique au regard des travaux de grands scientifiques comme Milne-Edwards³. Un exemple spécifique d'association est plus particulièrement étudié : il s'agit de la symbiose⁴. Issu des recherches de naturalistes de la seconde moitié du dix-neuvième siècle, le concept de symbiose est décrit à travers l'exemple des lichens par Simon Schwendener (1829-1919)⁵. Une décennie plus tard, Albert Bernhard Frank (1839-1900) et Anton de Bary (1831-1888) vont élargir le concept de symbiose⁶. Avec une acception plus large par rapport aux descriptions *princeps*, la symbiose est ainsi confrontée avec d'autres types d'associations biologiques décrites antérieurement comme le mutualisme (la symbiose est-elle une forme de mutualisme, avec un gain plus important ?), et le parasitisme (la symbiose est-elle l'opposé du parasitisme ?). Au final, « une raison pour laquelle le texte de De Bary peut être considéré comme fondateur est qu'il se prête à une multiplicité de lectures du phénomène biologique de symbiose, en maintenant un fondement commun : le vivre ensemble⁷».

Parallèlement à ces travaux d'histoire des sciences, d'autres auteurs, en particulier anglo-saxons, se sont intéressés aux associations biologiques. L'apport de Jan Sapp est primordial dans ce contexte. La symbiose est également l'association de choix pour Jan Sapp. Cependant, l'histoire de ce concept n'est pas si aisée, la terminologie étant en effet multiple. Ainsi, trois types de symbiose peuvent être décrits, selon s'il s'agit d'interactions entre partenaires extérieurs et séparés, entre partenaires dont l'un se trouve à l'intérieur de l'autre, ou encore s'il y a une relation intracellulaire. Les termes exacts sont respectivement l'ectosymbiose (partenaires externes), l'endosymbiose (partenaires internes), l'endocytobiose (au niveau intracellulaire). Ainsi, plus qu'une association entre deux êtres biologiques distincts, la symbiose possède cette spécificité de fusion au niveau cellulaire. Les développements historiques au cours du vingtième siècle vont alors être différents, dans un premier temps entre ce type d'associations biologiques et d'autres comme le commensalisme. Ainsi, la symbiose peut être vue comme une histoire de la biologie cellulaire⁸. De plus, la symbiose qui semblait être un concept restrictif, est « élargie » par De Bary, pour permettre

³ Perru O., Le concept d'individualité biologique chez Milne-Edwards, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1997, 4(2), pp. 147-172.

⁴ Perru O., Qu'est-ce que la symbiose ?, *Revue des questions scientifiques*, 1997, 168(2), pp. 113-136.

⁵ Schwendener S., *Untersuchungen über den Flechtenthallus*, Leipzig, 1860.

Schwendener S., *Untersuchungen über den Flechtenthallus III, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, 1868, 6, 195-207.

⁶ De Bary A., De la symbiose, *Revue internationale des Sciences*, 1879, 3, 301-309.

⁷ Perru O., *De la société à la symbiose, une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants. Volume 1: 1860-1930*, Vrin, Paris, 2010, 2^{ème} édition, p. 119.

⁸ Sapp J., Symbiosis in cell Evolution : an origin story, *Endocytobiology and Cell Research*, 1990, 7, 5-36.

une utilisation bien au-delà de l'exemple historique des lichens⁹. Nous pouvons retenir deux enseignements importants pour notre étude sur l'histoire du commensalisme :

- L'orientation de l'utilisation du concept d'association biologique en général, et de la symbiose en particulier, d'une discipline, la botanique, vers une science naissante au vingtième siècle : l'écologie.
- Le lien fort avec la biologie cellulaire, dont les développements seront majeurs au cours du vingtième siècle.

Les précédents travaux cités, d'Olivier Perru et Jan Sapp, donnent un aperçu du contexte international dans lequel nous allons entreprendre une histoire du commensalisme.

Enfin, un troisième auteur doit ici être mentionné dès l'introduction, il s'agit de Léo Coutellec. Il a entrepris une étude de l'origine du concept de commensalisme en biologie¹⁰. Il est ainsi l'un des premiers historiens des sciences dont le travail s'est centré sur le commensalisme précisément. Ses travaux ont permis de montrer que l'histoire du commensalisme, de par son origine, est une histoire faisant partie de celle, plus générale, des associations biologiques, et nous démontrerons qu'il y a des traits convergents, mais qu'elle se distingue clairement de l'histoire d'associations plus spécifiques comme la symbiose. L'histoire du commensalisme, si elle doit se fonder sur les travaux précédemment décrits, a son originalité, sa pertinence. Elle n'est pas une histoire du parasitisme ou une histoire de la symbiose remaniée avec une terminologie différente, elle est véritablement singulière. Nous allons le prouver.

Après avoir posé le problème de la pertinence ou de la légitimité d'une nouvelle catégorisation des interactions interspécifiques, nous avons circonscrit un peu mieux le concept de commensalisme. Il s'est avéré que celui-ci était loin d'être simple. Chez Van Beneden, et après lui, le commensalisme a difficilement trouvé une autonomie conceptuelle, les limites à lui assigner étant très mouvantes, et on l'a souvent confondu ou assimilé au parasitisme ou au mutualisme. Mais tout l'intérêt de s'intéresser se situe ici : il pose d'autres problèmes, que l'apparent consensus sur le mutualisme ou le parasitisme n'ont pas permis de soulever¹¹.

⁹ Sapp J., *Evolution by association. A history of symbiosis*, Oxford University Press, New York, 1994.

¹⁰ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, Mémoire de Master Recherche, Université Lyon1, Lyon, 2007.

¹¹ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, Mémoire de Master Recherche, Université Lyon1, Lyon, 2007, p. 97.

Les études sur la symbiose nous permettent de mettre en évidence plusieurs caractéristiques et enseignements qui seront étudiés dans cette thèse :

- Tout d'abord, les débats portés par les scientifiques du dix-neuvième siècle sur la symbiose sont influencés par les théories transformistes, néo-lamarckiennes ou darwiniennes.
- Les scientifiques ne sont pas enchâssés dans une seule discipline. Les zoologistes, mais aussi les botanistes vont par exemple tenter de percer le mystère de la symbiose.
- Si l'approche est essentiellement descriptive au début des années 1860-1870, l'expérimentation de la symbiose, et par là-même, des associations biologiques en général, devient un enjeu majeur.

Cette orientation de l'utilisation du concept d'association biologique en général et de la symbiose en particulier va s'effectuer d'une discipline, la botanique, vers une science émergente : l'écologie. De plus, le lien est fort avec la biologie cellulaire, dont les développements seront majeurs au cours du vingtième siècle.

Il existe une histoire particulière d'un autre type d'association biologique, le commensalisme. « *Cum mensa* », signifiant « à la table de » est l'étymologie de ce type particulier d'associations biologiques. Grâce aux travaux précédents, nous comprenons mieux l'étude des associations biologiques dans leur ensemble, en histoire et philosophie des sciences. Nous pouvons citer quelques-unes de ces associations : le mutualisme, le parasitisme, la symbiose. Cette dernière est celle notamment sur laquelle se sont focalisés les travaux novateurs en histoire des sciences. Ces travaux mettent en relief non seulement la symbiose dans les sciences du vivant depuis le dix-neuvième siècle, mais également les liens entre la société humaine et les associations biologiques.

L'ensemble de la problématique que nous intitulons « De la société à la symbiose » n'est donc pas une problématique purement ou abstraitement scientifique ; elle est liée aux mouvements sociologiques et politiques qui traversent le dix-neuvième siècle. Cependant, il faut se garder de transitions indues entre les positions philosophiques, sociologiques ou politiques et les découvertes scientifiques ; il faut être conscient du fait que le savant évolue dans un certain contexte et que, dans l'appréhension analogique qu'il fait de certains résultats scientifiques et dans le langage qu'il emploie pour les transcrire, il est souvent tributaire de cet environnement¹².

¹² Perru O., *De la société à la symbiose, une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants. Volume 1 : 1860-1930*, Vrin, Paris, 2010, 2^{ème} édition, p. 271.

Pour arriver à mener ce projet à son terme, nous avons utilisé une méthodologie qui nous permette de mettre en évidence les particularités de notre approche de l'histoire du commensalisme. Elle repose essentiellement sur la recherche et la confrontation de différents documents qui peuvent être classés en trois éléments majeurs : les archives (sources primaires), qu'elles soient manuscrites ou dactylographiées, les textes des scientifiques de l'époque (du dix-neuvième siècle au vingtième-et-unième siècle), qui sont également une source primaire, pour cela, nous laisserons le texte dans la langue d'origine, une traduction sera donnée systématiquement en note de bas de page, enfin, les études des historiens et philosophes des sciences ayant travaillé sur le sujet (source secondaire), nous en avons déjà cités trois, à l'origine de notre thèse.

Plus précisément, les archives que nous avons consultées seront décrites. L'un des fonds a été dépouillé pour la première fois. Cette thèse est la première à évoquer ce fonds et à illustrer l'histoire du commensalisme avec cette nouvelle source primaire. Il s'agit des archives du zoologiste belge Pierre-Joseph Van Beneden, mises à disposition par l'université de Louvain-la-Neuve. Plus qu'une méthodologie, il s'agit clairement d'un objectif et d'un résultat de cette thèse. A cet effet, les documents décryptés ont été pour une partie photographiés et seront disposés dans le corps du texte car ils constituent des preuves historiques. Parallèlement d'autres fonds d'archives ont été consultés à l'Institut Pasteur, à la Bibliothèque nationale de France, à la Bibliothèque du Museum national d'Histoire naturelle de Paris, dans les anciennes stations maritimes et dans d'autres bibliothèques. Les éléments seront ainsi décrits avec leur provenance. Concernant les textes des scientifiques de l'époque, que ce soit au dix-neuvième siècle, au vingtième siècle ou à notre époque contemporaine, ceux-ci sont issus des revues originales. Si la méthodologie procède d'une histoire dite « internaliste », il n'en reste pas moins qu'elle sera corroborée, notamment dans le cadre de l'étude des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden, par notre première source, celle des archives. Cependant, l'histoire que nous proposons est fondée essentiellement sur les aspects scientifiques et les débats qui y sont liés (notamment les théories transformistes du dix-neuvième siècle et du vingtième siècle). Le contexte économique, social, voire politique et religieux pourra être dans un certain nombre de circonstances évoqué, mais ne sera pas pris en compte comme notre hypothèse première pour décrire l'histoire du commensalisme. Si nous ne nions pas la possibilité (parfois très forte) d'un impact du contexte non-scientifique sur le contexte scientifique, nous voulons absolument décrire avant tout une histoire centrée sur les débats scientifiques. La raison majeure de ce choix est que nous allons aborder l'histoire d'un

concept qui ne se limite pas à une seule discipline (comme la zoologie par exemple). Nous allons voir et démontrer que l'histoire du commensalisme fait partie intégrante d'histoire de disciplines scientifiques multiples et plus particulièrement la microbiologie (notamment à notre époque contemporaine) et l'écologie. Le risque d'une prise en compte systématique du contexte non scientifique, en particulier dans l'étude du commensalisme en écologie, est de noyer totalement le débat hors de la science et de la scientificité de l'histoire que nous voulons proposer. Avec notre thèse, nous voulons établir une histoire des sciences fondée sur les débats scientifiques. A l'issue, les études parallèles notamment en économie et en politique pourront être mises en concurrence avec l'approche des débats scientifiques eux-mêmes. Enfin, nous confronterons nos résultats avec les sources secondaires. Des arguments pouvant être considérés comme acquis vont, à la lumière des nouvelles données historiques, pouvoir être remis en cause.

L'étude historique du concept, la découverte de nombreux documents ainsi qu'un questionnement lié à cette prospection nous conduisent à poursuivre l'argumentation de Léo Coutellec concernant les origines historiques du commensalisme. Pour cela, nous l'avons déjà mentionné, les archives de Pierre-Joseph Van Beneden, zoologiste belge ayant une renommée internationale durant le dix-neuvième siècle, vont apporter des preuves décisives de l'histoire du commensalisme et de la portée ultérieure de ce concept. A l'instar de l'histoire de la symbiose, le concept sera également élargi. S'il est théorisé initialement dans la discipline qu'est la zoologie, des disciplines connexes vont s'en emparer. Deux sciences qui vont alors prendre un essor important au cours du vingtième siècle sont concernées : la microbiologie et l'écologie. Nous nous intéresserons à la microbiologie pour tenter de prouver que le commensalisme est un concept qui traverse les décennies, qui est adapté aux contextes historiques changeants. Nous nous intéresserons à l'écologie, car cette science du vingtième siècle, qui a ses racines profondes au dix-neuvième siècle et antérieurement, va se « cristalliser » en tant que science. Au cœur de cette cristallisation, le concept de commensalisme n'est pas à l'écart de ce processus. Le développement initial historique en zoologie par Pierre-Joseph Van Beneden, la preuve que ce concept a traversé les décennies jusqu'à notre époque contemporaine, avec l'exemple de la microbiologie, et l'emploi du commensalisme dans une science qui émerge, l'écologie, sont les trois éléments essentiels de notre thèse, et permettront, nous l'espérons, de concevoir véritablement l'histoire du commensalisme comme originale et singulière dans l'Histoire des Sciences de la Vie.

Les sciences biologiques, l'écologie, la microbiologie, la zoologie, ont pour objet principal de comprendre la complexité du vivant. Les associations biologiques, leurs liens avec l'environnement, la place de l'homme, sont des phénomènes complexes. D'un point de vue épistémologique, nous voulons rechercher les correspondances entre l'ensemble structuré des concepts d'associations des sciences biologiques, leur niveau d'organisation et les tentatives de modélisation. Comprendre les mécanismes d'intégration des concepts qui permettent d'établir la complexité du vivant va engendrer plusieurs questions depuis les origines du concept de commensalisme jusqu'à son intégration et son utilisation au vingt-et-unième siècle. La première question concerne les origines historiques du commensalisme. De façon plus précise, comment les archives de Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894) éclairent-elles la théorisation du concept de commensalisme depuis le milieu du dix-neuvième siècle jusqu'au milieu du vingtième siècle ? La deuxième question porte sur la pérennité du concept de commensalisme : le commensalisme a-t-il été employé uniquement en zoologie, sinon, est-il encore employé de nos jours ? Cette deuxième question pose les jalons de la spatialité disciplinaire et de la temporalité du commensalisme en tant que concept scientifique. Enfin, la troisième et dernière problématique concerne une science naissante, l'écologie. Selon la spatialité disciplinaire et la temporalité du concept de commensalisme, quel est le rôle de ce concept dans une science émergente, est-ce un concept « scientifique » ?

Les réponses à ce questionnement vont permettre de composer la thèse en deux parties. La première partie porte sur le commensalisme, une histoire singulière en zoologie, du dix-neuvième siècle au milieu du vingtième siècle. Nous utiliserons donc les archives de Pierre-Joseph Van Beneden et confronterons celles-ci aux textes du zoologiste belge sur les associations biologiques. L'un de ses textes fondamentaux est publié en 1875 et s'intitule *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Nous débuterons cette première partie de thèse par une étude exhaustive de cet ouvrage et de tous les exemples de commensalisme cités. En effet, cet ouvrage est fondamental car il constitue la plus importante description d'exemples de commensaux, selon Van Beneden. Il reprend différentes catégories d'associations biologiques, en particulier le parasitisme (catégorie déjà connue), le mutualisme (catégorie également connue), mais pour la première fois dans un ouvrage qui aura un grand retentissement, il expose le commensalisme avec de très nombreux exemples. Toutefois, nous noterons qu'il s'agit véritablement d'une synthèse très documentée d'analyses antérieures. Cette approche analytique sera mise en parallèle avec les documents manuscrits retrouvés dans les archives de Pierre-Joseph Van Beneden. Nous décrirons ainsi le

« réseau scientifique » de Van Beneden, c'est-à-dire les scientifiques qu'il connaissait, auxquels il a repris des observations pour permettre de consolider le concept de commensalisme. Les archives et le corpus de textes de Van Beneden seront donc le point de départ de nos travaux. Nous n'avons pas étudié une période antérieure, et pensons qu'il est tout à fait concevable que ce concept émerge d'une vision déjà connue au dix-huitième siècle et avant. Cependant, le commensalisme, le terme lui-même, n'est employé en zoologie que durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle. Le concept est cristallisé notamment, mais pas uniquement, par les travaux de Van Beneden. Il s'en suit que le début de la période analysée est opportune par rapport aux questions posées. Comme nous venons de le mentionner, le zoologiste belge ne sera pas le seul zoologiste à travailler sur les associations biologiques en général et le commensalisme en particulier. D'autres acteurs scientifiques vont reprendre les travaux du zoologiste belge, les développer, les modifier. Ainsi, dans la première partie de notre thèse, après avoir étudié spécifiquement les archives et le corpus textuel de Van Beneden, nous nous attacherons à comprendre l'utilisation ultérieure de ses observations jusqu'au milieu du vingtième siècle. En effet, les observations dites d'associations de commensalisme sont intégrées dans les théories transformistes du dix-neuvième siècle, jusqu'au milieu du vingtième siècle. Nous mettrons la limite autour des années 1950, Watson, Crick et Franklin publiant (sans cette dernière) la structure de l'acide désoxyribonucléique, et faisant, de fait, voler en éclat les théories transformistes non darwiniennes. Nous montrerons que le commensalisme en zoologie s'ancre dans les débats des théories néo-lamarckiennes plus précisément. Cependant, selon l'histoire que nous décrirons, qu'en est-il du commensalisme au-delà des années 1950 ? Le concept s'éteint-il ?

Notre seconde partie de thèse portera sur la temporalité du concept de commensalisme. Pour montrer que le commensalisme ne s'éteint pas au cours du vingtième siècle, nous analyserons l'histoire de la microbiologie et ses liens avec le commensalisme, essentiellement depuis la seconde moitié du vingtième siècle jusqu'à nos jours pour tenter de trouver des analyses encore actuelles de ce concept. Enfin, toujours dans la seconde partie de notre thèse, et selon la temporalité que nous pouvons établir, la question du rôle du concept de commensalisme dans la science se pose. L'écologie est une science du vingtième siècle dont la scientificité n'a pas été établie immédiatement, directement (quelle science le fut ?) et qui aujourd'hui encore pose de nombreuses questions. En effet, l'écologie est souvent perçue comme « politique » depuis quelques décennies. Mais n'est-ce pas avant tout une science ? Pourquoi est-ce une science ? Nous pensons, en étudiant le rôle du concept de

commensalisme que nous pouvons apporter un début de réponse. Par ailleurs, nous pouvons réciproquement tenter de savoir si le concept de commensalisme est un concept scientifique en partant de l'histoire de l'écologie. Mais les réponses ne seront pas aussi simples et aussi claires que les questions. D'où l'intérêt de se fonder en premier sur les textes scientifiques et les archives scientifiques, sans adjoindre immédiatement le contexte non scientifique.

Au final, ce travail est avant tout un travail d'histoire des sciences. Cependant, les liens entre l'histoire des sciences, la philosophie des sciences et l'épistémologie ne peuvent être séparés. Faire l'histoire du commensalisme, concept issu d'une science, c'est aussi poser une question principale d'épistémologie : qu'est-ce qu'une science ? Nous allons en effet traverser plusieurs décennies où les disciplines scientifiques se chevauchent, où une science comme l'écologie n'est pas immédiatement définie comme science. Mais c'est aussi poser une question philosophique qui ne pourra être éludée : qu'est-ce qu'un individu ? Au-delà de la complexité du vivant, les associations biologiques interrogent sur l'être vivant en général, sur les processus qui permettent qu'un individu est individu.

L'histoire, la philosophie et l'épistémologie sont d'une richesse incomparable. Crions-le...

**Partie I : Le commensalisme du dix-neuvième
au vingtième siècle, un concept qui défie les
théories transformistes ?**

Chapitre I

***Les commensaux et les parasites dans le règne animal* de P. J. Van Beneden : étude critique**

Ce livre, *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, n'est pas le premier écrit scientifique de Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894) portant sur les associations biologiques, dont le commensalisme. Mais il est le plus documenté, et restera la référence à laquelle vont faire appel les zoologistes et les biologistes des décennies suivantes jusque dans la première moitié du vingtième siècle. Une analyse rigoureuse va permettre d'extraire des données majeures, à titre historique, mais également épistémologique. Si nous débutons la première partie de notre thèse directement par l'étude exhaustive des exemples de commensalisme recensés par le zoologiste belge, c'est en vue de montrer dès à présent l'ampleur des observations qui ont été faites sur un concept qui n'a été que très peu étudié.

1) Les exemples exhaustifs de commensalisme dans l'ouvrage *Les parasites et les commensaux dans le règne animal* de Pierre-Joseph Van Beneden

Dès le deuxième chapitre, nous aborderons plus spécifiquement la biographie de Van Beneden, ses écrits et ses archives. Mais nous voulons montrer que le commensalisme est un enjeu primordial pour les zoologistes de l'époque. L'étude suivante porte sur la première édition de l'ouvrage de référence, celle de 1875. Deux rééditions ont lieu en 1878 et en 1883. Elles ne comportent pas de modifications majeures quant au texte ou aux illustrations. Nous pouvons en effet rappeler l'âge de Pierre-Joseph Van Beneden lors de ces rééditions (respectivement 69 et 74 ans), même si, comme nous le verrons dans l'étude de ses archives, il continuera à publier et donc à apporter de nouveaux exemples. Nous pouvons émettre l'hypothèse que ces rééditions sont proposées en vue d'asseoir une notoriété de l'ouvrage initial, qui fera, en effet, autorité dans la discipline scientifique dans laquelle officie le zoologiste belge dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle. Cette « notoriété » que nous illustrerons par la suite est un paramètre véritablement pertinent de l'histoire du concept de commensalisme au fil des décennies et de son évolution au sein de disciplines connexes. La « clé » de l'utilisation d'un concept, que nous questionnons toujours actuellement, se trouve probablement dans les travaux initiaux que Van Beneden va documenter et réemployer en

1875. Ce livre de 1875 est composé de trois chapitres. Le premier porte sur les commensaux, divisés en commensaux libres et commensaux fixes, le deuxième est intitulé « Mutualistes » et le dernier « Parasites », comportant cinq subdivisions. Nous nous concentrerons essentiellement sur les deux premiers chapitres, celui qui porte sur le commensalisme ainsi que celui qui porte sur le mutualisme. La particularité de la publication de Van Beneden est le nombre très important d'exemples qu'il a fournis. Certains de ces exemples sont issus directement de ses propres observations, les autres proviennent d'un travail bibliographique qui va nous permettre d'établir son « réseau » professionnel. Afin de reconstituer ces recherches bibliographiques, nous allons donner la totalité des exemples de commensalisme, en divisant le commensalisme libre et le commensalisme fixe. Ce travail analytique sera synthétisé sous forme de tableaux. Chaque association sera nommée, ainsi que l'observateur de celle-ci si Van Beneden lui-même ne l'a pas observée directement et si l'information nous est parvenue. Pour chaque tableau, la première colonne indique le commensal, la deuxième l'hôte, la troisième le nom de l'observateur et la dernière colonne la page de l'ouvrage de Van Beneden, première édition de 1875, avec l'exemple. Afin de faciliter la lecture de cette étude exhaustive, un extrait des premières associations est donné ci-dessous. Nous renvoyons le lecteur aux annexes qui comportent la totalité des associations.

Tableau 1 (extrait du tableau annexe 1) : exemples hôtes-commensaux de l'ouvrage *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*

Commensal	Hôte	Références	Page (ouvrage de Van Beneden, édition de 1875)
Fiersafer	Holothurie	Dr Greef (expérience faite à Madère)	18-19
<i>Fiersafer hornei</i>	<i>Stichopus tuberculosus</i>	Quoy et Gaymard (récit, voyage autour du monde)	19
Palémons	Holothurie	C. Semper	19
Pinnothères	Holothurie	C. Semper (observation aux Philippines)	19
<i>Enchelyophis vermicularis</i>	Scabra	J. Muller	20
<i>Apterychte ocellé</i>	Beudroie	Risso (observation à	20

		Nice)	
Petit poisson	Anémone de mer	Dr Collingwood (observation en Chine)	20
<i>Premna sbiaculeatus</i>	Anémone de mer (<i>Actinia crassicornis</i>)	Lieutenant de Crispigny	20
<i>Oxybeles lombricoïdes</i>	<i>Asterias discoïda</i>	Lieutenant de Crispigny	20-21
<i>Stegophilus insidiatus</i>	Platystome	Pr Reinhardt	21
<i>Cymothoa</i>	<i>Stegophilus</i>	Dr Bleeker	22
Scombéroïde	<i>Physalies</i>		22
Hareng	Pélagie (<i>Dactylometra quinquecirra</i>)	Al. Agassiz	22
<i>Caranx trachurus</i>	<i>Chrysao raisocela</i>		23
<i>Labrax lupus</i>	Méduse	Dr Günther	23
<i>Gasterosteus</i>	Méduse	Dr Günther	23
Ostracion	Méduse	CneJouan (lors d'un voyage, mer des Indes)	23
Pilote	Requin		23
Rémora	Requin	Dissection par Van Beneden au British Museum	24
Psélaphides	Fourmis		25
Staphylinides	Fourmis		25
<i>Claviger</i>	Fourmis	M. Lespès	25
Méloë	Abeilles		25
Chélifer	Mouches		25
Coléoptère	Mouches		25
Drile	Limaçon		25
Pinnothères	Moules	Observations de Van Beneden	27
Pinnothères	<i>Modiola papuana</i>	Observations de Van Beneden	28
Pinnothères	<i>Aviculamar garitifera</i>	Observations de Van	28

		Beneden	
<i>Ostracotheres tridacnae</i>	Moule	Léon Vaillant	28-29
<i>Conchodytes tridacnae</i>	Moule	M. Peters (voyage Mozambique)	29
<i>Conchodytes meleagrinae</i>	Moule	M. Peters (voyage Mozambique)	29
Pinnothères	Holothuries	Pr Semper	29

Plusieurs éléments du tableau 1 et de l'annexe 1 nous interpellent. Tout d'abord, le nombre d'exemples d'associations est effectivement sans commune mesure avec les travaux que Pierre-Joseph Van Beneden a pu produire antérieurement sur le commensalisme. En effet, il n'a pas entrepris lui-même l'observation de chacune de ces associations. Celles-ci proviennent de publications issues pour une majorité d'entre elles de voyages (Mozambique, Chine, mer des Indes et beaucoup d'autres itinéraires). Notons dans l'extrait ci-dessus, trois observations décrites par Van Beneden, les autres étant produites par des scientifiques qui ne sont pas tous de la génération du zoologiste belge. Nous voyons qu'avec ce tableau, nous pouvons dégager les auteurs cités, et, en recoupant ces auteurs avec les archives de Van Beneden, nous allons décrire son « réseau » scientifique, *id est* l'ensemble de ses contemporains (cependant parfois séparés d'une voire plusieurs générations) à qui il a fait appel ou à qui il a emprunté des travaux pour parvenir par la suite à imposer notamment le concept de commensalisme en zoologie. En effet, de nombreux auteurs sont cités, et parallèlement, de nombreuses associations sont évoquées. Au total, ce sont 264 exemples d'associations qui sont dénombrés dans le cas des deux premiers chapitres sur le commensalisme, 57 autres concernent le mutualisme. Il s'agit en fait d'associations décrites dans le cadre du premier chapitre de l'ouvrage. Au sein du commensalisme, 201 associations sont dénombrées dans le cas du commensalisme libre et 63 dans le cas du commensalisme fixe. Mais ces dispositions cachent une difficulté majeure : l'établissement objectif d'une association comme étant une forme de commensalisme. Concernant l'exemple d'un crustacé et d'un poisson relevé par le Docteur Herklots en 1869, Van Beneden note : « C'est du dernier dont il est question ici, et nous n'oserions assurer que, avec cette espèce, nous ne nous trouvions pas sur les limites où le parasitisme commence¹³ ».

¹³ Van Beneden, P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 39-40.

Plusieurs éléments sont à noter quant à l'exhaustivité des exemples que nous donnons (tableau 1). Tout d'abord, si le nombre d'exemples entre commensalisme fixe, libre, et mutualisme est un paramètre indicatif, d'une part du travail fourni (de la documentation) de Pierre-Joseph Van Beneden, et d'autre part du phénomène d'association en lui-même observé, il n'en reste pas moins que certains sont redondants, entre diverses catégories, comme par exemple avec les Pinnothères ou encore les Holothuries. Cet épiphénomène dans notre analyse quantitative est néanmoins symptomatique de la difficulté de catégoriser les associations. A plusieurs reprises, Van Beneden, en citant les auteurs, discute du caractère mutuel, commensal, ou parasite d'associations. Nous étudierons plus en détail quelques exemples précis cités dans cet ouvrage afin de conforter cette problématique qui émerge dès la seconde moitié du dix-neuvième siècle et qui perdurera jusqu'aux travaux scientifiques contemporains.

Mais auparavant, nous souhaitons apporter quelques éclairages sommaires quant aux différents noms cités. Dans les exemples donnés, nombre d'entre eux sont issus de la littérature scientifique de l'époque. Mais de quelle(s) décennie(s) exactement s'agit-il ? Quels sont ces auteurs auxquels Pierre-Joseph Van Beneden se réfère ? Sont-ils ses contemporains, ses confrères, ou sont-ils d'époques antérieures ? En vue de répondre à ces questions, dont l'intérêt est de permettre d'élargir la vision historique internaliste par laquelle nous avons abordé cette première partie de thèse, nous allons dans un premier temps récapituler la liste des noms donnés. Nous donnerons quelques éléments biographiques et bibliographiques sur chaque auteur, dans la limite des documents retrouvés. Enfin, nous comparerons les auteurs cités avec des documents d'archives de Pierre-Joseph Van Beneden, en vue de savoir quels étaient les liens réels entre les auteurs cités et l'initiateur du commensalisme et nous établirons ainsi l'étendue du réseau scientifique du zoologiste belge.

2) Les auteurs cités sont-ils connus du zoologiste belge ?

Tableau 2 : scientifiques cités par Pierre-Joseph Van Beneden dans son ouvrage de 1875, classement par ordre alphabétique en colonne. L'orthographe des noms propres est celle de l'ouvrage.

Al. Agassiz	Ch. Desmoulins	CneJouan	Maury	Sars
Allman	Dugès	Keferstein	Mecznikow	Isc. Schmidt
Alphonse et Edwards	M. Dujardin	W.-S. Kent	Milne-Edwards	Max. Schultze
Aristote	Ehrenberg	Kowalewsky	Pr Möbius	C. Semper
Barbosa du Bocage	Fabre	Krohn	F. Muller	Siebold
Dr Blecker	Frey	Dr Kussmann	J. Muller	Steenstrup
Blomhof	Gay	Lacaze-Duthiers	Oerstedt	M. Stimpson
M. Bowerbank	M. Gerstfeld	Ray Lancaster	M. Owsjannikoff	Wyville Thomson
Claparède	Alfred Giard	Leidy	M. Packard	M. Thorell
Pr Claus	Pr Gill	M. Lespès	M. Peters	M. Ulianin
Dr Collingwood	Dr Gräffe	Leuckart	Philippe Poteau	Léon Vaillant
Lieutenant de Crispigny	Dr Gray	Leydig	Quoy et Gaymard	Valenciennes
M. Dall	Dr Greef	Pr Lovèn	Radkewitz	Verril
J-G Dalyell	Grube	M. Ch. Lutken	Pr Reinhardt	Will
Dana	Dr Günther	John Denis Macdonald	Risso	Willemoes- Suhm
Darwin	Albany Hancock	Mac Intosh	M. L. Rousseau	Strethill Wright
Delle Chiaie	Dr Herklots	Marshall	Roussel de Vauzème	
De Pourtalès	M. Hesse (Brest)	V. Martens	Rumphius	

Le tableau 2 récapitule, par ordre alphabétique, les auteurs cités de chaque exemple d'association. Nous avons référencé, de façon exhaustive, la totalité des noms donnés par Van Beneden dans les chapitres du commensalisme fixe, du commensalisme libre et du mutualisme de l'ouvrage de 1875. Il y a 89 références, auxquelles nous pouvons rajouter son fils, Edouard Van Beneden, également mentionné à plusieurs reprises dans l'ouvrage. Il n'y a pas de modifications (d'ajouts de nouveaux auteurs) entre l'édition de 1878 et celle de 1875.

D'où proviennent ces références exactement ? S'agit-il uniquement de recherches bibliographiques, ou y a-t-il un lien personnel, d'échange entre certains auteurs cités et Pierre-Joseph Van Beneden ? Afin d'établir des liens potentiels entre les sources précitées et le zoologiste belge, nous allons utiliser et analyser les archives de Pierre-Joseph Van Beneden, à Louvain-la-Neuve (Belgique)¹⁴. Nous reviendrons lors du chapitre suivant plus en détail sur l'analyse de ces archives, et notamment sur l'authenticité et sur l'agencement de celles-ci. Ajoutons simplement qu'elles se composent, pour une partie non négligeable, de textes, d'articles, publiés par Pierre-Joseph Van Beneden, ou des critiques de ses publications, mais aussi de quelques notes manuscrites. Ces notes manuscrites comportent des noms de chercheurs à qui Pierre-Joseph Van Beneden envoyait ses articles. Elles sont évaluées dans la période historique 1835-1893, selon le classement qui a été observé¹⁵. Il est également possible de dater plus précisément les différentes listes de noms selon l'agencement de ces archives.

Nous allons donc comparer ces listes de noms avec les références sur le commensalisme et le mutualisme dans l'édition de 1875 de son ouvrage. Trente noms sont concordants : Barbosa du Bocage, Milne-Edwards, Al. Agassiz, Pr Möbius, Steenstrup, Claparède, Leydig, Leuckart, Valenciennes, Dujardin, Lacaze-Duthiers, Leidy, Dr Günther, Ray Lancaster, Lutken, Dr Gray, Blecker, Semper, Pr Lovèn, Sars, Allman, Wright, Wyville Thomson, Mac Intosh, Peters, CneJouan, Herklots, Reinhardt, Giard et Edouard Van Beneden. Ces noms se trouvent sur les listes établies de la main de Van Beneden et ont été cités par le zoologiste dans son ouvrage sur les commensaux. Ainsi, 35% des auteurs cités sont connus personnellement de Pierre-Joseph Van Beneden. Or, les documents provenant des archives ne sont évidemment pas exhaustifs concernant les relations professionnelles de Van Beneden, il s'en suit que le pourcentage donné est la limite inférieure du rapport entre les connaissances du zoologiste belge et les auteurs cités. Lors de la parution de l'ouvrage, en 1875, il est âgé de 64 ans. Le « réseau » professionnel de Van Beneden est ainsi un atout pour illustrer par de très nombreux exemples le concept qu'il met en place. D'un point de vue archivistique, les manuscrits présentent une redondance de certains noms, plus fréquente que pour d'autres noms. D'autre part, il est à noter, dès à présent, la diversité des pays de ces chercheurs, pour la plupart zoologistes. Cependant, nous y reviendrons, la prédominance reste européenne.

¹⁴ Nous remercions à cet effet Mme Van Dyck, Professeur à l'université de Louvain-la-Neuve pour avoir mis à notre disposition les archives de Pierre-Joseph Van Beneden.

¹⁵ Voir le paragraphe concernant les archives de Pierre-Joseph Van Beneden de notre thèse.

Pour approfondir cette approche historique entre les références citées sur le commensalisme et le mutualisme, et les liens professionnels (pas uniquement textuels) entre ces auteurs et le zoologiste belge, nous allons donner pour chaque scientifique de courts éléments biographiques et bibliographiques. L'objectif est de faire émerger le contexte historique dans lequel s'insère Pierre-Joseph Van Beneden, et d'évaluer « géographiquement » son « réseau » professionnel. Les analyses suivantes précisent si l'auteur est retrouvé plusieurs fois dans les listes manuscrites des archives. Elles sont illustrées par le document photographié. Nous allons étudier les auteurs par zone géographique.

a) L'Europe du sud : José Vincente Barbosa du Bocage

Le premier auteur que nous allons aborder est José Vincente Barbosa du Bocage (1823-1907). L'exemple repris par Van Beneden est un cas qu'il classe dans le commensalisme fixe. Il s'agit de l'association entre une éponge *Hyalonema* et un polype du genre *Polythoa*. Cet exemple est un exemple controversé de commensalisme. Il mentionne :

Pendant plusieurs années on a discuté sur la nature de cette éponge et de ses rapports avec les polypes qui l'entourent. Ehrenberg avait bien reconnu le polype *Polythoa* autour des spicules, mais l'*Hyalonema* n'était pour lui qu'un produit artificiel. Les *Polythoa* n'étaient qu'un étui dans lequel on avait placé ce faisceau de spicules. Le savant micrographe de Berlin avait même cru trouver la preuve de cette opinion, dans la présence de bouts de laine qui se trouvaient dans un échantillon que M. Barbosa du Bocage lui avait envoyé de Lisbonne¹⁶.

En fait, Barbosa du Bocage a découvert une espèce commune, apparentée aux *Hyalonema* initialement étudiés au Japon. Un article de George Bennett (1804-1893) de 1875 reprend exactement la problématique des rapports entre ces deux espèces.

The species obtained from the coast of Portugal was discovered by Professor Barboza du Bocage, and is named *Hyalonema lusitanicum* (of which an engraving is given from which I send a copy) it is closely related to the glass rope sponges of Japan, which have so long perplexed naturalists to determine their position in the animal series, and their relation to their constant companion the parasitic *Polythoa*, a genus of Zoophytes¹⁷.

¹⁶ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 66.

¹⁷ Bennett G., On the *Euplectella aspergillum*, Owen; or Venus's Flower Basket, A species of sponge belonging to the alcyonoid family; and a notice of the *Liyalonema* or « glass rope » sponge, *Papers & Proceedings and report of the Royal Society of Tasmania*, 1875, p. 59.

Traduction du texte : « L'espèce obtenue de la côte du Portugal a été découverte par Barboza du Bocage et est nommée *Hyalonema lusitanicum* (espèce dont j'ai envoyé un exemplaire), elle est très proche de l'éponge du Japon *glass rope* qui a si longtemps rendu perplexes les naturalistes concernant la classification ainsi que les relations avec leur proche compagnon *Polythoa*, une sorte de zoophyte. »

Bennett est d'origine britannique, médecin de formation, à l'instar de Van Beneden, il se rend en Australie plusieurs fois avant de s'y installer au début des années 1840 tout en poursuivant l'exercice de la médecine et celui des sciences naturelles¹⁸. Sa formation dans les sciences naturelles et son intérêt lui permettent d'avoir un regard particulier sur les relations entre espèces. Dans l'exemple ci-dessus, il évoque une relation de parasitisme entre les deux espèces, il reprend les propos de Wyville Thompson qui met entre guillemets la relation de commensalisme qui pourrait finalement exister entre l'éponge et le polype : « Almost all the ropes were encrusted with the constant 'commensal' of *Hyalonema*, *Polythoa fatum*¹⁹ ». Cette controverse est rapportée dès 1867, en particulier par le Dr J. E. Gray²⁰, également cité par Van Beneden. La découverte de l'espèce est faite par Barbosa du Bocage en 1864²¹. L'illustration de cette espèce provient de l'article de 1864 de Barbosa du Bocage (Figure 1).

¹⁸ Musgrave A., *Bibliography of Australian Entomology, 1775-1930, with biographical notes on authors and collectors*, Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 1932.

¹⁹ Bennett G., On the *Euplectella aspergillum*, Owen; or Venus's Flower Basket, A species of sponge belonging to the alcyonoid family; and a notice of the liyalonema or « glass rope » sponge, *Papers & Proceedings and report of the Royal Society of Tasmania*, 1875, p. 60.

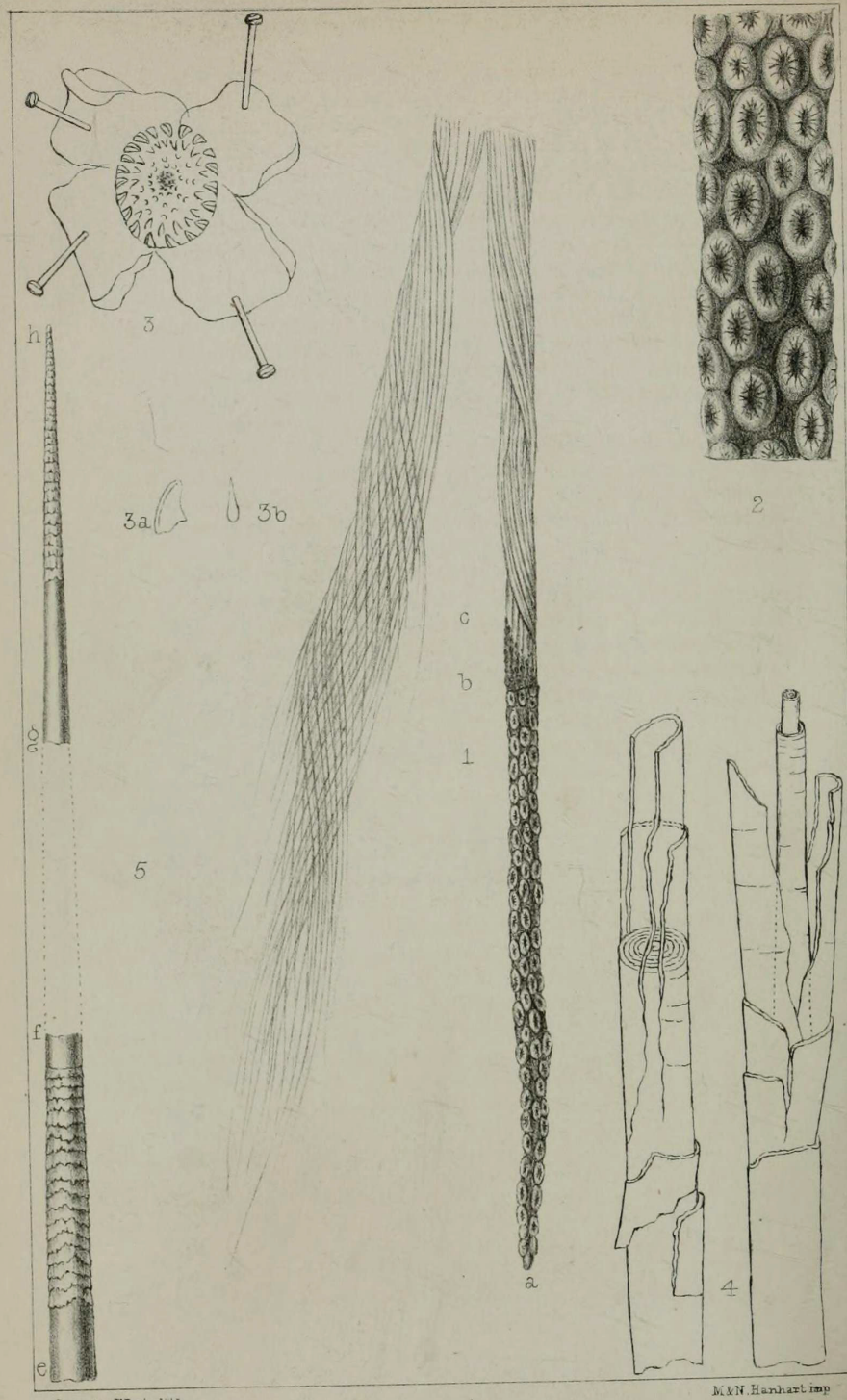
Traduction : « Dans la plupart de ces cordes était retrouvée *Polythoa fatum*, le commensal de *Hyalonema*. »

²⁰ Gray, J. E., Observations on Dr. Bowerbank's Paper on *Hyalonema lusitanicum*, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1867, 1001-1003.

²¹ Voir à ce propos les deux documents suivants :

Barbosa du Bocage, J.V.B, Note sur la découverte d'un Zoophyte de la famille Hyalochaetides sur la côte du Portugal, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1864, p. 265.

Barbosa du Bocage, Noticia acerca da descoberta nas costas de Portugal d'un zoophyto da familia Hyalochaetides (*Hyalomena lusitanica*, Nob.), *Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1864.



HYALONEMA LUCITANICUM.

Figure 1 : *Hyalonema lucitanicum*, Barbosa du Bocage, Noticia à cerca da descoberta nas costas de Portugal d'un zoophyto da familia Hyalochaetides (*Hyalonema lusitana*, Nob.), Academia Real das Sciencias de Lisboa, 1864, planche 22.

Il revient en 1865 sur l'hypothèse du parasitisme.

A l'époque où j'annonçais la découverte dans nos mers d'une espèce nouvelle du genre *Hyalonema*, *H. lusitanicum* (P.Z.S. 1864, p. 265), je ne possédais qu'un seul spécimen de cette curieuse espèce. J'étais bien sûr que cet individu avait été réellement trouvé dans les mers du Portugal, mais je ne me dissimulais pas que pour faire partager complètement ma conviction à cet égard, il me faudrait obtenir d'autres spécimens²².

Ayant pu trouver d'autres spécimens, il poursuit : « Quoique l'hypothèse du parasitisme des polypes soit aujourd'hui en faveur, soutenue qu'elle est par de grandes autorités scientifiques, les résultats de mes observations sur les spécimens du Portugal me semblent plus favorables à l'hypothèse contraire ²³».

Qui était plus exactement Barbosa du Bocage ? Portugais, il devient professeur de zoologie à Lisbonne à la fin des années 1840. Ses premières publications concernant la zoologie datent de 1854 et 1857²⁴. Il travaille à l'école Polytechnique de Lisbonne, et poursuit des travaux en collaboration avec le Museum d'Histoire naturelle de Lisbonne²⁵, durant les années 1860. Il s'intéresse aussi bien aux mammifères qu'aux batraciens²⁶. Ainsi, l'un de ses premiers articles parus dans *Proceedings of the Zoological Society of London* concerne une espèce découverte au Portugal en 1864. Cette même année, nous l'avons vu, il détaille aussi *Hyalonema lusitanica*. En 1865, il revient sur cette espèce, mais il décrit aussi des

²² Barbosa du Bocage J.V.B, Sur l'habitat du *Hyalonema lusitanicum*, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865, p. 662.

²³ Barbosa du Bocage J.V.B, Sur l'habitat du *Hyalonema lusitanicum*, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865, p. 663.

²⁴ Barbosa du Bocage J.V.B, Memoria sobre a Cabra montez da Serra do Gerez, *Memorias da Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1854, 2(4).

Barbosa du Bocage J.V.B, Noticia sobre uma collecção de conchas das ilhas da Madeira e Porto Santo, offereci da ao Museu de Lisboa pelo sr. João d'Andrade Corvo, *Annales das Sciencias e Letras, Academia das Sciencias de Lisboa*, 1857, I, p. 204.

²⁵ Barbosa du Bocage J.V.B, Relatorio a presenta do conselho da Escola Polytechnica pelo lente da 8ª cadeira, acerca das collecções scientificas recentemente adquiridas para o Gabinete zoologico e Museu de Lisboa e de alguns outros resultados da sua viagem scientifica ao estrangeiro, *Diario do Governo*, 1860, 2 de Janeiro.

Barbosa du Bocage J.V.B, Relatorio a presenta do conselho da Escola Polytechnica em sessão de 1 de fevereiro de 1862, acerca do plano geral dos trabalhos de exploração zoologica e aprovado na mesma sessão, *Diario de Lisboa*, 1862, 46.

²⁶ Barbosa du Bocage J.V.B, Liste des mammifères et Reptiles observés en Portugal. *Revue et Magasin de Zoologie*, 1863, 15, 329-333.

Barbosa du Bocage J.V.B, Notice sur un Batracien nouveau du Portugal (*Chioglossa lusitanica*, nob.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1864, 264-265.

Barbosa du Bocage J.V.B, Note sur un nouveau Batracien du Portugal, *Chioglossa lusitanica*, et sur une Grenouille de l'Afrique occidentale, *Rana bragantina*, *Revue et Magasin de Zoologie*, 1864, 16, p. 248.

mammifères du Museum de Lisbonne²⁷. Il poursuit les descriptions d'espèces qu'il trouve au Museum²⁸. Jusque dans les années 1880, il édite de nouvelles listes²⁹. Il se consacre donc essentiellement à une zone géographique : Portugal bien évidemment, mais aussi Afrique du Nord. Concernant les disciplines, il s'intéresse particulièrement à l'herpétologie, aux batraciens et à l'ornithologie. Ainsi, plusieurs mélanges sont publiés dans la deuxième moitié des années 1880³⁰. Les notices décrivent de nombreuses espèces, toujours dans les disciplines de l'herpétologie et de l'ornithologie, jusqu'à sa mort, en 1907.

Quels ont été les liens entre Barbosa du Bocage et Pierre-Joseph Van Beneden ? Nous avons décrit succinctement une partie de la bibliographie de Barbosa du Bocage, qui est immense, et qui montre la qualité et la reconnaissance de son travail parmi ses pairs. Les travaux de Barbosa du Bocage ne pouvaient donc être ignorés de Pierre-Joseph Van Beneden. Ainsi, concernant le sujet plus spécifique du commensalisme, le zoologiste belge va utiliser des données provenant du zoologiste portugais. Nous l'avons montré pour l'ouvrage *princeps* de 1875, mais d'autres exemples peuvent être évoqués, en particulier dans le mémoire de 1870 : *Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*. Concernant l'un des squales décrits, il note :

²⁷ Barbosa du Bocage J.V.B, Sur quelques mammifères rares et peu connus, d'Afrique occidentale, qui se trouvent au Muséum de Lisbonne, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865, 401-404.

²⁸ Barbosa du Bocage J.V.B, Reptiles nouveaux ou peu connus recueillis dans les possessions portugaises de l'Afrique occidentale, qui se trouvent au Muséum de Lisbonne. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1866, 1(1), 57-78.

Barbosa du Bocage J.V.B, Aves das possessões portuguezas da Africa occidental que existem no Museu de Lisboa, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1867, 1 (2), 129-153.

Barbosa du Bocage J.V.B, Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental que existem no Museu de Lisboa (terceira lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1868, 2 (5), 38-50.

Barbosa du Bocage J.V.B, Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental (quarta lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1869, 2(8), 333-352.

²⁹ Barbosa du Bocage J.V.B, Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental (vigésimaterceira lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1882, 9(34), 80-84.

³⁰ Barbosa du Bocage J.V.B, Mélanges herpétologiques. I. Reptiles et Batraciens du Congo, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 177-192.

Barbosa du Bocage J.V.B, Mélanges herpétologiques. II. Reptiles du Dahomey, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 192-197.

Barbosa du Bocage J.V.B, Mélanges herpétologiques. III. Reptiles de l'Ile du Prince, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 198-201.

Barbosa du Bocage J.V.B, Mélanges herpétologiques. IV. Reptiles du dernier voyage de MM. Capello et Ivens à travers l'Afrique, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 201-208.

Barbosa du Bocage J.V.B, Mélanges herpétologiques. V. Reptiles et Batraciens de Quissange (Benguella) envoyés par M. J. d'Anchieta, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 208-211.

Ce Squalé est un des plus communs de nos côtes, mais on en voit rarement qui approchent de la taille adulte. Nous en avons vu quelquefois d'un mètre de longueur. Il est également commun sur la côte de Portugal, d'après M. Barbosa du Bocage, et, là aussi, les individus de grande taille sont rares³¹.

Ainsi, si au niveau textuel nous pouvons montrer le lien direct et pertinent entre les recherches et la notoriété de Barbosa du Bocage et les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le sujet précis du commensalisme et du mutualisme, nous retrouvons également, dans les archives du zoologiste belge, le nom de Barbosa du Bocage cité dans de nombreuses listes. Ces listes correspondent aux scientifiques à qui Van Beneden envoie ses articles.

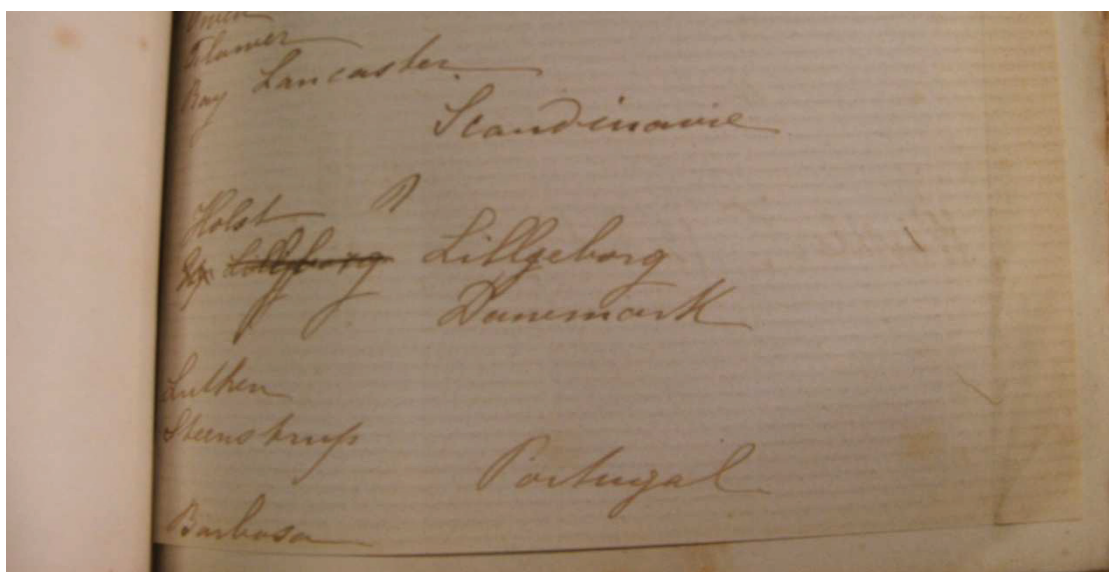


Figure 2 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec au bas de cette page la mention « Portugal », puis « Barbosa ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

La figure 2 est une photographie issue des archives de Van Beneden et est la preuve historique qu'il connaissait Barbosa. En effet, sur ce document, au bas de la page, sont notés les pays. Nous voyons ici le Danemark avec deux noms en dessous, puis le Portugal avec un seul nom : Barbosa. D'autres listes comportent également le nom de « Barbosa », et une liste le nom en entier « Barbosa du Bocage ». Un autre document issu des archives mentionne le lieu d'exercice de Barbosa (Figure 3).

³¹ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique*, Hayez, Bruxelles, 1870.

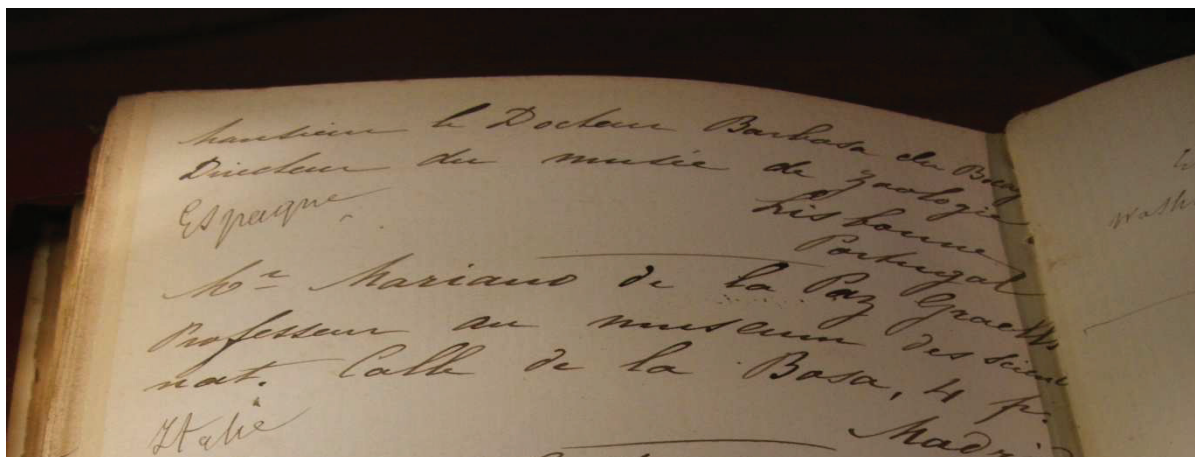


Figure 3: liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur le Docteur Barbosa du Bocage Directeur du musée de zoologie Lisbonne Portugal ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Si l'étude du commensalisme et du mutualisme de Van Beneden est très bien documentée (en terme de nombre d'exemples, ce que nous avons pu évaluer de façon exhaustive), les auteurs sont aussi bien connus du zoologiste belge, comme le montre ce premier exemple avec Barbosa du Bocage. De plus, il s'agissait du seul exemple de zoologiste d'Europe du sud, et plus précisément portugais, qu'en est-il d'autres pays ou d'autres régions ?

b) L'Europe du Nord : Danemark, Hollande, Suède, Norvège

Nous allons voir que les liens avec l'Europe du Nord, Danemark, Hollande, Suède et Norvège sont importants pour le zoologiste belge. Steenstrup est l'un des scientifiques danois dont plusieurs exemples sont utilisés pour illustrer le commensalisme et le mutualisme. Le premier exemple concerne le commensalisme libre : « Steenstrup, avec ce coup d'œil sûr qui discerne les phénomènes les plus complexes, a fait connaître de son côté des *Purpura* qui vivent également en commensaux sur des Antipathes et des Madrépores³² ». Le second cas concerne les commensaux fixes : « Steenstrup a signalé la présence des *Platycyamus Thompsoni*, sur le corps des Hyperoodon, et le *Xenobalanus globicipitis*, sur le Globiceps des Iles Shetland³³ ». Johannes Japetus Smith Steenstrup (1813-1897) est aussi un scientifique reconnu dans son domaine, en particulier en zoologie marine. Même les spécialistes, qui étudient au vingtième siècle certaines espèces en zoologie marine comme les copépodes, reconnaissent ce travail de Steenstrup (et également celui de Pierre-Joseph Van Beneden) :

³² Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 45.

³³ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 61.

Les copépodes parasites connus de la côte occidentale africaine ont été décrits par les spécialistes du siècle passé tels que H. Kroyer, C. Heller, J. Steenstrup et C. Lütken, P. J. Van Beneden, et plus récemment par A. Brian, C. B. Wilson, Th. Monod, K. Barnard, C. Delamare-Deboutteville et L. Nunes-Ruivo³⁴.

Steenstrup et Van Beneden ont déjà collaboré ensemble, avant la parution de l'ouvrage *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*³⁵. Lors de cette même période, Steenstrup publie un mémoire de 15 pages où il décrit l'exemple que reprend Van Beneden vingt ans plus tard³⁶. Ce mémoire date de 1853, alors que la communication faite par Van Beneden pour Steenstrup date de 1854. Il n'en reste pas moins que les deux hommes se connaissaient et ont pu échanger des informations et des données relatives aux espèces découvertes au Danemark notamment. Van Beneden garde ces données, et les réutilise au milieu des années 1870 dans son ouvrage. Comme pour le premier exemple, avec Barbosa du Bocage, Van Beneden connaît personnellement Steenstrup (remarquons qu'ils sont de la même génération, alors qu'il y a plus de dix ans d'écart entre le zoologiste portugais et Van Beneden). Comme Barbosa du Bocage, Steenstrup est un zoologiste avec un nombre conséquent de publications. Ainsi, les exemples pris par Van Beneden pour étayer les concepts de commensalisme et de mutualisme ont été étudiés, compris, assimilés en vue de rechercher les liens entre différentes espèces. De même qu'avec Barbosa du Bocage, nous avons mentionné l'existence de son nom sur des listes manuscrites issues des archives, nous voyons sur la figure 2, le nom de Steenstrup apparaître en dessous du pays « Danemark ». Un autre document manuscrit mentionne son nom, son titre et son pays (Figure 4).

³⁴ Capart A., *Copépodes parasites. Expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949): résultats scientifiques, tome III*, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 1959, p. 56.

³⁵ Steenstrup J.J.S., *Réclamation contre la génération alternante et la digenèse, communication faite à l'académie de Bruxelles par le prof. P.-J. Van Beneden*, Luno, Copenhague, 1854.

³⁶ Steenstrup, J.J.S., *Rhizochilusantipathum*, Copenhague, mémoire, 1853.

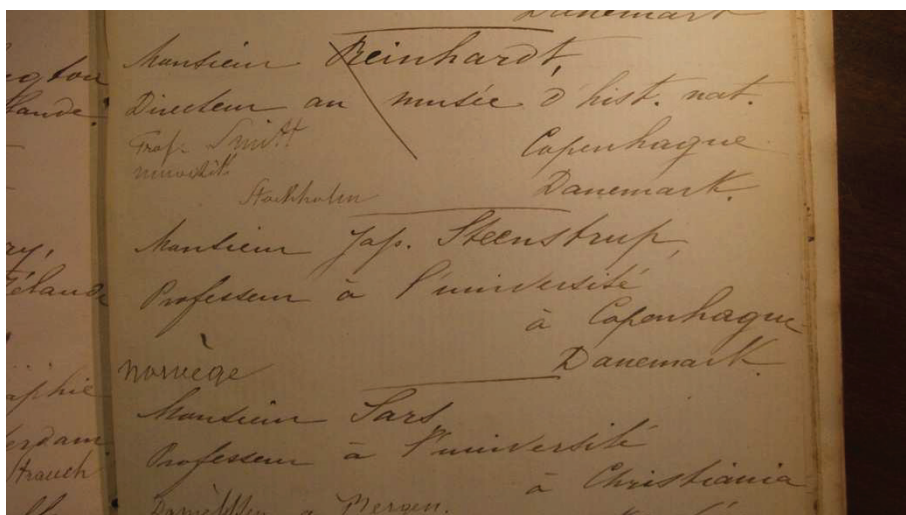


Figure 4 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec au milieu de cette page la mention « Monsieur Jap. Steenstrup Professeur à l'université à Copenhague Danemark ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Un autre spécialiste en ichtyologie, danois, est cité : Christian Frederik Lütken (1827-1901). « Ch. Lütken a publié récemment une monographie fort intéressante de ces curieux animaux : d'après lui, le *Cyamus rhytinae*, qui était censé provenir d'un morceau de peau de Stellère, paraît avoir été trouvé sur une peau de baleine³⁷ ». Pierre-Joseph Van Beneden fait déjà état de *Cyamus* sur différentes baleines en 1868. Il mentionne en effet : « La baleine du cercle polaire, qui ne quitte jamais les régions couvertes de glace, ne porte aucun cirripède : on ne trouve chez elle que des Cyames³⁸ ». Puis il poursuit :

Ch. Lutken m'a informé dernièrement de Copenhague qu'il connaît actuellement des cyames sur la *Balaena mysticetus* (*Cyamusceti*), sur la *Balaena australis* (*Cyamus australis*, *gracilis*, *erraticus*), sur la *Kyphobalaena keporkak* (*Cyamus boopsi*), sur la *Monodon monoceros* (*Cyamus monodontis et nodosus*), sur le *Globiceps* (*C. globicipilis*) et sur l'*Hyperoodon* (*Plathycyamus thompsoni*)³⁹.

En 1873, Lütken va publier un article plus précis sur les Cyames en danois⁴⁰. Si dans cet article, Lütken entreprend la description des associations et des espèces qu'il observe, il n'établit pas le concept de commensalisme quant à celles-ci. Pierre-Joseph Van Beneden a donc réuni un ensemble d'observations d'associations biologiques, plus spécifiquement de scientifiques que lui-même connaissait, en vue de conceptualiser les différents types

³⁷ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 42.

³⁸ Van Beneden P.-J., Les Baleines et leur distribution géographique, *Bulletins de l'académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, Trente-septième année, 2ème série, tome XXV, 1868, p. 12.

³⁹ Van Beneden P.-J., Les Baleines et leur distribution géographique, *Bulletins de l'académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, Trente-septième année, 2ème série, tome XXV, 1868, p. 12.

⁴⁰ Lütken C.F., BidragtilKundskab om Arterneaf Slægten *Cyamus* Latr. Eller Hvallusene. [Sur les Cyames ou poux des Baleines.] [*Danske*] *Videns. Selsk. Skrift.*, 5. Række, nat. og math. Afd., 1873, 10(3), 229-284.

d'associations biologiques. L'exemple de Lütken, dont nous avons également retrouvé le nom sur les listes des archives du zoologiste belge, illustre cette hypothèse de constitution et d'émergence d'un concept novateur dans la zoologie du dix-neuvième siècle. Un dernier scientifique danois est cité : Johannes Theodor Reinhardt (1816-1882), spécialiste en ichtyologie, l'exemple cité de commensalisme est un commensalisme libre.

Enfin, un autre cas de commensalisme nous a été révélé par le professeur Reinhardt de Copenhague : un Siluroïde du Brésil, du genre *Platystome*, habile pêcheur, grâce à ses nombreux barbillons, loge dans la cavité de la bouche de tout petits poissons, que l'on a pris pendant longtemps pour de jeunes silures : on supposait que la mère couvait sa progéniture dans la cavité de la bouche, comme les marsupiaux dans la poche abdominale et comme le font d'autres poissons⁴¹.

Avec Pieter Bleeker (1819-1878), néerlandais, ce sont deux exemples de *Cymothoa* qui sont repris par Van Beneden en 1875 et initialement décrits en 1857-1858 par Bleeker⁴².

Pour en revenir à nos commensaux, signalons le résultat des observations d'un savant et habile naturaliste qui a rendu de très grands services à l'ichtyologie. Le docteur Bleeker nous a fait connaître une association plus remarquable encore dans la mer des Indes; c'est celle d'un crustacé, le *Cymothoa*, exploitant un poisson connu sous le nom de *Stegophilus*; mal organisé pour pêcher au large, mais plus habile à happer au passage tout ce qui passe à sa portée, il installe son domicile dans la cavité buccale du *Stegophilus*⁴³.

Puis Van Beneden reprend également dans les commensaux libres :

Les *Cimothoe* constituent une autre catégorie d'Isopodes fort intéressante : ils se logent avec leur femelle dans la cavité de la bouche d'un poisson. Le docteur Bleeker, qui a exploré avec tant de succès la mer des Indes, en a obtenu plus de vingt espèces; mais il n'a malheureusement pas tenu note des poissons qui les hébergent. Il a fait cependant une exception pour un poisson de la rade de Pondichéry, de deux pieds de long et qui porte le nom de Chauve-souris. Les naturalistes le désignent sous le nom de *Stromatee noir*; sa chair est fort estimée et il porte communément dans la bouche un *cymothoa* appelé par M. Bleeker le *Cymothoa stromatei*⁴⁴.

Le zoologiste néerlandais Jan Adrians Herklots (1820-1872) est lui évoqué quant à l'exemple de *Polythoa*, déjà mentionné de nombreuses fois. Une deuxième observation, issue d'un voyage entrepris aux Indes, est reprise par Pierre-Joseph Van Beneden dans un cas de

⁴¹ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 21.

⁴² Bleeker P., *Cymothoa stromatei*, *Acta Soc. Sci. Indo-Neerland*, 1857, 2, p. 35.

⁴³ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 22.

⁴⁴ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 40.

commensalisme libre. Deux derniers scientifiques issus des pays d'Europe du Nord sont cités et retrouvés dans les listes manuscrites, il s'agit du Professeur Georg Sars (1837-1927), Norvégien, et du Professeur Sven Ludvig Lovén (1809-1895), Suédois. Ce dernier est mentionné dans la controverse de Hyalonema, vu avec Barbosa du Bocage. Quant au scientifique précédent, ce sont des exemples de crustacés qui sont repris par Pierre-Joseph Van Beneden⁴⁵.

c) Le Royaume-Uni

Charles Wyville Thomson (1830-1882) fait également partie des listes manuscrites (figure 5).

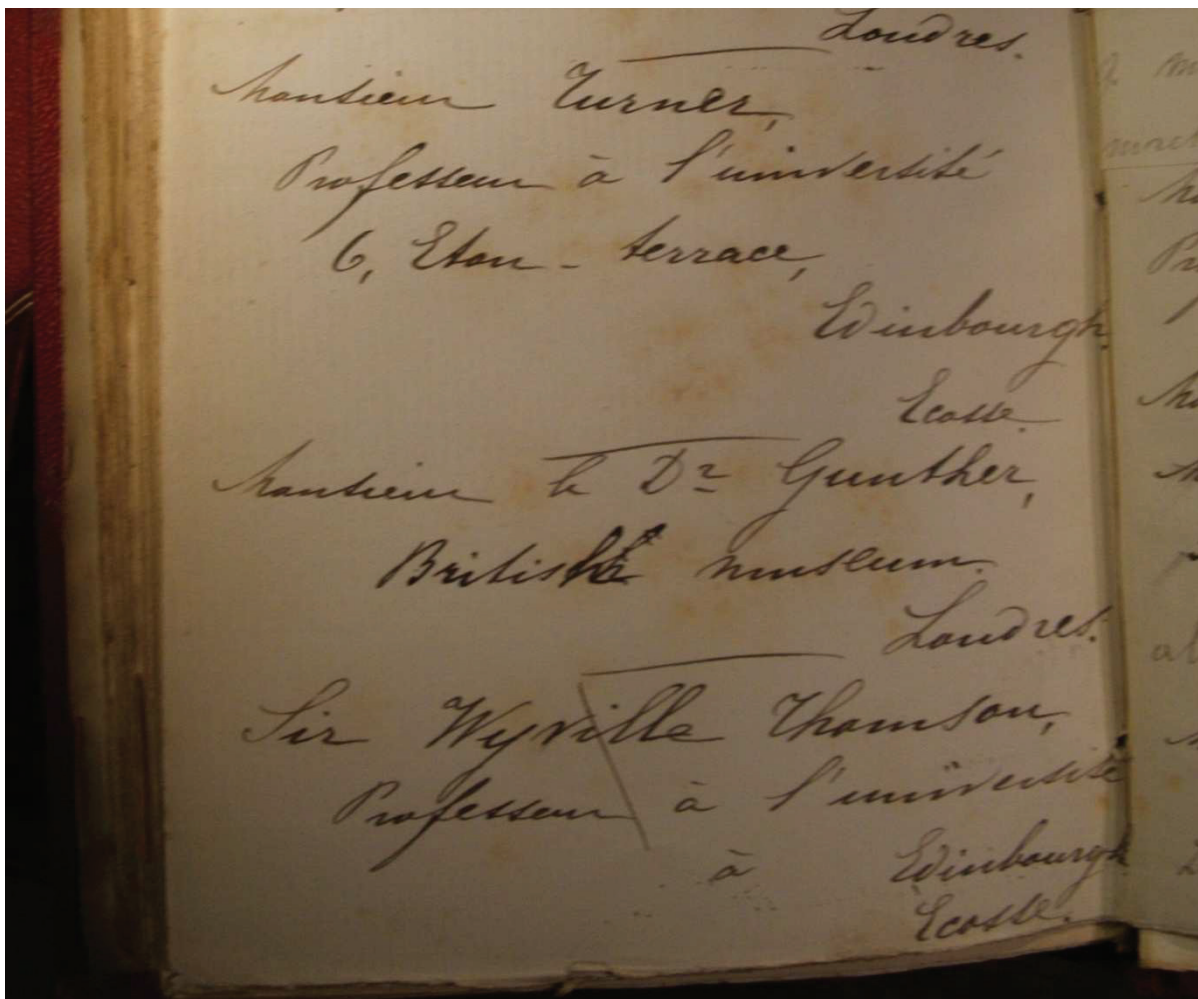


Figure 5 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention en dernières lignes « Sir Wyville Thomson, Professeur à l'université à Edinbourg, Ecosse ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

⁴⁵ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 66.
Sars G.O., *Carcinologische Bidrag til Norges fauna*, Brogger & Christies, Christiana, 1870.

L'exemple emprunté par Van Beneden à Thomson est le suivant :

Ces Euplectella viennent d'être rencontrées au sud-ouest du cap Saint-Vincent par Wyville Thomson, qui en a pêchées à bord du Challenger à 1090 brasses de profondeur. L'habile professeur a découvert une autre éponge au nord-ouest de l'Ecosse à 460 brasses de profondeur : elle porte le nom de *Holtenia Carpenteri* et je conserve un bel échantillon que je dois à sa générosité et en souvenir de la charmante hospitalité qu'il m'a accordée pendant le congrès d'Edimbourg⁴⁶.

Ray Lancaster est également cité. L'écriture correcte du nom est Ray Lankester (1847-1929), et l'on a retrouvé la référence décrite par Van Beneden, qui date de 1867⁴⁷. D'une génération tout à fait différente de celle de Van Beneden, il est pourtant cité en 1875 et retrouvé dans les listes manuscrites. L'exemple repris de 1875 concerne les *Antinoe*.

Plusieurs Polynoe vivent sur d'autres annélides : l'*Harmothoë malmgreni* sur la gaîne du *Choetopterus insignis*, l'*Antinoe nobilis* sur l'étui de *Terebella nebulosa*. M. Ray Lankester a communiqué dernièrement des observations à ce sujet à la société Linnéenne de Londres et M. Mac Intosh cite de nouvelles espèces menant le même genre de vie sur la côte d'Ecosse⁴⁸.

Le second auteur cité avec Ray Lankester (Lankester) est Mc Intosh, zoologiste écossais. D'une génération également différente de celle de Pierre-Joseph Van Beneden, ses travaux sont pourtant repris. Ils datent de 1868⁴⁹. Mc Intosh (1838-1931) est retrouvé sur les listes des archives du zoologiste belge. Notons enfin que William M'Intosh (Mac Intosh) a fait partie de l'expédition scientifique du Challenger. D'autres scientifiques britanniques sont évoqués, notamment le Dr Gray (1800-1875) concernant toujours *Hyalonema* et les travaux de Barbosa du Bocage. Le Docteur Albert Günther (1830-1914), d'origine allemande, naturalisé britannique est repris pour les exemples de *Labrax lupus* et *Gasterosteus*, des commensaux de Méduses⁵⁰. Le Docteur Thomas Strehill Wright (1818-1876), zoologiste écossais, est repris pour son exemple de 1859 de *Corethria sertularia*⁵¹. Son nom est donc établi sur les listes manuscrites des archives du zoologiste belge. James Georg Allman (1812-1898), zoologiste et botaniste irlandais est évoqué pour une *Syncoryne*.

⁴⁶ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 55.

⁴⁷ Lankester, R.E., On some new British Polynoïna, *Transactions of the Linnean Society of London*, 1867, 25, 373-378.

⁴⁸ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 49.

⁴⁹ Jeffreys Gwyn J., Norma Merle A., M'Intosh W.C., Wallar Edward, Last report on dredging among Shetland island, *British Association of the advancement of science*, Taylor and Francis, London, 1868.

⁵⁰ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 23.

⁵¹ Strehill Wright T., *Corethrya sertularia*, Edin. New Phil. Journal, 1859.

Les Picnogonons dont la nature aussi bien que le genre de vie ont été si longtemps problématiques, méritent d'être comptés parmi les commensaux, au moins pendant leur jeune âge ; en effet, ils vivent, après leur éclosion, sur les Corynes, les Hydractinies, et d'autres polypes tandis que, plus tard, ils hantent des mollusques ou des classes plus élevées : Allman nous cite le cas d'un *Phoxichilidium coccineum* logé dans une *Syncoryne*⁵².

Cet exemple est cité en 1859 par Allman. En effet, dans une étude plus exhaustive de 1862 par Hodge, les travaux d'Allmann sur les associations biologiques, qu'il dénomme parasitisme et que Van Beneden reprend comme un cas de commensalisme en 1875, sont décrits⁵³.

All question upon the matter was however completely set at rest by my finding that these sacs had been already noticed by Pr. Allman, who, in a communication made in 1859 to the British Association, arrived at a precisely similar conclusion with respect to their zoophytic origin. The abstract of his paper, being very short, may be here quoted entire. 'On a remarkable form of parasitism among the Pycnogonidae'. By Pr Allman. The author described the occurrence, on the branches of some species of Coryne, of peculiar pyriform vesicles which might be seen at first sight be easily taken for the reproductive sacs of the Zoophytes⁵⁴.

Les Britanniques sont fortement représentés dans les auteurs cités, si l'on compare à l'Europe du Sud, avec un seul exemple. De plus, différentes générations de zoologistes apparaissent, comme c'est le cas avec les pays d'Europe du Nord. Si l'Europe est fortement présente, qu'en est-il de pays d'autres continents, et notamment des Etats-Unis ?

⁵² Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 42.

⁵³ Hodge G., On the Development of a species of Pycnogon, *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology being a continuation of the Annals combined with London and Charlesworth's Magazine of Natural History*, 1862, 9, p. 36.

⁵⁴ Hodge G., On the Development of a species of Pycnogon, *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology being a continuation of the Annals combined with London and Charlesworth's Magazine of Natural History*, 1862, 9, p. 36. Traduction : « Toute la question sur ce sujet a pourtant été résolue complètement par mes travaux. Ces sacs, comme l'avait remarqué le Pr Allman dans une communication de 1859, faite à l'association britannique, et dont la conclusion est identique à la mienne, ont une origine zoophyte. Le résumé de sa communication, très court, peut être repris ici entièrement : ' Sur une forme remarquable de parasitisme chez les Pycnogonidae, par le Pr Allman' L'auteur décrit des vésicules pyriformes sur les branchies d'espèces de Corynes, qui peuvent être prises pour des sacs de reproduction du Zoophyte [...] »

d) Les Etats-Unis

Poursuivons l'analyse des auteurs cités par Van Beneden. Leidy est évoqué une fois dans l'ouvrage de 1875 : « M. Leidy fait également mention de Planaires parasites (*Bdellura*) avec ventouse à l'extrémité du corps, et M. Giard en signale une bleue sur le corps d'un Botrylle⁵⁵ ». Cet exemple est situé dans la section des commensaux libres. Joseph Leidy (1823-1891) était américain, essentiellement spécialiste en paléontologie. Néanmoins il publie des travaux connexes en zoologie. Nous retrouvons son nom une fois sur l'une des listes des archives de Pierre-Joseph Van Beneden (figure 6).

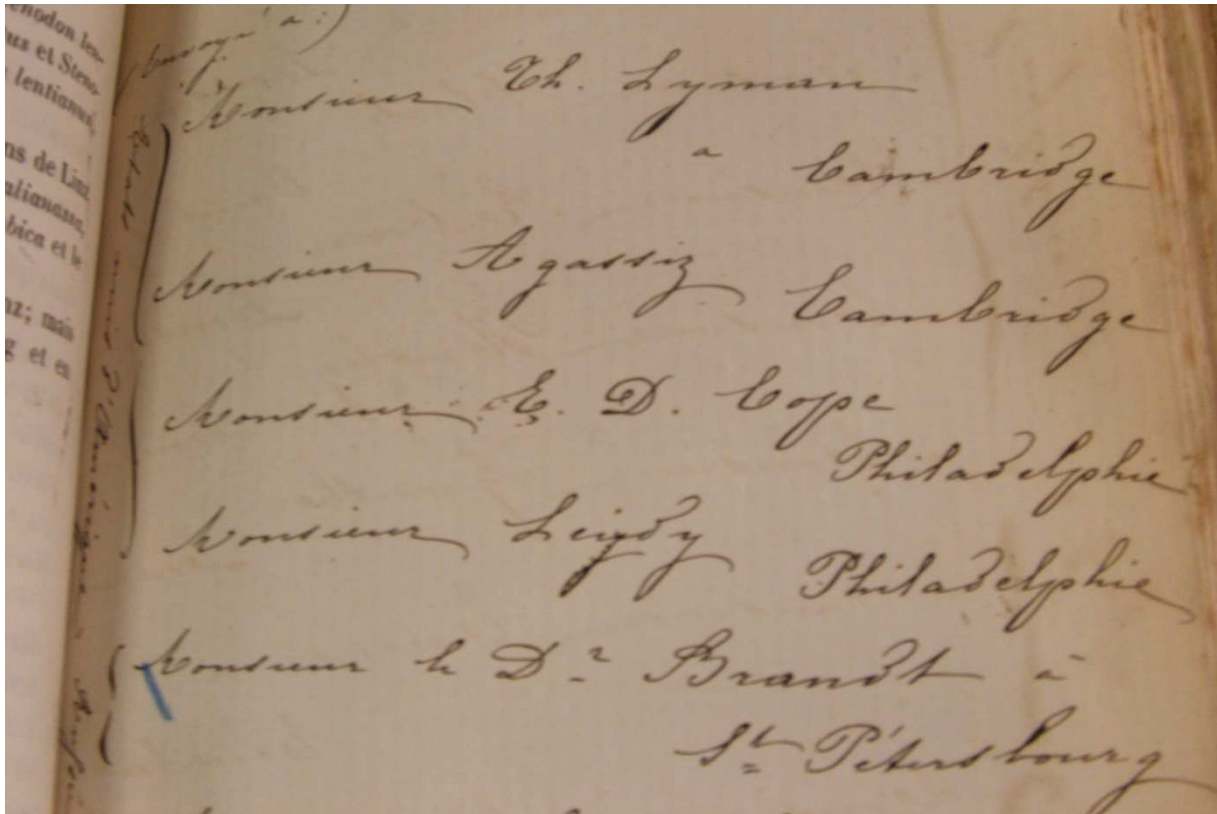


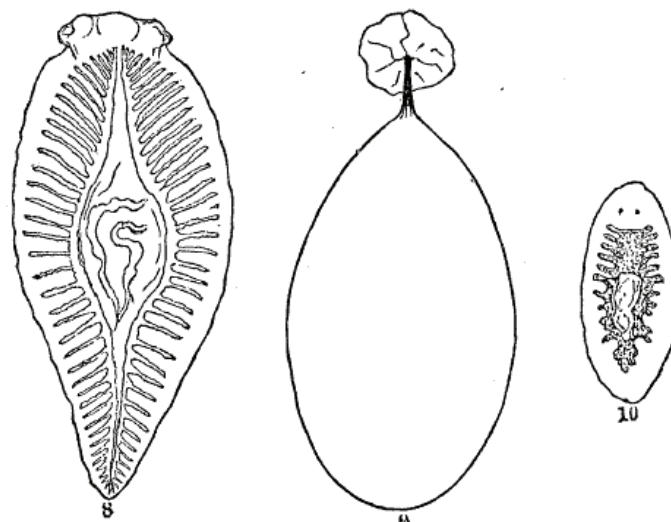
Figure 6 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur Leidy Philadelphie ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Ceci montre que le « réseau » professionnel de Van Beneden n'est pas uniquement localisé en Europe, mais aussi aux Etats-unis.

⁵⁵ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 52.

L'exemple choisi par Van Beneden de *Bdellura* est également un exemple controversé. Il est réétudié dans un article de 1882, publié dans *The American Naturalist*. L'auteur, John Ryder, décrit cette espèce (figure 7). Selon les zoologistes, il peut s'agir soit de parasitisme, soit de commensalisme, la relation ne semble pas évidente entre les deux espèces. Se pourrait-il que, sous certaines conditions extrinsèques, il s'agisse d'un cas de commensalisme, et qu'une modification de ces conditions entraîne cette relation vers un cas de parasitisme ? L'hypothèse n'est pas démontrée pour ce cas.

It appears that Van Beneden, the elder, regards them, on the authority of A. Agassiz, as messmates, but from the foregoing recital it would appear that they are more or less truly parasitic in habit. It appears that other crustaceans are infested by planarians, and Professor Leidy has described a parasitic genus, *Bdellura*⁵⁶.



Parasite of the Horse-shoe Crab ; enlarged.

Figure 7 : Illustration de *Bdellura*, Ryder J. A., Observations on the species of Planarians parasitic on *Limulus*, *The American Naturalist*, vol. 16, n°1, 1882, 48-53, p. 50.

Poursuivons dans l'analyse des auteurs cités. Avec la controverse concernant le rôle de commensal ou de parasite de l'exemple ci-dessus premièrement décrit par Joseph Leidy, puis par John Ryder en 1882, un autre zoologiste, lui aussi américain, entre dans ce débat : Alexander Agassiz, fils de Louis Agassiz, également zoologiste. Non seulement Van Beneden va utiliser cet exemple, mais il reprend cinq autres exemples, en plus de la Limule, issus des

⁵⁶ Ryder J. A., Observations on the species of Planarians parasitic on *Limulus*, *The American Naturalist*, 16(1), 1882, 48-53, p. 50.

Traduction : Il apparaît que Van Beneden, le plus âgé, les considère [les *Bdellura*], également sous l'autorité d'A. Agassiz, comme des commensaux, mais avec une observation différente, il apparaîtrait qu'ils sont plus ou moins des parasites. D'autres crustacés sont infectés par les Planaires, le Professeur Leidy a ainsi décrit les *Bdellura*, genre de parasites.

travaux d'Alexander Agassiz (1835-1910). Son nom est retrouvé plusieurs fois dans les listes des archives de Pierre-Joseph Van Beneden (figure 8).

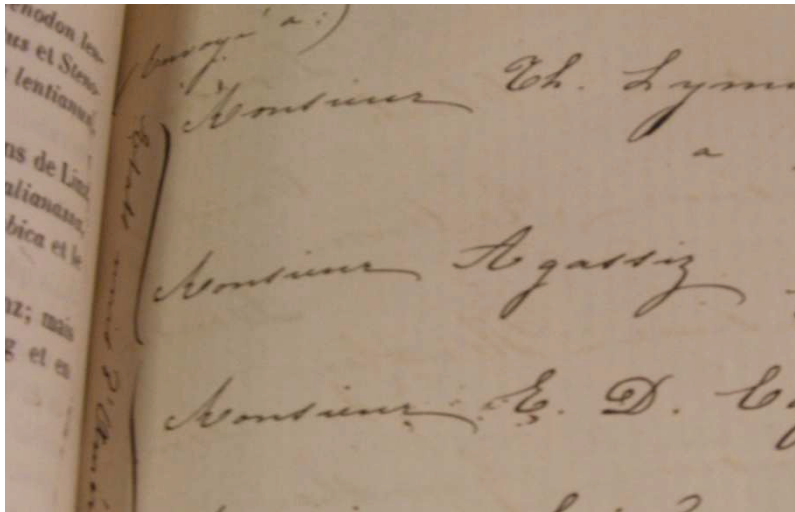


Figure 8 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur Agassiz». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Si nous avons établi le lien historique entre Van Beneden et Agassiz (figure 8), qu'en est-il des exemples concrets concernant les commensaux libres comme les commensaux fixes de l'ouvrage de 1875 ? Le premier exemple concerne une Pélagie.

Des voyageurs rapportent que l'on en voit par douzaines blottis dans ces festons animés. M. Al. Agassiz a signalé, dans son catalogue illustré, un autre fait tout aussi extraordinaire, observé dans la baie de Nantucket, aux Etats-Unis : c'est une Pélagie nocturne (*Dactylometra quinquecirra*, Ag.) toujours accompagnée, pour ne pas dire escortée, par une espèce de hareng. Les deux voisins constituent entre eux une association qui tourne probablement à l'avantage de l'un et de l'autre⁵⁷.

Le catalogue en question est celui publié en 1865 par Alexander Agassiz⁵⁸. «This Pelagia is always accompanied by a species of Clupeoid, found in the folds of the fringes of the actinostome⁵⁹». Il pose la question d'un parasitisme entre les deux espèces. L'exemple suivant cité par Van Beneden concerne toujours une méduse : « Alexander Agassiz a eu l'occasion de voir une *Hypérine* sur le disque d'une *Aurélie*. La méduse déployée constitue pour eux un véritable ballon avec parachute qui les soutient et les conduit avec plus ou moins de

⁵⁷ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 22.

⁵⁸ Agassiz A., *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard College, Cambridge, Sever and Francis, 1865, p. 48.

⁵⁹ Agassiz A., *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard College, Cambridge, Sever and Francis, 1865, p. 49. Traduction : « Cette pélagie est toujours accompagnée d'une espèce de la famille des Clupéidés, et se trouve dans les plis des bords de l'actinostome. »

rapidité⁶⁰ ». Ce sont les trois exemples issus du commensalisme dit « fixe » empruntés par Van Beneden à Agassiz, les autres exemples concernent le commensalisme libre.

Sur la côte des Etats-Unis d'Amérique, Al. Agassiz a vu un Beroe (*Mnemiopsis leidyi*) qui loge dans son intérieur des vers qui ne sont pas sans ressemblance avec une hirudinée, et qui, sans aucun doute, vivent là en commensaux. M. Al. Agassiz m'a fait part d'un autre exemple de commensalisme : sur la côte du territoire de Washington jusqu'en Californie, se trouve un ver du genre *Lepidonote*, qui habite toujours près de la bouche d'une Etoile de mer, l'*Asteracanthion ochraceus* de Brandt ; on en voit quelquefois jusqu'à cinq réunis sur un seul individu, et qui se placent sur différentes parties des rayons ambulacraires⁶¹.

Enfin, le dernier exemple est tiré de l'ouvrage *Sea-Side Studies*, Van Beneden l'explique.

La classe des Polypes renferme plusieurs espèces qui réclament du secours et se rangent parmi les commensaux. Une des plus remarquables est la gigantesque Méduse qui peut descendre ses bras jusqu'à cent vingt pieds de profondeur, et porte le nom de *Cyanea artica* ; le disque a jusqu'à sept pieds et demi de diamètre, et quand l'animal est à la surface de l'eau, les franges, qui entourent l'orifice buccal, logent parfois au milieu d'elles une espèce d'actinie qui vit avec elle en commensal. On en voit parfois jusqu'à trois, même quatre ou cinq sur une seule Cyanée. C'est encore une observation qui est due à M. Al. Agassiz et qu'il a consignée dans son intéressant ouvrage *Sea-Side Studies*⁶².

Voici l'illustration tirée de l'ouvrage d'Alexander Agassiz et d'Elisabeth C. Agassiz⁶³, (figure 9).

⁶⁰ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 41.

⁶¹ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 50.

⁶² Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 54.

⁶³ Agassiz A., Agassiz, E., *Seaside Studies in natural history*, James R. Osgood and Company, Boston, 1871, p. 40.

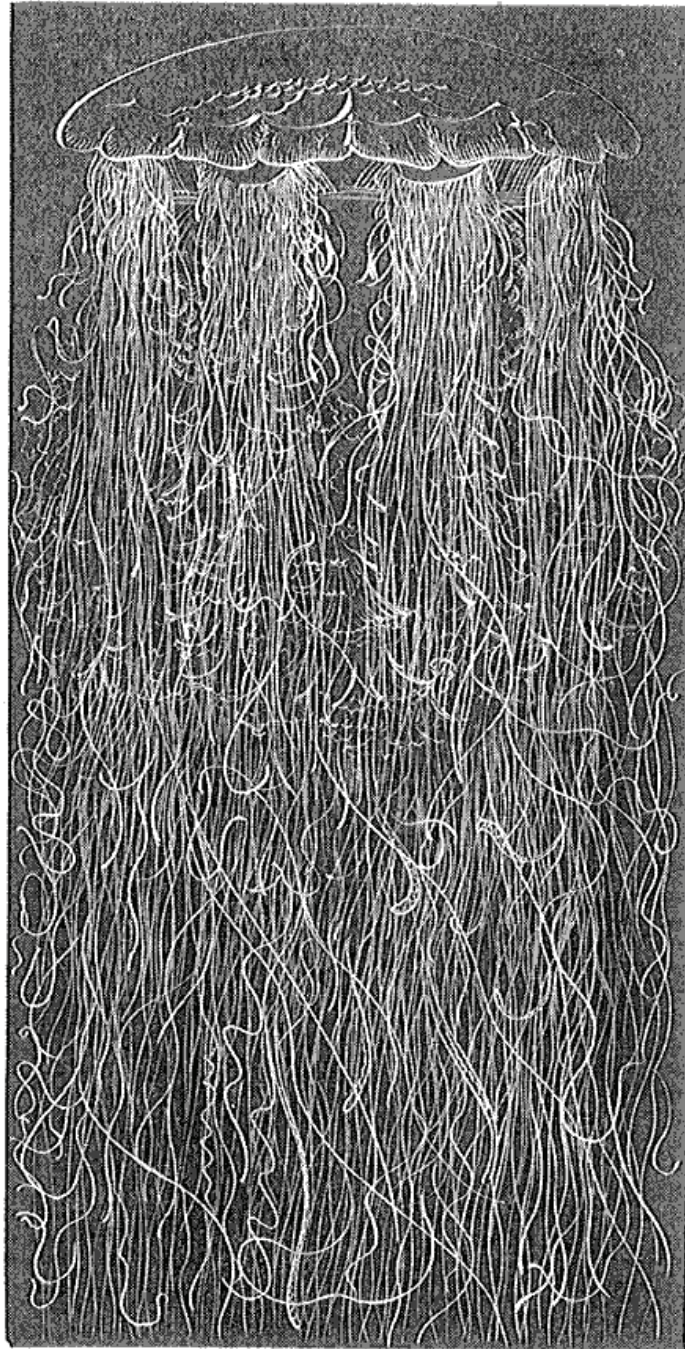


Fig. 44. *Cyanea arctica* greatly reduced in size.

Figure 9 : *Cyanea arctica*, Agassiz A., Agassiz, E., *Seaside Studies in natural history*, James R. Osgood and Company, Boston, 1871, p. 40.

Alexander Agassiz, fils de Louis Agassiz (1807-1873), est né en Suisse. Il part d'Europe pour rejoindre son père, à l'âge de 13 ans. Après avoir suivi des études scientifiques, dont une partie à Cambridge, il ne débutera des travaux en zoologie systématique et en océanographie, pour lesquels il est reconnu, qu'à partir des années 1860. Il se lancera également dans des expéditions, la première d'entre elles sera en Afrique du sud. Il poursuivra les travaux de son père au Museum d'Histoire naturelle⁶⁴. De très nombreuses publications sont recensées⁶⁵. Ce court aperçu de la valeur d'Alexander Agassiz en tant que scientifique montre, comme avec les exemples précédemment décrits, que les références reprises par Van Beneden en 1875 sont issues de travaux et de spécialistes reconnus dans leur domaine. Ce choix est d'autant plus renforcé que Van Beneden a eu des contacts avec Alexander Agassiz, puisque nous avons retrouvé son nom sur plusieurs listes d'envoi de ses articles. Il s'agit également, avec Joseph Leidy, de prouver l'étendue des relations possibles entre le zoologiste belge et d'autres confrères à un niveau international. La longue expérience de chercheur de Van Beneden - rappelons qu'il a plus de 60 ans lors de la parution de l'ouvrage sur le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme - lui permet ainsi d'obtenir des exemples et des connaissances solides sur les liens entre espèces. Les deux Américains, Leidy et Agassiz, sont la preuve que Van Beneden ne se s'attache pas uniquement à des travaux issus de laboratoires belges ou proches de la Belgique. Mais les Etats-Unis ne sont cependant pas le pays avec lequel il entretient le plus de relations. L'Allemagne est en effet très bien représentée.

e) **L'Allemagne**

D'autres auteurs sont cités, et sont retrouvés sur les listes des archives de Pierre-Joseph Van Beneden. Carl Gottfried Semper (1832-1893) est de ceux-ci. Il s'agit de l'auteur le plus cité : dix exemples de commensalisme libre, commensalisme fixe et mutualisme sont issus des travaux de C. Semper.

⁶⁴ Goodale, G. L., *Biographic Memoire of Alexander Agassiz (1835-1910)*, Academy of Science, Washington, 1912, pp. 293-297.

⁶⁵ Goodale, G. L., *Biographic Memoire of Alexander Agassiz (1835-1910)*, Academy of Science, Washington, , 1912, pp. 298-305.

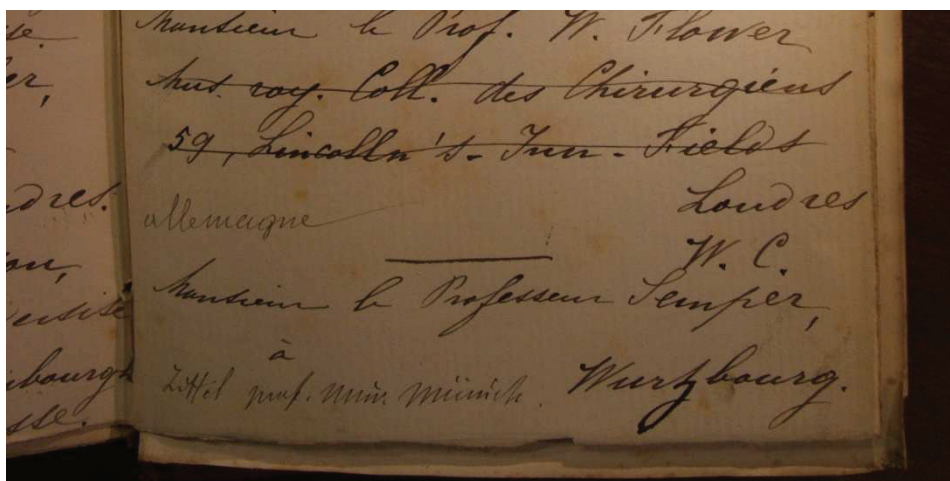


Figure 10 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur le Professeur Semper, Wurzburg [Würzburg] ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Carl Semper a en effet travaillé à Würzburg (figure 10). Il a obtenu son doctorat dans les années 1850 puis s'est rendu notamment dans les Philippines.

L'un des premiers exemples de commensalisme libre repris à Semper par le zoologiste belge concerne les Holothuries.

Les Holothuries paraissent se trouver dans des conditions très avantageuses sous ce rapport puisque nous voyons parfois des *Fierasfer*, qui sont déjà passablement gloutons, accompagnés encore de *Palémons* et de *Pinnothères* dans le même animal. Le professeur C. Semper a vu des Holothuries aux îles Philippines, qui ne ressemblent pas mal, sous ce rapport, à un hôtel avec table d'hôte⁶⁶.

C'est en effet dans son ouvrage de 1868, sur l'étude des Holothuries lors d'un voyage aux Philippines, que Carl Semper évoque ces associations⁶⁷. Cet ouvrage est réutilisé par Van Beneden, toujours dans les exemples des commensaux libres, avec les Holothuries.

Enfin, dans ces derniers temps le professeur Semper a signalé des *Pinnothères* dans des holothuries aux îles Philippines et M. Alphonse M. Edwards en a fait connaître de la Nouvelle-Calédonie (*P. Fischerii*). De sorte que ces petits crabes, amis des mollusques sont connus dans les deux hémisphères⁶⁸.

Toujours dans les mêmes types de commensaux, Van Beneden reprend également l'association entre un mollusque et l'holothurie⁶⁹. Toujours de ce même ouvrage sont issues les références de commensalisme fixe et de mutualisme (respectivement de pagures et de

⁶⁶ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 19.

⁶⁷ Semper C., *Reisen im Archipel der Philippinen*, Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1868.

⁶⁸ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 29.

⁶⁹ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, pp. 44-45.

poisson)⁷⁰. Notons dès à présent deux éléments : tout d'abord, la question du type d'association pour chaque exemple repris ; ensuite, la méthode d'analyse : les expéditions. Concernant le premier point, Van Beneden, comme Carl Semper, met en exergue la possibilité que l'association observée ne soit pas nécessairement commensale, cette analyse est tout à fait symptomatique de l'histoire du concept de commensalisme que nous menons. Il note en effet concernant les holothuries et les poissons décrits par Carl Semper :

Mais si l'on s'accorde sur les rapports qui lient ces poissons aux holothuries, on n'est pas du tout d'accord sur les organes qu'ils habitent dans leur *hôtel vivant*. Logent-ils dans la cavité digestive des holothuries ou habitent-ils dans l'arbre respiratoire qui s'ouvre à l'extrémité postérieure du corps ? Jusqu'à présent on croyait que c'était dans leur estomac, mais un doute a surgi : le professeur Semper, qui a étudié avec un soin particulier ces animaux aux îles Philippines, a eu la curiosité d'ouvrir l'estomac de quelques-uns d'entre eux, et y a trouvé, non des bêtes pêchées par l'holothurie, mais des restes de son arbre respiratoire qu'ils étaient en train de digérer. Est-ce bien alors un commensal ? Il faudra une nouvelle instruction et, si le Fierasfer n'a pas accidentellement avalé les parois du compartiment qui le loge, il devra plutôt prendre place parmi les parasites⁷¹.

Nous aborderons et illustrerons cette limite entre commensalisme et parasitisme, comme entre commensalisme et mutualisme. Le second point concernant la méthode, les expéditions, est ici une illustration des recherches zoologiques du dix-neuvième siècle. Il s'agit de présenter l'étendue des travaux menés, sur la totalité du globe. Cette ubiquité des phénomènes constatés est propice à l'émergence de concepts, comme le concept de commensalisme, et comme d'autres concepts que nous étudierons, mettant en jeu les associations biologiques.

Poursuivons l'étude des références avec Karl Möbius (1825-1908). Deux travaux de Möbius sont repris par le zoologiste belge. Le premier exemple concerne le commensalisme libre, avec justement, un changement d'hôte, une migration (donc une liberté du commensal lui permettant de choisir son hôte).

La méduse déployée constitue pour eux un véritable ballon avec parachute qui les soutient et qui les conduit avec plus ou moins de rapidité. Le professeur Möbius a signalé naguère la présence de l'*Hyperina galba*, Mont., dans le *Stomobrachium octocostatum*, Sars, petite espèce de méduse qui fait son apparition dans la baie de Kiel en octobre et en novembre. Ce savant suppose que ces commensaux ont habité d'abord la *Medusa aurita* puis transmigra dans cette espèce⁷².

⁷⁰ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 62 et p. 77.

⁷¹ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 19.

⁷² Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 41.

La référence reprise est un texte de 1875⁷³. L'approche historique montre que les travaux de Van Beneden et en particulier son texte de 1875 a été travaillé jusque durant l'année de publication. Ainsi, non seulement les références sont multiples dans l'espace, avec des auteurs cités de nombreuses nationalités, et de continents différents, ayant effectué pour un certain nombre d'entre eux des expéditions, mais ces références sont multiples dans le temps. Van Beneden cite Aristote. Mais il va citer aussi des travaux de très nombreux scientifiques contemporains de son époque (nous avons vu que près de 35% des auteurs cités dans les parties sur le commensalisme et sur le mutualisme sont connus du zoologiste belge) qui peuvent dater de quelques décennies à quelques mois : ce qu'illustre pleinement l'exemple de Möbius avec le *Stomobrachium*. Le second exemple porte, de même, sur le commensalisme libre. Il s'agit d'un article récent, par rapport à la parution de l'ouvrage de Van Beneden, datant de 1874⁷⁴. Van Beneden écrit : « Le professeur Möbius a signalé comme le docteur V. Martens une *Hemieuryale pustulata* sur un polype de la Jamaïque connu sous le nom de *Verrucellaguade lupensis*. C'est un curieux exemple de mimétisme⁷⁵ ». Le nom de Möbius est retrouvé plusieurs fois sur les listes des archives de Van Beneden (figure 11). Karl Möbius est également connu pour ses travaux sur les huîtres et sur la notion de biocénose qu'il développe en 1877⁷⁶.

En 1877 le zoologiste allemand Karl Möbius (1825-1908) crée le terme biocénose (du grec bios : vie et koinos : commun) à l'occasion d'une mission scientifique de recherche des causes de l'épuisement des bancs d'huîtres du Schleswig-Holstein, le plus septentrional des Länder d'Allemagne occidentale. Il conçoit dès l'origine la biocénose comme une "communauté de vie". L'originalité novatrice de son travail est donc de considérer non seulement l'huître, son sujet d'étude, mais aussi l'ensemble de la communauté animale et végétale avec laquelle elle est en relation dans une aire donnée⁷⁷.

⁷³ Möbius K., *Stomobrachium octoco statum at Kiel*, *Schr. Ver. Schlesw.Holst.*, 1875, 1, p. 5.

⁷⁴ Möbius K., *Ubereine Hornkoralle Verrucellaguadalupensis*, *Schr.naturwiss.Vereins Schleswig-Holstein*, 1874, 1 (2), 204-206.

⁷⁵ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 54.

⁷⁶ Möbius K., *Die Auster und die Austernwirtschaft*, Wiegandt, Hempel und Parey, Berlin, 1877.

⁷⁷ Matagne P., *Aux origines de l'écologie*, *Innovations*, 2003, 18(2), 27-42, p. 34.



Figure 11 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention en premières lignes « Monsieur Möbius, Professeur à l'université à Kiel, Allemagne ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Néanmoins, il faut noter que sur une référence différente, l'encre utilisée n'était pas identique à celle visible dans la figure 11 (l'écriture est néanmoins identique). Il apparaît donc que Möbius a été ajouté à ces autres listes. L'hypothèse que nous pouvons émettre est que Van Beneden a rencontré Möbius de façon relativement récente par rapport à l'établissement de ces listes. Ceci permettrait d'expliquer d'une part l'ajout avec l'encre différente, et d'autre part, les références plus récentes, par rapport à d'autres auteurs (comme Carl Semper ou Alexander Agassiz). Le Professeur Leydig (1821-1908) fait partie de la liste des références de 1875 et des noms retrouvés dans les archives du zoologiste belge. Un premier exemple se trouve dans la partie du commensalisme libre, il s'agit d'ailleurs du dernier exemple cité de cette partie. Le second est un exemple de mutualisme. « Le genre de vie de plusieurs de ces animalcules est encore peu connu. M. Leydig a trouvé dans l'estomac de l'*Hydatina Senta* un commensal qui ressemble beaucoup à un Euglène et plus encore au *Distigma tenax*, Ehr⁷⁸. »

⁷⁸ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 56.

La publication de la description de cette *Hydatina Senta* date de la fin des années 1850 (1857 en l'occurrence)⁷⁹. Quant au second exemple :

Tout récemment, le professeur Leydig a fait connaître encore une espèce nouvelle sur le *Phoxinus levis*. On rencontre des Argules sur les poissons des Indes, comme sur des poissons d'Afrique et des deux Amériques. Comme les caliges, ces animaux abandonnent spontanément leur hôte pour aller faire la toilette d'un autre⁸⁰.

Là encore, Van Beneden utilise à la fois des références relativement anciennes (comme 1857) et des éléments plus récents par rapport à l'écriture de son ouvrage de 1875. Leuckart est cité une fois. Zoologiste allemand, Karl Georg Friedrich Rudolf Leuckart (1822-1898) est également retrouvé sur les listes manuscrites des archives de Van Beneden.

Delle Chiaie ainsi que MM. Frey et Leuckart font mention d'un autre Némertien qui habite l'*Ascidia mamillata*. Parmi les Némertiens, nous pouvons citer encore l'*Anaplodium parasita*, qui vit dans l'*Holothuria tubulosa* et l'*Anaplodium schneiderii* qui habite l'intestin du *Stichopus variegatus*⁸¹.

De même, avec Wilhelm Peters (1815-1883), ses observations lors d'un voyage de plusieurs années au Mozambique sont utiles dans le cadre de la démonstration de Van Beneden.

f) La France et la Belgique

Ceci est également prouvé par la référence du capitaine de frégate Henri Jouan (1821-1907)⁸², notamment parti dans la mer des Indes et rapportant ses observations d'espèces de méduses.

Le capitaine de frégate Jouan a vu dans la mer des Indes, le 26 octobre 1871, par 13°20' de latitude N. et 60°30' de longitude E., c'est-à-dire à environ 200 lieues à l'ouest des îles Laquedives, par un très beau temps, la mer en ce moment très calme, couverte de méduses et la plupart de ces dernières escortées par un ou plusieurs petits poissons, du genre Ostracion, dont il n'a pu connaître l'espèce. Il est probable que le banc de méduses met en mouvement certains animaux qui sont l'objet de la convoitise des Ostracions⁸³.

⁷⁹ Leydig F., *On Hydatina Senta*, *Journal of Natural History*, 1857, 20(118), pp. 288-297.

⁸⁰ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, pp. 73-74.

⁸¹ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, pp. 51-52.

⁸² Le Cannellier, Commandant H. Jouan (1821-1907), *Mémoires de la société nationale des sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg*, 1908-1910, 37(7).

⁸³ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 23.

Le nom du capitaine de frégate Henri Jouan est donc aussi retrouvé sur les listes des archives de Pierre-Joseph Van Beneden. Nous voyons que les auteurs cités sont connus de Van Beneden et possèdent des atouts importants quant à l'approche zoologique des relations entre espèces. Ceci est également le cas avec Claparède. René-Edouard Claparède (1832-1871) est cité à plusieurs reprises en 1875. Van Beneden déplore d'ailleurs le décès du scientifique.

Un naturaliste dont le monde scientifique déplore profondément la perte, Claparède, s'est occupé aussi de ces annélides pendant les dernières années de sa vie. Il paraît que ces vers sont si communs chez ces polypes que l'on en trouve jusqu'à quatre à la fois dans le même animal. Le Siponcle nommé par Oersted *Siponculus conharum* doit sans doute trouver sa place ici. Un ver oligochète, *Hemida sysagaso*, du golfe de Naples vit sur le *Nereilepas caudata* et Claparède ne l'a pas jugé indigne de son attention. Le moyen le plus sûr de le trouver, dit ce savant, est de le chercher sur cet annélide, et le regretté confrère de Genève n'a pas abandonné ce commensal avant de l'avoir complètement étudié⁸⁴.

Là encore, nous avons pu retrouver cette référence⁸⁵. Elle date de 1870, un an avant la mort de René-Edouard Claparède. Notons que dans cette publication, Claparède reprend aussi les travaux de Van Beneden en zoologie, sans toutefois évoquer les relations de commensalisme entre espèces. Il écrit par exemple à propos des *Capitella* :

Mes observations ne font que confirmer sur tous les points importants, en les étendant, les résultats obtenus précédemment par M. Van Beneden et moi-même. Les petits yeux que le savant belge attribue aux seuls embryons existent bien toute la vie durant, comme M. Oersted le savait déjà. Cependant ils sont rudimentaires et difficiles à voir chez l'adulte tandis que chez les jeunes individus ils sont relativement plus grands et même munis de cristallin⁸⁶.

L'autre référence concernant Claparède dans l'ouvrage de 1875 de Van Beneden évoque un commensalisme libre, toujours provenant de ses travaux de Naples.

Claparède et Keferstein en ont observé une espèce, le *Loxosoma singulare*, sur un annélide capitellien, du genre *Notomastus*, à Saint-Vaast-la-Hougue, côte de Normandie. Plus tard, Claparède a trouvé une autre espèce, le *Loxosoma kefersteinii*, dans la baie de Naples, sur un *Acamarchis*, mollusque bryzoaire⁸⁷.

⁸⁴ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 53.

⁸⁵ Claparède, E., *Les annélides chétopodes du golf de Naples*, H. Georg, libraire, Genève, 1870.

⁸⁶ Claparède, E., *Les annélides chétopodes du golf de Naples*, H. Georg, libraire, Genève, 1870, p. 11.

⁸⁷ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 48.

Si l'on poursuit l'étude des références données dans l'ouvrage du zoologiste belge de 1875, un nom célèbre apparaît : Milne-Edwards. Inscrit de la main de Van Beneden sur les listes des archives, le nom correspond à Alphonse Milne-Edwards (1835-1900), fils de Henri Milne-Edwards (1800-1885) (figure 12).

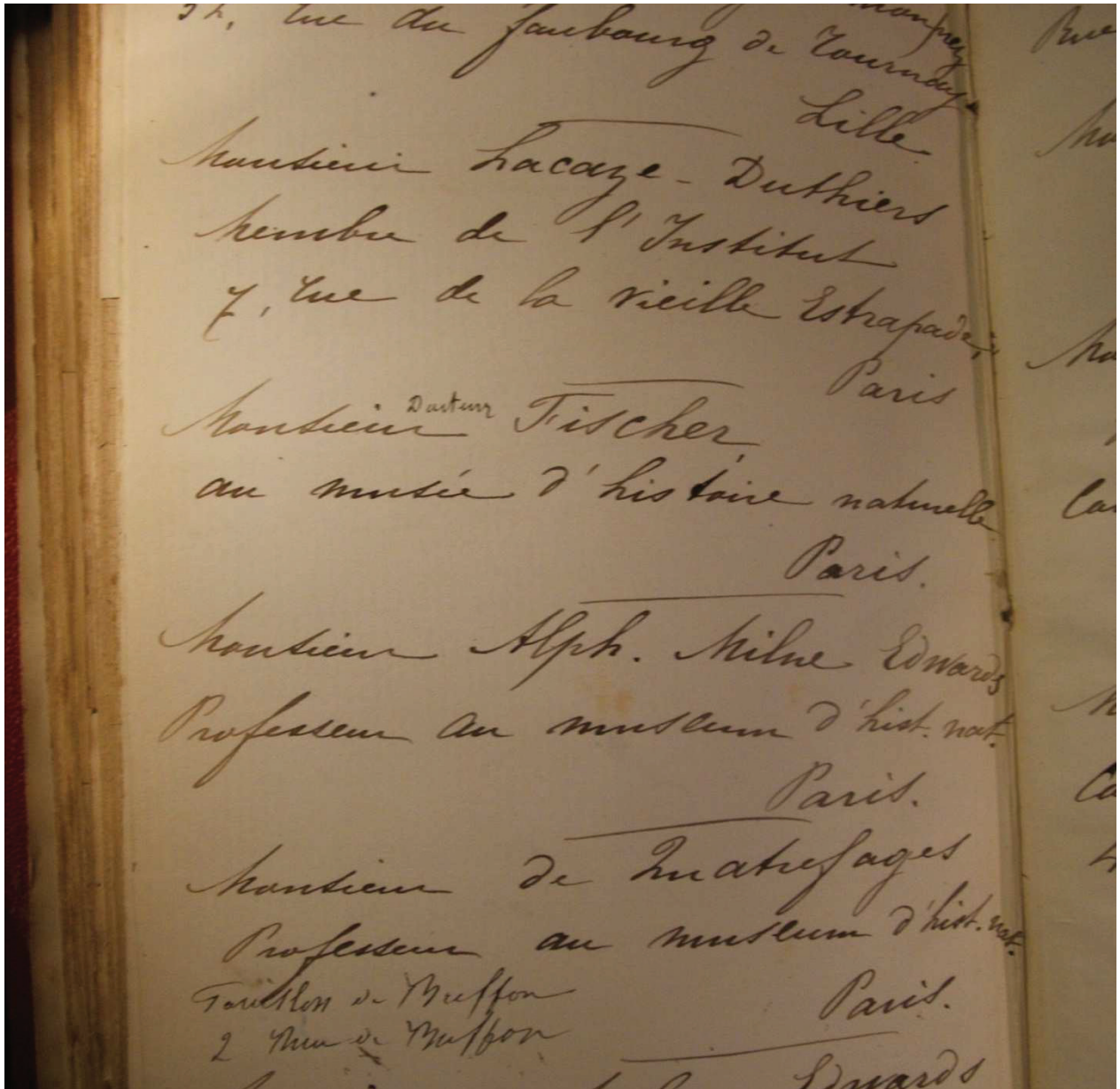


Figure 12 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention au centre «Monsieur Alph. Milne Edwards, Professeur au museum d'hist. nat. Paris». Sur cette même page sont mentionnés De Quatrefages et Lacaze-Duthiers. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Une seule occurrence apparaît en 1875 afin de citer une espèce décrite par A. Milne-Edwards.

Un crustacé peu généreux est le *Lithoscaptus* de M. Milne-Edwards. Avec bec et ongles pour attaquer, il s'installe piteusement dans l'office d'une méduse, et, au lieu de faire usage de ses propres armes, met à profit les perfides nématocystes de son acolyte, pour vivre tranquillement à ses dépens⁸⁸.

Il n'est pas certain que Van Beneden se réfère à des publications précises d'Alphonse Milne-Edwards, puisqu'il cite simplement le nom et le zoologiste ayant décrit le *Lithoscaptus*. Une publication de 1862 de Milne-Edwards décrit ce genre⁸⁹. Cette analyse est elle-même issue de l'analyse de Heller et de Stimpson sur des espèces similaires⁹⁰. Les articles de Heller et Stimpson sont publiés en 1859 et 1861⁹¹. Deux autres travaux des années 1860 reprennent la description de *Lithoscaptus paradoxus* d'Alphonse Milne-Edwards⁹².

Dans la description des crustacés de 1862 des espèces de l'île de la Réunion, Milne-Edwards apparaît bien comme le scientifique ayant analysé ceux-ci : « L'annexe F donne la liste des crustacés que nous avons offerts au Muséum de Paris, et aussi celle des espèces reconnues comme appartenant aux mers de Bourbon. Ce remarquable travail est dû à l'obligeance de M. Alph. Milne-Edwards⁹³ ». Dans cette annexe F, Alphonse Milne-Edwards décrit l'espèce qu'il va nommer *Lithoscaptus paradoxus*. Mais, dans un erratum, il expose la nécessité de reprendre la formulation du Dr Heller, ayant lu le mémoire publié par ce dernier un an auparavant.

Depuis la publication de mon mémoire sur la Faune carcinologique de l'île de la Réunion, j'ai reçu de Vienne un travail de M. le docteur Heller, en date de 10/01, dans lequel il fait connaître sous le nom de Cryptochires Coralliodytes (Heller) le petit crustacé que j'avais décrit et nommé *Lithoscaptus Paradoxus* (F. 10). Il le range parmi les Cotometopes, à la suite des Plagusies et des Acanthopus, tandis que d'après l'Examen de la femelle, j'avais cru devoir le placer dans la famille des Raniniens. — On doit donc rayer des cadres zoologiques le nom de *Lithoscaptus Paradoxus*, pour le remplacer par celui que le docteur Heller avait donné antérieurement à cette espèce. A. M. E⁹⁴.

⁸⁸ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 32.

⁸⁹ Milne-Edwards A., Faune carcinologique de l'île la Réunion, In : Maillard L., *Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon)*, Dentu Editeur, Paris, 1862.

⁹⁰ Kropp Roy K., The status of *cryptohirus coralliodytes* Heller and *Lithoscaptus paradoxus* Milne Edwards (Brachyura: Cryptochiridae), *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 1988, 101(4), 872-882, p. 872.

⁹¹ Heller C., Synopsis der imrothen Meere vorkommen den Crustaceen, *Verhandlungen der Zoologisch-Botanisch Gesellschaft in Wien*, 1861, 11, 1-32.

Heller C., Beitrage zur Crustaceen-fauna des Rothen Meeres, *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Wien*, 1861, 43, 297-394.

⁹² Milne-Edwards A., Faune carcinologique de l'île Bourbon (Extrait), *Annales Sciences naturelles, Zoologie, série 4*, 1862, 17, p. 362.

Milne-Edwards A., Etudes zoologiques sur les crustacés récents de la famille des Cancériens, *Nouvelles Archives du Muséum*, 1865, 1ère série, 1, 177-308, pl. 11-19.

⁹³ Maillard L., *Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon)*, Dentu Editeur, Paris, 1862, p. 166.

⁹⁴ Maillard L., *Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon)*, Dentu Editeur, Paris, 1862, erratum, p. 2.

Dans cet exemple, l'aspect descriptif prévaut toujours, par rapport à l'étude potentielle des associations biologiques. Il n'en reste pas moins que cette espèce est décrite par Van Beneden et entre dans le champ des probables commensaux libres. Achille Valenciennes (1794-1865) est un autre scientifique cité, à propos de *Hyalonema*. Nous avons déjà évoqué la controverse quant à cette espèce, et la relation qu'elle peut entretenir avec d'autres espèces. D'un point de vue historique, cette controverse émerge à la fin des années 1850 et durant les années 1860. « Valenciennes, guidé sans doute par les observations de Philippe Poteau, a le premier reconnu la nature de l'éponge et de ses spicules, mais l'on doit à Max Schultze d'avoir distingué la vraie nature de cette admirable production marine⁹⁵ ». L'intérêt provient ici des listes manuscrites des archives de Van Beneden. Rappelons que le décès de Valenciennes survient en 1865. Or, nous avons rencontré ce nom sur l'une d'entre elles. Cette liste était insérée dans des publications datant justement des années 1860. Ceci confirme la datation des archives consultées. Ceci confirme toujours le lien entre Van Beneden et l'ensemble des zoologistes de son temps. La précision des exemples utilisés est démontrée par la connaissance de l'ensemble des observations durant ces décennies.

Achille Valenciennes fut préparateur d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. Il fut alors remarqué par Georges Cuvier (1769-1832).

Ces travaux attirèrent sur M. Valenciennes un premier regard de Cuvier, et notre futur collègue fut chargé, par lui, du soin de déterminer et classer les oiseaux du muséum. C'est encore M. Valenciennes qui seconda le comte de Lacépède, procédant en 1820 à la classification des reptiles, en 1822 à celle des poissons. A la mort de Lacépède, M. Valenciennes fut adjoint à M. Duméril en qualité d'aide-naturaliste et conserva cette position jusqu'au jour où Cuvier crut devoir l'associer à ses études ichthyologiques. Cette branche des sciences naturelles était encore dans l'enfance et l'histoire trop générale des poissons ne pouvant satisfaire un esprit investigateur d'un Cuvier, réclamant des matériaux d'études pour son tableau du règne animal, il sut mettre à profit l'esprit d'observation de l'aide-naturaliste et sa prodigieuse mémoire⁹⁶.

Achille Valenciennes a en effet collaboré avec Georges Cuvier dans le cadre de son *Histoire naturelle des Poissons*. Les qualités d'observateur de Valenciennes ont véritablement été mises à profit.

⁹⁵ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 67.

⁹⁶ Vibraye G. H., Notice historique et biographique sur Achille Valenciennes, *Société impériale et centrale d'agriculture de France*, 1868, p. 3.

Le volume que je publie aujourd'hui contient l'histoire d'une famille qui m'a donné jusqu'à présent le plus de peine dans la rédaction de cet ouvrage. Ce livre comprend une partie de la grande famille des labroïdes ; il a fallu le commencer par l'histoire du labre, et le terminer par celui des girelles. Or, tous les naturalistes savent que ces poissons n'ont jamais été bien reconnus et distingués par les auteurs qui pouvaient les voir sur le bord de mer, au moment où ils sortaient de l'eau et où la constance de leur couleur peut être appréciée⁹⁷.

Cette collaboration et ce domaine d'étude, l'ichtyologie, ne vont pas laisser indifférent Pierre-Joseph Van Beneden, nous le verrons dans le chapitre traitant du corpus textuel du zoologiste belge.

Poursuivons l'analyse des références trouvées dans les archives de Van Beneden.

Félix Dujardin (1801-1860) se situe, d'un point de vue historique, dans le même cas qu'Achille Valenciennes. Il est aussi mentionné sur une liste de Van Beneden. Cette liste est insérée dans des articles de la fin des années 1850, début de la décennie 1860 : ceci permet toujours de vérifier l'historicité de ce travail. Quant à l'exemple il s'agit des *Albertia*.

Il y a aussi quelques Rotateurs, les *Albertia* par exemple, qui méritent de prendre place ici et que Dujardin a décrits et nommés. Ils vivent dans l'intestin des lombrics et des limaces et dans les larves d'éphémères. Dujardin a signalé d'abord l'*Albertia vermiculus*; depuis lors M. Schulze a fait connaître l'*Albertia* du *Naïs littoralis*, et Radkewitz a reconnu dans le petit ver de terre de nos jardins, l'*Enchytreus vermicularis*⁹⁸.

Originaire de la Touraine, Félix Dujardin assoit sa vocation scientifique en botanique, en zoologie et en géologie. Il devient notamment membre de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine, en 1828, ce qui lui permet d'interagir avec d'autres scientifiques⁹⁹. Il se rend à Paris de 1834 à 1839. Puis, après une courte période à la Faculté des Sciences de Toulouse, il est nommé Professeur de zoologie à Rennes le 14 septembre 1840¹⁰⁰. De 1845 jusqu'à la Révolution de 1848, il occupe une fonction au Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Il retourne ensuite à Rennes, sa famille restant à Paris. Il n'obtiendra les honneurs que durant les dernières années de sa vie, la légion d'Honneur en 1850 et Membre correspondant en Zoologie de l'Académie des Sciences en 1859. Il meurt en 1860¹⁰¹. Les travaux de Dujardin sont nombreux et reconnus par ses pairs¹⁰². Or, comme Van

⁹⁷ Cuvier G., Valenciennes A., *Histoire naturelle des Poissons, tome treizième*, Pitois-Levrault, Paris, p. 3.

⁹⁸ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 77.

⁹⁹ Rideau M., Félix Dujardin, un naturaliste oublié de la Touraine, *Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine*, 2010, 23, 19-35, pp. 22-23.

¹⁰⁰ Rideau M., Félix Dujardin, un naturaliste oublié de la Touraine, *Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine*, 2010, 23, 19-35, p. 29.

¹⁰¹ Rideau M., Félix Dujardin, un naturaliste oublié de la Touraine, *Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine*, 2010, 23, 19-35, p. 33.

Beneden, Dujardin va également s'intéresser aux parasites, et plus spécifiquement aux helminthes. Reprendre les travaux de Dujardin constitue une marque de reconnaissance de ses travaux de la part du zoologiste belge. Si Dujardin était plus âgé, les deux zoologistes n'avaient cependant pas une différence importante, et ils se connaissaient, vu le nom retrouvé dans les listes manuscrites.

Les contemporains ont reconnu la valeur de l'œuvre scientifique de Félix Dujardin, qualifiée de «prodigieuse» par le docteur Malagutti, doyen de la Faculté des Sciences de Rennes au moment de sa mort. La Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Belles-Lettres d'Indre-et-Loire se souvint de sa présence en son sein; le professeur Joubin qui lui succéda à la chaire de zoologie de Rennes lui consacra une longue et émouvante biographie et Milne Edwards rendit hommage au protistologue et à l'helminthologue dans le Rapport sur les progrès récents des sciences zoologique en France rédigé en 1867 à la demande du ministre Victor Duruy¹⁰³.

Nous pourrions ajouter la reconnaissance des travaux de Dujardin à travers la reprise de l'exemple des *Albertia* par Van Beneden et par le fait qu'il l'a mentionné sur ses listes.

Au total, de nombreuses nationalités sont représentées : française, américaine, danoise, allemande, portugaise avec les exemples susmentionnés. Ces spécialistes voyagent dans des contrées diverses. Les espèces étudiées ne sont donc pas localisées en un seul endroit. Les associations biologiques : le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme, entre autres, à travers le choix de toutes ces références, paraissent se dessiner comme un phénomène universel biologique. C'est ce que tente de prouver Pierre-Joseph Van Beneden à travers cette démarche de documentation véritablement diversifiée. Comme pour les scientifiques précédents, Van Beneden utilise toutes ces références après fine analyse du sujet. Dans les trente noms retrouvés sur les listes manuscrites, ainsi que cités en exemple dans son ouvrage

¹⁰² Dujardin F., Observations nouvelles sur les Céphalopodes microscopiques, *Annales des Sciences Naturelles, Paris Zooogiel*, 1835, 3, 108-109.

Dujardin F., Buffon G.L.L., *Histoire naturelle des zoophytes: infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux, et la manière de les étudier à l'aide du microscope*, Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 1841.

Dujardin F., Mémoire sur l'organisation des infusoires, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1838, 10, 230-315.

Dujardin F., *Recherches sur les organismes inférieurs*, Renouard, Paris, 1836.

Dujardin F., Observations nouvelles sur les Céphalopodes microscopiques, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1835, 3, 108-109.

Dujardin F., Mémoire sur les helminthes des musaraignes et en particulier sur les Trichosomes, les Distomes et les Taenias, sur leurs métamorphoses et leurs transmigrations, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1843, 20, 329-349.

Dujardin F., *Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux*, Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 1845.

¹⁰³ Rideau M., Félix Dujardin, un naturaliste oublié de la Touraine, *Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine*, 2010, 23, 19-35, p. 34.

de 1875, deux autres personnages seront décrits de façon plus approfondie. Nous ne faisons que les citer succinctement ici, Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901) et Alfred Giard (1846-1908) sont deux des spécialistes les plus éminents et sont cités sur ces listes.

Le dernier nom restant correspond au fils de Pierre-Joseph Van Beneden, il s'agit d'Edouard Van Beneden (1846-1910), dont les premiers travaux en zoologie sont réétudiés. Son fils est connu pour sa découverte de la méiose¹⁰⁴. A partir de 1874, il est notamment professeur à l'université de Liège et se spécialise en embryologie¹⁰⁵. Les projets de recherches entre Edouard et son père ne seront pas identiques : Edouard ne poursuit pas les travaux de Pierre-Joseph concernant les associations biologiques. De plus, le contexte scientifique même va être profondément modifié entre les deux générations. Gabriel Hamoir, historien des sciences, évoque qu'il s'agit d'exemples d'un scientifique « fixiste » et d'un scientifique « darwiniste », ce qui n'est pas nécessairement aussi distinct¹⁰⁶. La carrière d'Edouard Van Beneden sera tout aussi retentissante que celle de son père¹⁰⁷. En Belgique, la famille Van Beneden devient une « véritable institution ». La reconnaissance est alors internationale.

¹⁰⁴ Hamoir G., *La découverte de la méiose et du centrosome par Edouard Van Beneden*, Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1994.

¹⁰⁵ Van Beneden E., La maturation de l'œuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin, *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1875, 40(7).

Van Beneden E., Contribution à la connaissance des mammifères : l'ovaire du *Vespertilio murinus* et du *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Recherches sur l'embryologie des mammifères : la formation des feuilletés chez le lapin, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les chiroptères, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Tenias, *Archives de Biologie*, 1881, 2.

¹⁰⁶ Hamoir G., *La révolution évolutionniste en Belgique. Du fixiste P.J. Van Beneden à son fils darwiniste Edouard*. 2002, Editions de l'ULG, Liège.

Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138.

¹⁰⁷ Hamoir G., *La découverte de la méiose et du centrosome par Edouard Van Beneden*, Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1994.

3) Un réseau scientifique étendu

Au fur et à mesure de la vérification de chaque donnée bibliographique de l'ouvrage *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, s'établissent des liens entre les différents scientifiques cités de nombreux pays. Par exemple, entre le Portugal et l'Angleterre, des échanges de matériel entre les institutions spécialisées en zoologie permettent une avancée dans la compréhension des phénomènes d'associations biologiques. Néanmoins, notons que jusqu'ici, aucune des sources vérifiées avant 1870 ne met en avant une distinction particulière entre les associations biologiques plausibles. Le commensalisme n'est pas évoqué. Ce concept est uniquement repris entre guillemets dans certains cas, et la source initiale de cette évocation est bien Pierre-Joseph Van Beneden. Nous avons donc situé le contexte historique et textuel de la totalité des trente scientifiques dont nous pouvons certifier une connaissance réelle entre eux et Pierre-Joseph Van Beneden. A partir de ces éléments, nous allons tenter de décrire le « réseau » que le zoologiste belge a créé. Nous allons récapituler les noms retrouvés dans les listes manuscrites des archives de Pierre-Joseph Van Beneden et des occurrences de son ouvrage de 1875. Nous ajoutons les dates (naissance-décès) de chaque auteur. Nous mettons également la date de la référence reprise par Van Beneden. Enfin la nationalité des scientifiques est précisée pour permettre d'avoir une vue d'ensemble du réseau professionnel du zoologiste belge.

Nom	Date (naissance-décès)	Année de publication de la référence reprise par P. J. Van Beneden	Nationalité
Barbosa du Bocage	(1823-1907)	1864	Portugais
A. Milne-Edwards	(1835-1900)	1862	Français
Al. Agassiz	(1835-1910)	1865	Américain (USA)
Möbius	(1825-1908)	1875	Allemand
Steenstrup	(1813-1897)	1853-1854	Danois
Claparède	(1832-1871)	1870	Français
Leydig	(1821-1908)	1857	Allemand
Leuckart	(1822-1898)	Années 1840?	Allemand
Valenciennes	(1794-1865)	Années 1850	Français
Dujardin	(1801-1860)	Années 1850	Français
Lacaze-Duthiers	(1821-1901)		Français
Leidy	(1823-1891)	1860	Américain (USA)
Günther	(1830-1914)	1863	Britannique
Ray « Lancaster »	(1847-1929)		Britannique
Lütken	(1827-1901)	1871	Danois
Gray	(1800-1875)	1867	Britannique
Bleeker	(1819-1878)	1837-1838	Néerlandais
Semper	(1832-1893)	1868	Allemand
Lovèn	(1809-1895)		Suédois
Sars	(1837-1927)	1870	Norvégien
Allman	(1812-1898)	1859	Irlandais
Wright	(1818-1876)		Écossais
Wyville Thomson	(1830-1882)	1873	Écossais
Mc Intosh	(1838-1931)	1868	Écossais
Peters	(1815-1883)	Années 1840	Allemand
Jouan	(1821-1907)	1871	Français
Herklots	(1820-1872)		Néerlandais
Reinhardt	(1816-1882)	1875	Danois
Giard	(1846-1908)		Français
Ed Van Beneden	(1846-1910)		Belge

Le réseau de Pierre-Joseph Van Beneden est étendu, dans l'espace, mais également dans le temps. En effet, si les scientifiques mentionnés sont pour la plupart européens, quelques-uns, comme Agassiz, lui permettent d'avoir des points de vue qui peuvent être différents. De plus, son réseau au sein de l'Europe est très varié. Il a aussi bien des contacts en Europe du Nord (comme le Danemark, avec Steenstrup) qu'en Europe du Sud (comme le Portugal avec Barbosa du Bocage). Cette étendue spatiale de son réseau est très utile pour saisir de nombreux exemples d'associations biologiques. Plus précisément, Van Beneden ne se limite pas à une potentielle « école de pensée ». En effet, il pourrait ne reprendre que des exemples issus de recherches allemandes, ou alors de recherches françaises. Van Beneden comprend et utilise à la fois les travaux de la recherche française, allemande, nord européenne et sud européenne. En cela, il est l'un des personnages majeurs de la zoologie du dix-neuvième siècle. Plus précisément, parmi les trente scientifiques connus par Van Beneden, sept sont Français, sept sont Anglais, Ecossois, Irlandais, sept sont d'Europe du Nord (Pays-Bas, Suède, Norvège, Danemark), cinq sont Allemands, un est Portugais, deux sont Américains et il y a un Belge, son fils.

Concernant l'étendue temporelle de son réseau, il suffit de voir que Van Beneden connaît et se réfère à des zoologistes de générations différentes. Entre Ray Lankester et le Professeur Lovén, il y a presque un demi-siècle d'écart. Van Beneden comprend les générations suivantes et utilise leurs travaux. Il reprend d'ailleurs des exemples de son fils Edouard Van Beneden, également initié à la zoologie.

D'un point de vue historique, afin de prouver l'étendue de ce réseau, nous avons comparé le texte majeur de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme de 1875 et des éléments manuscrits issus des archives du zoologiste belge. Afin de mesurer la précision et la teneur des propos susmentionnés, il faut revenir plus en détail sur les archives de Van Beneden et sur le corpus textuel concernant le commensalisme. De quoi se composent exactement ces archives dépouillées pour la première fois ? Quels liens avec l'histoire du commensalisme ? Est-ce uniquement limité à ce concept d'association biologique ?

Chapitre II

Etude du corpus textuel de Pierre-Joseph Van Beneden

Après avoir décrit le réseau de Pierre-Joseph Van Beneden, nous allons étudier le corpus complet des archives de Van Beneden et de l'ensemble des textes majeurs sur le commensalisme. Nous donnerons également les définitions fondamentales du commensalisme, établies par Van Beneden. Enfin, nous produirons les textes critiques de l'époque sur le commensalisme, retrouvés dans les archives. Certains textes n'ont jamais été analysés en histoire des sciences.

Tout d'abord, rappelons quelques éléments biographiques de Pierre-Joseph Van Beneden afin de resituer ultérieurement son corpus scientifique. Né en 1809 à Malines, Pierre-Joseph Van Beneden a notamment suivi des études médicales, à l'instar d'autres scientifiques qui se spécialisent par la suite en zoologie, spécialisation qu'il effectue au Muséum d'Histoire naturelle. Cette expérience permet donc de mieux comprendre que le réseau scientifique qu'il développe s'appuie sur des membres éminents de la zoologie en France.

Après de bonnes études de base suivies d'un apprentissage dans la plus grande pharmacie de sa ville natale, Pierre-Joseph Van Beneden partit étudier la médecine à l'université de Louvain. Il y est remarqué et obtient une bourse pour parfaire ses connaissances en zoologie au Muséum de Paris. En 1835, à son retour au pays, il postule dans différentes universités belges et se voit nommé à Louvain où il entame une très longue et brillante carrière qui s'interrompt à son décès en 1894¹⁰⁸.

Dès son enfance et son adolescence, Van Beneden, cotoyant Louis Stoffels (1764-1853), pharmacien de Malines, est éveillé aux sciences naturelles.

Ce dernier [Louis Stoffels] était un passionné de collection et sa maison était devenue un véritable musée de curiosités de tout genre, minéraux, animaux, fossiles... Il employait aussi son temps à s'occuper de la société savante de Malines, dont il était l'âme. C'est ce pharmacien qui donna les premiers cours d'histoire naturelle à Van Beneden¹⁰⁹.

¹⁰⁸ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138, p. 124.

¹⁰⁹ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, mémoire de Master Recherche, Université Lyon 1, Lyon, 2007, p. 21.

Après sa participation à la révolution belge de 1830, contre les Hollandais, il poursuit donc ses études en médecine et obtient son doctorat de médecine en 1832. Van Beneden est nommé le 10 avril 1836 professeur de zoologie et d'anatomie comparée au sein de la chaire de zoologie¹¹⁰ à l'Université catholique de Louvain. Dès 1838, il fait paraître des études qui impriment sa méthode : des observations rigoureuses, des descriptions anatomiques avec des planches précises, des discussions sur les classifications¹¹¹. Il continue ses recherches en zoologie marine, mais devient également spécialiste reconnu en helminthologie¹¹². Pierre-Joseph Van Beneden ne travaille pas seul dans ce domaine. L'un des scientifiques avec lesquels il coopèrent est Paul Gervais (1816-1879). Ce dernier est donc zoologiste, mais aussi paléontologiste¹¹³. Après avoir suivi des cours au Muséum national d'Histoire naturelle dans les années 1830, il obtient une chaire d'anatomie dans les années 1840 à Montpellier. Puis il retourne au Muséum national d'Histoire naturelle en 1868 après trois ans effectués à la Sorbonne. Gervais et Van Beneden ont travaillé ensemble dès les années 1830¹¹⁴. Dans les années 1850, ils publient tous les deux un ouvrage en deux tomes de zoologie médicale¹¹⁵. Cet ouvrage est décomposé en plusieurs chapitres. Nous avons retrouvé dans les archives du zoologiste belge, la répartition entre les deux auteurs, Paul Gervais et Pierre-Joseph Van Beneden de l'écriture de ces imposantes recherches. La première moitié, comprenant

¹¹⁰ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, mémoire de Master Recherche, Université Lyon 1, Lyon, 2007, p. 22.

¹¹¹ Van Beneden P.-J., Anatomie du *Pneumodermon violaceum*, d'Orb., *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur l'Argonaute, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur le *Limneus glutinosus*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Exercices zootomiques : Mémoire sur la *Cymbulie* de Péron ; Mémoire sur un nouveau genre de Mollusques, voisin des *Cymbulies*, du Golfe de Naples ; Mémoire sur l'anatomie des genres *Hyale*, *Cléodore* et *Cuvierie*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1839, 12.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur la *Limacina arctica*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1841, 14.

¹¹² Van Beneden P.-J., Recherches sur la faune littorale de Belgique : les Vers Cestoïdes, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1850, 25.

Van Beneden P.-J., Recherches sur l'histoire naturelle et le développement de l'Atax ypsilophora (*Hydrachna concharum*), Acaride vivant en aprasite sur les anodontes, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1838, 11, 1-16.

¹¹³ Gervais P., *Zoologie et Paléontologie françaises*, Arthus Bertrand, Paris, 1859.

¹¹⁴ Gervais P., Van Beneden P.-J., Sur les Malacozoaires du genre Sépiole (*Sepiola*), *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1838, 5(7), 421-430.

¹¹⁵ Gervais P., Van Beneden P.-J., *Zoologie médicale. Exposé méthodique du règne animal basé sur l'anatomie, l'embryogénie et la paléontologie comprenant la description des espèces employées en médecine de celles qui sont venimeuses et de celles qui sont parasites de l'homme et des animaux*, Baillièrre, Paris, 1859.

notamment la paléontologie est rédigée par Gervais et la seconde par Van Beneden (Figure 13).

comme on y verra le rapport
Introduction,
 Généralités 1 partie } Gervais
 Vertébrés II }
 Art. condylof. 10 }
 helminthes II } Van Beneden
 mollusques § }
 Végétales § }

 46
 43

Figure 13 : Répartition de l'écriture de l'ouvrage Zoologie médicale entre P. Gervais et P.-J. Van Beneden, l'helminthologie et les mollusques sont des chapitres rédigés par ce dernier. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Ce projet d'écriture, qui voit donc le jour en 1859, prouve que les liens entre les deux hommes durent depuis des décennies, puisque dès les années 1830, ils collaboraient. La répartition montre également la spécialisation de chacun des deux zoologistes. L'helminthologie et les mollusques ont été étudiés par Van Beneden, il est reconnu par ses pairs dans ce domaine. Paul Gervais lui laisse ainsi la possibilité de documenter le parasitisme non seulement chez les animaux, mais également chez l'homme. La méthodologie est très précise, les descriptions de chaque espèce sont relatées de façon minutieuse, non seulement d'un point de vue anatomique, mais également physiologique. De plus, nous retrouvons dans

l'énonciation des exemples, certains auteurs, comme Steenstrup¹¹⁶, qui vont être repris dans les années 1870 exclusivement dans le cadre de l'étude des associations biologiques. Le « style » du zoologiste belge est visible. Ce style sera repris dans l'ensemble des documents de ses archives. Cependant, même jusqu'en 1859, aucune mention n'est faite concernant le commensalisme. Seul le « parasitisme » prévaut. Il est d'ailleurs le sujet central de l'ouvrage co-rédigé avec Paul Gervais. Si les explications anatomiques et physiologiques données sont orientées vers une approche zoologique, une vision « médicale », *id est* appliquée à l'homme, est tout de même mise en relief. Le choix de l'éditeur de l'ouvrage de 1859, « J.-B. Baillière » n'est peut-être pas anodin, ce dernier éditant et publiant de nombreux travaux de médecine. Pierre-Joseph Van Beneden acquiert une bonne réputation d'hélmintologiste, ce qui lui permettra d'avancer plus en amont dans ses domaines de recherche de prédilection. La reconnaissance de ses travaux peut être perçue à travers les distinctions honorifiques nombreuses qu'il a obtenues.

Dans les archives de Van Beneden, nous retrouvons des publications avec des bibliographies du zoologiste mentionnant tous les titres qu'il portait. Voici quelques titres mentionnés en pleine page de son ouvrage *Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*, publié en 1870 chez Hayez :

Docteur en sciences et en médecine, professeur à l'Université catholique de Louvain, membre de l'Académie royale de Belgique, officier de l'ordre de Léopold, lauréat de l'Institut de France (Académie des sciences), membre correspondant de l'Institut Impérial de France (Académie des sciences), de l'Académie des sciences de Berlin, de Munich, de l'Académie des sciences naturelles de Californie, de l'Institut des Pays-Bas, de l'Académie des sciences de Montpellier, de la Société linnéenne de Londres, de la Société des sciences des Indes néerlandaises à Batavia, de la Société philomatique de Paris, de la Société des naturalistes de la Prusse rhénane à Bonn, de la Société impériale et royale des médecins à Vienne, de la Société des sciences à Harlem, de la Société linnéenne de Bordeaux, membre honoraire de la Société zoologique de Hambourg, membre correspondant de la Société impériale des sciences naturelles de Cherbourg, de la Société royale des sciences à Liège, de la Société paléontologique de Belgique, de la Société des sciences médicales et naturelles de Malines, de la Société de médecine et de la Société botanique d'Anvers¹¹⁷.

Nous retrouvons les dates plus précises dans un article de la *Bibliographie académique* de l'Académie royale de Belgique, article trouvé dans les archives de M. Van Beneden, dont nous n'avons pas la date et la référence précise. Il est mentionné :

¹¹⁶ Gervais P., Van Beneden P.-J., *Zoologie médicale. Exposé méthodique du règne animal basé sur l'anatomie, l'embryogénie et la paléontologie comprenant la description des espèces employées en médecine de celles qui sont venimeuses et de celles qui sont parasites de l'homme et des animaux*, Baillière, Paris, 1859, tome II, p. 8.

¹¹⁷ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*, Hayez, Bruxelles, 1870, p. 1.

Van Beneden (Pierre-Joseph), domicilié à Louvain ; né à Malines, le 19 décembre 1809 ; docteur en sciences et en médecine en 1832 ; conservateur du cabinet d'histoire naturelle de Louvain, en 1831 ; professeur agrégé à l'Université de Gand, en 1835 ; professeur à l'Université catholique, en 1836 ; correspondant de l'Académie depuis le 15 décembre 1836 ; membre le 15 décembre 1842¹¹⁸.

Médecin de formation, il s'est donc ensuite intéressé au parasitisme, en particulier dans le domaine de la zoologie marine. Les exemples qu'il utilisera pour illustrer le concept de commensalisme sont, ainsi, pour la plupart issus du domaine de la zoologie marine. Pendant son professorat, le zoologiste belge ne se limite pas à construire et à défendre sa chaire. Il va, dans les années 1840, développer une « station » maritime.

Une petite dizaine d'années plus tard (en 1843), il crée, de ses propres deniers, le premier laboratoire de biologie marine au monde, dans une huître à Ostende. Il y accueille plusieurs collègues étrangers et y observe lui-même de nombreux animaux vivants, dans leur milieu naturel. Ces conditions de travail exceptionnelles, lui permettent d'appliquer, aux invertébrés (Mollusques, Cnidaires, Bryozoaires, Plathelminthes), les nouvelles méthodes d'embryologie de Pander¹¹⁹.

Les propres deniers du zoologiste semblent être en fait ceux de sa belle famille : « En 1843, il épouse Rose Valcke, fille d'un négociant ostendais fortuné. La même année, il installe à Ostende, à l'est du chenal, un modeste laboratoire, qui sera la première station de zoologie marine au monde, principalement financé par son beau-père¹²⁰».

Le zoologiste belge va dès les années 1830 occuper de prestigieux postes au sein d'instituts scientifiques internationaux¹²¹. Ce fut le cas au sein de l'Académie royale de Belgique, dès 1836 comme correspondant et dès 1842 comme membre titulaire¹²². Il sera également correspondant de l'Académie des Sciences de Paris dès 1866 et élu membre étranger en 1892, il sera également membre étranger de la Royal Society of London en 1875¹²³.

¹¹⁸ Article provenant des archives de M. Van Beneden, consultées à Louvain-la-Neuve.

¹¹⁹ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138, p. 124.

¹²⁰ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIX^e siècle*, mémoire de Master Recherche, Université Lyon 1, Lyon, 2007, p. 22.

¹²¹ Hamoir G., *La révolution évolutionniste en Belgique. Du fixiste P.J. Van Beneden à son fils darwiniste Edouard*, Editions de l'ULG, Liège, 2002.

¹²² Kemna A., *Pierre-Joseph Van Beneden : la vie et l'œuvre d'un zoologiste*, Imprimerie J.-E. Buschmann, Anvers, 1887.

¹²³ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIX^e siècle*, mémoire de Master Recherche, Université Lyon 1, Lyon, 2007, p. 22.

Sa longue carrière de professeur de zoologie s'exprime en particulier par de très nombreuses publications ¹²⁴. Ses observations sont notamment élaborées au sein du laboratoire d'Ostende¹²⁵. Le corpus textuel scientifique de Van Beneden est ainsi un élément majeur pour comprendre l'histoire du concept de commensalisme qu'il va établir.

Dans le corpus textuel scientifique, nous englobons les archives manuscrites et dactylographiées consultées à Louvain-la-Neuve ainsi que les écrits scientifiques publiés par le zoologiste belge. Or, les archives se composent également d'un grand nombre d'articles, mais annotés. Nous décrivons dans un premier temps l'organisation des archives consultées, puis nous nous concentrerons sur les articles fondamentaux liés au commensalisme.

1) Les archives de Pierre-Joseph Van Beneden : contenu et utilisation

Les archives que nous avons pu consulter se trouvent à Louvain-la-Neuve (Belgique). Nous avons pu y avoir accès en juin 2011. Elles n'ont pas fait l'objet d'études précises antérieurement. Elles sont une source précieuse et fondamentale pour comprendre l'étendue des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden et l'impact sur le concept de commensalisme qu'il théorise à la fin des années 1860. De quoi se composent ces archives ?

De nombreux mémoires et ouvrages sont, pour quelques-uns, annotés de la main même de Pierre-Joseph Van Beneden. Il est difficile de savoir si les mémoires présents représentent la totalité des écrits de Van Beneden, il n'en est pas moins certain qu'ils donnent un large aperçu de la quantité de recherches menées par le zoologiste belge. Associés à ces mémoires et autres ouvrages du dix-neuvième siècle, nous retrouvons sept tomes intitulés « mélanges ». Ces mélanges comportent de nombreux articles écrits par Van Beneden, annotés par lui, pour certains d'entre eux. La question reste posée de savoir si la totalité des articles de Pierre-Joseph Van Beneden se trouve dans les mélanges. Il y a également des articles critiques de ses travaux, et notamment le rapport de Théodore Lacordaire concernant un article portant exclusivement sur le commensalisme. Enfin, ils contiennent des listes de noms, avec pour certaines listes, des adresses. Ces noms sont les scientifiques auxquels Van Beneden a envoyé le travail qui précède cette liste. Ce sont ces listes que nous avons utilisées pour comparer les auteurs cités dans *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, et les connaissances de Van Beneden.

¹²⁴ Mourlon M., Discours prononcé aux funérailles de P.J. Van Beneden, membre de classe, *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*, 1894, 3(27), 201-208, p. 204.

¹²⁵ Lameere A., Notice sur Pierre-Joseph Van Beneden, *Annuaire de l'académie royale de Belgique*, 1941.

Ces articles critiques et listes de noms n'apparaissent pas de façon désorganisée. Bien au contraire, chaque élément est collé, relié sur des cahiers, et classé par ordre chronologique. Chaque tome comporte de 300 à 400 pages. Il y a donc sept tomes classés de 1835 jusqu'à des travaux de 1893. Le premier tome comprend la période 1835-1849. Le deuxième va de 1849 à 1857, le troisième de 1857 à 1861, le quatrième de 1862 à 1868, le cinquième de 1869 à 1873, le sixième de 1873 à 1882 et le dernier de 1882 à 1893. Nous avons repris les sept tomes. Les tomes sont pour une partie numérotés. Nous avons fourni une numérotation propre pour ceux qui n'en comportaient pas. Le dernier tome n'a pas de numéros de page. Néanmoins, nous avons repris systématiquement les articles, et nous avons indiqué les notes manuscrites. Celles-ci peuvent être des listes de noms, ou alors des éléments plus succincts. Les articles se suivent chronologiquement. Il est donc possible de dater les listes de noms, ou les autres notes manuscrites, en se référant aux articles qui les encadrent, et, de façon plus générale, en se référant au numéro du tome des mélanges.

Archives de Van Beneden : exemple du contenu du tome I (1835-1849) des « mélanges »	
Numéro de page	Titre des publications/notes/manuscrits
1	L'écho Monde Savant, vendredi 23 octobre 1835 (résultats d'un voyage scientifique en Méditerranée)
2	Note manuscrite
3	Extrait des Annales des sciences naturelles, mai 1836 Mémoire sur l'anatomie de l' <i>Helix algira</i>
14	Note manuscrite
15	Mémoire sur le <i>Dreissena</i> , nouveau genre de la famille des <i>Myrtilacées</i> , avec l'anatomie et la description de deux espèces
18	Ajout manuscrit, référence de 1864
20	Ajout manuscrit, références de 1833 et 1849
38 (notée 34 manuscrit)	Description d'une nouvelle espèce du genre <i>Dreissena</i>
62	Note sur deux espèces nouvelles d' <i>Aplysies</i>
68	Notice sur une nouvelle espèce de singe d'Afrique
74	Note sur les Malacozoaires du genre <i>Sépiole</i>

86	Supplément à la note sur le genre <i>Sépiole</i>
96	Recherches sur le développement des <i>Aplysies</i> (5 décembre 1840) Académie royale de Bruxelles (extrait tome VII, n°11 des Bulletins)
104	Note sur le développement de la limace grise (1838)
116	Note sur l'oreille externe des Oiseaux de Proie nocturnes, (extrait du tome I, pp. 121-124 des mémoires de la Société royale des sciences de Liège)
120	Quelques observations sur les polypes d'eau douce, Académie royale de Bruxelles, extrait tome VI, n°9 des bulletins
124	Rapport fait par Van Beneden sur un mémoire de Verloren d'Utrecht, en réponse à la question suivante, proposée pour le concours de 1844 « Eclaircir par des observations nouvelles le phénomène de la circulation dans les insectes, en recherchant si on peut la reconnaître dans les larves des différents ordres de ces animaux » (lu en séance générale de l'Académie royale 7 et 8 mai 1844)
128	Sur les genres <i>Eleuthérie</i> et <i>Synhydre</i> , Académie royale de Bruxelles, tome XI, n°10 des Bulletins)
140	Notice sur le sexe des Anodontes et la signification des Spermatozoaires, Académie royale de Bruxelles, tome XI, n°11
144	Lettre de M. De Quatrefages, en réponse aux observations critiques de Van Beneden sur les genres <i>Eleuthérie</i> et <i>Synhydre</i> Académie royale de Bruxelles, tome XII, n°2
162	Note manuscrite
164	Sur la circulation dans les animaux inférieurs, académie royale de Bruxelles, tome XII, n°2
172	Recherches sur la circulation dans quelques animaux inférieurs, tome XII, n°5
192	Mémoire sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des ascidies simples, tome XIII,

	n°2, janvier 1846
204	Note sur deux cétacés fossiles provenant du bassin d'Anvers, tome XIII, n°4
210	Rapport de M. Van Beneden sur le mémoire de M. le docteur Verhaeghe, ayant pour titre : recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer dans les parages d'Ostende
220	Note manuscrite
224	Fin article précédent avec page de garde : un mot sur le mode de reproduction des animaux inférieurs, Bruxelles, Hayez, 1847
226 (notée 224)	Ajout note manuscrite
240	Recherches sur les polypes bryozoaires de la mer du Nord, tome X, n°2
256	Recherches sur l'organisation et le développement des <i>Linguatules</i> (<i>Pentastoma Rud.</i>), accompagnées de la description d'une espèce nouvelle provenant de la cavité abdominale du Mandrill, tome XV, n°3, 1847
260	Résumé d'un mémoire sur le développement et l'organisation des <i>Nicothoés</i> , tome XV, n°11
266	Notice sur un nouveau genre d'helminthe cestoïde, tome XVI, n°2, 1849
278	Note sur le développement des tétrarhynques, tome XVI, n°1, 13 janvier, 1849
284	Note manuscrite sur feuille détachée
286	Note manuscrite
288	Les Helminthes cestoïdes, tome XVI, n°10, 1849
302	Notes manuscrites (articles envoyés) Recherches sur les bryozoaires de la mer du Nord, tome XVI, n°12)

Comment utiliser les archives de Van Beneden et les tableaux que nous avons fournis ? A notre connaissance, les archives de Pierre-Joseph Van Beneden n'ont fait l'objet d'aucune étude systématique, ni de référencement. Nous avons donc entrepris ce travail préalable, nécessaire pour la transmission de ces documents *princeps* afin de comprendre la vie du scientifique, mais aussi, plus spécifiquement, le concept de commensalisme. Nous avons relevé tous les articles et notes manuscrites exactement dans l'ordre des différents mélanges qui ont été soumis à notre étude. Ainsi, il faut noter tout d'abord qu'il existe une continuité temporelle entre les premiers écrits de Van Beneden en 1835-1836 (le zoologiste avait alors 25 ans) et la fin de sa vie. Chaque date mentionnée, que ce soit dans un article publié, ou que ce soit les inscriptions sur les notes manuscrites, ou directement sur chaque tome des sept mélanges, respecte l'ordre chronologique. Il n'y a pas d'erreur : aucun article des années 1870 par exemple n'aurait pu se trouver dans les tomes des années 1880 ou autres. Cette première remarque permet de considérer les archives de Van Beneden et plus particulièrement les sept mélanges comme des documents fiables, d'un point de vue historique. La chronologie employée est donc correcte.

Ainsi, en reprenant la totalité des titres d'articles, et en mentionnant l'interposition de notes manuscrites, le plus souvent des listes de noms de scientifiques à qui le zoologiste belge a envoyé l'article, nous pouvons avoir une idée des travaux globaux de Van Beneden, établis par « périodes historiques ». Une vision synthétique va ainsi permettre de replacer le concept de commensalisme au sein d'autres travaux entrepris. Dès les années 1830-1840, Pierre-Joseph Van Beneden va mettre en place trois axes de recherche majeurs, qui vont soit s'interpénétrer à certaines périodes, soit se dissocier à la faveur de l'un de ces trois axes. Le premier axe est la zoologie marine. Le deuxième axe est l'étude des Cétacés, et plus particulièrement des Baleines. Enfin, le troisième axe correspond aux travaux sur les associations biologiques dont le parasitisme dans un premier temps, puis le commensalisme.

Si l'on considère le premier tome des sept « mélanges », les trois axes peuvent être justifiés : le 5 décembre 1840, Van Beneden décrit notamment les aplysies, dans le Bulletin de l'Académie royale de Belgique. Cela concerne donc le premier axe : la zoologie marine. Au milieu des années 1840, il écrit une note sur deux cétacés fossiles (c'est le deuxième axe que nous avons mentionné). Enfin, en 1849, il évoque les helminthes cestoïdes, c'est-à-dire le parasitisme : le troisième axe de recherche que nous avons dégagé de l'ensemble de ces archives. Si l'étude des « animaux inférieurs », comme ils sont alors dénommés à l'époque, et plus spécifiquement, ceux retrouvés dans la mer, occupe les premières années du zoologiste,

les deux autres axes, que sont les cétacés et les associations biologiques dont les parasites initialement, sont déjà ébauchés à la fin des années 1840.

Or, ces trois axes de recherche sont également retrouvés dans la dernière partie de sa vie. Ainsi dans les années 1880, une note est retrouvée sur les Lernéopodiens, des crustacés : l'axe de recherche en zoologie marine est toujours d'actualité pour Van Beneden. De même concernant les associations biologiques dont les parasites : avec une note sur les Argules. Mais il est vrai, que durant la dernière quinzaine d'années de travaux publiés, les Cétacés prennent une place à part. Ils constituent l'objet principal de la très grande majorité des publications du zoologiste belge jusque dans les années 1890. Ce goût pour les Baleines apparaissait déjà dès ses premières études, dans les années 1830-1840. Les années 1880-1890 correspondent à l'apogée des études concernant l'axe des Cétacés. Qu'en est-il des autres axes? L'axe de recherche de la zoologie marine, des animaux dits « inférieurs » semble occuper une place importante au début de ses travaux. Mais cette place reste constante des années 1830 jusqu'en 1880 environ, où l'axe des Cétacés prévaut. Enfin, l'axe des associations biologiques intègre les deux autres axes : pour étudier le parasitisme, il est nécessaire pour Van Beneden de comprendre la zoologie marine. De même l'étude des Cétacés lui fournit de nombreux exemples d'associations.

En revanche, l'axe des associations biologiques peut être divisé en deux parties. La première voit son paroxysme dans les travaux sur le parasitisme. Nous pouvons citer notamment l'ouvrage de 1859 sur la zoologie médicale, établi en collaboration avec Paul Gervais (1816-1879), de Montpellier (France). Dans cet ouvrage, la zoologie marine a un rôle primordial, mais le parasitisme est bien le concept mis en relief comme nous l'avons précisé. La deuxième partie de cet axe de recherche est le « commensalisme », environ une décennie plus tard. L'article de 1869 est ainsi intitulé *Le commensalisme dans le règne animal*. Cet article est repris très précisément dans l'ouvrage de 1875 que nous avons étudié dès le départ. Entre 1869 et 1875, d'autres travaux sont publiés. Et les trois axes de recherche sont regroupés dans ces travaux. En effet, nous verrons qu'en 1870, Van Beneden étudie les commensaux des Cétacés. De plus, dès 1869, l'article reprend de très nombreux exemples issus de la zoologie marine. Nous l'avons d'ailleurs observé en reprenant la totalité des associations de l'ouvrage de 1875. Nous exposerons certains de ces exemples beaucoup plus en détail.

Les archives de Pierre-Joseph Van Beneden restent une source historique fondamentale de la totalité des travaux sur le commensalisme, mais plus généralement, à la vue de l'étendue du réseau scientifique international, ces archives sont une preuve irréfutable du développement et de l'orientation de la zoologie de la seconde moitié du dix-neuvième siècle.

Les mélanges, ces sept tomes d'articles et de notes, permettent de retracer un historique textuel mais aussi relationnel professionnel du zoologiste belge. Il est donc possible de saisir la genèse intellectuelle du concept de commensalisme. La division des recherches du zoologiste en trois axes est formelle. Elle n'est pas retrouvée explicitement dans les notes de Van Beneden. Néanmoins, cette division, élaborée a posteriori selon les travaux recensés dans les sept tomes des mélanges, semble compatible avec la genèse d'un concept non encore employé en zoologie. Nous tenterons de le prouver.

En effet, le concept de commensalisme, qui correspond à l'observation et l'expérimentation d'une association biologique entre deux partenaires dont l'un apporte un avantage (l'hôte) à l'autre partenaire (le commensal), qui lui, n'apporte ni avantage, ni désavantage, ne s'appliquera pas uniquement à quelques espèces. Le caractère ubiquitaire au sein du vivant dans son ensemble est l'une des caractéristiques majeures, d'un point de vue épistémologique, que Van Beneden va tenter de prouver. L'étendue de ses travaux dans les trois axes de recherche différents va en effet permettre de donner des arguments forts dans la posture épistémologique du commensalisme. La description donnée des archives et des « mélanges » permet d'envisager l'hypothèse d'un concept applicable dans tous les domaines touchant au vivant. Pour cela, nous allons revenir sur les écrits majeurs de Pierre-Joseph Van Beneden concernant le commensalisme. Nous allons également adjoindre l'étude des critiques de ces travaux. En effet, plusieurs analyses ont été retrouvées dans les mélanges, dont le rapport de Théodore Lacordaire à propos des poissons des côtes de Belgique. Et dans ce texte, Van Beneden reprend le concept de commensalisme.

Quels sont les textes principaux de Van Beneden concernant le commensalisme¹²⁶ ?

2) Les écrits principaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme

Huit écrits à étudier vont permettre de comprendre le cheminement du zoologiste. De façon chronologique, ils sont publiés de 1859 à 1875.

Le premier écrit est un article reprenant un exemple précis : la tortue franche. Dans cet article, intitulé *La tortue franche de la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites*, l'auteur ne s'étend pas sur le commensalisme. Le terme n'est pas employé dans le reste de l'article, les commensaux sont en fait intégrés dans les parasites. A l'issue de l'introduction, s'en suit une

¹²⁶ Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., La portée des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme : enjeux et perspectives, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2012, 19(2), 161-174.

liste d'espèces qui s'associent à la tortue. L'adjectif de « commensal » est néanmoins retrouvé pour un exemple, celui des *Caprella*¹²⁷. S'il semble être associé au parasitisme, il s'en distingue néanmoins implicitement, comme l'explique Léo Coutellec.

La définition que donne Van Beneden du rôle des *Caprella* dans leur association avec la tortue semble donc être différente de ce que l'on considère comme du parasitisme, puisqu'il n'y a pas exploitation des ressources alimentaires au détriment de l'hôte mais seulement utilisation d'un habitat. Van Beneden l'assimile néanmoins à une forme de parasitisme¹²⁸.

Cet article est donc le premier avec le terme de « commensaux ». Ces petits crustacés sont donc considérés comme une catégorie différente des autres types d'associations biologiques définies comme le parasitisme. Une mécanique entre « bénéfice » reçu par l'hôte ou absence de bénéfice se met en place dans la description des relations inter-espèces. Cependant, la limite entre le commensalisme et le parasitisme n'est pas identifiée. L'approche reste anatomique et descriptive, ainsi à propos de la *Caprella acutifrons*.

La tête n'est pas allongée ; elle est à peu près aussi large que longue, presque de forme ovale. Il s'élève en avant, à commencer des yeux, une légère proéminence qui dépasse à peine le bord libre du segment céphalique et dont la pointe est un peu émoussée. A un premier examen, on peut supposer que cette pointe forme le bord libre du premier anneau : c'est au contraire un rostre rudimentaire. Ce segment céphalique est plus ou moins confondu avec le premier segment thoracique qui porte les pattes antérieures¹²⁹.

Ces descriptions anatomiques sont caractéristiques du « style » de Van Beneden, comme celles évoquées dans l'ouvrage de 1859 sur la zoologie médicale. Les descriptions sont précises et systématiques, aucun organe n'est écarté, toutes les modifications anatomiques qui peuvent paraître éloignées des caractéristiques relevées par d'autres zoologistes sont décrites. Chaque organe est ensuite placé dans son rôle physiologique supposé. Cependant, il n'y a pas d'hypothèses concernant l'influence de la physiologie du crustacé sur la physiologie de la tortue. Les espèces sont décrites séparément, elles sont notées comme constituant une association, mais uniquement du point de vue macroscopique, les études microscopiques n'interviennent pas pour qualifier le type d'association. Cet article est référencé dans les

¹²⁷ Van Beneden P.-J., la Tortue franche (*Chelonia Midas*) dans la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1859, 2^{ème} série, volume VI, p. 78.
Les *Caprella* sont des crustacés.

¹²⁸ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, Mémoire de Master Recherche, Université Lyon1, Lyon, 2007, p. 39.

¹²⁹ Van Beneden P.-J., la Tortue franche (*Chelonia Midas*) dans la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1859, 2^{ème} série, volume VI, p. 11. Article repris dans les archives de Van Beneden, tome III, p. 178.

archives de Van Beneden, il se trouve dans le tome III des mélanges, page 168. Aucune note manuscrite n'a été relevée.

Le deuxième écrit fondamental date de 1863, il s'agit de *La vie animale et ses mystères*. Déjà en 1863, Van Beneden évoque les rapports entre différentes espèces de poissons, de crustacés mais aussi d'animaux terrestres.

Parmi les rapports les plus singuliers entre les animaux, on peut citer ce pluvier qui pénètre dans la gueule de crocodile, en Egypte, pour le débarrasser des débris qui encombrant son râtelier et dont il ne sait entretenir la propreté à défaut de langue mobile¹³⁰.

Dans ce livre issu d'une conférence donnée à Louvain, puis à Gand, le zoologiste distingue clairement le parasitisme de certaines autres associations, où il n'y a pas de désavantage pour l'hôte. Cependant, il ne nomme pas ce type d'association. L'avantage qu'il met en avant concerne essentiellement « la nourriture ». La notion générale « d'avantage » n'est pas prise en compte. Elle est spécifiée par le zoologiste.

Mais si tout animal est nécessairement herbivore ou carnivore et quelques fois omnivore, ce qui est rare, chacun choisit cependant de préférence une espèce de l'un ou de l'autre règne, et il la préfère à tout autre. Au ver à soie il faut des feuilles de mûrier, comme il faut certains insectes aux hirondelles et aux martinets. C'est par la connaissance de ces espèces préférées, qui font communément les frais des repas, que l'on arrive à la découverte des premières phases de l'évolution des parasites qui vivent à leurs dépens. Quand on connaîtra les espèces mêmes qui constituent la pâture de tel ou tel animal, on connaîtra bientôt l'histoire entière des parasites transmigra¹³¹.

L'une des raisons pour laquelle la nourriture est définie comme le moyen d'observer ce type d'association provient de la méthodologie elle-même. En effet, le zoologiste procède à la dissection des espèces qu'il étudie. Il dissèque notamment le tractus gastro-intestinal (pour celles qui sont concernées) et peut ainsi savoir de quoi elles se nourrissent. A partir de ces renseignements, il est possible d'envisager des liens de cause à effet : l'association est-elle une forme de parasitisme ou non ? Mais si la nourriture est l'avantage nécessaire, il semble qu'un lien au-delà de cet avantage soit plus fort et permette une nécessité d'association.

Il existe un rapport assez étroit entre certains animaux et les parasites qui ne peuvent vivre sans eux : la mouche, connue sous le nom d'oesire, ne peut se développer à l'état de larve que dans les narines ou l'estomac du mouton, du bœuf ou du cheval, comme les larves d'ichneumon ne peuvent se développer que dans le corps vivant de quelques chenilles¹³².

¹³⁰ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 24.

¹³¹ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, pp. 22-23.

¹³² Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 24.

Ces exemples, sans plus d'explications, laissent en effet penser qu'un principe physiologique pourrait permettre de comprendre la « nécessité » d'association entre telle et telle espèce.

Ainsi, lors de cette conférence, Van Beneden va illustrer ses propos de nombreux exemples, sans toutefois évoquer directement que telle association correspond à une association de commensalisme. L'un de ces exemples est tout à fait emblématique des débats qui auront lieu plusieurs décennies après ses travaux, il s'agit des Pagures. Que dit-il exactement ?

Les pagures, autres crustacés, qu'on appelle communément Bernard l'hermite, s'y prennent autrement. Leur abdomen est trop mou pour offrir une résistance aux nombreux rapaces qui les convoitent, et ils s'abritent dans une coquille de mollusque. La coquille est pour eux une épave. Blottis solidement dans cette habitation d'emprunt, ils la traînent partout avec eux, et s'introduisent comme le loup de la fable, affublé du manteau du berger, au milieu de la bergerie. C'est un redoutable carnassier, qui se couvre d'un coquillage, dont l'hôte primitif n'a jamais inspiré d'inquiétude. Mais ils ne restent pas longtemps seuls dans ce logement nouveau. A côté d'eux, dans la même coquille, s'installe ordinairement une néréide, long ver semblable à un scolopendre, qui se fait carrosser par le pagure¹³³.

Notons dès à présent deux éléments importants concernant cet exemple, d'une part l'avantage apparemment apporté par le pagure à la néréide, il s'agit du transport, et non plus directement de la nourriture, et d'autre part le style utilisé par l'auteur, très anthropomorphique. Les métaphores employées ne laissent en effet aucun doute quant au sentiment qu'il procure au lecteur. Ce dernier peut s'identifier totalement à l'un ou l'autre des intervenants. Van Beneden poursuit dans un style identique :

Mais ce qui semble moins délicat, c'est que sur cet abdomen mou du pagure abrité s'implante souvent encore un autre crustacé qui se nourrit de son sang, et partage avec lui la bonne et la mauvaise fortune. Ce n'est pas tout ; sur la coquille, ainsi habitée, se fixent communément une colonie de polypes, connus sous le nom d'hydractinies, qui transforment sa surface en véritable parterre de fleurs vivantes. Quand un pagure se met en marche, c'est tout un monde qui est en mouvement¹³⁴.

Ce monde, nous le reverrons, Van Beneden va le décrire comme une forme de commensalisme. L'exemple du Pagure deviendra alors l'exemple *princeps* du concept de commensalisme. Cet écrit de 1863 révèle ainsi de nombreux exemples, et les descriptions portent essentiellement sur les interactions entre espèces (la nourriture, le transport) avec

¹³³ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 26.

¹³⁴ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 26.

relativement moins de descriptions anatomiques comme en 1859. Les nombreux exemples décrits seront repris douze ans plus tard. Ajoutons enfin au style de Van Beneden très anthropomorphique, que la présence de « Dieu » a un rôle dans le vivant. Cette opinion, cette pensée, il l'exprime dès 1863. En effet, sur la page de titre, la citation choisie est celle-ci « C'est-à-dire qu'au-delà et au-dessus de l'ordre naturel et humain, qui tombe sous nos connaissances, est l'ordre surnaturel et surhumain, que Dieu règle et développe hors de la portée de nos regards. Guizot¹³⁵ ». On note également dans le texte :

La plante emprunte directement sa nourriture des corps inorganiques. Elle soutire de la nature brute son carbone et ses autres éléments. Elle seule sait vivre d'air. L'animal, au contraire, ne peut trouver sa nourriture que dans les êtres qui sont déjà organisés. Il en résulte que les plantes sont l'intermédiaire entre les minéraux et les animaux. Le Créateur a mis le végétal au service de l'animal ; il lui prépare sa pâture en même temps qu'il lui purifie l'air. Où il existe des animaux, il existe des plantes¹³⁶.

Nous reviendrons sur cette vision de l'organisation du vivant de Pierre-Joseph Van Beneden et sur l'évolution de cette vision au fil des décennies. Après ces premiers écrits en 1859 et 1863, où le commensalisme est implicitement évoqué à travers de nombreuses observations, un article majeur va cristalliser véritablement les travaux du zoologiste belge sur les associations biologiques. « De tous les écrits de Van Beneden, cette lecture est la seule qui traite du commensalisme comme sujet unique (dans tous les autres cas, le commensalisme est étudié avec le parasitisme)¹³⁷ ». Il s'agit en fait d'une lecture en séance publique en date du 16 décembre 1869 devant l'Académie royale de Belgique qu'il intitule *Le commensalisme dans le règne animal*. Cette lecture n'est pas totalement dénuée du contexte institutionnel dans lequel elle se déroule.

Invité par mes honorables confrères à prendre la parole dans cette séance, je m'étais d'abord proposé de signaler l'état précaire dans lequel se trouve l'étude des sciences en Belgique. Mais quoiqu'il incombe à chacun des membres de l'Académie de prendre sous son patronage tout ce qui intéresse l'avenir scientifique du pays, j'ai réfléchi que ce n'était ni le lieu, ni le moment de vous entretenir d'un pareil sujet ; d'autres voix, plus autorisées que la mienne, s'acquitteront mieux et avec plus de fruits cette tâche ; qu'il me soit permis de vous entretenir d'une matière qui m'intéresse depuis plusieurs années, et qui concerne l'association de certains animaux¹³⁸.

¹³⁵ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, couverture.

¹³⁶ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 21.

¹³⁷ Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, Mémoire de Master Recherche, Université Lyon1, Lyon, 2007, p. 39.

¹³⁸ Van Beneden P.-J., *Le commensalisme dans le règne animal*, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 621. Exemplaire issu des archives de Pierre-Joseph Van Beneden et annoté de sa main. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Van Beneden va alors mentionner qu'il a effectué des observations sur les côtes de la Belgique, nous pensons évidemment à Ostende et au laboratoire maritime qu'il a créé quelques décennies auparavant, et ces observations concernent les associations entre poissons, vers, crustacés. Il évoque également la publication prochaine de ces travaux, et nous verrons en effet, que l'un des écrits majeurs sur le commensalisme concerne les poissons. Puis il va introduire une différence entre les parasites et les commensaux.

On trouve dans le règne animal plusieurs sortes d'associations, et il y en a parmi elles que le naturaliste lui-même n'a pas toujours bien interprétées ; il a souvent vu des Parasites là où il n'y avait que des Commensaux. Qu'un animal de petite taille demande, par exemple, à un individu plus grand de profiter de ses nageoires, ou qu'il l'accompagne à la pêche et mette à profit le menu fretin qu'il dédaigne ou qu'il abandonne, nous ne voyons pas de motifs de le regarder comme parasite¹³⁹.

Van Beneden se détache alors du parasitisme. Une nouvelle catégorie d'association est nécessaire, puisqu'elle ne correspond pas aux observations faites. Il en déduit alors la définition du « commensal ». Il poursuit en effet :

Même lorsqu'ils vivent les uns sur les autres, ces animaux ne méritent pas toujours la qualification dont on les a souvent gratifiés. Il n'est pas rare de trouver de loyaux convives à côté de généreux amphytrions, et l'on en voit qui, en échange de l'hospitalité qu'ils reçoivent, rendent des services auxquels leur hôte n'est pas indifférent. Le parasite est celui qui fait métier de vivre aux dépens d'un autre ; le commensal est simplement un compagnon de table¹⁴⁰.

Van Beneden reprend ici l'étymologie même du « commensal¹⁴¹ », venant de « *cum mensa* », à « la table de ». Reprenant deux exemples, celui des cirripèdes sur les baleines et celui des sangsues, il souhaite en effet montrer qu'une nouvelle catégorie d'association est nécessaire. Les métaphores anthropomorphiques appuient son raisonnement, comme lors de ses écrits antérieurs. Par ailleurs, il apporte une précision quant au choix d'associations qu'il va décrire.

¹³⁹ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 622. Exemplaire utilisé issu des archives de Pierre-Joseph Van Beneden et annoté de sa main.

¹⁴⁰ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 622.

¹⁴¹ L'adjectif est employé dès le quinzième siècle pour qualifier certaines domestiques. Le nom « commensalisme » apparaît alors au dix-neuvième siècle. Diverses sources (Littré, Larousse de langue française) attestent de l'apparition du mot dans l'article de 1874 de Jules Emile Planchon (1823-1888). L'étude de L. Coutellec montre que évidemment l'emploi du terme quelques années auparavant par Van Beneden. Nous allons également le prouver.

Planchon J.E., L'exposition d'horticulture et le congrès botanique de Florence, *Revue des Deux Mondes*, 1874, 449-461.

Il exclut dans son analyse les associations d'individus d'une même espèce. Ainsi, même s'il ne le mentionne pas dans la définition qu'il apporte, une restriction doit déjà être assimilée dans l'étude du commensalisme. Nous verrons ultérieurement que cette restriction n'est pas sans conséquence sur le concept lui-même. En effet, son application se situe dans un contexte d'apparition de théories transformistes, et dont l'Evolution est l'enjeu principal. Mais parallèlement, les questions de « l'individu » se posent¹⁴². Il ajoute ainsi :

Nous ne voulons parler que des associations entre *espèces diverses* qui mettent parfois spontanément en commun, leur activité, leur intelligence, je dirais presque leur capital, et dans lesquelles ordinairement les commensaux vivent sur un pied de parfaite égalité ; cependant il n'est pas rare de voir les forts exploiter les faibles et de voir des malins et des détresseurs se glisser au milieu de paisibles associations. Ils ne sont pas peu communs au fond de la mer les *Bravi* ou les *Fiers-à-bras*¹⁴³.

A l'issue de cette définition et de la restriction apportée, le zoologiste belge va distinguer deux types de commensalisme selon que le commensal reste avec le même hôte ou s'il en change. Il définit alors les commensaux libres (qui peuvent changer d'hôte) et les commensaux fixes. De multiples exemples sont fournis notamment en ichtyologie, mais également en carcinologie. Ces exemples sont issus d'observations maritimes, que Van Beneden tire de ses propres observations et des données disponibles de la littérature scientifique de l'époque. Lors de l'énumération des exemples de commensaux libres, l'un d'entre eux attire notre attention.

Parmi toutes ces associations, il n'y en a pas de plus remarquable que celle des pagures, que l'on trouve si abondamment sur nos côtes et que l'on appelle communément Bernards-l'Hermites. Les pêcheurs les connaissent sous le nom de Kakerlots. L'on sait que ces Pagures sont des crustacés décapodes, assez semblables à des homards en miniature, qui se logent dans des coquilles abandonnées et qui, à mesure qu'ils grandissent, changent de peau et de demeure. Les jeunes se contentent de toutes petites habitations¹⁴⁴.

Puis un premier commensal de ces Pagures est alors cité : les Néréides. Si le texte exact change quelque peu par rapport au texte de 1863, il reste tout de même très similaire. Les Pagures restent une source importante d'exemples pour le zoologiste afin de corroborer les différentes observations faites par lui et ses confrères, et afin de pouvoir théoriser le plus justement possible les concepts d'associations biologiques.

¹⁴² Les travaux quelques décennies plus tard d'Henri Bergson (1859-1941) attestent de ce questionnement. Van Beneden se concentre sur les associations entre espèces différentes uniquement. Bergson H., *L'évolution créatrice*, PUF, Paris, [1907], 1999.

¹⁴³ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, pp. 623-624.

¹⁴⁴ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 629.

Mais le Pagure ne loge pas seul sous cet abri. Ce n'est pas un anachorète comme il en a l'air ! En effet, à côté de lui s'installe communément un annélide à titre de commensal qui forme avec lui, une des associations les plus redoutables que l'on connaisse. C'est un ver allongé comme toutes les Néréides, et dont le corps, souple et ondulé, est armé, le long des flancs, de faisceaux de lances, de piques et de poignards, dont les blessures sont toutes également dangereuses. Le Pagure, affublé de cette cuirasse d'emprunt et flanqué de son terrible acolyte, attaque de front tout ce qu'il trouve sur son passage, et les revers comme la misère lui sont également inconnus. Aussi, il règne autour de leur demeure une prospérité qui n'est guère connue ailleurs¹⁴⁵.

Les crustacés sont pourvoyeurs de nombreux commensaux selon Pierre-Joseph Van Beneden. A côté de ces commensaux libres, il développe ainsi les commensaux fixes. Le premier exemple est celui des cirripèdes. Mais il cite également le Remora ou encore les Infusoires. La totalité de ces exemples est issue du monde de la mer. Ce texte est tout à fait annonciateur de l'ouvrage de 1875. Les associations citées sont toutes reprises en 1875. Il nous faut enfin ajouter deux éléments de cet article, qui permettent de montrer la continuité de la pensée de Van Beneden. Le premier concerne « l'origine » des espèces : Dieu. Le second est un discours beaucoup plus institutionnel, alors qu'il évoquait ironiquement au début de son article qu'il ne s'agissait pas lors de cette séance qu'il évoque plus avant la situation de la recherche en Belgique.

Nous finirons en faisant remarquer que, dans toutes ces combinaisons, entre individus diversement sexués comme entre espèces différentes, nous voyons toujours percer le but : la conservation de l'individu et la conservation de l'espèce. Tous ces phénomènes dépendent évidemment des ordres secrets de la Providence, et la vie du plus misérable ver tient au même fil que celle du plus grand mammifère. Un souffle a suffi pour les faire naître, un souffle suffit pour les anéantir. – Dieu tient les rênes de toutes ces existences et les conduit à leur fin ; à nous à observer les faits et à deviner, en les généralisant, les lois qui les régissent. Et si nous avons besoin d'une hypothèse pour nous guider dans des sentiers souvent pleins de ténèbres, ne lui accordons jamais l'importance d'une conquête scientifique ; que cette hypothèse ne soit qu'un phare pour éclairer la route¹⁴⁶.

Avant l'évocation de la Providence et de Dieu, le zoologiste belge annonce le but de la sexualité : la conservation de l'espèce. Essentiellement perçu comme fixiste, certains indices laissent apparaître une interrogation quant à la véritable position du zoologiste face au

¹⁴⁵ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 630.

¹⁴⁶ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, p. 641.

darwinisme¹⁴⁷. Nous reviendrons dans le chapitre suivant sur ce débat. Enfin, le deuxième point concernant les institutions et la place de la recherche en Belgique est très clair.

Nous bornons ici, pour le moment, ces observations que nous reprendrons peut-être un jour. En les terminant, qu'il nous soit permis de répéter les paroles que nous prononcions naguère dans une circonstance analogue, et dans cette même enceinte : la grandeur des nations ne se mesure aujourd'hui qu'à l'échelle de leur intelligence.- Sachons tirer parti du rang que les recherches savantes nous ont assigné parmi les peuples européens et favorisons de toutes nos forces l'étude des sciences et la culture des arts, ces deux grands leviers de la civilisation. – C'est à cela que nous devons notre gloire. – au lieu d'étouffer l'esprit d'investigation dans l'enseignement supérieur et d'entraîner les intelligences à dépenser leurs forces vives en luttes stériles, les gouvernements constitutionnels devraient, comme plus d'un monarque absolu leur en donne l'exemple, pousser sans relâche la nation dans la voie féconde et glorieuse des conquêtes scientifiques¹⁴⁸.

A l'issue de l'article, il y a des notes de fin de page. Les archives que nous avons pu consulter présentent quelques annotations avec rajout d'une observation et d'un nom comme Delle Chiaie pour les Fierasfers reconnus par Quoy et Gaimard. Ainsi, après la publication, Van Beneden a revu cet écrit et a rajouté de nouveaux éléments, soit parce que les observations étaient nouvelles (postérieures à 1869), soit parce qu'il ne les avait pas relevées à l'époque. Toujours au sein de l'exemplaire des archives de Van Beneden, deux pages manuscrites suivent l'article avec des noms de scientifiques classés par pays. Ces pays sont la Belgique (avec Bruxelles, mais aussi Louvain), l'Italie, la France, la Suisse, la Suède, la Norvège, l'Angleterre, la Hollande (Figures 14 et 15).

¹⁴⁷ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138.

¹⁴⁸ Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648, pp. 641-642.

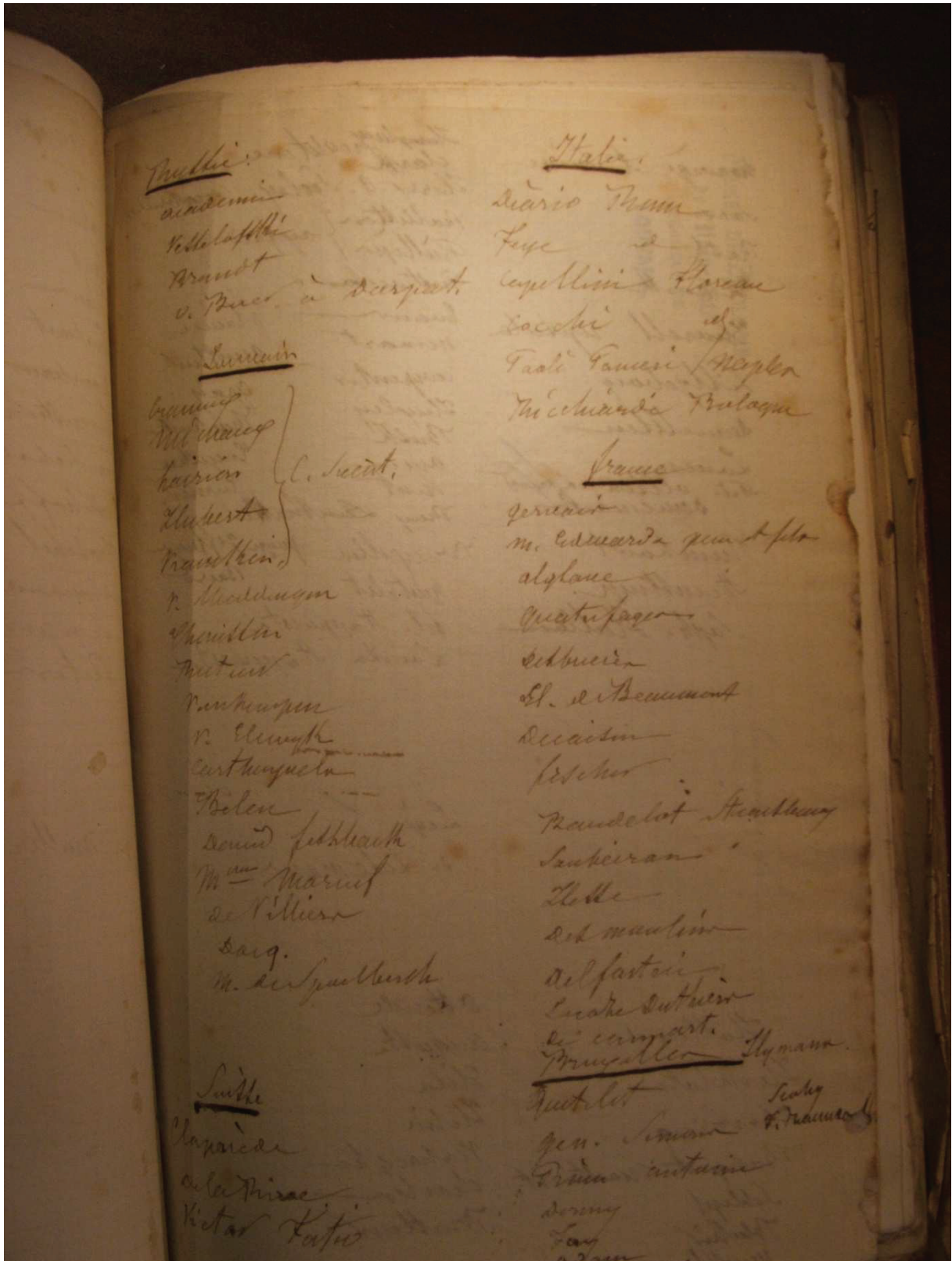


Figure 14 : liste manuscrite de noms de scientifiques classés par pays, liste faisant suite à l'article de 1869, première page. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

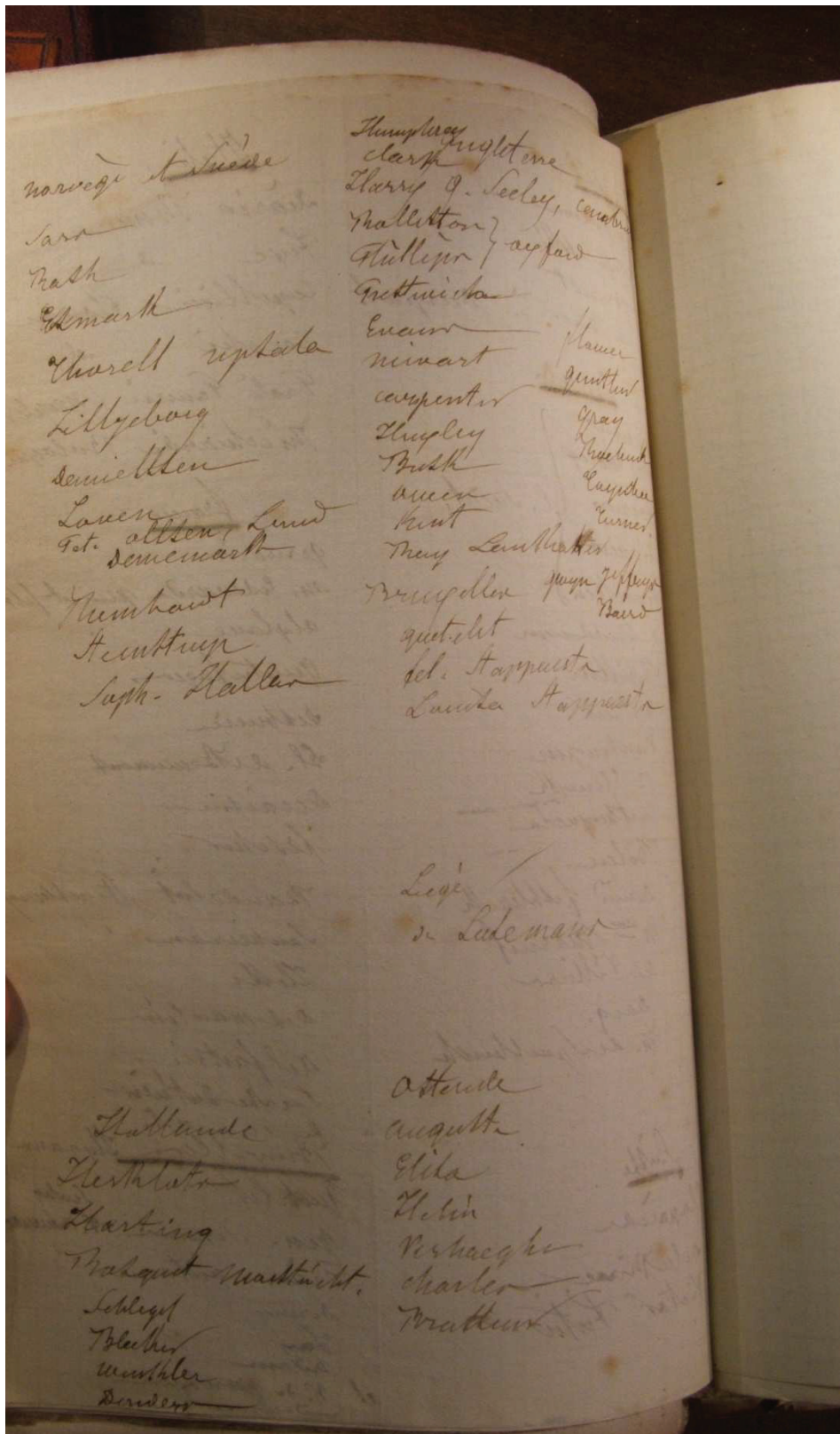


Figure 15 : liste manuscrite de noms de scientifiques classés par pays, liste faisant suite à l'article de 1869, deuxième page. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

En 1870, soit un an après la publication de l'article *princeps* sur le commensalisme, trois publications mettent en avant ce type d'association biologique. Une porte sur les baleines et les deux autres sur les poissons, dont une spécifique aux poissons des côtes de Belgique.

L'un des premiers exemples qu'il a donné dans l'article de 1869 pour illustrer la définition du commensalisme et sa différence par rapport au parasitisme portait sur les cirripèdes (commensaux fixes) et les cétacés (hôte). Il évoque dans ce nouvel écrit :

Sous plusieurs rapports, les cétacés ressemblent aux poissons, surtout par le régime ; mais sont-ils infestés comme eux de commensaux et de parasites, et les parasites ressemblent-ils à ceux des poissons Plagiostomes, les carnassiers par excellence, ou à ceux des autres ordres ?¹⁴⁹

A l'issue, il produit une liste de commensaux et de parasites sans indiquer exactement les paramètres permettant de placer telle ou telle espèce comme commensale plutôt que comme parasite. Le *Balaena mysticetus* est décrit par exemple comme un crustacé, commensal comme les Cirripèdes¹⁵⁰. Là encore, les crustacés représentent une source extrêmement intéressante pour les travaux du zoologiste belge. Sa connaissance de leur anatomie et de leur physiologie lui permet d'aller plus loin que le simple aspect descriptif minutieux.

Un deuxième article qui a peu été commenté par les sources secondaires évoque les Echeneis ou Remora et des Pilotes ou Naucrates. Van Beneden s'interroge sur les liens entre ces espèces et les squales.

Ces Echeneis vivent-ils aux dépens des poissons auxquels ils s'attachent, ou se nourrissent-ils pour leur propre compte par leur propre industrie ? En d'autres termes, sont-ils parasites ou commensaux, ne demandant au Squalo qu'une place pour aller plus vite, un gîte pour être plus en sûreté ? Ces Pilotes vivent-ils de quelques débris des Requins, des restes qui tombent de leur proie, ou pêchent-ils, comme les Requins eux-mêmes, dans les mêmes eaux ?¹⁵¹

Pour répondre à ces questions, Van Beneden s'est rendu en Angleterre auprès du Dr Günther afin d'avoir accès à des collections du British Museum. Le Dr Günther est l'un des fondateurs du Zoological Record, recensant les espèces étudiées en zoologie. Il crée cet outil en 1864¹⁵². Il est très investi dans les collections du British Museum et est une autorité dans le milieu britannique avec de nombreuses publications¹⁵³. Il est membre de sociétés britanniques

¹⁴⁹ Van Beneden P.-J., Les cétacés, leurs commensaux et leurs parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(29), 347-368, p. 347.

¹⁵⁰ Van Beneden P.-J., Les cétacés, leurs commensaux et leurs parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(29), 347-368, p. 347.

¹⁵¹ Van Beneden P.-J., Les Echeneis et les naucrates dans leurs rapports avec les poissons qu'ils hantent, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(30), numéros 9 et 10, p. 1. (Tiré à part issu des archives de Van Beneden, la pagination de la publication n'est pas mentionnée, il s'agit de la pagination du tiré à part.)

¹⁵² Bridson G.D.R., The Zoological Record – A centenary Appraisal, *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History*, 1968, 5(1), 23-34.

¹⁵³ Günther A., Descriptions of some new or little-known species of Fishes in the collection of the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1867, 99-104.

scientifiques, comme la Société linnéenne de Londres, à la fin du dix-neuvième siècle. Il est donc une référence dans l'étude des collections du British Museum. Van Beneden va entreprendre différentes observations à ses côtés. A l'issue de ces observations concernant les relations entre les Requins et les Echeneis (Remora), il en déduit :

Les Requins et les Echeneis mangent jusqu'à un certain point dans les mêmes eaux et j'allais dire dans le même plat, puisqu'ils choisissent tous les deux ce qui est à leur convenance pour la grandeur comme pour le goût, et, à ce point de vue, ces poissons sont de vrais commensaux¹⁵⁴.

L'hypothèse initiale du zoologiste belge était que les Pilotes n'étaient pas uniquement commensaux des Squales car ils pouvaient détourner les restes des repas. Cependant, en conclusion de cette publication, il reconnaît, avec ses nouvelles observations, être dans l'erreur, et que l'appropriation de la nourriture se fait distinctement des débris laissés par les Squales. Ainsi, le commensalisme est strict dans la mesure où il n'y a aucun désavantage pour l'hôte, alors que le Pilote reçoit l'avantage de la mobilité.

La troisième publication datant de 1870 est une monographie reprenant de très nombreux exemples d'associations concernant les poissons des côtes de Belgique. Comme précédemment, il adjoint à ses propres observations celles de ses confrères.

Dans des mémoires que nous avons successivement communiqués à l'Académie, nous avons fait connaître le résultat de nos recherches sur les Cétacés, les Crustacés, les Bryozoaires, les Cestodes, les Turbellariés et les Polypes que l'on observe sur le littoral de la Belgique. Nous avons continué ces recherches sur les autres classes, et nous avons l'honneur de communiquer aujourd'hui à la classe le résultat de nos observations sur les poissons. Mais, au lieu de nous borner à faire une simple énumération des espèces connues, nous avons cru devoir y joindre le nom des divers animaux qui les hantent, les uns à titre de parasites, les autres à titre de commensaux ; et afin de donner à ce travail tout l'intérêt que comporte ce sujet, nous n'avons pas cru pouvoir négliger l'étude des espèces qui forment la nourriture habituelle de chacun d'eux¹⁵⁵.

Günther A., First account of species of Tailless Batrachians added to the collection of the British Museum, *Proceedings of the zoological Society of London*, 1868, 478-490.

Günther A., Report on a collection of Fishes made at St Helena by J.C. Meliss, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868, 225-228.

Günther A., Second report on collection of Indian Reptiles obtained by the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1875, 224-234.

Günther A., Third report on collection of Indian Reptiles obtained by the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1875, 57-577.

¹⁵⁴ Van Beneden P.-J., Les Echeneis et les Naucrates dans leurs rapports avec les poissons qu'ils hantent, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(30), numéros 9 et 10, p. 3. (Tiré à part issu des archives de Van Beneden, la pagination de la publication n'est pas mentionnée, il s'agit de la pagination du tiré à part.)

¹⁵⁵ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, pp. III-IV.

Si le zoologiste mentionne l'aspect original de son travail en décrivant les poissons référencés et les parasites et les commensaux, il n'en reste pas moins que l'argumentation précise du caractère de l'association (parasitisme ou commensalisme) n'est pas fournie. L'approche catégorielle reste descriptive. Ainsi, Van Beneden décrit 93 poissons observés le long des côtes de Belgique, qu'il divise en trois catégories selon qu'ils sont présents toute l'année, ou épisodiquement ou encore accidentellement. Il ne peut, en revanche, dénombrer les parasites et les commensaux, tant ils semblent nombreux.

Tous les animaux hébergent un nombre plus ou moins considérable de parasites, même ceux des rangs inférieurs, mais il n'y en a pas qui soient mieux partagés, sous ce rapport, que les poissons. Le poisson, en général, surtout le poisson osseux, est un véritable nid de vers, une vraie hôtellerie ou Pandocheion ; il loge toute une population vivante qu'on ne voit pas ailleurs. Tous se distinguent par leur organisation comme par leurs allures, et l'on peut dire que la plupart d'entre eux sont condamnés à ne jamais fréquenter que les organes intérieurs dans lesquels le jour ne pénètre jamais¹⁵⁶.

Au début de cet ouvrage, le commensalisme et le parasitisme restent liés, la distinction entre les deux types d'association n'est pas l'objet principal. Les théories qu'il émet pour l'une des associations convient également pour l'autre. Il en est ainsi de l'organisation « hiérarchique » des associations. Pour le zoologiste, ce sont en règle générale des animaux dont le rang est inférieur qui vont être commensal ou parasite des animaux de rang supérieur. Il évoque néanmoins des exceptions, qu'il dit être « nombreuses ». Il illustre ses propos par les Crustacés, commensaux (ou parasites ?) des Tuniciers¹⁵⁷, ou encore commensaux d'Acéphales. Puis il ajoute : « On voit plus souvent le parasite, comme le commensal, hanter des animaux plus élevés qu'eux dans la hiérarchie zoologique. C'est ainsi que les Isopodes, les Cyames ou les Caprella fréquentent, comme les Lernéens et les Cirripèdes, des mammifères aquatiques, des tortues ou des poissons¹⁵⁸ ». Van Beneden tente de bouleverser l'ordre établi. Par ses observations multiples, il constate que la hiérarchie des espèces, qui est fonction de la complexité de l'organisme étudié, ne se retrouve pas nécessairement dans les associations qu'il observe. Pourquoi est-ce qu'un animal plus complexe qu'un autre serait en effet commensal ou parasite d'un animal qui lui est inférieur ? Si, dans ses écrits, le zoologiste belge maintient que la règle générale confirme le sens de cette hiérarchie établie, il note néanmoins que les rapports entre les animaux semblent beaucoup plus complexes. S'il ne

¹⁵⁶ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, pp. VI.

¹⁵⁷ Invertébrés chordés, en biologie marine.

¹⁵⁸ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. VIII.

s'agit pas d'une remise en cause directe du fixisme, et si Van Beneden ne le promeut pas de cette manière, la question reste néanmoins posée. Nous y reviendrons. Puis Van Beneden va distinguer le commensalisme du parasitisme, alors que les deux concepts semblaient très proches au début de son introduction.

Les vers et les crustacés que l'on trouve vivants sur la peau des poissons ne sont pas toujours des parasites ; pour être parasite, il faut que l'on se nourrisse aux dépens d'un autre, et il y en a un certain nombre qui ne demandent à leur voisin qu'un gîte pour s'abriter, une place pour se rendre au lieu de leur destination. Des animaux qui s'associent pour vivre en commun et de manière que chacun pourvoie à son entretien ne sont pas des parasites, mais des *commensaux*. On peut répartir ces commensaux en diverses catégories ; les uns sont amarrés dans le jeune âge à un bon voisin qui les lâche quand ils sont remorqués jusqu'au lieu de leur destination : tels sont les jeunes Anodontes et les jeunes Caliges. D'autres sont amarrés à toutes les époques de la vie, mais peuvent se démarrer à volonté. [...] Mais il y a aussi des commensaux qui ne se fixent jamais¹⁵⁹ [...]

Alors que la classification des commensaux dans l'article de 1869 est simple : fixe ou libre, il poursuit sa classification au sein de chaque catégorie. Ainsi, pour les commensaux fixes : ils sont fixes tout au long de leur vie, ou temporairement ou au début de leur vie. Pour les commensaux libres, ils sont classés selon l'organe qu'il touche : le canal digestif, le manteau, l'extérieur. Dans l'exemplaire de l'ouvrage des archives, le schéma qu'il produit est annoté avec ajout de quelques exemples, notamment l'Argule pour les commensaux libres de l'extérieur (Figure 16).

¹⁵⁹ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. X.

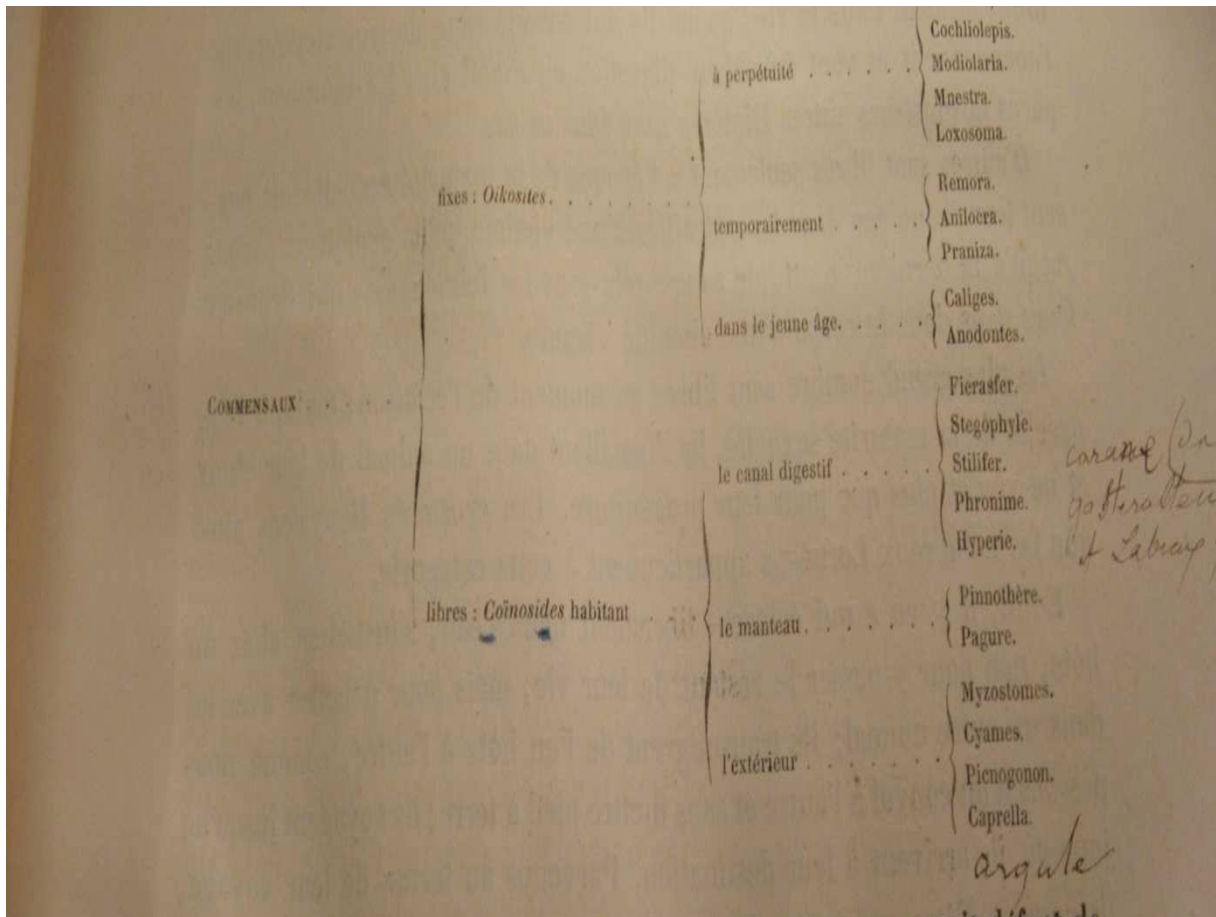


Figure 16 : schéma de la classification du commensalisme en fixe et libre. Annotations manuscrites avec de nouveaux exemples comme l'Argule pour les commensaux libres de l'extérieur, Van Beneden, 1870. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Van Beneden opère de même avec les parasites : il propose une classification selon s'ils sont parasites pendant toute la vie ou pendant une partie (Figure 17).

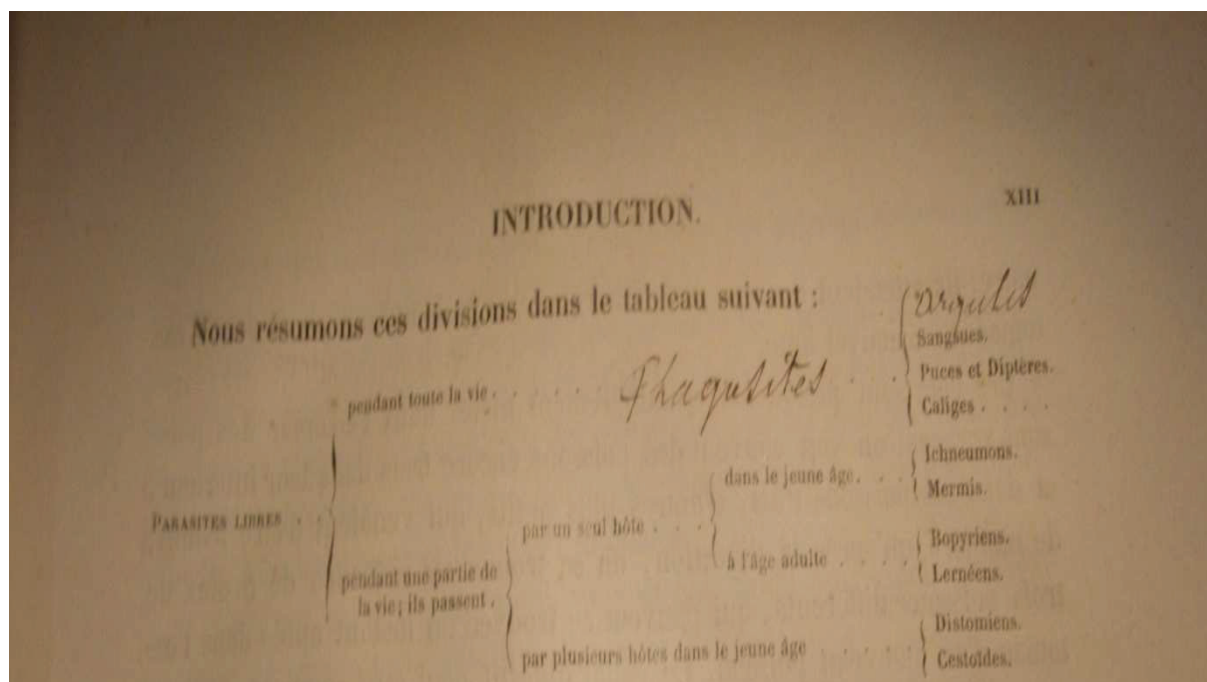


Figure 17 : schéma de la classification des parasites libres pendant toute la vie et pendant une partie de la vie. Annotations manuscrites avec un nouvel exemple : l'Argule pour les parasites de type « phagosites », Van Beneden, 1870. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

La figure 17 est extraite de l'exemplaire annoté de Van Beneden, issu de ses archives. Il a ajouté un exemple : celui des Argules. Or nous avons également vu (figures 16 et 17) qu'il s'agit du même ajout dans le cadre du commensalisme libre. Que dit-il exactement sur ce type de parasitisme au sein duquel il ajoute l'Argule de façon manuscrite ?

Les parasites de cette première catégorie se contentent des vivres et ne se soucient pas du gîte ; ils s'installent seulement pour un moment sur le corps du voisin, lui sucent le sang ou lui arrachent un lambeau de chair, et l'abandonnent pour recommencer plus tard. Ils conservent tous leurs organes de locomotion et ont toutes les allures des animaux libres. Nous proposons pour eux le nom de Phagosites. Les Huridinées offrent également ce genre de vie. Au lieu de tuer leur victime, les Phagosites l'exploitent lentement, et quelquefois même lui rendent de véritables services que la médecine a mis à profit. Sous ce rapport les Hirudinées ne diffèrent entre elles que par le temps plus ou moins long qu'elles mettent à sucer leur voisin. Les Phagosites sont, en réalité, les habitués de l'hôtel, qui profitent seulement de la table d'hôte, tandis que d'autres ont en même temps le repas et la chambre¹⁶⁰.

¹⁶⁰ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. XIII.

La limite entre le parasitisme et le commensalisme, avec cet exemple des Argules, qui peuvent être à la fois des commensaux libres, puisqu'elles possèdent effectivement leurs organes de locomotion, mais peuvent aussi être considérées comme parasites si la nourriture qu'elles s'octroient provient de l'hôte, n'est pas précisément définie. Enfin, le terme utilisé pour les parasites libres pendant toute la vie : les phagosites, provient du grec et Van Beneden donne la traduction de « goulu, grand mangeur¹⁶¹ ».

Pour le Professeur Van Beneden, la classification donnée est en fait une méthode pédagogique permettant de mieux situer les observations qu'il a réalisées. Celles-ci ne doivent pas pour autant éclipser l'approche fondamentale que le naturaliste doit garder à l'esprit : le rapport entre les espèces et à leur environnement est un tout. Cette vision est tout à fait novatrice.

Du reste, un naturaliste est tenu de connaître les rapports qui tiennent les animaux entre eux, ou les faunes aux flores, et il ne peut ignorer qu'il existe une solidarité entre les divers êtres d'une contrée aussi bien qu'entre les divers organes ou appareils d'un individu ; dans l'un comme dans l'autre cas, il faut que tout soit proportionné en nombre, en volume et en mesure pour développer et conserver la vie. Ce n'est qu'à cette condition que l'ordre se maintient¹⁶².

Van Beneden évoque, dès 1870, que la nature est organisée, à l'instar d'un individu. Pour que cela fonctionne, il ne faut pas de dérèglement de l'un de ces mécanismes, sans quoi « l'ordre » ne peut se maintenir. Comprendre le vivant, en tant que scientifique, revient alors à s'ouvrir au-delà de l'aspect descriptif, qui reste pourtant la méthodologie principale. Le rapport des « faunes aux flores », nous le verrons au cours du vingtième siècle, sera un objet d'étude majeur au sein d'une science émergente : l'écologie. Sans toutefois vouloir initier une nouvelle discipline scientifique, Pierre-Joseph Van Beneden reste dans le cadre « idéologique » scientifique au sein duquel il a été formé, tout en émettant de nombreuses pistes pour en sortir. Nous avons vu précédemment les exceptions à la règle de l'organisation de la complexité des êtres vivants. Nous voyons maintenant la nécessité de prendre en compte ce qui deviendra au cours du vingtième siècle « l'environnement ». Sans pour autant affirmer que le zoologiste belge a totalement bouleversé la zoologie puis ce qui deviendra la biologie du vingtième siècle, il n'en reste pas moins que son apport est précieux, et sur certains points tout à fait visionnaire. Car l'ordre établi est parfois bouleversé : « Comme chaque pays, chaque animal a ses habitants, qui en commensaux ou en parasites, en chevaliers d'industrie

¹⁶¹ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. XIII.

¹⁶² Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. X.

ou en paisibles pêcheurs, s'installent chez lui sans façon et n'accomplissent pas toujours paisiblement le rôle qui leur est assigné par la Providence¹⁶³».

En revanche, si les concepts qu'il évoque sont ambitieux, la méthodologie employée est peut-être le facteur limitant de ses recherches. Van Beneden utilise les outils à sa disposition. Dans son ouvrage de 1870, il décrit la méthode, qui est essentiellement de l'observation. Il obtient les spécimens par retour de pêche. Les pêcheurs lui vendent ainsi les espèces qu'ils ont retrouvées en pleine mer et qu'il va étudier. Il observe à l'œil nu, l'aspect extérieur des poissons, puis lors de la dissection. Ensuite, il observe à la loupe. Enfin, il utilise la microscopie notamment dans l'étude de l'intestin. « Pour mener l'observation à bonne fin, il convient d'observer successivement le contenu de l'intestin à l'œil nu, à la loupe, au microscope simple et au microscope composé ». Il précise avoir observé lui-même tous les parasites et commensaux décrits et en avoir conservés, quand cela était possible, « dans la liqueur¹⁶⁴ ».

Enfin, Van Beneden précise la bibliographie qu'il a utilisée. Il se rapporte ainsi à plusieurs auteurs dont Anton Van Leeuwenhoek (1632-1723).

Il s'est occupé un des premiers des poissons de mer et il n'a pas négligé de mentionner quelques vers qu'il a trouvés sur eux. Il a vu surtout les Cestodes du turbot, de la morue et de l'églefin ; il a comparé avec eux ceux de l'anguille et de l'homme, et il doit avoir connu les Ligules des Cyprins, puisque les poissons qui en hébergent sont connus sous le nom de Riem-Rasen¹⁶⁵.

Il cite encore Georges Cuvier (1769-1832) et son *Histoire naturelle des poissons*, publié en vingt-deux volumes de 1828 à 1849. Il mentionne Frederik Faber (1796-1828) comme une source pertinente avec sa monographie intitulée *Naturgeschichte der Fische Islands* et publié en 1829.

Les sources citées vont du seizième siècle avec Guichardin jusqu'en 1868 avec P. Olsson. Cependant, dans l'exemplaire des archives, deux sources sont ajoutées. Il s'agit de Sauvage et de Giard en 1888 (Figure 18). Les articles concernent les *Observations sur le catalogue des poissons du Boulonnais*.

¹⁶³ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. XVII.

¹⁶⁴ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. XVII.

¹⁶⁵ Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, p. XVIII.

Depuis longtemps, nous attendions avec impatience que le catalogue des poissons des côtes du Boulonnais fut établi par un zoologiste compétent. Notre ami E. Sauvage, ancien aide naturaliste de la chaire d'ichtyologie du Museum à Paris, vient de combler cette lacune et nous sommes heureux de reproduire dans le Bulletin, où nous nous efforçons de réunir tous les documents relatifs à la faune de la France septentrionale, le travail présenté à la Société Zoologique par le savant directeur de la station aquicole de Boulogne. Ce mémoire sera apprécié à sa valeur par les ichthyologistes de profession¹⁶⁶.

Notons que le Bulletin dans lequel est publié cet article est dirigé par Alfred Giard. Notons également dans cet article, que Giard reprend plusieurs fois les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden : « *Sambresox saurus*, Pennant – Un spécimen de cette espèce a été pris dans la baie de Somme vers 1840 (Marcotte). Une bande nombreuse est venue se jeter sur la côte belge en 1854 (P. J. Van Beneden). Ce poisson peut donc se rencontrer dans le Pas-de-Calais¹⁶⁷ ». Il mentionne encore à propos du *Raia rubus*, « D'après P. J. Van Beneden, cette espèce n'est pas rare en Belgique, où elle porte le nom flamand de Keilrogge¹⁶⁸ ». Les liens entre les deux scientifiques, que nous avons préalablement relevés avec l'analyse exhaustive des références de l'ouvrage de 1875 (chapitre I) se confirment avec ce texte de 1888 et les annotations manuscrites de Pierre –Joseph Van Beneden lui-même.

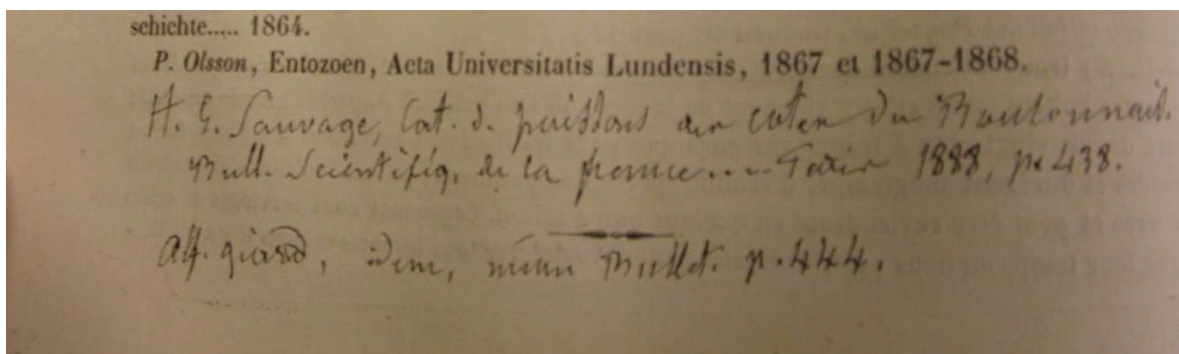


Figure 18 : Ajout manuscrit de deux références : Sauvage et Alfred Giard du Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique en 1888. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

¹⁶⁶ Giard A., Observations sur le catalogue des poissons du Boulonnais, *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1888, 3, 444-460, p. 444.

¹⁶⁷ Giard A., Observations sur le catalogue des poissons du Boulonnais, *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1888, 3, 444-460, p. 451.

¹⁶⁸ Giard A., Observations sur le catalogue des poissons du Boulonnais, *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1888, 3, 444-460, p. 454.

Nous reviendrons plus en détail sur les travaux d'Alfred Giard dans le chapitre suivant.

Enfin, pour terminer sur l'ouvrage des poissons des côtes de Belgique de 1870, voici un exemple de planche qui reste donc anatomique et descriptive de chaque espèce retrouvée (Figure 19). Si certaines hypothèses de Van Beneden présagent de façon plausible d'une analyse pas uniquement fixiste, les planches illustrées, nombreuses, donnent une sensation d'espèces « figées ».

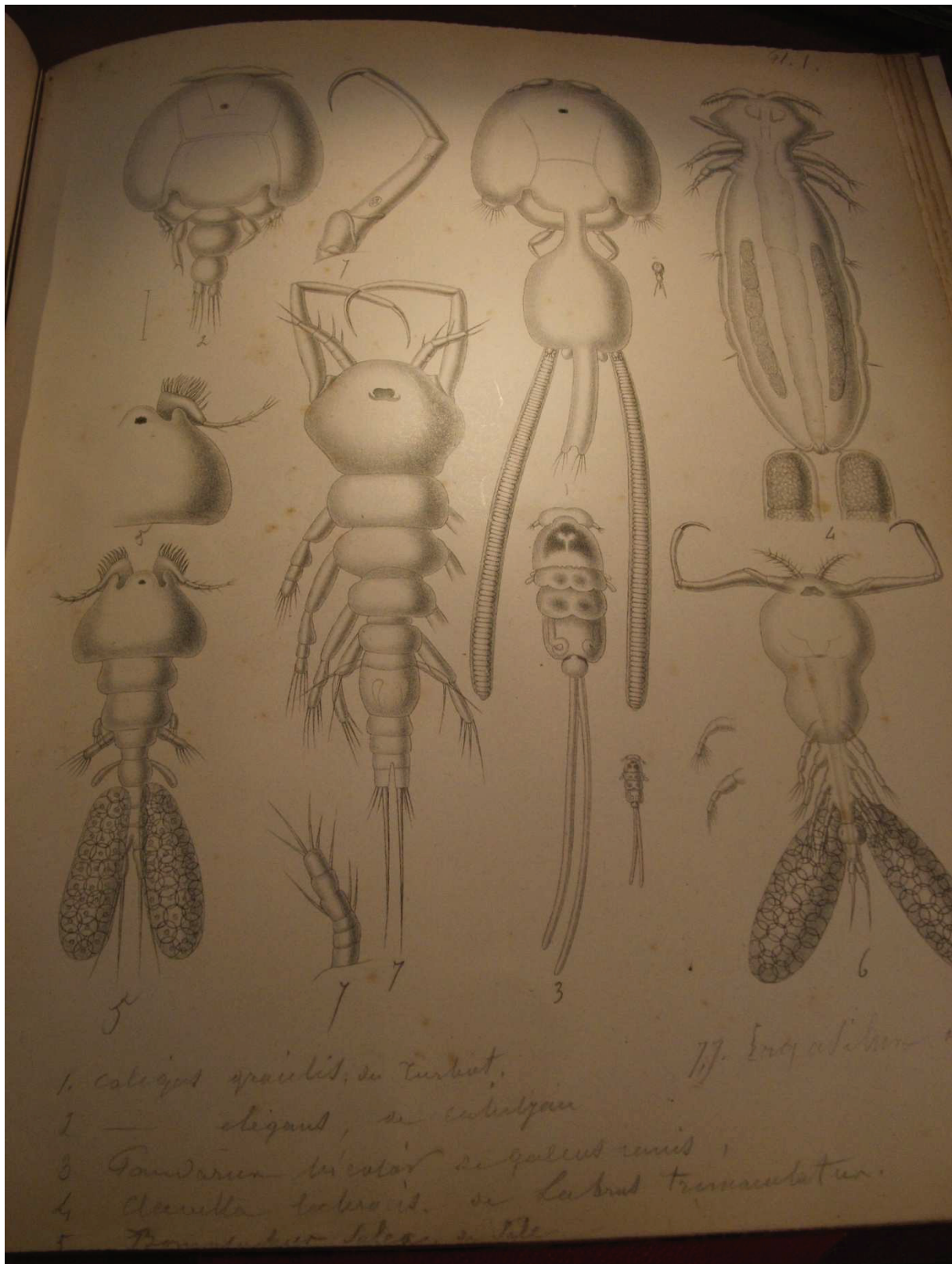


Figure 19 : Planche I, 1870, avec 1. *Caligus gracilis*, 2. *Caligus elegans*, 3. *Pandarus bicolor*, 4. *Clavella labracis*, 5. *Bomolochus soleae*, 6. *Ergasilus nonus*, 7. *Ergasilus osmeri*. Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, planche I. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Après l'année 1870 et donc de nombreuses publications fructueuses sur le commensalisme, l'écrit suivant est publié en 1873, et s'intitule *Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs*. Dans ce texte, Van Beneden expose clairement la place de Dieu dans l'organisation des êtres vivants. Il relève que la complexité de l'organisme vivant n'est pas synonyme nécessairement d'être supérieur, plus utile aux autres.

A ce grand drame de la vie préside une loi aussi harmonieuse que celle qui règle le mouvement des astres ; et, si à chaque heure la mort enlève de cette scène des myriades d'êtres, à chaque heure aussi la vie fait surgir de nouvelles légions pour les remplacer. C'est un tourbillon, une chaîne sans fin. On le démontre aujourd'hui : l'animal, quel qu'il soit, celui qui occupe le haut de l'échelle aussi bien que celui qui touche aux derniers confins du règne, consomme de l'eau et du charbon. L'albumine suffit à tous les besoins de la vie. Or, la même main qui a fait sortir le monde du chaos, a varié la nature de cette consommation : elle a proportionné cette nourriture universelle aux besoins et à l'organisme particulier des espèces, qui doivent y puiser le principe du mouvement, l'entretien de la vie¹⁶⁹.

Dans cet article, l'analogie avec la société humaine devient presque un argument pour Van Beneden pour justifier l'existence d'une organisation et d'une complexité des êtres vivants. « On y trouve, en y regardant de plus près, plus d'une analogie entre le monde animal et la société humaine, et, sans chercher bien loin, on peut dire qu'il n'y a guère de position sociale qui n'ait pas son pendant, si j'ose ainsi parler, parmi les animaux¹⁷⁰ ».

Le zoologiste belge va poursuivre l'analogie, notamment de l'organisation industrielle, pour définir également le commensalisme et le parasitisme.

Le plus grand nombre d'entre eux vivent paisiblement du fruit de leur travail et exercent un métier qui les fait vivre ; mais, à côté de ces honnêtes industriels, on voit aussi des misérables qui ne sauraient se passer de l'assistance de leurs voisins et qui s'établissent les uns comme parasites dans leurs organes, les autres comme commensaux à côté de leur butin. Il y a quelques années, un de nos savants et spirituels confrères de l'Université d'Utrecht, le professeur Harting, a écrit un charmant petit livre que l'industrie des animaux, et il nous a fait voir que la plupart des métiers sont parfaitement connus dans le règne animal¹⁷¹.

Pour la première fois dans les articles concernant le commensalisme, il évoque un autre type d'association, le mutualisme. Alors même qu'il est spécialiste en helminthologie, donc focalisé sur le type d'association qu'est le parasitisme, et en introduisant ce second type, le mutualisme, il met donc sur le même plan tous les types d'associations biologiques dont le

¹⁶⁹ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, pp. 779-780.

¹⁷⁰ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, p. 783.

¹⁷¹ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, p. 783.

commensalisme. Le lien avec les parasites reste prégnant, mais le zoologiste belge tente de dépasser cet amalgame où une association biologique correspondait presque exclusivement à étudier les parasites. Ses travaux et sa reconnaissance dans le domaine de l'helminthologie sont une accroche pour aller plus loin dans sa réflexion. Il propose de dépasser les limites de la discipline dans laquelle il a débuté sa carrière. Cette tentative est ainsi louable, les différentes disciplines, notamment d'un point de vue institutionnel, étant relativement peu perméables entre elles. Il évoque donc le « secours mutuel¹⁷² » comme un autre type d'association pour introduire le commensalisme.

Tous ces animaux ne sont pas plus parasites que le voyageur qui s'installe dans un train de plaisir, tend la main au passant, ou porte un croûton de pain dans ses poches. Il y a des secours mutuels chez plusieurs d'entre eux, des services se payent même par de bons procédés ou en nature, et le mutualisme pourrait bien prendre place à côté du commensalisme. Ceux qui méritent le nom de parasites se nourrissent aux dépens d'un voisin, soit en se colloquant volontairement dans ses organes, soit en l'abandonnant à terme, après chaque repas, comme le fait la Sangsue ou la Puce¹⁷³.

Pierre-Joseph Van Beneden défend ses travaux et sa thèse majeure selon laquelle les organismes auxquels les naturalistes portaient peu d'intérêt, ceux qualifiés d'organismes inférieurs, du fait notamment de leur complexité biologique qui semble être moins importante que d'autres, nécessitent au contraire une attention toute particulière. S'ils n'existaient pas, les autres organismes, dits supérieurs, l'homme lui-même, n'existeraient pas. Son objectif est de proposer une vision scientifique neuve sur le sujet des associations biologiques, alors même que les dogmes liant l'utilité à la complexité biologique semblaient être bien établis.

¹⁷² Cette idée de « secours mutuel » se développe au dix-neuvième siècle d'un point de vue de l'économie et de la mise en place de structures de la société humaine (approche sociologique).

Houis P., *La mutualité et les sociétés de secours mutuels*, Thèse d'université, université de Nantes, Nantes, 1907.

Alfred Espinas (1844-1922) lors du dernier quart du dix-neuvième siècle expose sa vision sociologique.

D'Hombres E., Un organisme est une société, et réciproquement ? Retour sur la question des rapports entre sociologie et biologie à la lumière des réflexions d'Alfred Espinas, *Revue d'Histoire des Sciences*, 2009, 62(2), 395-422 .

De même sur l'organisation du travail et la biologie, les travaux d'Emmanuel D'Hombres mettent en avant le mutualisme, le commensalisme n'est pas mentionné.

D'Hombres E., Darwin et la division du travail : un essai de clarification, *Bulletin de la Société d'histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 151-169.

Les liens entre économie, sociologie, et associations biologiques sont étudiés également par Michel Herland et Michel Gutschatz.

Herland M., Gutschatz M., Sélection/Concurrence. Gènes et capital : même combat, In : Stengers I., *D'une science à l'autre, des concepts nomades*, Seuil, Paris, 1987, 169-197.

¹⁷³ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, p. 787.

Les temps sont passés où la viciation des humeurs et l'altération des parenchymes étaient des conditions suffisantes pour la formation des parasites, et où leur présence était regardée comme un épiphénomène résultant de dispositions morbides de l'organisme. Nous avons tout lieu d'espérer que ce langage d'une autre époque aura bientôt complètement disparu des livres de physiologie et de pathologie. Ni le tempérament ni les humeurs n'ont rien à faire avec les parasites et ceux-ci ne sont pas plus abondants chez des individus cachectiques que chez ceux qui jouissent de la santé la plus brillante. Au contraire, tous les animaux sauvages hébergent leurs Vers parasites propres, et la plupart d'entre eux ont à peine vécu en captivité, que Nématodes comme Cestodes disparaissent complètement¹⁷⁴.

Pour appuyer sa thèse principale concernant la nécessité d'étudier les organismes dits inférieurs, il se réfère à ses propres travaux sur le parasitisme. C'est en effet grâce à ses travaux qu'il peut développer une argumentation cohérente. Les exemples sont très précis et sont admis par la communauté scientifique, c'est le cas pour les Nématodes et les Cestodes. Enfin, l'article permet de relativiser sur le « pouvoir » de l'homme dans sa compréhension de la nature.

Nous dirons en terminant : continuons à élever des statues aux hommes qui ont été utiles à leurs semblables et qui se sont distingués par leur génie ; mais n'oublions pas ce que nous devons à Celui qui a mis des merveilles dans chaque grain de sable, un monde dans chaque goutte d'eau¹⁷⁵.

Dans l'exemplaire des archives de Pierre-Joseph Van Beneden, cet article est suivi d'une page entière de noms sur trois colonnes, désignant ceux à qui il a envoyé sa publication. Cette longue liste correspond pour partie aux noms étudiés dans le premier chapitre de notre thèse. Ainsi, depuis la fin des années 1850 jusqu'en 1873, Van Beneden a déjà catégorisé trois types d'associations biologiques : le parasitisme, le commensalisme, et le mutualisme qu'il définit dans *Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs*. De plus, il a de très nombreux exemples à fournir, et une bibliographie qui s'étend au fil des années.

L'ensemble de ses travaux aboutit à la publication de l'ouvrage de 1875 : *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. La plupart des paragraphes concernant la définition du commensalisme sont très proches de ceux précédemment décrits.

¹⁷⁴ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, p. 793.

¹⁷⁵ Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Séance publique du 16 décembre 1873, 2^{ème} série, tome 36, 779-796, p. 795.

Le commensal est celui qui est reçu à la table de son voisin pour partager avec lui le produit de la pêche ; il faudrait créer un nom pour désigner celui qui réclame de son voisin une simple place à son bord, et qui ne demande pas le partage des vivres. Le commensal ne vit pas aux dépens de son hôte : tout ce qu'il désire, c'est un gîte ou son superflu ; le parasite s'installe temporairement ou définitivement chez son voisin ; de gré ou de force, il exige de lui le vivre et très souvent le logement. Mais la limite précise où le commensalisme commence n'est pas toujours facile à discerner. Il y a des animaux qui ne sont commensaux qu'à une certaine époque de leur vie et qui pourvoient à leur entretien pendant les autres époques ; d'autres ne sont commensaux que dans certaines circonstances données et ne méritent point cette qualification dans les temps ordinaires. Dans les rangs supérieurs, les rapports des animaux entre eux sont en général bien connus et justement appréciés, mais il n'en est pas de même dans les rangs inférieurs, et plus d'un animal peut passer pour un commensal ou pour un parasite, pour un voleur ou pour un mendiant, selon les circonstances où on l'observe. Le chevalier d'industrie passe pour honnête, tant qu'il n'a pas été pris en flagrant délit. Aussi, pour être juste, il faut examiner avec soin les actes d'accusation, et ne se prononcer qu'après une sévère instruction¹⁷⁶.

Le style anthropomorphique est toujours très présent, et sert d'argumentation sinon d'outil pédagogique pour expliciter sa théorie et pour tenter de convaincre ses lecteurs. La comparaison avec le chevalier d'industrie était déjà connue dans ses écrits antérieurs. Le lien est ici à noter entre la vision « économique » ou, tout du moins, la métaphore industrielle et la biologie. Le dix-neuvième siècle voit l'essor de l'industrialisation de nombreux procédés. Ce que connaît Van Beneden. Pour autant, s'agit-il véritablement d'une inspiration de la société humaine vers les associations biologiques ? L'image n'est pas reprise ultérieurement dans le texte, et aucune argumentation n'est approfondie à ce sujet par le zoologiste. Il s'en suit que cette image fait partie du « style » d'écriture et pédagogique de Van Beneden. Cependant, aucun élément historique ne permet d'affirmer qu'il s'agit plus que d'une métaphore pour lui. Ces premières phrases, bien qu'elles aient été déjà mentionnées dans de précédents travaux, sont primordiales car elles seront reprises par les scientifiques de la fin du dix-neuvième siècle. Elles instaurent une définition qui peut paraître floue, notamment quant à l'avantage produit pour le commensal.

Cet ouvrage comprend de nombreux exemples que nous avons recensés (chapitre I de la présente thèse). Nombre d'entre eux ont déjà été publiés et utilisés par Van Beneden dans les années 1850-1860. Au niveau des illustrations, il en est mentionné 83, qui sont imprimées en noir et blanc, il ne s'agit pas de lithographies comme avec les planches précédemment décrites. Cependant, une seule concerne le commensalisme (Figure 20).

¹⁷⁶ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, pp. 15-16.

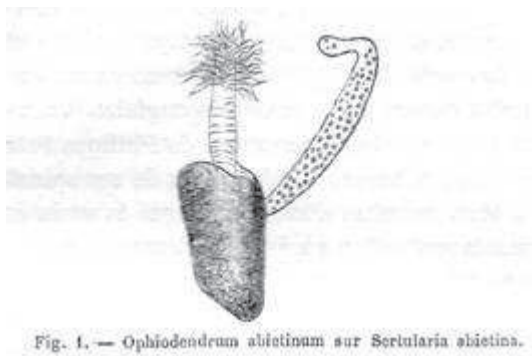


Fig. 1. — Ophiodendrum abietinum sur Sertularia abietina.

Figure 20 : Seul exemple illustré de commensalisme dans l'ouvrage de Pierre-Joseph Van Beneden en 1875 entre *Ophiodendrum abietinum* et *Sertularia abietina*. Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 68.

Au final, cet ouvrage est une recension des très nombreuses observations réalisées par le zoologiste belge. C'est également un outil bibliographique sans précédent des associations biologiques du dix-neuvième siècle. C'est enfin le premier ouvrage pédagogique permettant de clarifier les trois types d'associations biologiques : le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme.

3) Les études critiques de l'époque

Les travaux produits par Van Beneden ont un retentissement important parmi ses pairs. Dans un rapport retrouvé dans les archives du zoologiste à Louvain-la-Neuve, Théodore Lacordaire (1801-1870)¹⁷⁷ présente le 5 février 1870 ses remarques sur le mémoire *Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*. Nous mettons en annexe une partie du rapport manuscrit, présent dans les archives du zoologiste belge. Lacordaire débute son rapport par le contexte au sein duquel il a été rédigé et évoque un travail de recherche beaucoup plus développé que les précédents.

¹⁷⁷ Il s'agit du frère d'Henri Dominique Lacordaire (1802-1861), fondateur des Dominicains en France.

Ce mémoire fruit d'observations poursuivies pendant de longues années est le complément des travaux que M. Van Beneden a publiés sur les animaux du littoral de la Belgique, travaux trop connus de l'Académie pour qu'ils soient nécessaire de rapporter les titres. A ne le considérer qu'au point de vue purement systématique, il avait déjà une grande valeur comme étant plus complet qu'aucun de ceux qui ont été publiés sur le même sujet. En effet 93 espèces de poissons y sont énumérées; notre savant confrère M. de Selys, dans la Faune Belge, publiée en 1842 n'en avait signalé que 41. Mais cet ouvrage n'est pas seulement une faune ichtyologique ; l'idée d'après laquelle il a été exécuté est nouvelle ou du moins n'a pas encore été réalisée sur une aussi grande échelle. Il s'agit des Poissons d'un littoral étendu considérés plus spécialement au point de vue de leur nourriture et des Parasites qui les infestent¹⁷⁸.

Pour Lacordaire, il s'agit non seulement d'une description des Poissons identifiés près des côtes de Belgique, mais aussi, d'une description des parasites. Les associations biologiques et le parasitisme en premier, sont l'objet principal de l'ouvrage très fourni en exemples. Nous reconnaissons ici ce que nous avons nommé le « style » de Pierre-Joseph Van Beneden qui le caractérise¹⁷⁹ : rigueur et précision des exemples, nombre d'exemples important, il ne se limite pas à quelques observations, pour montrer justement que les phénomènes observés sont courants dans la nature. La systématique qu'il réalise, avec la clarté et les illustrations de Van Beneden, permet d'aller plus en avant dans les recherches d'association biologique, et non plus uniquement d'espèces étudiées séparément. Par ailleurs, Lacordaire relève la nouvelle catégorie d'association biologique que définit le zoologiste belge.

M. V. B. a consacré à ces derniers dans son mémoire plusieurs pages de généralités d'un grand intérêt, et dans lesquelles, embrassant la question du parasitisme dans son ensemble, il donne une classification nouvelle des espèces qui y sont sujettes. Jusqu'ici les auteurs qui s'en sont occupés se contentaient en général de les diviser en parasites épizoïques et entozoïques, c'est à dire habitant l'extérieur ou l'intérieur de leur hôte. Partant d'un point de vue plus étendu et plus profond notre savant confrère les partage en commensaux et parasites¹⁸⁰.

En tant que rapporteur du mémoire écrit par Van Beneden, Lacordaire se doit donc de discuter les arguments concernant la pertinence de cette nouvelle classification. Alors qu'il précise qu'une distinction au sein du parasitisme était déjà mentionnée, selon que le parasite soit interne ou externe par rapport à son hôte, il s'interroge sur les commensaux.

¹⁷⁸ Lacordaire T., *Rapport sur le mémoire Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*, manuscrit, tiré des archives de Pierre-Joseph Van Beneden, Louvain-la-Neuve, 1870, p. 1.

¹⁷⁹ Poreau B., *Esprit critique*, Editions Poreau, collection Développons, Lyon, 2013.

¹⁸⁰ Lacordaire T., *Rapport sur le mémoire Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*, manuscrit, tiré des archives de Pierre-Joseph Van Beneden, Louvain-la-Neuve, 1870, p. 2.

Cette ingénieuse classification est très exacte et manifestement supérieure à celles qui l'ont précédée. J'ai cependant une observation à faire que je sou mets à notre savant confrère lui-même. Elle porte sur le nom de commensaux qu'il donne aux parasites dont il s'agit en ce moment. D'après son étymologie (cum avec, mensa, table) ce mot a en français un sens nettement défini et limité. Pour être le commensal de quelqu'un il faut de toute nécessité partager sa table. Si l'on n'y fait que s'abriter sous son toit, on est son hôte, ou son compagnon si l'on voyage avec lui, or parmi tous les parasites cités plus haut, à peine en est-il un ou deux qui prennent part au repas de leur associé, dès lors on ne peut [évoquer les] commensaux. J'avoue que je préférerais le nom de pseudo-parasite déjà quelques fois employé et qui a l'avantage de ne rien préjuger sur les rapports dont il s'agit en ce moment¹⁸¹.

Ce rapport inédit, retrouvé dans les archives du zoologiste belge est d'une importance capitale. Il permet tout d'abord de montrer la renommée de Pierre-Joseph Van Beneden et son apport scientifique, en termes de qualité d'observation, du nombre d'exemples décrits, et de réflexion quant aux associations. Le jugement de Lacordaire n'est pas anodin. Cet entomologiste, professeur à l'université de Liège, ayant effectué de nombreux voyages, a un avis aiguisé concernant les observations et l'analyse des associations biologiques. Ses travaux sont également d'une grande portée scientifique.

Comme professeur, Lacordaire doit prendre rang parmi ceux que l'Université de Liège cite avec orgueil. Les connaissances qu'exige l'enseignement de la Zoologie doivent être étendues et variées. L'esprit de synthèse et l'esprit d'analyse sont également nécessaires à celui qui en est chargé. Nous avons vu que Lacordaire n'avait pas seulement étudié son sujet dans les livres, il avait observé lui-même et de près les mœurs des animaux si diverses et si intéressantes. Ses voyages lui avaient été à cet égard une heureuse préparation. Les soins réclamés par ses importantes fonctions ne suffisaient pas à l'activité de Lacordaire. Il publia, pendant sa carrière professorale, divers ouvrages de longue haleine. Le dernier volume de *l'Introduction à l'entomologie* fut écrit à Liège¹⁸².

Ne souhaitant pas créer une nouvelle catégorie sur laquelle l'avantage apporté au commensal peut être varié, Lacordaire propose à Pierre-Joseph Van Beneden l'emploi de « pseudo-parasite » au lieu de « commensal ». Plusieurs interrogations se posent alors quant à l'utilisation de « pseudo-parasite ». En effet, cette dénomination sous-entend que ce type d'association émane du parasitisme. Il ne s'agirait donc pas d'une catégorie à part entière d'association biologique, ce serait une classe de parasitisme, comme la distinction que Lacordaire a rappelé entre le parasite à l'extérieur de l'hôte et celui à l'intérieur. Lacordaire semble mettre au même plan le parasitisme et le commensalisme. De plus, le « pseudo-

¹⁸¹ Lacordaire T., *Rapport sur le mémoire Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*, manuscrit, tiré des archives de Pierre-Joseph Van Beneden, Louvain-la-Neuve, 1870, pp. 2-3.

¹⁸² Candèze E., Notice sur Jean-Théodore Lacordaire, membre de l'Académie, *Annuaire de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1872, 138-160, p. 148.

parasite » interroge sur l'existence réelle de cet organisme. Si ce n'est pas un parasite, qu'est-ce ? Le « pseudo-parasite » peut-il alors devenir parasite, ou était-il parasite auparavant ? Malgré les recommandations de Lacordaire, Van Beneden n'utilisera pas le terme de « pseudo-parasite », et gardera celui de « commensal ». L'hypothèse que nous pouvons émettre à ce sujet découle de la volonté même de Van Beneden de créer une nouvelle catégorie. En effet, il stipule qu'en tentant d'observer le parasitisme, certains organismes ne se comportent pas comme tel. Il ne s'agit donc pas de cette catégorie. Comme il souhaite se démarquer du parasitisme, une nouvelle appellation est requise, ce sera le commensalisme. Il est fort probable qu'en mettant cette association sur le même plan que le parasitisme, ou encore le mutualisme, les recherches sur ce sujet aient pris beaucoup plus d'essor que s'il ne s'agissait que d'une sous-catégorie du parasitisme. En gardant cette dénomination, c'est aussi l'émergence d'un concept novateur qui peut s'effectuer.

Si le rapport de Lacordaire est l'un des écrits critiques inédits des travaux du zoologiste belge, nous avons également retrouvé deux articles, insérés dans les « mélanges » des archives de Van Beneden. Les auteurs de ces articles et le contenu nous sont connus, en revanche, l'année exacte, les revues dans lesquelles ils ont été publiés et la numérotation des pages ne nous sont pas totalement parvenus. Cependant, il apparaît primordial d'évoquer ces sources nouvelles pour évaluer les travaux de Van Beneden durant le dernier quart du dix-neuvième siècle. Deux sujets sont abordés au sein de ces articles critiques. En plus de la pertinence et de l'immensité des recherches de Van Beneden, ces deux auteurs, Victor Cornil et Victor Van Tricht, évoquent le caractère « religieux » auquel fait appel le zoologiste, et ils évoquent également une mise en perspective expérimentale de ses travaux, notamment ceux en helminthologie.

Concernant ce dernier point, Van Tricht mentionne :

M. Claude Bernard, dans un ouvrage qui a eu de nos jours un retentissement très mérité et que l'on pourrait intituler la Méthodologie des sciences naturelles, expose parfaitement ces trois stades que doit parcourir toute doctrine scientifique : l'observation des phénomènes ; leur interprétation, et la vérification de l'interprétation par l'expérience. Il aurait pu donner, comme exemple historique, les différentes phases qu'à traversées la théorie de Van Beneden sur les migrations des ténias. Je n'en sais de plus frappant¹⁸³.

Nous y reviendrons dans le chapitre suivant, la théorisation du commensalisme est concomitante de l'expérimentation développée par Claude Bernard. Un zoologiste français, Henri de Lacaze-Duthiers, mentionné par Van Beneden dans son ouvrage de 1875, est

¹⁸³ Van Tricht V., *Une page du livre de la nature*, mélange, tome VI, 13 pages.

également un homme fort de l'approche expérimentale en France. En commentant les travaux en helminthologie de Van Beneden, Van Tricht compare la vision de ce dernier à celle de Bernard. Pourtant, concernant le commensalisme, il est difficile de retrouver une expérimentation mise en place par le zoologiste belge. Les observations et leurs analyses sont tout à fait complètes, mais tester si un commensal est un véritable commensal n'est pas à l'ordre du jour dans les travaux des années 1870 du zoologiste belge.

Concernant l'aspect « religieux », voici ce que mentionne Van Tricht :

Mon Dieu, combien d'hommes vont chercher dans des plaisirs sans honneur, souvent grossiers et malsains, une distraction et une joie qu'ils trouveraient si sereine et si pure dans la contemplation de vos œuvres! - Je m'abstiens d'insister, ce n'en est pas le lieu ici ; mais on me permettra une simple question. Si nos jeunes gens de famille, au lieu d'user leur intelligence à dresser des chiens et des chevaux, à courir des boulevards, les clubs, les théâtres et pis que cela, prenaient goût de ces études de la nature, si étendues, si intéressantes, si diverses, si accessibles par leur diversité même à la diversité des goûts, croit-on que la société en irait plus mal ? Croit-on qu'ils y perdraient en honneur et en vertu ? Croit-on que le monde souffrirait beaucoup à voir diminuer le nombre des héros du rien faire : *factio lascivientium* ? Mais je m'égare à faire de la morale et du sermon... du moins cela prouvera-t-il ce que je disais en commençant : cette physique de la nature conduit à la théologie¹⁸⁴.

Face à cette vision Victor Cornil a un avis différent sur ce point, alors que par ailleurs, sur la qualité des observations et des analyses, il est tout à fait d'accord avec Van Tricht. Nous avons retrouvé un autre article, toujours dans les archives de Pierre-Joseph Van Beneden, du mélange numéro VI, qui commente également *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. Cet article est tiré du *Journal des connaissances médicales* et est signé Victor Cornil (qui a lui-même dirigé ce journal). Nous n'avons pas la date exacte de cet article. Vu le tome des mélanges dans lequel il est inséré, nous pouvons donner la fourchette suivante : 1874-1876.

¹⁸⁴Van Tricht V., *Une page du livre de la nature*, mélanges, tome VI, 13 pages.

A lire l'intéressant ouvrage de M. Van Beneden, on se sent plein de défiance contre les meilleurs mets, on ne rêve plus que de parasites, et on se sent déjà dévoré par quelques-unes des cinquante espèces qui peuvent nous hanter ; mais, qu'on se rassure, d'après l'auteur, les animaux qui ont le plus de parasites ne s'en portent pas plus mal. Les Abyssiniens seraient désolés de n'en pas avoir, et le savant helminthologiste prévoit le jour où, loin de les expulser, les médecins leur rendront grâces. En cela, le professeur de l'Université catholique de Louvain nous paraît avoir été entraîné un peu loin par son admiration quand même du plan éternel et préconçu de la Providence. Nous cherchons vainement, en effet, quel avantage l'homme peut retirer à nourrir des parasites tandis qu'au contraire nous voyons des milliers d'individus de notre espèce mourir annuellement des suites de la présence de kystes hydatiques dans le foie, dans le poumon, dans les reins, etc. Aussi nous aimons mieux ne pas faire intervenir la Providence dans cette question¹⁸⁵.

L'étude du texte de Van Beneden et des commentaires de Van Tricht et Cornil présente un esprit presque paradoxal. D'un côté, le zoologiste belge fait appel à la Providence, de l'autre, il est classé, par ses travaux en général, du côté des scientifiques expérimentaux. Ce contexte est caractéristique du dix-neuvième siècle. Les développements scientifiques, l'essor économique, les mutations sociologiques, la religion, sont autant de domaines en plein bouleversement et se reflètent dans les travaux du zoologiste belge. Van Beneden est un scientifique tout à fait représentatif de son temps, des défis auxquels il a à faire face et des réponses qu'il tente d'apporter. Le débat par articles interposés entre Van Tricht et Cornil est révélateur du contexte non scientifique, dont l'influence sur les travaux eux-mêmes est difficile à évaluer d'un point de vue historique.

Nous allons évoquer un dernier article, commentaire des travaux de Van Beneden pendant les années 1860-1870, il s'agit des *Conditions de la vie*, publié dans la *Revue des deux mondes*, par Emile Blanchard en 1870. Il reprend la définition du commensalisme donnée par Van Beneden dans un style très anthropomorphique, à l'instar de ce dernier.

Lorsqu'on arrête ses regards sur les circonstances de la vie des être animés, on est très frappé de voir d'un côté des créatures heureusement douées dont les conditions d'existence semblent pleines d'attrait, d'un autre côté des créatures moins favorisées, et enfin des êtres en quelque sorte déshérités dont la vie n'est pas possible qu'avec le secours au moins l'appui d'espèces ayant en partage la force ou l'habileté. De là des associations d'animaux vraiment singulières ; parfois l'infortuné attend sa subsistance de la bonne volonté du riche, plus souvent le faible accompagne le fort soit pour être transporté, soit pour profiter du fretin que ce dernier abandonne. M. Van Beneden, l'éminent professeur de l'université de Louvain, appelle ces animaux qui s'attachent à la fortune d'autrui des *commensaux*¹⁸⁶.

¹⁸⁵ Cornil V., Bibliographie, *Journal des connaissances médicales*, article provenant des mélanges, tome VI, 2 pages, p. 2.

¹⁸⁶ Blanchard E., Les conditions de la vie, *Revue des deux mondes*, 1870, 86, p. 220.

Puis Blanchard prend les exemples des hyménoptères et des coléoptères. Il évoque ensuite les crabes, comme exemple de commensalisme. L'idée de « secours mutuel » est toujours présente. L'article date de 1870. Il s'agit donc de l'une des premières études critiques du commensalisme développé par Van Beneden, puisque les précédents commentaires sont très probablement ultérieurs selon notre analyse des archives. La revue choisie est intéressante, puisqu'il s'agit d'une revue qui ne prend pas en compte uniquement les travaux scientifiques, mais également l'histoire générale, la société, l'économie, la politique. Les associations biologiques sont un objet d'étude singulier par le fait qu'elles peuvent s'intégrer dans une perspective économique, sociale, sociétale, voire politique. Cet élément est relevé très tôt par Blanchard, et se poursuivra. Cependant, il ne s'agit pas nécessairement de la « voie » qu'a choisie Van Beneden pour ses travaux. Pour ce dernier, ce sont avant tout des observations de la nature, des faits, des expérimentations possibles, sans toutefois expérimenter les liens avec un contexte non scientifique. C'est d'ailleurs ce que souhaite reprendre Blanchard.

Toutes les coïncidences du genre de celles que nous venons d'examiner entre les aptitudes physiques et l'organisme des êtres peuvent être saisies dans les moindres détails par l'observation et l'expérience. Seulement ce n'est point aux phénomènes de l'ordre physique que la science doit s'arrêter dans l'étude de la vie, les phénomènes de l'ordre psychologique lui appartiennent aussi. La liaison est intime entre les deux ordres de phénomènes. Pour s'en convaincre, il suffit de comparer entre eux quelques animaux dans toutes leurs manifestations, et ces animaux à l'homme lui-même. Nous ne sommes plus au temps où l'on croyait sérieusement que les bêtes sont de simples machines¹⁸⁷.

Cette réflexion de Blanchard est très intéressante. Formulée en 1870, il introduit donc l'expérimentation comme nécessaire dans la zoologie, mais il souhaite aller plus loin, par l'étude des phénomènes psychologiques. Bien que liée à une vision anthropomorphique, la vision de Blanchard semble, elle, détachée de tout apport religieux, même dans le rôle intellectuel des phénomènes. Il propose ainsi une nouvelle investigation scientifique.

¹⁸⁷ Blanchard E., Les conditions de la vie, *Revue des deux mondes*, 1870, 86, p. 222.

En résumé, le grand caractère d'unité qui se dégage de l'ensemble des faits de l'ordre physique se dégage également de l'ensemble des faits de l'ordre intellectuel les mieux observés et les plus indiscutables. De même que les aptitudes, que les fonctions perdent en importance lorsque les instruments se simplifient et disparaissent lorsque les organes n'existent plus, les facultés de l'ordre intellectuel s'amointrissent quand l'organisme se dégrade. Nulle part les phénomènes de la vie ne diffèrent essentiellement ; ici, se manifestent avec éclat, ailleurs d'une manière faible, ils s'évanouissent lorsqu'il n'y a plus d'instruments pour les produire. Chez les êtres animés, l'union est intime entre tous les phénomènes, et seule la reconnaissance de cette vérité, qui est un récent progrès issu de l'étude et de la raison, prépare à l'investigation scientifique une nouvelle voie, et promet à l'esprit humain de nouvelles lumières¹⁸⁸.

Les sources que nous venons de citer : Lacordaire, Van Tricht, Cornil et Blanchard s'accordent toutes pour reconnaître l'autorité de Pierre-Joseph Van Beneden dans ses domaines de compétences : l'helminthologie bien sûr, mais également les associations biologiques. Ces textes, inédits pour les deux premiers et peu étudiés par les historiens des sciences, font ressortir le contexte scientifique de l'époque, mais aussi le contexte politico-religieux. Sans émettre d'hypothèse que l'on ne pourrait étayer, il semblerait pourtant que ce contexte n'ait pas influencé l'avenir du concept de commensalisme.

Les travaux de Van Beneden sur le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme sont le résultat d'une vie de zoologiste du dix-neuvième siècle. Non seulement les observations recueillies sont innombrables, mais les éléments bibliographiques qui les accompagnent sont également d'une envergure sans pareille durant ce siècle. Ce n'est donc qu'après plusieurs décennies d'apprentissage et d'expériences, que Van Beneden réussit sans conteste à imposer un nouvel ordre au sein des associations biologiques. Faisant fi des remarques de son rapporteur en 1870, le concept qu'il dénomme commensalisme est repris en 1875 dans son ouvrage ayant un retentissement encore plus grand que les précédents écrits. Cet ouvrage, synthèse de longues études, mais très documentées, est un symbole de l'aura du zoologiste belge au sein de la communauté scientifique du dix-neuvième siècle. Qu'en est-il après Van Beneden, que devient le commensalisme ? Ce concept est-il lié au cadre de pensée du zoologiste belge, est-il lié aux théories transformistes du dix-neuvième siècle et va-t-il s'éteindre en même temps que ces dernières ?

¹⁸⁸ Blanchard E., Les conditions de la vie, *Revue des deux mondes*, 1870, 86, p. 227.

Chapitre III

Le commensalisme et les théories transformistes du dix-neuvième jusqu'au milieu du vingtième siècle

Si le commensalisme devient un concept central de la zoologie, grâce notamment aux travaux reconnus de Pierre-Joseph Van Beneden, grâce également à l'étendue de son réseau scientifique, des interrogations quant à l'expérimentation de cette association biologique se posent. En effet, alors que le « modèle expérimental », à l'initiative de Claude Bernard en médecine, est développé en zoologie à partir de la fin des années 1860 – début des années 1870, qu'en est-il réellement du commensalisme, peut-il « s'expérimenter » ? Peut-il ainsi être pris en considération dans les théories transformistes de la seconde moitié du dix-neuvième siècle ? Nous avons partiellement abordé les limites du commensalisme. Celles-ci sont suggérées dès les définitions données par Pierre-Joseph Van Beneden. La difficulté principale est l'établissement de critères objectifs permettant de déterminer si dans une association biologique, l'hôte n'a véritablement aucun avantage ni désavantage. Or, cette limite conceptuelle est aussi probablement ce qui permet l'expérimentation. C'est ce que nous nommerons le « paradoxe des limites du commensalisme ». Nous allons présenter deux exemples où ces limites sont démontrées : le cas des Cétacés et le cas des Pagures, emblématiques du commensalisme comme nous l'avons mentionné.

1) Le paradoxe des limites du commensalisme

Les limites sont ici comprises de deux façons : d'une part les limites de l'association biologique comprise entre le parasitisme et le mutualisme et d'autre part les limites du concept lui-même, posant la question d'une existence authentique d'associations de commensalisme. La première induisant nécessairement la seconde, nous allons revoir deux exemples précis d'associations où des « commensaux » ont été décrits par Van Beneden, mais dont la position est remise en question au profit de parasitisme ou de mutualisme.

Le premier exemple est celui des Cétacés¹⁸⁹. Van Beneden est reconnu comme expert dans ce domaine. Nous avons vu dans les archives du zoologiste de nombreuses publications sur les baleines. C'est l'un de ses sujets de prédilection, notamment dans la dernière partie de sa vie, mais tout au long, ses écrits témoignent de son intérêt pour les Cétacés.

Plusieurs travaux ont été publiés par l'Académie des sciences de Paris, ou dans les *Annales des Sciences naturelles* et le *Magasin de Zoologie*. Les ossements fossiles de cétacés, mis au jour par les travaux de fortifications d'Anvers, ont été décrits dans les *Annales du Musée Royal d'Histoire naturelle de Bruxelles* et constituent, dans ce recueil assez inégal, une pièce de valeur. Sur le même sujet, van Beneden a fait en collaboration avec Paul Gervais, un grand ouvrage avec un magnifique atlas : *Ostéographie des cétacés vivants et fossiles*¹⁹⁰.

Dès l'époque de sa collaboration avec Paul Gervais, il travaille sur les cétacés vivants, mais également fossiles. Les publications que Van Beneden propose en particulier sur les baleines sont nombreuses et sont concomitantes des publications sur le commensalisme (durant les années 1860-1870). En 1874, par exemple, un an avant la première édition de son ouvrage *Les parasites et les commensaux dans le règne animal*, il publie *Les Baleines de la Nouvelle-Zélande*. Il affirme l'existence d'une espèce non encore répertoriée. Toujours fidèle au « style » que nous décrivons, il complète ses propres observations. Les mises à jour sont également retrouvées dans les notes manuscrites des archives du zoologiste, et ce, jusque dans les dernières années de sa vie. Sa rigueur et l'exhaustivité des observations qu'il tente de réunir sont des éléments majeurs de sa réflexion, n'hésitant pas à reconnaître les erreurs et à les modifier.

Plusieurs erreurs s'étant glissées dans la détermination de ces espèces, je demande à l'Académie la permission de lui exposer le résultat de quelques observations, d'autant plus que, dans la notice que j'ai publiée sur la distribution géographique des Baleines, je n'ai admis qu'une seule espèce à l'est de la Nouvelle-Zélande¹⁹¹.

En 1875, lors de la publication de l'ouvrage sur le commensalisme, Van Beneden poursuit en parallèle les publications sur les baleines vivantes et fossiles. Par exemple, un article de décembre 1875 évoque la baleine fossile du musée de Milan.

¹⁸⁹ Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Le commensalisme chez les Cétacés étudié par Pierre-Joseph Van Beneden : une réalité ? *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon*, 2013, 82(3-4), 65-70.

¹⁹⁰ Kemna A., *Pierre-Joseph Van Beneden : la vie et l'œuvre d'un zoologiste*, J.E. Buschmann, Anvers, 1897, p. 16.

¹⁹¹ Van Beneden P.-J., Les Baleines de la Nouvelle-Zélande, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1874, 37(6), p. 2.

Dans les deux séances précédentes l'Académie a bien voulu recevoir quelques observations critiques sur deux genres de Cétacés fossiles des Musées de Vienne et de Linz, c'est-à-dire le genre *Pachyacanthus* et le genre *Aulocetus*. Nous avons l'honneur de communiquer aujourd'hui une nouvelle notice sur une Baleine fossile du Musée de Milan [...] ¹⁹²

Cette observation est magnifiquement illustrée d'une planche de chaque cétacé (figure 21).

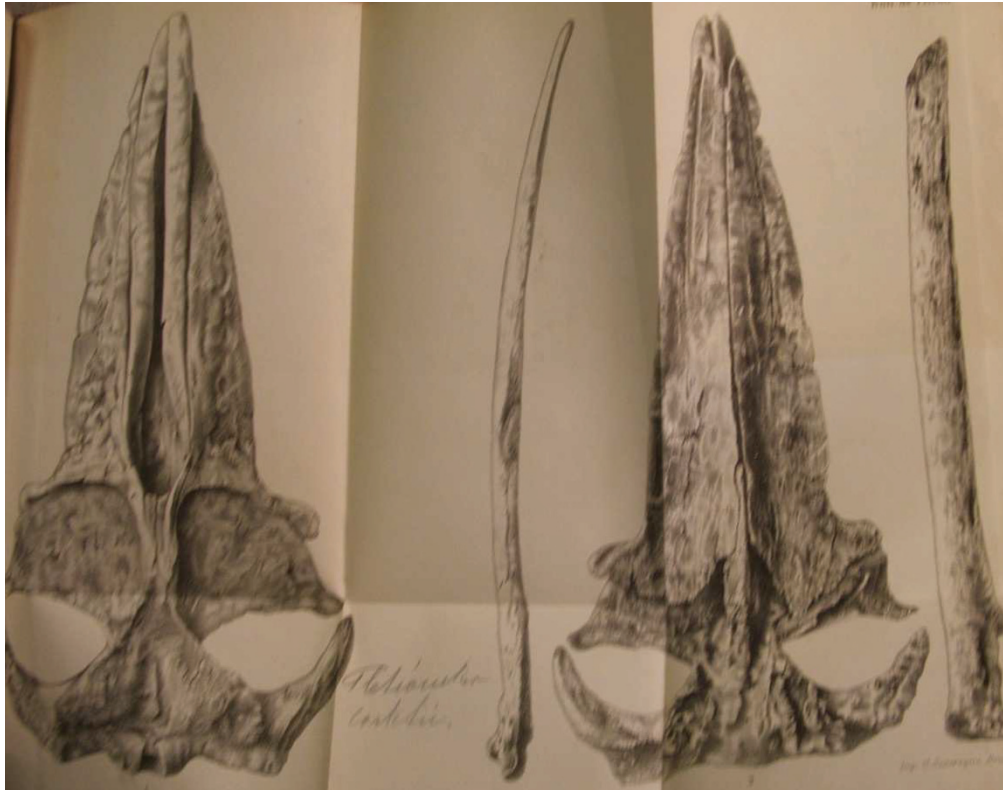


Figure 21 : planche des fossiles de cétacés, P.-J. Van Beneden, 1875. Planche issue de la publication retrouvée dans les archives du zoologiste belge. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]

Il poursuivra ses travaux au-delà de 1875. Il s'intéressera notamment à l'histoire de la pêche de la baleine dans un mémoire publié en 1878¹⁹³. Si Van Beneden est reconnu par ses pairs pour ses travaux sur les Cétacés, qu'en est-il ainsi du commensalisme chez ces animaux ? Est-il strictement défini par Van Beneden, qui maîtrise de façon approfondie le sujet des baleines ? Le commensalisme chez les Cétacés est un des exemples souvent repris par Van Beneden pour illustrer le commensalisme. Différents commensaux sont recensés : les *Cyames*¹⁹⁴, (observations de Dall et Lutken, reprises dans l'ouvrage de 1875, voir en annexe),

¹⁹² Van Beneden P.-J., La Baleine fossile du musée de Milan *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1875, tome 40, n°12, p. 145.

¹⁹³ Van Beneden P.-J., *Un mot sur la pêche de la baleine et les premières expéditions arctiques*, F. Hayez, Bruxelles, 1878. Mémoire retrouvé dans les archives de Louvain-la-Neuve.

¹⁹⁴ Petit crustacé amphipode.

l'*Odontobius*¹⁹⁵, observé par Roussel de Vauzème et également repris en 1875 par Van Beneden, ces deux exemples étant situés au sein du commensalisme libre. Un autre commensal, fixe, est souvent abordé : les *Cirrhipèdes*¹⁹⁶. La citation du président de la manifestation d'hommage du 17 juin 1877 nous en donne une illustration.

On trouve dans le règne animal plusieurs sortes d'associations, et il y en a parmi elles que le naturaliste lui-même n'a pas toujours bien interprétées : il a vu des parasites là où il n'y avait que des commensaux. [...] Le commensal est simplement un compagnon de table. Aussi, il n'est pas rare de trouver de loyaux convives à côté de généreux amphitryons, et l'on en voit qui, en échange de l'hospitalité qu'ils reçoivent, rendent des services auxquels leur hôte n'est pas indifférent. Quand une baleine se couvre de coronules ou de diadèmes, qui se balancent en cadence sur le dos de leur compagnon, ceux-ci n'y font pas métier de parasites¹⁹⁷.

L'exemple choisi par le président de manifestation d'hommage est donc celui de la Baleine. Cet exemple, qui amène une comparaison anthropomorphique, peut paraître convaincant. Il est d'ailleurs l'un des premiers donnés au sujet du commensalisme dans l'ouvrage de 1870 de Van Beneden sur *Les poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux*.

Ainsi, si avec ces quelques exemples, souvent repris, le commensalisme semble précisément défini, plusieurs objections peuvent être émises. Concernant les Cirrhipèdes, si nous revenons sur la définition de Van Beneden du commensalisme, l'avantage obtenu par le commensal est nécessairement celui de la nourriture. Or, les Cirrhipèdes ont pour avantage principal le déplacement. La nourriture provient effectivement du déplacement, mais n'est pas l'avantage principal. Faut-il donc élargir la définition qu'il donne ? La réponse que nous pouvons apporter est implicite, puisque, effectivement la définition du commensalisme est élargie au profit de la notion d'avantage (et désavantage) sans mention spécifique. Mais pourquoi Van Beneden n'élargit-il pas sa propre définition ? Ensuite, nous avons vu une distinction, qui de prime abord, paraît nette : commensalisme fixe et commensalisme libre. Mais quelles preuves, quelles expérimentations sont menées pour établir cette distinction ? Nous ne trouvons pas chez Van Beneden d'expérimentations mises en place en vue de prouver le caractère fixe ou libre du commensal. Seules les observations sont rapportées. Comment par exemple, prouver que l'*Odontobius* vu par Roussel de Vauzème est un commensal libre ? Il ne mène pas l'expérimentation qui pourrait être entreprise pour vérifier si ce commensal peut perdurer sans son hôte.

¹⁹⁵ Nématode.

¹⁹⁶ Crustacés.

¹⁹⁷ Hamoir G., *La révolution évolutionniste en Belgique*, Editions de l'Université de Liège, Liège, 2002, p. 20.

Malgré la multiplicité des exemples très documentés, à la fin du dix-neuvième siècle, le concept même de commensalisme amène à des limites quant à la définition précise qu'il faut lui donner, sans pour autant qu'elle soit trop restrictive, au risque de voir cette catégorie d'association devenir une sous-catégorie d'une autre association comme le parasitisme, nous pensons évidemment à la remarque de Lacordaire et au « pseudo-parasite ».

L'auteur nie les effets négatifs du parasitisme dans l'existence d'une simple relation de commensalisme. Mais force est de constater que, chez Pierre-Joseph Van Beneden, non seulement, la définition du commensalisme appelle une double négation, mais elle est entièrement relative au parasitisme¹⁹⁸.

Si, de prime abord, il paraissait évident que la définition donnée par le zoologiste était précise concernant les Cétacés, un domaine qu'il maîtrise parfaitement, nous voyons, dans un second temps, qu'elle nécessite d'être revue. En effet, le commensalisme de Van Beneden apparaît lié au parasitisme, voire défini par l'absence de parasitisme. Peut-être Van Beneden, qui a aussi une formation d'helminthologiste (avec notamment des publications sur les vers cestoïdes pour lesquels il a été remarqué au début de sa carrière), s'est-il fondé sur ses travaux initiaux pour développer une catégorisation des associations biologiques : commensalisme, parasitisme et mutualisme. Mais la première catégorie ainsi donnée semble être établie par rapport aux autres, et donc, engendre un manque de rigueur quant à sa définition. De plus, la question de l'avantage est posée. Non seulement elle se pose pour le « commensal », mais également pour l'hôte. Les Cétacés n'ont-ils strictement aucun avantage (voire désavantage) que peuvent fournir les petits crustacés innombrables sur leur épiderme ? Enfin, le commensalisme chez les Cétacés remet en question la classification même des commensaux que Van Beneden propose. Cette remise en question nécessite ainsi une perspective expérimentale du commensalisme que Van Beneden va partiellement entreprendre dans ses recherches, mais qui incite plus généralement au développement de la *zoologie expérimentale*. Toutes les questions que pose le commensalisme vont donc inciter à une pratique de zoologie expérimentale. Cette apparente confusion dans les détails même des avantages ou désavantages au sein de la relation entre les organismes constituant l'association biologique va, paradoxalement, amener à instaurer des dispositifs plus évolués pour comprendre exactement de quoi il retourne. Si ce paradoxe est illustré par les travaux sur les Cétacés, c'est un autre exemple qui permettra de saisir encore mieux le lien qui s'établit entre un concept issu de la deuxième moitié du dix-neuvième siècle et une approche expérimentale qui prend

¹⁹⁸ Perru O., *De la société à la symbiose. Une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants*, Vrin, Paris, 2^{ème} édition, 2010, p. 75.

un essor majeur jusqu'au vingtième siècle. Cet exemple concerne les Pagures ou Bernard l'Hermite. Du fait de sa nature même, et de l'utilisation de sa coquille, ce dernier peut avoir de nombreux « commensaux ». Il est donc un exemple précieux pour les zoologistes quant à l'étude des associations biologiques depuis la seconde moitié du dix-neuvième siècle jusqu'au vingtième siècle. De nombreuses associations peuvent être observées. Charles Pérez (1873-1952), zoologiste reconnu, notamment professeur de zoologie en 1922¹⁹⁹, et directeur de stations zoologiques comme Wimereux puis Roscoff, illustre l'association entre un Pagure et une Actinie²⁰⁰ dans une étude de 1934 (Figure 21). Il reprend notamment les observations d'Eugène-Louis Bouvier²⁰¹ (1856-1944) et de Lionel Faurot (1853-1934)²⁰². En outre, il découvre notamment un commensal de Pagure lors d'un voyage dans la mer Rouge²⁰³ avec Jules Bonnier (1859-1908).

¹⁹⁹ Charle C., Telkès E., *Les Professeurs de la Faculté des sciences de Paris. Dictionnaire biographique (1901-1939)*, CNRS Editions, Paris, 1989.

²⁰⁰ Pérez C., *Les Pagures ou Bernards l'Ermitte (un exemple d'adaptation)*, Hermann Editeurs, Paris, 1934.

²⁰¹ Bouvier E.-L., Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1895, 18(7).

Milne-Edwards A., Bouvier E.-L., Description des Crustacés de la famille des Paguriens recueillis pendant l'expédition du Blake, *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard Collection, 1893, 14.

²⁰² Faurot L., Etudes sur les Actinies, *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 1903, 1(4).

Faurot L., Actinies et Pagures. Etude de psychologie animale, *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 1932, 74.

²⁰³ Bonnier J., Pérez C., Sur un Crustacé commensal des Pagures, *Gnathomysis Gerlachei*, type d'une famille nouvelle de Schizopodes, *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Série D, Sciences Naturelles*, 1902, 134, 117-119.

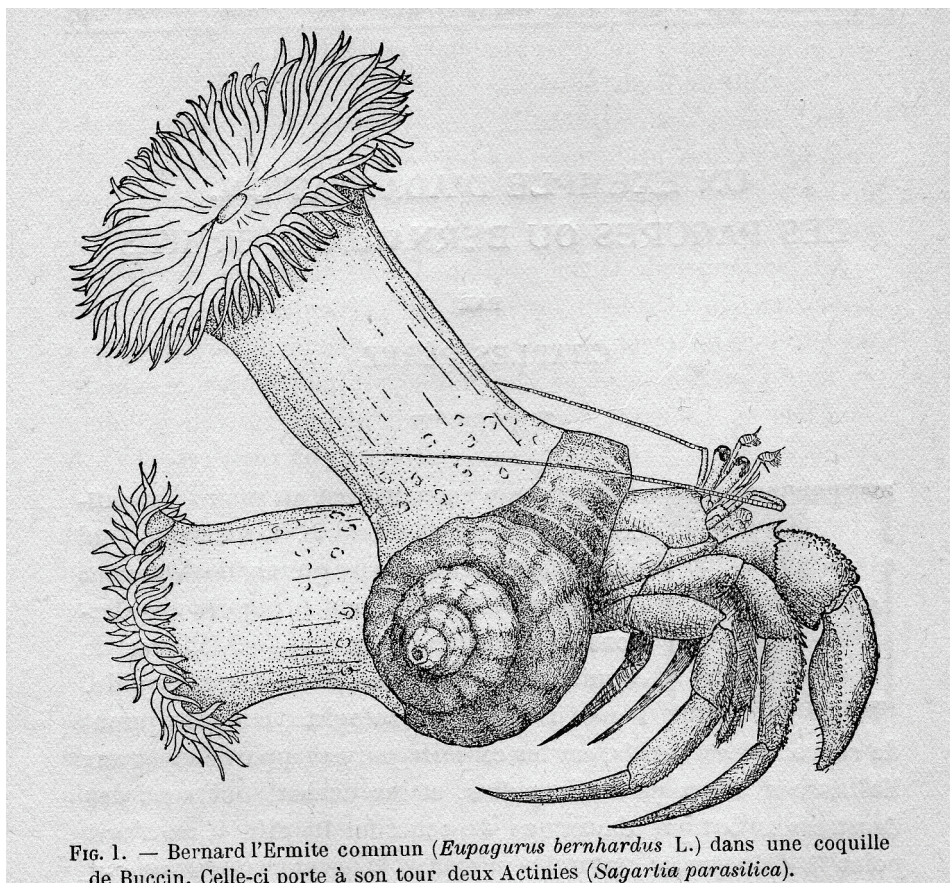


FIG. 1. — Bernard l'Érmitte commun (*Eupagurus bernhardus* L.) dans une coquille de Buccin. Celle-ci porte à son tour deux Actinies (*Sagartia parasitica*).

Figure 22 : Association entre un pagure et une Actinie (le commensal). Pérez C., *Les Pagures ou Bernards l'Érmitte (un exemple d'adaptation)*, Hermann Editeurs, Paris, 1934, p. 4.

Comme l'illustration le montre (figure 22), l'avantage reçu par l'Actinie ne concerne pas la nourriture mais la mobilité. Il y a une extension de la définition de Van Beneden. Les débats durant le vingtième siècle ne se situent pas tant au niveau de l'avantage apporté ou non mais aussi au niveau de la question de « l'adaptation ». Cette association est-elle fortuite ou présage-t-elle d'une adaptation en cours pour l'une ou l'autre des espèces en présence ? Une autre association avec un Pagure comme hôte est emblématique de la question de l'adaptation. Il s'agit de *Nereis fucata*²⁰⁴, évoqué dès les travaux de Van Beneden. Il est ensuite réutilisé dans les années 1890, notamment lors d'observations faites par Henri Coupin (1868-1937) et Lionel Faurot. Que dit exactement Coupin ? Il va décrire tout d'abord, dans un article de 1894, le fonctionnement de l'Annélide.

²⁰⁴ Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Le commensalisme : un concept controversé. L'exemple de *Nereis fucata*, *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon*, 2011, 80(5-6), 56-62.

Dans les coquilles de Buccin habitées par des Pagures, on trouve, on le sait, très fréquemment une Annélide, *Nereis fucata*. Ce ver se loge dans les premiers tours de spires, c'est-à-dire dans une chambre presque complètement close par la partie postérieure du Crustacé. Il est cependant très bien développé, sans aucune souillure, et resplendit, pour ainsi dire, de santé. Cela n'a rien qui doive nous étonner, car il est admirablement protégé contre les injures et les ennemis extérieurs²⁰⁵.

Après une description d'observations notamment sur le mode d'alimentation de la *Nereis*, il va revenir sur le débat du commensalisme.

Le *Nereilepas* ne mange donc pas les déjections du Pagure. Cette constatation, me semble-t-il, est intéressante au point de vue de la nature de l'association du Pagure et de l'Annélide. Pour P. J. Beneden, c'est du commensalisme. Or, suivant la définition du célèbre zoologiste : « le commensal ne vit pas aux dépens de son hôte: tout ce qu'il désire, c'est un gîte ou son superflu; le parasite s'installe temporairement ou définitivement chez son voisin; de gré ou de force, il exige de lui le vivre, et très souvent, le logement. » Cette dernière définition s'applique admirablement au cas du *Nereilepas*. Celui-ci fait évidemment tort au Pagure, puisqu'il lui soustrait une bonne partie de sa nourriture: c'est un véritable parasite, au sens où l'on entend ce mot dans le langage courant²⁰⁶.

Il effectue le même raisonnement avec les Pinnothères, puis il conclut clairement : «Le Pinnothère est un véritable parasite de son Mollusque, comme le *Nereilepas* en est un du Pagure. C'est à cette conclusion que je désirais arriver: l'étude d'autres commensaux l'étendra sans doute singulièrement²⁰⁷ ». Les observations et surtout les interprétations de Lionel Faurot sont plus nuancées. Il étudie spécifiquement les Pagures et évoque le cas du *Nereis fucata* en le mentionnant comme commensal et non comme parasite de son hôte.

Ce sont : *Nereilepas fucata*, *Eunice vittata* ; ou bien encore des anomies et même des bryozoaires à stolons. De tous ces êtres, seule la *Nereilepas fucata* est très habituellement commensale de l'*Ad. palliata* et de l'*Eup. prideauxi*. La présence des autres organismes, de même aussi que celle de pyggonides fixés sur le disque oral de l'Actinie, doit être considérée comme fortuite²⁰⁸.

Pourquoi Faurot ne retient-il pas cette association comme parasitisme, comme le fait Coupin? Si effectivement, la *Nereis* soustrait de la nourriture de son hôte, aucune expérimentation n'a montré que cette soustraction de nourriture pouvait entraîner la mort de l'hôte, ou un quelconque caractère désavantageux sur son développement. Coupin ne va donc pas ainsi au

²⁰⁵ Coupin H., Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*), *Comptes-rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences*, 1894, T119, 540-543, p. 541.

²⁰⁶ Coupin H., Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*), *Comptes-rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences*, 1894, T119, 540-543, p. 542.

²⁰⁷ Coupin H., Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*), *Comptes-rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences*, 1894, T119, 540-543, p. 543.

²⁰⁸ Faurot L., Etude sur les associations entre les pagures et les actinies, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1895, 5e série, T5, 421-486, p. 460.

bout de son raisonnement, il s'en tient à la définition littérale et non complète de Van Beneden sur le parasitisme. En revanche, est-ce strictement du commensalisme ? De nouvelles observations sont mentionnées durant le premier quart du vingtième siècle, le sujet passionne toujours autant les zoologistes. C'est notamment le cas pour Edouard Chevreux (1846-1931), puis pour Henri Charrier. Chevreux est notamment spécialiste des amphipodes. A travers ses propres voyages, comme à bord de la *Melita*, ou encore à travers les observations de ses condisciples, il parvient à obtenir une connaissance majeure dans ce domaine de la zoologie mais également en carcinologie²⁰⁹. Edouard Chevreux rapporte l'une de ses observations sur les commensaux des pagures:

Pendant un séjour à Grandcamp (Calvados), au cours de l'été dernier, je fus frappé de la quantité de Pagures rapportés par les pêcheurs. Grandcamp est peut-être le seul endroit du littoral de la France où l'*E. bernhardus* soit considéré comme un aliment et vendu sur le marché. Les pêcheurs au chalut, qui, pendant l'été, draguent au voisinage de la côte, ne passant qu'une nuit à la mer, le prennent en grand nombre sur certains fonds, par 20 à 25 mètres de profondeur, et le rapportent vivant, pour la consommation des habitants du pays (...). Les coquilles que je brisai pour en examiner le contenu, étaient au nombre d'une centaine, à quelques unités près. J'eus la surprise de n'y pas trouver un seul exemplaire de *Podoceros nitida*. Par contre, elles contenaient de nombreux commensaux non encore signalés. Voici l'énumération des animaux trouvés dans ces conditions: Annélides: *Nereilepas fucata* se trouvait dans un tiers environ des coquilles (...)²¹⁰.

Parallèlement à ses observations provenant des pêches de Grandcamp, Chevreux a étudié le pagure en aquarium. Il note dans le même article : « A ce moment, la *Nereilepas* sortait presque entièrement de la coquille pour saisir un débris de Mollusque entre les mandibules du Pagure²¹¹ ». Puis il ajoute comme justification d'un cas de commensalisme.

²⁰⁹ Chevreux E., Sur quelques amphipodes des îles Sandwich du sud, *Anales del Museo Nacional de historia natural de buenos Aires*, 1911, 14(3), 403-407.

Chevreux E., Campagnes de la Melita, description d'un amphipode nouveau appartenant au genre *Grubia czerniawski*, *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1900, 25, 95-101.

Chevreux E., Guerne J., Crustacés et Cirrhipèdes commensaux des Tortues marines de la Méditerranée, *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1893, 443-444.

Chevreux E., Amphipodes recueillis dans les possessions françaises de l'Océanie par M. le Dr Seurat, directeur du laboratoire de recherches biologiques de Rikitea (îles Gambier), 1902-1904, *Mémoires de la Société Zoologique de France*, 1907, 20, 470-527.

Chevreux E., Bouvier E.-L., Voyage de la goëlette *Melita* aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890, Paguriens, *Mémoires de la Société zoologique de France*, 1892, 5, 83-143.

²¹⁰ Chevreux E., Sur les commensaux du Bernard-l'ermite, *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 1908, n°1, 14-16, p. 14.

²¹¹ Chevreux E., Sur les commensaux du Bernard-l'ermite, *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 1908, n°1, 14-16, p. 16.

J'ai observé bien souvent un fait qui prouve les bons rapports que le Pagure entretient avec l'Annélide. Lorsque le Pagure était en partie hors de sa coquille, un choc sur la paroi de l'aquarium le faisait rentrer brusquement, mais, si la *Nereilepas* était aussi sortie, aucun choc, aucun attouchement ne pouvait obliger le Pagure à bouger avant la rentrée de sa compagne. Il est évident qu'il craignait de la blesser en la comprimant entre ses péréiopodes et la paroi de la coquille²¹².

Henri Charrier va explorer les *Nereis* et il note comme Chevreux l'association avec le Bernard-l'Hermite.

La *Nereis fucata* est une des Annélides les plus fréquentes à Arcachon. Nous ne l'avons jamais rencontrée à l'état libre, mais au contraire vivant en commensale avec ce Crustacé si curieux qu'est le Bernard l'Ermitte (*Eupagurus bernardus*). Ce commensalisme est d'ailleurs fréquent : 50% au moins des Pagures examinés nous ont fourni des *Nereis fucata*. Parfois même, outre l'Annélide adulte, on peut trouver dans la coquille où s'abrite le Crustacé un ou deux exemplaires de *Nereis* beaucoup plus jeunes. Aspect général. — hn. *Nereis fucata* est d'assez grande taille. Elle atteint en moyenne 10 à 15 centimètres de longueur et 6 à 7 millimètres de largeur, parapodes compris, avec un nombre de segments supérieur à 100. Mais ces dimensions sont parfois largement dépassées. Nous avons, notamment, trouvé une femelle, présentant il est vrai quelques signes d'épitoquie, qui atteignait 25 centimètres de longueur pour une largeur de 1 centim. 5, parapodes compris. Cette Annélide présente dorsalement une large raie brune de chaque côté du corps, et une bande brune médiane très étroite, au milieu de laquelle se détache le vaisseau dorsal²¹³.

Charrier précise aussi que *Nereis* ou *Nereilepas fucata* sont les mêmes objets d'étude: « Par conséquent la *Nereilepas fucata* (Johnston) qui ne différait de la *Nereis fucata* (Sav.) que par ce caractère ne doit donc pas en être séparée²¹⁴». Cette étude, publiée en 1920, a été faite à la fin de 1914. Les observations de Charrier et de Chevreux se corroborent. Cependant, la question n'est pas résolue : s'agit-il véritablement d'un cas de commensalisme ? Le débat se poursuit durant la première moitié du vingtième siècle. Deux biologistes vont alors reprendre cet exemple, non seulement pour tenter de répondre à la question sur le commensalisme, mais aussi pour asseoir les théories transformistes qu'ils souhaitent développer. Les deux biologistes sont Maurice Caullery (1868-1958) et Etienne Rabaud (1868-1956). Nous reviendrons plus en détail sur leurs travaux, présentons tout d'abord l'exemple de commensalisme qui nous intéresse.

²¹² Chevreux E., Sur les commensaux du Bernard-l'ermite, *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 1908, n°1, 14-16, p. 16.

²¹³ Charrier H., Recherches sur la *Nereis fucata sav.*, *Actes de la société linnéenne de Bordeaux*, 1920, tome 74, 5-144, p. 11.

²¹⁴ Charrier H., Recherches sur la *Nereis fucata sav.*, *Actes de la société linnéenne de Bordeaux*, 1920, tome 74, 5-144, p. 24.

Maurice Caullery va référencer une partie des commensaux du Bernard l'Hermite, parmi lequel l'annélide *Nereis fucata*. Les différents auteurs mentionnés, évoquent soit *Nereis fucata* soit *Nereleipas fucata*, mais il s'agit du même objet d'étude (*Nereis* sav. signifie Jules-César Savigny (1777-1851), zoologiste ayant fait la découverte de l'annélide). Ainsi vu en premier comme commensal du Bernard l'Hermite, sa position sera remise en question par Etienne Rabaud. Tout d'abord, notons que Maurice Caullery va consacrer un ouvrage exclusivement aux associations biologiques, à l'instar de Van Beneden, et il reprend la classification de ce dernier : commensalisme, mutualisme et parasitisme. Ce livre est publié en 1922. Le succès assuré de cette édition appelle une seconde édition en 1950. Revenons à la définition du commensalisme donnée par Caullery, change-t-elle par rapport à celle de Van Beneden ? En 1922, Caullery utilise un style beaucoup moins anthropomorphique et finaliste, ce qu'il mentionne dans sa préface, et il écrit :

Le commensalisme consiste en l'association régulière entre deux espèces déterminées, se retrouvant d'une façon constante, dans des localités très éloignées les unes des autres. Quand on l'analyse, on constate que ce simple rapprochement entraîne des différenciations très accentuées, en particulier au point de vue psychophysiologique. Le double écueil de l'étude de cet ordre de faits est, d'une part d'y apporter des préoccupations trop subjectives aboutissant à un anthropomorphisme illusoire, d'autre part de vouloir trop ramener des faits complexes à de simples réactions physiques élémentaires et purement actuelles²¹⁵.

Fort de la définition du commensalisme de Van Beneden et de Caullery, qu'en est-il de *Nereis fucata* et d'*Eupagurus bernhardus*? Caullery reprend l'exemple du Bernard l'Hermite, car le commensalisme a été particulièrement étudié dans ce cas. Il évoque tout d'abord la fréquence et la régularité des associations observées. Comme Van Beneden, il tente de montrer que les associations biologiques sont des phénomènes courants de la nature, et observables au sein de tout environnement. Les Pagures sont des exemples de choix de la preuve de présence de commensalisme tout autour du globe.

Les pagures ou Bernards-l'Ermite s'abritent comme on sait dans des coquilles vides de Gastropodes et sont profondément adaptés à cet habitat, comme l'indique la mollesse et la dissymétrie de leur abdomen, la conformation de leurs dernières pattes (uropodes) et une série d'autres particularités. Or, aux pagures sont associés des commensaux nombreux. Nous en examinerons quelques-uns²¹⁶.

Le biologiste français se réfère aux observations antérieures sur cette association. Il cite évidemment les publications que nous avons vues précédemment, celles de Chevreux et de Coupin.

²¹⁵ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, p. 23.

²¹⁶ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, pp. 27-28.

Il est un véritable commensal, au sens strict du mot. Chevreux, en effet, lorsqu'il nourrissait, en aquarium, des *Eupagurus bernhardus* avec des moules, a constaté que, dès que le Pagure en recevait une, la *Nereis*, attirée probablement par une sensation olfactive, sortait du fond de sa coquille et venait saisir, jusqu'entre les mandibules du Crustacé, des fragments de la proie²¹⁷.

Dans la reprise de ces observations, Caullery note l'objection faite par Coupin, concernant le détournement de nourriture de la part du « commensal », ce qui en fait un parasite pour Coupin. Il va mentionner une inégalité de traitement entre les deux espèces de l'association : « Dans cette association, nous voyons que les rôles des deux partenaires ne sont pas équivalents. Le ver détourne une partie des proies capturées par le crustacé. Il vit donc à ses dépens²¹⁸ ». Cependant, Caullery ne va pas aussi loin dans l'interprétation et la catégorisation de cette association comme étant une forme de parasitisme. En revanche, Caullery instaure une autre catégorie, l'inquilinisme. Qu'est-ce que cette catégorie, comment s'insère-t-elle au sein du commensalisme et du parasitisme ? Y a-t-il un lien avec l'exemple des Pagures ?

Nous examinerons maintenant une nouvelle série d'associations, où l'un des animaux vit à l'intérieur de l'autre, sans cependant se nourrir vraiment à ses dépens, mais y trouvant un abri et détournant à son profit des substances nutritives captées par son partenaire. Ces cas ne sont donc pas du parasitisme véritable et on les désigne souvent sous le nom d'inquilinisme (Raumparasitismus des auteurs allemands). Ils constituent une série très graduée, aboutissant au vrai parasitisme²¹⁹.

Ainsi cette définition semble convenir parfaitement aux observations menées par Coupin, mais aussi Chevreux. Or, on ne retrouve, chez aucun de ces auteurs, ni même Caullery, l'exemple de *Nereis fucata* comme inquilinisme. Les limites du commensalisme, dans cet exemple, sont donc mises en avant : si seul le gîte est l'élément constitutif d'une association commensale, elle ne peut, d'un point de vue biologique, en rester uniquement à l'habitat : le commensal doit se nourrir. Si ce n'est au détriment de son hôte, en lui causant un dommage (il s'agit donc de parasitisme), c'est en utilisant les moyens de déplacement de l'hôte, voire comme la *Nereis* par captation d'une partie de la nourriture de l'hôte. Dans les deux derniers cas, ne peut-on alors considérer qu'il y a un avantage supplémentaire (que le gîte) fourni au commensal ? La définition stricte de Van Beneden ne s'applique alors plus. Ainsi, dans la pratique des zoologistes, il semble communément admis, sans néanmoins l'explicitier que le commensalisme de *Nereis fucata* avec *Eupagurus bernhardus* est un commensalisme

²¹⁷ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, pp. 28-29.

²¹⁸ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, p. 30.

²¹⁹ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, p. 51.

« étendu », dans le sens où le commensal obtient comme avantage principal et majeur le « gîte », puis il peut obtenir un avantage concernant la nourriture, mais par nécessité. Face à cette interprétation de l'association entre le pagure et *Nereis fucata*, Etienne Rabaud avance l'hypothèse qu'il s'agit d'une contingence de facteurs impliquant la réunion d'espèces différentes, dont les évolutions (avantages obtenus pour le commensal ou l'hôte) sont dues aux différents tropismes : « Entre les animaux réunis, et par suite même de leur réunion, se développe forcément une interaction très directe, à laquelle s'ajoute la complexité, souvent très grande, du comportement des animaux groupés²²⁰ ».

Nous avons retrouvé deux textes de Rabaud exclusivement sur cet exemple précis et sur le lien avec le commensalisme. Les deux écrits ont été publiés en 1939 dans le *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. Rabaud s'interroge sur la réalité du commensalisme, est-ce une association en tant que telle, « voulue » par les deux organismes en présence, ou n'est-ce pas plutôt une situation contingente ? Voici ce qu'il dit à propos du commensalisme.

Il semble, plutôt, que la réunion fréquente, dans certaines conditions mal précisées, de deux animaux appartenant à des espèces distinctes ait suggéré une interprétation qui a rapidement pris la valeur d'un fait acquis. En réalité, dès que l'on fixe l'attention sur chaque cas en particulier et que l'on s'efforce d'en examiner tous les aspects, des doutes ne tardent pas à surgir sur le fait principal ; le bénéfice que le « commensal » tire de son « hôte ». Bien mieux, on en arrive à penser, d'une part que la même étiquette réunit des faits disparates, d'autre part que l'interprétation courante ne s'applique probablement à aucun d'eux²²¹.

Pour tenter d'élucider la question, Etienne Rabaud s'est rendu au Laboratoire de Luc-sur Mer, pour parfaire ses observations sur cette association. Connaissant les travaux antérieurs de Chevreux (dès 1884²²²), mais aussi de Malaquin en 1890²²³, il note que « le commensalisme ne ferait donc pas de doute²²⁴ ».

Il mentionne les expériences de Coupin et Chevreux qui ont nourri des Pagures et ont constaté que le ver saisit des morceaux, mais il n'y aurait pas d'autres interactions entre les deux organismes. Rabaud se pose alors la question du phénomène en amont.

²²⁰ Rabaud E., *Phénomène social et sociétés animales*, Félix Alcan, Paris, 1937, p. 129.

²²¹ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 293.

²²² Chevreux E., *Le Pagurus prideauxi* et ses commensaux, *Association française de l'avancement des Sciences*, 1884.

Chevreux E., Sur les commensaux du Bernard l'Hermite, *Bulletin du Muséum*, 1908.

²²³ Malaquin A., Quelques commensaux du Bernard l'Hermite, *Revue de biologie du Nord de la France*, 1890.

²²⁴ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 294.

Ces expériences et ces observations donnent-elles, de l'interprétation classique, une preuve décisive ? Elles ne portent, en réalité, que sur le comportement des animaux en place ; elles supposent donc le problème résolu : le commensalisme admis, quelles sont les particularités de la vie en commun ? Mais le problème se pose tout autrement : les rapports véritables du Ver et du Crustacé sont-ils des rapports d'hôte à commensal ? ²²⁵

Rabaud va mettre en place des expérimentations avec des coquilles factices en verre et met en présence soit *Nereis fucata* et le Pagure, soit plusieurs vers sans le Pagure. Il constate que le ver frôle le Pagure pour s'introduire dans la coquille, ou pour en ressortir. Il constate aussi que plusieurs vers peuvent venir se loger dans la coquille si elle est vide. Il n'y a donc pas, pour Rabaud, une affinité spécifique entre la coquille où se trouvent un Pagure et le ver, mais simplement entre « une » coquille quelconque et le ver. De plus, comme le ver ne fait que frôler le Pagure, il n'y a pas un stimulus suffisamment fort pour avoir une réponse quelconque de l'hôte. Il en résulte simplement une « tolérance » du Pagure envers l'annélide. Cependant, cette tolérance n'est pas suffisamment spécifique pour parler d'association, c'est en tout cas ce que retient Rabaud de ses propres observations et expérimentations²²⁶. Rabaud précise une dernière observation : un Pagure a saisi un ver et l'a mangé quand celui-ci est passé justement au niveau de ses pinces. Il en conclut : « En définitive, rien ne prouve que les Pagures acceptent les *N. fucata*. Suivant toute probabilité, la prétendue tolérance n'est qu'indifférence ; les rapports de l'Annélide et du Crustacé ne sont évidemment pas comparables à ceux du même Crustacé avec certaines Actinies²²⁷ ».

Rabaud rejette l'hypothèse selon laquelle les besoins alimentaires seraient la cause principale de l'association des deux organismes. Pour cela, il justifie que le ver possède toutes les capacités pour être autonome. Cependant, il ne discute pas du commensalisme dit « libre », où justement, le commensal peut être autonome. Il réfute alors l'idée communément admise : le Pagure et *Nereis fucata* sont un exemple de commensalisme. « Dès lors, toutes les caractéristiques attribuées au commensalisme font ici défaut : association de deux animaux qui détermineraient, pour l'un des facilités d'alimentation, pour l'autre l'abandon bénévole du superflu²²⁸ ».

²²⁵ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, pp. 294-295.

²²⁶ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 296.

²²⁷ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 297.

²²⁸ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, pp. 297-298.

Rabaud expose alors sa théorie selon laquelle les facteurs extrinsèques ont un rôle prépondérant à la contingence de plusieurs organismes d'espèces différents. Cette contingence serait en fait sur-interprétée par les scientifiques qui donnent alors le nom de commensalisme à une association qui est le fait du hasard, contraint par les facteurs externes. L'un de ces facteurs est la lumière. Rabaud entreprend une expérimentation en vue de tester les mécanismes « d'association » selon présence ou non de lumière.

Non seulement, en effet, les *N. fucata* s'installent dans ces cavités à parois transparentes, mais elles y demeurent, quel que soit l'éclairement : l'aquarium, placé devant une fenêtre donnant à l'est reçoit directement le soleil ; et cette lumière éclatante ne provoque aucune réaction motrice appréciable des Annélides, pendant les 6 jours que dure mon observation²²⁹.

Ayant mené ses expériences, Rabaud réfute l'existence du commensalisme dans cet exemple. Les facteurs extrinsèques, dont tous ne sont pas connus, ni recensés dans son article, permettraient d'établir la relation. Rabaud, à partir de ce cas, va poser la question de la pertinence du concept de commensalisme. Après avoir mené toutes ces analyses expérimentales, et après avoir « confronté les faits », il met en relief le fait que la nourriture, le critère principal dans la définition de Pierre-Joseph Van Beneden, n'est pas en jeu dans ce type d'association.

Pour autant que l'on en puisse juger, il ne semble pas que l'alimentation joue le rôle de premier plan qui serait la caractéristique du commensalisme. Il s'en faut que le déterminisme soit le même dans tous les cas. Les quelques faits personnels que je possède fournissent des indications non comparables²³⁰.

Rabaud reprend alors différents exemples qui étaient considérés comme illustrant le commensalisme et mentionne qu'aucune preuve n'est apportée de la véracité de ces hypothèses. Il tente de montrer que des facteurs externes induisent le rapprochement de deux organismes, qui, vus de l'extérieur et à une échelle macroscopique, semblent former une association. Pour cela, il considère un exemple de Pagure associé à une Eponge.

Au surplus, la coïncidence ne rend service ni aux uns ni aux autres. Même, il n'est pas exceptionnel de rencontrer des *Subterites domuncula* développés au point de rétrécir l'orifice et de gêner les relations du Pagure avec l'extérieur, voire de l'emprisonner²³¹.

²²⁹ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 299.

²³⁰ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 300.

²³¹ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 301.

Rabaud remet en question plusieurs exemples acquis comme étant des associations biologiques, faisant partie du commensalisme. Près de 70 ans après Van Beneden, l'existence du commensalisme est toujours discutée, de sévères attaques sont alors formulées par Rabaud.

La question du commensalisme se pose donc à nouveau tout entière ; elle demande, à coup sûr, une révision complète. Dès maintenant apparaît, sous la même étiquette, une réunion de faits disparates. En est-il qui correspondent à une association véritable ? Peut-être. Mais rien n'indique, même dans ce cas, que l'association apporte avec elle le moindre bénéfice. Dans tous les cas, coïncidence ou association, rien ne s'établit qui ressemble à une *adaptation*²³².

Pour Rabaud, le commensalisme et les associations biologiques en général, ne sont pas des preuves, des outils de théories transformistes prônant l'adaptation. Ils sont la preuve de la contingence et du rôle de facteurs externes. Nous y reviendrons. Ajoutons enfin, concernant la vision fautive du commensalisme qu'ont pu avoir ses prédécesseurs, que Rabaud souhaite absolument en finir avec ces idées considérées comme acquises et non prouvées : « Telle est pourtant l'interprétation que les anciens naturalistes acceptaient et propageaient. Et c'est en raisonnant ainsi en toute occasion qu'ils ont progressivement enveloppé les phénomènes biologiques dans de véritables légendes, dont nous avons aujourd'hui grand'peine à nous débarrasser²³³ ».

Dans le même numéro du *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, Rabaud publie un deuxième article où il précise ses expérimentations et notamment l'hypothèse de la contingence. Il mentionne qu'en effet, le ver peut être autonome. L'association avec un Pagure n'est alors pas nécessaire, et les facteurs externes permettent une coïncidence.

Nereis fucata se comporte, en somme, hors d'une coquille, comme une Annélide libre. Elle s'installe dans le sable d'une façon très comparable à la façon dont *Perinereis cultrifera* s'installe dans une fente de rocher. Le fouissement est exactement comparable, et la sécrétion muqueuse de même valeur. De même procède *Platynereis dumerili*. Mais sa sécrétion est plus abondante, aussi son tube est-il plus épais. Pour toutes, l'éthologie est la même. En définitive, *Nereis fucata* a toutes les réactions d'une Annélide libre, et rien n'empêche qu'elle puisse vivre indépendamment d'un Pagure²³⁴.

²³² Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 302.

²³³ Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302, p. 302.

²³⁴ Rabaud E., Notes biologique sur *Nereis fucata* sav. , *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 446-450, p. 448.

Si Etienne Rabaud s'oppose à Caullery, ce dernier reprend ses arguments dans l'ouvrage de 1922 qu'il réédite en 1950. En effet, l'une des différences entre les deux éditions est justement une illustration, qui n'apparaît pas en 1922, et qui concerne l'expérimentation de l'association entre un Pagure et *Nereis fucata* (Figure 23).

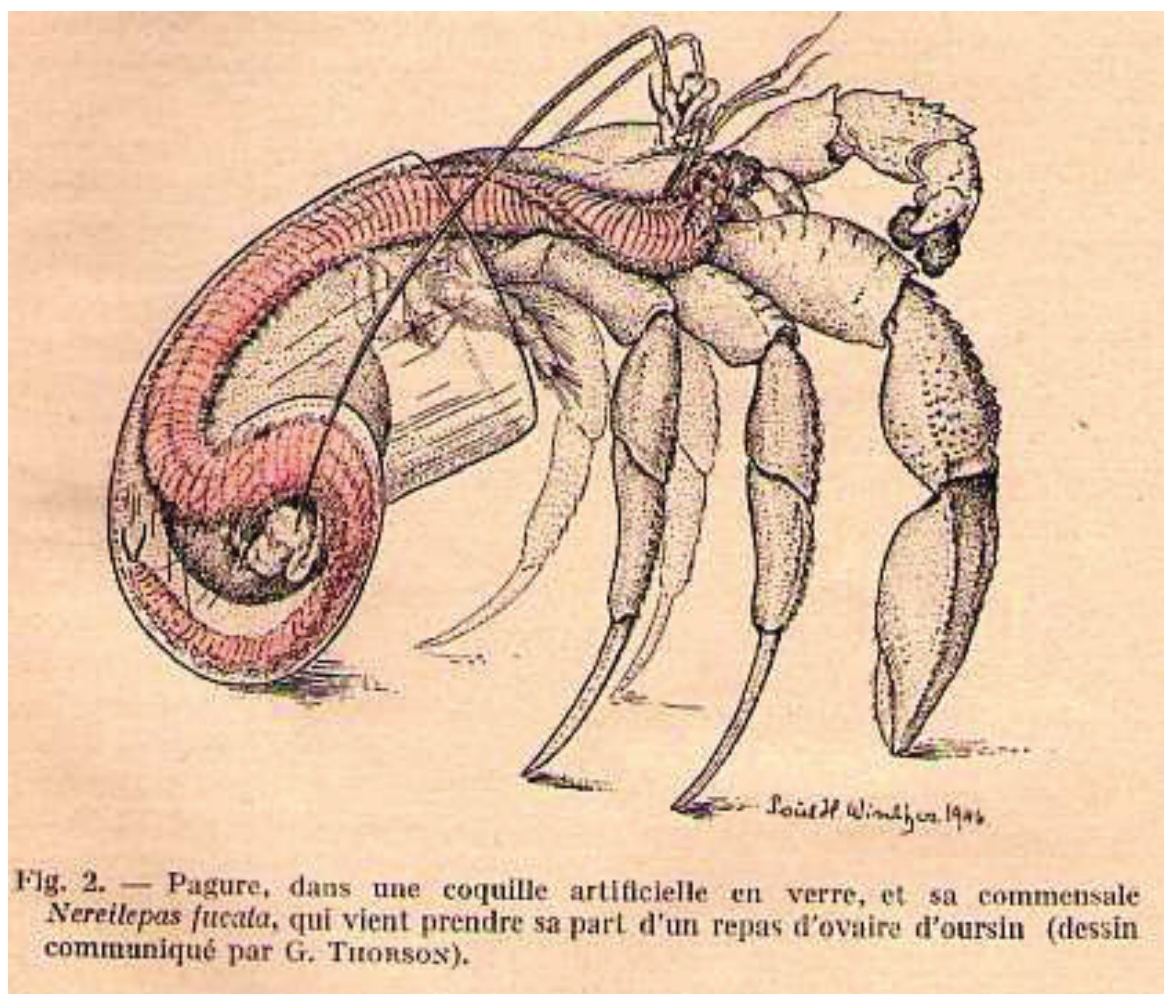


Figure 23 : *Nereis fucata*, cas de commensalisme, extrait de l'ouvrage de Caullery, reprenant Thorson, Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, p. 29.

Pour Caullery, l'association existe bel et bien, il ne s'agit pas d'une coïncidence, où sont impliqués des facteurs extérieurs. Cet ajout dans la seconde édition de son ouvrage *Le parasitisme et la symbiose* n'est peut-être pas étranger aux publications de Rabaud de 1939. Nous mentionnerons simplement que les deux hommes se connaissaient, qu'ils avaient notamment travaillé à Paris, nous y reviendrons, et qu'ils ont travaillé dans l'édition du Bulletin biologique de la France et de la Belgique, ensemble, vers la fin des années 1910. Il semblerait que l'entente entre les deux hommes n'ait pas perduré au fil des années.

La conclusion du premier chapitre de l'ouvrage de Caullery sur le commensalisme est totalement opposée à celle de Rabaud. Alors que ce dernier montre qu'il ne s'agit pas d'adaptation, Caullery, au contraire, l'envisage fortement.

On voit par les exemples de commensalisme qui viennent d'être étudiés – et auxquels on en pourrait joindre beaucoup d'autres – que, sous des apparences très simples, ces associations mettent en jeu des réflexes compliqués et qui sont évidemment, de même que les particularités morphologiques, l'aboutissement d'adaptations anciennes. C'est seulement l'observation *in vivo* et l'expérimentation qui peuvent faire progresser nos connaissances²³⁵.

L'épopée de l'étude de *Nereis fucata* ne s'arrête pas aux années 1940-1950 avec Caullery et Rabaud, la question est toujours posée jusque dans la seconde moitié du vingtième siècle. Des expériences plus récentes vont aborder une réalité du commensalisme. En 1971, Goerke effectue un film exactement sur *Nereis fucata*, commensal de *Eupagurus bernhardus*, film d'un peu plus de six minutes, disponible à partir de 1977, à l'Institut de Göttingen : *Institut für den Wissenschaftlichen film*. Voici ce qu'il précise dans le résumé écrit du film.

L'hôte tolère son commensal dans sa coquille. Néanmoins, la *Nereis fucata* peut, lorsqu'elle passe sur la coquille, être saisie par les pinces du Bernard-1'Ermite et livrée aux maxillipèdes comme une proie. Là, les sécrétions de la *Nereis* collent les poils si bien que l'ingestion normale de nourriture est gênée et que le Pagure doit nettoyer ses maxillipèdes²³⁶.

Cette vidéo présente très clairement les limites du concept de commensalisme : certes la *Nereis* est alors commensale dans l'étude première de l'association. Mais il existe des circonstances dans lesquelles l'Annélide peut être prise comme nourriture par le Bernard-1'ermite selon cette vidéo. L'association peut donc être considérée comme un « équilibre instable » entre les deux espèces, équilibre car l'association existe et semble exclusive, instable car une modification de conditions (si la *Nereis* passe sur la coquille) peut détruire cet équilibre. En revanche cette vidéo ne présente pas de « dommages » que la *Nereis* provoquerait au Pagure. La question du parasitisme entre les deux espèces ne paraît donc pas ici pertinente. Mais cela présente les limites du concept de commensalisme : peut-il exister réellement un commensalisme entre deux espèces, ou ce commensalisme peut-il évoluer selon les conditions ? Quel serait alors l'impact sur l'analyse des associations entre espèces différentes, si ce concept prend en compte une composante « temps », *id est*, une évolution possible : du commensalisme à l'inquilinisme, mais aussi du commensalisme à la destruction

²³⁵ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, pp. 35-36.

²³⁶ Goerke H., *Nereis fucata (Nereidae)- Kommensalismus: Eindringen in das Gehäuse von Eupagurus bernhardus*, Film E 1891 des IWF, Göttingen, 1977.

de l'association par l'hôte. Ces expérimentations sont également confortées par l'analyse de Gilpin-Brown en 1969²³⁷. D'autres travaux ultérieurs sur les associations entre les crustacés et les annélides vont émerger, notamment en 1975²³⁸, mais aussi au vingt-et-unième siècle avec une revue très complète de Williams et McDermott en 2004²³⁹.

Avec les Cétacés, puis *Nereis fucata*, nous voyons qu'il n'existe pas de critères précis pour affirmer si un organisme est bien commensal de son hôte et non parasite. Cette difficulté qui perdure après le dix-neuvième siècle, a l'avantage de permettre le débat. Alors qu'il semble plus simple de déterminer si une association est une forme de parasitisme ou une forme de mutualisme, le commensalisme se distingue justement par cette limite : on ne peut le distinguer clairement des autres types d'associations. C'est bien ici que se situe ce que nous avons nommé le « paradoxe » des limites du commensalisme. Les tentatives pour comprendre ce concept ont peut-être permis la pérennité de celui-ci, au-delà de Pierre-Joseph Van Beneden.

Ce concept a pu être adapté aux questions nouvelles qui se posaient durant le dernier quart du dix-neuvième siècle jusqu'au milieu du vingtième siècle : l'expérimentation et son rôle au sein de théories mettant en relief l'adaptation. Les deux exemples que nous venons de présenter illustrent déjà l'émergence de la zoologie expérimentale et les théories transformistes, notamment néo-lamarckiennes de la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle. Qu'en est-il plus précisément ?

²³⁷ Gilpin-Brown J. B., Host adoption in the commensal polychaete *Nereis fucata*, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1969, 49, 121-127.

²³⁸ Starr M. P., A generalized scheme for classifying organismic associations, In : Jennings D. H., Lee D. L., *Symposia of the Society for experimental biology, Symbiosis*, 1975, vol. 29, Cambridge University Press, Cambridge, 1-20.

²³⁹ Williams J. D., McDermott J. J., Hermit crab biocenoses : a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 305(1), 1-128.

2) Le commensalisme et la zoologie expérimentale

Le commensalisme passe-t-il d'un concept « moral » à un concept « scientifique »²⁴⁰ ?

Dans la publication de 1863, intitulée *La vie animale et ses mystères*, Van Beneden ne distingue pas encore les trois catégories d'associations biologiques que sont le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme. Mais, ce texte est déjà évocateur du style employé, et de la vision au-delà des observations en zoologie, notamment la vision philosophique, voire religieuse qu'il propose. En effet, « le Créateur », comme il le mentionne, est présent explicitement dans ses travaux scientifiques, qui sont présentés devant les assemblées de ses pairs. En 1863, par exemple, au sujet de l'apparition des plantes, il précise le rôle qu'a eu le Créateur²⁴¹. De même, dans sa publication de 1869, *Le commensalisme dans le règne animal*, présentée devant l'Académie royale de Belgique, la référence à Dieu, en fin d'article est aussi explicite²⁴². L'approche est constante, puisqu'en 1870 et 1873, les mêmes termes sont repris. Dans son ouvrage de 1875, il évoque :

Plus nous avançons dans la connaissance de la nature, dit Oswald Heer, dans le *Monde primitif* qu'il vient de publier, plus aussi est profonde notre conviction, que la croyance en un Créateur tout-puissant et en une Sagesse divine, qui a créé le ciel et la terre, selon un plan éternel et préconçu, peut seule résoudre les énigmes de la nature comme celle de la vie humaine²⁴³.

Nous voyons que d'une part, Pierre-Joseph Van Beneden s'inscrit dans un contexte fixiste, ce qui ne signifie pas pour autant qu'il n'est pas ouvert aux travaux de Darwin notamment, et où Dieu est non seulement, pour lui, une évidence, mais aussi l'aboutissement de ce que la science ne pourrait, au mieux tenter d'expliquer ; et d'autre part, dans le cadre spécifique de ses travaux sur les associations biologiques, il définit celles-ci à partir d'analogies avec la société humaine, ce qu'il revendique. Or, dans la définition donnée du commensalisme, association biologique particulière, il désigne les commensaux, comme les parasites, comme « des misérables » par rapport aux « honnêtes industriels²⁴⁴ ». Le vocabulaire employé à l'égard des parasites et des commensaux, par analogie avec la société humaine, est très péjoratif.

²⁴⁰ Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Le commensalisme : d'un concept moral à un concept scientifique, *Ludus Vitalis*, 2012, 20(38), 53-66.

²⁴¹ Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Imprimerie de la revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863, p. 21.

²⁴² Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, série 2, 28, 621-648, p. 641.

²⁴³ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 14.

²⁴⁴ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 3.

Le secours entre les animaux est ainsi tout aussi varié que celui que l'on trouve parmi les hommes : les uns reçoivent le domicile, d'autres la table, et, d'autres le vivre et le couvert ; on trouve un système complet de logement et d'alimentation, à côté des institutions philozoïques les mieux combinées. Mais, si à côté de ces pauvres, on en voit d'autres qui se rendent mutuellement des services, il serait peu flatteur de les qualifier tous de parasites ou de commensaux. Nous croyons être plus juste à leur égard en les appelant *Mutualistes*, et le *mutualisme* prendra place à côté du *commensalisme* et du *parasitisme*²⁴⁵.

Pour Van Beneden, les parasites et les commensaux sont donc « peu flatteurs », et il veut rendre une notion de « justice » par rapport au mutualisme. Le concept défini par Van Beneden est ainsi dans les années 1860-1870 un concept anthropomorphique, et nous pourrions presque avancer la qualification de concept « moral ». En effet, simplement liée à la religion, à la notion de justice, et à la vision au bas de l'échelle de cette association, qui découle vraisemblablement du parasitisme, il s'en suit que le zoologiste belge émet clairement un jugement de valeur quant à la classification des associations biologiques, comme dans la société humaine. Cette vision est corroborée par une vision identique dans le contexte scientifique de l'époque. Le texte de Victor Van Tricht, que nous avons décrit, commentant les travaux de Van Beneden sur le commensalisme et les associations biologiques, s'inscrit clairement dans cette ligne scientifique. Pourtant, faut-il dire que le cadre est totalement rigide ? En effet, nous avons mentionné que le contexte au sein duquel Van Beneden raisonne est un contexte fixiste. Cependant, Van Beneden était-il, lui, fixiste, sans ouverture possible vers d'autres théories, notamment transformistes, darwiniennes ou non ? Les historiens des sciences, pour une partie, classent le zoologiste belge sans conteste dans la catégorie des zoologistes fixistes. Il est vrai que c'est le contexte qui a prévalu jusqu'au milieu du dix-neuvième siècle et même après.

Plusieurs historiens des sciences actuels placent Van Beneden parmi les biologistes qui, au début du XIXe siècle, n'ont pas adhéré au darwinisme, voire même parmi ceux qui l'ont rejeté. C'est le cas de Gabriel Hamoir, qui en 2002, publiait un ouvrage dont le titre résume à lui seul ce jugement : *La révolution évolutionniste en Belgique. Du fixiste P.J. Van Beneden à son fils darwiniste Edouard*. L'auteur considère même le ouvaniste responsable d'un blocage de la science belge vis-à-vis de la théorie darwinienne et prétend que : « La zoologie belge dominée par la forte personnalité de P.-J. Van Beneden restera provisoirement fixiste. »²⁴⁶

Cependant « classer » le zoologiste belge dans une catégorie n'est pas aussi aisé. Si le contexte est évident, la pensée du zoologiste sur les théories de l'évolution qui émergent

²⁴⁵ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, pp. 10-11.

²⁴⁶ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138, p. 125.

durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle est probablement plus fine que ce qu'il y paraît. L'analyse des textes de 1859 aux années 1870 font émettre une hypothèse plus nuancée quant à sa position face au darwinisme notamment.

On a pourtant vu que, dès 1859, il faisait une analyse clairvoyante du darwinisme dont il avait immédiatement compris tous les tenants et les aboutissants du rôle de la sélection naturelle. Tenant compte de son caractère, il faut lire entre les lignes pour éclairer le fond de sa pensée. On le voit s'interroger sur la nature exacte du milieu dans lequel les ancêtres des mammifères marins avaient évolué. Cette question ne devient importante que si ce milieu a un rôle sélectif. De plus, une filiation est évidente pour lui. Il sous-entend aussi la sélection naturelle et surtout l'idée de ramification des espèces, décrite par Darwin, lorsqu'il envisage la diversification des caractères au sein du taxon des reptiles comme une preuve de leur lien phylétique²⁴⁷.

Au final, il semble en effet, vu la portée des travaux et le retentissement au-delà de son siècle, qu'on ne peut « encore moins lui faire porter la responsabilité de la réticence du milieu scientifique belge vis-à-vis de cette théorie²⁴⁸ ». Fixiste, ouvert aux théories évolutionnistes, Pierre-Joseph Van Beneden développe le concept de commensalisme comme un concept presque « moral ». Ce style très particulier a eu probablement le mérite d'obtenir un écho très large, non seulement auprès de ses pairs comme nous l'avons vu, mais également auprès de scientifiques de disciplines connexes et auprès des générations suivantes de zoologistes et de biologistes.

A l'aune de la zoologie expérimentale, comment le commensalisme va-t-il évoluer ?

Donnons directement la réponse avec les travaux de Maurice Caullery. Le biologiste, de la même génération qu'Etienne Rabaud, est né à Bergues en 1868. Il est lauréat du concours d'entrée de l'Ecole Normale Supérieure en 1887 et choisit cette voie. Au début des années 1890, avec Félix Mesnil (1868-1938), il voyage et visite plusieurs laboratoires de biologie de l'époque. En 1895, il obtient son doctorat de sciences, sous la direction d'Alfred Giard (1846-1908). Sa thèse s'intitule *Contributions à l'étude des Ascidies composées*²⁴⁹. Après avoir été préparateur à Paris, il occupe le poste de Félix le Dantec (1869-1917) à Lyon²⁵⁰. En 1903, il revient à Paris, après un court passage à Marseille, au sein du « Laboratoire d'évolution des

²⁴⁷ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138, p. 138.

²⁴⁸ Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 123-138, p. 138.

²⁴⁹ Telkès E., *Maurice Caullery : un biologiste au quotidien 1868-1958*, Presses universitaires de Lyon, Lyon 1993.

²⁵⁰ Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?* Vuibert, Paris, 2010, p. 212.

êtres organisés ». Ce laboratoire est inauguré en 1888 par Alfred Giard lui-même²⁵¹. L’empreinte de Giard sur Caullery n’est donc pas anodine. Giard développe déjà une théorie transformiste fondée sur trois éléments principaux : l’influence du milieu, l’action de la sélection et l’hérédité des caractères acquis²⁵². Caullery apprend dans ce contexte²⁵³. Après un passage à la station de zoologie marine de Naples, il devient directeur du laboratoire en 1909 à la suite du décès de Giard. La même année, il est également directeur de la station de zoologie marine de Wimereux et intègre le comité de direction de la revue *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, créée par Alfred Giard²⁵⁴. Il va ensuite diriger des sociétés savantes comme la Société zoologique de France²⁵⁵. Il voyage beaucoup dès la Grande Guerre. A l’issue, il continue ses conférences à l’étranger et ses visites de laboratoire. Dans les archives de Maurice Caullery, un exemplaire dactylographié intitulé « Mes souvenirs » reprend tous ces éléments²⁵⁶. Eva Telkès a édité et commenté la version manuscrite de l’Institut, sa publication date de 1993. Les nombreux voyages de Caullery lui permettent non seulement d’entreprendre des recherches en zoologie mais également de « militer » pour un enseignement de sa discipline. Très pédagogue, Caullery a en effet un poids important au sein de l’université française. Son voyage aux Etats-Unis en 1916 le conforte dans sa vision de transmettre ses connaissances²⁵⁷. Les publications de Caullery reflètent à la fois son engagement dans la recherche mais aussi dans l’enseignement. Les publications sont nombreuses et s’adressent soit à un public scientifique averti, soit à des étudiants. Il participe, par exemple, à la création des Presses universitaires de France (PUF)²⁵⁸. Les publications concernent non seulement le domaine des sciences du vivant, mais aussi les leçons tirées de ses voyages et de sa vision du contexte non scientifique de l’époque²⁵⁹. La vie des scientifiques interroge également l’historien des sciences concernant

²⁵¹ Viré M., La création de la chaire d’« évolution des êtres organisés » à la Sorbonne en 1888, *Revue de Synthèse*, 1979, 95-96, 377-391, p. 377.

²⁵² Gohau G., Alfred Giard, *Revue de Synthèse*, 1979, 95-96, 393-406, p. 401.

Giard A., *Controverses transformistes*, Naud Editeur, Paris, 1904.

²⁵³ Poreau B., Le commensalisme de Pierre-Joseph Van Beneden à Maurice Caullery : l’émergence de la zoologie expérimentale, *Revue des Questions Scientifiques*, 2012, 183(2-3), 253-268.

²⁵⁴ Telkès E., *Maurice Caullery : un biologiste au quotidien 1868-1958*, Presses universitaires de Lyon, Lyon 1993.

²⁵⁵ Loison L., *Qu’est-ce que le néolamarckisme ?* Vuibert, Paris, 2010, p. 213.

²⁵⁶ Archives de l’Institut Pasteur, côte CAU A2.

²⁵⁷ Archives de l’Institut Pasteur, côte CAU A3, Journal de voyage aux Etats-Unis, 1916, manuscrit.

²⁵⁸ Telkès E., *Maurice Caullery : un biologiste au quotidien 1868-1958*, Presses universitaires de Lyon, Lyon 1993.

²⁵⁹ Caullery M., *Histoire de la nation française, Histoire des sciences en France, Histoire des sciences biologiques*, Plon, Paris, 1920.

Caullery M., *Les universités et la vie scientifique aux Etats-Unis*, Colin, Paris, 1917.

Caullery M., *La France et l’opinion américaine en 1916*, Masson, Paris, 1916.

l'impact de celle-ci sur les travaux eux-mêmes. Maurice Caullery, par exemple, était adepte d'une forme rénovée de fouriérisme. Charles Fourier (1772-1837) a développé ce qu'il nomma les phalanstères, un mode d'association, socialiste, composée de 1100 membres. Après son mariage, Caullery va s'installer au sein de la Colonie de Condé sur Vesgre, où il vit avec l'ensemble de ses proches et des membres sociétaires, sur le modèle de Fourier²⁶⁰. La vision personnelle fouriériste de Caullery est-elle retranscrite dans son approche transformiste en biologie? Aucun élément ne permet de corroborer cette hypothèse. Tout au plus, la Colonie est un lieu de rencontre entre Caullery et d'autres personnalités, comme Félix Mesnil, son beau-frère. Revenons au contexte scientifique. Si Caullery s'investit dans la pédagogie et l'enseignement, ses travaux de recherche ont également un grand retentissement. Plus spécifiquement, le parasitisme est un sujet principal pour le biologiste²⁶¹. Nous avons vu qu'il entreprend l'étude des associations dans la première édition de son ouvrage intitulé : *Le parasitisme et la symbiose*, en 1922, réédité en 1950. Dans sa bibliographie, les travaux de Van Beneden sont présents. Néanmoins, pour Caullery, ces travaux appartiennent à un autre temps.

Caullery M., *Impressions de voyage aux Etats-unis*, Bulletin de la société zoologique de France, 1933, 58(3-4), 181-196.

Caullery M., *Impressions et souvenirs sur les universités allemandes*, Bulletin de la société zoologique de France, 1955, 80(4), 257-271.

Caullery M., Les clubs universitaires aux Etats-unis, *la Revue de Paris*, 1917, 14, 333-348.

Caullery M., *La science française depuis le XVIIe siècle*, Armand Colin, Paris, 1933.

Caullery M., *Les étapes de la biologie*, PUF, Paris, 1941.

Il s'agit du premier ouvrage des PUF.

Caullery M., *L'embryologie*, PUF, Paris, 1957.

Caullery M., *Génétique et hérédité*, PUF, Paris, 1960.

Caullery M., La station zoologique de Wimereux, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1944, 78(3-4), 189-196.

Caullery M., Les stations françaises de biologie marine, *Notes and records of the Royal Society of London*, 1950, 8(1), 97-115.

Caullery M., La station zoologique de Naples, pourquoi la France y doit avoir une place, *Revue scientifique*, 1906, 6(25), 779-784.

Caullery M., Le musée océanographique de Monaco et l'océanographie, *La Revue du Mois*, 1910, 9(53), 597-607.

Caullery M., L'Etat présent du problème de l'évolution, *Revue scientifique*, 1916, 1-33.

Caullery M., Les mécanismes de l'évolution, *Revue scientifique*, 1952, 3317, 165-172.

Caullery M., *Education moderne et réalité*, discours prononcé à la distribution des prix du lycée de Douai, Crépin, Douai, 1909.

²⁶⁰ Caullery M., *Mes souvenirs, deuxième partie, coups d'œil sur le Monde (1919-1939)*, document dactylographié, Archives de l'Institut Pasteur, CAU A3, pp. 13-14.

²⁶¹ Caullery M., La distribution géographique des organismes dans ses rapports avec l'évolution, *Revue scientifique*, 1913, 769-779.

Caullery M., Mesnil F., Sur la structure d'un Copépode parasite (*Xenocoeloma brumpti*) et ses rapports avec son hôte (*Polycirrus arenivorus*), *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 1915, 161, 709-712.

Caullery M., Le parasitisme et la symbiose dans leurs rapports avec le problème de l'évolution, *Revue scientifique*, 1919, 737-745.

Caullery M., Mesnil F., *Xenocoeloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus*, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1919, 53, 161-233.

Je n'oublie pas que cet ouvrage a eu, en langue française, des devanciers, en particulier le livre de P. J. Van Beneden *Commensaux et parasites*, (dans la *Bibliothèque scientifique internationale*). En le lisant, aujourd'hui encore, on est frappé de l'étendue et de la solidité de sa documentation zoologique. L'importance qu'allaient prendre diverses questions, à peine ébauchées lors de son apparition, y est comme pressentie et elles sont notées, malgré l'insignifiance qu'elles avaient alors. Le temps et les idées de P. J. Van Beneden sont conçus dans un langage et un esprit très anthropomorphique, finaliste, providentiel, et en opposition formelle avec les doctrines évolutionnistes. Aussi aujourd'hui ce livre appartient-il au passé et l'on voudra bien considérer, j'espère, qu'on pouvait, sans crainte de superfétation, se proposer de traiter le même sujet dans le cadre renouvelé de nos idées et de nos connaissances²⁶².

L'idée principale de l'étude des associations chez Caullery est que les associations biologiques mentionnées sont aussi une preuve de l'évolution. Les deux articles publiés en 1915 et en 1919 (voir la note 258) avec Félix Mesnil, ainsi que celui publié seul en 1919 (voir la note 258) montrent le lien que souhaite établir le biologiste entre ses observations et la théorie évolutionniste qu'il développe dans ses écrits. Caullery se place dans un contexte tout à fait différent du contexte fixiste de l'époque de Pierre-Joseph Van Beneden, il s'agit d'un contexte néolamarckien. Dans la définition qu'il donne du parasitisme, puis du commensalisme, ce type d'associations constitue une adaptation à l'environnement.

L'organisation du parasite est spécialisée corrélativement aux conditions où il vit sur l'hôte : l'adaptation est la marque du parasitisme. Mais on peut concevoir et il existe en fait, des associations n'ayant pas le même caractère unilatéral : deux espèces vivant régulièrement associées, sans que l'une vive de l'autre. L'une pourra réaliser ainsi des avantages particuliers pour sa protection ou sa nutrition, sans que l'autre en trouve d'équivalents. Ces associations ont été groupées sous le nom de commensalisme. Dans certaines d'entre elles, auxquelles on donne le nom de mutualisme, il y a nettement réciprocité d'avantages pour les associés²⁶³.

Sur le fond, Caullery définit le commensalisme par rapport au parasitisme, à l'instar de Van Beneden. Les notions d'espèce et d'avantage sont toujours mises en exergue en 1922, comme en 1875. En revanche, concernant le style, non seulement le biologiste français relève cet effet chez son prédécesseur belge, et le dénonce, mais il essaie, autant que faire se peut, d'utiliser un champ sémantique objectif, avec par exemple, la « protection » et la « nutrition », alors que Van Beneden mentionnait le « gîte » et la « nourriture ». Le lexique de Caullery est donc un lexique différent de celui employé pour la société humaine. Enfin, le contexte de preuve de l'Evolution est une différence majeure avec le style fixiste, et ce que nous avons défini

²⁶² Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, pp. 11-12.

²⁶³ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, pp. 13-14.

précédemment par un concept « moral ». Nous pourrions dire que dans la première moitié du vingtième siècle, « Dieu » est remplacé par l'idée d'« Evolution ». En effaçant ce contexte religieux que l'on trouve avec Pierre-Joseph Van Beneden, et en effaçant le style anthropomorphique, il n'y a effectivement plus aucun jugement de valeur. Il n'y a pas de signe péjoratif sur le parasitisme ou sur le commensalisme, par rapport au mutualisme, par exemple, comme le fit Van Beneden. Il n'est donc plus possible de stipuler alors que le concept théorique de commensalisme pourrait être un concept « moral », en revanche, nous pouvons mentionner que ce concept devient un « concept scientifique ». Le précédent exemple d'illustration de débat sur le commensalisme avec Etienne Rabaud, nous a montré, même si ce dernier a une hypothèse totalement différente de Caullery face au commensalisme, que l'expérimentation était absolument nécessaire pour apporter une preuve de commensalisme. Caullery est également sur cette même ligne directrice.

La nécessité d'une approche expérimentale, notamment en zoologie, discipline dans laquelle les premiers exemples nombreux ont été démontrés sur le commensalisme, émerge dès la seconde moitié du dix-neuvième siècle avec Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901). Il crée les *Archives de zoologie expérimentale et générale* en 1872, dans lesquelles il se prononce, dès le premier numéro, pour une zoologie « expérimentale ».

Etre expérimentale : tel est le caractère que doit avoir désormais la Zoologie, et tous ses progrès, on peut l'affirmer, auront dans l'avenir pour origine l'emploi de l'expérience. À peine cette proposition est-elle énoncée, qu'elle établit un désaccord complet avec le chef de l'école physiologique française, M. Cl. Bernard, mais que d'un autre côté elle est en parfaite harmonie avec les idées du savant qui de nos jours a le plus longuement, le plus profondément médité sur la méthode expérimentale, avec l'illustre et vénéré maître en cette matière, M. Chevreul! On l'a vu en commençant, tout comme les autres sciences naturelles, la Zoologie est née de la contemplation : cela est incontestable. Mais en réservant à la physiologie seule les avantages de l'expérience, M. Cl. Bernard n'envisage évidemment la Zoologie que sous un seul de ses aspects, et quand il croit et professe qu'elle est et demeurera une science purement contemplative, il montre combien il en restreint les limites en la maintenant sans raisons dans son état primitif.²⁶⁴

La volonté de Lacaze-Duthiers signe les prémices d'un passage du concept « moral » de commensalisme au concept « scientifique », vu par Caullery et par Rabaud au cours de la fin du dix-neuvième siècle et de la première moitié du vingtième siècle. La zoologie expérimentale est le combat de la vie scientifique de Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901).

²⁶⁴ Lacaze-Duthiers H., Direction des études zoologiques, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 1-64, pp. 17-18.

La zoologie dite expérimentale se développe et conduit à des découvertes inattendues, que ce soit dans les formes successives qui conduisent le pentacrine à la comatule, ou la découverte des moyens employés par la sacculine pour parasiter les crabes. Cette dernière fit l'objet de trois années successives d'observations et d'expérimentations de la part d'Y. Delage (1854-1920). On peut citer aussi la découverte par H. Lacaze-Duthiers des mâles pygmées (1 à 2 mm) portés en parasites par la femelle géante de la bonellie (plus de 30cm) : c'est le triomphe, pour H. Lacaze-Duthiers, d'une zoologie pure et expérimentale²⁶⁵.

Qui était exactement Henri de Lacaze-Duthiers (figure 24) ?

²⁶⁵ Fischer J. L., Créations et fonctions des stations maritimes françaises, *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, 7, mis en ligne le 17 octobre 2006.



HENRI DE LACAZE-DUTHIERS

NÉ LE 15 MAI 1821

DÉCÉDÉ LE 21 JUILLET 1901

Source gallica.bnf.fr / Bibliothèque nationale de France

Figure 24 : Henri de Lacaze-Duthiers, portrait publié dans les *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1902, 3(10), 1-46, p. 3.

Après avoir fait ses études de médecine, avoir été interne à la Salpêtrière et répétiteur de zootechnie à l'Institut agronomique de Versailles, de Lacaze-Duthiers devint, vers 1852, le préparateur de Henri Milne-Edwards et fit sa thèse de doctorat en prenant pour sujet : l'armature génitale des insectes. A la suite de l'expédition d'Egypte, Savigny, qui avait beaucoup étudié les insectes, avait essayé d'établir, dans une théorie célèbre, que, malgré leur variété apparente, les pièces buccales des hexapodes sont homologues entre elles²⁶⁶.

Nous l'avions mentionné, à l'instar d'autres zoologistes du dix-neuvième siècle, notamment Pierre-Joseph Van Beneden, Lacaze-Duthiers est médecin de formation. Il se spécialise par la suite en zoologie²⁶⁷, délaissant la pratique médicale.

[...] entre 1854 et 1860 se place la période la plus féconde de la vie scientifique de Henri Lacaze-Duthiers, celle où le grand naturaliste s'oriente définitivement vers l'étude des invertébrés marins. Malgré les difficultés de tout genre que lui avaient causées ses opinions politiques et son premier refus de prêter serment à l'Empire, de Lacaze-Duthiers est nommé professeur à la faculté de Lille en 1854. Il met à profit les moments de loisir que lui laisse l'enseignement pour faire des excursions scientifiques en Bretagne, en Provence, en Corse, en Sardaigne et aux Iles Baléares²⁶⁸.

Ainsi, il publie par exemple un mémoire sur le Dentale.

Dans les fréquentes excursions que mes différents voyages m'ont permis de faire sur les côtes de France, j'ai souvent rencontré le coquillage auquel les naturalistes donnent le nom de Dentale ; toujours je me suis trouvé embarrassé quand, par l'examen seul de cette dépouille solide, j'ai essayé de me former une idée de l'animal qu'elle avait contenue²⁶⁹.

Il rédige également un mémoire sur les Mollusques, faisant suite à ces travaux lors de voyages aux Baléares²⁷⁰. A l'issue de cette période, Lacaze-Duthiers va s'intéresser au corail et produire un mémoire comprenant de riches illustrations (figures 25 et 26), qui lui donnera une notoriété certaine auprès de ses pairs.

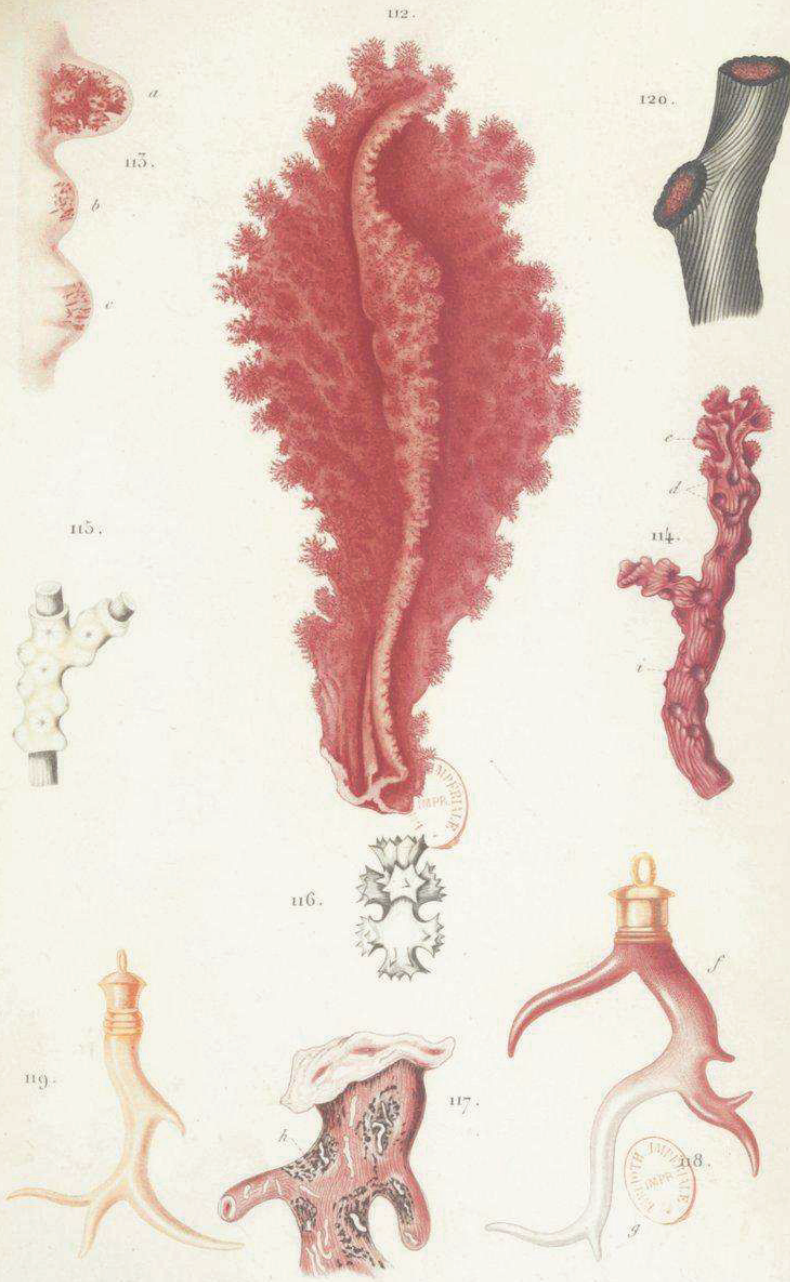
²⁶⁶ Boutan L., Biographies scientifiques, Henri de Lacaze-Duthiers, *Revue scientifique*, 1902, 17(4), p. 33.

²⁶⁷ Il publie sa thèse en 1853 : Lacaze-Duthiers H., *Recherches sur l'armure génitale femelle des insectes*, Martinet, Paris, 1853.

²⁶⁸ Boutan L., Biographies scientifiques, Henri de Lacaze-Duthiers, *Revue scientifique*, 1902, 17(4), p. 34.

²⁶⁹ Lacaze-Duthiers H., *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale*, Masson, Paris, 1858, p. 1.

²⁷⁰ Lacaze-Duthiers H., *Voyage aux Iles Baléares ou recherches sur l'anatomie et la physiologie de quelques Mollusques de la Méditerranée*, Masson, Paris, 1857.



Variétés du Corail.

H.L.D. del. nat. del.

Librairie J.B. Baillière et Fils Paris.
Imp. A. Valentin, R. Ponce, Estrapade, 28.

Arnedouche sculp.

Source gallica.bnf.fr / Bibliothèque nationale de France

Figure 25 : Variétés de corail, Lacaze-Duthiers H., *Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce*, Baillière, Paris, 1864, planche XX.



Epiderme. — Sarcosome. — Polypier.

H.E.D. del. et sculp.

Editeur J.B. Baillière et Fils, Paris.
Imp. A. Salmon, R. Voisine, Strasbourg, 25.

Annuaire sculp.

Source gallica.bnf.fr / Bibliothèque nationale de France

Figure 26 : Polypiers, Lacaze-Duthiers H., *Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce*, Baillière, Paris, 1864, planche IV.

Jusqu'en 1860, ses principales publications avaient porté sur les Mollusques ; il avait cependant réuni d'importants matériaux sur les Coelentérés, en Corse et aux Iles Baléares. Il allait avoir bientôt l'occasion d'utiliser ces documents préparatoires. L'administration de l'Algérie et des colonies résolut de faire étudier scientifiquement les questions relatives à la multiplication du corail et le comte de Chasseloup-Laubat offrit à Lacaze-Duthiers de le charger de cette étude. Il fallut trois longues campagnes, dont deux entièrement à ses frais, pour permettre à ce dernier de mener à bien son travail. Il en rapporta une étude complète sur l'évolution du Corail et un atlas comprenant plus de 300 figures qui sont des documents réellement admirables. Il soumit ses résultats à l'Académie et obtint le prix Bordin²⁷¹.

Ce mémoire²⁷² permit à son auteur de poursuivre ses recherches sur les Coelentérés. Puis, à la fin des années 1860, la carrière de Lacaze-Duthiers prit un tournant. A Paris, appelé sur la demande de Pasteur, il devient maître de conférences, puis il est professeur à la Sorbonne en 1868. En 1871, il est membre de l'Institut²⁷³.

Henri de Lacaze-Duthiers est également le fondateur de la station de Roscoff, durant cette même période. Il a pu ainsi étudier les associations au sein des stations maritimes. De plus, il souhaite promouvoir l'installation et le travail au sein de ces stations. Un article de 1888 publié dans la *Revue scientifique* relate une conférence intitulée : *Le monde de la mer et ses laboratoires*. Il est très intéressant de voir, dans la première partie de cette conférence, que les exemples donnés correspondent à l'étude des associations, et des sociétés animales. Evoquant en effet des associations d'espèces différentes, il en vient aux recherches sur les « sociétés », qui ont pu être établies grâce aux travaux plus récents, en partie liés au développement des stations.

Avant d'arriver à cette notion de société, d'individualité complexe, d'association, les naturalistes ont dû passer par bien des étapes : ce n'est que peu à peu, lorsque des faits nombreux ont été d'abord réunis et ensuite coordonnés, qu'on a pu tenter de donner une explication quelque peu satisfaisante de ces animaux complexes²⁷⁴. »

Tout en poursuivant ces recherches, il milite pour l'établissement de stations. Ces mêmes stations qui seront ensuite dirigées par Alfred Giard, Jules Bonnier ou encore Maurice Caullery pour celle de Wimereux ou Yves Delage (1854-1920) et Charles Pérez pour la station de Roscoff.

²⁷¹ Boutan L., Biographies scientifiques, Henri de Lacaze-Duthiers, *Revue scientifique*, 1902, 17(4), p. 35.

²⁷² Lacaze-Duthiers H., *Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce*, Baillière, Paris, 1864.

²⁷³ Boutan L., Biographies scientifiques, Henri de Lacaze-Duthiers, *Revue scientifique*, 1902, 17(4), p. 37.

²⁷⁴ Lacaze-Duthiers H., *Le monde de la mer et ses laboratoires*, *Revue scientifique*, 1888, 25 (6), 162-173, p. 167.

Je dois vous entretenir ce soir aussi des stations maritimes, et vous avez certainement entendu parler des projets de laboratoires internationaux. Ah! Si j'étais Espagnol, j'aurais vous n'en doutez pas, vivement sollicité et pressé le gouvernement de créer un établissement dans ce port sans égal, qui est un véritable aquarium où les animaux de grandes profondeurs vivent et se développent dans ses eaux chaudes, pures et belles, et dont l'exploration facile et possible, tant il est abrité, cause toujours au naturaliste des jouissances infinies²⁷⁵.

Les stations constituent un lieu permettant aux zoologistes de se consacrer uniquement à la recherche, si bien que ces lieux vont donc être institutionnalisés. Mais ce sont surtout des lieux de rencontres entre les chercheurs de différents horizons, de différents pays. Il fallut cependant plusieurs années pour que la station de Roscoff devienne un vrai lieu d'échanges. Il s'agit d'une « ère nouvelle » pour la zoologie avec la création de stations.

Dans le discours des acteurs de cette partie de l'histoire de la biologie, les stations marquent une ère nouvelle. En particulier chez Yves Delage (1854-1920) qui divise l'histoire de la zoologie en quatre périodes. La première débute avec Aristote (384 av. JC – 322 av. JC) et s'arrête avec Cuvier, la seconde correspond aux travaux de Cuvier et de ceux qu'il inspire, Johannes Müller, Richard Owen (1804-1892), Henri Milne-Edwards. Ensuite vient l'ère des laboratoires maritimes, dont la station de Roscoff a été le déclencheur. C'est l'élan produit par ces institutions qui permet l'avènement de la dernière période, celle de la biologie générale [...] ²⁷⁶.

Afin de promouvoir ses observations, faites notamment dans cette station, Lacaze-Duthiers va créer les Archives de zoologie expérimentale et générale, dans un contexte historique très difficile, puisqu'il s'agissait des années 1870.

Quand on réfléchit froidement aux événements qui viennent de s'accomplir, quand on étudie les causes et que, sans parti pris, sans préoccupation politique, on cherche à discerner quels peuvent en être les effets, quand d'un autre côté, on constate après tant de malheurs une vitalité et une richesse aussi grandes que celles dont la France donne la preuve, le découragement, inséparable d'une crise terrible comme celle que nous venons de traverser, fait bientôt place à l'espérance et à un profond sentiment de confiance. C'est donc plein d'espoir dans l'avenir que nous reprenons une idée longtemps caressée pendant la paix et la prospérité et dont l'exécution a été suspendue par la guerre seule²⁷⁷.

Cette revue lui permet de publier les travaux de ses étudiants et ses propres observations. On trouve ainsi, dès le premier numéro une étude²⁷⁸ d'Edmond Perrier (1844-1921). Ce dernier a en effet rencontré Lacaze-Duthiers à Paris, étant notamment aide naturaliste au Muséum à la

²⁷⁵ Lacaze-Duthiers H., Le monde de la mer et ses laboratoires, *Revue scientifique*, 1888, 25 (6), 162-173, p. 164.

²⁷⁶ Debaz J., *Les stations françaises de biologie marine et leurs périodiques entre 1872 et 1914*. Thèse, EHESS, Paris, 2005, pp. 111-112.

²⁷⁷ Lacaze-Duthiers H., Avertissement, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), p. VII.

²⁷⁸ Perrier E., Histoire naturelle du *Dero obtusa*, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 65-96.

demande du futur professeur dans les années 1860²⁷⁹. On trouve également une étude²⁸⁰ d'Alfred Giard (1846-1908), alors à l'École Normale Supérieure²⁸¹. Concernant les travaux de Lacaze-Duthiers lui-même, il propose par exemple une étude sur les mollusques²⁸². Avec les stations maritimes et cette revue, Lacaze-Duthiers engage la zoologie dans une nouvelle direction.

La fondation des stations maritimes répond à deux objectifs : d'une part, la nécessité du développement d'une nouvelle direction à donner aux recherches fondamentales en biologie ; d'autre part, une recherche appliquée visant l'exploitation des ressources de la mer²⁸³.

Les stations maritimes sont aussi un lieu de rencontres entre scientifiques, Lacaze-Duthiers l'a bien compris. Mais il s'agit également de donner un tournant décisif à la zoologie, perçue par certains chercheurs, comme Claude Bernard, comme une science n'ayant pas l'éclat de la physiologie. Le zoologiste va donner une impulsion nouvelle et entreprendre des projets d'envergure à l'image de la station de Roscoff.

C'est dans une direction comparable que H. Lacaze-Duthiers (1821-1901) promulgue en 1872 une « zoologie expérimentale » s'opposant ainsi au concept bernardien qui considérait la zoologie comme science uniquement contemplative car seule, pour lui, la physiologie pouvait être qualifiée d'expérimentale²⁸⁴.

Il faut noter que le contexte politique en place est favorable au développement des stations en général, et donc participe à l'essor de la zoologie expérimentale, et est favorable également à Lacaze-Duthiers en particulier, notamment par sa nomination de professeur.

²⁷⁹ Jaussaud P., Perrier Jean, Octave, Edmond, in Jaussaud P., Brygoo E.-R., *Du jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, Paris, 2004, 413-415.

²⁸⁰ Giard A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 601-704.

²⁸¹ Tort P., Giard Alfred Mathieu 1846-1908, in Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 1911-1939.

²⁸² Lacaze-Duthiers H., Du système nerveux des mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 437-500.

²⁸³ Fischer J. L., Créations et fonctions des stations maritimes françaises, *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, 7, mis en ligne le 17 octobre 2006.

²⁸⁴ Fischer J. L., Créations et fonctions des stations maritimes françaises, *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, 7, mis en ligne le 17 octobre 2006.

Le succès de ces institutions est lié d'une part, nous l'avons vu, à des considérations heuristiques, mais également à une volonté politique de promouvoir ces stations et à une compétition entre les établissements d'enseignement supérieur et de recherche, en France et de manière internationale. En 1884, Louis Liard (1846-1917) succède à Albert Dumont (1842-1884) au poste de directeur de l'enseignement supérieur du ministère de l'Instruction publique et des Beaux-Arts. Elève de Lacaze-Duthiers à l'ENS, positiviste et réformateur de l'enseignement supérieur, il contribue à la reconstruction de la Sorbonne et donne aux facultés la personnalité civile. De par sa position il appuiera les scientifiques des stations dans leurs démarches, d'un point de vue financier et pour les nominations, en particulier Henri de Lacaze-Duthiers, mais aussi dans le cadre de la station de Villefranche-sur-Mer²⁸⁵.

Lacaze-Duthiers s'est donc assigné un objectif précis, faire de la zoologie une science expérimentale, comme l'a proclamé Claude Bernard pour la physiologie.

Après avoir précisé autant que possible les opinions qui ressortent logiquement des publications les plus importantes, il faut rechercher si réellement elles fournissent des preuves suffisantes pour exclure les sciences naturelles du champ de l'expérimentation où la Physiologie française prétend régner seule. Nous le répétons, cela est nécessaire : car si l'on se borne au déterminisme, caractérisé comme il l'a été plus haut, le plus grand nombre des expériences du chef même de l'école ne mérite plus ce nom, et si, d'un autre côté, l'on étend le sens du mot comme cela doit être, le cercle de l'expérimentation s'agrandit forcément et la Zoologie y prend une place certaine qu'on n'est plus en droit de lui refuser²⁸⁶.

Avec cet objectif précis, nous avons vu que Lacaze-Duthiers met en place des moyens pour obtenir de la zoologie, le fait qu'elle « s'élève » au rang de science expérimentale. Ces moyens sont multiples : ils se fondent notamment sur ceux déjà connus de la zoologie dans le cadre des observations. Il s'agit des expéditions, qui permettent de récupérer les spécimens à étudier. Les expéditions permettent également d'étendre le réseau scientifique des zoologistes. Elles permettent enfin la découverte de nouveaux spécimens, ce qui alimente les recherches en zoologie. Cette méthode est ancienne, puisque nous avons retrouvé, dans les exemples cités par Pierre-Joseph Van Beneden, mention de naturalistes ayant pu observer des associations appartenant au commensalisme. Quoy et Gaimard sont cités dès les premières pages. Il s'agissait d'une expédition des années 1820, sur *La Coquille*. A côté des moyens déjà employés, de nouveaux moyens sont donc mis à disposition des zoologistes. Les stations maritimes sont des éléments novateurs dans ce sens. Rappelons que Van Beneden a créé une « station », un laboratoire deux décennies plus tôt que celle de Roscoff. L'idée générale était

²⁸⁵ Debaz J., *Les stations françaises de biologie marine et leurs périodiques entre 1872 et 1914*, Thèse d'université, EHESS, Paris, 2005, pp. 115-117.

²⁸⁶ Lacaze-Duthiers H., Direction des études zoologiques, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 1-64, p. 29.

donc en place. Mais la concrétisation et l'essor des stations apparaît réellement lors du dernier quart du dix-neuvième siècle, celle de Naples est, en Europe, un lieu d'échanges²⁸⁷ important. Il faut donc pouvoir non seulement observer, obtenir des spécimens, mais ensuite élaborer une stratégie pour permettre de corroborer les différentes observations qui ont pu être menées.

Nous avons vu que les exemples de commensalisme étaient discutés : s'agit-il ou non de commensalisme, y a-t-il un avantage apporté réellement au commensal dans le cadre d'une telle association, si oui, de quel type d'avantage s'agit-il, concernant l'hôte n'a-t-il réellement aucun avantage ni désavantage ?

Or, lors de la théorisation de ce concept, en même temps, nous voyons aussi un tournant dans les pratiques des zoologistes, qui vont, à l'instar de Lacaze-Duthiers, non plus seulement observer et décrire, mais vont aussi tenter de mettre en place des expérimentations : induire potentiellement les phénomènes observés, les inhiber, tester différentes hypothèses. Le « paradoxe » des limites du commensalisme est alors pertinent dans le contexte de l'émergence de la zoologie expérimentale. Pour comprendre cette association, dont, en effet, des exemples montrent qu'il ne s'agit ni de parasitisme, ni de mutualisme, tester les hypothèses devient alors l'enjeu principal des recherches sur le commensalisme.

S'il s'agit de tester des hypothèses, celles-ci se fondent sur des idées plus générales et notamment les théories transformistes. Ainsi, lors du dernier quart du dix-neuvième siècle et durant la première moitié du vingtième siècle, comment le concept de commensalisme s'intègre-t-il dans les théories transformistes et notamment néo-lamarckiennes de la période ultérieure à celle de Pierre-Joseph Van Beneden ? S'il apparaît comme un enjeu de la « nouvelle » zoologie expérimentale, a-t-il un essor possible au-delà du contexte fixiste du milieu du dix-neuvième siècle ?

²⁸⁷ Fantini B., The « Stazione Zoologica Anton Dohrn » and the History of Embryology, *International Journal of Developmental Biology*, 2000, 44, 523-535.

Benson K. R., The Naples Stazione Zoologica and its impact on the emergence of American Marine Biology, *Journal of History of Biology*, 1988, 21, 331-341.

Fischer J. L., L'aspect social et politique des relations épistolaires entre quelques savants français et la station Zoologique de Naples de 1878 à 1912, *Revue d'Histoire des Sciences*, 1980, 33, 225-251.

3) Le commensalisme et le néo-lamarckisme

Notre objectif principal est de déterminer si le concept de commensalisme « survit » à Van Beneden et réussit à s'intégrer dans les théories transformistes. Nous avons, avec l'exemple de *Nereis fucata*, présenté les points de vue de biologistes de la première moitié du vingtième siècle, notamment Etienne Rabaud et Maurice Caullery. Nous avons implicitement montré que le concept de commensalisme peut en effet s'intégrer aux nouveaux courants de pensée. Nous allons donc suivre cette piste et démontrer que le commensalisme existe toujours après Van Beneden. Il s'agit même d'un concept souvent repris. De fait, nous nous concentrerons principalement sur les théories transformistes dont Caullery et Rabaud pouvaient faire état. Ceux-ci étaient néo-lamarckiens. Nous allons donc étudier les liens entre les recherches sur les associations biologiques en général et sur le commensalisme en particulier, et le « néolamarckisme ». Centrée sur Rabaud et Caullery, cette étude sera ensuite étendue aux autres analyses du néolamarckisme.

Les pays dans lesquels la critique néo-lamarckienne du darwinisme fut la plus répandue furent la France et les Etats-Unis. Mais s'il est vrai qu'en France aucun véritable courant néo-lamarckien ne fut constitué jusqu'à ce que le néo-darwinisme de Weismann fût perçu comme une menace contre toute une façon de faire de la biologie et de concevoir le vivant, et que les néo-lamarckiens n'y partagèrent jamais la même démarche ni les mêmes buts, aux Etats-Unis, en revanche, le mouvement néo-lamarckien fut présenté dès le début, vers le milieu des années 1860, comme une « école américaine »²⁸⁸.

Le néo-lamarckisme n'est donc pas une école réellement constituée en France, mais reste une idéologie en opposition au néo-darwinisme : « ce terme indique ordinairement un ensemble hétérogène d'idées, rarement organisées au sein d'une théorie, visant à expliquer l'évolution²⁸⁹(...) ».

Le néolamarckisme français fut à l'opposé de cette conception; la variation évolutive est pour ces scientifiques exclusivement la résultante d'une cause externe, le milieu. L'évolution n'est donc pas identifiable à une longue marche régulière au cours des temps géologiques mais au contraire à une somme de variations locales en fonction des milieux rencontrés. L'opposition se poursuit lorsqu'on s'attache à comprendre la manière dont ces scientifiques plaçaient le processus évolutif au sein des phénomènes naturels. A la différence de leurs collègues américains, ils se refusèrent à l'idée qu'il pouvait exister une force particulière à l'œuvre dans les corps vivants et qui serait responsable de leur évolution²⁹⁰.

²⁸⁸ La Vergata A., Néo-lamarckisme, In: Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 1996, PUF, Paris, 3185-3202, p. 3187.

²⁸⁹ La Vergata A., Néo-lamarckisme, In: Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 1996, PUF, Paris, 3185-3202, p. 3185.

²⁹⁰ Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010, p. 12.

Ainsi, le développement du néo-lamarckisme français ne sera pas aussi conceptuel qu'aux Etats-Unis à la fin du XIX^{ème} siècle. Mais dans les années 1917 à 1946, après « une crise du transformisme » de 1900 à 1917, s'opère une « induration de la pensée néolamarckienne²⁹¹ », faisant suite à la Première Guerre mondiale, en particulier marquée par un biologiste en France : Etienne Rabaud. Cet élève de Daresté, mais aussi de Giard, ami de Delage, développe un transformisme en opposition radicale au néo-darwinisme de Weismann. L'une des études intéressantes de ce transformisme, et qui le singularise, est sa vision des concepts de commensalisme, mutualisme et parasitisme. Les biologistes français du début du XX^{ème} siècle, et notamment Maurice Caullery, puis son élève Pierre Paul Grassé, tentent d'établir que le parasitisme au sens général (incluant le commensalisme et le mutualisme) est une preuve flagrante de l'Evolution: dans son ouvrage de 1931, *Le problème de l'évolution*, Caullery exprime cette nécessité de lier Evolution et parasitisme : « Les considérations développées dans les deux chapitres précédents trouvent une application particulièrement frappante dans un ordre de faits qui constitue peut-être une des preuves les plus péremptoires de la réalité de l'Evolution, ceux qu'offre le parasitisme²⁹² ». Et il poursuit: « Le fait même du parasitisme implique, en effet, *a priori*, presque nécessairement l'Evolution. On ne se représente pas, dans la conception créationniste, la création spéciale et délibérée d'espèces parasites²⁹³ ».

En effet le contexte scientifique, en particulier en biologie et spécifiquement en zoologie, est préférentiellement tourné vers les idées de Lamarck. Les concepts de commensalisme, mutualisme et parasitisme sont étroitement liés aux théories de « l'évolution » ou du « transformisme » de la fin du XIX^{ème} siècle, jusque dans les années 1930.

Etienne Rabaud aborde dès 1911 dans son ouvrage de référence *Le transformisme et l'expérience* la question des associations biologiques. Avant de pouvoir saisir l'intérêt de sa vision néo-lamarckienne du commensalisme, mais aussi du parasitisme et du mutualisme, nous allons préciser qui était Etienne Rabaud et dans quel contexte scientifique il évoluait.

Possédant une double formation, Etienne Rabaud débute comme préparateur au laboratoire de Tératologie de Daresté de 1894 à 1899.

Médecin et biologiste français, né à Saint-Affrique, mort à Villemaud. Ayant reçu cette double formation (il est docteur en médecine et docteur ès-sciences en 1898), Rabaud se signala par son refus d'adhérer à la génétique morganienne. Il était défenseur d'un néo-lamarckisme proche de celui d'Yves Delage, et son attitude scientifique, comme celle des néo-lamarckiens du début du XX^e siècle, s'explique et se comprend dans un cadre idéologique qui refusait le prédéterminisme génétique (néo-préformation) et défendait la conception suivant laquelle le vivant et l'homme étaient libres de se développer et de structurer dans leurs morphes et leurs comportements sans subir la contrainte imposée par des « facteurs invisibles » responsables des « caractères » individuels et spécifiques²⁹⁴.

²⁹¹ Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010, p. 24.

²⁹² Caullery M., *Le problème de l'évolution*, Payot, Paris, 1931, p. 144.

²⁹³ Caullery M., *Le problème de l'évolution*, Payot, Paris, 1931, p. 145.

²⁹⁴ Fischer J. L., Rabaud Etienne, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 3604-3605, p. 3605.

Les travaux de Delage ont particulièrement influencé Dareste et son élève Rabaud quant aux recherches en tératologie²⁹⁵. Rabaud travaille donc dans le laboratoire de Dareste jusqu'en 1899.

Rabaud poursuit sa carrière comme préparateur au Laboratoire d'« Evolution des Etres organisés » dirigé par A. Giard (enseignement créé en 1888 par la ville de Paris, et transformé en chaire en 1892; le Laboratoire d'« Evolution des Etres organisés » du boulevard Raspail à Paris a été construit en 1923). Rabaud poursuit ses recherches de tératologie dans ce nouveau laboratoire. Influencé par Giard, il va s'intéresser à l'étude de l'éthologie et publier plusieurs travaux concernant cette discipline²⁹⁶.

Ce laboratoire où travaille Rabaud appelle une remarque sur sa création en 1888. Les débats de la création de cette chaire mettaient en relief la volonté politique marquée des idées de Lamarck dans la poursuite des recherches en biologie, c'est ce que note M. Viré à propos d'un conseiller municipal Léon Donnat. « Nous allons voir que le débat n'en est pas encore entre tenants de Lamarck ou de Darwin, mais entre tenants et opposants des doctrines de l'évolution. Le texte de Donnat est clair à ce sujet. Toutes les tendances du Conseil municipal se trouvent dévoilées dans la séance où l'on discute puis vote la proposition²⁹⁷ ». Dans ce laboratoire, un autre scientifique de la même génération que Rabaud va intervenir, il s'agit de Maurice Caullery. Les deux hommes, à la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle se connaissent. Le caractère de Rabaud fera que l'entente a priori cordiale entre les deux hommes, va se détériorer au fil des années, notamment à la fin des années 1920, car les deux biologistes se retrouvent au sein d'autres organisations, notamment dans le comité de direction du Bulletin biologique de la France et de la Belgique²⁹⁸.

Il faut à présent noter que pour Rabaud, l'approche expérimentale est primordiale dans ses recherches en biologie, notamment sur le transformisme en général et la tératologie en particulier. En effet, l'approche expérimentale fait alors partie intégrante du contexte scientifique et historique de l'époque : d'une part les travaux en médecine et le développement de la médecine expérimentale comme celle prônée par Claude Bernard, mais aussi le développement de la zoologie expérimentale dès la fin de la guerre de 1870-1871 entre la

²⁹⁵ Fischer J. L., Yves Delage (1854-1920), *Revue de synthèse*, 1979, 95-96, 443-461, p. 453.

²⁹⁶ Fischer J. L., Rabaud Etienne, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 3604-3605, p. 3604.

²⁹⁷ Viré M., La création de la chaire d'étude de l'« Evolution des êtres organisés » à la Sorbonne en 1888, *Revue de synthèse*, 1979, 95-96, 377-392, p. 379.

²⁹⁸ Telkès E., *Maurice Caullery : un biologiste au quotidien 1868-1958*, Presses universitaires de Lyon, Lyon 1993.

France et l'Allemagne, comme nous l'avons vu. La défaite française appelle à un renouveau de la science, c'est ainsi que le voit Henri de Lacaze-Duthiers, qui fonde alors en 1872 *Les Archives de zoologie expérimentale et générale*. Daresté en particulier poursuit l'aspect expérimental de ses recherches et Rabaud va être formé à cette expérimentation et va l'appliquer tout au long de sa carrière scientifique. Il déplore, comme Lacaze-Duthiers en son temps, le manque d'expérimentation en zoologie, bien que certains biologistes, comme Caullery, s'investissent totalement dans cette voie. L'une des difficultés qu'il expose est l'objet même d'étude : le vivant. Il est plus difficile d'expérimenter avec du vivant qu'avec un objet physique. « L'expérience en biologie, se heurte à une difficulté essentielle: les êtres vivants ne se prêtent pas, comme un corps inerte, à tous les essais; ils se dérobent par la mort aux interventions trop brutales²⁹⁹ ». La rigueur et la minutie, celle qui a été développée par de nombreux zoologistes du dix-neuvième siècle, comme Pierre-Joseph Van Beneden, doivent corroborer les expérimentations. Il veut s'attacher aux détails qui vont permettre de saisir les phénomènes biologiques non encore élucidés. En partant des détails, le biologiste, selon Rabaud, peut reconstituer une théorie plus globale.

Aussi bien, dans ce dédale, il ne risque point de s'égarer; il conserve toujours un fil conducteur – idée directrice – grâce auquel il remonte au dessus des faits; les ayant vus de près, il les considère maintenant de haut et s'efforce d'en apercevoir l'enchaînement, d'en saisir les conséquences³⁰⁰.

Rabaud prend conscience et exprime la nécessité d'interpréter le mode de vie et l'existence des organismes avec le milieu. Cet élément est fondamental dans la prise en compte du contexte néolamarckien. L'étude des organismes pris séparément est nécessaire, mais non suffisante. Il faut aussi, pour Rabaud, mais également pour cette nouvelle génération de biologistes du premier quart du vingtième siècle, prendre en compte les organismes dans leur ensemble. La question de la complexité est liée à celle de l'Evolution. Les organismes sont plus ou moins complexes, selon leur anatomie et leur physiologie. Or, Rabaud s'interroge, cette complexité n'est-elle pas directement liée aux interdépendances des organismes ? N'y aurait-il pas une « loi » biologique de proportionnalité entre le nombre et le type d'interdépendance et la complexité anatomique et physiologique ? La réponse qu'il apporte est une méthodologie, celle qui consiste à regarder le milieu et l'organisme. « Notre étude devient alors celle des

²⁹⁹ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. III.

³⁰⁰ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, pp. III-IV.

interactions d'un complexe: celui-ci sera, dans le cas de l'organisme, le complexe organisme×milieu³⁰¹ ». Plus généralement, deux notions, liées au milieu, vont permettre le développement de(s) théorie(s) néolamarckienne(s) en France. Il s'agit de la plasticité et de l'hérédité³⁰². Ces deux notions sont interrogées indirectement par Rabaud. En effet, concernant la plasticité, Rabaud se demande si celle-ci est fortuite, et donc repose réellement sur une théorie transformiste. Quant à la seconde notion, l'hérédité, Rabaud s'oppose au néodarwinisme et pour cela, étudie la tératologie, nous allons le voir, qui lui permet de mettre en relief une forme d'hérédité des caractères acquis.

Mais qu'en est-il des concepts de commensalisme ou de mutualisme définis par Van Beneden? Permettent-ils de prendre en compte directement le milieu, dans les définitions abordées? Si dans l'acception première, il n'y pas de lien direct avec le milieu, il n'en est rien dans l'approche expérimentale que les biologistes vont faire intervenir. L'approche néolamarckienne est une composante fondamentale de cette interaction des organismes et du milieu et se retrouve dans le commensalisme et dans le parasitisme. Si Rabaud étudie les effets du milieu en mentionnant le complexe organisme-milieu, dans les théories transformistes qu'il aborde et qui sont donc liées à l'évolution des êtres vivants, il va étudier l'évolution dans d'autres domaines comme la tératologie: il s'agit d'une préoccupation majeure de ses travaux³⁰³. Formé par Dareste, Rabaud questionne l'évolution à travers les « défauts » de celle-ci³⁰⁴. Il va se détacher de Dareste de par les nouvelles observations faites en tératologie et en tératogénèse. Dans la préface de l'ouvrage de Guinard, publié en 1893, Camille Dareste mentionne:

Mais c'est surtout l'histoire naturelle des êtres normaux qui doit ressentir l'influence de la science des monstres. Aujourd'hui, le plus grand problème de l'histoire naturelle est celui des origines des formes innombrables sous lesquelles la vie s'est manifestée à la surface de la terre. Si ce problème est soluble, il ne peut l'être que par la connaissance de la tératologie et de la tératogénèse; c'est-à-dire par l'étude de toutes les formes nouvelles qui peuvent dériver d'une forme spécifique primitive, et des causes qui déterminent leur apparition³⁰⁵.

Rabaud mentionne effectivement la préoccupation de Dareste d'aller au-delà de la simple description des malformations. Il veut comprendre et saisir les mécanismes qui induisent celles-ci³⁰⁶. Pour cela, il collabore avec Félix Le Dantec (1869-1917).

³⁰¹ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 10.

³⁰² Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010, p. 10.

³⁰³ Rabaud E., *La tératogénèse*, Octave Doin, Paris, 1914, p. 3.

³⁰⁴ Rabaud E., *La tératogénèse*, Octave Doin, Paris, 1914, p. 3.

³⁰⁵ Dareste C., Préface, In, Guinard L., *Précis de tératologie. Anomalies et monstruosité chez l'homme et chez les animaux*, Baillière, Paris, 1893, p. IX-X.

³⁰⁶ Rabaud E., *La tératogénèse*, Octave Doin, Paris, 1914, p. 19.

La maladie puis la mort (1917) venant interrompre l'œuvre de cet auteur, il appartiendra à son proche collègue, E. Rabaud, de souligner l'impossibilité et d'en tirer les conséquences théoriques qui s'imposent. Faisant sienne l'idée si lamarckienne de variation locale à retentissement général, Rabaud la développa davantage que Le Dantec. Dès 1911, dans son premier livre (*Le transformisme et l'Expérience*), il substitue le terme de constitution à celui de caractère³⁰⁷.

Les trois références à Dareste sont pour la première: *Sur le mode de production de certaines races d'animaux domestiques* (Compte-rendus de l'Académie des Sciences), *les Recherches sur les veaux* en 1888 et enfin l'ouvrage *Recherches sur la production artificielle des monstruosité*s, qui a été publié en 1891, mais une première édition date de 1877. Le lien entre tératologie et évolution est important à établir pour Rabaud. Mais quel est pour lui, le « sens de l'évolution » ? Rabaud étudie plusieurs hypothèses de l'évolution, notamment dans *Les éléments de biologie générale*. L'une de ses hypothèses consiste à étudier la contingence des interdépendances. En effet, en choisissant l'exemple des moyens de défense, il montre que la sélection n'est pas en lien avec l'interdépendance. En d'autres termes, l'interdépendance existe, mais n'a pas d'effets directs sur l'évolution. L'interdépendance permet seulement la contingence de facteurs extrinsèques. Cette hypothèse est récurrente chez le biologiste³⁰⁸. Si l'interdépendance est ainsi une préoccupation majeure dans les études de Rabaud, comment va-t-il aborder ce concept dans le cadre des associations biologiques ? La physiologie est l'élément qui peut permettre de répondre à une évolution liée au milieu, si cette évolution est marquée. Rabaud s'inscrit ainsi en continuité des zoologistes néolamarckiens du dix-neuvième siècle. Il le dit lui-même, en reprenant Lamarck.

En définitive, prise de ce biais, la morphologie n'a aucune valeur; l'apparition d'une forme n'est pas, en soi, un phénomène, mais la simple traduction visible, et par suite, du phénomène. Celui-ci débute par l'interaction de l'organisme avec le milieu, il est essentiellement physiologique. En conséquence, l'évolution est, avant tout, un phénomène physiologique. Les changements de forme auxquels les naturalistes attachent une importance primordiale ne sont et ne peuvent être que la conséquence de la constitution physico-chimique et, partant, du système d'échanges des complexes organisme-milieu. Le déterminisme de l'évolution réside donc dans la nature des propriétés de l'organisme d'une part et de celle des agents extérieurs d'autre part. C'est ce déterminisme précis que nous devons tenter d'analyser; c'est lui qui est inclus dans l'œuvre de Lamarck (...) ³⁰⁹.

³⁰⁷ Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010, p. 175.

³⁰⁸ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 402.

³⁰⁹ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 418.

Rabaud reprend chez Lamarck³¹⁰ le rôle primordial des facteurs extérieurs et poursuit par une adaptation « physiologique » des organismes due aux conditions de l'environnement dans lequel ces organismes sont insérés. Cette analyse de 1920 de Rabaud sur l'évolution, alors qu'il préside la Société entomologique de France (1915-1923), puis sera président de l'Association des Naturalistes parisiens (1923-1925)³¹¹, fait suite à l'analyse de l'adaptation faite en 1911. Rabaud reste donc sur sa ligne directrice depuis le début du vingtième siècle.

L'adaptation doit s'entendre aussi bien dans le sens individuel que dans le sens héréditaire; un individu qui a varié et qui ne transmet pas sa variation à sa descendance pourrait n'en être pas moins adapté. Par adaptation, nous entendons donc le fait, pour un être vivant, placé dans un certain milieu, d'avoir avec ce milieu un système d'échanges compatible avec la vie. Aucune apparence extérieure ne permet de décider si l'être considéré est ou n'est pas adapté; l'adaptation est, avant tout, un phénomène physico-chimique et l'on ne peut, sans abus, parler de forme adaptative ou non³¹².

De même quand il évoquait la sélection, les facteurs « incidents » sont déjà clairement mentionnés, et sont les moteurs de cette sélection. Il n'existe donc pas de véritable mécanisme sélectif pour Rabaud, contrairement à la vision d'autres biologistes comme Caullery.

Il en est ainsi d'une façon générale; la sélection n'est en dernière analyse qu'un résultat, le résultat de l'intervention de facteurs incidents, qui ont pour effet immédiat de modifier les interactions et peuvent conduire à une adaptation. Cela paraît d'une évidence telle que l'exprimer revient presque à exprimer un truisme³¹³.

Rabaud va rester sur ses positions de 1911 dans son ouvrage *Zoologie biologique* publié en 1934 : « 1924-1956: Rabaud restera sur ses positions doctrinales et scientifiques. Le 30 septembre 1938, âgé de 70 ans, Rabaud quitte sa chaire de biologie, qui ne sera pas renouvelée, mais remplacée par une chaire d'analyse et mesures chimiques, occupée par M. Guichard³¹⁴ ». Il va effectivement évoquer le débat entre Lamarck et Darwin, dans la cinquième partie du troisième tome sur *la genèse du monde vivant*.

³¹⁰ Lamarck J. B., Discours d'ouverture, 21 floréal an 8, In: *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907, p. 27.

³¹¹ Fischer J. L., Rabaud Etienne, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 3604-3605, p. 3605.

³¹² Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 65.

³¹³ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 69.

³¹⁴ Fischer J. L., Rabaud Etienne, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 3604-3605, p. 3605.

L'apparition de l'*Origine des espèces*, en 1859, remet la question au plan de l'actualité. Frappé par les résultats qu'obtiennent les éleveurs en pratiquant la sélection artificielle. Darwin pense que la « Nature » procède de façon analogue; il imagine la *Sélection naturelle*. A la manière des éleveurs, la « Concurrence vitale » retiendrait les variations utiles et avantageuses; ces variations, d'abord peu marquées, iraient s'accroissant au cours des générations. Sur l'origine des variations, Darwin ne se prononce pas, négligeant ainsi l'essentiel du problème. L'insuffisance du point de vue ne manque pas de frapper les plus clairvoyants. Des hommes comme Herbert Spencer en Angleterre, E.Haeckel en Allemagne, Alfred Giard en France comprennent que si la sélection retient les variations subies par les organismes, elle ne les produit pas. Son action ne pourrait s'exercer que secondairement, sur des variations dues à l'action du milieu dans lequel vivent ces organismes: la sélection, facteur secondaire, retiendrait alors les seules variations avantageuses issues de l'influence des conditions d'existence, facteurs primaires³¹⁵.

Mais déjà en 1912, dans un article sur les larves parasitées, Rabaud dénonce la sélection vue par Darwin³¹⁶. La sélection darwinienne n'a donc pas de fondements par rapport aux observations que Rabaud effectue, en particulier sur les chenilles parasitées. Pour Rabaud, les conditions extérieures, celles provenant du milieu, « les tropismes » sont la clé de l'évolution et d'une « sélection ». Sélection darwinienne qu'il remet en cause, seules les observations faites sur les êtres vivants et expérimentations entreprises doivent rester pour Rabaud, la pierre angulaire d'une théorie de l'évolution. Et notamment, l'aspect physico-chimique et physiologique des organismes qu'il étudie est pour lui, la preuve de la réfutation de la théorie darwinienne. Il en conclut:

Logiquement, il faut admettre que des masses de matière vivante sont nées indépendamment, douées de propriétés fondamentales comparables, mais différant les unes des autres à des degrés divers. Chacune de ces masses a évolué pour son compte, se transformant en fonction de sa constitution initiale et des influences qui agissaient sur elles; les transformations se sont produites en se ramifiant sans cesse, en éventail, si bien qu'il nous est actuellement interdit d'espérer retrouver la filiation des formes que nous connaissons³¹⁷.

Rabaud ne recherche pas explicitement des origines ou causes d'une évolution des espèces. Il va développer une vision transformiste qui va rester éloignée des préoccupations de biologistes contemporains, comme Caullery. Ainsi, dès 1911, Rabaud développe une théorie transformiste ayant pour caractéristiques :

³¹⁵ Rabaud E., *Zoologie biologique*, Gauthier-Villars, Paris, 1934, p. 744.

³¹⁶ Rabaud E., Le comportement des larves parasitées, *Bulletin de la société philomathique de Paris*, 1912, 4(1-2), 1-12, p. 10.

³¹⁷ Rabaud E., *Zoologie biologique*, Gauthier-Villars, Paris, 1934, p. 762.

- les observations et expérimentations comme « matière » de travail
- l'étude des phénomènes physico-chimique et physiologique
- le rôle des facteurs extérieurs : les différents tropismes

Le « transformisme de Rabaud », permet-il ainsi d'étudier le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme comme « preuve de l'évolution » (selon la vision de Maurice Caullery) ? Comment Rabaud va-t-il interpréter les associations entre espèces différentes dans sa théorie transformiste ?

Le parasitisme et les associations biologiques en général sont un champ d'étude primordial pour les transformistes : « Le néo-lamarckisme, suivant qu'il emprunte à tel savoir, ou se développe dans tel champ opératoire, différencie ces schémas, tout en préservant l'unité doctrinale d'une représentation des milieux et de leur pouvoir morphogénique³¹⁸ ». Puis Yvette Conry ajoute dans une note de bas de page : « Ainsi pour Giard, les travaux sur le parasitisme, l'acclimatation dans le règne végétal chez Costantin ou Bonnier, la médecine pour J. Guérin ou Durand de Gros³¹⁹ ».

Le premier élément fondamental dans le commensalisme et le parasitisme vu par Rabaud est son opposition à la vision de Lucien Cuénot du commensalisme comme « moyen de défense ». Il s'agit effectivement d'une approche biologique spécifique. Dans son ouvrage, Cuénot évoque trois catégories de moyens de défense : le mimétisme, les moyens d'attaque et l'association (« symbiose et commensalisme »)³²⁰. Comment Cuénot définit-il alors le commensalisme et la symbiose ?

Les animaux commensaux sont ceux qui vivent à la surface du corps d'un autre animal, même enfoncés plus ou moins loin dans les organes internes, mais sans rien leur emprunter pour leur nourriture; il y a symbiose (ce qui est beaucoup plus rare), lorsque l'hôte et le commensal sont déformés tous deux d'une façon corrélative et que leur association est profitable pour l'un et pour l'autre; le plus souvent lorsque les symbiotes sont séparés, ils dépérissent ou même meurent rapidement³²¹.

Or, nous avons vu que Rabaud refuse les moyens de défense comme preuve d'une adaptation, voire d'une évolution³²². Au sein de ces moyens de défense, les associations biologiques (le commensalisme et la symbiose citées par Cuénot) sont donc aussi totalement dénuées d'un résultat adaptatif et évolutif. Selon la théorie transformiste de Rabaud, ce sont simplement des

³¹⁸ Conry Y., *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*, Vrin, Paris, 1974, p. 307.

³¹⁹ Conry Y., *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*, Vrin, Paris, 1974, p. 307.

³²⁰ Cuénot L., *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars, Paris, 1901, p. 7.

³²¹ Cuénot L., *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars, Paris, 1901, p. 15.

³²² Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 396.

facteurs contingents, externes, « incidents », qui permettent une association³²³. C'est ce qu'il tente de prouver par ses expérimentations³²⁴. L'exemple de *Nereis fucata* est illustratif de cette méthodologie, nous l'avons vu. Pourtant, Cuénot, dans son approche du commensalisme comme « moyen de défense », est l'un des rares biologistes à tenter de fournir une explication physiologique, après avoir étudié différents cas.

Dans beaucoup de cas, le commensalisme et la symbiose ont un but défensif: des animaux faibles, mal défendus, demandent abri et protection à des espèces de plus grande taille, mieux protégées: les hôtes les plus recherchés sont surtout les Coelentérés, presque invulnérables grâce à leurs nématocystes, les Eponges si peu comestibles, les Echinodermes à tégument coriace ou calcaire, les Lamellibranches protégés par leur coquille, les Tuniciers à épaisse tunique cartilagineuse, etc. Souvent, les commensaux perdent les moyens de défense caractéristique du groupe auquel ils appartiennent, ce qui les amène fatalement à ne plus pouvoir se passer de leur hôte (...) Il est vraiment curieux de constater que les hôtes ne cherchent pas du tout à se débarrasser des commensaux auxquels ils sont habitués, bien que ceux-ci, loin de leur être d'aucune utilité, soient parfois gênants; par une inhibition évidemment de nature nerveuse, ils arrêtent l'effet de leur moyens de défense, et sont devenus pour ainsi dire insensibles au contact plus ou moins rude de leurs compagnons³²⁵.

Si, dans cette interprétation, Cuénot met en exergue une explication sur l'insensibilité nerveuse de l'hôte par rapport à son commensal, il n'y a aucune discussion supplémentaire sur cet élément : Rabaud, par exemple, s'il dénonce le commensalisme comme moyen de défense, n'apporte pas pour autant de réponse sur la physiologie entre les commensaux et leurs hôtes. Concernant le parasitisme et l'immunité de l'hôte vis-à-vis du parasite, Rabaud explicite :

Le phénomène d'anaphylaxie réduit à une très médiocre importance les interprétations qui assignent la valeur de « défense » aux diverses réactions consécutives à l'invasion parasitaire. Du point de vue « moyen de défense », aucune explication valable n'a pu encore être fournie. Et dans l'ensemble, l'examen des faits conduit à admettre que les conséquences du parasitisme interne changent avec les cas particuliers; indifférentes ou nuisibles, elles donnent parfois l'illusion de l'utilité³²⁶.

En revanche, Rabaud va établir une vision tout à fait particulière, faisant suite à sa théorie transformiste, avec les facteurs contingents, et les tropismes. Pour lui, si deux espèces interagissent, il s'agit simplement d'une nécessité due au fait que les espèces se côtoient.

³²³ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 210.

³²⁴ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 215.

³²⁵ Cuénot L., *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars, Paris, 1901, p. 16.

³²⁶ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 393.

Ce genre d'interaction n'est d'ailleurs que l'une des conséquences de l'accumulation des organismes réunis par des conditions communes dans un même lieu: la symbiose. Plantes et animaux s'associent souvent d'une manière étroite et telle que chacun est, pour l'autre, une condition d'existence. La nature de ces conditions varie au gré des cas particuliers; mais l'association même résulte des influences que ces organismes exercent les uns sur les autres, directement ou indirectement, et non plus des attractions ou des répulsions exercées par les agents physiques. Les organismes attirés se précipitent sur ceux qui attirent; l'attraction s'effectue, d'ailleurs, entre organismes variés et les conditions d'attraction sont évidemment fort complexes³²⁷.

Puis il poursuit sur le parasitisme :

Que le parasitisme résulte de la convergence d'organismes différents dans une même région, on n'en peut guère douter. Ses premières manifestations remontent, assurément, trop loin dans le passé, pour qu'il soit possible d'établir une démonstration rigoureuse, dans le plus grand nombre de cas³²⁸.

Par rapport à Caullery, qui voit dans le parasitisme une preuve de l'évolution, Rabaud n'accepte pas du tout cette théorie de façon aussi claire. S'il mentionne que le parasitisme a pu avoir une origine lointaine, cela ne prouve pas, pour lui, un caractère évolutionniste. Quant aux associations (parasitisme, symbiose, commensalisme), il développe un raisonnement qui ne recherche pas d'explications physiologiques comme tente de le faire Cuénot. Il exprime simplement que les associations sont naturelles dans le sens où puisque dans le même lieu, il y a plusieurs espèces, elles vont nécessairement interagir. Le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme relèvent ainsi de problèmes de mathématiques biologiques : il s'agit de recenser les différentes espèces présentes dans un endroit délimité, et d'observer les interactions entre espèces (associations) qui s'établissent.

Rabaud va en effet définir plusieurs paramètres permettant la rencontre des individus, car, selon sa théorie, il s'agit de l'élément principal qui permet le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme. Il évoque en particulier la quantité et la densité.

Envisageant, tout d'abord, deux espèces quelconques dont l'une vit aux dépens de l'autre, toutes deux comprenant un nombre comparable d'individus disséminés dans la même région, nous constatons une différence très marquée, quant à la fréquence des rencontres, suivant le mode de dispersion de la victime³²⁹.

³²⁷ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 348.

³²⁸ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 348.

³²⁹ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 368.

La densité est un paramètre qui influe sur la probabilité de rencontres d'organismes d'une même espèce ou d'espèces différentes. Il en est de même pour la quantité³³⁰. Rabaud se place à un niveau d'observation différent de celui de Maurice Caullery, par exemple, sur l'approche du parasitisme et de l'association. Il ne considère pas l'individu ou un type particulier d'association, mais prend en compte deux « populations », ou groupes d'individus, dont l'un serait « proie » et l'autre « prédateur ». Mais Rabaud ne distingue pas explicitement cette étude des populations de l'étude d'individus, son paragraphe est d'ailleurs intitulé : « Les conditions diverses de la rencontre des individus », mais les conditions de densité et de quantité ne s'appliquent qu'aux populations (ou groupes). Rabaud n'explique absolument pas dans cet ouvrage le passage de l'individu au groupe. Le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme correspondent ainsi à des interactions de population pour Rabaud.

Néanmoins, deux limites sont à apporter à la vision de « groupes » instituée par Rabaud en 1920. Tout d'abord, en 1912, dans son article sur les larves parasitées chez les chenilles, « l'individu » reste une notion importante dans les observations faites par le biologiste.

Or, si, théoriquement, il paraît difficile de croire que toutes les chenilles d'une espèce morphologique se comportent de même, les faits précis montrent clairement que les différences individuelles se manifestent, ici comme ailleurs. Elles tiennent à la constitution même de l'individu, aux circonstances du moment où le parasite intervient, à l'ensemble des conditions en un mot. A cet égard, mes observations acquièrent toute leur portée; elles montrent que le changement, quand il se produit, se présente comme strictement individuel. Considérons, en effet, les individus rencontrés au cours de mes élevages qui abandonnent la plante nourricière avant le moment où le parasite va atteindre sa maturité larvaire. Ces individus errent sur les parois du flacon et s'y fixent. Si j'avais rencontré ces individus dans la nature, j'aurais pu croire, en toute sincérité, à une variation du comportement pour l'espèce considérée³³¹.

L'individu, dans une espèce, a donc toute sa place dans le parasitisme, par rapport à l'évolution de cette espèce. C'est ce que le biologiste exprime dans l'expérimentation qu'il met en place. Mais, si l'individu est pris en compte, il ne mentionne pas, en revanche, que le parasitisme est « individuel ». S'il s'agit donc d'une limite de la notion de « groupe » dans le parasitisme, le mutualisme ou le commensalisme, ce travail antérieur à 1920, ne remet pas en cause le développement de sa pensée ultérieure.

La seconde limite est l'emploi des mathématiques en biologie. En effet, étudier les concepts de commensalisme, mutualisme et parasitisme en terme de populations d'espèces différentes

³³⁰ Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920, p. 371.

³³¹ Rabaud E., Le comportement des larves parasitées, *Bulletin de la société philomathique de Paris*, 1912, 4(1-2), 1-12, p. 11.

dans un même lieu évoque, à partir des années 1930, la mathématisation des problèmes de population d'espèces. Dans un article de 1935, lors d'une séance à la Société Zoologique de France, Etienne Rabaud met en garde le monde scientifique et en particulier les biologistes sur une utilisation trop simpliste des mathématiques, sans pour autant renoncer à cet outil, qui pourrait permettre de grandes avancées.

Quant à moi, la leçon me parut bonne. Non pas que j'aie songé à imputer aux Mathématiques l'amusante bétise d'un calculateur; mais je touchais du doigt les difficultés que les mathématiciens éprouvent à nous porter secours. M. Kostitzin, mathématicien notoire, ne dissimule rien de ces difficultés; dans sa récente et fort intéressante étude mathématique de quelques problèmes biologiques, il indique, en toute franchise, que les résultats obtenus « sont, souvent, biologiquement absurdes. ». Si grande que soit la souplesse des formules, l'extrême multiplicité des variables défie cette souplesse même, et d'autant mieux que nous soupçonnons ces variables bien plus que nous ne les connaissons ; souvent, elles s'introduisent dans les calculs à notre insu. Tout incite donc à la plus grande prudence³³².

Mais la mathématisation des notions de groupe, en particulier dans le parasitisme ou le mutualisme, reste un élément important, pris en compte par Rabaud. La mathématisation est donc simplement un outil à la disposition du biologiste, et ne saurait remplacer l'expérimentation du vivant lui-même. Les interprétations des résultats et des modèles obtenus par les mathématiques sont difficiles sans observations préalables. C'est en cela que le scientifique par le de « grande prudence ». En effet, les paramètres intégrés dans les modélisations sont restreints. Il faut donc choisir ces paramètres. Ce choix influe sur les modèles eux-mêmes et donc sur les résultats. Or, le milieu est constitué de très nombreux paramètres, pas simplement ceux habituellement décrits et identifiés par les biologistes. De fait, la concordance entre la mathématisation et l'observation n'est jamais totalement exacte. Les phénomènes d'associations biologiques, comme le commensalisme, ont été étudiés de façon approfondie tardivement d'un point de vue historique (puisqu'il s'agit du dix-neuvième siècle). Ainsi, ces phénomènes nécessitent des observations très précises, et donc des paramètres qui peuvent paraître subtils et possiblement non inclus dans les modèles.

Face à ces deux limites (expérimentations de 1912 sur les larves parasitées, et mathématisation de la notion de groupe), Rabaud développe un point crucial, qui est la prise en compte du « comportement ». Cet aspect est présent dès 1912, et débouchera, ultérieurement sur une « psychologie » dans les groupes d'espèces. Plusieurs auteurs vont

³³²Rabaud E., Mathématique et biologie, *Bulletin de la société zoologique de France*, 1935, 60, 93-103, p. 96.

aborder le comportement de groupes d'espèces, notamment ceux qui étudient les hyménoptères. En 1912, Rabaud exprime dans sa conclusion :

Si donc le parasite persiste et s'il trouve des conditions favorables, ce n'est point parce que son hôte change ou ne change pas d'« instinct ». Les conditions favorables résident bien dans l'hôte même, mais dans l'hôte avec son comportement habituel. Ce comportement ne change pas à l'ordinaire, la présence du parasite n'apportant aucun trouble brusque. Et, dans le cas où il changerait, ce ne serait certainement pas « en vue » de protéger le parasite; peut-être même ce changement exceptionnel serait-il plutôt nuisible au parasite³³³.

Comment le commensalisme est-il vu par rapport au « comportement »? Il mentionne en 1937, dans son ouvrage sur les sociétés animales l'exemple des Fourmis. Les Hyménoptères, nous l'évoquerons plus en détail dans le chapitre suivant, font l'objet d'une source abondante de la littérature du milieu du dix-neuvième siècle au milieu du vingtième siècle³³⁴. L'inter-attraction des Fourmis est un produit, comme pour les exemples précédents, de la densité et de la quantité dans un espace fermé, avec l'action de facteurs « incidents ».

Les uns vis-à-vis des autres et vis-à-vis des Fourmis, ils se comportent comme les Fourmis se comportent entre elles et vis-à-vis d'eux; ils prennent part à l'activité générale, et toute perturbation qui agite les Fourmis, les agite également: ils vont et viennent, se croisent entre eux et croisent les Fourmis: ils vivent en commun chacun pour leur compte³³⁵.

Ici, le commensalisme est donc dû à une « attraction » dont les éléments contingents ont été étudiés précédemment et vont permettre la constitution d'un groupe, et, plus que cela, Rabaud cite un « phénomène social », dans lequel va se développer le « comportement ». La psychologie qui va déboucher de ces travaux a donc pour cadre le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme. C'est dans la possibilité d'une Société que peut effectivement tenir place une vision psychologique du comportement animal. Cette Société est définie comme suit :

L'ensemble de ces faits montre l'inter-attraction sous ses divers aspects et met en évidence ses caractères essentiels. Les rassemblements d'animaux que l'inter-attraction provoque n'ont d'autre déterminisme possible que l'influence réciproque qui rapproche les individus et les maintient unis. Il s'agit bien là du phénomène social proprement dit, du processus fondamental qui est à la base de toute Société³³⁶.

³³³Rabaud E., Le comportement des larves parasitées, *Bulletin de la société philomathique de Paris*, 1912, 4(1-2), 1-12, p. 12.

³³⁴Bouvier E.-L., *Le communisme chez les Insectes*, Flammarion, Paris, 1926.

Espinas A., *Des sociétés animales*, Baillière, Paris, 1877.

³³⁵Rabaud E., *Phénomène social et sociétés animales*, Félix Alcan, Paris, 1937, pp. 128-129.

³³⁶Rabaud E., *Phénomène social et sociétés animales*, Félix Alcan, Paris, 1937, p. 129.

C'est en 1949 que Rabaud développe sa thèse sur le comportement dans son ouvrage *L'instinct et le comportement animal*³³⁷ et qui reprend les éléments précédemment décrits.

Les travaux de Rabaud ne seront pas repris ultérieurement par des scientifiques. La découverte de la structure de l'ADN en 1953 met fin à une approche néolamarckienne radicale comme celle que prônait Rabaud. En revanche, l'étude faite sur le comportement animal, mais aussi sa pensée biologique, se retrouve dans l'oeuvre de Gilbert Simondon (1924-1989). Le philosophe français développe en 1958 une théorie de l'individuation, en particulier de l'individuation des êtres vivants dans laquelle les exemples proviennent exclusivement d'Etienne Rabaud. Nous aborderons dans le chapitre suivant cette étude de l'individu, l'individuation et les individualités biologiques au sein d'une association comme l'est le commensalisme.

Pour Etienne Rabaud, le parasitisme, le commensalisme et le mutualisme ne sont pas uniquement des preuves de l'Evolution. En effet, Rabaud considère qu'il y a un aspect évolutif plausible dans le parasitisme.

Le parasite, dans le simple jeu de ses échanges, a transformé le milieu dans lequel évolue les embryons: quelques-uns de ces derniers acquièrent un système d'échanges compatible avec la vie, ils sont nettement adaptés, et extériorisent les modifications physico-chimiques par le déroulement de leur coquille. Bien d'autres ne parviennent pas à acquérir un système d'échanges compatible avec la vie, l'insuffisance de leur nutrition détermine des êtres chétifs, peu viables. Ceux-ci ne comptent pas pour l'évolution³³⁸.

Rabaud voit donc le parasitisme « interne » comme une possible preuve de l'évolution, mais n'a pas un avis aussi tranché que Maurice Caullery. Parallèlement à cette possible preuve de l'évolution, Rabaud poursuit sur le rôle du « comportement » pour les autres types d'associations : « En dehors de la réunion de deux êtres - symbiose pure ou parasitisme étroit - le milieu biologique comporte des groupements d'êtres semblables, sorte de symbiose à membres extrêmement nombreux³³⁹ ».

Les associations ainsi formées proviennent de facteurs contingents, du milieu, qui nécessairement impliquent une « inter-attraction ». Quant aux conséquences de ces associations, elles ne permettent pas de faire valoir uniquement un processus évolutif. En revanche, ces associations constituent une Société où le comportement animal et l'instinct entrent en jeu. Ces éléments psychologiques s'accordent tout à fait avec le transformisme de Rabaud qui comporte trois éléments (l'expérimentation et l'observation comme méthodologie,

³³⁷ Rabaud E., *L'instinct et le comportement animal*, Armand Colin, Paris, 1949.

³³⁸ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 218-219.

³³⁹ Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911, p. 219.

les éléments physico-chimiques et physiologiques, ainsi que le rôle des facteurs extérieurs). Le comportement animal va être étudié suivant ce triptyque transformiste et est appliqué au commensalisme, au mutualisme et au parasitisme.

Mais le risque de l'emploi du triptyque pour évaluer par exemple le commensalisme est de trivialisier l'association ³⁴⁰. En effet, Rabaud ne reconnaît pas nécessairement le commensalisme comme concept réel en biologie (exemple de *Nereis fucata* que nous avons vu en début de ce chapitre de thèse). Le comportement animal ouvre en revanche des possibilités sur les études psychologiques ultérieures et leur approche mathématique, notamment à partir des années 1930 (avec par exemple Kostitzin³⁴¹) tout en gardant une juste mesure sur la valeur des travaux abordés.

³⁴⁰ Poreau B., Commensalisme, mutualisme, parasitisme, une preuve de l'Evolution pour Etienne Rabaud ?, *Llull, Revista de la Sociedad Espanola de Historia de las Ciencias y de las Técnicas*, 2011, 34(74), 355-374.

³⁴¹ Kostitzin V. A., *Biologie mathématique*, Colin, Paris, 1937.

Chapitre IV

Le commensalisme, l'individu, l'individuation

Le commensalisme pose la question de la place de l'individu au sein de l'association. Plus encore, il pose la question de « l'individuation ». Nous verrons ce concept développé par Simondon, ce même philosophe qui reprend Etienne Rabaud dans son analyse. L'exemple suivant va nous permettre d'introduire cette interrogation. Il s'agit du commensalisme chez les Hyménoptères³⁴².

1) Le commensalisme chez les Hyménoptères

Les naturalistes de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle, en Europe et aux Etats-Unis comme Jean-Henri Fabre (1823-1915) en France, Auguste Forel (1848-1931) en Suisse, Erich Wasmann (1859-1931) en Allemagne, William Morton Wheeler (1865-1937) aux Etats-Unis, ou encore Maurice Maeterlinck (1862-1949) vont s'attacher à décrire, à observer et à expérimenter les comportements des animaux dits « sociaux » comme les Hyménoptères : abeilles ou fourmis par exemple. Le commensalisme existe donc selon les naturalistes sous une première forme : celle de Pierre-Joseph Van Beneden (1809-1894). Les biologistes des années 1920-1930 ainsi que les naturalistes vont ensuite reprendre et consolider ces observations. Pierre Paul Grassé (1895-1985), élève de Maurice Caullery (1868-1958), va ensuite poursuivre ces descriptions d'associations jusque dans les années 1950-1960. Les Hyménoptères constituent des animaux dits « sociaux ». Cette singularité reste à explorer plus spécifiquement. Les animaux sociaux représentent, en particulier dans les modélisations mathématiques proie-prédateur qui émergent dans les années 1930, « un tout », que ce soit la ruche, la fourmilière. Face à cette singularité, le concept de commensalisme reste-t-il vraiment pertinent ? Le commensalisme permet-il de prendre en compte la spécificité des Hyménoptères ? L'étude de ces animaux montre-t-elle les limites du concept présenté ci-dessus ?

³⁴² Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Le commensalisme chez les Hyménoptères : les limites du concept, *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 2012, 81(3-4), 39-45.

Le commensalisme, tel qu'il a été défini par Pierre-Joseph Van Beneden et repris en particulier par Maurice Caullery, correspondant à une association entre deux espèces, est effectivement présent chez les Hyménoptères (Figure 27).

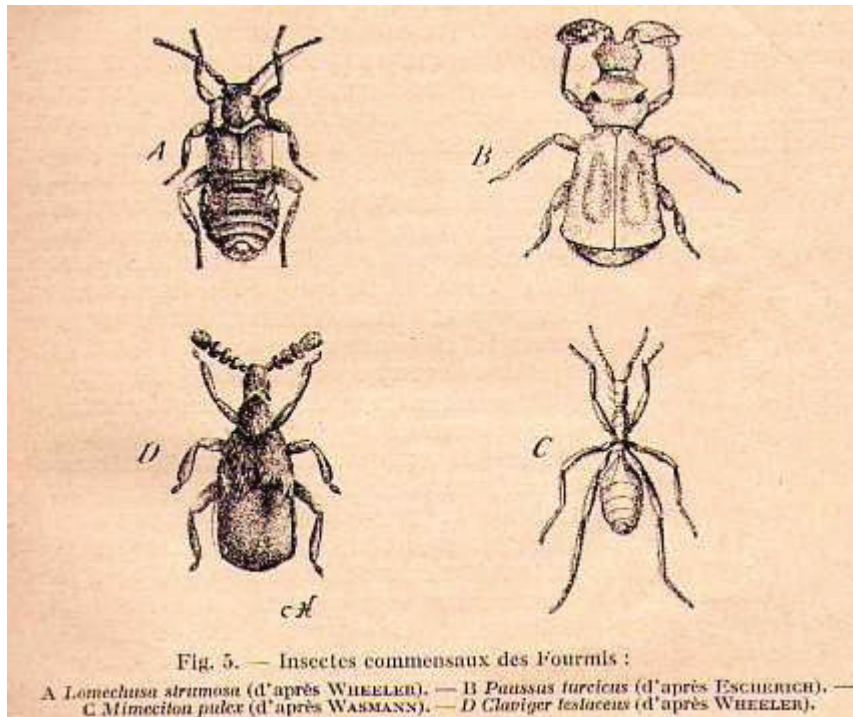


Figure 27 : Observation des insectes commensaux des Fourmis - Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, première édition, 1950, p. 41.

Que représentent exactement les Hyménoptères ?

Le mot Hyménoptère signifie « ailes en membranes ». L'une des principales caractéristiques des représentants de l'ordre des Hyménoptères est, en effet, d'être munis de deux paires d'ailes membraneuses (...). Les Hyménoptères constituent un groupe très vaste : le nombre total des espèces vivant actuellement est estimé à plus d'un million. Ces insectes sont répartis dans le monde entier. L'ordre des Hyménoptères est probablement le plus riche du règne animal³⁴³.

Ainsi, différents animaux sociaux comme certaines espèces de fourmis ou d'abeilles font partie des Hyménoptères. En 1875, Van Beneden mentionne, sans entrer dans les détails, l'existence du commensalisme libre chez les fourmis.

³⁴³ Plateaux-Quenu C., Hyménoptères, In : Grassé P.-P., *Zoologie, Les arthropodes*, tome 2, la Pléiade, Paris, 1963, 837-898, p. 837.

Parmi les insectes il doit y avoir un grand nombre de commensaux libres ; c'est aux entomologistes à les faire connaître ; par exemple, plusieurs vivent avec les fourmis, les Psélaphides et les Staphylinides. Certains poils de ces insectes sécrètent, paraît-il, un liquide sucré dont les fourmis sont fort avides. A en croire un habile observateur, M. Lespès, il y a en a parmi eux, les *Claviger*, qui en échange du service qu'ils rendent sont nourris par les fourmis elles-mêmes. Nous citerons encore les larves de *Méloë* qui semblent vivre en parasites et dont on a si longtemps ignoré la nature véritable³⁴⁴.

Le commensalisme existe donc entre les Hyménoptères, comme les fourmis et d'autres espèces, nommées myrmécophiles.

Divers Insectes vivent en étroite relation avec les Fourmis qui leur procurent logis, nourriture et sécurité. Beaucoup d'espèces de Fourmis fréquentent les Pucerons : ceux-ci leur fournissent une sécrétion sucrée dont elles sont friandes (...). D'autres Insectes, surtout des Coléoptères, vivent exclusivement dans les fourmilières. Ils y sont nourris par les ouvrières qui reçoivent quelque sécrétion savoureuse³⁴⁵.

Maurice Caullery donne en effet l'exemple des insectes sociaux dans son ouvrage de 1922, réédité en 1950.

C'est dans la biologie des Insectes sociaux, particulièrement des fourmis et des termites, que l'on trouve le plus de faits se rattachant au commensalisme et avec une variété d'aspects considérables. Leur étude précise n'a été faite que récemment et promet encore beaucoup de résultats des plus intéressants³⁴⁶.

L'un des naturalistes qui a étudié au début du XX^e siècle les associations chez les fourmis et a été repris notamment par Caullery est Erich Wasmann (biologiste autrichien qui a travaillé ultérieurement en Allemagne). Il publie en 1909 un article : « *Über der Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen* » (Sur l'origine du parasitisme social, de l'esclavage et de la myrmécophilie chez les fourmis). Caullery se réfère aux travaux de Wasmann et reprend les quatre catégories données par ce dernier.

³⁴⁴ Van Beneden P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875, p. 25.

³⁴⁵ Plateaux-Quenu C., Hyménoptères, In : Grassé P.-P., *Zoologie, Les arthropodes*, tome 2, la Pléiade, Paris, 1963, 837-898, p. 869.

³⁴⁶ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950, p. 37.

Parmi ces divers commensaux, il distinguait quatre grandes catégories : 1° Les synoeques (συν avec, οίκος maison), ou commensaux proprement dits, partageant simplement l'habitat hypogée des fourmis et termites et trouvant à se nourrir de débris divers, des reliefs de la nourriture de leurs hôtes ou même des cadavres de ceux-ci. Les fourmis restent indifférentes à leur égard. 2° Les synechthres (συν avec, ἐχθρος ennemi) qui s'introduisent dans le nid en pillards, s'y nourrissant des réserves qui y sont accumulées, ou dévorant les larves. Les fourmis les attaquent et les mettent à mort. 3° Les symphiles (συν avec, φίλος ami). Ce sont des espèces que les fourmis ou termites recherchent et même conquièrent de haute lutte et qu'elles nourrissent. Cette dénomination réunit les myrmécoxènes et les termitoxènes de Forel et d'Emery. Les symphiles sont d'ailleurs loin d'être toujours bienfaisants aux hôtes qui les hébergent, comme on le verra. 4° Les parasites, dont nous ferons l'étude ultérieurement. Les synoeques comprennent, dans les fourmilières des espèces assez nombreuses (...)³⁴⁷.

Effectivement, les cas de commensalisme sont donc nombreux chez les Hyménoptères, avec, uniquement pour les fourmis, des catégories différentes entre hôte et commensal et, dans chacune de ces catégories, des exemples multiples.

Les symphiles sont très nombreux. Ce sont surtout des Coléoptères, appartenant à diverses familles : des Staphylinides (*Lomechusa*, *Atemeles*, *Xenodusa*, etc...), des Psélaphides et en particulier des Clavigérides, des Paussides, famille complètement adaptée à la vie myrmécophile, des Histérides (*Hetaerius*, *Tylois*, *Chlamydopsis*), des Cétonides, des Nitidulides³⁴⁸.

Les biologistes des années 1920 reprennent pour la plupart les travaux déjà effectués à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e siècle par Wasmann et Wheeler. Ainsi Eugène-Louis Bouvier (1856-1944), avec l'exemple des Staphylinides comme commensaux des Fourmis, revient sur les limites du commensalisme.

Les Staphylinides des genres *Atemeles* et *Lomechusa* obtiennent davantage : les Fourmis ne se bornent pas à nourrir le commensal, elles prennent à leur charge le soin de sa nichée qui, pourtant, dévore leur progéniture (...). Quand il arrive à ce point, observe Wasmann, le symphilisme devient une maladie sociale assez semblable à l'alcoolisme humain et qui conduit aux mêmes dégénérescences physiques et morales³⁴⁹.

A la différence de Maurice Caullery, qui s'emploie à ne pas utiliser de métaphores anthropomorphiques, Bouvier, lui, franchit le pas. Mais son analyse met cependant réellement en exergue l'existence du commensalisme chez les insectes sociaux. Il reprend ainsi Wheeler :

³⁴⁷ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, première édition, 1950, p. 38.

³⁴⁸ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, première édition, 1950, p. 39.

³⁴⁹ Bouvier E., *Le communisme chez les insectes*, Flammarion, Paris, 1926, p. 69.

Ces besoins ne vont pas sans avantages. Comme l'a montré Wheeler, « les larves des Fourmis produisent des sécrétions qui excitent les appétits de leurs nourrices » : de la salive, un exsudat tégumentaire gras. « Sans doute, ces substances diverses sont produites en très petite quantité, mais la qualité en est telle que les Fourmis adultes les recherchent avidement. » Et cela conduit, ajoute le même auteur, aux échanges qui s'établissent entre les fourmis et leurs commensaux³⁵⁰.

Maurice Maeterlinck, prix Nobel de littérature, naturaliste, reprend aussi les observations de Wheeler dans son troisième volet sur la vie des Insectes : *La vie des Fourmis*, édité alors en 1930. Il mentionne explicitement les sources auxquelles il va se référer et notamment : « Leur compatriote, Auguste Forel, qui s'y connaît, puisqu'il est avec Wasmann, Wheeler, Emery et quelques autres, l'un des grands myrmécologues d'aujourd'hui (...) »³⁵¹. Le naturaliste reprend d'autres auteurs importants comme Charles Janet (1849-1932) et va consacrer un chapitre au parasitisme chez les fourmis. Le commensalisme apparaît en filigrane mais n'est pas un concept réellement décrit à part entière comme type d'association fonctionnelle.

Parallèlement, l'auteur évoque les raisons de l'étude (bibliographique) plus tardive qu'il fait sur les fourmis alors qu'il a proposé auparavant des études (bibliographiques et de recherches scientifiques) sur les abeilles et les termites.

Il nous montre surtout les difficultés de la tâche. La ruche ou la termitière forme un bloc dont on peut faire le tour. Il existe une ruche, une termitière, une abeille, un termite types ; au lieu qu'il y a autant de fourmilières que d'espèces de fourmis, autant de mœurs différentes que d'espèces³⁵².

Il est intéressant de revenir sur le « bloc » que forment certaines unités d'insectes sociaux. En effet, si le commensalisme est présent entre, par exemple, les fourmis et les Coléoptères, ce concept prend-il véritablement en compte la spécificité des Hyménoptères ? Dans sa préface de la traduction française de l'ouvrage de Karl Von Frisch (1886-1982) sur la vie des abeilles, Pierre-Paul Grassé souligne clairement :

³⁵⁰ Bouvier E., *Le communisme chez les insectes*, Flammarion, Paris, 1926, p. 56.

³⁵¹ Maeterlinck M., *La vie de la nature*, André Versaille éditeur, Bruxelles, édition établie par Gorceix P., 2010, p. 317.

³⁵² Maeterlinck M., *La vie de la nature*, André Versaille éditeur, Bruxelles, édition établie par Gorceix P., 2010, p. 315.

La ruche, la fourmilière, la termitière ne sont point de simples rassemblements d'individus qui, en tant que tels, se comportent comme s'ils vivaient isolés. Des corrélations physiologiques, surtout sensorielles, existent entre les membres d'une même société. Lorsque les insectes sociaux accomplissent une tâche collective, ils coordonnent leurs actes de telle sorte que l'œuvre réalisée est cohérente et se répète identiquement dans toutes les sociétés appartenant à la même espèce. J'ai insisté à maintes reprises sur le caractère inné et vraisemblablement automatique de la coordination sociale chez les insectes. L'acte de l'un d'eux déclenche une réponse adaptée d'un autre individu et ainsi de suite³⁵³.

Ainsi, chez les Hyménoptères, avec l'exemple des abeilles, la ruche est une entité.

Il pourra y avoir quelques douzaines de ruches, ou même plus d'une centaine. L'apiculteur peut même se contenter d'une seule, s'il le désire. Mais il ne peut posséder d'unité plus petite qu'une « ruche », qu'une « colonie », à laquelle appartiennent pourtant de nombreux milliers d'abeilles³⁵⁴.

Dès le début de son exposé, Von Frisch, prix Nobel de physiologie et de médecine en 1973, explicite la singularité des animaux sociaux : ils forment à plusieurs individus (des milliers pour les abeilles) une entité (la ruche). Les observations des naturalistes comme Jean-Henri Fabre présentent cette singularité par rapport à d'autres insectes, même par rapport à d'autres Hyménoptères qui ne sont pas des insectes sociaux : « En dehors des soins de la maternité, soins dans lesquels il est presque toujours admirable, l'insecte, à moins qu'il ne vive en société, comme les Abeilles, les Fourmis et les autres, ne se préoccupe d'autre chose que de lui-même³⁵⁵ ». Les animaux sociaux ont donc cette spécificité de s'organiser en vue de réaliser un but commun pour tout un groupe. En reprenant les travaux de Maeterlinck dans *La vie des Abeilles* de 1901, par exemple, l'idée du groupe est tout à fait prégnante dans l'étude des Hyménoptères.

Pour l'instant, il suffit d'appeler l'attention sur le trait essentiel de la nature de l'abeille qui explique l'entassement extraordinaire de ce travail confus. L'abeille est avant tout, et encore plus que la fourmi, un être de foule. Elle ne peut vivre qu'en tas. Quand elle sort de la ruche si encombrée qu'elle doit se frayer à coups de tête un passage à travers les murailles vivantes qui l'enserrent, elle sort de son élément propre³⁵⁶.

³⁵³ Grassé P.-P., Préface, In : Von Frisch K., *Vie et mœurs des Abeilles*, Albin Michel, Paris, 1955, p. XI. (Titre original : *Aus dem Leben der Bienen*. Traduit de l'allemand par Dalcq André, 5e éd.)

³⁵⁴ Von Frisch K., *Vie et mœurs des Abeilles*, Albin Michel, Paris, 1955, p. 2.

³⁵⁵ Fabre J.-H., *Souvenirs entomologiques, études sur les instincts et les mœurs des insectes*. Librairie Ch. Delagrave, Paris, 1923, p. 207.

³⁵⁶ Maeterlinck M., *La vie de la nature*, André Versaille éditeur, Bruxelles, édition établie par Gorceix P., 2010, p. 32.

Cette capacité de « vivre en société », cette aptitude à former un tout chez les fourmis, les abeilles, mais aussi chez les termites, est-elle prise en compte par l'étude du concept de commensalisme ? En effet, les commensaux sont alors commensaux du groupe entier, et non uniquement d'un seul individu comme l'exemple que nous avons donné entre un pagure et *Nereis fucata*. L'association est ainsi essentiellement une association entre une espèce (comme les coléoptères pour les fourmis) et le groupe entier (fourmilière par exemple, ou termitière, ou ruche). L'exemple des fourmis retenu par Caullery est révélateur.

Tel est le cas, par exemple, pour ce qui concerne les *Lomechusa*, un des myrmécophiles qui ont été le mieux étudiés. *Lomechusa strumosa* vit dans les fourmilières de *Formica sanguinea*; les fourmis les recherchent, au point d'aller en enlever dans d'autres fourmilières, les nourrissent et les lèchent : elles élèvent et nourrissent leurs larves, les transportent en sûreté en cas de péril. Or, ces larves de *Lomechusa* sont les pires ennemis des larves de fourmis, qu'elles dévorent et les fourmis pourtant les nourrissent aux dépens de leurs propres larves. Une fourmilière de *F. sanguinea* infestée de *Lomechusa* dégénère et finit par disparaître³⁵⁷.

Ainsi, cette association, de commensalisme au départ, peut basculer vers le parasitisme, et Caullery, dans ce cas l'explique clairement, la fourmilière entière périclite. Cet exemple précis pose les limites du concept de commensalisme sur deux points essentiels. Le premier point est celui de la notion d'espèce et d'individu dans la question du concept. En effet, pour Caullery, et Van Beneden auparavant, il s'agit préférentiellement d'une association entre deux espèces, sans considérer explicitement l'individu. Ainsi, la fourmilière, la termitière ou la ruche peuvent-elles, au sens strict de la définition « héberger » des commensaux ? Car, selon les observations des naturalistes, il n'y a pas directement d'association entre une fourmi, une abeille ou une termite et un coléoptère par exemple, mais il y a association entre la « société » formée par les fourmis, les termites ou les abeilles et une autre espèce. A ce titre, la définition contemporaine de Générmont : « association stable entre deux individus d'espèces différentes, bénéfique pour l'un des partenaires (commensal), sans effet sur l'autre (hôte)³⁵⁸ » correspond à ces observations. Mais nous touchons ici à une limite du concept de commensalisme : s'applique-t-il par rapport à la notion d'espèce ou d'individu ?

Or, ce débat sur la notion d'individu est ancien. Gilbert Simondon (1924-1989) effectue un historique de cette notion en remontant aux physiologues ioniens.

³⁵⁷ Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, 1922, première édition, 1950, p. 39.

³⁵⁸ Générmont J., Commensalisme, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'Evolution*, PUF, Paris, 1996, p. 632.

Selon les premiers physiologues ioniens, Thalès, Anaximandre, Anaximène, la recherche fondamentale qui se propose à la réflexion est celle de l'élément qui, par sa substance, son dynamisme et ses transformations, est capable d'expliquer l'existence, l'apparition et les caractères particuliers des êtres qui existent actuellement³⁵⁹.

Simondon poursuit donc lui-même dans la seconde moitié du XX^e siècle des travaux sur la notion d'individu. Le commensalisme, dans son acception première, évolue-t-il en prenant en compte la notion d'individu ? C'est l'une des deux limites posée par l'étude des Hyménoptères. La seconde limite exposée dans l'étude de ces cas correspond à la notion d'avantage, élément *princeps* de la définition du concept. Or, nous voyons par exemple pour les fourmis chez Caullery, un passage au parasitisme : l'exemple de *Lomechusa* est tout à fait révélateur. Ainsi, l'étude des animaux dits « sociaux » pose des questions pertinentes sur l'instauration d'un concept des associations comme celui de commensalisme.

Le commensalisme chez les Hyménoptères, défini par deux espèces dont l'une obtient un avantage, est prouvé par de nombreuses observations : les naturalistes tels Fabre ou Maeterlinck ont, en effet, fourni de nombreuses analyses. Si, dès 1875, Van Beneden l'expose (ces associations semblent donc déjà connues de longue date), le commensalisme (par exemple chez les fourmis) est approfondi tout au long de la fin du XIX^e siècle et pendant tout le XX^e siècle : Wasmann³⁶⁰, au début des années 1900, puis Caullery, dans les années 1920-1930, repris par Grassé, dans les années 1960. En parallèle, la modélisation mathématique mentionnée (notamment dans les années 1920) se poursuit toujours actuellement chez les Hyménoptères. En particulier pour évaluer l'écologie microbienne chez les fourmis : l'article de Paulo Salles *The ants' garden: Qualitative models of complex interactions between populations*³⁶¹ présente l'utilisation de modèles mathématiques pour établir la pérennité d'une population microbienne chez les fourmis. Nous aborderons plus précisément les modèles mathématiques dans la seconde partie de notre thèse.

Avec l'exemple des Hyménoptères, la question de l'individu par rapport à l'association est posée. Le commensalisme émane, *a priori*, d'une relation entre deux « individus », deux « organismes ». Nous voyons que, si durant la fin du dix-neuvième siècle, les relations inter-espèces sont analysées et sont issues de la définition initiale du commensalisme, les relations intra-espèces, posent aussi la possibilité d'une forme de commensalisme. Pour qu'une relation

³⁵⁹ Simondon G., Histoire de la notion d'individu, In: Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 340.

³⁶⁰ Wasmann E., Über der Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. *Biologisches Centralblatt*, 1909, 22, p. 687.

³⁶¹ Salles P., *et al.*, The ants' garden: Qualitative models of complex interactions between populations. *Ecological modelling*, 2006, 194, 90-101.

puisse s'établir, qu'elle soit inter ou intra-espèces, il est nécessaire de pouvoir distinguer les deux éléments de cette association. Si la question apparaît triviale pour les zoologistes du dix-neuvième siècle, où les organismes sont clairement délimités, elle devient primordiale durant le vingtième siècle, où la complexité biologique est de plus en plus extrême. Nous le verrons avec l'écologie microbienne en seconde partie de thèse, les relations à étudier deviennent de plus en plus pointues, et vont nécessiter une technologie de plus en plus novatrice pour permettre des analyses fines. De plus, associées à cette complexité biologique (re)découverte au vingtième siècle, les théories transformistes de la fin du dix-neuvième siècle, suivies durant la première moitié du vingtième siècle, présentent, comme le fait Caullery, le commensalisme comme un argument de l'*adaptation*. Il s'en suit que les effets de l'association, du commensalisme, se portent aussi sur la capacité de l'organisme à « s'individuer ».

2) L'individu et l'individuation selon Gilbert Simondon, un questionnement philosophique du commensalisme ?

Gilbert Simondon va non seulement se référer à des biologistes dont nous avons décrit les travaux, mais va aussi poser une théorie de l'individuation. Cette théorie révèle le questionnement philosophique du commensalisme au milieu du vingtième siècle. Cette théorie s'établit sans rupture majeure avec les études des zoologistes du dix-neuvième siècle et de la première moitié du vingtième siècle. Ainsi, d'un point de vue philosophique, le commensalisme a-t-il une action sur l'individu et sur le processus d'individuation ?

Gilbert Simondon était donc avant tout philosophe: né en 1924, ancien élève de l'Ecole Normale Supérieure de 1944 à 1948, agrégé de philosophie, puis professeur à Tours jusqu'en 1955, Gilbert Simondon termine sa thèse d'Etat en philosophie en 1958³⁶². Il travaille ensuite à Poitiers, jusqu'en 1963 comme assistant, puis professeur à la faculté des Sciences et Lettres. Il devient professeur à la Sorbonne jusqu'en 1983 où il fonde le laboratoire de psychologie générale et de technologie. Il enseigne aussi à l'université de Lyon (au début des années soixante), et à l'Ecole Normale Supérieure d'Ulm³⁶³. Ses travaux portent sur le concept d'individuation, notamment dans le cadre de sa thèse d'Etat. Mais il étudie aussi la philosophie de la technique. Le vivant a une place singulière dans sa recherche sur

³⁶² Perru O., L'individuation chez Gilbert Simondon, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2005, 12,159-172, p. 159.

³⁶³ Chatelet G., *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994.

l'individuation physico-biologique. Cependant, cette place est fondée sur la vision d'un biologiste de la première moitié du vingtième siècle, dont nous avons évoqué les théories : il s'agit en fait d'Etienne Rabaud. Nous avons prouvé³⁶⁴ que dans son écrit de 1958, réédité en 2005 sous le titre *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, la seule et unique source des exemples en biologie dont il se sert provient d'un seul auteur : Etienne Rabaud et d'un ouvrage principalement, *Zoologie biologique*, publié en 1934. Ainsi, la théorie de l'individuation qu'il propose s'insère très clairement dans la continuité de thèses néolamarckiennes, alors même qu'il rédige sa thèse après 1953, année de la découverte de la structure de l'ADN par Watson, Crick et Franklin³⁶⁵, lors de la parution d'un article dans la revue *Nature* intitulé *A structure for Deoxyribose Nucleic Acid*.

Dans d'autres textes, et en particulier dans *L'individu et sa genèse physico-biologique*, le néo-darwinisme reste tellement étranger à Simondon qu'il n'en discute même pas les thèses. Il lui paraît évident qu'en règle générale, il ne peut y avoir d'individuation (solution de problème) sans acte individuant (acte d'information, « germe », idée), ni d'acte individuant sans sujet³⁶⁶.

Puis Anne Fagot-Largeault poursuit :

L'individu vivant est donc irréductible à ses gènes, et lorsqu'il invente, lorsqu'il progresse dans l'individuation, le pas qu'il fait est « sien » et porte sa « marque ». Faire de l'individu un acte organisateur est bien autre chose que d'en faire un sac de gènes. Le schéma évolutif de Simondon ne comporte ni « pression de mutation », ni « pression de sélection ». Les « variations » n'y sont pas aveugles. Les « solutions » inadéquates n'y sont pas éliminées, mais intégrées à des solutions meilleures. Et l'organisme vivant, loin d'être le produit ou le jouet de l'évolution, en est l'agent³⁶⁷.

En effet, les travaux de Simondon³⁶⁸, mis à notre disposition, que ce soient sa thèse d'Etat, dont la partie mineure fut publiée dès 1958 (et rééditée en 2008) sur les objets techniques, et

³⁶⁴ Poreau B., *Simondon, philosophe du vivant ?*, B. Poreau, Lyon, 2013.

³⁶⁵ Morange M., *Histoire de la biologie moléculaire*, La découverte, Paris, 2003, pp. 41-42.

³⁶⁶ Fagot-Largeault A., L'individuation en biologie, *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994, p. 40.

³⁶⁷ Fagot-Largeault A., L'individuation en biologie, *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994, p. 40.

³⁶⁸ Simondon G., *Cours sur la perception*, Editions de la transparence, Chatou, 2006.

Simondon G., *Communication et information, cours et conférences*, Editions de la transparence, Chatou, 2010.

Simondon G., *Deux leçons sur l'animal et l'homme*, Ellipses, Paris, 2004.

Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005.

Simondon G., *Cours sur la perception (1964-1965)*, Editions de la transparence, Chatou, 2006.

Simondon G., Les limites du progrès humain, *Revue de métaphysique et de morale*, 1959, 59 (3): 370-376; reproduction *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*.

Simondon G., *Du mode d'existence des objets techniques*, Aubier, Paris, 1958. Reproduction 2008.

Simondon G., *L'individu et sa genèse physico-biologique*, PUF, Paris, 1964.

la partie majeure fut publiée en deux parties en 1964 pour l'individuation physico-biologique et en 1989 pour l'individuation psychique et collective, les deux parties ayant été rééditées en 2005 sous un même volume, ainsi que les cours donnés dans les années 1960-1970 sur la perception et l'information, ne permettent pas de relever dans l'évolution de sa pensée un infléchissement vers une approche issue du darwinisme, même dans les années 1970. Simondon n'est pas étranger aux développements de la génétique. Il analyse notamment l'ouvrage de J. Monod de 1970.

Les mutations proviennent de mauvaises lectures dans la reproduction invariante d'une structure de haute complexité; l'erreur est conservée, parce qu'il n'y a pas de mécanisme de correction, de *feed-back* dans le système. C'est alors qu'intervient la sélection; l'erreur crée une information nouvelle qui est soumise au mécanisme de la sélection: l'erreur réussit une fois sur dix puissance 80; tout ce qui est fonctionnel et structural s'explique par l'information des protéines globulaires, information dont l'origine est dans l'ADN. Seules les perturbations quantiques de l'ADN sont l'origine d'une nouvelle structure tertiaire, globulaire, et active qui est d'abord sélectionnée par sa compatibilité avec le milieu intérieur, avant de l'être avec le milieu extérieur. Selon cette perspective (présentée par Jacques Monod au colloque de Saclay sur la structure en septembre 1970), seul le néo-darwinisme est possible; si les êtres vivants existent, c'est parce qu'ils sont des machines en lesquelles existent des propriétés cognitives: ce sont des démons de Maxwell; ces propriétés cognitives sont structurales (...)³⁶⁹.

Ce n'est donc qu'en 1970 que l'on voit apparaître la mention des théories néo-darwiniennes, celles-ci sont mentionnées car elles doivent être abordées. Mais il semble qu'elles soient accueillies avec un certain scepticisme par le philosophe français. « Il fallait des motivations philosophiques fortes, dans les années 1960, pour refuser de voir que la biologie de l'évolution et la biologie moléculaire naissante convergeaient vers une représentation des processus évolutifs sous le signe d'un jeu entre hasard et nécessité³⁷⁰».

Le néo-lamarckisme est en effet un courant de pensée qui va permettre à Simondon d'analyser les liens forts entre les organismes grâce à la transmission de l'information. Et ce, malgré les découvertes majeures de la seconde moitié du vingtième siècle en génétique moléculaire³⁷¹, qui vont défaire totalement les théories néolamarckiennes sur lesquelles il se fonde *a priori*. Nous pourrions imaginer, *a posteriori*, qu'il s'agissait de l'information contenue dans le code

Simondon G., *L'individuation psychique et collective*, Aubier, Paris, 1989.

Simondon G., *Du mode d'existence des objets techniques*, Aubier, Paris, 2008.

³⁶⁹ Simondon G., *Communication et information, cours et conférences*, Editions de la transparence, Chatou, 2010, p. 66.

³⁷⁰ Fagot-Largeault A., *L'individuation en biologie, Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994, p. 40.

³⁷¹ Morange M., *Histoire de la biologie moléculaire*, La découverte, Paris, 2003.

génétique, mais il n'en est rien : il n'en a pas encore conscience, ayant écrit sa thèse dans les années 1950. L'information transmise n'est pas nécessairement explicitée par Simondon, mais le concept est décrit.

Dans ce cadre néolamarckien, reprenant spécifiquement les descriptions zoologiques d'Etienne Rabaud de 1934, Simondon met en relief les associations biologiques : le parasitisme et la symbiose. Si le commensalisme n'est pas clairement mentionné, Simondon évoque d'autres types d'association entre les deux points extrêmes auxquels il se réfère : parasite ou symbiote. L'association en général n'est uniquement une inter-relation entre deux organismes d'espèces différentes. Les phénomènes biologiques au sein d'une même espèce sont connexes aux associations biologiques décrites. Simondon s'interroge, comme Rabaud l'a fait auparavant, sur le rôle des relations inter-individuelles vis-à-vis de l'individualité. Pour comprendre cette individualité, puis le processus d'individuation, il peut comparer les phénomènes biologiques comme la reproduction et les associations.

Relativement à la reproduction, la gestation, la viviparité, l'ovoviviparité, représentent différents modes et différents types de relation. Il est important de remarquer que ces relations se retrouvent dans des cas concernant non la reproduction, mais une certaine forme d'association comme le parasitisme³⁷².

Si le parasitisme est une association différente des relations de gestation par exemple, il n'en reste pas moins que pour Simondon les associations biologiques inter-espèces se situent dans un continuum des relations intra-espèces. Dans ce cadre, « l'information » a une place majeure. Cette information est communiquée de façon identique dans les deux processus : la reproduction (une seule espèce) et l'association (deux espèces).

Selon cette voie, il devient possible de caractériser un grand nombre de relations par rapport à un type unique de rapports interindividuels pris comme base, celui de la reproduction. Nous traiterons, à titre d'hypothèse, les formes élémentaires de l'association (parasitisme) comme des compléments de la reproduction³⁷³.

Cette hypothèse s'inscrit donc dans l'approche que nous avons déjà vue des néo-lamarckiens. Cependant, nous devons noter qu'au sein des néolamarckiens, les dissensions concernant les associations biologiques existent. Notamment à propos du commensalisme, Rabaud, pour qui la théorie *princeps* est avant tout la contingence due à des facteurs extrinsèques, s'oppose à Caullery qui voit dans les associations une *adaptation*. Rabaud laisse une porte ouverte vers la

³⁷² Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, pp. 197-198.

³⁷³ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 198.

voie de Caullery, nous avons mentionné qu'il n'avait pas omis l'hypothèse plausible de forme d'adaptation selon les types d'associations, et plus particulièrement pour le parasitisme. Cependant, dans sa démonstration, nous avons établi que Simondon se fonde entièrement sur la zoologie d'Etienne Rabaud. Or, Simondon part de l'hypothèse que les associations biologiques comme le parasitisme peuvent être perçues comme une continuité de la reproduction. Pour son hypothèse, l'exemple choisi d'Etienne Rabaud n'apparaît pas comme le plus pertinent. Cependant, la contingence, le hasard, est bien décrit chez Rabaud. Ce hasard, au final, n'est pas exclu de la théorie simondonienne³⁷⁴. Pour Simondon, l'adaptation n'est pas envisageable dans le cadre du parasitisme.

En outre, la relation asymétrique du parasitisme conduit le parasite à une régression : chez la plupart des espèces parasites, il est impossible de parler d'une « adaptation » au parasitisme, car cette adaptation est une destruction des organes assurant l'autonomie individuelle de l'être : la perte, par exemple, de l'intestin, est fréquente chez les animaux qui après avoir cherché un hôte, s'y fixent et se nourrissent aux dépens de leur hôte : il ne s'agit pas d'une adaptation, au sens absolu du terme, mais d'une régression du niveau d'organisation du parasite qui aboutit à faire du complexe hétérophysaire entier un être qui n'a pas un niveau d'organisation supérieur à celui d'un véritable individu³⁷⁵.

La vision de Simondon tend à simplifier l'association biologique qu'est le parasitisme. La dernière assertion concernant le niveau d'information est tout simplement fautive³⁷⁶. Mais le raisonnement est particulièrement intéressant. En raisonnant en termes de niveaux d'information, sans indiquer une provenance et décrire un mécanisme biologique précis, Simondon peut alors interpréter l'association comme émanant de l'individu et intégrer ainsi le processus d'individuation. Il ne distingue pas, par exemple, dans le parasitisme un organisme précis, comme ce fut le cas dans l'étude des associations biologiques durant le dix-neuvième siècle.

³⁷⁴ Voir à ce sujet : Morizot B., *Hasard et individuation. Penser la rencontre comme invention à la lumière de l'œuvre de Gilbert Simondon*, Thèse d'Université, Ecole Normale Supérieure de Lyon, Lyon, 2011.

³⁷⁵ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, pp. 198-199.

³⁷⁶ Il faudra néanmoins attendre de nombreuses avancées technologiques pour le prouver, les études étant d'ailleurs toujours en cours actuellement en 2014, voir à ce sujet les paragraphes concernant le microbiome dans cette thèse.

Ce parasite peut d'ailleurs être une société d'individus ; quand la différence tend vers zéro, le complexe hétérophysaire n'est plus viable, et il se dissocie, soit par la mort de l'être parasité et la libération du parasite, soit par la mort du parasite. Il faudrait donc considérer un complexe hétérophysaire comme étant moins qu'un individu complet³⁷⁷.

Simondon parle d'un cas extrême : le parasitisme avec mort de l'hôte et/ou du parasite. Il va comparer ce cas avec un autre cas extrême, la symbiose. Bien que celle-ci puisse être considérée comme un cas de parasitisme, cette association se situe à l'autre bout du spectre de par les avantages obtenus des organismes en présence. L'exemple de l'Algue et du Champignon est repris par Simondon. Dans ce cas, la réaction est dite « positive » alors qu'elle est définie comme « négative » pour le parasitisme. Cette réaction positive induit une organisation qui « dépasse » celle des deux organismes initiaux, alors que dans le cas du parasitisme, il y a une désorganisation. Simondon traite ainsi de la complexité de l'association dans son entièreté³⁷⁸. Ce mode de nouvelle organisation ou de désorganisation est fondé sur l'échange possible d'information. Ainsi, le processus d'individuation des deux organismes initiaux est étroitement lié au processus d'individuation de l'association elle-même qui en résulte. Pour interpréter ce mode d'organisation, Simondon utilise la physiologie, très présente dans ses propos. La plupart des éléments de cette discipline sont empruntés à Rabaud, à l'instar des exemples de parasitisme et de symbiose³⁷⁹. Ayant ainsi posé le « spectre » des associations : le parasitisme avec réaction négative à un bout de l'échelle et la symbiose avec réaction positive à l'autre bout, Simondon va décrire notamment les associations en carcinologie. Cet exemple, toujours emblématique, lui permet d'évaluer le rôle de l'individu au sein de l'association et de comparer ce rôle à une association de type symbiose.

Entre le Crabe et l'Anémone, il y a la coquille et l'eau, et c'est pour cela que nous avons dans ce cas une véritable société ; chaque individu reste individu, mais modifie le milieu dans lequel vivent les deux individus : c'est par le milieu extérieur que s'établit la relation entre des individus formant une société, et par là il existe une grande différence du régime de la causalité et de l'échange d'information entre les cas de parasitisme et ceux d'association³⁸⁰.

³⁷⁷ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 199.

³⁷⁸ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 199.

³⁷⁹ Poreau B., *Simondon, philosophe du vivant ?*, B. Poreau, Lyon, 2013.

³⁸⁰ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, pp. 200-201.

Si l'exemple de la symbiose peut être analysé quelque peu différemment³⁸¹, il n'en reste pas moins que le rôle de « l'individualité » permet de caractériser l'association pour Simondon. Ce critère apparaîtrait alors comme un critère pertinent pour qualifier le type d'association biologique. « L'association constitue ici comme une seconde individualité qui se superpose à l'individualité des êtres qui s'associent, sans la détruire ; il y a ici un système reproducteur de la société en tant que société (...)»³⁸². Au sein des associations intermédiaires nous pouvons envisager d'appliquer le commensalisme. Ce type d'association tend-il à abolir l'individualité des êtres la constituant ou au contraire à faire émerger une nouvelle individualité ?

Le groupe concret peut être considéré comme intermédiaire entre la société complète et le pur parasitisme, où le niveau d'organisation qui caractérise le groupe est la différence entre celui du parasité et celui du parasite³⁸³.

L'individualité, pour caractériser une association, n'est pas une hypothèse totalement nouvelle au sein du vingtième siècle. Les travaux d'Edmond Perrier (1844-1921), zoologiste issu de l'École Normale Supérieure, et connaissant bien Henri de Lacaze-Duthiers, mettent en avant une réflexion revisitée d'Henri Milne-Edwards (1800-1885) sur l'individualité biologique³⁸⁴. Perrier pense trouver dans ses observations d'associations biologiques le « moteur naturel » de la complexité biologique³⁸⁵. Pour Edmond Perrier, les associations permettent de vérifier l'hypothèse d'une tendance à la complexification des êtres vivants, avec une dissemblance progressive. Enfin, il emploie la métaphore économique de division du travail³⁸⁶. Cette division du travail permet la solidarité. Nous retrouvons ici les métaphores anthropomorphiques de Van Beneden, mais aussi les métaphores concernant le « secours mutuel » de la seconde moitié du dix-neuvième siècle. Ce dernier point ne sera pas repris par Gilbert Simondon. Les publications de Perrier mettent en valeur de façon plus globale le processus de formation de l'individualité biologique³⁸⁷. En cela, Simondon poursuit dans cette

³⁸¹ « Mais déjà, Schwendener insiste comme le fera plus tard Hertwig dans le texte de 1883, sur la distinction radicale des deux partenaires dans l'ordre des fonctions biologiques essentielles que sont la nutrition, la croissance et la reproduction. Les deux partenaires entretiendraient alors une relation très inégale. » Perru O., *De la société à la symbiose, une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants. Vol. 1 : 1860-1930*, Vrin, Paris, 2010, 2^{ème} édition, p. 94.

³⁸² Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 201.

³⁸³ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, pp. 201.

³⁸⁴ Perru O., Le concept d'individualité biologique chez Milne Edwards, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1997, 4(2), 147-172.

³⁸⁵ Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010, p. 222.

³⁸⁶ Perru O., Le concept d'individualité biologique chez Milne Edwards, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1997, 4(2), 147-172, p. 169.

³⁸⁷ Perrier E., *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, Paris, 1887.
Perrier E., Rôle de l'association dans le règne animal, *Revue scientifique*, 1879, 553-559.

ligne directrice issue du dix-neuvième siècle, comme avec les exemples qu'il choisit d'Etienne Rabaud. Par ailleurs, au début du vingtième siècle, la question de l'individualité biologique est réaffirmée par Bergson.

Cette double tendance à l'individualité et à l'association sera prise en considération par Bergson dans *L'évolution créatrice* en 1907, pour tenter de décrire les manifestations de ce qu'il nomme « élan vital ». Si l'on analyse cette double tendance telle qu'elle s'exprime à travers la biologie, à la charnière du XIXème et du XXème siècle, on peut se rendre compte que toute une « genèse physico-biologique » (au sens de Simondon) semble conditionner l'approche de l'individualité. De fait, une idée qui domine toute la période 1880-1920, est que « l'autonomie des individus n'est pas entière » (Simondon, 1995, p. 186). Chez Perrier, l'individu est impliqué dans la colonie et les individus conservent entre eux des relations de nutrition et d'échanges. Chez les découvreurs de la symbiose animale (Brandt, Hertwig, mais aussi Famintsyn), l'individualité animale éclate entre les cellules de l'hôte et celles du symbiote ; l'autonomie de l'animal visible disparaît donc au profit de celle des deux partenaires, l'hôte et son symbiote³⁸⁸.

Déjà soulevé depuis Bergson, le rôle de l'individualité pour caractériser une association est déterminant pour Simondon. S'il est en continuité avec la philosophie du vivant du dix-neuvième siècle en reprenant la problématique principale et les observations réalisées concernant les associations biologiques, il apporte cependant une vision novatrice quant à la perception du processus lui-même qui amène à l'individualité.

Mais l'apport de la pensée de Simondon va plus loin : elle permet de concevoir ce système de schèmes sous l'angle du processus, c'est-à-dire, de penser la genèse historique et singulière d'un système de manières, sa détermination relative par ses rencontres individuantes passées, et son ouverture contrainte aux rencontres futures, qui sont susceptibles, par le biais des inventions individuantes, de générer des manières d'exister novatrices – à partir de la réserve exactative que constituent les manières incorporées dans le passé³⁸⁹.

Pour mieux comprendre l'apport de Simondon dans le rôle de l'individualité au sein des associations biologiques en général, et du commensalisme en particulier, il nous faut décrire les grandes lignes de l'individuation. Comme le mentionne B. Morizot, il s'agit d'un processus. Celui-ci est en perpétuel mouvement. Mais il n'a pas nécessairement de finalités. Il

Perrier E., L'adaptation aux conditions d'existence, *Revue scientifique*, 1882, 833-839.

Perrier E., *La philosophie zoologique avant Darwin*, Alcan, Paris, 1886.

Perrier E., *Le transformisme*, Baillière, Paris, 1888.

Perrier E., *La vie en action*, Flammarion, Paris, 1918.

Perrier E., *La terre avant l'Histoire*, Albin Michel, Paris, [1920], 1954.

Perrier E., *Lamarck*, Payot, Paris, 1925.

³⁸⁸ Perru O., *De la société à la symbiose, une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants. Vol. 1 : 1860-1930*, Vrin, Paris, 2010, 2^{ème} édition, pp. 273-274.

³⁸⁹ Morizot B., *Hasard et individuation. Penser la rencontre comme invention à la lumière de l'œuvre de Gilbert Simondon*, Thèse d'Université, Ecole Normale Supérieure de Lyon, Lyon, 2011, p. 484.

est enrichi de façon permanente, notamment par les contacts avec d'autres processus qui s'individualisent également. « L'individuation correspond à l'apparition de phases dans l'être qui sont des phases de l'être ; elle n'est pas une conséquence déposée au bord du devenir et isolée, mais cette opération même en train de s'accomplir³⁹⁰ ». Ce processus n'est pas en équilibre « stable », c'est-à-dire qui ne peut se modifier ou être modifié, il est en équilibre « métastable », c'est-à-dire d'apparence stable, fixe, d'un point de vue presque macroscopique, mais toujours en mouvement d'un point de vue microscopique.

L'individuation n'a pu être adéquatement pensée et décrite parce qu'on ne connaissait qu'une seule forme d'équilibre, l'équilibre stable ; on ne connaissait pas l'équilibre métastable ; l'être était implicitement supposé en état d'équilibre stable ; or, l'équilibre stable exclut le devenir, parce qu'il correspond au plus bas niveau d'énergie potentielle possible ; il est l'équilibre qui est atteint dans un système lorsque toutes les transformations possibles ont été réalisées et que plus aucune force n'existe ; tous les potentiels se sont actualisés, et le système ayant atteint son plus bas niveau énergétique ne peut se transformer à nouveau³⁹¹.

Simondon présente trois « types » d'individuations : l'individuation physique, l'individuation biologique et l'individuation psychique. Celles-ci sont toutes reliées. Notamment l'individuation « vitale » n'est pas étrangère à l'individuation physique³⁹². Cependant, les individuations physique, vitale (ou biologique) et psychique ne sont pas non plus dissociées du point de vue temporel. Ainsi que Simondon le réexplique dans ses cours des années 1970, le processus d'individuation biologique notamment a lieu en même temps que l'individuation physique. La complexité de la matière organique par rapport à la matière inorganique ne présuppose en rien l'agencement temporel du processus métastable.

On ne se représente pas, ici, la vie comme une complexification de la matière physique inerte, le miracle de l'émergence de l'organisation à partir de la matière physique inorganique. Car la réalité physique est elle-même organisée ; la matière vivante aussi, mais différemment. Il n'y a pas d'ordre de succession entre l'individuation physique et l'individuation vitale ; l'individuation vitale ne vient pas après mais pendant l'individuation physique (...) ce qui correspond à l'idée de néoténie, relative à l'ordre des vivants, à l'ensemble des niveaux d'individuation de la réalité³⁹³.

³⁹⁰ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 25.

³⁹¹ Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005, p. 26.

³⁹² Chateau J.-Y., *Le vocabulaire de Simondon*, Ellipses, Paris, 2008, p. 56.

ILFI signifie *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, référence de la thèse de Simondon rééditée en 2005.

³⁹³ Simondon G., *Communication et information, cours et conférences (1970)*, Editions de la transparence, Chatou, 2010, p. 37.

Le milieu, les différents tropismes, sont une pièce maîtresse de l'individuation en général et de l'individuation biologique en particulier. Or, c'est exactement ce que nous avons mentionné après avoir étudié la théorie transformiste de Rabaud. Si l'emploi de l'exemple de Rabaud peut être sujet à controverse quant à la validité scientifique de la théorie qu'il développe jusqu'au milieu du vingtième siècle, sans prendre en compte les nouvelles découvertes, l'individuation biologique de Simondon s'accorde néanmoins avec un aspect de cette théorie qui n'est pas nécessairement remis en cause, il s'agit bien des facteurs de contingence, dont le milieu. Grâce à ce milieu, « l'information » peut alors circuler. Il est alors possible de produire un état de métastabilité en utilisant l'information qui se propage grâce au milieu, grâce aux conditions extérieures³⁹⁴. Cet état d'individuation correspondant à un état métastable permet le passage de l'information par la « transduction ».

La transduction est, d'abord, « une opération physique, biologique, mentale, sociale, par laquelle une activité se propage de proche en proche à l'intérieur du domaine, en fondant cette propagation sur une structuration du domaine opérée de place en place: chaque région de structure constituée sert à la région suivante de principe de constitution, si bien qu'une modification s'étend ainsi progressivement en même temps que cette opération structurante. Un cristal, qui, à partir d'un germe très petit, grossit, et s'étend selon toutes les directions dans son eau-mère fournit l'image la plus simple de l'opération transductive; chaque couche moléculaire déjà constituée sert de base structurante à la couche en train de se former; le résultat est une structure réticulaire amplifiante. L'opération transductive est une individuation en progrès» (ILFI, 32-33). La transduction, en définissant une sorte d'opération, définit en même temps une structure du réel (...) ³⁹⁵.

Parallèlement à cette opération de transduction qui permet le passage de l'information, Simondon se refuse toujours à l'idée d'adaptation.

Or, la notion d'adaptation, avec la notion de fonction et de finalité fonctionnelle qui lui est liée, conduirait à envisager le devenir de la relation entre l'homme et le monde comme tendant vers un état d'équilibre stable, ce qui ne paraît pas exact dans le cas de l'homme, et ne l'est peut-être d'ailleurs pour aucun vivant³⁹⁶.

Ce refus de l'adaptation provient de la nécessité même qu'il y a un véritable processus d'information entre le milieu et les êtres, dans le cadre de l'individuation biologique. Il y a donc possibilité d'une transmission de l'information, et d'une variation de cette transmission qui va donc pouvoir moduler le processus lui-même.

³⁹⁴ Simondon G., *Du mode d'existence des objets techniques*, Aubier, Paris, 2008, p. 58.

³⁹⁵ Chateau J.-Y., *Le vocabulaire de Simondon*, Ellipses, Paris, 2008, pp. 110-111.

³⁹⁶ Simondon G., *Du mode d'existence des objets techniques*, Aubier, Paris, 2008, p. 156.

La critique de l'*adaptationnisme* présuppose que l'individu et le milieu ne peuvent pas préexister à la relation de l'un à l'autre ; cette *critique n'est pas quelque chose qui viendrait compléter la pensée de l'individuation, elle est la pensée de l'individuation*. Peu importe que le rapport entre la clé et la serrure soit d'instruction, de sélection, d'équilibration, de résolution, etc., si l'une et l'autre préexistent alors cela revient au même, on tombe dans une impasse³⁹⁷.

C'est, en fait, l'apport de la pensée biologique de Simondon : l'individuation comme « relation » avec le milieu en dehors de la préexistence des éléments qui entrent en relation. L'utilisation de Rabaud par Simondon est au fond, très utile pour sa démonstration d'une théorie de l'individuation. En effet, les exemples cités sont pour la plupart issus d'expérimentations et d'observations, (première caractéristique de la pensée biologique de Rabaud), ce qui rend leur utilisation toujours « valable scientifiquement » dans les années 1940 puis 1950. Ces exemples permettent un lien entre l'individuation physique et l'individuation biologique (en utilisant la deuxième caractéristique de la pensée de Rabaud), et Simondon va dépasser la pensée de Rabaud et particulièrement sa troisième caractéristique sur la contingence des facteurs environnants.

La pensée biologique de Simondon est une étude primordiale pour saisir sa théorie de l'individuation en particulier et sa philosophie en général, car elle est la pierre angulaire de l'ensemble de ses travaux : « [...] chez Simondon, dont le travail de recherche pour ILFI et MEOT était dirigé à juste titre par ce grand philosophe du vivant que fut Georges Canguilhem, la pensée de la technique dépend à son tour de la philosophie de la nature, dans la mesure où Simondon pense l'objet technique et son invention par une triple analogie avec le vivant (...) ³⁹⁸ ». Comprendre d'où vient sa pensée biologique, quelles sont les références utilisées va permettre d'apporter un éclairage supplémentaire à la question de l'unité de l'œuvre simondonienne. Ainsi, au sein de l'individuation biologique, processus en perpétuel mouvement, qui permet le passage de l'information, notamment avec le milieu, sans pour autant qu'il y ait pré-existence de ce dernier, et donc sans qu'il n'y ait d'adaptation, que devient l'individualité au sein des associations biologiques ?

³⁹⁷ Petit V., L'individuation du vivant, In : Barthélémy J.-H., sous la direction de, *Cahiers Simondon*, numéro 1, L'Harmattan, Paris, 2009, p. 59.

³⁹⁸ Barthélémy J.-H., Quel mode d'unité pour l'œuvre de Simondon? In : Barthélémy J.-H., sous la direction de, *Cahiers Simondon*, numéro 3, L'Harmattan, Paris, 2011, p. 135.

ILFI signifie *L'Individuation à la lumière des notions de forme et d'information*. MEOT signifie *Du Mode d'Existence des Objets Techniques*.

Tout d'abord, il faut noter la présentation par Simondon d'un « spectre » des associations biologiques, même s'il ne le mentionne pas explicitement, sa vision est bien celle de plusieurs types d'associations où aux extrêmes : soit il y a création d'une nouvelle individualité (c'est le cas de la symbiose), soit il y a destruction de l'hôte et/ ou du parasite, nous sommes donc dans le cas du parasitisme. Mais Simondon laisse la possibilité à tous les types « intermédiaires » d'associations biologiques. Qu'en serait-il du mutualisme par exemple ? Dans ce cas, les avantages apportés à l'hôte et au deuxième organisme pourraient permettre également une « réaction positive » à l'instar de la symbiose, en permettant une individualité propre d'émerger, en train de devenir, sans toutefois atteindre l'individualité « parfaite », comme le serait la symbiose. C'est-à-dire qu'il y aurait une possibilité de transmission d'information à un autre niveau qu'à celui des deux organismes constituant l'association.

Qu'en est-il alors du commensalisme ?

Si l'on considère l'individualité comme critère objectif de définition du commensalisme, on pourrait ainsi préciser que dans une telle association les deux individualités de chaque organisme en présence sont conservées, il n'y a notamment pas de réaction négative envers l'hôte (donc on ne tend pas vers une situation de parasitisme), mais il n'y a pas non plus d'individualité en train d'émerger, comme dans le cas du mutualisme, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de réaction positive. Au fond, cette assertion entre l'individualité et l'association revient à une définition négative, comme l'est la définition initiale de Van Beneden. Cette définition négative (ni réaction négative, ni réaction positive) laisse évidemment place à l'objection même d'Etienne Rabaud : au fond, n'est-ce pas simplement une contingence due à des facteurs extérieurs ? L'intérêt de la théorie de l'individuation de Simondon est justement d'interpréter les phénomènes de devenir de l'individualité comme un processus. Peut-être que d'un point de vue macroscopique, on ne voit pas les interactions plausibles, mais d'un point de vue microscopique, les forces en présence seraient toujours en mouvement, soit pour tendre vers une réaction positive, soit pour tendre vers une réaction négative. En ce sens, le commensalisme serait une association entre deux individualités dont l'état d'équilibre est métastable parfait, c'est-à-dire qu'il ne bascule ni vers le parasitisme, ni vers le mutualisme ou la symbiose. La métastabilité implique qu'il y a bien des phénomènes d'interaction comme la transmission d'information, comme la transduction. Ceci signifie que selon le temps et l'espace au sein desquels on analyse l'association dite commensale, il se pourrait qu'elle soit perçue comme une association à réaction positive, puis, dans un temps et un espace différent, comme une association à réaction négative.

Mais si l'on fait la moyenne au sein de ces temps et de ces espaces, celle-ci est égale à zéro. Au final, il n'y a pas de réaction négative ni positive. L'individualité nouvelle qui émerge dans le cas de la symbiose, ne peut alors émerger dans le cadre de cette association.

Partie II : Les modèles du commensalisme :
construire une science.
Microbiologie - Ecologie

Chapitre V

Le commensalisme : un concept qui défie le temps, l'exemple de la microbiologie

Lors de la première partie de notre thèse, nous avons montré que le concept de commensalisme a été théorisé durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle au sein des différentes disciplines de la zoologie, comme par exemple l'ichtyologie et la carcinologie. Nous avons montré que le concept est également étudié par les biologistes de la première moitié du vingtième siècle dans le contexte des débats des différentes théories transformistes. Ainsi, le commensalisme a pu « naître » avec le fixisme, bien que Pierre Joseph Van Beneden n'ait pas totalement rejeté le darwinisme. Le concept a ensuite été intégré notamment dans les théories néolamarckiennes qu'elles soient ou non totalement opposées au darwinisme (entre Maurice Caullery et Etienne Rabaud par exemple). Si ces théories ont persisté en France jusqu'au milieu du vingtième siècle, qu'en est-il après ? En effet, l'avènement de la génétique avec la découverte de la structure de l'acide désoxyribonucléique, publiée en 1953, si elle implique la fin de nombre de théories transformistes, implique-t-elle également la fin de nombre de concepts étudiés et plausiblement associés à ces théories ? Qu'en est-il plus spécifiquement du commensalisme ?

Le commensalisme est défini comme une association entre plusieurs espèces. Nous avons posé la problématique d'une association au sein d'une même espèce. Problématique qui s'étend jusqu'à la question de l'individu et de l'individuation d'un point de vue philosophique. Ainsi, la zoologie puis, nous le verrons, l'écologie, sont des sciences tout à fait adaptées d'une part à l'étude du commensalisme, mais aussi à l'intégration ou à la tentative d'intégration au sein de théories transformistes. Avec la disparition de celles-ci, en particulier du néo-lamarckisme, au moins en partie, il apparaît nécessaire de s'intéresser à un domaine scientifique connexe des précédents pour permettre une étude idoine du commensalisme, mais qui soit partiellement détaché des théories de l'évolution issues du dix-neuvième siècle. Or, une science va se développer en parallèle de la zoologie, suite à des découvertes majeures lors de la seconde moitié du dix-neuvième siècle, il s'agit de la microbiologie. Pourquoi le choix de cette science ?

L'objectif que nous nous fixons dans cette partie est de savoir si le commensalisme est utilisé après la première moitié du vingtième siècle. Etait-ce, ou est-ce un concept « historique » au

sens où les sciences contemporaines ne peuvent s'en saisir ? Pour répondre à cette question et établir une démonstration, il nous faut choisir une science qui se soit développée jusqu'à nos jours, en suivant notamment les avancées technologiques majeures de ces dernières décennies dans les sciences du vivant. Et de plus, il doit s'agir bien évidemment d'une science qui touche le vivant dans son ensemble. Un rapide survol de l'histoire de la microbiologie montre que cette science est en effet émergente durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle, il nous faut simplement citer le nom de Louis Pasteur (1822-1895) pour illustrer ce fait, mais les développements de la microbiologie et de l'infectiologie se poursuivent jusqu'au vingt-et-unième siècle, puisque les scientifiques de ce domaine font appel par exemple aux dernières technologies de biologie moléculaire et de séquençage très haut débit³⁹⁹ ou encore aux dernières avancées en immunologie. Si, sur le plan temporel la microbiologie est adaptée, il faut également que cette science, qui est clairement une science du vivant, étudie le commensalisme, c'est-à-dire une association biologique spécifique. Ce point est critique pour l'argumentation d'une temporalité et d'une pérennité du commensalisme au-delà de la première moitié du vingtième siècle. Or, nous avons illustré la première partie de notre thèse avec de nombreux exemples, mais ceux-ci ne concernaient pas l'être humain. La spécificité de la microbiologie est qu'il s'agit d'une science qui s'applique à l'être humain. Qu'en est-il du commensalisme ? Peut-il s'appliquer à l'être humain ?

Tout d'abord, constatons que, d'un point de vue historique, le concept de commensalisme, distinct du parasitisme et du mutualisme est développé dès la fin des années 1860 (article de 1869 exactement) et poursuivi dans les années 1870 avec la parution de l'ouvrage de Pierre-Joseph Van Beneden en 1875 (traduit dans plusieurs langues), et que, lors du dernier quart du dix-neuvième siècle la médecine vit une « révolution » scientifique avec les recherches sur les maladies infectieuses, les questions de l'immunité, et de la vaccination. Or, comme cela est aujourd'hui le cas, le commensalisme semble pouvoir être employé dans le domaine de la « flore microbienne commensale ». Le corps humain contient des bactéries non nécessairement pathogènes. Il semble donc, de prime abord, qu'à travers l'étude de cette flore microbienne au sein du corps humain, mais aussi au sein d'animaux comme les bovins, il puisse être possible d'adapter et d'étudier le « commensalisme » comme une association entre les commensaux (les bactéries) et leur hôte (l'homme, les bovins etc...). Si cette hypothèse est vérifiée, nous pourrions savoir si le commensalisme n'est pas un concept « mort ». Nous pourrions, en vue de répondre directement à notre objectif, analyser ce concept en

³⁹⁹ Dedet J.-P., *La microbiologie, des origines aux maladies émergentes*, Dunod, Paris, 2007.

microbiologie uniquement à partir de la seconde moitié du vingtième siècle, c'est en effet l'objectif principal : si le commensalisme est étudié au sein d'une science contemporaine, il n'est donc pas désuet. Cependant nous nous sommes également posé la question, d'un point de vue historique, du commensalisme en microbiologie depuis la seconde moitié du dix-neuvième siècle. N'étant pas l'objet principal de notre étude, nous donnerons ci-après les éléments à notre disposition et les hypothèses que nous faisons émerger, sans toutefois apporter de réponses plus précises. Ce travail sera un travail annexe qui pourra être entrepris par les historiens spécialistes de la microbiologie de cette époque.

1) La microbiologie du milieu du dix-neuvième siècle au milieu du vingtième siècle : quelle place pour le commensalisme ?

L'émergence en parallèle de l'étude des maladies infectieuses chez l'être humain, et du concept de commensalisme en zoologie durant le dernier quart du dix-neuvième siècle pose implicitement la question d'une adaptation du concept de commensalisme au sein de cette science émergente. Est-ce que la microbiologie s'est développée en « dehors » de la zoologie, sans en emprunter quelques concepts ? Ou est-ce qu'il y a eu un « transfert » notamment du concept de commensalisme dans le domaine médical et plus précisément dans l'étude des pathologies infectieuses ?

Cette question est fondamentale dans la compréhension d'une potentielle continuité du concept de commensalisme au-delà de sa science d'application initiale. Or, nous avons vu que l'impact des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden, et que l'aura du personnage lui-même ne se cantonnent pas uniquement à l'université dans laquelle il a exercé durant plusieurs décennies. Les quelques trois cents publications, dont celles sur le commensalisme traduites en plusieurs langues, ont permis une reconnaissance internationale de ses travaux en général et des études d'associations biologiques en particulier. Une science émergente, comme la microbiologie (et nous le verrons également avec l'écologie), possède déjà de solides fondations, *id est* des travaux antérieurs qui sont réutilisés et remis en cause, des méthodes qui sont adaptées selon les découvertes, des concepts existants qui sont réadaptés pour permettre un langage nouveau singularisant et démarquant la science nouvelle des autres. Que pouvons-nous évoquer au sujet du commensalisme ? Est-il un concept repris par les microbiologistes, et clairement issu des travaux de Van Beneden ? Pourquoi les microbiologistes reprendraient-ils ce concept ?

Les liens entre la microbiologie et la zoologie sont forts. L'un des points communs est l'aspect médical. En effet, bien que les microbiologistes et les zoologistes ne s'attachent pas nécessairement à une application en médecine, donc sur l'être humain, non seulement les applications peuvent exister, mais les analogies anthropomorphiques restent toujours très présentes. Nous avons en effet illustré la définition du commensalisme par Pierre-Joseph Van Beneden avec un style et des analogies relevant de la société humaine.

De plus, la formation même d'un certain nombre de zoologistes du dix-neuvième siècle, jusqu'au début du vingtième siècle crée un lien direct entre la médecine et la zoologie, puisqu'ils ont entrepris des études médicales, jusqu'au doctorat. Les zoologistes ayant ce cursus initial le poursuivent par leur thèse ès sciences en zoologie et délaissent alors la pratique médicale. Nous avons mentionné la biographie de quelques noms ayant suivi ce parcours, il s'agit de Pierre-Joseph Van Beneden lui-même, d'Henri de Lacaze-Duthiers, mais aussi d'Etienne Rabaud durant la fin du dix-neuvième siècle. Il est donc tout à fait plausible que les zoologistes initialement au dix-neuvième siècle puis les microbiologistes au vingtième siècle gardent un « langage commun » provenant des liens forts entre ces sciences, avec la médecine comme point d'ancrage. Qu'en est-il justement au niveau du langage : le commensalisme, s'il est d'un emploi courant par les zoologistes durant le dernier quart du dix-neuvième siècle, est-il employé par les microbiologistes jusqu'au premier quart du vingtième siècle ? L'étude des textes en microbiologie eux-mêmes permet de poser l'hypothèse d'un lien direct entre les travaux menés en zoologie et ceux menés en microbiologie dans le dernier quart du dix-neuvième siècle. Nous avons recherché des articles scientifiques en microbiologie qui pouvaient évoquer le concept de commensalisme. Il n'y a aucun élément précis d'un emploi direct du commensalisme en microbiologie à la fin du dix-neuvième siècle⁴⁰⁰, début du vingtième siècle, comme cela est le cas dans d'autres disciplines⁴⁰¹. Cependant, le terme est employé dans divers articles, le concept demeure également. Nous allons aborder les différents microbiologistes qui emploient le terme de commensalisme.

⁴⁰⁰ Nous avons consulté les archives de l'Institut Pasteur, mais aucun élément concret, avec des articles ou manuscrits, ne concerne exclusivement sur le commensalisme.

⁴⁰¹ En particulier en écologie, Eugenius Warming en 1898 reprend le concept de commensalisme en botanique, et il donne explicitement la paternité du concept à Pierre-Joseph Van Beneden, en citant son ouvrage de 1875.

a) Giuseppe Sanarelli (1864-1940) – André Chantemesse (1851-1919) – Fernand Widal (1862-1929)

En 1892, dans les *Annales de L'Institut Pasteur*, le sujet abordé est celui de la fièvre typhoïde. L'un des scientifiques majeurs dans ces recherches est Giuseppe Sanarelli (1864-1940). Sanarelli est médecin de formation, microbiologiste, ayant travaillé avec Louis Pasteur. Il connaît ainsi de par ses recherches de futurs et brillants microbiologistes comme Emile Roux (1853-1933), Emile Duclaux (1840-1904) ou encore Elie Metchnikoff (1845-1916). En Italie, il exerce à l'université de Sienne, de Bologne, puis de Rome dans les années 1910.

Ayant l'occasion de rendre hommage, comme Italien, au grand Maître de toute notre époque scientifique, Louis Pasteur, je crois que la manière de l'honorer est de rappeler la validité essentielle de son enseignement dans l'œuvre d'un de ses disciples italiens. Il s'agit ici de Giuseppe Sanarelli, un des derniers élèves directs de Pasteur, mais néanmoins un de ceux qu'il aimait et qu'il estimait le plus. Giuseppe Sanarelli, un des hygiénistes et microbiologistes italiens les plus prestigieux, Professeur d'Hygiène à l'Université de Rome vécut à côté de Pasteur, dans son Institut, de 1892 à 1894, en se liant d'amitié avec Roux, Metchnikoff et Duclaux pendant toute sa vie⁴⁰².

Cependant, si le concept de commensalisme est employé dans certaines de ses publications, ce n'est pas l'objet principal des recherches de Sanarelli. L'objectif est en effet de déterminer l'étiologie de la fièvre typhoïde (bacille d'Eberth) et d'envisager des thérapeutiques possibles. En tant qu'hygiéniste, il souhaite voir diminuer la mortalité due aux pathologies infectieuses dont l'étiologie vient d'être découverte. Et l'objectif général est de comprendre les mécanismes physiopathologiques afin de pouvoir les enrayer.

Ces recherches sont encore bien loin de donner une conception précise de la maladie déterminée par le bacille d'Eberth. La fièvre typhoïde est un processus morbide trop compliqué pour qu'il puisse être suffisamment éclairci par les résultats que j'expose dans la présente publication. Il reste encore à étudier les rapports qui lient le bacille d'Eberth avec les désordres de l'appareil digestif, l'action directe des toxines typhiques sur l'organisme, le mécanisme de l'immunité acquise, et la manière d'agir du sérum thérapeutique, enfin il resterait à expérimenter l'efficacité de ce dernier sur l'homme malade⁴⁰³.

⁴⁰² Pazzini A., Sanarelli, élève et continuateur italien de Pasteur, *Histoire des sciences médicales*, 1973, 7(4), 344-345, p. 344.

⁴⁰³ Sanarelli J., Eudes sur la fièvre typhoïde expérimentale. *Annales de l'institut Pasteur*, 1892, 11, 721-754, p. 753.

Dans le même numéro des Annales de l'Institut Pasteur, un autre scientifique emploie le terme de commensalisme. Le concept est mentionné une fois dans un article également centré sur la thérapeutique : « Les produits solubles de divers microbes, commensaux habituels de l'homme (streptocoques, etc.), injectés aux animaux favorisent l'infection par le bacille d'Eberth (...)»⁴⁰⁴. Cet article est rédigé par André Chantemesse (1851-1919) et Fernand Widal (1862-1929). Ils exposent leurs expérimentations sur des animaux : ils inoculent la fièvre typhoïde et ajoutent ultérieurement un sérum. Les débouchés de ces travaux seront majeurs en microbiologie. Notons au passage la mention « Travail du laboratoire de M. le professeur Cornil » en première page de cet article. Victor André Cornil (1837-1908) a déjà été évoqué concernant les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme et ses commentaires très positifs sur le sujet. Chantemesse est également médecin, biologiste. Il soutient une thèse de doctorat intitulée *Etude sur la méningite tuberculeuse de l'adulte : les formes anormales en particulier*, en 1884. A l'issue, il se rend au laboratoire de Robert Koch (1843-1910) et revient en France en 1886 pour travailler sur la fièvre typhoïde. Il met au point une technique de diagnostic avec Fernand Widal⁴⁰⁵, alors médecin des hôpitaux⁴⁰⁶. Ce test diagnostique est fondé sur la propriété agglutinative du sang des malades⁴⁰⁷. Widal développe ensuite un vaccin contre la fièvre typhoïde. Il sera membre de l'Académie de médecine et de l'Académie des sciences à la fin des années 1910.

Nous voyons donc que le concept de commensalisme est connu des scientifiques de l'Institut Pasteur. D'ailleurs, s'il ne l'évoque pas directement en 1892, Sanarelli le mentionne clairement dans un article de 1897, toujours dans *Annales de L'Institut Pasteur*, mais dans d'autres circonstances. En évoquant le bacille ictéroïde, il signale :

⁴⁰⁴ Chantemesse A., Widal F., Etude expérimentale sur l'exaltation, l'immunisation et la thérapeutique de l'infection typhique. *Annales de l'institut Pasteur*, 1892, 11, 755-782, p. 781.

⁴⁰⁵ Chantemesse A., Widal F., *De l'immunité contre le virus de la fièvre typhoïde conférée par des substances solubles*, Charaire, Sceaux, 1888.

⁴⁰⁶ Guillemin J.H., *Contribution au procédé de Widal pour le diagnostic de la fièvre typhoïde par la séroration*, Masson, Paris, 1899.

⁴⁰⁷ Guillemin J.H., *Contribution au procédé de Widal pour le diagnostic de la fièvre typhoïde par la séroration*, Masson, Paris, 1899, p. 5.

Cet étrange phénomène de parasitisme est peut-être la cause principale de l'acclimatation facile de la fièvre jaune à bord des navires. La légendaire chaleur humide et le manque de ventilation seraient alors des conditions directement favorables au développement des moisissures, et indirectement favorables à la vitalité des bacilles ictéroïdes. Ce phénomène de *commensalisme*, analogue à celui que M. Metchnikoff a déjà signalé depuis longtemps pour le vibron cholérique, explique aussi beaucoup d'autres observations pratiques bien connues, que nous fournit l'histoire épidémiologique de la fièvre jaune, et sur lesquelles je crois inutile de m'étendre d'avantage⁴⁰⁸.

Si Sanarelli évoque le commensalisme, l'emploi n'est pas du tout clair dans ce cadre scientifique. En effet, il le décrit initialement comme un phénomène de parasitisme. Puis il emploie le terme de commensalisme. A la fin de son article, il s'agit alors de « symbiose ».

Il s'agit de cette étrange symbiose que nous avons signalée entre le *bac. Ictéroïde* et les moisissures. Ces dernières se sont révélées comme les protectrices naturelles de l'agent spécifique de la fièvre jaune, car c'est seulement grâce à leur intervention que ce dernier peut trouver la force de vivre et de se multiplier, là où l'impropriété du milieu nutritif ou l'action défavorable de températures dysgénésiques lui rendraient l'existence tout à fait impossible⁴⁰⁹.

Les circonstances sont différentes, puisqu'il ne s'agit pas d'une association biologique entre des bactéries et l'être humain comme hôte mais une association biologique entre le bacille et les moisissures. Cette association relève donc plus des exemples que l'on a pu retrouver en zoologie. Par ailleurs, les différents types d'associations sont évoqués : le parasitisme dans un premier temps, le commensalisme ensuite et enfin la symbiose. Les justifications de l'utilisation de chaque terme ne sont pas exprimées. Si cette absence de justification entraîne une confusion, le développement et le contexte de l'article peuvent permettre d'y voir au contraire une ligne directrice. L'objectif même de Sanarelli est de montrer que le développement des moisissures est un signe majeur à prendre en compte pour l'étude des mécanismes physiopathologiques. Ainsi, au début du raisonnement, cette association est décrite comme une forme de parasitisme. Il s'agit alors d'une idée préconçue : les moisissures sont nécessairement source de parasitisme. Puis, Sanarelli veut montrer qu'il existe une synergie entre ces moisissures et le bacille. L'emploi du commensalisme permet de poser sa problématique en mentionnant qu'il n'y a pas nécessairement un désavantage pour le bacille. A l'issue des expérimentations scientifiques et des observations qu'il décrit durant son article, il en conclut qu'il y a un avantage apporté au bacille et réciproquement, il emploie alors le

⁴⁰⁸ Sanarelli J., Etiologie et pathogénie de la fièvre jaune. *Annales de l'institut Pasteur*, 1897, 11, 673-698, pp. 689-690.

⁴⁰⁹ Sanarelli J., Etiologie et pathogénie de la fièvre jaune. *Annales de l'institut Pasteur*, 1897, 11, 673-698, p. 697.

terme de symbiose. Si Sanarelli, Chantemesse et Widal connaissent le concept et l'emploi sans que ce soit l'objet principal d'étude, y a-t-il d'autres scientifiques, microbiologistes, qui vont également suivre cette ligne ?

b) Arthur Hugenschmidt (1862-1929)

Arthur Hugenschmidt (1862-1929) réalise ses études de médecine à la faculté de Paris et à l'université de Pennsylvanie⁴¹⁰. Il se spécialise en odontologie et en stomatologie. Après avoir exercé auprès du Dr Thomas Evans (1823-1897), dentiste notamment de Napoléon III et de la comtesse Eugénie de Montijo, il s'installe dans un cabinet à Paris. Il serait un fils illégitime de Napoléon III⁴¹¹. Nombre de ses patients étaient de grands noms à l'image de Clémenceau. Il sut garder les confidences de ceux-ci⁴¹². Au niveau scientifique, il s'intéresse aux bactéries présentes dans la cavité buccale⁴¹³. En 1896, travaillant dans le laboratoire d'Elie Metchnikoff (1845-1916), il utilise le terme et le concept de commensalisme en parlant de « l'atténuation de la virulence des microbes pathogènes qui sont les commensaux habituels de la cavité bucco-pharyngée (...)»⁴¹⁴. Il évoque également :

La bouche, sans cesse traversée par l'air extérieur, les aliments et les boissons, présentant, d'autre part, des conditions de chaleur, d'humidité et d'alcalinisation parfaite, est le réceptacle d'un nombre considérable d'espèces microbiennes. De celles-ci, la plupart sont des saprophytes inoffensifs essentiellement variables selon les individus, les ingesta, le moment même où a été pratiqué l'examen : ils ne nous occuperont pas ici ; d'autres espèces, au contraire, se sont acclimatées, vivent en commensales de notre cavité bucco-pharyngée, et constituent, à proprement parler, la flore buccale et doivent nous arrêter au début de cette étude, car c'est avec elles que doit compter le chirurgien qui opère sur la muqueuse buccale⁴¹⁵.

L'approche de Hugenschmidt est extrêmement intéressante, puisqu'elle débute en effet par l'étude des bactéries dites commensales, c'est-à-dire qu'il souhaite d'abord comprendre les patients « normaux » pour comprendre ultérieurement le pathogène.

⁴¹⁰ Monier L., Arthur Hugenschmidt, *Revue de Stomatologie*, 1929, 31(11), 793-796.

⁴¹¹ Besombes A., Odonto-stomatologie et diplomatie de l'impératrice Eugénie à Clémenceau, *Histoire des Sciences Médicales*, 1983, 17(1), 13-22.

⁴¹² Besombes A., Odonto-stomatologie et diplomatie de l'impératrice Eugénie à Clémenceau, *Histoire des Sciences Médicales*, 1983, 17(1), 13-22, p. 22.

⁴¹³ Hugenschmidt A., *Des complications infectieuses buccales et dentaires de la grippe pendant les épidémies de 1889-90 et 91-92*, Bataille, Paris, 1892.

⁴¹⁴ Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, Editeur G. Steinheil, Paris, 1896, p. 66.

⁴¹⁵ Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, Editeur G. Steinheil, Paris, 1896, p. 7.

Bien plus important que le précédent est encore le streptocoque, signalé par M. Netter dans 5 p. 100 des cas dans la bouche normale, mais que les recherches récentes de MM. Fernand Widal et F. Bezançon nous montrent comme un hôte constant aussi fréquent dans la bouche normale que le colibacille dans l'intestin. Ce streptocoque, et c'est là un point sur lequel nous insistons spécialement, vit, comme les recherches de MM. Widal et Bezançon l'ont montré, dans la bouche à l'état de pur saprophyte, il est absolument dénué de virulence, puisque l'inoculation de vingt échantillons n'a pu donner, dans aucun cas, de lésions à la souris et au lapin⁴¹⁶.

Les scientifiques, tel Widal, ont donc conscience de la nécessité de décrire les espèces microbiennes présentes, « commensales ». Ainsi, dans différentes parties du corps, les microbes sont identifiés.

A la surface de la conjonctive, végètent de nombreux microbes, mais on peut cependant considérer l'appareil oculo-lacrymal comme relativement aseptique, aseptie que Valude a attribuée en partie au rôle bactéricide des larmes. L'étude de microbes de la cavité vaginale nous donne des renseignements de même nature. Les travaux de Winter, de Widal, de Doederlein, de Stroganoff, de Kroenig et Menge, en même temps qu'ils nous renseignent sur la flore de cette cavité, nous y montrent les espèces microbiennes dénuées de virulence ; des espèces pathogènes, introduites expérimentalement dans le vagin, comme l'a vu Stroganoff sur la lapine et Menge chez la femme, ne tardent pas à disparaître rapidement ; là encore de nombreuses causes sont invoquées, la sécrétion acide, les propriétés bactéricides des sécrétions et surtout du mucus (Stroganoff), enfin la concurrence vitale et la leucocytose qui s'accomplirait dans l'intérieur même de la cavité⁴¹⁷.

En débutant les travaux pour dénombrer les espèces microbiennes présentes au sein du corps humain et en expérimentant chez les animaux, l'enjeu est alors de déterminer si ces espèces qualifiées de commensales, restent commensales ou peuvent devenir pathogènes, et si oui, sous quelles conditions extérieures. Un autre sujet de recherche qui apparaît dès la fin du dix-neuvième siècle est « la concurrence vitale ». En effet, avec cette assertion, c'est une vision darwinienne qui est mise en relief. La compétition entre les souches bactériennes en présence est déjà supposée et démontrée par les scientifiques de l'époque, sans les moyens technologiques à leur disposition pour vérifier les modèles supputés.

⁴¹⁶ Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, Editeur G. Steinheil, Paris, 1896, p. 8.

⁴¹⁷ Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, Editeur G. Steinheil, Paris, 1896, p. 13-14.

Les saprophytes vulgaires de la salive sont donc ceux qui, dans la concurrence entre les espèces, ont sans doute le plus de chance d'être victorieux et de refréner le développement d'autres microbes, se rencontrant accidentellement dans la bouche. M. Metchnikoff n'a-t'il pas démontré qu'il existe des microbes empêchants, c'est-à-dire des microbes dont la présence est tout particulièrement sensible à certaines espèces microbiennes ? N'a-t-on pas pu se convaincre, grâce aux recherches de cet auteur, que cette influence des microbes entre eux est tellement importante, qu'elle a pu servir à expliquer des faits d'épidémiologie restés jusqu'à présent inexplicables ? Cette concurrence vitale, nous la voyons partout comme un des principaux agents de destruction des bactéries introduites accidentellement dans un milieu ; c'est elle qui explique pourquoi des microbes pathogènes tels que le bacille d'Eberth, le bacille du charbon, introduits dans l'eau, y disparaissent rapidement, et qui nous permettent de comprendre l'épuration spontanée des eaux des fleuves⁴¹⁸.

Le spécialiste en odontologie et en stomatologie qu'était Arthur Hugenschmidt montre l'étendue du questionnement et des avancées sur le commensalisme. Qu'en est-il d'autres scientifiques microbiologistes de l'époque ?

c) Elie Metchnikoff (1845-1916)

Nous retrouvons également le terme et le concept employés par Elie Metchnikoff lui-même, élève de Louis Pasteur, et reprenant son laboratoire. Sa renommée est immense, obtenant le prix Nobel de physiologie et de médecine en 1908 pour ses découvertes sur le mécanisme de phagocytose⁴¹⁹. Très tôt, il prend conscience du « rôle » des bactéries⁴²⁰ et il mentionne ainsi dès 1890 : « La culture joint donc sa puissance à celle des microbes, ou plutôt il se produit, entre la plante et les infiniment petits, une de ces symbioses où les deux commensaux

⁴¹⁸ Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, Editeur G. Steinheil, Paris, 1896, p. 57.

⁴¹⁹ Delaunay A., Elie Metchnikoff 1845-1916, In : *L'Institut Pasteur, un nouveau siècle, 1887, 1987, 2087*, Institut Pasteur, Paris, 1987, 1(5).

Tauber A.I., Chernyak L., *Metchnikoff and the origins of immunology : from metaphor to theory*, Oxford University Press, New York, 1991.

Tauber A.I., Metchnikoff and the phagocytosis theory, *Nature reviews, Molecular Cell Biology*, 2003, 4(11), 897-901.

Silverstein A.M., Development of the concept of immunologic specificity, *Cellular Immunology*, 1982, 67, 396-409.

Gordon S., Elie Metchnikoff : father of natural immunity, *European Journal of Immunology*, 2008, 38(12), 3257-3264.

⁴²⁰ Metchnikoff E., Sur la lutte des cellules de l'organisme contre l'invasion des microbes, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1887, 1, 321-326.

Metchnikoff E., Contribution à l'étude du pléiomorphisme des bactéries, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889, 3, 61-68.

Metchnikoff E., Note sur le pléiomorphisme des bactéries, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889, 3, 265-267.

s'exaltent l'un l'autre. Je ne parle pas de l'avantage social de la combinaison. Je ne veux pas quitter le terrain scientifique, et je passe de suite au chapitre des inconvénients⁴²¹. »

Un an plus tard, nous voyons également l'utilisation du concept de commensalisme, mais en zoologie. Nous avons retrouvé l'exemple des éponges et des algues. En effet, Metchnikoff donne des leçons sur le sujet de l'inflammation, en zoologie tout d'abord.

Ainsi connaît-on un grand nombre de commensaux des éponges, à partir des algues (zoochlorelles et zooxantelles) qui habitent l'intérieur des cellules mésodermiques, jusqu'aux polypiers (*Stephanoscyphus*), annélides et crustacés qui s'abritent dans les canaux et le parenchyme des spongiaires. Jusqu'à présent, on ne connaît pas encore de véritables parasites, ni par conséquent de maladies infectieuses de ces animaux. Cela peut tenir d'un côté à l'efficacité des phagocytes qui détruisent les microbes entrés à l'intérieur des éponges, mais aussi à l'insuffisance de nos connaissances sur le sujet⁴²².

Les hypothèses présentées par Metchnikoff de l'absence de maladies infectieuses chez les éponges mettent en relief les problématiques posées durant tout le vingtième siècle à propos du commensalisme, de ses liens avec la pathogénicité ainsi qu'avec l'immunité⁴²³. En effet, il émet tout d'abord l'hypothèse d'une efficacité des phagocytes, ayant inhibé toute possibilité pour un microbe d'induire une pathologie. De fait, il laisse de côté la possibilité d'un rôle du « grand nombre de commensaux » qui sont pourtant présents au sein des éponges. Sa deuxième hypothèse est simplement une ouverture vague vers d'autres recherches à mener, puisqu'il mentionne « l'insuffisance de nos connaissances sur le sujet ». Les extrapolations les plus diverses peuvent être ici formulées, cependant, sans nous engager dans cette voie, nous pouvons noter qu'il décrit toujours les commensaux en rapport avec le concept de parasitisme. Nous pouvons noter d'autre part que les questions de l'inflammation et de l'immunité sont liées, mais que le rôle potentiel des commensaux n'est pas à la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle clairement évoqué.

Elie Metchnikoff est zoologiste de formation⁴²⁴. Ainsi, à la fin des années 1860 et au début des années 1870, Metchnikoff est professeur de zoologie à Odessa. Il travaille en particulier sur des exemples de zoologie marine comme sur les Ascidies⁴²⁵. Nous pouvons tout à fait

⁴²¹ Metchnikoff E., Etudes sur l'immunité, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890,4, 193-256, p. 242

⁴²² Metchnikoff E., 1892, *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, faites à l'Institut Pasteur en Avril et mai 1891*, Masson, Paris, pp. 63-64.

⁴²³ Silverstein A.M., Development of the concept of immunologic specificity, *Cellular Immunology*, 1982, 67, 396-409.

Gordon S., Elie Metchnikoff : father of natural immunity, *European Journal of Immunology*, 2008, 38(12), 3257-3264.

⁴²⁴ Metchnikoff O., *Vie d'Elie Metchnikoff 1845-1916*, Hachette, Paris, 1920.

⁴²⁵ Metchnikoff E., Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 1872, 22, pp. 339-347.

considérer, vu la portée des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden à cette époque que Metchnikoff ait connaissance du concept de commensalisme. En effet, il évoque ainsi dans son ouvrage de 1901, le cas de parasites devenant commensaux, dans le cadre général de l'immunité des organismes unicellulaires.

Nous assistons ici à un exemple d'immunité naturelle, due à la digestion intra-cellulaire. Dans le cas contraire, c'est-à-dire lorsque l'organisme étranger résiste à cette action digestive, il s'installe définitivement dans le corps du protozoaire. Si le parasite ne se reproduit qu'en petit nombre, n'excrète aucun poison et, en général, n'exerce aucune influence nuisible sur son hôte, il devient facilement son commensal. Aussi, il n'est pas rare de trouver dans le contenu des infusoires et des radiolaires des petits organismes végétaux des genres Zoochlorelles ou Zooxanthes qui non seulement ne provoquent aucune maladie, mais peuvent même, grâce à l'assimilation de l'acide carbonique, être utiles pour leurs hôtes⁴²⁶.

En apportant un point de vue de zoologiste, Metchnikoff présente dans ce chapitre concernant l'immunité chez les organismes unicellulaires, les trois types d'association déjà relevés par Pierre-Joseph Van Beneden. Il évoque en premier lieu le parasitisme, comme le fit son aîné dans son ouvrage de 1875, puis mentionne que, dans un certain état (celui où la digestion n'a pas lieu), le commensalisme (l'état de commensal) est présent. Enfin, un avantage peut même être apporté à l'hôte (l'assimilation de l'acide carbonique), il s'agit alors d'une association illustrant le mutualisme. Il ne fait ainsi aucun doute de la connaissance scientifique des associations en zoologie par Metchnikoff. Dans ce même ouvrage de 1901, le principal sujet est l'immunité instaurée comparativement aux maladies infectieuses. Cet ouvrage reprend cependant des analyses bien antérieures.

Ces éléments confirment, de plus, la connaissance de Metchnikoff des différentes associations biologiques : commensalisme, parasitisme, mutualisme, et l'emploi de cette connaissance dans le domaine émergent de la microbiologie (avec les thématiques principales de l'inflammation et de l'immunité), mais avec des exemples principaux en zoologie (comme avec les éponges). A-t-il pu pour autant évoquer la possibilité de l'existence de commensaux au sein de l'être humain, et lier cette existence aux problématiques de l'immunité et de l'inflammation ? La question n'est pas résolue par ce premier argument, mais constitue une piste de recherche importante concernant la continuité du concept de commensalisme dans les sciences du vivant. De plus, l'un de ces microbiologistes précédemment cités, Metchnikoff,

⁴²⁶ Metchnikoff E., *L'immunité dans les maladies infectieuses*, Masson, Paris, 1901, p. 19.

Sanarelli, Widal, Chantemesse, Hugenschmidt peut être le « passeur » du concept de commensalisme entre la zoologie et la microbiologie humaine.

Les travaux initiés par Louis Pasteur et poursuivis par ses élèves sont probablement à l'origine du questionnement du commensalisme en microbiologie.

Pourquoi, cependant, aucune étude en microbiologie n'est-elle entreprise à la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle pour expérimenter le commensalisme entre les bactéries dites commensales et leur hôte : l'être humain, ou encore entre les micro-organismes eux-mêmes ?

Une réponse que nous pouvons apporter provient de la technologie. Comme nous allons le voir dans les développements ultérieurs de ce chapitre, la technologie à disposition des scientifiques de l'époque ne permettait pas de comparer des éléments avec les bactéries dites « commensales » et sans ces bactéries, afin de voir s'il y a un effet produit sur l'hôte, donc un avantage ou un désavantage. Ce moyen sera développé dans la deuxième moitié du vingtième siècle, et d'abord en microbiologie animale.

Le sujet « commensalisme/pathogénicité » est cependant posé dès le dernier quart du dix-neuvième siècle avec Louis Pasteur, puis, avec ses élèves, dont Elie Metchnikoff, ayant permis de saisir le concept de commensalisme en zoologie et de le transposer dans la discipline naissante que devient la microbiologie zoologique. Le lien n'est pas encore directement établi en microbiologie humaine. Le terme de « bactérie commensale » reste d'un emploi discret, corrélé au concept développé en zoologie par Pierre-Joseph Van Beneden, mais la problématique n'est pas encore clairement explicitée. L'objectif principal des scientifiques de l'Institut Pasteur et de leurs homologues en Europe et dans le monde reste le développement de thérapeutiques contre les infections. Cependant, à l'issue des recherches menées essentiellement pour caractériser les bactéries pathogènes, des travaux, durant la première moitié du vingtième siècle, vont se consacrer à une modélisation mathématique des liens entre bactéries, puis de leur rôle plausible sur l'organisme hôte, qui pourra être l'homme.

2) Le commensalisme en microbiologie durant la première moitié du vingtième siècle : les modélisations mathématiques

Trois types de recherche émergent alors durant le vingtième siècle dans le domaine de la microbiologie : les interactions bactéries-bactéries, les interactions bactéries-animal et les interactions bactéries-homme. Le premier domaine est, en fait, celui abordé par les modélisations, car il s'agit d'un problème mathématique caractérisant deux populations et

leurs liens. Les travaux de Lotka et Volterra apparaissent alors tout à fait adaptés et ont lieu durant les années 1920. Le deuxième domaine demande une approche expérimentale nouvelle, permettant de quantifier si besoin les interactions entre bactéries et un hôte animal. En effet, un animal dépourvu de bactéries était nécessaire pour démontrer scientifiquement le rôle des bactéries, ce qui n'a été possible d'un point de vue technique que durant l'après-guerre (1950). Enfin, le troisième domaine procède des deux premiers domaines, demandant également des avancées techniques et technologiques apparues durant la seconde moitié du vingtième siècle et durant le vingt-et-unième siècle, comme avec l'étude du microbiome que nous développerons.

Le commensalisme en microbiologie semble issu du dix-neuvième siècle, par les travaux des zoologistes. Cependant il n'est pas un enjeu majeur en lui-même pour les microbiologistes. Leur intérêt se tourne vers la pathogénicité, vers la catégorisation des différentes maladies infectieuses nouvellement découvertes. Le commensalisme est alors séparé de la pathogénicité. Si la question du « rôle » des bactéries commensales de l'homme ou de l'animal est posée dès Louis Pasteur (nous reviendrons notamment sur la discipline qu'est la gnotoxénie, développée simultanément avec la microbiologie, mais dont les outils technologiques ne seront disponibles que durant la seconde moitié du vingtième siècle), l'expérimentation n'est pas concevable, du fait de l'attente d'un « saut technologique », imposant par là une possible « révolution scientifique » au sens de Kuhn, bien que les paradigmes soient poursuivis, le concept de commensalisme étant par exemple toujours employé. Cependant, si l'expérimentation n'est pas possible, la réflexion est portée sur le versant épistémologique d'une part, et sur le versant des modélisations mathématiques d'autre part.

En effet, la problématique est quelque peu modifiée afin de savoir tout d'abord, non plus ce que produit la population bactérienne sur son hôte, mais ce que « des » populations bactériennes produisent les unes sur les autres. Ainsi, l'hôte est perçu comme « l'environnement » au sein duquel des bactéries différentes, dites « commensales » vont interagir. Ainsi, la problématique du commensalisme est déviée vers la problématique d'associations biologiques vivant dans un environnement donné, dont certains peuvent être proies et d'autres prédateurs. Ce système est tout d'abord évoqué dans le cadre des écosystèmes (et donc de l'écologie, considérée en tant que discipline scientifique), et sera repris pour les « populations » microbiennes. Dans cette acception, il s'agira alors du développement de l'écologie microbienne, concept développé dans la seconde moitié du vingtième siècle. Cependant, les fondements même de cette étude populationnelle sont issus

de travaux des années 1920. S'ils sont d'une importance majeure pour l'écologie théorique, il en est tout autant pour l'étude microbienne.

A la même époque, au cours des années vingt, sont publiés les travaux d'Alfred Lotka et de Vito Volterra. En 1925, paraît sous le titre *Elements of physical biology*, un ouvrage fondamental signé du premier. C'est aussi l'année où Volterra entreprend ses recherches mathématiques sur les associations biologiques. L'ouvrage du premier comme les travaux du second constituent un véritable tournant pour l'écologie théorique⁴²⁷.

En effet, les équations posées par les deux scientifiques permettent de modéliser l'augmentation ou la diminution d'une population en fonction d'une autre population. Les associations biologiques sont donc le thème principal de l'étude, qu'il s'agisse du mutualisme, du parasitisme ou encore du commensalisme. Ces équations seront ensuite utilisées plus spécifiquement dans le domaine de « l'écologie microbienne », c'est-à-dire de la microbiologie du vingtième siècle. A quoi correspondent exactement ces modèles mathématiques ? En quoi vont-ils permettre un réemploi direct du concept de commensalisme en microbiologie, ou en « écologie microbienne » ?

Dès les premières pages des *Elements of physical biology*, Lotka affiche son intention d'écrire une mécanique de l'évolution, dont l'analyse des processus physico-chimiques serait le fil directeur. Il propose de représenter les cinétiques de populations vivant en communauté par des systèmes d'équations différentielles dont la forme est depuis longtemps familière aux physiciens⁴²⁸.

Ainsi, les premières équations, nous y reviendrons, concernent deux populations nommées proie et prédateur. Pour l'une des populations, proie (N1), la modification de population (c'est-à-dire la dérivée de la population N1 par rapport au temps) est égale à la différence de l'augmentation naturelle de N1 avec la destruction d'une partie de cette population par l'autre population nommée prédateur N2. Une autre équation différentielle est donnée par le fait que la modification de la population N2 (c'est-à-dire la dérivée de la population N2 par rapport au temps) est égale à la différence du fait de l'ingestion des proies et de la mort d'une partie des prédateurs.

Ce système de deux équations différentielles peut être tout à fait adapté à une association biologique telle que le parasitisme. Dans ce système différentiel, le parasite peut être considéré comme le prédateur et l'hôte comme la proie. Ainsi, selon les niveaux initiaux des deux populations, la solution du système différentiel est présentée par des oscillations périodiques déphasées. Ce système différentiel, issu lui-même des travaux de Thompson,

⁴²⁷ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions La Découverte, Paris, 1991, p. 156.

⁴²⁸ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions La Découverte, Paris, 1991, p. 157.

reprend ainsi un problème donné avec des « inconnues » plus générales, ce sont les populations. Ces travaux correspondent à la convergence des écrits de Lotka, de Thompson et de Volterra.

Il importe ici de souligner le rôle novateur des travaux d'Alfred J. Lotka et leur convergence avec ceux de Volterra. On cite généralement et plus volontiers Volterra, parce qu'il donna le développement mathématique le plus abouti. Dans le cadre des relations insectes hôtes et parasites, étudiées par Thomson, le premier, formalisa les variations de leurs populations en fonction des taux de croissance et des interactions et aboutit à un ensemble d'équations différentielles⁴²⁹.

Ce système différentiel concerne initialement des systèmes biologiques de compétition. Vito Volterra (1860-1940) s'interroge en effet sur une problématique précise, celle de la pêche en Adriatique.

Ses premières approches des aspects quantitatifs de la biologie se réveillèrent soudain en 1920 du fait d'un curieux phénomène que lui fit remarquer Umberto d'Ancona. En rapport avec les fortes restrictions de la pêche en Haute-Adriatique pendant la guerre, la proportion des espèces prédatrices avait beaucoup augmenté⁴³⁰.

Ainsi, les considérations d'une problématique biologique : celle des différentes espèces de poissons présentes dans l'Adriatique, de leurs modifications, sont à l'origine du développement mathématique différentiel.

L'origine du questionnement de Vito Volterra ne réside pas, comme on aurait pu le croire, dans le développement d'une théorie mathématique. C'est un problème biologique précis, la forte variation des effectifs de populations de poisson dans l'Adriatique pendant la Première Guerre mondiale, qui inspira Volterra. C'est suite à des recherches menées avec le biologiste de Sienna Umberto d'Ancona que Volterra, qui avait déjà envisagé l'intérêt des mathématiques appliquées à la biologie, prit conscience de la nécessité de corroborer l'hypothèse explicative de cette variation par des modèles analytiques⁴³¹.

Si la problématique biologique est un fondement des modèles mathématiques, l'approche semble identique à celle retrouvée en physique, Volterra le mentionnant lui-même. Cependant, cette volonté de Volterra de modéliser des phénomènes biologiques, complexes, dont les scientifiques ne peuvent maîtriser tous les paramètres, à la différence de la physique, peut susciter certaines interrogations comme nous l'avons vu avec les biologistes néolamarckiens tels Etienne Rabaud.

⁴²⁹ Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251, p. 229.

⁴³⁰ Scudo F., Ziegler J., *The golden age of Theoretical Ecology: 1923-1940*, Springer, Heidelberg, 1978, pp. 2-3.

⁴³¹ Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251, p. 229.

La complexité des associations biologiques, pense Volterra, ne doit pas être un obstacle à leur formalisation mathématique. Cette formalisation implique qu'on ne les considère que sous des formes idéales typiques. La démarche rejoint celle de la mécanique rationnelle et de la physique mathématique dans lesquelles, écrit Volterra, on envisage en effet les surfaces sans frottement, les fils absolument flexibles et inextensibles, les gaz parfaits etc. On peut procéder de même dans l'étude des associations biologiques⁴³².

D'une problématique biologique liée à l'Adriatique, les travaux de modélisations mathématiques débouchent à la fois, dans les années 1920-1930, vers une modélisation d'un système différentiel proie-prédateur⁴³³, que nous avons évoqué, et d'un système différentiel plus général de modifications de deux populations. Deux questions sont à prendre en compte face à ces modèles : quel est le lien avec la microbiologie et quel est le lien avec le commensalisme ?

Débutons par la première interrogation. En effet, la plupart des travaux des deux auteurs sont cités dans le domaine de l'histoire de l'écologie⁴³⁴. Nous ne reviendrons pas sur ces travaux dans notre étude de l'écologie. L'étude populationnelle est une composante majeure des préoccupations des scientifiques spécialisés en écologie à cette période. Cependant, elle est séparée de l'approche des botanistes de la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle, qui sera un socle de l'écologie du vingtième siècle.

Dans la période de l'entre-deux-guerres, très riche en controverses scientifiques sur l'écologie, l'étude de la dynamique des populations animales se développe de manière à peu près indépendante de l'étude des groupements végétaux. En principe, le concept de population s'applique aussi bien à une espèce végétale qu'à une espèce animale, de même que le concept de « communauté » devrait inclure tous les organismes d'un même milieu⁴³⁵.

Ainsi, si l'étude populationnelle est une composante majeure de l'écologie animale, elle ne semble pas prévaloir dans l'étude des végétaux, qui est à l'origine de l'écologie du vingtième siècle comme discipline scientifique, nous le verrons dans la dernière partie de notre thèse. De plus, il semble que l'approche différentielle soit abandonnée, car elle produit une vision non réaliste des phénomènes observés⁴³⁶. Mais il existe un champ disciplinaire où les travaux de modélisations mathématiques, vont perdurer, il s'agit de l'« écologie microbienne ». Ce champ d'étude permet non seulement de faire le lien entre la microbiologie et les travaux de

⁴³² Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions La Découverte, Paris, 1991, p. 162.

⁴³³ Perru O., Le mutualisme biologique, concepts et modèles, *History and Philosophy of Life Sciences*, 2011, 33, 223-248.

⁴³⁴ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions La Découverte, Paris, 1991.

Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Flammarion, Paris, 1993.

⁴³⁵ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Flammarion, Paris, 1993, p. 98.

⁴³⁶ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Flammarion, Paris, 1993, p. 96.

Lotka et Volterra, mais également avec le commensalisme. De quoi s'agit-il exactement ? L'écologie microbienne est issue des travaux de la microbiologie, et comprend à la fois l'étude de l'environnement sur les « populations » de bactéries, ou micro-organismes étudiés, comme les variations de « populations » de bactéries entre elles, ou encore, le rôle des micro-organismes sur leur environnement, ou hôte. L'origine de cette étude de l'écologie microbienne est issue des travaux de la seconde moitié du dix-neuvième siècle et première moitié du vingtième siècle. Les micro-organismes deviennent un intérêt majeur pour les biologistes et les médecins. Comprendre le fonctionnement des bactéries aura pour but de tenter de maîtriser celles-ci.

The contributions of scientists to disprove the « doctrine of spontaneous generation » had a great impact on microbiology, and especially important was the presentation by Louis Pasteur (1822-1895) in 1864 at the Sorbonne in Paris. In addition to studying the role of microorganisms in diseases and their impact on our lives, Pasteur emphasized the importance of microorganisms in fermentation. Many consider that the founders of microbial ecology were Sergei Winogradsky (1845-1916) and Martinus Beijerinck (1851-1931), who were the first to demonstrate the role of bacteria in nutrient cycles and to formulate principles of microbial interactions in soil⁴³⁷.

L'enjeu de l'écologie microbienne est décrit par Northup et Barton : il s'agit de connaître les facteurs environnementaux qui vont permettre de moduler les populations microbiennes. Pour cela, il sera nécessaire de quantifier les populations en présence. Les nutriments sont l'un des facteurs d'étude les plus importants pour quantifier les modifications de populations microbiennes. Le rôle des nutriments est étudié depuis la fin du dix-neuvième siècle.

The study of microbial ecology includes the influence of environment on microbial growth and development. Not only do physical and chemical changes in the environment select for microorganisms, but biological adaptation enables bacteria and archaea to optimize the use of nutrients available to support growth⁴³⁸.

⁴³⁷ Barton L., Northup N., *Microbial Ecology*, Wiley-Blackwell, Hoboken, USA, 2011, p. 3.

Traduction : Les contributions des scientifiques pour prouver que la doctrine de la génération spontanée est fautive a eu un grand impact en microbiologie, et notamment la présentation de Louis Pasteur (1822-1895) en 1864 à la Sorbonne à Paris. En plus d'étudier le rôle des microorganismes dans les maladies et leur impact sur nos vies, Pasteur a démontré l'importance des microorganismes dans la fermentation. Beaucoup considèrent que les fondateurs de l'écologie microbienne sont Sergei Winogradsky (1845-1916) et Martinus Beijerinck (1851-1931) qui ont démontré en premier le rôle des bactéries dans le cycle nutritif et ont formulé les principes des interactions bactériennes dans les sols.

⁴³⁸ Barton L., Northup N., *Microbial Ecology*, Wiley-Blackwell, Hoboken, USA, 2011, pp. 4-5.

Traduction : L'étude de l'écologie microbienne inclut l'influence de l'environnement sur la croissance et le développement microbien. Non seulement les modifications physiques et chimiques de l'environnement opèrent sur la sélection des micro-organismes, mais la capacité d'adaptation des bactéries et des archées leur permet d'optimiser l'utilisation des nutriments pour garantir leur croissance.

Cet enjeu considère également les interactions entre micro-organismes. Il est alors possible de reprendre les équations différentielles initiales des deux scientifiques Lotka et Volterra pour modéliser l'accroissement de l'une des populations en présence selon les conditions environnementales choisies et décrites et de modéliser la diminution ou le maintien d'autres populations de micro-organismes présentes. Si les deux scientifiques ont entrepris leurs recherches dans le domaine de l'écologie animale, il n'en reste pas moins qu'elles sont ré-employées en microbiologie dans la seconde moitié du vingtième siècle. En effet, si d'une part, en écologie animale, les modélisations ne semblaient pas totalement adaptées, elles deviennent d'autre part intéressantes dans l'étude des micro-organismes, dont les technologies nouvelles vont permettre une observation plus exacte. Les modélisations de populations appliquées au règne animal vont être également appliquées dans le cadre des interactions microbe-microbe⁴³⁹. Il y a donc bien un lien direct entre ces travaux initialement décrits pour l'écologie animale, et la microbiologie. Qu'en est-il de la seconde interrogation, concernant le lien entre les travaux mathématiques utilisés en microbiologie et le commensalisme ?

Les « associations biologiques » ont été évoquées plusieurs fois à propos des travaux des deux scientifiques. Le lien concerne donc une application plausible des équations différentielles aux différents types d'associations considérées. Par exemple, les modifications de population différentielles, dans une approche proie-prédateur, peuvent être modélisées dans un système parasite-hôte. De même, selon les coefficients décrits, un système différentiel peut décrire une association biologique de type mutualiste⁴⁴⁰. Le type de système différentiel est en effet le suivant dans le modèle Lotka-Volterra.

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(l_1 + m_1N_2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(l_2 + m_2N_1)$$

Les populations N_1 et N_2 sont fonction de paramètres de taux de croissance ($l_{1,2}$) et de variations dues aux interactions $m_{1,2}$. Une relation de mutualisme obligatoire apparaît si les

⁴³⁹ Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, pp. 270-271.

⁴⁴⁰ Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251.

variations ont toutes deux un signe positif⁴⁴¹. Le mutualisme est perçu comme une variation positive et un accroissement positif des deux populations. Le parasitisme induit au contraire la diminution d'une population avec l'augmentation d'une autre population. Le commensalisme apparaît plus difficile à définir. En effet, il faut qu'une population s'accroisse sans que l'autre diminue, il ne faut pour autant pas que cette autre population s'accroisse aussi de la même façon car sinon il s'agit de mutualisme. Avec les équations de Lotka-Volterra, le commensalisme rejoint le mutualisme dit « facultatif », où deux populations ne diminuent pas et l'une au moins s'accroît. Ceci peut être représenté par un coefficient de croissance nul pour l'hôte par exemple dans le cas minimal ($l_1 = 0$). Des limites sont cependant observées quant aux résultats de ces équations, notamment dans le cadre du commensalisme microbien. Les facteurs qui influencent l'accroissement de populations microbiennes ne peuvent être représentés en grand nombre. Ensuite, il n'y a pas de limitation naturelle selon justement les ressources disponibles⁴⁴². Mais l'une des limites majeures et qui constitue un champ de recherche qui se développe depuis les années 1980 est le passage d'un état de commensalisme à un état de mutualisme ou à un état de parasitisme. La question est non seulement posée en écologie microbienne⁴⁴³, mais également en écologie animale⁴⁴⁴.

Ainsi, si l'on voit le lien direct entre les travaux mathématiques précités et les associations biologiques en général, comme le parasitisme et le mutualisme, il semble que le commensalisme soit essentiellement un cas particulier de l'un des types de modélisations. L'objectif même des modélisations mathématiques en écologie microbienne (mais ceci est identique en écologie animale) est de savoir si les populations en présence s'accroissent ou diminuent. Or, le commensalisme peut soit être vu comme un état de « passage » entre le mutualisme et le parasitisme, dans ce cas, la modélisation n'apparaît pas nécessaire, soit s'il est vu comme un état stable et perçu comme tel, les équations de Lotka-Volterra semblent trop simplificatrices du fait de l'absence de prise en compte des facteurs (notamment tous les nutriments) exerçant une influence sur les populations microbiennes en présence.

⁴⁴¹ Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251, p. 233.

⁴⁴² Murray J.D., *Mathematical Biology*, Springer, New York, 2001.

⁴⁴³ Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985.

⁴⁴⁴ Zhang B., Zhan Z., Li Z., Tao Y., Stability analysis of 2-species model with transitions between population interactions, *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 248, 145-153.

Zhang Z., Mutualism or cooperation among competitors promotes coexistence and competitive ability, *Ecological Modelling*, 2003, 164, 271-282.

Nous retrouvons des études dans le cadre d'expérimentations du commensalisme entre populations microbiennes. Ces expérimentations sont établies, en revanche, tardivement par rapport aux années 1920-1930. Il faut en effet attendre la seconde moitié du vingtième siècle, et même, les années 1970-1980 pour voir apparaître une application traitant principalement du commensalisme. La difficulté majeure rencontrée est d'étudier l'approche « dynamique » du commensalisme. Ceci nécessite tout d'abord d'observer le phénomène biologique, et d'autre part, d'adapter les modèles mathématiques comme les équations de Lotka-Volterra ou comme les travaux actuels de dynamique. En effet, la croissance d'une souche bactérienne par rapport à une autre peut être observée si les conditions de culture sont suffisamment maîtrisées.

Typically, the functional assay for commensalism or mutualism is the observation that the growth of at least one of the partners is dependent upon, or enhanced by, the presence of another. In studies of microbial interactions, this conclusion is usually reached by the use of batch cultures. Frequently, the cause of a positive interaction is not detected, even though this technique has been used to establish its presence⁴⁴⁵.

Antony M. Dean poursuit en explicitant le rôle nécessaire d'une culture continue pour permettre l'observation sur un temps plus long qu'initialement, et apprécier ainsi les modifications de populations microbiennes.

L'expérimentation d'observation populationnelle est fondée sur l'expérimentation d'une seule population. Celle-ci est développée par J. Monod dans les années 1940-1950. Il publie en 1942 ses *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes* et en 1950 *La technique de Culture continue. Théorie et application*⁴⁴⁶. Deux points sont à retenir concernant les travaux de Monod : l'approche expérimentale de culture continue nécessaire pour observer sur une durée importante les modifications de population, et la modélisation mathématique qui peut en découler, qui correspond également aux équations différentielles du modèle de Lotka et Volterra. Anthony Dean le mentionne : « However, note that even if $S(1f)$ is large, the initial rates of growth and the final outcomes are still determined by the carrying capacities and competition coefficients in exactly the same manner as for the Lotka-Volterra competition

⁴⁴⁵ Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, pp. 270-271.

Traduction : classiquement, le test fonctionnel pour le commensalisme ou le mutualisme est l'observation de la croissance d'au moins un des deux partenaires, et que cette croissance est dépendante, voire augmentée par la présence de l'autre. Lors des études des interactions microbiennes, ce résultat est démontré en utilisant des milieux de cultures. Cependant, même si cette technique est utilisée, la détection d'une croissance est fréquemment manquée.

⁴⁴⁶ Monod J., *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*, Hermann, Paris, 1942.

Monod J., La Technique de Culture Continue. Théorie et Applications, *Annales de L'Institut Pasteur*, 79, 390-410, 1950.

equation⁴⁴⁷». Fort de l'expérimentation développée par Monod, l'approche peut être étendue pour étudier le commensalisme.

The approach taken by Monod may be readily extended to include two or more species and two or more nutrients, with the result that ensuing ecological interactions between them may be modelled. For each and every component of the system there must be a differential equation that describes the impact of other components [...]. However, even for relatively simple systems the dynamics may become mathematically quite intractable so that numerical integration is commonly used as a means of exploring temporal behaviour⁴⁴⁸.

Des modèles de commensalisme sont ainsi créés. L'expérimentation consiste à étudier deux types de populations bactériennes⁴⁴⁹. Sur un substrat (S1), une population (N1) va produire une activité métabolique (P1). Une deuxième population (N2) est introduite et utilise également l'activité métabolique (P1) produite par (N1). La population (N2) représente ainsi le commensal. Elle va en effet utiliser l'activité produite par son « hôte ».

Quatre types d'expérimentation sont alors décrits. Le premier est l'emploi également d'un substrat (S2) en plus de (S1). Le deuxième type est l'emploi uniquement de (S1) pour (N1), le troisième l'emploi de (S1) pour (N1) et (N2) (expérimentation titrée commensalisme avec compétition) et le dernier est un effet inhibiteur produit par (N2) agissant sur (N1). Les modélisations mathématiques obtenues sont les suivantes :

$$dN1/dt = (M1 - D)N1$$

$$dN2/dt = (M2 - D)N2$$

$$dS1/dt = D(S1f - S1) - M1N1/Y1$$

$$dS2/dt = D(S2f - S2) - M2N2/Y2$$

$$dP1/dt = aM1N1 - M2N2/Y2 - DP1$$

avec S1f et S2f les substrats restants, M1 et M2 les concentrations de ces substrats, Y1 et Y2 des constantes de croissance des populations N1 et N2. La population commensale N2 peut

⁴⁴⁷Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, p. 304.

Traduction : Pourtant, notons que même si S(1f) est important, les taux initiaux de croissance et les résultats finaux sont déterminés par les coefficients de compétition comme pour l'équation de compétition de Lotka-Volterra.

⁴⁴⁸Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, p. 276.

Traduction : L'approche de Monod peut être étendue pour deux ou plusieurs espèces, deux ou plusieurs nutriments en vue de permettre la modélisation des interactions écologiques. Pour chaque composant du système, une équation différentielle permet d'établir l'impact sur les autres composants [...]. Pourtant, même pour des systèmes relativement simples, la dynamique peut devenir mathématiquement difficilement interprétable. L'intégration numérique est alors utilisée pour explorer le comportement temporel.

⁴⁴⁹Miura Y., Tanaka H., Okazaki M., Stability analysis of commensal and mutual relations with competitive assimilation in continuous mixed culture, *Biotechnology and Bioengineering*, 1980, 22, 929-948.

survivre jusqu'à ce qu'une limite déterminée par la résolution des équations est atteinte, selon les substrats présents. A l'issue de l'approche mathématique des différents types de modèles sus-mentionnés, trois issues sont possibles : « The three possible steady states are : (a) Total washout (b) Only (N1) survives (c) Both (N1) and (N2) survive. All the above are stable nodes. Of course, (c) represents the commensalism⁴⁵⁰ ». Cette modélisation est utilisée par Miura en 1980. Elle exclut d'autres types d'associations possibles, et l'intervention d'autres populations bactériennes⁴⁵¹. Dans l'hypothèse où N2 et N1 survivent, il y a donc non seulement un état de commensalisme, mais cet état est « obligatoire », alors que les modèles de mutualisme présentaient un état obligatoire et facultatif, ce dernier représentait également le commensalisme. Le caractère obligatoire provient du fait que si N2 ne survit pas, il n'y a plus d'interactions, si N2 survit, il ne peut être décroissant dans ce modèle simplifié. Ceci signifie qu'il n'y a pas de passage possible entre le commensalisme et un état de parasitisme dans ce modèle. Puisque cet état représenterait N2 survit et N1 ne survit pas.

Ainsi, les pratiques expérimentales en laboratoire permettent dans les années 1970-1980 de valider des modélisations mathématiques. Pour cela, des souches bactériennes sont par exemple mises en culture avec des levures, dans des conditions anaérobies, afin de déterminer si l'état de commensalisme est possible, et s'il est stable. En effet, la résolution des différents systèmes différentiels élaborés pose la question d'un état « stable » ou « instable ». A supposer que l'état de commensalisme soit plausible suite à la modélisation mathématique, celui-ci est-il durable dans le temps ou non ? En 1974 et 1976, les publications de Lee présentent des expérimentations concernant le commensalisme microbien et le passage à un autre état interrelationnel.

Lee et al. (1976) studied a commensalism important in the manufacture of Swiss cheese. Under anaerobic conditions, *Lactobacillus plantarum* metabolized glucose to lactate which was then oxydized further by *Propionibacterium hermannii* to propionic acid and carbon dioxide⁴⁵².

Il faut noter au passage que Dean mentionne à propos des travaux de Lee qu'ils sont menés au sein de l'industrie agro-alimentaire (en l'occurrence les fromages suisses). En effet,

⁴⁵⁰ Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, p. 278.

Traduction : les trois états possibles sont : (a) aucun survivant (b) seulement (N1) survit (c) les deux (N1) et (N2) survivent. Ce sont tous des états stables. L'état (c) représente évidemment le commensalisme.

⁴⁵¹ Miura Y., Tanaka H., Okazaki M., Stability analysis of commensal and mutual relations with competitive assimilation in continuous mixed culture, *Biotechnology and Bioengineering*, 22, 929-948, 1980.

⁴⁵² Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, p. 280.

l'expérimentation de l'écologie microbienne appliquée à l'homme apparaît beaucoup plus tard, toujours corrélée aux avancées technologiques que nous développerons à la fin de ce chapitre. Le substrat dans lequel l'expérimentation principale est menée comporte suffisamment « d'ingrédients » (glucose et autres éléments) pour qu'un état de commensalisme soit observé. Ceci est visualisé par le taux de survie des espèces en présence. Si soit la population bactérienne, ou la levure, décroît, cela signifie qu'il y a un état différent de celui de commensalisme qui est en cours.

When is a commensalism not a commensalism ? When the commensal does not 'benefit'! Lee et al. demonstrated, *P. shermanii* can utilize both the lactate produced by *L. plantarum* and the glucose provided in the feed. Thus, if the two species are inoculated into a medium containing glucose as the only source of energy they will inevitably compete. In fact, if the competition were to continue, *P. shermanii* would be eluted from the chemostat. But instead, *P. shermanii* switches from glucose as soon as *L. plantarum* produces lactate, so avoiding losing the competition and simultaneously generating what appear to be commensalism. However, *P. shermanii* will reach significantly higher population densities if growing on the glucose in the absence of *L. plantarum*. Therefore, *P. shermanii* does not really 'benefit' at all from the presence of *L. plantarum*⁴⁵³.

Les travaux de Lee, Fredrickson et Tsuchiya⁴⁵⁴ posent toujours cette même question de l'existence réelle du commensalisme. Si l'on considère le taux de survie des différentes populations, il existe en effet un commensalisme « relatif ». C'est-à-dire que l'accroissement de la population commensale est moins important en présence de l'hôte que si la population microbienne commensale était seule. Cette observation est très intéressante quant au concept de commensalisme. L'avantage produit par l'hôte et qui bénéficie au commensal (définition de Van Beneden reprise par les microbiologistes du vingtième siècle) doit-il permettre la survie du commensal uniquement ou l'accroissement de celui-ci ?

Cette expérimentation, qui procède elle-même des modélisations mathématiques, puisque l'enjeu des travaux de Lee était également d'évaluer si les accroissements de population ou leur stabilité pouvaient être prédits par ces modèles (ce qui est le cas avec des adaptations des différents modèles simplifiés), permet de situer l'évolution très claire du contexte historique. Lee obtient ainsi deux courbes concernant la population de l'hôte et celle du commensal par rapport au temps, et en fonction de deux paramètres le glucose et le lactose mis dans les

⁴⁵³ Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, p. 283.

⁴⁵⁴ Lee I., Fredrickson A., Tsuchiya H., Diauxic growth of *Propionibacterium shermanii*, *Applied microbiology*, 1974, 28, pp. 831-835.

Lee I., Fredrickson A., Tsuchiya H., Dynamics of mixed cultures of *Lactobacillus plantarum* and *Propionibacterium shermanii*, *Biotechnology and Bioengineering*, 1976, 1, pp. 513-526.

milieux. Au total, la population bactérienne s'accroît rapidement pour atteindre un plateau. La population hôte diminue très sensiblement, voire stagne à l'issue du plateau atteint par l'hôte. La définition donnée par Van Beneden ne se situait pas, pour le zoologiste belge, dans une approche de « compétition ». Ainsi, l'avantage apporté au commensal, à lui seul, permettait de distinguer clairement les relations de commensalisme, mutualisme ou parasitisme. En stipulant l'enjeu de la compétition des populations (hypothèse néo-darwinienne), la question se transforme afin de savoir si cet avantage, bien qu'il soit reçu, va permettre l'accroissement de la population ou non. Est-ce que la population bactérienne va obtenir un « gain » de cette compétition ? Ainsi, plusieurs travaux évoquent le commensalisme avec compétition. Notant d'une part les limites des équations initiales de Lotka-Volterra (absence de prise en compte des facteurs de l'environnement) et les limites d'une étude dynamique simple d'un ou deux facteurs seulement, MeGee obtient ainsi un quatrième état dans sa modélisation : seulement la population N2 survit. Il s'agit alors d'un état de parasitisme⁴⁵⁵.

Nous avons vu se développer dans la première moitié du vingtième siècle une approche mathématique, qui va perdurer jusqu'au vingt-et-unième siècle, et qui introduit ainsi le concept de commensalisme en microbiologie. Cependant, pour être pertinents, ces modélisations mathématiques des années 1920-1930 et toutes les suivantes doivent être confrontées à des résultats expérimentaux. Or, pour mener à bien les expérimentations, une technologie est nécessaire. Nous voyons également une corrélation entre le passage de l'observation à l'expérimentation en microbiologie et le même passage en zoologie. La technologie employée permettant de mettre en avant les conditions de la pathogénicité de bactéries commensales se développe durant la seconde moitié du vingtième siècle. La biologie animale va permettre cette approche.

3) Le commensalisme expérimenté : le saut technologique de la seconde moitié du vingtième siècle

Dans les années 1950-1970, des travaux sont réalisés sur les bactéries retrouvées chez les bovins. L'enjeu lié à l'élevage est primordial, et la pathogénicité de certaines bactéries versus d'autres bactéries non pathogènes requiert l'attention de plusieurs chercheurs. Robert Ducluzeau est de ceux-ci. Ces travaux sont repris afin de pointer du doigt la nécessité

⁴⁵⁵ MeGee R.D., Drake J.F., Frederickson A.G., Tsuchiya H.M., Studies in Intermicrobial Symbiosis. *Saccharomyces cerevisiae* and *Lactobacillus casei*, *Canadian Journal of Microbiology*, 1972, 18, 1733-1742.
MeGee R.D., *Interactions between dissimilar microbial populations and their environment*, PhD thesis, University of Minnesota, Minneapolis, 1971.

d'étudier la pathogénicité et la « flore bactérienne » chez l'homme, à l'instar même des travaux menés chez les bovins. Ces travaux vont également être repris durant le vingt-et-unième siècle en vue de mettre en pratique les nouvelles technologies alors en cours de développement : notamment le séquençage haut-débit en génétique moléculaire. De l'étude des bovins dans les années 1960-1970 à l'étude en génétique moléculaire à grande échelle dans les années 2000-2010, la flore bactérienne dite commensale devient un enjeu majeure de la microbiologie, mais aussi de l'immunologie pour l'être humain lui-même. Comment se sont développés ces travaux ? Quelle est la place du commensalisme dans ces travaux ? Réciproquement, ces travaux permettent-ils d'éclairer le concept de commensalisme issu de Pierre-Joseph Van Beneden, existe-t-il une modification de la teneur de ce concept ?

Streptococcus mitis is an interesting organism. It has generally been considered a relatively benign oral streptococcus and member of the oral commensal flora. Nevertheless, *S. mitis* can cause a range of invasive disease in humans and it is emerging as a cause of bloodstream infections in neutropenic and immune-compromised patients, and in patients undergoing cytotoxic anti-cancer chemotherapy⁴⁵⁶.

Cette introduction d'un article contemporain de Mitchell, dont le titre est explicite, puisqu'il s'agit de « marcher sur la ligne entre la pathogénicité et le commensalisme », présente d'emblée tout l'intérêt des recherches actuelles sur ce concept chez l'être humain. Il s'agit donc d'étudier une « flore commensale » et les liens avec les pathologies que cette flore, *a priori* commensale, donc non délétère pour l'hôte, peut avoir. Revenons plus en détail sur la flore commensale, et l'écologie microbienne qui y est associée. Si ces concepts sont usités dans le langage commun durant le vingt-et-unième siècle, ils prennent leur source au cours du vingtième siècle. Cependant, des travaux antérieurs sur cette flore commensale et cette écologie microbienne sont issus de l'agronomie. La première étape a consisté à compter et dénommer les différentes espèces de bactéries présentes dans le tube digestif d'animaux divers, ainsi que leurs tropismes. A ce titre les travaux de Ducluzeau et Raibaud dans les années 1970 sont au carrefour du développement de la microbiologie et de l'agronomie.

⁴⁵⁶ Mitchell, J, *Streptococcus mitis* : walking the line between commensalism and pathogenesis, *Molecular Oral Biology*, 26, 2011, 89-98, p. 89.

Traduction : *Streptococcus mitis* est un organisme intéressant. Il est généralement considéré comme un streptocoque oral bénin et comme faisant partie de la flore commensale buccale. Néanmoins, il peut être la cause de variétés d'infections invasives chez l'être humain, notamment d'infections hématologiques chez les patients neutropéniques et immuno-déprimés, aussi bien que chez les patients sous chimiothérapie anti-cancéreuse.

La science qu'ils mettent en relief est la « gnotoxénie ». La définition d'un animal gnotoxénique est la suivante : « abrite uniquement des microorganismes connus. Il est élevé en isolateur. S'il héberge une seule souche microbienne, le gnotoxénique est appelé monoxénique ; deux, dixénique ; trois, trixénique ; un nombre élevé et non précisé, polyxénique⁴⁵⁷ ». D'autres termes sont associés à celui-ci comme l'holoxénique, dont la population microbienne est inconnue car très complexe. Si la population microbienne n'est pas connue, mais paraît plus simple à étudier, l'animal est qualifié de méroxénique. Si une seule souche bactérienne est présente, il est monoxénique (figure 28). Enfin, si l'animal ne possède aucune flore microbienne, il est axénique (figure 29).

L'animal axénique est la clé technique de la compréhension de la flore microbienne. Pour saisir ne serait-ce que le nombre estimatif de microbes au sein du tractus digestif, il faut pouvoir séparer la flore de son hôte. Pour comparer ensuite les différentes espèces entre elles, il faut également une « référence » : il s'agit de l'animal dit axénique, par Ducluzeau et Raibaud. Ils notent en effet :

En fait, la carence de nos connaissances dans ce domaine vient essentiellement de difficultés techniques. En effet comme Pasteur l'avait dit, l'analyse de l'écosystème hôte-flore de son tube digestif ne peut être entreprise qu'à la condition impérative de disposer d'un outil : l'animal axénique, grâce auquel on peut dissocier le complexe animal-hôte - flore microbienne. Il a fallu plus d'un demi-siècle pour que, selon les prévisions du grand bactériologiste, « ces genres de travaux se simplifient par leur développement même », les techniques qui permettent d'élever les animaux à l'abri de tout contact avec les microbes deviennent largement utilisables en dehors des laboratoires spécialisés⁴⁵⁸.

En utilisant les animaux axéniques (figure 29), Ducluzeau et Raibaud vont pouvoir « expérimenter » le rôle de la flore bactérienne. Ils mènent notamment des expérimentations sur les rats axéniques. Ils déterminent ensuite s'il y a production ou non d'acide lactique⁴⁵⁹. Les expérimentations sont menées en essayant différentes souches bactériennes et en testant les rats axéniques ou non. Ces travaux sont publiés dans les *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* dès 1966⁴⁶⁰.

⁴⁵⁷ Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 91.

⁴⁵⁸ Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 5.

⁴⁵⁹ Ducluzeau R., Raibaud P., Sacquet E., Mocquot G., Mise en évidence in vivo d'une production d'acide lactique dans le tube digestif de rats axéniques et à monoflore de lactobacilles, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1966, 262 (2), 321-324, p. 321.

⁴⁶⁰ Ducluzeau R., Raibaud P., Dickinson A.B., Sacquet E., Mocquot G., Hydrolyse de l'urée in vitro et in vivo dans le caecum de rats gnotobiotiques par différentes souches bactériennes isolées du tube digestif de rats conventionnels, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1966, 262 (8), p. 944.

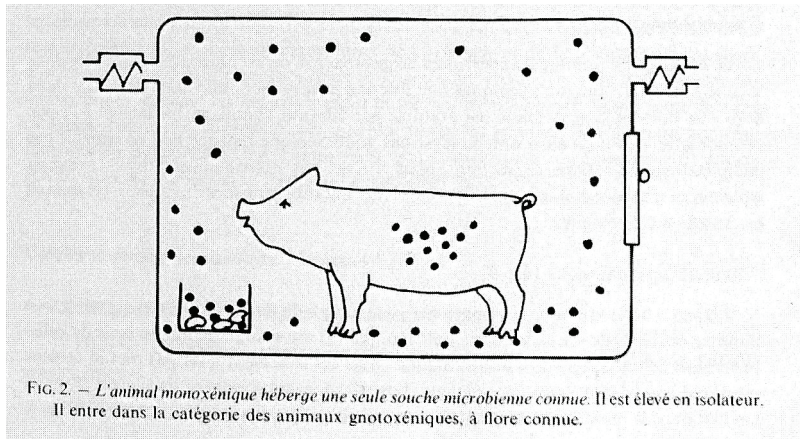


Figure 28 : animal monoxénique, c'est-à-dire avec une seule souche microbienne. Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 6.

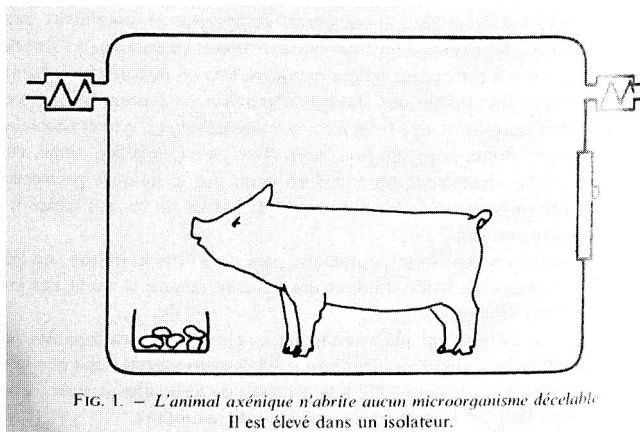


Figure 29 : animal axénique, c'est-à-dire sans aucune souche microbienne. Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 5.

Les Lactobacilles sont donc étudiés, mais également d'autres bactéries connues depuis le siècle précédent comme *Escherichia Coli*. Ainsi, en 1967, les recherches sont focalisées en partie sur différentes souches d'*E. Coli*⁴⁶¹. De même, le Staphylocoque est également testé⁴⁶². L'objectif de ces expérimentations est de montrer l'impact de la bactérie sur l'hôte et réciproquement l'impact de l'hôte sur la bactérie.

⁴⁶¹ Ducluzeau R., Galinha A., Recombinaison in vivo entre une souche HFR et une souche F d'*Escherichia coli* K12 ensemencées dans le tube digestif de souris axéniques, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1967, 264 (1), p. 177.

Ducluzeau R. Salomon J.C., Huppert J., Establishment of an equilibrium between a lysogenic strain and sensitive strain of *E. Coli* K12 after seeding in digestive tract of axenic mice, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1967, 112 (2), p. 153.

⁴⁶² Ducluzeau R., Equilibrium between two bacterial strains *E. coli* and *Staphylococcus pyogenes* according to conditions of their inoculation into digestive tube of axenic mice, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1967, 265 (21), p. 1657.

De nombreux auteurs ont montré la présence d'acide lactique dans différentes parties du tractus digestif de divers animaux : lapin, Porc et Cheval, Oiseaux, Ruminants. Mais, comme ces recherches ont été effectuées sur des animaux conventionnels, il est difficile de connaître sans ambiguïté l'origine de l'acide lactique mis en évidence dans le tractus digestif : est-il issu du métabolisme de l'hôte ou de celui de bactéries qu'il héberge ? Pour tenter d'élucider ce problème nous avons fait appel à des rats axéniques ou à des microflore contrôlées. Chez de tels animaux, nous avons étudié le rôle des lactobacilles et du lactose ingéré dans la production in vivo de l'acide lactique. Nous avons choisi le lactose parce qu'il a fait l'objet chez le Rat de nombreux travaux concernant son rôle nutritif et son influence sur la microflore du tube digestif⁴⁶³.

Dans cette expérimentation, il y a une mesure de produits comme « l'acide lactique » en vue de savoir d'où il provient et en quelle quantité. « Les résultats de la troisième expérience confirment l'origine bactérienne de l'acide lactique produit chez les rats à monoflore de lactobacilles⁴⁶⁴ ». Cette expérimentation est issue de travaux d'Edmond Sacquet, ingénieur au CNRS⁴⁶⁵. Durant ces expérimentations, des « interactions spécifiques » sont observées entre les différentes souches de bactéries et leur hôte. C'est ce que précisent Ducluzeau et Raibaud en 1969.

Dans une série de précédents travaux, nous avons étudié l'établissement de plusieurs souches bactériennes dans le tube digestif de souris axéniques. Nous avons observé divers types d'interactions spécifiques lorsque certaines de ces souches étaient présentes simultanément dans le caecum de souris « gnotoxéniques », et nous avons montré que ces interactions spécifiques tenaient sous leur dépendance les équilibres observés entre ces souches dans le tube digestif d'animaux « polygnotoxéniques ». Il nous a semblé dès lors important de vérifier si les différentes interférences que nous avons analysées chez des animaux « dixéniques », jouaient toujours leur rôle au sein d'une population bactérienne de plus en plus complexe et si de telles interférences pouvaient se coordonner pour aboutir à l'établissement d'un équilibre du même type que l'équilibre observé chez l'animal « holoxénique »⁴⁶⁶.

Quel est le lien avec le commensalisme ? En effet, de prime abord, et après une étude exhaustive des travaux de Robert Ducluzeau, le terme même de « commensalisme » n'est pas employé par le chercheur. La terminologie employée est celle susmentionnée : la gnotoxénie,

⁴⁶³ Ducluzeau R., Raibaud P., Sacquet E., Mocquot G., Mise en évidence in vivo d'une production d'acide lactique dans le tube digestif de rats axéniques et à monoflore de lactobacilles, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences*, 1966, 262 (2), 321-324, p. 321.

⁴⁶⁴ Ducluzeau R., Raibaud P., Sacquet E., Mocquot G., Mise en évidence in vivo d'une production d'acide lactique dans le tube digestif de rats axéniques et à monoflore de lactobacilles, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences*, 1966, 262 (2), 321-324, p. 324.

⁴⁶⁵ Sacquet E., Vargues R., Charlier H., Studies on hypogammaglobulinemia in germ-free animals, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1961, 101, 703-721.

⁴⁶⁶ Ducluzeau R., Raibaud P., Ensemencement de douze souches bactériennes dans le tube digestif de souris axéniques, *Annales de l'Institut Pasteur, Journal de Microbiologie*, 1969, 116 (3), 345-369, p. 345.

ainsi que la totalité des déclinaisons possibles selon le nombre de populations et de souches bactériennes introduites ou présentes au sein de l'hôte. Si la terminologie est différente, néanmoins issue des travaux de Louis Pasteur, puisque Ducluzeau et Raibaud le mentionnent expressément, elle reste propre à la discipline d'étude *princeps* qu'est l'agronomie. D'un point de vue historique, comme nous l'avons également mentionné, Ducluzeau et Raibaud donnent la paternité de l'étude de la gnotoxénie à Pasteur.

Il est rare que l'on connaisse exactement la date de naissance d'une science nouvelle. Les différentes branches de la connaissance ont tâtonné en général pendant des années avant de définir avec précision le profil de l'objet d'étude duquel elles finissent par se consacrer. Rien de tel pour cette science qui est devenue la gnotoxénie et qui se consacre à l'étude des relations entre les animaux et la flore microbienne qu'ils abritent : son acte de naissance se trouve dans le volume 100 des Comptes rendus de l'Académie des Sciences de l'année 1885 et il a été rédigé par un parrain prestigieux : Louis Pasteur⁴⁶⁷.

Comme nous l'avons mentionné en début de cette partie de thèse, Louis Pasteur ne va pas investiguer « la flore bactérienne », n'ayant pas la technologie nécessaire à disposition à cette époque. Il n'emploie pas la terminologie retrouvée en zoologie. Le commensalisme ne fait pas partie du vocabulaire pasteurien. Néanmoins, qu'en est-il du fond ? Le commensalisme est défini de façon schématique (*id est* si l'on regroupe les définitions de Van Beneden au dix-neuvième siècle, de Caullery par exemple au vingtième siècle ou encore de Génermont dans les années 1990) comme une association biologique entre deux espèces avec un avantage pour l'une (le commensal) sans avantage ni désavantage pour l'autre (défini comme l'hôte). La gnotoxénie n'est-elle pas ainsi l'étude même du commensalisme ? L'objet scientifique d'étude est réellement une association biologique : par exemple l'être humain et une souche bactérienne, ou encore un animal (rat, bovin) et une souche bactérienne. Il s'agit donc bien d'une association : deux éléments au sein d'un même espace. De plus, cette association peut être clairement qualifiée de biologique puisque les « éléments » au sein du même espace sont l'homme, l'animal et les souches bactériennes. Ensuite, la mise en jeu d'avantages et de désavantages est aussi clairement exposée en gnotoxénie, et ce, à deux niveaux.

Le premier niveau est l'avantage ou le désavantage entre chaque souche bactérienne prise séparément et l'hôte, qu'il s'agisse de l'être humain ou d'animaux comme les bovins ou les rats. Plus spécifiquement, concernant l'être humain, la question est celle de la pathogénicité des souches bactériennes. Quelles sont les conditions qui vont mener une

⁴⁶⁷ Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 1.

souche bactérienne à apporter un désavantage à l'être humain, *id est* à provoquer une pathologie ? Mais également, plus récemment, la question d'un avantage de la flore microbienne est aussi mise en relief. Le second niveau est l'avantage ou le désavantage entre les souches bactériennes elles-mêmes. L'étude de compétition et de modélisation de cette compétition entre les différentes bactéries en est alors l'objet d'étude. Puis, ces études concernant l'effet des bactéries sur l'homme ou des interactions entre souches bactériennes s'intègrent dans un spectre d'associations. Ce spectre comporte deux extrémités : l'effet pathogène sur l'être humain (l'hôte) est la première extrémité, les bénéfiques pouvant être attendus sont l'autre extrémité de ce spectre. Ainsi, à l'instar de l'étude du parasitisme au dix-neuvième siècle, la gnotoxénie, issue elle-même de ce siècle, peut être mise en parallèle avec les différents types d'associations biologiques décrites par Pierre-Joseph Van Beneden. L'effet pathogène de certaines souches bactériennes sur leur hôte est similaire à l'effet parasite de certaines espèces vues en zoologie sur leur hôte également. De même l'effet bénéfique d'autres souches bactériennes qui a pu être soulevé, et qui est toujours actuellement en cours d'étude sur l'être humain, est à rapprocher des mutualistes dans d'autres associations en zoologie que nous avons pu citer. Le long de ce spectre, se pose la question de l'existence d'une situation où les souches bactériennes n'apportent ni avantage ni désavantage à l'homme. Cette situation peut-elle exister et existe-t-elle ? Il faut noter que la question est identique avec les associations vues en zoologie. L'exemple majeur de *Nereis fucata* montrait l'interrogation des scientifiques face à l'existence d'un « état » de commensalisme. Nous reviendrons ultérieurement sur l'hypothèse que nous intitule « l'inexistence du point zéro ». Cette hypothèse est fondée sur les données scientifiques obtenues depuis le dix-neuvième siècle et sur l'aspect historique du déroulement des observations et des expérimentations qui ont été menées depuis les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden.

La question du lien entre les associations biologiques que nous pouvons qualifier de « macroscopiques » et les associations biologiques non visibles directement, que nous pouvons qualifier de « microscopiques » montre l'étendue possible de l'utilisation du concept de commensalisme. Avec les travaux de Ducluzeau, Raibaud, mais également les travaux de microbiologistes de la première moitié du vingtième siècle, les associations biologiques, qu'elles soient macroscopiques ou microscopiques, restent d'un intérêt scientifique majeur intemporel. Le concept de commensalisme y est ainsi applicable. Même si la terminologie n'est pas employée par Ducluzeau et Raibaud, ni antérieurement, par Louis Pasteur, la teneur du concept de commensalisme est l'objet d'étude *princeps*.

En effet, la question fondamentale en microbiologie est d'établir quelles sont les conditions (endogènes et exogènes) qui engendrent l'effet pathogène de certaines bactéries. Pourquoi, alors que le corps humain renferme près de 10^{14} bactéries, certaines rendent l'être humain malade ? Comment passe-t-on d'un effet neutre (ou bénéfique) à un effet délétère ? Avec cette problématique, nous voyons l'intérêt de poser l'hypothèse d'un spectre (continu ou discontinu, discret) de l'effet des souches bactériennes sur l'homme. Cela suppose d'emblée que l'effet de l'être humain sur les souches bactériennes est connu. Cette dernière assertion est probablement inexacte, mais le découpage de l'étude des interactions hôte-bactéries a nécessité la subdivision en problèmes que les scientifiques peuvent traiter indépendamment. Ainsi, d'un point de vue épistémologique, la gnotoxénie comprend l'étude du commensalisme. Le concept de commensalisme est lié à cette discipline scientifique. D'un point de vue historique, pourquoi les travaux de Van Beneden, pourtant cités, nous l'avons vu, par des microbiologistes, et connus de microbiologistes comme Metchnikoff durant la fin du dix-neuvième siècle et durant la première moitié du vingtième siècle, n'ont-ils pas été repris dans le texte ? En effet, ayant défini une terminologie qui va perdurer (ne parle-t-on pas dans le langage courant de « bactéries commensales » au vingt-et-unième siècle ?) certains scientifiques vont employer une terminologie connexe.

L'hypothèse que nous posons est celle d'une volonté délibérée d'asseoir une discipline nouvelle. Cela passe sans doute par l'utilisation de termes nouveaux, propres à la discipline qui va émerger. Nous reverrons cet aspect ultérieurement dans le cas de l'étude du commensalisme en écologie. En effet, les agronomes français, comme Ducluzeau, veulent faire émerger ou ré-émerger la gnotoxénie (puisque Pasteur en fait mention durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle). Non seulement la terminologie employée est propre à la gnotoxénie, mais tout un laboratoire va y être consacré, il s'agit du laboratoire d'écologie microbienne.

Au cours de la fin des années 1950 et durant les années 1960, Pierre Raibaud prend conscience de l'intérêt de l'étude de ce qu'il va nommer « l'écologie microbienne ». En agronomie, l'objectif est d'obtenir un bétail en bonne santé pendant la plus longue période possible. Ainsi, l'arrivée des antibiotiques, qui datent de cette période (1950-1960) a permis une meilleure productivité. Les scientifiques, comme Raibaud, se sont interrogés sur les effets de ces antibiotiques au sein de la flore dite commensale. Mais, pour pouvoir mesurer les effets

potentiels, encore fallait-il connaître la flore commensale. En fait, aucune étude n'avait réellement été entreprise pour déterminer de façon exhaustive les souches bactériennes présentes. Partant de ce constat, les scientifiques vont tenter de résoudre le problème.

A mon retour à Jouy, P. Raibaud avait entrepris de travailler sur la flore du tube digestif à partir des questions qui lui avaient été posées. On avait découvert, à cette époque, l'effet des antibiotiques dans l'alimentation et la croissance du bétail. Comme les antibiotiques étaient supposés agir sur les bactéries, on se posait la question de savoir comment ils pouvaient agir sur la flore du tube digestif. Mais comme Raibaud s'était rendu compte que l'on ne connaissait pas la flore du tube digestif des animaux et encore moins celle de l'homme, il avait mis en route un ensemble de techniques pour mieux la connaître⁴⁶⁸.

Le commencement de ces travaux par Raibaud a pu avoir lieu grâce au développement des animaux axéniques par Edmond Sacquet, bien que la collaboration entre les deux hommes fût difficile. Les compétences ont été réunies pour justement permettre de surseoir aux difficultés technologiques posées par la connaissance de la flore du tractus digestif. Après son séjour aux Etats-Unis, Edmond Sacquet, alors ingénieur au CNRS, ayant une bonne connaissance des animaux de laboratoire et notamment des animaux sans germes, et Pierre Raibaud vont tenter cette aventure scientifique.

A son retour en France, il s'était ingénié à développer cette technique à Gif-sur-Yvette. A. François a eu l'idée de s'adresser à lui, reprenant à son compte une idée oubliée de Pasteur qui envisageait déjà, en 1884, d'élever des animaux sans germes communs pour leur inoculer des germes et étudier leurs effets. Nous avons défini, dans les années 55-56, les bases d'une collaboration, qui s'est avérée utile mais souvent difficile⁴⁶⁹.

En 1968-1969, Ducluzeau, en collaboration avec M. Bellier et A. Galinha, travaille au sein de la station centrale de recherches laitières et de technologie des produits animaux à Jouy-en-Josas alors dirigée par Germain Mocquot. Durant les années 1964-65, le laboratoire d'écologie microbienne sera créé et admis au sein de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA). « Après discussions, tout le monde était tombé d'accord sur le fait que ce qui nous intéressait était vraiment l'étude des interactions qui existaient dans les systèmes microbiens⁴⁷⁰ ». Ce laboratoire, intégré au sein de l'INRA à Jouy-en-Josas sera donc le berceau des travaux de Robert Ducluzeau et de Pierre Raibaud. L'INRA est créé en 1946, et va se développer en particulier dans la décennie suivante jusqu'en 1956. Germain Mocquot en est un acteur prépondérant⁴⁷¹. Le domaine de Jouy-en-Josas y sera ainsi rattaché⁴⁷². Le

⁴⁶⁸ Desbrosses B., Poupardin D., *Propos de Ducluzeau Robert, Archorales*, INRA, Paris, 2000, p. 166.

⁴⁶⁹ Poupardin D., *Propos de Raibaud Pierre, Archorales*, INRA, Paris, 1995, p. 145.

⁴⁷⁰ Desbrosses B., Poupardin D., *Propos de Ducluzeau Robert, Archorales*, INRA, Paris, 2000, p. 167.

⁴⁷¹ Cranney J., *INRA 50 ans d'un organisme de recherche*, INRA, Paris, 1996, p. 305.

laboratoire d'écologie microbienne émerge dans ce cadre. Raibaud obtient alors une autonomie financière⁴⁷³.

Ces recherches effectuées au laboratoire d'écologie microbienne (INRA) depuis les années soixante-dix, avaient plusieurs objectifs. L'analyse différentielle quantitative de la microflore du tube digestif chez le rat « conventionnel » et son développement depuis la naissance, et l'étude physiologique des divers genres microbiens importants du tube digestif ; la recherche de bactéries susceptibles de modifier dans un sens favorable la physiologie nutritionnelle de l'animal de rente, et par suite ses performances zootechniques et la qualité des produits alimentaires qu'il fournit ; la maîtrise de l'équilibre de la flore afin d'installer éventuellement une « barrière microbiologique » dans le tube digestif pour inhiber la prolifération de bactéries indésirables⁴⁷⁴.

Dès la fin des années 1970, Ducluzeau et Raibaud sont en effet conscients de la spécificité du laboratoire d'écologie microbienne : il est le seul en France à s'intéresser exclusivement à l'étude de la flore bactérienne.

Le Laboratoire d'Ecologie Microbienne de l'I.N.R.A a largement contribué à multiplier les modèles animaux où des microbes déterminés sont associés à l'hôte, car il dispose d'outils de travail encore plus performants que les outils américains ou japonais. Bon nombre de données qui figurent ici, dont certaines encore inédites, sont tirées d'expériences conduites dans ce laboratoire. Que nos lecteurs n'y décèlent aucune arrièrè pensée chauvine. Nous les citons simplement parce qu'elles sont originales⁴⁷⁵.

Les travaux durant les années 1970 vont utiliser essentiellement des modèles animaux. Cependant, l'enjeu est également étendu afin de découvrir également le rôle de la flore bactérienne commensale de l'être humain. Les premiers résultats publiés dans les années 1980 concernent l'homme. Ceux-ci sont obtenus grâce aux avancées obtenues par Ducluzeau et Raibaud. Il s'agit de comparer les souches bactériennes présentes chez l'être humain, avec celles déjà identifiées chez les modèles animaux comme la souris⁴⁷⁶. Robert Ducluzeau évoque le rôle de ses propres avancées et l'ouverture sur le monde médical.

⁴⁷² Cranney J., *INRA 50 ans d'un organisme de recherche*, INRA, Paris, 1996, p. 145.

⁴⁷³ Poupardin D., *Propos de Raibaud Pierre, Archorales*, INRA, Paris, 1995, p. 146.

⁴⁷⁴ Cranney J., *INRA 50 ans d'un organisme de recherche*, INRA, Paris, 1996, p. 290.

⁴⁷⁵ Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979, p. 3.

⁴⁷⁶ Duval-Iflah Y., Chappuis J., Ducluzeau R., Raibaud P., Intraspecific interactions between *Escherichia coli* strains in human newborns and in gnotobiotic mice and piglets, *Progress in Food and Nutrition Science*, 1983, 7, 107-116.

Nous avons bénéficié du fait que notre travail a été vite connu et apprécié des médecins. Ceux-ci ont pris conscience que la flore du tube digestif de l'homme était moins bien connue que celle des animaux domestiques et que les technologies que nous avons mises au point sur certaines espèces pouvaient s'avérer fort utiles pour étudier certains mécanismes physiologiques chez l'homme. Les responsables de l'INRA ont compris l'intérêt de cette ouverture sur le monde médical. Nous avons indéniablement joué un rôle de pont en cette affaire, ce qu'ont volontiers reconnu des scientifiques comme G. Fauconneau ou comme A. François⁴⁷⁷.

D'autres équipes étudient également l'écologie microbienne. En particulier Dwayne Savage va entreprendre des études relationnelles du dénombrement des souches bactériennes présentes entre l'homme et différents animaux⁴⁷⁸. Le tractus gastro-intestinal est la partie du corps humain la plus étudiée. Ces études vont se révéler être majeures pour les chercheurs dès les années 1970, jusqu'à nos jours.

Nous allons montrer ainsi que le concept de commensalisme, associé à la flore bactérienne commensale du tractus gastro-intestinal, perdure toujours dans ce domaine précis de la microbiologie. Non seulement les publications, même récentes, sont toujours plus nombreuses sur le sujet, mais en plus, le concept est revisité dans une optique de thérapeutique médicale. Cet exemple concernant le tractus gastro-intestinal est l'illustration de la théorie de l'(in)existence du point zéro. Cette théorie consiste en un point de vue épistémologique du commensalisme que nous aborderons après la démonstration historique de l'étude de celui-ci en microbiologie contemporaine.

4) Le tractus gastro-intestinal : étude de la flore microbienne commensale de l'homme à partir des années 1970

La mise à jour de connaissances du tractus gastro-intestinal d'animaux tels la souris ou les bovins et de l'évaluation du nombre de souches bactériennes et de leur type chez l'être humain également, se développe dans les années 1970. Ainsi, en 1977, Dwayne Savage de l'université de l'Illinois propose une revue de la littérature mettant en relief l'avancée des travaux dans le domaine. Les propos concernant le tractus gastro-intestinal des bovins reste le plus documenté. Cependant, l'être humain est déjà mentionné comme objet d'étude. L'être humain est aussi considéré comme un hôte ayant dans son tractus, de nombreuses souches bactériennes « commensales ».

⁴⁷⁷ Desbrosses B., Poupardin D., *Propos de Ducluzeau Robert, Archorales*, INRA, Paris, 2000, pp. 170-171.

⁴⁷⁸ Savage D., *Microbial Pathogenicity in Man and Animals*, Editions H.Smith, J. H. Pearce, Cambridge, 1972, pp. 25-57.

The adult human organism is said to be composed of approximately 10^{14} eukaryotic animal cells. That statement is only an expression of a particular point of view. The various body surfaces and the gastrointestinal canals of humans may be colonized by as many as 10^{13} indigenous prokaryotic and eukaryotic microbial cells. These microbes profoundly influence some of the physiological processes of their animal host. From another point of view, therefore, the normal human organism can be said to be composed of over 10^{14} cells, of which only about 10% are animal cells. The vast majority of the microbial cells in that mass reside someplace in the gastrointestinal tract⁴⁷⁹.

Les connaissances sont affinées dans les années 1980. Ducluzeau et Raibaud travaillent alors en collaboration avec des médecins. Ils peuvent ainsi appliquer l'étude de la flore microbienne du tractus gastro-intestinal à l'homme. Ils réussissent alors à dénombrer 190 espèces différentes. Par ailleurs, et c'est une information primordiale, ils relèvent que la flore intestinale commensale est constante. « Malgré quelques variations individuelles, cette flore reste remarquablement stable au sein d'une même espèce. Chez un hôte en bonne santé, une dizaine d'espèces, toujours les mêmes, cohabitent aux plus hauts niveaux de population. Les autres espèces qui constituent la flore sous-dominante sont présentes en nombre moins élevé⁴⁸⁰ ». Les études entreprises sur cet « écosystème » qu'est le tractus gastro-intestinal sont révélatrices de la problématique liant le concept de commensalisme et l'approche médicale, posée par Pasteur près d'un siècle plus tôt.

Les interactions microbiennes sont les responsables principales du maintien et de la régulation de l'écosystème que représentent l'hôte et les micro-organismes qu'il héberge dans son tube digestif. Nous envisagerons successivement dans cet article les méthodes d'étude des interactions bactériennes, les différents types d'interactions, leurs variations en fonction de l'hôte et de l'aliment, et ce que l'on sait de leurs mécanismes⁴⁸¹.

La terminologie employée par Ducluzeau et Raibaud révèle un lien fort entre leurs recherches et le commensalisme. L'« hôte » est présent. Il « héberge » de très nombreux commensaux. Ce sont les microbes, les bactéries. L'objet principal de leur étude porte sur les

⁴⁷⁹ Savage D., Microbial Ecology of the Gastrointestinal Tract, *Annual Review of Microbiology*, 1977, 31, 107-133, p. 107.

Traduction : L'organisme humain adulte se compose approximativement de 10^{14} cellules eucaryotes animales. Il s'agit d'un point de vue particulier. Les surfaces du corps humain et du tractus gastro-intestinal colonisent plus de 10^{13} cellules microbiennes eucaryotes et procaryotes. Ces microbes influencent profondément des processus physiologiques de leur hôte. D'un autre point de vue, donc, l'organisme humain normal est composé de 10^{14} cellules dont environ 10% sont des cellules animales. La plus grande majorité de ces cellules microbiennes se trouve dans le tractus gastro-intestinal.

⁴⁸⁰ Ducluzeau R., Raibaud P., Les interactions bactériennes dans le tube digestif, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 291-311, p. 291.

⁴⁸¹ Ducluzeau R., Raibaud P., Les interactions bactériennes dans le tube digestif, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 291-311, p. 291.

« interactions ». Deux niveaux d'interactions sont abordés : le premier concerne les interactions entre bactéries, le second concerne les interactions entre ces bactéries et leur hôte. Cependant, l'équation est beaucoup plus complexe. En effet, les interactions entre bactéries peuvent également avoir un effet sur les interactions entre les bactéries et leur hôte, et réciproquement, les interactions entre l'hôte et les bactéries peuvent avoir un effet sur les interactions entre bactéries.

Cette complexité, qui est abordée par le concept « d'écosystème » constitué par l'hôte (l'être humain ou l'animal) et les bactéries, est une approche nouvelle par rapport au concept du dix-neuvième siècle. En effet, pour Pierre-Joseph Van Beneden, la relation, ou les « interactions », entre l'hôte et « son » commensal sont mentionnées sans être nécessairement exhaustives. Mais d'une part, Van Beneden tente d'apporter une liste d'avantages (gîte ou nourriture) et d'autre part, dans tous les exemples choisis essentiellement en zoologie, l'hôte « héberge » un commensal ou quelques-uns. Alors qu'en microbiologie durant la seconde moitié du vingtième siècle, l'hôte héberge différentes « populations » bactériennes et constitue par là un écosystème. Vu le nombre de « commensaux », les interactions qui résultent de cet état sont excessivement nombreuses. La difficulté, et toute la complexité, du raisonnement, est d'essayer d'isoler quelques interactions une à une afin de pouvoir comprendre par exemple, s'il y a ou non un état de commensalisme. C'est-à-dire savoir si, et la question est d'un intérêt primordial dans le domaine médical, certaines bactéries initialement non pathogènes peuvent devenir pathogènes sous certaines conditions. Etudier et maîtriser ces conditions, c'est pouvoir ainsi modifier la pathogénicité bactérienne. Nous verrons, avec l'étude du microbiome dans les années 2000, que d'autres facteurs supplémentaires vont encore être pris en compte. La génétique et l'immunologie sont aussi des domaines émergents qui vont aborder cette question. Pour cela, le « modèle » du tractus gastro-intestinal est une référence. Dans cette étude, les différentes méthodes exposées peuvent être controversées, et sont également un marqueur historique des avancées technologiques et de leur emploi en microbiologie du tractus gastro-intestinal.

Dans ce domaine, Ducluzeau et Raibaud mentionnent bien évidemment les expériences concernant les animaux gnotoxéniques. Leur but est de pouvoir maîtriser les souches microbiennes, les animaux axéniques sont donc nécessaires. Dans l'environnement stérile qui est créé, les souches peuvent donc être inoculées. Cette technologie est même appliquée à l'être humain.

Ces enceintes ont été maintenant adaptées à de nombreuses espèces animales et même au nouveau-né humain et à l'adulte lorsqu'ils doivent être protégés rigoureusement contre l'environnement microbien. Des techniques de césarienne stérile ou, le plus souvent maintenant, de décontamination à la naissance du nouveau-né humain ou animal obtenu par voie basse, sont utilisées pour placer des animaux ou des bébés en axénie⁴⁸².

L'agronomie est donc un passage obligé, d'un point de vue historique, pour permettre une étude chez l'homme. Les expérimentations chez les animaux montrent la voie vers une problématique recentrée sur le commensalisme de la flore bactérienne humaine. Cependant, afin d'aller plus loin dans l'étude de cet écosystème, l'approche mathématique n'est pas écartée. En effet, la mise en équation, initialement simplifiée, comme dans le cas de Lotka et Volterra dans la première moitié du vingtième siècle, puis avec Monod dans les années 1940 et ultérieures et Miura ou McGee dans les années 1970, permet de prendre en compte, d'un point de vue conceptuel, le plus de paramètres possibles, mais aussi des populations microbiennes diverses et nombreuses. L'outil informatique est alors nécessaire pour entreprendre les calculs demandés.

Travaillant au laboratoire de xénobiotique de l'INRA de Toulouse, Corpet résume de prime abord la situation ainsi : « Il semble à première vue que les relations entre des milliards d'organismes microscopiques, dont de nombreux n'ont encore été ni décrits ni cultivés, en un lieu difficile d'accès et difficile à simuler en raison des conditions physico-chimiques qui y règnent, soit une impossible gageure⁴⁸³ ». Mais il mentionne ensuite toutes les méthodes susceptibles de comprendre les interactions entre bactéries et les interactions des bactéries avec leur hôte. En effet, non seulement connaître les souches microbiennes est nécessaire, mais il est également nécessaire de savoir comment elles interagissent. Certaines souches peuvent croître alors que d'autres diminuent en population. La sensibilité d'accroissement est notamment dépendante de la présence de certains types de souches. Pour tenter de démêler la problématique, l'expérimentation en laboratoire est nécessaire, mais également l'expérimentation in situ, ou encore l'aide des modélisations mathématiques pour identifier les facteurs d'interdépendance entre les souches.

⁴⁸² Ducluzeau R., Raibaud P., Les interactions bactériennes dans le tube digestif, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 291-311, p. 293.

⁴⁸³ Corpet D., Étude de l'écologie microbienne de l'intestin : modèles in vitro, in vivo et mathématiques, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 375-389, p. 376.

Cependant, il existe aujourd'hui des modèles expérimentaux suffisamment complexes pour simuler ce qui se passe *in situ*, et suffisamment isolés pour permettre l'étude des métabolismes ou des mécanismes. La compréhension des mécanismes régissant les interactions dans l'intestin ne peut souvent se faire que grâce à la modélisation mathématique des multiples facteurs qui interagissent, et par la simulation numérique sur ordinateur des équations différentielles ainsi obtenues⁴⁸⁴.

Les méthodes qu'il mentionne sont : l'homme ou l'animal conventionnel, l'animal hétéroxénique, la flore complexe en chémostat, les modèles gnotoxéniques. Puis, Corpet expose les modèles mathématiques. Celui de Monod reste utilisé⁴⁸⁵. Au cours des années 1980, une synthèse s'opère entre les modèles mathématiques initiés plusieurs décennies auparavant, entre les expérimentations menées sur les animaux et pouvant être utilisées chez l'homme, et entre les technologies informatiques qui vont permettre une puissance de calcul beaucoup plus forte. Cette synthèse va de pair avec une vision épistémologique de « l'écosystème ». Celui-ci est en effet perçu comme un objet d'étude. Même si, du fait de sa complexité, il peut être subdivisé en plusieurs problèmes plus simples pouvant être résolus, l'écosystème microbien-animal ou microbien-être humain est un objet d'étude scientifique.

Nous l'avons vu avec Ducluzeau et Raibaud dans les années 1960-1970, un laboratoire d'un organisme scientifique est créé spécifiquement sur ce sujet. Cela signifie que des crédits spécifiques sont alloués pour les travaux de recherche menés sur l'écologie microbienne. L'écosystème microbien devient alors un enjeu de publications, comme nous l'avons montré avec les différents textes précédents. Enfin, l'écologie microbienne est un sujet que des spécialistes d'autres disciplines que la gnotoxénie vont s'approprier. La modélisation mathématique en est un exemple. Corpet l'évoque également.

En effet, les facteurs qui interfèrent dans l'écosystème intestinal microbien sont trop nombreux pour qu'on puisse les mesurer simultanément *in vivo*. Ces paramètres doivent être isolés dans des modèles expérimentaux, comme par exemple les cultures continues en chémostat ou les animaux axéniques. Ces facteurs sont aussi trop nombreux pour être compris (= rassemblés en un même mouvement de l'esprit), en particulier dans leurs relations quantitatives. Il faut construire, d'après nous, un modèle mathématique pour estimer l'effet relatif de chacun des facteurs en cause⁴⁸⁶.

Les travaux concernant le tractus gastro-intestinal se sont ainsi poursuivis avec « l'avènement » de la génétique moléculaire, et sont toujours en cours. Nous évoquerons en

⁴⁸⁴ Corpet D., Etude de l'écologie microbienne de l'intestin : modèles *in vitro*, *in vivo* et mathématiques, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 375-389, p. 376.

⁴⁸⁵ Corpet D., Etude de l'écologie microbienne de l'intestin : modèles *in vitro*, *in vivo* et mathématiques, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 375-389, p. 382.

⁴⁸⁶ Corpet D., Etude de l'écologie microbienne de l'intestin : modèles *in vitro*, *in vivo* et mathématiques, *Revue Science et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 375-389, pp. 384-385.

particulier l'étude du « microbiome ». En effet, les outils des années 1980 ne sont pas toujours suffisants afin de caractériser les différentes souches bactériennes présentes. Le Professeur Ducluzeau évoque ces difficultés au début des années 2000.

Il existe plusieurs obstacles à la connaissance de la flore digestive :

- quelque 400 espèces de bactéries la composent, avec des populations très variables ;
- moins d'une vingtaine sont couramment cultivées par les laboratoires ;
- elles appartiennent à la flore dominante (populations les plus abondantes) et rendent difficile le dénombrement des autres espèces, sous-dominantes ;
- la flore anaérobie stricte, pourtant largement dominante, est difficile à cultiver et à prélever in situ;
- certaines sont impossibles à cultiver à ce jour.

Le champ d'investigation est donc encore très large et la biologie moléculaire constitue un outil de choix pour caractériser ces bactéries⁴⁸⁷.

Les champs d'investigation qu'ouvrent la génétique moléculaire vont ainsi permettre de qualifier réellement les diverses souches bactériennes en présence. Cette première étape est nécessaire afin de saisir les actions directes sur l'hôte (animal ou être humain), les liens avec l'immunité de l'hôte, et le contrôle plausible de ces souches, selon leurs actions prédéfinies.

Il est intéressant de noter que les études contemporaines gardent à l'esprit les découvertes du dix-neuvième siècle d'une part, mais aussi les problématiques initialement posées. Comme nous l'avions mentionné, Pasteur et Metchnikoff notamment, ont eu un rôle majeur concernant les interrogations du commensalisme et ce qui est théorisé au vingtième siècle comme l'écosystème microbien. « The idea that our resident microbial communities are important contributors to normal mammalian physiology and health is not new : the concept dates back to Pasteur. However, we are now developing a broader appreciation of the wide range of host functions that are regulated by symbiotic microorganisms⁴⁸⁸ ». La référence donnée par l'équipe de Gordon n'est pas directement une publication de Pasteur⁴⁸⁹. Mais les références historiques permettent de resituer les travaux antérieurs en microbiologie, tout en montrant que les problématiques sont peu ou prou identiques. Les approches méthodologiques, liées au développement de toutes les technologies, vont en revanche évoluer.

⁴⁸⁷ Boloh Y., *Les animaux gnotoxéniques : un modèle d'étude des interactions entre la flore intestinale, ses composants et l'hôte*, Newsletter, Danone, juin 2000, p. 4.

⁴⁸⁸ Stappenbeck T., Hooper L., Gordon J., Developmental regulation of intestinal angiogenesis by indigenous microbes via Paneth cells, *PNAS*, 2002, 99(4), 15451-15455, p. 15451.

⁴⁸⁹ Il s'agit de la référence suivante : Schottelius M., Die Bedeutung der Darmbakterien für die Ernährung, *Archives für Hygiene und Bakteriologie*, 1902, 42, 48-70.

All mammals, including humans, are adapted to life in a microbial world. Pasteur, Koch, Metchnikoff, and Escherich laid the conceptual groundwork for our present views of host-microbe interactions. Pasteur postulated that microbes are necessary for normal human life. Metchnikoff claimed that the composition of the flora is essential for the well-being of the host and stressed the importance of interactions between host and bacteria. Escherich was convinced that accurate knowledge of the endogenous flora was essential not only for understanding the physiology of digestion but also for understanding the pathology and therapy of microbial intestinal diseases. Despite these early insights, scientists have only recently developed methods that allow them to directly characterize the molecular mechanisms underlying the establishment and maintenance of various microbial ecosystems located on our mucosal surfaces⁴⁹⁰.

Non seulement l'équipe de Gordon remet au goût des jours les travaux de Pasteur, Metchnikoff et Escherich, mais il pose très clairement la problématique du commensalisme en microbiologie et plus particulièrement au sein de l'écosystème microbien du tractus gastro-intestinal.

Symbiotic relationships refer to those that involve mutual gain for both partners. Parasitic relationships benefit one partner but are harmful to the other. Sitting between symbiotic and parasitic are commensal relationships, where one partner gains whereas the other experiences neither gain nor loss. The relationship between a mammalian host and its intestinal microbiota is to a large extent symbiotic. However, when the components of the microflora are viewed as single entities instead of as a large polymicrobial society, many species appear to possess commensal and/or opportunistic traits. This means that given the opportunity, most intestinal bacteria will expand their habitats. The existence or expansion of commensal organisms in the ecosystem will have a variable impact on the host, depending upon factors that are expressed in either the bacterium, the given host, or both. These factors can be intrinsic properties or properties that are modified by environment. In this view, pathologic changes arise through a combinatorial mechanism where a coexistence of factors is required for initiation or progression of disease. Thus, "normal" and "pathogenic" should be viewed as relative terms when considering the microbiota⁴⁹¹.

⁴⁹⁰Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, Dec. 1998, 1157–1170, p. 1157.

Traduction : Tous les mammifères, y compris les humains, sont adaptés pour une vie dans un monde microbien. Pasteur, Koch, Metchnikoff et Escherich ont établi les fondements conceptuels de notre vision présente des interactions hôte-microbes. Pasteur a postulé que les microbes étaient nécessaires pour la vie humaine normale. Metchnikoff mentionnait que la composition de la flore est essentielle pour le bien-être de l'hôte et mettait un point d'honneur à l'importance des interactions entre l'hôte et les bactéries. Escherich était convaincu qu'une connaissance précise de la flore endogène était essentielle non seulement pour la compréhension de la physiologie de la digestion, mais aussi pour la compréhension des pathologies et des thérapies des maladies intestinales. Malgré ces points de vue précoces, ce n'est que récemment que les scientifiques ont pu développer les méthodes permettant de caractériser directement les mécanismes moléculaires sous-jacents en vue de comprendre l'établissement et le maintien des écosystèmes microbiens sur nos surfaces muqueuses.

⁴⁹¹Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, Dec. 1998, 1157–1170, pp. 1163-1164.

Traduction : Les relations symbiotiques correspondent à un gain mutuel des partenaires. Les relations parasitiques bénéficient à l'un des partenaires mais sont dangereuses pour l'autre. Entre la symbiose et le

Dans cette reformulation contemporaine du commensalisme en microbiologie, qui implique également un questionnement sur le « normal » et le « pathogénique », l'accent est mis sur la possibilité d'un changement dans les avantages donnés au commensal et réciproquement. Si, dans certaines conditions environnementales déterminées, une situation de commensalisme est décrite, en modifiant ces conditions, cette relation peut-elle se modifier et devenir soit du « parasitisme », c'est-à-dire pathogène, soit du mutualisme, voire une relation symbiotique ?

Cette observation qui était déjà en partie décrite en zoologie est plus pertinente en microbiologie dans la mesure où les bactéries commensales sont des commensaux « obligatoires » de leur hôte. Tout être humain est l'hôte de bactéries. Les exemples ne sont pas si communs en zoologie. Cette spécificité pose ainsi la question du passage du commensalisme aux autres types d'associations décrites au dix-neuvième siècle. De nombreux exemples de bactéries sont étudiés. L'un d'entre eux va nous permettre d'évoquer l'(in)existence du point zéro, approche épistémologique et conceptuelle du commensalisme et des associations biologiques. Cet exemple est *Helicobacter pylori* qui est localisé au niveau gastrique. Selon certaines conditions génétiques, cette bactérie peut devenir pathogène. « Thus, if an *H. pylori* strain expressing adhesin colonizes a host that produces a functional epithelial receptor for that adhesin, the destiny of colonization may be skewed away from a long-term commensal relationship and toward a parasitic relationship ⁴⁹² ». Les auteurs poursuivent : « *H. pylori* illustrates how horizontal transmission of genetic material can change a commensal organism to a pathogen ⁴⁹³ ».

Ainsi, le concept de commensalisme a été réapproprié en microbiologie et fait partie intégrante des recherches contemporaines liant l'écosystème microbien, l'enjeu sur l'immunité, et les facteurs génétiques intrinsèques pouvant modifier la pathogénicité. La

parasitisme, il existe les relations commensales où l'un des partenaires obtient un avantage alors que les autres n'ont ni gains, ni pertes. La relation entre un hôte mammifère et le microbiote intestinal est une relation symbiotique. Pourtant, quand l'un des composants de cette microflore est perçu simplement comme une entité à part entière et non comme une partie d'une société plurimicrobienne, beaucoup d'espèces apparaissent être des commensaux et/ou avoir des traits opportunistes. Cela signifie que selon l'opportunité, la plupart des bactéries intestinales vont étendre leur habitat. L'existence ou l'expansion des organismes commensaux dans cet écosystème auront un impact variable sur l'hôte, selon les facteurs exprimés soit par les bactéries, soit par l'hôte, voire les deux. Ces facteurs peuvent être des propriétés intrinsèques ou des propriétés modifiées par l'environnement. Selon ce dernier point de vue, les changements pathologiques arrivent selon un mécanisme combinatoire où l'existence des facteurs est nécessaire pour initier ou faire progresser la pathologie. Donc, « normal » et « pathogène » doivent être vus comme des notions relatives quant au microbiote.

⁴⁹² Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, Dec. 1998, 1157–1170, p. 1165.

⁴⁹³ Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, Dec. 1998, 1157–1170, p. 1166.

technologie associée au fil du vingtième siècle va permettre des avancées nouvelles dans la compréhension des mécanismes mis en jeu. Cependant la problématique demeure.

The importance of understanding the relationships between humans and their resident microbial populations has been emphasized for over 100 years. The first report describing how animals could be reared under germ-free conditions appeared 102 years ago. The questions and the technology are old, but their applicability to understanding how the intestinal eco-system is shaped and maintained represents an opportunity for the modern scientist. We now have the capacity to create simplified and defined model ecosystems in ex-germ-free mice. We can genetically manipulate both the host epithelium and its associated immune system, as well as potential microbial in-habitants. The ability to perform these manipulations should provide molecular insights into the factors that govern ecologic stability in the gut. The combination of gnotobiotics and molecular genetics should provide a deeper understanding of how pathogens are created, how they gain control of this habitat, and the contributions made by “normal” gut inhabitants to disease pathogenesis. Such understanding, in turn, could lead to the development of novel chemicals and microbes for use in prebiotic and probiotic strategies to prevent or cure infectious diseases and perhaps immunopathologic disorders⁴⁹⁴.

Une nouvelle avancée technologique va permettre d’aller plus loin dans l’étude des interactions bactéries-bactéries et hôte-bactéries. Cette nouvelle technologie est toujours liée à la génétique moléculaire. Il s’agit du séquençage du génome. Développée pour l’être humain dans les années 1990 et donnant les premiers résultats escomptés au début des années 2000, l’application sera faite en microbiologie et dans l’application exacte des souches dites « commensales » dans la première décennie 2000 et se poursuit encore. Ces travaux sont regroupés sous le nouveau terme de « microbiome ». A l’issue de l’exposé de cette nouvelle contribution, d’un point de vue historique, nous évoquerons l’approche épistémologique du

⁴⁹⁴ Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, Dec. 1998, 1157–1170, p. 1166.

Traduction : La compréhension des relations entre l’homme et les populations microbiennes résidentes a pris une importance majeure depuis près de 100 ans. Le premier cas décrivant comment des animaux pouvaient être élevés dans un environnement sans germes date d’il y a 102 ans. Les questions et la technologie sont anciennes, mais les applications pour comprendre comment l’écosystème intestinal est formé et maintenu représente un travail pour le scientifique moderne. Nous avons maintenant la capacité de créer des modèles simples et définis de souris sans germes. Nous pouvons manipuler génétiquement non seulement l’épithélium de l’hôte et son système immunitaire associé, comme le potentiel de la flore bactérienne. La possibilité de pratiquer ces expériences peut donner de nouveaux éléments quant aux facteurs qui gouvernent la stabilité écologique du tractus gastro-intestinal. La gnotobiotique et la génétique moléculaire associée ont permis une meilleure compréhension de la formation des pathogènes, comment ils envahissent l’habitat, et les contributions du tractus gastro-intestinal normal au sein de la pathogénicité. Ces avancées, en retour, peuvent mener au développement de nouveaux médicaments et microbes pour un usage dans le cadre de stratégies prébiotiques et probiotiques pour prévenir ou guérir des maladies infectieuses et peut-être les troubles immunitaires.

commensalisme, issue de la réappropriation du concept initié par Pierre-Joseph Van Beneden au dix-neuvième siècle par les microbiologistes, immunologistes et généticiens contemporains.

5) La problématique du commensalisme et de la pathogénicité durant le dernier quart du vingtième siècle et le vingt-et-unième siècle : l'avènement de la génétique moléculaire et de l'immunologie au sein de la microbiologie

L'étude du commensalisme de la flore microbienne au vingt-et-unième siècle est étroitement liée aux développements de l'immunologie et de la génétique. L'un des exemples caractéristiques est en effet l'étude du microbiome. Le microbiome correspond à l'ensemble des données génétiques des bactéries présentes dans le corps humain (sphère oro-pharyngée, tractus gastro-intestinal, sphère vaginale, peau...). A l'instar du génome humain⁴⁹⁵, un consortium international s'est créé en vue d'identifier toutes les souches bactériennes présentes au sein du corps humain, d'un point de vue génétique (Human Microbiome Project Consortium, 2012). Le génome humain est une entreprise scientifique sans précédent, visant à recenser tous les gènes de l'être humain. Ces recherches sont entreprises dans les années 1990 par deux équipes : la Human Genome Organization et l'équipe de Craig Venter. Les premiers articles scientifiques paraissent en 2001. La technologie nouvelle de séquençage de haut débit, développée actuellement au début des années 2010, va permettre en effet d'évaluer l'ARN ou l'ADN des souches bactériennes en totalité.

Sur le fond, il s'agit bien d'étudier le « commensalisme » de la flore bactérienne sur l'être humain. Et plus spécifiquement, le rôle sur l'immunité est en jeu⁴⁹⁶. En effet, si les bactéries sont véritablement commensales, il n'y a donc pas d'avantage ni aucun désavantage apporté à l'être humain. Cependant, dans certaines circonstances, ces bactéries ne peuvent-elles pas devenir pathogènes, donc apporter un désavantage, le commensalisme devenant ainsi du parasitisme ? D'un autre côté, certaines recherches veulent évaluer l'hypothèse que la flore bactérienne permet de développer l'immunité chez l'être humain : il y a ainsi l'apport d'un avantage, il s'agit donc de mutualisme et non de commensalisme.

L'être humain est un hôte pour de très nombreuses bactéries : la littérature scientifique actuelle (2012-2013) s'accorde sur le nombre de 3 trilliards. Si, à la fin du dix-neuvième

⁴⁹⁵ Venter C., et al, « The sequence of the Human Genome », *Science*, 2001, 291, 1304-1351.

⁴⁹⁶ Littman D.R., Pamer E.G., Role of the commensal microbiota in normal and pathogenic host immune responses, *Cell Host and Microbe*, 2011, 10, 311-323.

siècle, et durant le premier quart du vingtième siècle, l'enjeu de la recherche scientifique portait exclusivement sur les pathogènes et les thérapeutiques associées, ce n'est que très récemment que des recherches sont menées sur la flore bactérienne de l'homme, ses enjeux et son retentissement. Le lien entre commensalisme et « microbiome » est une approche tout à fait révélatrice du développement des sciences contemporaines, que sont la génétique (dont la génétique moléculaire), associée à la microbiologie et à l'immunologie.

Dans les années 1990, le consortium international du génome humain est créé et financé en vue de réaliser le séquençage de la totalité du génome humain, comprenant plusieurs dizaines de milliers de gènes. Une deuxième équipe, menée par Graig Venter, réalise un travail identique⁴⁹⁷. Les premiers résultats aboutissent une décennie plus tard⁴⁹⁸. Le coût global du séquençage du premier génome humain est estimé à trois milliards de dollars et a donc pris plus de dix ans. Durant la première décennie du vingt-et-unième siècle, le séquençage dit moyen débit puis haut débit est mis en place. L'objectif à réaliser est de séquencer un génome humain entier, uniquement les exons (parties codantes de l'ADN) pour un coût inférieur à mille dollars, et permettre ainsi une utilisation en routine diagnostic dans les hôpitaux. L'évolution technologique va ainsi dans le sens d'un séquençage de plus en plus performant.

Avec cette évolution technologique, de nouvelles possibilités peuvent être offertes. Dès le début des années 2000, la question a été posée de séquencer la totalité des souches bactériennes du corps humain⁴⁹⁹. Un nouvel appel à projet de séquençage de grande envergure est lancé⁵⁰⁰. L'un des objectifs est de recueillir toutes les informations génétiques afin d'évaluer l'impact de la flore microbienne sur l'être humain et réciproquement. Dans ce cadre, le concept de commensalisme est réemployé. En effet, dès la fin des années 1990, Joshua Lederberg (1925-2008) évoque la nécessité de comprendre, par la génétique moléculaire, le lien de commensalisme pouvant exister entre cette flore microbienne et l'être humain. Il développe alors le concept de « microbiome ». Il écrit à propos du microbiome qu'il s'agit de la « communauté écologique des microorganismes commensaux, symbiotes et pathogènes qui partagent notre corps humain »⁵⁰¹.

⁴⁹⁷ Venter J.C., Adams M.D., Myers E.W., Li P.W., Mural R.J., Sutton G.G., Smith H.O., Yandell M., Evans CA, Holt RA, et al., The sequence of the human genome, *Science*, 2001, 291, 1304–1351.

⁴⁹⁸ International Human Genome Sequencing Consortium, Initial sequencing and analysis of the human genome, *Nature*, 2001, 409, 860–921.

⁴⁹⁹ Relman D.A., Falkow S., The meaning and impact of the human genome sequence for microbiology, *Trends Microbiol*, 2001, 9: 206–208.

⁵⁰⁰ Relman D.A., New technologies, human–microbe interactions, and the search for previously unrecognized pathogens, *Journal of Infectious Disease*, 2012, 186, S254–S258.

⁵⁰¹ Texte original: “microbiome, to signify the ecological community of commensal, symbiotic, and pathogenic microorganisms that literally share our body space”.

Lederberg J., McCray A.T., 'Ome Sweet 'Omics—a genealogical treasury of words, *Scientist*, 2001, 15, 8.

En 2005, à Paris, un meeting international a permis la création du Human Microbiome Project. L'Institut National de la Recherche Agronomique était représenté. Cette approche montre le lien entre les recherches antérieures en biologie animale et en biologie humaine actuellement⁵⁰².

Le projet, toujours en cours, va permettre de connaître la totalité des gènes de la flore bactérienne humaine. De ce premier pas, l'objectif fixé est ensuite d'estimer les liens entre une flore pathogène et commensale. Quelles sont les conditions intrinsèques et extrinsèques permettant de participer soit à l'immunité de l'être humain, soit à la pathogénicité des bactéries pourtant commensales dans certaines circonstances ? Cette problématique, issue des recherches de la biologie animale des années 1960 et ultérieures, est réadaptée au début du vingt-et-unième siècle⁵⁰³. Le concept de commensalisme de Pierre-Joseph Van Beneden reprend tout son sens dans l'ère de la génétique.

Associé à la génétique moléculaire, un autre domaine présente un intérêt majeur d'étude pour comprendre les interactions entre les bactéries et leur hôte : il s'agit de l'immunologie. Les travaux contemporains depuis le début des années 2000 réinvestissent également le concept de commensalisme et posent la question de l'immunité de l'hôte face à ses nombreux commensaux. Si la génétique moléculaire permet des avancées spectaculaires, l'immunologie est également une discipline dont la problématique du commensalisme est mise en relief. En effet, pourquoi des bactéries, même commensales peuvent rester « dans » ou « chez » leur hôte ? Cette question anodine pose en fait des interrogations concernant la mise en place de mécanismes cellulaires, protéiques et moléculaires qui vont permettre à une bactérie d'être commensale ou non. Les réactions immunitaires sous-jacentes, qui sont encore à étudier, peuvent alors mettre à mal la possibilité d'un état de commensal des bactéries.

Si une bactérie quelconque induit un phénomène immunitaire, cela pourrait signifier qu'indirectement elle induit un désavantage pour son hôte. Il n'y a donc pas de commensalisme. De même, nous allons voir que la flore microbienne semble nécessaire au développement de l'immunité. Dans ce cas, il y a acquisition d'un avantage pour son hôte, ce peut être une forme de mutualisme ou même, puisque cet avantage modifie l'immunité, c'est-à-dire un élément intrinsèque de l'hôte, ce peut être une relation symbiotique.

Les dernières données scientifiques produites par l'équipe américaine de Hooper montrent en effet que la flore dite commensale se situe entre ces deux états (symbiose/mutualisme et

⁵⁰² NIH HMP Working Group, The NIH Human Microbiome Project, *Genome Research*, 2009, 19(12) 2317-2323.

⁵⁰³ Hooper L., Gordon J., Commensal Host-Bacterial Relationships in the gut, *Science*, 2001, 292, 1115-1118.

pathogénicité) c'est-à-dire qu'une modification des conditions extrinsèques va amener à l'un ou l'autre des états. La flore microbienne « commensale » a un effet majeur sur le développement de l'immunité.

The commensal microbiota clearly have important effects on the normal development of immunity. However, commensal bacteria can also trigger inflammatory responses in immunodeficient hosts. For example, defective signaling through the phosphatase SHP-1 causes a microbiota-dependent autoinflammatory syndrome with lesions on the feet, salivary glands, and lungs; such inflammation also occurs in mice without Bor T lymphocytes. There are a series of monogenic conditions of the nucleotide-binding oligomerization domain (NOD) receptor family considered to be autoinflammatory. One of the best characterized of these is in the NLRP3 inflammasome protein. Depending on the exact activating mutation involved, the clinical spectrum in humans encompasses urticaria triggered by the cold, episodic fevers occurring with unknown triggers, and neonatal onset multisystem inflammatory disease⁵⁰⁴.

Il faut également noter que l'un de ces facteurs extrinsèques pouvant modifier le rôle de la flore microbienne est génétique. Nous voyons ainsi l'implication de différentes disciplines médicales nouvelles dans l'étude du commensalisme. En effet, il faut noter par ailleurs que la terminologie employée est exactement celle employée par Pierre-Joseph Van Beneden durant le dix-neuvième siècle. Alors que cette terminologie paraissait absente de la microbiologie de la fin du dix-neuvième siècle et de la première moitié du vingtième siècle, elle est utilisée dans la science contemporaine. Le concept et la terminologie du commensalisme ont ainsi traversé près d'un siècle et demi. L'immunologie, via les nouvelles technologies employées, se concentre ainsi sur les effets de bénéfices et de désavantages pour l'hôte.

⁵⁰⁴ Hooper L., Littman D., Macpherson A., Interactions between the microbiota and the immune system, *Science*, 2012, 336, 1266-1273, p. 1272.

Traduction : Le microbiote commensal a clairement des effets majeurs sur le développement normal de l'immunité. Pourtant, les bactéries commensales peuvent aussi moduler les réponses inflammatoires des hôtes immuno-déficients. Par exemple, un défaut de signalisation de la voie phosphatase SHP-1 peut causer un syndrome auto-inflammatoire dépendant du microbiote avec des lésions au niveau des pieds, des glandes salivaires et des poumons ; une telle inflammation est également observée chez des souris dépourvues de lymphocytes B ou T. Il existe des séries de conditions monogéniques de la famille des récepteurs du domaine d'oligomérisation lié aux nucléotides considéré comme étant auto-inflammatoire. L'un des meilleurs exemples est la protéine NLRP3 de l'inflammation. Selon la mutation impliquée, le spectre clinique chez l'homme peut aller de l'urticaire au froid, des épisodes de fièvre sans facteur étiologique connu, à une pathologie inflammatoire multisystémique néonatale.

It is now clear that the immune system plays a central role in shaping the composition of the microbiota as well as its proximity to host tissues. At the same time, resident microbes provide signals that foster normal immune system development and influence the ensuing immune responses. Disruption of these complex and dynamic inter-actions can have profound consequences for host health. However, there are still major gaps in our understanding of how the immune system regulates the microbiota and of how the microbiota shape host immunity. The questions that remain are challenging and will require the innovation of new tools and approaches. Ultimately, these efforts should lead to deeper insight into host-microbial relationships and provide exciting new opportunities to improve human health⁵⁰⁵.

L'objectif est explicitement formulé : maîtriser et manipuler la flore microbienne commensale pour améliorer la santé de l'être humain. Ainsi, une vision épistémologique peut être menée. L'hypothèse émise est celle de l'(in)existence du point zéro. En résumé, la problématique du commensalisme peut se poser en terme « d'existence du point zéro ». La figure 30 résume les principaux éléments. Au niveau des abscisses est mentionné l'avantage pour l'hôte ou un désavantage pour l'hôte. Ainsi, tout à gauche, il s'agit du parasitisme. Tout à droite, il s'agit du mutualisme ou de la symbiose : les deux espèces produisent des avantages l'une pour l'autre. Si l'on considère l'hypothèse d'un continuum (fonction continue, c'est-à-dire que toutes les valeurs entre le désavantage et l'avantage sont prises), cela signifie qu'il existe un point où il n'y a ni avantage ni désavantage. Il s'agit du point que l'on a choisi de dénommer le « point zéro ». Il correspond au commensalisme. Dans l'hypothèse, abstraite, d'une fonction continue de l'avantage-désavantage, ce point existe. Mais si l'on considère une hypothèse discrète : c'est-à-dire que toutes les valeurs de la fonction avantage-désavantage ne sont pas prises (il peut exister des sauts entre les différentes valeurs), alors, il est possible que le point zéro (la valeur zéro de la fonction considérée) ne soit pas pris, c'est-à-dire que le commensalisme n'existe pas⁵⁰⁶.

D'un point de vue expérimental, tout l'enjeu est de prouver l'existence ou non du point zéro.

⁵⁰⁵ Hooper L., Littman D., Macpherson A., Interactions between the microbiota and the immune system, *Science*, 2012, 336, 1266-1273, p. 1272.

Traduction : Il est maintenant clair que le système immunitaire joue un rôle central dans la composition du microbiote comme dans sa relation avec les tissus de l'hôte. De plus, les bactéries « résidentes » produisent également un signal qui va modifier le développement du système immunitaire et va influencer les réponses immunes associées. Une perturbation de ces interactions complexes et dynamiques peut avoir de sérieuses conséquences pour la santé de l'hôte. Pourtant, il reste encore beaucoup à comprendre quant à la régulation du système immunitaire par le microbiote et quant à la façon par laquelle le microbiote est formé. Ces questions sont toujours d'actualité et nécessitent de nouveaux outils et de nouvelles approches. Au final, ces efforts devraient amener à mieux comprendre les relations entre l'hôte et la flore microbienne et donner de nouvelles opportunités pour améliorer la santé humaine.

⁵⁰⁶ Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Microbiome et commensalisme : instabilité d'une association biologique, *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 139-150.

La microbiologie, puis la génétique contemporaine et l'immunologie sont tout à fait révélatrices de cet état de fait. En particulier, les travaux sur le « microbiome » vont permettre de reprendre la problématique que nous avons dénommée l'(in)existence du point zéro afin d'expérimenter le concept de commensalisme en génétique humaine.

De même l'immunologie est une illustration de ce point de vue épistémologique.

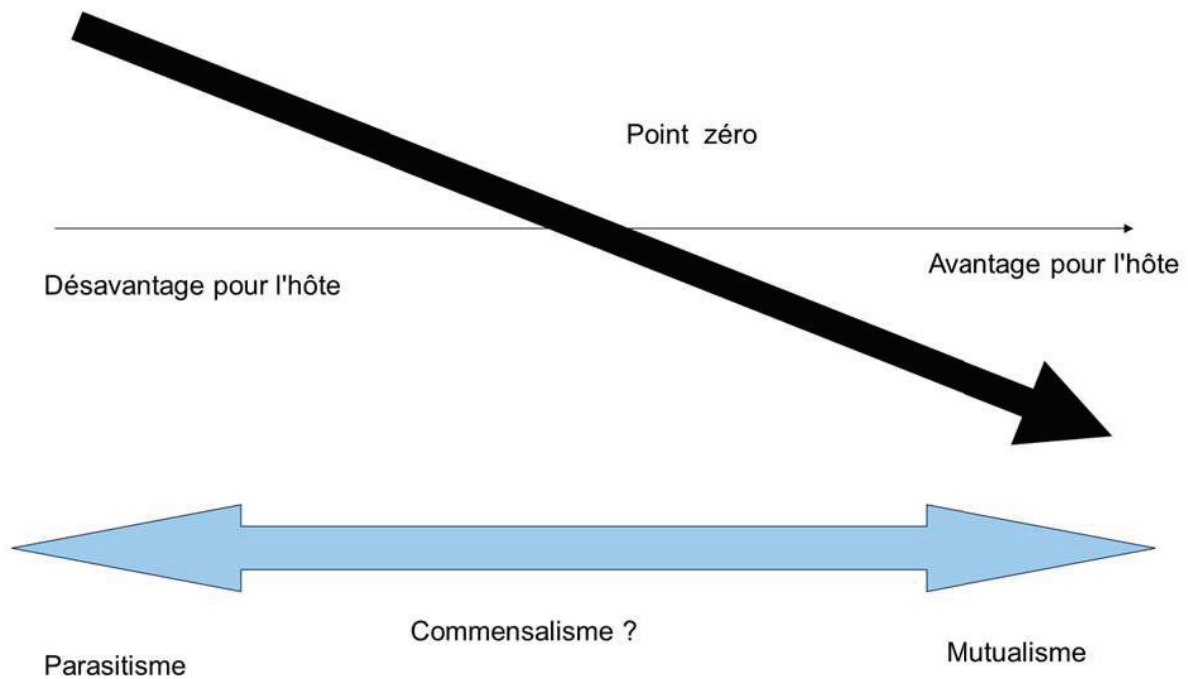


Figure 30 : théorie de l'(in)existence du point zéro

L'étude des interactions microbe-microbe est systématiquement proposée selon cet axe continu ou discontinu d'associations biologiques classées selon l'avantage ou le désavantage apporté à l'hôte.

Différentes interactions sont alors proposées : « neutralism », « mutualism », « symbiosis », « commensalism », « parasitism », « predation »⁵⁰⁷. Les interactions sont ensuite schématisées selon le bénéfice ou le désavantage obtenu pour chaque espèce. Cependant, cette catégorisation, déjà effectuée au dix-neuvième siècle, n'est pas imperméable.

Cell-cell interactions may produce cooperative effects where one or more individuals benefit, or competition between the cells may occur with an adverse effect on one or more species in the environment. While there is a tendency to divide specific activities of cells into categories (e.g., symbiosis, synergism, parasitism), bacteria rarely are limited to a single type of interaction, but their response is transient and influenced by the chemical or physical environment⁵⁰⁸.

Ce continuum des interactions est théorisé dès la seconde moitié du vingtième siècle, même si les définitions déjà évoquées par les zoologistes du dix-neuvième siècle laissent penser qu'un continuum est plausible. Odum⁵⁰⁹, Read⁵¹⁰ et Starr⁵¹¹ ont ainsi décrit les catégories déjà connues et les ont positionnées les unes par rapport aux autres.

« Odum (1953 and later editions) and Read (1970) examined the range of interactions between populations of two species on a +, 0, - basis, i.e. + where growth of the population was increased as a result of interaction, - where it was decreased and 0 where it was not affected⁵¹²».

Sont ainsi définis des segments du continuum. Ces segments sont la compétition, l'« amensalisme », l'agonisme, le neutralisme, le commensalisme et le mutualisme. La compétition correspond à une diminution de population pour les deux types de populations (-

⁵⁰⁷ Barton L., Northup N., *Microbial Ecology*, Wiley-Blackwell, Hoboken, USA, 2011, p. 161.

⁵⁰⁸ Barton L., Northup N., *Microbial Ecology*, Wiley-Blackwell, Hoboken, USA, 2011, p. 160.

Traduction : Les interactions cellulaires peuvent produire des effets de coopération où un ou plusieurs individus bénéficient d'un avantage, ou de la compétition entre les cellules peut avoir l'effet inverse sur une ou plusieurs espèces de l'environnement. Alors qu'il y a une tendance à diviser les activités spécifiques en catégories (symbiose, synergie, parasitisme), les bactéries se limitent peu souvent à un seul type d'interaction, mais leur réponse est transitoire et influencée par l'environnement chimique et physique.

⁵⁰⁹ Odum E., *Fundamentals of ecology*, Saunders, Philadelphia, USA, 1953.

⁵¹⁰ Read C., *Parasitism and symbiology*, Ronald Press Company, New York, USA, 1970.

⁵¹¹ Starr M., A generalized scheme for classifying organismic associations, *Symposia of the society for experimental biology*, 1975, 29, 1-20.

⁵¹² Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985, pp. 30-31.

Traduction : Odum (1953 et les éditions suivantes) et Read (1970) ont examiné l'échelle des interactions entre deux espèces de population selon s'il y a ou non un avantage en utilisant la symbolique suivante : +,0,- : + où la croissance de la population cible est augmentée suite à l'interaction, - : la population est diminuée et 0 : la population n'est pas affectée.

/-), l'amensalisme correspond à une diminution pour l'une mais pas de modification pour l'autre (-/0), l'agonisme est une interaction avec une population qui augmente et l'autre qui diminue (-/+), le neutralisme est une interaction où il n'y a pas de modification des populations en présence (0/0), le mutualisme correspond à une croissance pour les populations en présence (+/+), enfin, le commensalisme est l'interaction que nous avons classiquement décrite comme un gain de population pour l'une sans modification pour l'autre (+/0).

Rappelons un élément majeur du raisonnement, qui différencie l'emploi du concept de commensalisme en zoologie et l'emploi du concept de commensalisme en microbiologie, il s'agit d'une étude populationnelle dans le cadre de la microbiologie, alors qu'il s'agit d'individus d'espèces différentes en zoologie. Cependant, il reste possible de considérer un hôte individuel (être humain par exemple ou animal) avec une ou plusieurs populations de commensaux (différentes souches bactériennes notamment), ou alors de considérer l'hôte comme une population également.

Dans le cas où l'hôte est un individu, la vision similaire en zoologie et en microbiologie est que la population partenaire ou l'individu partenaire a toujours un avantage. En effet, en zoologie, tous les exemples donnés montrent que le commensal a un avantage, le parasite a un avantage, et dans le cas d'une association biologique de mutualisme ou de symbiose, le deuxième partenaire, différent de l'hôte, a un avantage. Il est alors possible de ne prendre en considération que le continuum (le spectre) fondé sur l'avantage ou le désavantage apporté à l'hôte. Il s'agit de la représentation Figure 29. Dans ce cas, le raisonnement s'effectue par rapport à l'hôte : obtient-il un avantage, un désavantage ou aucun des deux ? Dans ce dernier cas, le symbole est 0, comme pour le continuum décrit par Odum, Read ou Starr, et le commensal a, par définition, un avantage, donc est noté + dans le continuum étudié en populations. Nous proposons dans ce cadre le nom de point zéro pour le commensalisme. En effet, il correspond à l'absence d'avantage ou de désavantage pour l'hôte. Ce spectre est ainsi une partie du continuum populationnel des interactions microbe-microbe ou microbe-être humain. Cependant, d'un point de vue épistémologique, il fait le lien entre la zoologie et la microbiologie.

Cette traduction épistémologique des associations biologiques en spectre continu prend également tout son sens en immunologie. En effet, les mécanismes de l'immunité mis en jeu vont modifier la pathogénicité ou l'absence de pathogénicité du « commensal ». La flore intestinale est « nécessaire » pour le développement de l'immunité. Il s'agit d'une thèse

qui tend à être prouvée actuellement. Entre commensalisme et mutualisme ou symbiose, il n'y a donc pas de catégorie hermétique. De même, comme l'exemple d'*Helicobacter pylori* le montre, entre commensalisme et « parasitisme », la frontière est perméable. L'immunologie est alors un exemple manifeste du passage plausible entre un état « neutre », au sens où il n'y a ni avantage ni désavantage pour l'hôte (le point zéro) « de prime abord », à un état ++ (mutualisme voire symbiose) ou un état +/- (parasitisme ou diminution de l'une des populations si le raisonnement est populationnel). Les études récentes, en immunologie ou en génétique, si elles accréditent le spectre continu, n'apportent pas nécessairement de « preuves » de l'état du commensalisme. Cet état, cette association biologique existe-t-elle réellement ? Pourquoi, en effet, est-il concevable de s'interroger encore (la question semblait réglée au dix-neuvième siècle avec tous les exemples apportés par Pierre-Joseph Van Beneden) sur l'existence d'un commensalisme « pur », sans aucun avantage ni désavantage strictement pour l'hôte ?

Les expérimentations et observations apportées en immunologie et en génétique, se consacrent à montrer le passage d'un état « initial » à un état différent. Les preuves sont exclusivement apportées sur l'état « différent » de celui « initial présumé ». En clair, le commensalisme est supposé : une bactérie connue pour faire partie de la flore intestinale par exemple microbienne, sans action connue initialement pathogène ou apportant un avantage à l'hôte est alors définie *de principe* comme une bactérie commensale. L'apport d'une preuve d'avantage ou de désavantage selon des conditions extrinsèques modifiées focalise l'attention sur le rôle de cette bactérie, à l'issue même des expérimentations. Cela signifie-t-il pour autant que l'état initial de la bactérie est effectivement strictement commensal ou est-ce que l'état initial était ignoré ? Cette attitude est mentionnée par les scientifiques contemporains.

Our relationship with components of this microbiota is often described as commensal (one partner benefits and the other is apparently unaffected) as opposed to mutualistic (both partners experience increased fitness). However, use of the term commensal generally reflects our lack of knowledge, or at least an agnostic (noncommittal) attitude about the contributions of most citizens of this microbial society to our own fitness or the fitness of other community members⁵¹³.

⁵¹³ Bäckhed F., Ley R., Sonnenburg J., Peterson D., Gordon J., Host-bacterial mutualism in the human intestine, *Science*, 2005, 307, 1915-1920, p. 1915.

Traduction : Cette association avec des éléments du microbiote est souvent définie comme une forme de commensalisme (un partenaire obtient un bénéfice alors que l'autre n'obtient ni avantage ni désavantage) opposé au mutualisme (les deux partenaires obtiennent un bénéfice). Cependant, l'usage du terme commensal reflète souvent notre manque de connaissance, ou tout du moins notre indifférence de la contribution de ces citoyens de la société microbienne à notre bien-être ou au bien-être d'autres communautés.

Cette difficulté provient des possibilités technologiques offertes qui ne permettent pas de distinguer si la présence du commensal est effectivement sans effet sur l'hôte. Cela est le cas en immunologie, entre le commensalisme et une pathogénicité de faible virulence. « Standard definitions do not work for low-virulence organisms, e.g., commensals and opportunistic pathogens, for which it is difficult to distinguish virulence determinants from common traits⁵¹⁴ ».

Les modèles proposés des associations biologiques au cours du vingtième siècle ont permis de rendre pérenne le concept de commensalisme, développé au dix-neuvième siècle. Les avancées technologiques majeures qui ont eu lieu depuis la seconde moitié du vingtième siècle sont des outils précieux pour permettre de mieux comprendre le commensalisme. Sa définition qui reste négative (comme nous l'avons vu, même avec la philosophie de Simondon, ni une réaction positive, ni une réaction négative) permet ainsi les hypothèses les plus diverses quant à l'existence même d'associations relevant du commensalisme. Pour autant, il semblerait que les dernières découvertes en immunologie et en génétique moléculaire permettent d'établir un avantage apporté à l'hôte dans le cas de certains microorganismes qualifiés initialement de « commensaux ».

En s'interrogeant sur le commensalisme, les scientifiques s'interrogent alors sur le sens même de leur discipline. En recherchant si un avantage ou un désavantage est obtenu par l'hôte, il faut donc définir tout d'abord l'avantage (s'il s'agit de l'immunité, comment définir un tel avantage, est-ce une maturation plus rapide de précurseurs, est-ce des précurseurs plus nombreux, ou alors des précurseurs de types différents, est-ce l'enjeu sur l'espérance de vie etc...). Ensuite, il faut tenter de mesurer cet avantage. Toujours en immunologie, selon nécessite d'obtenir les techniques pour la détection des anticorps par exemple. En cela, qu'importe la réponse finale à la question est-ce que le commensalisme existe ? Ce qui est absolument nécessaire et qui fait de ce concept un concept majeur des sciences du vivant depuis le dix-neuvième siècle est justement l'interrogation elle-même. S'interroger signifie en venir à une méthodologie très spécifique, celle de l'expérimentation, celle des hypothèses à défendre et à éliminer. Il ne s'agit pas uniquement d'un enjeu scientifique, mais aussi d'un enjeu de la construction des sciences. Lors de l'essor de la zoologie expérimentale, le commensalisme était le concept de choix à tester. Il le reste également au cours du vingtième

⁵¹⁴Casadevall A., Pirofski L., Host-pathogen interactions: redefining the basic concepts of virulence and pathogenicity, *Infection and Immunity*, 1999, 67(8), 3703-3713, p. 3705.

Traduction : Les définitions communément admises ne peuvent être employées pour des organismes induisant une faible virulence, *id est* avec les commensaux ou les pathogènes opportunistes pour lesquels il est difficile de distinguer le caractère pathogène des traits communs.

siècle et du vingt-et-unième siècle. A travers ce concept, ce sont des questions scientifiques et philosophiques majeurs qui sont posées.

Le « soi » défini comme le génome de l'individu. Le soi est alors conçu au niveau génétique, et non plus phénotypique. Cette définition permet de rendre compte, dans le domaine de la transplantation, de la compatibilité entre deux vrais jumeaux. Burnet lui-même a d'ailleurs été de plus en plus attiré par l'idée de fonder le soi génétiquement. Cependant, les phénomènes de tolérance immunitaire, de nouveau, ne sont pas convenablement expliqués si l'on adopte cette définition du soi : comment comprendre, en effet, l'absence de rejet à l'égard d'un corps qui est pour moitié génétiquement étranger comme dans le cas de la tolérance par la mère de son fœtus ? Comment comprendre, de même, la tolérance à l'égard de bactéries commensales ?⁵¹⁵

⁵¹⁵ Pradeu T., *L'immunologie et la définition de l'identité biologique*, Thèse d'Université, Université Paris 1, Paris, 2007, p. 57.

Chapitre VI

L'écologie : une science en mosaïque cristallisée par le concept de commensalisme ?

L'objectif de cette dernière partie de notre thèse est de présenter la nécessité du concept de commensalisme dans l'histoire de l'écologie. Les historiens de l'écologie, nous allons le démontrer, ne mettent pas en valeur le commensalisme comme l'un des concepts fondamentaux, alors qu'il semble bien que toutes les analyses concernant les « communautés » sont issues, de façon directe ou indirecte, du concept d'association biologique théorisé notamment par Pierre-Joseph Van Beneden.

Que disent en effet les historiens de l'écologie actuels au sujet du commensalisme ? Qu'évoquent-ils aussi à propos de Pierre-Joseph Van Beneden ?

1) Le commensalisme et les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden vus par les historiens de l'écologie actuels

Prenons l'exemple d'*Une histoire de l'écologie* de Jean-Paul Deléage. Le zoologiste belge est évoqué, et notamment son ouvrage *princeps* de 1875. Cette référence fait suite à quelques éléments donnés concernant Kropotkine.

A la fin du siècle dernier, l'intérêt pour les rapports entre les plantes, les insectes et les hommes dépasse largement le cercle étroit des naturalistes. Piotr A. Kropotkine en fait une revue assez complète dans *L'Entraide*, ouvrage écrit pour tenter de trouver un fondement biologique à la coopération dans les sociétés humaines. Cette idée d'une homologie entre sociétés animales et humaines est à l'époque un véritable lieu commun. On le retrouve dans de nombreux ouvrages savants dont s'inspire Kropotkine. Ainsi, P.J. Van Beneden, savant reconnu, publie en 1875 *Les Commensaux et les parasites dans le règne animal*, ouvrage d'un anthropomorphisme stupéfiant [...]⁵¹⁶.

Piotr Kropotkine (1842-1921), zoologiste russe, connu pour être l'un des fondateurs d'un courant anarchiste, expose dans son ouvrage de 1902 réédité de nombreuses fois les principes politiques et de société qu'il souhaite pouvoir mettre en œuvre à partir des observations qu'il fit en zoologie.

⁵¹⁶ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, Paris, 2000, p. 106.

Deux aspects de la vie animale m'ont surtout frappé durant les voyages que je fis, étant jeune, dans la Sibérie orientale et la Mandchourie septentrionale. D'une part je voyais l'extrême rigueur de la lutte pour l'existence, que la plupart des espèces d'animaux ont à soutenir dans ces régions contre une nature inclémente ; l'anéantissement périodique d'un nombre énorme d'existences, dû à des causes naturelles ; et conséquemment une pauvreté de la vie sur tout le vaste territoire que j'eus l'occasion d'observer. D'autre part, même dans les quelques endroits où la vie animale abondait, je ne pus trouver - malgré mon désir de la reconnaître - cette lutte acharnée pour les moyens d'existence, entre animaux de la même espèce, que la plupart des darwinistes (quoique pas toujours Darwin lui-même) considéraient comme la principale caractéristique de la lutte pour la vie et le principal facteur de l'évolution⁵¹⁷.

La méthodologie est donc inversée par rapport à celle de Van Beneden. Alors que ce dernier raisonne par analogies venant de la société humaine pour introduire de nouveaux concepts concernant les observations qu'il a menées en zoologie, Kropotkine introduit au sein de la société humaine ce qu'il observe dans la nature⁵¹⁸. D'autres auteurs, durant le dernier quart du dix-neuvième siècle notamment, vont également utiliser cette méthodologie inversée. Alfred Espinas (1844-1922) est de ceux-là.

Dans l'ouvrage, Espinas procède à une typologie des sociétés animales, en les répartissant d'abord en deux groupes, puis en subdivisant le deuxième groupe en trois sous-catégories. On pourra d'abord parler de « sociétés accidentelles » : dès qu'on quitte les niveaux du parasitisme et du commensalisme (qui n'implique pas de réciprocité mais un rapport de perte à profit) on y assiste au concours et à la réciprocité entre les vivants. Cette coordination est accidentelle en tant qu'elle dépend d'un facteur extérieur précis qui mobilise une alliance utilitaire temporaire : par exemple, dit Espinas, entre les geais, les merles et les pies poussant spontanément un cri commun à la vue d'un renard en chasse. C'est lorsque les membres d'une association ne pourront plus perdurer sans une aide mutuelle que l'on passera à ce qu'Espinas appelle les « sociétés normales ». Ici, l'union prend un caractère indissoluble, de sorte qu'une vie unitaire se dégage par le concours de plusieurs individus de la même espèce. Dès lors, ces sociétés pourront être classées en trois types qui s'enchaînent biologiquement : celles qui s'appuient sur le fondement de la nutrition, celles qui s'appuient sur le fondement de la reproduction, et enfin les sociétés de relation, qui portent à un plus haut degré de complexité et de conscience les modes d'association précédents. On arrive ici proprement à la peuplade⁵¹⁹.

⁵¹⁷ Kropotkine P., *L'entraide, un facteur de l'évolution*, Editions Alfred Costes, Paris, 1938, p. 22.

⁵¹⁸ Concernant les travaux de Kropotkine et la nature, nous renvoyons le lecteur à la thèse d'université suivante : Garcia R., *Nature humaine et anarchie : la pensée de Pierre Kropotkine*, Thèse d'Université, Ecole Normale supérieure de Lyon, Lyon, 2012.

⁵¹⁹ Garcia R., *Nature humaine et anarchie : la pensée de Pierre Kropotkine*, Thèse d'Université, Ecole Normale supérieure de Lyon, Lyon, 2012, p. 239.

En effet, l'ouvrage d'Espinas *Les sociétés animales* paraît à la fin des années 1870 avec plusieurs rééditions⁵²⁰. Notons qu'il s'agit d'une publication succédant à celle de l'ouvrage de Pierre-Joseph Van Beneden. Le commensalisme est en effet mentionné par Espinas, mais il ne s'attarde pas sur cette association biologique⁵²¹. L'association qui l'intéresse est le mutualisme. C'est par ce biais qu'Espinas, puis Kropotkine vont pouvoir réintroduire ce qui a été initialement décrit avec les sociétés humaines au sein de ces mêmes sociétés.

Puis Jean-Paul Deléage donne citation de l'introduction de l'ouvrage de 1875 du zoologiste belge, démontrant le caractère clairement anthropomorphique des propos de ce dernier. Nous avons en effet démontré également le caractère initialement anthropomorphique, voire « moral » de la définition et de la description des associations biologiques durant cette seconde moitié du dix-neuvième siècle. Le parallèle avec les travaux de Kropotkine est également classique. Pour autant, qu'en est-il du concept de « commensalisme » cité par Deléage ultérieurement ? Nous ne retrouvons en effet aucune évocation de ce concept dans l'histoire de l'écologie qui est proposée.

D'autres historiens de l'écologie francophones évoquent également Pierre-Joseph Van Beneden et son ouvrage de 1875. Ainsi retrouve-t-on dans *L'écologie et son histoire*, de Jean-Marc Drouin une attention particulière aux travaux du zoologiste belge.

En revanche, il est certain que l'histoire naturelle puis l'écologie ont longtemps réduit les relations entre espèces différentes aux seules relations de prédation et de concurrence. A cet égard, une œuvre du zoologiste belge Pierre-Joseph Van Beneden, professeur à l'université de Louvain et connu pour ses travaux de parasitologie, mérite de retenir l'attention. Il s'agit d'un texte intitulé *Les Commensaux et les parasites dans le règne animal*, publié en 1875 dans la Bibliothèque scientifique internationale, une collection d'ouvrages scientifiques destinés à un public plus large que les seuls spécialistes⁵²².

Cette étude de Jean-Marc Drouin fait suite à l'évocation des travaux de Kropotkine, comme l'a fait Jean-Paul Deléage. Drouin insiste un peu plus concernant la définition du commensalisme et le lien entre société humaine et monde animal.

⁵²⁰ Espinas A., *Des sociétés animales*, 2^{ème} édition, Baillière, Paris, 1878.

⁵²¹ Sapp J., *Evolution by association. A history of symbiosis*, Oxford University Press, Oxford, 1994, p. 20.

⁵²² Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 135.

La métaphore est inépuisable. Pour illustrer la diversité des « secours » que les parasites reçoivent de leurs hôtes, Van Beneden parle d' « institutions philozoïques » - terme décalqué sur celui d'institutions philanthropiques. On aurait tort de ne voir dans ces lignes que les effets d'une rhétorique vulgarisatrice, comme on aurait tort de ne voir dans le parasitisme qu'un phénomène marginal⁵²³.

A l'issue, Jean-Marc Drouin rappelle que d'autres types d'associations biologiques existent : le mutualisme et le commensalisme. Il évoque notamment l'hypothèse « politique » de cette analogie entre les sociétés humaines et le monde animal dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle.

En employant ces mots qui ne pouvaient qu'évoquer pour ses contemporains les sociétés de secours mutuel [notamment au sujet du mutualisme, mais cela est également plausible pour le commensalisme], qui se développent à l'époque dans le monde ouvrier, Van Beneden fait-il preuve de sympathies progressistes, que révéleraient par ailleurs sa participation à la révolution belge de 1830 ? C'est la thèse de Boucher, James et Keeler, qui suggèrent que les auteurs qui se sont intéressés au mutualisme étaient en règle générale orientés à gauche, ce qui aurait contribué à marginaliser ce sujet. Malheureusement, rien dans la seule biographie de Van Beneden actuellement disponible, ne permet de confirmer ou d'infirmer cette thèse, au moins en ce qui le concerne⁵²⁴.

Cette analyse de Jean-Marc Drouin nous donne la clé à la question suivante : pourquoi le commensalisme n'est-il en fait que peu décrit en histoire de l'écologie ?

En effet, nous venons de voir quelques allusions au sujet de Van Beneden et de son ouvrage de 1875, mais il n'y a, par la suite, aucun élément portant sur le commensalisme dans les histoires de l'écologie consultées (Acot, Drouin, Deléage, Matagne notamment en historiens de l'écologie francophones⁵²⁵, et Egerton, Goodland, Kingsland, McIntosh, Boucher, Collins, Futuyama, Jax, Sapp en historiens non francophones⁵²⁶, pour la majorité anglo-saxons).

⁵²³ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 136.

⁵²⁴ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, pp. 136-137.

⁵²⁵ Acot P., *Histoire de l'écologie*, PUF, Paris, 1988.

Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993.

Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000.

Matagne P., *La naissance de l'écologie*, Ellipses, Paris, 2009.

⁵²⁶ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985.

Goodland, R.J., 1975, The tropical origin of ecology : Eugen's Warming jubilee. *Oikos*, 26 : 240-245.

Egerton F., The history of ecology: achievements and opportunity, part One, *Journal of the history of biology*, 1983, 16(2), 259-310.

Kingsland S., *The evolution of American Ecology, 1890-2000*, John Hopkins University Press, Baltimore, 2005.

Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985.

Jax K., Schwarz A., (sous la direction de), *Ecology revisited*, Springer, Dordrecht, 2011.

Sapp J., *Evolution by association, a history of symbiosis*, Oxford University Press, Oxford, 1994.

Futuyama D. J., *Evolution*, 3ème édition, Sinauer Associates, Nex York, 2013.

Collins J. P., Beatty J., Maienschein J., Introduction : between ecology and evolutionary biology, *Journal of History of Biology*, 1986, 19(2), 169-180.

Les travaux de Van Beneden, et avec eux le concept de commensalisme, sont associés à une étude « politique », voire « économique » entre ces concepts (parasitisme, mutualisme, commensalisme) et l'histoire naturelle puis l'écologie. Mais le fond même de savoir si d'un point de vue scientifique le commensalisme existe et si ce concept est réemployé par les scientifiques au vingtième siècle n'est absolument pas abordé. Jean-Marc Drouin revient ainsi sur les travaux de Boucher concernant le mutualisme et le commensalisme. Boucher reprend très précisément les travaux de Van Beneden et les situe dans « un » contexte historique de l'époque.

It was in this context [of Marxism socialism] that the term mutualism was brought into biology by the renowned Belgian zoologist Pierre Van Beneden, in a communication to the Royal Academy of Belgium on 16 December 1873. Van Beneden's lecture, titled 'A word on the social life of lower animals' (Van Beneden 1873), was later incorporated with others of his lectures (Van Beneden 1869) into a book entitled *Animal Parasites and mess-Mates* (Van Beneden 1875), a popular work published simultaneously in French, English and German⁵²⁷.

Boucher, en citant les définitions données par Van Beneden, décrit un style anthropomorphique et également évoque « la théologie ». Nous avons en effet montré le caractère d'un concept « moral » au sujet du commensalisme, comme il peut en être du mutualisme. Mais Boucher replace cette approche dans le contexte « politique » de l'époque. Reprenant le texte de 1873 de Van Beneden, Boucher explique que les termes employés, notamment les « chevaliers d'industrie », témoignent d'une certaine vision politique, introduite au sein d'une théorie scientifique établie en zoologie concernant la catégorisation des associations biologiques.

But it is interesting to note the possible resonances of the particular parallels he chooses. Use of the term 'mutualism' may well have evoked thoughts of Proudhon and the mutualists of the Commune (repressed only two years previously) in the minds of some of van Beneden's listeners, and the ironic comparison of parasites and 'knights of industry' is tantalizingly close to 'Property is theft'⁵²⁸.

⁵²⁷ Boucher D. H., *The biology of mutualism*, Oxford University Press, New York, 1985, p. 13.

Traduction : C'était dans ce contexte [du socialisme marxiste] que le mutualisme a été introduit en biologie par le zoologiste renommé Pierre-Joseph Van Beneden dans sa communication du 16 décembre 1873. La conférence intitulée *Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs (1873)* associée à une autre conférence (1869) est reprise dans son ouvrage *Les commensaux et les parasites dans le règne animal (1875)* publié lors de sa parution simultanément en français, en anglais et en allemand.

⁵²⁸ Boucher D. H., *The biology of mutualism*, Oxford University Press, New York, 1985, p. 14.

Traduction : Mais il est intéressant de noter la plausible résonance des analogies qu'il [Van Beneden] choisit. Le terme « mutualisme » peut tout à fait évoquer la pensée de Proudhon et la Commune (ayant eu lieu deux ans auparavant) dans la tête des lecteurs de Van Beneden et la comparaison ironique des parasites et des chevaliers d'industrie est très proche du slogan « La propriété c'est le vol » [de Proudhon] ».

La description des travaux de Van Beneden est tout à fait exacte. En effet, les travaux de l'ouvrage de 1875 sont issus d'autres travaux antérieurs. Nous l'avons démontré, et les archives que nous avons pu consulter sont un argument fort en ce sens. La thèse proposée est fondée sur un parallèle entre l'histoire politique de l'époque et la terminologie employée. Si nous avons retenu de la terminologie employée par Van Beneden que le concept de commensalisme plus spécifiquement pouvait être qualifié de « concept moral », ou tout du moins que la question pouvait être posée, il n'en reste pas moins que la théorie selon laquelle la catégorisation des associations biologiques serait issue de théories politiques de l'époque n'est absolument pas démontrée. Quels sont les arguments que nous pouvons mettre en avant concernant le fait que cette théorie est fautive et quel est l'enjeu de prouver qu'elle est fautive ?

L'enjeu est de comprendre pourquoi les travaux de Van Beneden n'ont pas été plus explicités par les historiens de l'écologie et de savoir si leur répercussion n'est pas plus importante que celle mentionnée ci-dessus. En effet, le concept de commensalisme développé par le zoologiste n'a-t-il ainsi pas une implication majeure dans l'histoire de l'écologie du vingtième siècle ? Ainsi, si Van Beneden est uniquement rattaché à une vision « politique » de son époque, d'un point de vue historique (hypothèse émise par Boucher, évoquée par Drouin), il se peut que les historiens n'aient alors pas étudié plus en amont et en aval la répercussion des travaux de Van Beneden, car s'ils sont corrélés à une situation ou une vision politique du dix-neuvième siècle, ils n'auront en effet que peu de relais durant le vingtième siècle. Or, la partie précédente de notre thèse concernant le commensalisme et la microbiologie montre, notamment avec les travaux en biologie animale, et les travaux contemporains au vingt-et-unième siècle en génétique et en immunologie, que ce concept, issu des articles du zoologiste belge, est toujours étudié et est toujours d'actualité. Nous voulons montrer dans ce sixième chapitre de notre thèse que l'implication de ce concept est aussi majeure et que la « filiation » de ce concept procède de Pierre-Joseph Van Beneden. Aucune histoire de l'écologie à ce jour n'aborde le commensalisme comme un concept fondamental de cette science émergente. L'hypothèse est celle d'une « éclipse » de cette histoire par l'analogie politique. Ainsi, l'analogie politique est-elle fondée ?

Si Boucher la mentionne, les arguments sont pourtant peu probants.

Given Van Beneden's deep Catholic faith it seems unlikely that he himself was a socialist, although his biographer quotes him as reminiscing in later years about his participation in the Belgian national revolution of 1830, in which 'more than once I found myself going into combat on the walls of Antwerp with a fossil shell in one hand and a cartridge in the other' (Kemna 1897). It is simply hard to believe that he would have used such words without some knowledge of Proudhonian thought⁵²⁹.

Les arguments de Boucher sont donc : la terminologie employée concernant le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme (avec anthropomorphisme et religion), le fait qu'en 1830, Van Beneden a participé à la Révolution belge, selon le « biographe » Kemna, en employant une terminologie proche du vocabulaire de Proudhon, et qu'il aurait ainsi lu Proudhon. Notons dès à présent que Boucher mentionne effectivement que Van Beneden avait une foi catholique profonde, ce qui est en contradiction avec le fait qu'il ait été socialiste. Nous avons évoqué le style de Van Beneden au sujet du commensalisme en posant la question de « concept moral » pour celui, devenant un concept « scientifique », dépourvu de cette analogie au vingtième siècle (en particulier avec Caullery), le premier argument repose ainsi sur un élément fondé. En quoi cependant l'évocation d'un concept avec un style « religieux » permet-il de voir un lien avec les éléments socio-politiques de l'époque ? Strictement rien ne le prouve avec cet argument. Ensuite, le fait que Van Beneden a participé à la Révolution belge semble être le pivot de la thèse exposée. Rappelons l'âge du zoologiste belge à l'époque : peu ou prou 21 ans (Van Beneden est né en 1809). Était-il déjà zoologiste ? Difficile de le qualifier ainsi. Et rappelons enfin que les travaux dont parlent Boucher sont publiés en 1869 pour le plus « proche » de ce fait historique (la Révolution), soit 39 ans après. Pourquoi développer une théorie près de quarante années après un fait historique auquel il a ou aurait participé et ne pas l'avoir fait auparavant ? Enfin, Van Beneden a ou aurait lu Proudhon. Aucun argument précis n'est avancé non plus. L'hypothèse avancée semble séduisante, puisqu'elle est d'ailleurs évoquée par les historiens de l'écologie, et puisque Van Beneden est rattaché de façon implicite à la vision de Kropotkine, mais n'est absolument pas corrélée par une démonstration historique précise.

Les archives que nous avons pu consulter ne font aucunement mention des faits socio-politiques de l'époque. Seuls des textes dont l'objet est scientifique étaient recensés (voir à ce sujet le travail de recension que nous avons établi concernant les archives de Van Beneden),

⁵²⁹ Boucher D. H., *The biology of mutualism*, Oxford University Press, New York, 1985, p. 14.

dans les annotations et dans les textes critiques vis-à-vis des travaux de Van Beneden, il n'était fait aucune allusion politique. Aucun texte de Proudhon, Marx ou autre n'a été trouvé en lien direct avec les travaux concernant la zoologie. Aucun texte de Proudhon, Marx ou autre n'a été trouvé non plus en lien indirect avec ces travaux. Si l'absence d'élément dans les archives ne permet pas de rejeter définitivement la thèse du lien historique, elle permet en revanche de se poser clairement la question de validité de celle-ci.

Si les associations biologiques n'étaient en fait qu'un sujet d'étude uniquement scientifique et non politique ou socio-économique, avec un « style » d'écriture lui spécifique ? Si le zoologiste belge n'avait tout simplement pas utilisé ce style pour marquer les esprits, imprimer sa marque ? C'est d'ailleurs ce que nous avons vu en zoologie au vingtième siècle avec Maurice Caullery, qui lui, pourtant avait également un point de vue politique spécifique, mais n'a pas mélangé celui-ci avec ses travaux en biologie. C'est également ce que nous avons pu voir en microbiologie où le concept est « d'utilité » uniquement scientifique et c'est ce que nous allons voir en écologie durant le vingtième siècle. L'étude des archives et l'étude textuelle des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden (première partie de cette thèse) montrent que ce concept est avant tout « scientifique » et qu'il a une place majeure en histoire des sciences, que ce soit la biologie, la microbiologie ou dans cette partie, l'écologie.

Jean-Marc Drouin, ayant cité l'hypothèse politique des travaux de Van Beneden, souligne par la suite le caractère singulier de l'œuvre et l'utilisation de celle-ci.

Il demeure que le livre de van Beneden a une place singulière. En lui se rencontre le savoir positif d'un des maîtres de la parasitologie, une vision de l'économie de la nature, plus proche de Linné que de Darwin, et une réflexion générale sur les différentes relations possibles entre les êtres vivants. Le parasitisme est un thème relativement peu exploité mais d'une grande fécondité épistémologique. D'une certaine façon, il symbolise, avec le commensalisme et le mutualisme, différents types de rapports entre l'homme et les autres espèces vivantes. En revanche, il serait oiseux de réinvestir trop rapidement dans l'analyse des rapports à l'intérieur des sociétés humaines des considérations tirées de l'observation du parasitisme, du commensalisme ou du mutualisme, sous peine de n'y retrouver que ce que nous y avons mis⁵³⁰.

Hormis la vision de l'*économie* de la nature, le sujet posé par Pierre-Joseph Van Beneden ne saurait faire de doute : il s'agit bien notamment des « rapports entre l'homme et les autres espèces vivantes ». Comment ainsi, ne pas aller plus loin dans l'analyse du concept de

⁵³⁰ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 137.

commensalisme plus spécifiquement au sein de l'écologie du vingtième siècle ? Comment ne pas se demander si ce concept a un sens dans les différentes théories alors développées ? Nous allons ainsi présenter l'emploi du concept de commensalisme en écologie. De nouvelles caractéristiques d'utilisation du concept vont alors émerger par rapport à la zoologie, discipline dans laquelle le concept est défini initialement dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle et par rapport à la microbiologie ou à l'écologie microbienne dont le concept est un sujet scientifique d'étude brûlant, tant les publications actuelles dans des revues d'impact factor important sont présentes. Mais il existe bien évidemment des liens, des connections entre les caractéristiques de l'emploi du commensalisme en zoologie et surtout en écologie microbienne et l'utilisation dans la discipline scientifique qu'est l'écologie au vingtième siècle.

La caractéristique commune majeure entre le commensalisme en microbiologie (et notamment l'écologie microbienne) et l'écologie (discipline scientifique du vingtième siècle) est la notion de communauté et de population. Comme nous l'avons exposé en écologie microbienne, le commensalisme étudié n'est plus uniquement entre individus mais entre populations. En fait, nous allons voir que cette notion, voire en fait ce concept est issu de l'écologie, discipline scientifique du vingtième siècle. Si la communauté et la population sont les liens entre la microbiologie et l'écologie concernant le commensalisme, notons dès à présent une caractéristique fondamentale qui va différencier le commensalisme en zoologie, discipline « mère » et l'écologie du vingtième siècle. A la différence de l'approche purement descriptive des espèces durant la première moitié du dix-neuvième siècle et persistant durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle, une approche dynamique spatio-temporelle est associée à l'observation des différentes espèces. Cette dimension dynamique fait partie intégrante de ce qu'est « l'écologie » au vingtième siècle. Comme le note Michel Serres dans sa préface :

Oui, l'écologie, admirablement nommée, ne cesse jamais de décrire une topologie de la maison, exactement des lieux, stables et labiles, des vivants plongés dans la durée. Les chemins qui les connectent sont spatiaux ou temporels⁵³¹.

La conception dynamique provient non seulement d'une méthodologie scientifique différente de la systématique, mais également probablement d'une vision différente de ce qu'est le vivant.

La problématique du vivant est le fil rouge de l'étude du concept de commensalisme, au sein de sciences différentes que sont la zoologie, la microbiologie et dans ce chapitre l'écologie. Tenter de comprendre les relations entre espèces, comme le commensalisme, le

⁵³¹ Serres M., *Préface*, In : Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 13.

mutualisme ou le parasitisme, c'est alors se poser les questions des liens entre le vivant et son milieu. La microbiologie a tenté de présenter cette problématique, dont de nombreux liens peuvent être établis avec l'écologie, et l'écologie va véritablement finaliser cette conception.

Que croissent donc le lieu et le temps, alors tout se ramène aux déplacements de fragilités petites et brèves associées par écarts et voisinages ; voici derechef une maison, pour la topologie et selon l'énergétique : feux modestes dans ces lieux étroits, reliés par des chemins. Existerait-il quelque autonomie de la vie sans cette définition préalable de l'aire où elle peut naître et de l'énergie placée ou concentrée dont elle a besoin pour apparaître⁵³² ?

Ce que Michel Serres note dans sa préface, avec un style métaphorique presque anthropomorphique (voisinage, maison...), rappelant a minima le style de Pierre-Joseph Van Beneden, est ce lien nécessaire à étudier entre le vivant et son milieu. Sans le « milieu », le vivant ne peut exister. Mais plus qu'une simple « aire de jeu », il s'agit de prendre en compte les modifications du vivant dans un système temporel.

Considérons l'exemple d'association de *Nereis fucata* et des Pagures étudié en zoologie depuis le dix-neuvième siècle jusqu'au vingtième siècle. La question posée était de savoir s'il s'agit ou non de commensalisme ? L'une des hypothèses émises est qu'il existe certaines conditions « spatio-temporelles » pour lesquelles un état de commensalisme est plausible. Cependant, cet état peut évoluer vers un autre type d'association biologique selon les définitions strictement admises du point de vue d'avantage ou de désavantage pour l'hôte. Ainsi, étudier le commensalisme revient à étudier l'approche dynamique du vivant dans son milieu. Or, l'écologie, comme le mentionne Michel Serres, prend également en compte cette dimension spatio-temporelle changeante entre le vivant et son milieu, son environnement. Si d'un point de vue conceptuel, l'analyse du commensalisme, comme de l'écologie comporte des liens forts, qu'en est-il réellement d'un point de vue historique ainsi que d'un point de vue épistémologique ?

⁵³² Serres M., *Préface*, In : Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 15.

2) Le commensalisme en écologie : Warming « passeur » du concept

a) Définir les « racines » de l'écologie

Nous allons rechercher l'utilisation simple du mot « commensalisme » et les adjectifs associés au sein des textes de botanique. Nous avons vu les limites imposées par le concept de Van Beneden. Et pourtant, malgré les spécifications de Théodore Lacordaire en 1870 de changer la dénomination du concept en « pseudo-parasite » au lieu de commensalisme, le zoologiste belge conserve la dénomination première. Nous avons émis l'hypothèse que cette dénomination, en différenciant clairement le commensal d'un parasite, est un atout dans la pérennisation non seulement de la dénomination, mais surtout du concept même, durant le vingtième siècle. Nous allons donc établir si la dénomination est tout d'abord employée en écologie. Puis si celle-ci porte la même dimension intellectuelle, c'est-à-dire si le concept est toujours employé. En parallèle de l'étude de l'intégration du concept de commensalisme dans une discipline nouvelle, comme l'écologie, une autre question est posée : qu'est-ce que l'écologie ? Est-ce une discipline scientifique, comment a-t-elle évolué ?

Il n'est pas possible de séparer les deux questions : de l'intégration et de l'utilisation du commensalisme, ainsi que de la définition de l'écologie. En effet, il semble que d'importantes modifications au cours du temps ne permettent pas d'identifier clairement l'écologie en tant que science, ni le concept de commensalisme. La construction de l'écologie en tant que science est longue. Nous verrons pourquoi celle-ci nécessite de nombreuses décennies. Dans un tel contexte, il est difficile de fixer définitivement un concept comme celui de commensalisme. Comment ainsi saisir la « naissance » de l'écologie afin de rechercher si tout d'abord le mot, le terme « commensalisme » est utilisé ? Il est difficile d'apporter une réponse précise, objective, stricte. Cette question, épistémologique, de la naissance d'une discipline, restera posée. Nous allons néanmoins nous aider des précédents travaux d'historiens de l'écologie afin de déterminer une période plausible. Mentionnons également que nous avons une contrainte temporelle, est-il en effet raisonnable de rechercher une période antérieure à celle de la seconde moitié du dix-neuvième siècle, puisque le commensalisme n'était pas encore théorisé ? Nous répondrons par la négative et ajouterons cette observation de Jean-Marc Drouin :

Sans rouvrir ce débat [celui des précurseurs], il reste qu'on ne peut ni présupposer que l'écologie préexiste à elle-même ni supposer qu'aucun des phénomènes dont elle traite n'ait jamais fait l'objet d'aucune étude avant la fin du XIXe siècle⁵³³.

Une discipline non (encore ?) nommée écologie est fondamentale pour ce qui deviendra l'écologie scientifique au vingtième siècle : il s'agit de la botanique et même de la géographie botanique.

D'autre part, si les naturalistes de la fin du XVIIIe siècle et du début du XIXe siècle étaient toujours mus par le désir de montrer l'utilité de leur discipline, ils tenaient avant tout à prouver qu'elle n'avait rien à envier en matière de scientificité à la géométrie ou à la chimie. C'est ce à quoi vont s'employer l'anatomie comparée et la paléontologie dans le fracas des controverses. C'est ce que va réussir, sans éclat ni publicité, la géographie botanique⁵³⁴.

Cette première difficulté du « choix » de la recherche du commensalisme en écologie relève de la discipline elle-même. Les historiens des sciences de cette discipline sont ainsi tous confrontés à cette question. C'est ce que mentionne par exemple Franck Egerton à propos de précédents travaux d'histoire des sciences dans les années 1970-1980. Evoquant les travaux de Worster⁵³⁵ comme inexacts pour partie, il mentionne les difficultés à « choisir » d'un point de vue historique les événements entrant dans la genèse de l'histoire de l'écologie ou non. Par exemple, Henry David Thoreau (1817-1862) a-t-il une place au sein de cette histoire, quelle est-elle exactement ? Il semble qu'Egerton et Worster n'aient pas le même point de vue. Au final, « the first of these difficulties is apparent from the recent almost universal adoption of the term “ecology” for any kind of environmental concern, even though it had been applied for decades only to pure science⁵³⁶ ».

Dans sa longue narration des différentes histoires de l'écologie faites jusque dans les années 1980, Egerton se limite tout de même à certaines périodes historiques : dix-neuvième et vingtième siècles. Lors de cette démonstration, Egerton reprend effectivement souvent l'approche botanique lors de la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle. Cette

⁵³³ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 32.

⁵³⁴ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 55.

⁵³⁵ Worster D., *Nature's economy, a history of ecological ideas*, Cambridge University Press, New York, 2ème édition, 1994.

⁵³⁶ Egerton F., The history of ecology: achievements and opportunity, part One, *Journal of the history of biology*, 1983, 16(2), 259-310, p. 260.

Traduction : la première de ces difficultés provient de la récente utilisation du terme “écologie” concernant tout ce qui touche à l'environnement, même si ce terme a été appliqué pendant des décennies uniquement en science.

difficulté est reprise par d'autres historiens des sciences, comme McIntosh⁵³⁷. L'un des critères pour caractériser l'époque à laquelle l'écologie se forme est celui de la « révolution scientifique », théorisée par Thomas Kuhn (1922-1996) dans son ouvrage *La structure des révolutions scientifiques*⁵³⁸ publié en 1962 pour la première édition.

Hence, what I call retrospective ecology encounters problems in identifying roots simply because ecology is, to continue the botanical metaphor, more a bush with multiple stems and a diffuse rootstock than a tree with a single, well-defined trunk and roots. Kuhn (1970) suggested that a developing scientific discipline may represent a fusion of several separate trunks lacking a common initial rootstock, and ecology fits that model⁵³⁹.

Ainsi quelles sont ces « troncs » isolés qui, une fois rassemblés, vont permettre l'émergence de l'écologie ? La référence par McIntosh à Thomas Kuhn permet de donner une piste quant au développement « scientifique » de l'écologie. Si l'on considère les différents temps de « révolutions » scientifiques, permettant le passage à un état de science, l'écologie du vingtième siècle peut être représentative de cette vision. Il y a un changement de paradigmes, soit dû aux modifications technologiques, soit dû à d'autres facteurs.

S'il examine les documents du passé et de la recherche du point de vue de l'historiographie contemporaine, l'historien des sciences peut être tenté de s'écrier que, quand les paradigmes changent, le monde lui-même change avec eux. Guidés par un nouveau paradigme, les savants adoptent de nouveaux instruments et leurs regards s'orientent dans une direction nouvelle⁵⁴⁰.

Changement de paradigme ? Synthèse de plusieurs disciplines ? Ou les deux ensemble, comment a pu naître l'écologie ? Il n'en reste pas moins que la botanique est l'une des nombreuses racines de l'écologie. D'un point de vue historique, l'écologie est subdivisée en quatre disciplines : l'écologie botanique, l'écologie animale, la limnologie et l'océanographie⁵⁴¹. La botanique est cependant l'une des principales initialement dans le développement de l'écologie.

⁵³⁷ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 7.

⁵³⁸ Kuhn T., *La structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, Paris, 1992.

⁵³⁹ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 7.

Traduction : Finalement, ce que j'appelle l'écologie rétrospective pose des problèmes dans l'identification des racines de cette science, car l'écologie, pour filer la métaphore botanique, est plus un buisson avec de nombreuses tiges et de nombreuses racines diffuses plutôt qu'un arbre avec un seul tronc et des racines. Kuhn (1970) suggérait qu'une discipline scientifique qui émerge représentait une fusion de troncs bien délimités auxquels il manquait une racine centrale, ce modèle convient à l'écologie.

⁵⁴⁰ Kuhn T., *La structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, Paris, 1992, p. 157.

⁵⁴¹ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 30.

Le contexte scientifique de ces différentes disciplines, issues du dix-neuvième siècle, est clairement lié aux développements du darwinisme et du néolamarckisme⁵⁴². Le néolamarckisme est particulièrement présent en France. La géographie botanique apparaît alors comme l'un des piliers de la constitution ultérieure de l'écologie comme science⁵⁴³. La botanique est fondamentale pour l'écologie au sens où, nous le verrons, les premiers scientifiques sont notamment botanistes (comme Eugénus Warming), et où les premières études et exemples sont des exemples de botanique, avec, toujours établie par Warming, l'étude des communautés de plantes.

Notre hypothèse est donc que le commensalisme est un concept fondamental, un concept clé de l'écologie constituée en tant que science, et surtout de l'écologie du vingtième siècle. Le commensalisme est l'une des « racines » permettant la fusion des « troncs isolés » pour reprendre la métaphore de McIntosh. Pour évaluer cette hypothèse, nous allons tout d'abord rechercher comment s'est établi le transfert du concept de commensalisme entre la zoologie et la botanique, et par qui. Puis nous aborderons les concepts de la botanique et de l'écologie qui ont un lien direct avec le commensalisme.

b) L'intégration du terme et du concept de commensalisme en écologie

Nous avons vu la nécessité d'une adéquation entre la dénomination d'un concept et la teneur d'un concept. En effet, il est fort probable, malgré les propos de Lacordaire, que l'emploi du terme pseudo-parasite pour désigner le commensalisme se soit au fil des décennies très fortement rapproché du parasitisme lui-même pour y être inclus et n'être qu'une sous-catégorie. Or, la dénomination très spécifique permet d'identifier un concept d'association particulier : celui où l'un des partenaires a un bénéfice sans que l'autre n'ait ni bénéfice ni désavantage. Nous allons donc distinguer la dénomination, le mot « commensalisme » et le concept associé à la fin du dix-neuvième siècle par Pierre-Joseph Van Beneden afin de savoir si d'une part ce mot est employé en écologie, et d'autre part, quel concept y est associé, est-ce le même que celui du zoologiste belge ?

⁵⁴² Acot P., The lamarckian cradle of scientific ecology, *Acta Biotheoretica*, 1997, 45, 185-193.

Acot P., sous la direction de, *The European origins of scientific ecology*, Gordon and Breach publishers, Amsterdam, 1998.

Acot P., Drouin J.-M., L'introduction en France des idées de l'écologie scientifique américaine dans l'entre-deux-guerres, *Revue d'Histoire des Sciences*, 1997, 50(4), 461-480.

⁵⁴³ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 31.

Pour établir cette utilisation en « écologie », il faut tenter de saisir une discipline plus précise de l'écologie, qui, comme nous le verrons, est la synthèse de nombreuses autres disciplines⁵⁴⁴. Un botaniste fait le lien entre le commensalisme et la botanique, il s'agit de Johannes Eugenius Bülow Warming (1841-1924), botaniste danois. Il va reprendre de façon très précise la dénomination de commensalisme, en citant très clairement les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden. De plus, il va « adapter » la teneur du concept dénommé commensalisme par le zoologiste belge. Il publie ainsi un ouvrage en 1895 sur l'écologie des plantes⁵⁴⁵. Cet ouvrage est traduit en anglais en 1909.

The analysis of a plant-community usually reveals one or more of the kinds of symbiosis as illustrated by parasites, saprophytes, epiphytes, and the like. There is scarce a forest or a bushland where examples of these forms of symbiosis are lacking; if, for instance, we investigate the tropical rain-forest we are certain to find in it all conceivable kinds of symbiosis. But the majority of individuals of a plant-community are linked by bonds other than those mentioned -bonds that are best describes as commensal. The term commensalism is due to Van Beneden who wrote 'Le commensal est simplement un compagnon de table': but we employ it in a somewhat different sense to denote the relationship subsisting between species which share with one another the supply of food-material contained in soil and air, and thus feed at the same table. More detailed analysis of the plant-community reveals very considerable distinctions among commensals⁵⁴⁶.

L'ouvrage de Warming est constitué de plusieurs sections. La première comprend les « facteurs écologiques », comme la lumière et la chaleur. La deuxième correspond à la vie en communauté des organismes. C'est dans cette section que le commensalisme est abordé. La troisième comprend les facteurs d'adaptation. Les sections restantes sont une énumération et une description des espèces selon la géographie.

Dans cet ouvrage, le commensalisme est divisé en deux : « like commensals » et « unlike commensals ». La première catégorie comprend les communautés de plantes avec

⁵⁴⁴ Voir à ce sujet les travaux de G. Guille-Escuret : Guille-Escuret G., *Le décalage humain. Le fait social dans l'évolution*. Paris, Kimé, 1994, 400 p.

⁵⁴⁵ Warming E., *Plantensamfund, Grundtræk af den Ókologiske Plantegeografi*, P.J. Philipsen, Copenhagen, 1895.

⁵⁴⁶ Warming E., *Ecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909.

Traduction : L'étude des communautés de plantes révèle habituellement un ou plusieurs types de symbioses, illustrés par les parasites, les saprophytes, les épiphytes et leurs équivalents. Il y a peu de forêts ou de bois ne comprenant pas ces exemples. Si nous regardons la forêt tropicale, nous sommes absolument certains de retrouver ce type de symbioses. La plupart des individus qui constituent la communauté de plantes ont des liens autres que ceux mentionnés, ce sont les liens de commensalisme. Le terme de commensalisme provient de Van Beneden qui écrit « le commensal est simplement un compagnon de table ». Mais nous l'employons dans un sens un peu différent pour définir les relations entre espèces qui partagent la nourriture du sol et de l'air. Ces espèces sont donc à la même table. Des études plus détaillées montrent des distinctions importantes entre les différents commensaux.

essentiellement une espèce représentée⁵⁴⁷. La seconde catégorie comprend plusieurs espèces. Dans ce type de communautés, qui sont les plus fréquentes, la lutte (« struggle ») entre les espèces intervient⁵⁴⁸. Au sein de la troisième section, Warming va proposer une terminologie, reprenant ses travaux, et utilisant également ceux de Drude (1852-1933). Parmi cette terminologie, la formation et l'association sont définies précisément. « A formation may then be defined as a community of species, all belonging to definite growth-forms, which have become associated together by definite external (edaphic or climatic) characters of the habitat to which they are adapted⁵⁴⁹ ». Quant à l'association, « an association is a community of definite floristic composition within a formation ; it is, so to speak, a floristic species of a formation which is an oecological genus⁵⁵⁰ ».

Lors de l'analyse de la terminologie, des sous-groupes sont également définis au sein des formations et des associations, cependant le terme de commensalisme ou de commensal n'apparaît plus. Il semble, à ce niveau, que Warming utilise une nouvelle terminologie, en ayant précédemment mentionné qu'elle s'inspire, pour le concept, des travaux de Van Beneden. Notons de façon plus anecdotique l'utilisation de la dénomination dans un autre ouvrage dont l'une des traductions anglaises date de 1904 et intitulée « A handbook of systematic botany ». Le terme « commensal » est aussi employé dans le cas de la description de Lichen. Mais il faut noter que dans cette description systématique, si le terme est utilisé, le concept ne semble pas être celui de commensalisme, mais plutôt celui de symbiose. Le commensalisme n'est d'ailleurs pas plus développé dans cet ouvrage. Il est simplement noté : « The Fungus forms the largest portion of the Lichen, enclosing the Alga with which it may be said to be commensal⁵⁵¹ ».

⁵⁴⁷ Warming E., *Ecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909, pp. 92-93.

⁵⁴⁸ Warming E., *Ecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909, p. 94.

⁵⁴⁹ Warming E., *Ecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909, p. 140.

Traduction : la formation peut être définie comme une communauté d'espèces, ayant toutes le même type de croissance, se retrouvant en un lieu identique par les facteurs externes édaphiques ou climatiques de l'habitat dans lequel elles se sont adaptées.

⁵⁵⁰ Warming E., *Ecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909, p. 145.

Traduction : Une association est une communauté floristique définie au sein d'une formation. Nous pouvons dire que l'association est une espèce floristique quand la formation est un genre écologique.

⁵⁵¹ Warming E., 1904, *A Handbook of Systematic Botany*, Macmillan, Londres, traduit par M. C. Potter, p. 136.

Traduction : Le Champignon forme la plus grande partie du Lichen, comprenant notamment l'Algue qui peut être définie comme commensale.

Dans les autres ouvrages plus exhaustifs sur la botanique comme les différents tomes publiés sous la direction d'Eugenius Warming et de L. Kolderup Rosenvinge, entre 1912 et 1918, intitulé *The botany of Iceland*, le terme « commensalisme » et les approchants (commensal, commensaux etc...) ne sont pas employés. En revanche, les associations sont décrites. La question reste donc posée dans ces tomes de systématique de l'utilisation du concept de commensalisme de façon implicite. Nous voyons donc, dans un premier temps, l'emploi du terme commensalisme par Warming, dans une discipline tout à fait différente de la discipline d'emploi de départ, puisqu'il y a un transfert de la zoologie à la botanique. Comment est-il possible d'expliquer ce transfert d'un point de vue historique ?

Deux éléments des travaux de la première partie de notre thèse peuvent être avancés. Le premier est la diffusion de l'ouvrage de 1875 de Pierre-Joseph Van Beneden *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. S'il ne nous a pas été possible d'accéder aux ventes de cet ouvrage à cette époque, les différentes traductions et les possibilités actuelles de trouver relativement aisément cet ouvrage sont des signes d'une diffusion importante lors du dernier quart du dix-neuvième siècle. Ce qui a également été mentionné dans les divers articles critiques retrouvés dans les archives du zoologiste belge. Le deuxième élément est le lien direct entre Van Beneden et les scientifiques danois. Nous avons retrouvé deux exemples avec les noms inscrits de façon manuscrite dans les archives du zoologiste belge, et nous avons retrouvé des exemples de ces scientifiques pour illustrer le commensalisme. Le lien était donc établi. Il s'agit de Johannes Steenstrup (1813-1897) et de Christian Lütken (1827-1901). De ce fait, les travaux de Van Beneden, de par son réseau scientifique étendu au Danemark, ont pu être étudiés par Eugenius Warming. Qui était plus exactement Eugenius Warming et quel est l'impact de ses travaux ?

Warming (1841-1924) a étudié à l'université de Copenhague dans les années 1860. Pendant trois ans, de 1863 à 1866, il étudie la végétation tropicale avec Peter Wilhelm Lund (1801-1880). Selon Goodland, historien de l'écologie, cette expérience a forgé le point de vue ultérieur de Warming par rapport à la botanique. « Goodland (1975) reviewed the impact of tropical experience on 19th-century biologists and specifically attributed Eugen Warming's pivotal position in plant ecology to three years spent in Brazil as a young student working as an assistant in anthropological studies⁵⁵²».

⁵⁵²McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 37.

Dans la première moitié des années 1880, il est professeur de botanique à Stockholm. En 1884, bien que professeur de l'Institut Royal de Technologie de Stockholm, il participe à l'expédition danoise sur le Fylla. Puis il retourne à Copenhague où il devient titulaire de la chaire de botanique et où il dirige le jardin botanique, jusqu'à sa mort⁵⁵³. Les travaux qu'il produit en 1895 sur les communautés de plantes vont obtenir un retentissement majeur pour la discipline écologique en général.

Si, nous l'avons explicité, l'origine de l'écologie et même de la botanique géographique, ou de la phytosociologie sont très controversés chez les historiens des sciences, les travaux de Warming restent des analyses très importantes d'un point de vue historique.

Actually, Warming's seminal contributions to plant ecology and the priority of his work *Plantesamfund* are probably the most widely asserted recognition of parentage for plant ecology by his contemporaries and subsequent commentators (Waller 1947), and Warming needs no latter-day justification⁵⁵⁴.

Il est reconnu pour avoir introduit une méthodologie de l'étude des différentes associations de plantes et pour avoir théorisé les communautés de plantes⁵⁵⁵. Ses travaux sont considérés comme étant à l'origine du développement de l'écologie du vingtième siècle.

Le premier ouvrage de géographie botanique écologique qui fait la synthèse de ces grandes traditions, et fonde une écologie qui va marquer la première génération d'écologues, est publié en 1895 par le botaniste danois Eugène Warming. Trois ans plus tard, des bases physiologiques sont données à l'écologie par le botaniste strasbourgeois Wilhelm Schimper. A partir des années 1899-1900, s'ouvre une période de grands congrès, qui travaillent notamment les questions de nomenclature phytogéographique et visent à définir l'écologie⁵⁵⁶.

Warming va ainsi donner une orientation nouvelle au terme « oecology » (écologie), néologisme créé initialement par Ernst Haeckel (1834-1919), biologiste allemand. Le terme apparaît en effet en 1866 dans *Generelle Morphologie der Organismen*. Il évoque : « Par

Traduction : Goodland (1975) a fait une revue des expériences réalisées en milieu tropical par les biologistes durant le dix-neuvième siècle et attribue une mention spéciale à Eugène Warming pour les trois ans passés au Brésil comme assistant en anthropologie.

⁵⁵³ Raunkiaer C., Warming, Johannes Eugenius Bülow, Botaniker, *Dansk Biografisk Lexikon*, 1904, 18, 264-267.

⁵⁵⁴ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 21.

Traduction : Actuellement, la contribution de Warming à l'écologie des plantes et son œuvre *Plantesamfund* ont unanimement la reconnaissance des spécialistes du sujet non seulement à son époque mais encore aujourd'hui, il n'y a plus à le justifier.

⁵⁵⁵ Goodland R.J., The tropical origin of ecology: Eugen's Warming jubilee, *Oikos*, 1975, 26, 240-245.

⁵⁵⁶ Matagne P., L'écologie en France au XIXe siècle : résistances et singularités, *Revue d'histoire des sciences*, 1996, 49(1), 99-111, p. 105.

« oecologie », nous signifions la totalité de la science des relations entre l'organisme et l'environnement, comprenant toutes les conditions d'existence⁵⁵⁷ ».

Le traité de Warming, en 1895, fait se rencontrer le terme écologie avec la géographie botanique et joue un rôle fondamental dans cette période cruciale pour la discipline scientifique naissante. Pour la première fois, le néologisme se réfère à un programme de recherche précis, lancé au début du XIXe siècle dans le cadre de la géobotanique. « Oecologie » renvoie désormais à des concepts, à une tradition scientifique et à des pratiques : le terme « fait sens »⁵⁵⁸.

Ce « sens » va ainsi permettre à d'autres botanistes et scientifiques d'autres disciplines de poursuivre dans la direction de la géobotanique. Les travaux de Warming seront également repris par Charles Flahault : « Flahault se lie d'ailleurs avec Eugenius Warming, considéré comme le fondateur de l'écologie végétale d'origine géobotanique⁵⁵⁹ ». Ainsi les travaux de Warming sont diffusés à travers toute l'Europe, mais pas uniquement. En effet, Charles Bessey (1841-1915) et John Coulter (1851-1926) vont importer ces recherches aux Etats-Unis.

Remarkably, for there was not an equivalent scientific community in the USA to match that in Europe, these ideas were picked up by American naturalists at the end of the 19th century: Charles E. Bessey at the University of Nebraska and John Coulter at the University of Chicago⁵⁶⁰.

Cowles va également utiliser les travaux de Warming, et apprendre le danois, selon McIntosh, pour connaître le texte original⁵⁶¹. Si les études et la vision de la botanique de Warming ont une portée majeure, qu'en est-il du commensalisme ? Existe-t-il, simplement au niveau de la dénomination une reprise du mot donné par le zoologiste belge initialement, et intégré par Warming ?

⁵⁵⁷ Haeckel E., *Generelle Morphologie des Organismen*, Reimer, Berlin, Volume 2, 1866, p. 286. Traduction de l'auteur.

⁵⁵⁸ Matagne P., *La naissance de l'écologie*, Ellipses, Paris, 2009, p. 16.

⁵⁵⁹ Matagne P., Limites naturelles contre limites administratives, ou quand la géographie botanique croise la politique, *Revue d'histoire des sciences*, 2001, 54(4), 523-542, p. 524.

⁵⁶⁰ Benson K.R., The emergence of ecology from natural history, *Endeavour*, 2000, 4(2), 59-62, p. 60.

⁵⁶¹ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 42 : "Warming's major work, *Plantensamfund* (1895), was originally published in Danish and was the first textbook of plant ecology labeled as such, based on a course he taught. The German translation of 1896 was more accessible to most scientist and was important in stimulating ecological studies in Britain and the United States. Cowles (1899) (who learned Danish to read the original) wrote: 'The impetus to a study of ecology as an integral part of botany, coordinate with morphology and physiology, dates back to Warming's *Ecological Plant Geography* published only four years ago'. Tansley (1947), reviewing the history of plant ecology in Britain, said the modern meaning of ecology was fixed by Warming's book"

Un autre botaniste contemporain de Warming et reprenant les travaux de celui-ci utilise également le terme et le concept de commensalisme. Andreas Franz Wilhelm Schimper (1856-1901) a donc travaillé sur les associations biologiques : les relations entre plantes, mais aussi plantes-animaux, plantes-insectes. La référence majeure de ses travaux est *Plant-Geography upon a physiological basis*, en 1903 pour la traduction anglaise, mais une première parution date des années 1890 en allemand.

Goodland et Cittadino, historiens de l'écologie, évoquent en effet que les travaux de Schimper reprennent ceux de Warming, et n'ajoutent pas nécessairement d'éléments nouveaux. McIntosh reprend cette controverse⁵⁶². Un botaniste français, Charles Flahault (1852-1935) étudie l'ouvrage de Schimper, qu'il connaît bien, certains des exemples de Schimper provenant de Flahault. Il met en relief la détermination de Schimper dans le développement de l'écologie.

L'écologie est devenue une branche des sciences biologiques. M. Warming en a savamment tracé le programme; M. Schimper l'a développé avec beaucoup de personnalité, en mettant à profit ses propres observations et tout ce que la science possédait de données éparses et de solutions partielles. Son livre répond aux exigences actuelles de la science ; il est largement documenté ; tout y a été vu, les descriptions sont accompagnées de nombreuses figures dessinées sur la nature même, ou reproduisant les objets d'après la photographie ; l'auteur ne laisse pas de place à l'hypothèse ; il décrit des faits, beaucoup de faits, empruntés à tous les milieux, à tous les mondes, à ceux qu'il a vus et à ceux qu'ont parcourus ses émules, Detmer, Haberlandt, Johow, Karsten, Schenck, Solms-Laubach, Stahl, Treub, Volkens, etc.⁵⁶³

Puis Flahault emploie effectivement le terme de commensalisme dans la description des travaux de Schimper :

Les agents écologiques vivants peuvent agir, soit sur le substratum pour le modifier en divers sens, favorables ou non à la vie végétale, soit sur la plante elle-même ; la symbiose, le commensalisme, le parasitisme, la lutte pour la vie entre les espèces, expriment les différents termes de l'action de l'être vivant sur la plante⁵⁶⁴.

Ainsi, Eugenius Warming va permettre de faire connaître les travaux directement issus de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme à toute une communauté de botanistes, qui vont s'investir dans une voie d'étude nouvelle, en particulier par l'aspect dynamique spatio-

⁵⁶² McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 37.

⁵⁶³ Flahault C., La géographie des plantes avec la physiologie pour base, *Annales de Géographie*, 1899, 8(39), 193-206, pp.194-195.

⁵⁶⁴ Flahault C., La géographie des plantes avec la physiologie pour base, *Annales de Géographie*, 1899, 8(39), 193-206, pp.195-196.

temporel, mais aussi par l'approche des relations « inter-règles », comme entre plantes et autres organismes vivants. Il saisit alors tout l'intérêt que peut avoir la dimension d'une étude comme celle du commensalisme pour une discipline différente qui serait issue de la botanique en particulier. Cet intérêt provient exactement, comme en zoologie, du fait de penser non plus selon des descriptions objectives reproduisant uniquement une espèce, mais de saisir les différentes « associations » entre elles, puis le lien entre ces associations et le milieu. Il s'agit, pour les botanistes, dont Warming, d'une vision novatrice, qui permet l'émergence d'une discipline nouvelle : « l'écologie ».

Cependant, dès la dernière décennie du XIXe siècle et les premières années du XXe siècle, le terme « oecologie » est utilisé par certains naturalistes pour désigner la partie de la géographie botanique qui étudie les relations des plantes avec leur milieu. C'est en ce sens que le botaniste danois Eugène Warming l'a employé dès 1895 dans son traité traduit en anglais en 1909 sous le titre *Oecology of plants*⁵⁶⁵.

Or, si Warming est un personnage important du lien entre les travaux sur le commensalisme et ce que sera l'écologie du vingtième siècle, d'autres acteurs vont également permettre d'étendre cette nouvelle approche dans un contexte différent de celui de l'Europe du Nord. Celle-ci est notamment étudiée aux Etats-Unis.

⁵⁶⁵ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 21.

c) Du concret à l'abstrait, l'écologie comme science en mosaïque

Ainsi, différentes « écoles », vont émerger, en Europe et aux Etats-Unis notamment. L'hypothèse épistémologique que nous formulons est que l'écologie est alors une « science en mosaïque⁵⁶⁶ » durant le premier quart du vingtième siècle. Nous postulons qu'une « nouvelle » science se fonde nécessairement sur des acquis scientifiques préalables. Ce postulat est assez bien corrélé par les différents historiens de l'écologie notamment⁵⁶⁷. Différents savoirs sont donc acquis dans des disciplines scientifiques déjà établies. Ces disciplines sont « établies » notamment par leur institutionnalisation, par les réseaux scientifiques et par la création de laboratoires spécialisés⁵⁶⁸. Du fait d'observations nouvelles, dans notre cas, des découvertes peuvent être faites. Il s'agit par exemple d'observer un type d'association qui n'a pas été théorisé. Ainsi, d'une approche concrète, se développe une approche abstraite. Du fait de cette abstraction, en raisonnant par des concepts, il est possible de les « transposer » à d'autres approches concrètes. Le passage de mesures (d'observations en général) au langage (les concepts étant véhiculés par les termes par lesquels ils sont définis) va permettre deux processus majeurs qui peuvent se superposer dans la constitution d'une nouvelle science :

⁵⁶⁶ Blandin P., Chapouthier G., Sur certains problèmes posés par les concepts de structure et d'information en biologie, *Revue des Questions Scientifiques*, 1970, 141 (1) : 53-72.

Blandin P., Le concept de mosaïque en écologie : plus qu'une métaphore ? *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2009, 16(1) : 95-103.

Bergandi D., Blandin P., De la protection de la nature au développement durable : genèse d'un oxymore éthique et politique, *Revue d'Histoire des Sciences*, 2012.

⁵⁶⁷ Acot P., Histoire de l'écologie, PUF, Paris, 1988.

Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993.

Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000.

Matagne P., *La naissance de l'écologie*, Ellipses, Paris, 2009.

McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985.

Egerton F., The history of ecology: achievements and opportunity, part One, *Journal of the history of biology*, 1983, 16(2), 259-310.

Kingsland S., *The evolution of American Ecology, 1890-2000*, John Hopkins University Press, Baltimore, 2005.

Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985.

Jax K., Schwarz A., (sous la direction de), *Ecology revisited*, Springer, Dordrecht, 2011.

⁵⁶⁸ Nous ne rentrerons pas dans le détail de la sociologie des sciences, ni dans l'institutionnalisation des sciences. Notons simplement, que dans le cadre de l'histoire du commensalisme, nous avons fait apparaître cette vision, en particulier avec le retentissement des travaux de P. J. Van Beneden. Ce type d'étude peut donc s'appliquer directement à notre histoire du commensalisme. Mais il nous faut remarquer que l'étude textuelle est également un moyen princeps d'établir l'histoire d'un concept.

Nous renvoyons le lecteur à ce titre aux travaux de Bruno Latour notamment.

Latour B., Woolgar S., *La vie de laboratoire. La production des faits scientifiques*, La découverte, Paris, 1996.

La première édition de cette ethnographie a eu lieu en 1979, en anglais.

Latour B., *Les microbes, guerre et paix*, La découverte, Paris, 2001.

- Se démarquer des disciplines existantes
- Consolider l'approche concrète

Le but ultime, sans être un truisme, est que ces deux processus se rejoignent : la science « nouvelle » est à la fois différente des autres et propre à elle-même. Différencier ces deux processus peut nous permettre de comprendre (d'interpréter) certains choix quant à l'histoire du commensalisme, un concept « nouvellement » théorisé, et l'écologie, une science « émergente, nouvellement » constituée.

Reprenons au sujet du cas précis qui nous intéresse, à savoir l'histoire du commensalisme et de l'écologie. A partir du postulat⁵⁶⁹ donné, des observations par Pierre-Joseph Van Beneden ont été obtenues et collationnées en zoologie, il s'agit de l'approche « concrète ». Puis, a été développé un concept : le commensalisme, *id est*, une approche « abstraite ». Cette approche abstraite est définie par l'utilisation du langage, la création d'un terme, le « commensalisme⁵⁷⁰ », ainsi que par la teneur du concept lui-même⁵⁷¹. Cette approche abstraite permet à des scientifiques d'autres disciplines, différentes de la zoologie, d'engager le double processus : démarcation par rapport à l'existant et création. Nous avons montré qu'Eugenius Warming a clairement repris le concept de commensalisme. Il réutilise l'approche abstraite. Du fait même de la caractérisation (l'abstraction), il peut donc tenter de réintroduire, par analogie des faits observés (donc par analogies de l'approche concrète), ce concept. Le passage par l'abstraction permet le passage du concept.

Pour pouvoir effectuer ce passage, il est donc nécessaire non seulement d'atteindre l'état d'abstraction, mais également qu'un scientifique puisse établir le lien, la connexion, entre la discipline de départ, ici la zoologie, et celle dans laquelle le scientifique en question est expert, ici, la botanique. Ce passage est donc rendu possible par des liens préalablement existants. Dans notre cas, il s'agit notamment de la connaissance par Warming des travaux de Van Beneden. Si l'on poursuit le raisonnement, cela signifie que Warming devait être capable d'avoir à disposition les travaux de Van Beneden, de les étudier, de les comprendre. Par la diffusion de l'ouvrage de 1875, par l'aura du zoologiste belge, également par son réseau

⁵⁶⁹ Le postulat est considéré comme admis, non démontré (non démontrable ?). Dans la mesure où le postulat est modifié, la théorie qui en découle est également modifiée.

⁵⁷⁰ Provenant du latin, *cum mensa*, ce terme apparaît donc durant la seconde moitié du dix-neuvième siècle, sans revenir aux écrits de Van Beneden, d'autres scientifiques font usage du mot.

⁵⁷¹ La vision exposée est sensiblement une vision de la linguistique constructiviste.

scientifique, allant jusqu'en Europe du Nord, par la formation de Warming, tous les éléments étaient réunis pour permettre le passage lors de cette période du concept de commensalisme de la zoologie à la botanique. Plus généralement, cela signifie que différentes disciplines sont « mobilisées » en vue de l'émergence d'une science « nouvelle » : l'écologie. Nous évoquons donc une « science en mosaïque » au cours de la première moitié du vingtième siècle. « Mosaïque » non seulement parce qu'il y a un appel à plusieurs disciplines constituées (zoologie, botanique), mais aussi parce que plusieurs courants vont alors se construire, suite à la phase d'abstraction et de réappropriation de concepts comme le concept de commensalisme. Par ces concepts, la science qui est alors en « mosaïque » va pouvoir se « cristalliser ». En effet, selon le raisonnement précédent, après la phase de passage du concept, celui-ci est alors réapproprié. Cette phase est établie dès les travaux de Warming. Mais d'autres courants vont se réapproprier le concept initialement décrit en zoologie, notamment les courants américains. Nous allons rechercher dans trois des courants qui émergent lors de la fin du dix-neuvième siècle, premier quart du vingtième siècle, si le concept de commensalisme est toujours présent, si le terme lui-même est toujours employé.

3) Le commensalisme de 1900 à 1930 au sein de l'écologie émergente, une disparition⁵⁷² ?

Si les historiens de l'écologie notent des difficultés majeures dans la « naissance » de l'écologie, celles-ci se retrouvent dans l'établissement des différents travaux concernant la botanique du début du vingtième siècle/fin du dix-neuvième siècle et leurs liens communs.

Il s'en suit que des termes nouveaux apparaissent notamment au début du vingtième siècle. Deux d'entre eux permettent de voir un lien avec le concept de commensalisme et son adaptation dans la discipline « écologie ». Il s'agit des termes « autoécologie » et « synécologie ». Le premier se rapporte aux liens entre l'organisme végétal (ou animal) et son milieu, son environnement, quant au second, il s'agit d'étudier les liens entre organismes.

L'autoécologie a donné lieu à de nombreux travaux, souvent situés aux frontières de l'écologie et de la physiologie. Les expériences de Gaston Bonnier (1853-1922)⁵⁷³ consistant à placer dans des « climats différents » « des plantes issues d'un même pied initial » représentent un exemple classique de recherches de ce type. A l'intérieur même de la synécologie, la plupart des travaux ne portent pas sur l'ensemble d'une biocénose mais se limitent à l'un de ses composants⁵⁷⁴.

Diverses « écoles » de pensée naissent suite à cette distinction ainsi qu'au sein de chacune de ces catégorisations. Cependant, nous pouvons établir des similitudes fortes entre le concept de commensalisme et les concepts nouveaux issus des dénominations telles l'autoécologie ou la synécologie. La synécologie est l'étude des interactions entre espèces végétales ou animales. De cet élément découlent « les communautés végétales » ou « animales », particulièrement étudiées aux Etats-Unis. En Europe, la « phytosociologie » se consacre aux « groupements végétaux ». Ces groupements ne correspondent-ils pas à une forme de « commensalisme » adaptée à la discipline qu'est la botanique, ou l'écologie du début du vingtième siècle en Europe ? Schématiquement, trois courants semblent émerger : celui de Clements, celui de Cowles, et celui de Flahaut puis Braun-Blanquet ou l'école de Zurich-Montpellier⁵⁷⁵.

⁵⁷² Une partie de ce travail a fait l'objet d'une publication.

Poreau B., Le commensalisme : un concept fondamental en écologie ?, *N.T.M., Zeitschrift für Geschichte der Wissenschaften, Technik und Medizin*, 2013, 21(3), 273-284.

⁵⁷³ Bonnier G., Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées, *Revue générale de botanique*, 1890, 2, 513-546.

Bonnier G., Flahault C., Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu, *Annales des sciences naturelles*, 1878, 6(7), 93-125.

Tirard S., Gaston Bonnier (1853-1922) : un botaniste lamarckien, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2003, 2, 157-186.

⁵⁷⁴ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 88-89.

⁵⁷⁵ La classification des différents courants botanistes qui vont avoir un impact majeur dans la constitution de l'écologie est sujette à controverse. Nous avons choisi ces courants car ils sont représentatifs de l'utilisation

a) L'école de Zurich-Montpellier depuis Charles Flahault et le commensalisme

As usual in ecology, dichotomy is an oversimplification, for a third, powerful force in plant ecology was developing on the Continent, although its influence on Anglo-American ecology was small (Weadock and Dansereau 1960; Van der Maarel 1975). Clements and Cowles both explicitly described ecology as a branch of physiology, even identical to it and destined to merge with it. The Zurich-Montpellier school, or SIGMATIST school, as it came to be known, followed the taxonomic tradition of natural history. The school originated in the 1890s in the work of C. Schröter and Charles Flahault, but its major persona became J. Braun-Blanquet, whose dominance continued from circa 1915 until his death in 1980⁵⁷⁶.

Entre l'Europe du Nord et les Etats-Unis, les travaux de Warming sont également étudiés par des botanistes d'Europe du Sud, et plus particulièrement spécialistes de la botanique méditerranéenne. Nous avons déjà cité le personnage faisant le lien entre l'Europe du Nord et la Méditerranée, il s'agit de Charles Flahault. Qui était exactement Charles Flahault⁵⁷⁷ ? Quels étaient ses objectifs et quel a été son rôle dans l'élaboration d'une nouvelle « école de pensée » faisant émerger l'écologie de la botanique ? Ayant obtenu sa thèse dirigée par Philippe van Tieghem (1839-1914), publiée en 1878 et intitulée *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les phanérogames*, il débuta ses recherches en

plausible du concept d'association biologique du dix-neuvième siècle en zoologie. « In contrast to this holistic organismic tradition, Tobey (1981) suggested a tradition influencing H. C. Cowles at the University of Chicago which stemmed from the Swiss botanist and plant geographer A. P. De Candolle and the Danish plant geographer Warming, who espoused a different philosophical position from the German tradition of Humboldt and Drude. Warming's emphasis was on the individual plant, and he was critical of higher-level units, such as formations, or causes which could be applied to such entities». McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 43.

⁵⁷⁶ McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985, p. 44.

Traduction : comme toujours en écologie, la dichotomie est simplificatrice, une troisième voie s'est développée sur le Continent, bien que son influence sur l'écologie anglo-américaine fut faible (Weadock et Dansereau, 1960, Van der Maarel, 1975). Clements et Cowles ont tous les deux décrits l'écologie comme une branche de la physiologie, s'identifiant et convergeant avec elle. L'école Zurich-Montpellier, aussi connu sous le nom de SIGMA, a suivi la tradition taxonomique de l'histoire naturelle. Ce courant a débuté avec les travaux de C. Schröter et Charles Flahault, mais le personnage majeur fut Braun-Blanquet des années 1915 jusqu'à sa mort en 1980.

⁵⁷⁷ Note à paraître de Perru O. concernant Charles Flahault et l'abbé Coste : « Charles Flahault souligne le fait que la Flore de l'abbé Coste est à la fois un ouvrage de botanique et de phytogéographie. Vers 1900, cela devenait un souci majeur d'étudier les plantes dans leur contexte naturel pédoclimatique, on était en train de passer de la géographie botanique à l'écologie. Flahault lui-même est un écologue et un phytogéographe, qui définissait les régions géologiques françaises par leur végétation. Voir : Flahault C., Introduction, Flore descriptive et illustrée de la France (abbé Coste, 1900-1906), Librairie des Sciences et des Arts, Paris, 1937, 1-52, p. 6. La Flore de France de Coste suit une classification plutôt naturelle, assez classique. L'auteur insiste sur l'allure des tiges, des feuilles et des racines ; les critères de classification de la forme des organes reproductifs sont tempérés par d'autres critères traduisant l'allure générale de la plante. Surtout, pour chaque espèce, on note la région et le milieu où on la trouve ».

phytogéographie avec Gaston Bonnier (1853-1922). Ils publient leurs premiers travaux en 1879⁵⁷⁸. Il est nommé professeur de botanique à l'université de Montpellier en 1893. Il va ensuite s'investir pleinement dans la phytogéographie en tentant d'imposer un projet de nomenclature au niveau international⁵⁷⁹. Cependant, la nomenclature ne sera pas adoptée. Flahault poursuit néanmoins ses travaux.

A partir de 1911 il collabore avec des forestiers. Il crée, avec le forestier cévenol Georges-Auguste Fabre, l'arboretum et le jardin botanique de l'Hort de Dieu (terme provenant d'Hortus Dei), sur le mont granitique et tabulaire de l'Aigoual (au sud du Massif central, dans les Cévennes). En 1909, 245 espèces ligneuses y sont recensées. Ces jardins confiés par Flahault à l'Ecole forestière en 1928 sont devenus mondialement célèbres (Nozeran, Roux, Valdeyron, 1959)⁵⁸⁰.

Les travaux de Flahault seront alors repris en partie par « l'Ecole de Zurich-Montpellier », tout en donnant une vision renouvelée. Quels sont les liens des études de Flahault avec le concept de commensalisme ?

Le phytogéographe, muni d'un simple catalogue, ne pourra pas non plus se faire une idée précise des différentes associations rencontrées sur le terrain. Il lui manquera l'indication des espèces qui caractérisent les groupements végétaux, qui se manifestent par leur répétitivité sur le terrain. Flahault soutient pourtant qu'avec l'habitude, il suffira au botaniste de nommer, par exemple, la gentiane bleue pour que le phytogéographe lui associe d'autres plantes « inséparables de la gentiane » qui forment « l'association végétale des prairies alpines ». Il s'agit d'un groupement de plantes au sens phytogéographique du terme, c'est-à-dire défini en relation avec les facteurs du milieu⁵⁸¹.

A l'instar de la zoologie, il ne s'agit plus de décrire une espèce retrouvée après l'autre. Il s'agit d'objectiver un « groupement », une « association » entre plusieurs espèces, et d'insérer ces associations au sein de leur milieu. Cette première étape est issue de l'approche descriptive. En effet, exposer que telle espèce de plante est située géographiquement avec telle autre ne présuppose pas d'une vision darwinienne, lamarckienne ou fixiste. Cependant, le débat va effectivement se transposer au sein de celui de l'Evolution en général. Pourquoi cette espèce se trouve avec cette autre espèce et en ce lieu précis ? Les différents arguments proposés, nous verrons quelques exemples, peuvent procéder de théories évolutionnistes diverses.

⁵⁷⁸ Bonnier G., Flahault C., Sur la distribution des végétaux dans les régions moyenne de la presqu'île scandinave. *Bulletin de la Société botanique de France*, 1879, t. XXVI, pp. 20-25.

⁵⁷⁹ Flahaut C., Premier essai de nomenclature phytogéographique, *Bulletin de la Société languedocienne de géographie*, 1901, Montpellier.

⁵⁸⁰ Matagne P., *La naissance de l'écologie*, Ellipses, Paris, 2009, p. 88.

⁵⁸¹ Matagne P., Limites naturelles contre limites administratives, ou quand la géographie botanique croise la politique. *Revue d'histoire des sciences*, 2001, Tome 54, n°4. pp. 533-534.

Cette méthodologie nouvelle dans la discipline qu'est la botanique de la fin du dix-neuvième siècle, début du vingtième siècle, est exactement celle développée en zoologie par Pierre-Joseph Van Beneden à propos du commensalisme, reprise ensuite par des biologistes comme Maurice Caullery. En effet, il n'a pas uniquement décrit une espèce après l'autre, mais a noté, et a relevé dans les observations bien antérieures à ses travaux, qu'une espèce est « liée », « associée », à une autre, dans un espace restreint. Puis la vision évolutionniste ou non, des scientifiques tente de rendre compte de cet état de fait, de ces observations. De plus, si la méthodologie d'observation change, l'approche change également : il s'agit d'une approche dynamique et non statique. Dynamique, en cela que les dimensions spatiales et temporelles sont prises en compte.

L'« Ecole de Zurich-Montpellier » est à la fois en continuité et en rupture avec Flahault. L'acteur principal de ce courant est Josias Braun-Blanquet (1884-1980)⁵⁸². Après avoir obtenu un poste de « privatdozent » à Zurich, il poursuit ses recherches à Montpellier, où il fut l'élève de Flahault.

Avec un sentiment de profonde reconnaissance, je me souviendrai toujours de la manière libérale dont me furent ouvertes toutes les portes, à l'Institut Botanique de Montpellier. Son laboratoire me fournissait la plupart des moyens de travail : bibliographie, cartes, herbiers. Il est toujours resté le centre de mon étude. MM. Flahault et Pavillard m'ont fait bénéficier de leur critique éclairée ; ils m'ont en outre aidé dans la mise au point du texte français⁵⁸³.

Son objectif à Montpellier était l'obtention d'une thèse ès sciences qu'il ne pouvait passer en Suisse. Après obtention de celle-ci, il a donc continué ses travaux.

Depuis 1912, j'ai eu le privilège de parcourir une grande partie de ce territoire. J'ai étudié en particulier la végétation des Cévennes du Languedoc. Les premiers résultats de ces recherches ont été présentés comme thèse de doctorat à la Faculté des Sciences de Montpellier (1915). Dès lors, les problèmes se sont posés avec plus de netteté. Peu à peu, j'ai pu réunir les documents nécessaires à une étude plus générale, englobant tout le système montagneux compris entre le seuil de Naurouze et le Languedoc d'une part, le Morvan et le bassin de la Saône d'autre part⁵⁸⁴.

⁵⁸² Voir à ce sujet le mémoire de master suivant : Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013.

⁵⁸³ Braun-Blanquet J., *L'origine et le développement des flores dans le massif central de France avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale*, Editeur Lhomme, Paris, 1923, p. 3.

⁵⁸⁴ Braun-Blanquet J., *L'origine et le développement des flores dans le massif central de France avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale*, Editeur Lhomme, Paris, 1923, p. 2.

Les premières publications concernent la région du sud-est de la France, des Alpes à la Méditerranée⁵⁸⁵, comme le furent les études⁵⁸⁶ de Flahault. La géographie et les exemples observés sont donc communs. Il publie notamment des travaux complémentaires sur le massif de l'Aigoual (Cévennes) en 1933⁵⁸⁷. Il y expose la carte de ces lieux d'études floristiques qui montrent déjà la méthodologie qui lui est propre (figures 31 et 32).

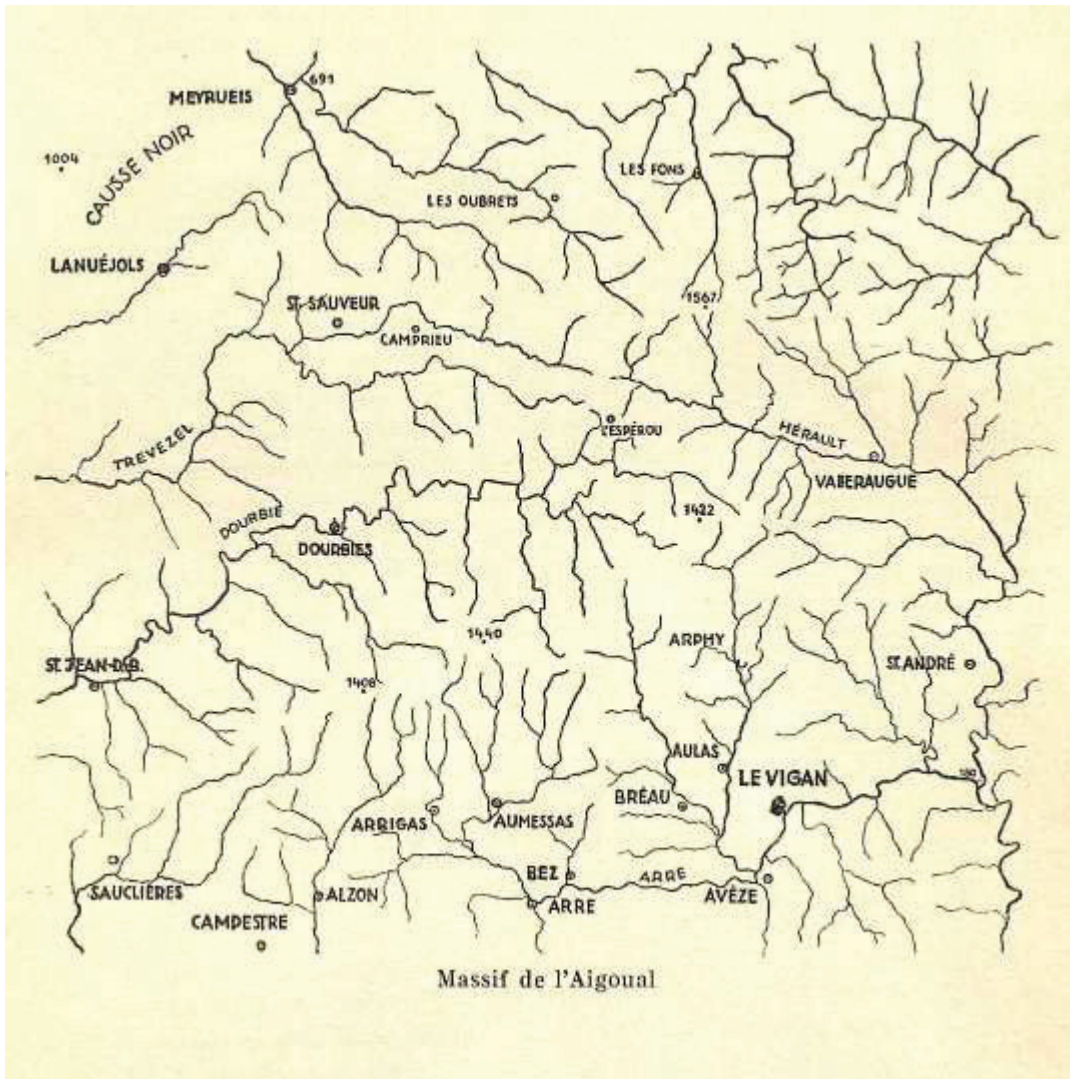


Figure 31 : carte géographique du massif de l'Aigoual, Braun-Blanquet J., *Catalogue de la flore du massif de l'Aigoual*, Imprimerie Mari-Lavit, Montpellier, 1933.

Flahault travaille aussi avec Jules Pavillard (1868-1961)⁵⁸⁸, la collaboration entre les deux hommes sera longue. Lors de la création de la Station Internationale de Géobotanique

⁵⁸⁵ Braun-Blanquet J., *Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual)*, Société Général d'Imprimerie, 1915.

⁵⁸⁶ Flahault C., Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudo-alpines en France, *Revue des Eaux et Forêts*, Juillet 1901.

Flahault C., Les limites de la végétation méditerranéenne en France, *Bulletin de la Société botanique de France*, 1886,33, 24-37.

⁵⁸⁷ Braun-Blanquet J., *Catalogue de la flore du massif de l'Aigoual*, Imprimerie Mari-Lavit, Montpellier, 1933.

⁵⁸⁸ Pavillard J., Braun-Blanquet J., *Vocabulaire de sociologie végétale*, Roumégous et Déhan, Montpellier, 1922.

Méditerranéenne et Alpine (S.I.G.M.A.) en 1930⁵⁸⁹, les deux botanistes en sont des membres actifs et fondateurs.

Le but essentiel de la station est l'étude géobotanique de la région méditerranéenne y compris son pourtour montagneux. Plusieurs travaux traitant ce sujet ont déjà été exécutés avec le concours de la station naissante, d'autres, plus nombreux, sont sur le chantier. Suivant une tradition inaugurée à Montpellier même, la station favorisera en particulier tous les efforts ayant pour but la représentation cartographique de la flore et de la végétation. Elle se propose, en outre, de recueillir et de donner des renseignements sur toute question touchant la végétation méditerranéenne et alpine (détermination des plantes critiques, bibliographie géobotanique, renseignements phytosociologiques et écologiques, etc.). La direction de la station est assurée par M. J. Braun-Blanquet⁵⁹⁰.

Cette station « institutionnalise » l'école dite de Zurich-Montpellier ou S.I.G.M.A. qui perdurera pendant plusieurs décennies. L'ouvrage fondateur de la vision de la botanique de Braun-Blanquet est publié en allemand *Pflanzensoziologie* et la traduction anglaise en 1932. Cet ouvrage reprend ainsi les analyses effectuées durant le premier quart du vingtième siècle par ce qui est devenue la S.I.G.M.A. Qu'en est-il du commensalisme ? Est-il présent dans l'ouvrage de Braun-Blanquet ? Non seulement, le concept est évoqué et illustré, mais en plus la reprise est clairement issue de Warming. Nous retrouvons en effet la même citation de Van Beneden reprise par Warming dans la traduction de 1909.

According to Van Beneden, we understand by commensal organisms those which enter in competition separately, and their common relation consists in the fact that they simultaneously utilize the various life conditions of a given habitat. *Le commensal est simplement un compagnon de table*. The relation between the commensals rests upon the struggle for space, light and nutrients. The struggle for existence goes on between similar commensals when different species have the same or nearly the same requirements and become most intense between individuals of one and the same species. But "the table companions" may have different needs, either because they use different nutrients or because their organs use different layers of soil or air. In such cases, we have to do with unequal commensals⁵⁹¹.

⁵⁸⁹ Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013.

⁵⁹⁰ Comité français de la station Internationale de Géobotanique méditerranéenne et alpine, La Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale*, 1930, 10(107), 553-557, p. 555.

⁵⁹¹ Braun-Blanquet J., *Plant sociology ; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 9.

Traduction : Selon Van Beneden, les organismes commensaux sont ceux qui entrent en compétition séparément, leur relation consiste au fait qu'ils utilisent les différentes conditions « vitales » d'un même habitat. Le commensal est simplement un compagnon de table. Les relations entre les commensaux est la lutte pour l'espace, la lumière et les nutriments. La lutte pour l'existence a lieu entre des commensaux similaires lorsque des espèces différentes ont à peu près les mêmes besoins et devient plus intense entre ceux d'une même espèce. Mais, les compagnons de table peuvent avoir des besoins différents, tant au niveau des nutriments, qu'au niveau de l'usage par leurs organes des différentes couches de sol ou de l'air. Dans ces cas-là, ce sont des commensaux inégaux.

Puis il poursuit :

The most simply organized plant communities, such as plankton and many lichen and moss communities, form a round table of equal commensals. All highly organized community, on the other hand, are composed of unequal commensals: only such are able to utilize the fullest extent the possibilities of the habitat. The low shrub, moss or lichen cover of a forest draws its nourishment from the upper and middle horizons of soil; the trees, from deeper layers. Commensalism begets competition, which become the more intense the more nearly the life adjustments of the individual commensals coincide and the more favorable the external inorganic conditions are plant for life. Under unfavorable conditions of climate and soil the competition even between species with similar requirements takes on a milder form⁵⁹².

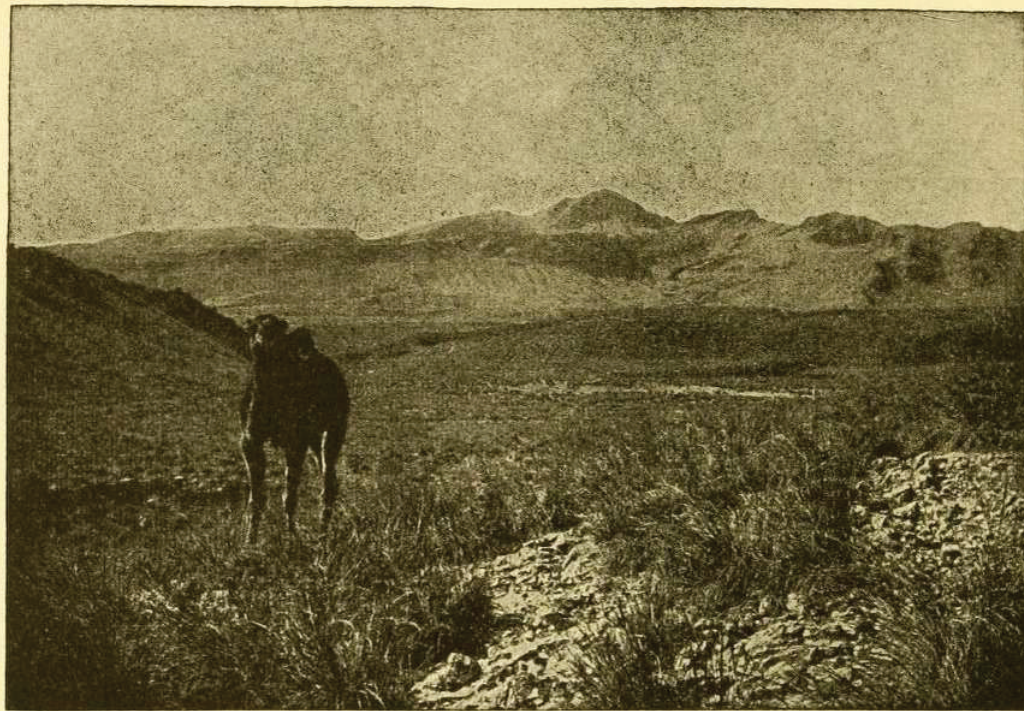


FIG. 4.—Open *Stipa* steppe in the northern limits of the Sahara, Djebel bou Arfa, with root competition. (Photo by Daguin.)

Figure 32 : exemple de compétition moins intense entre plantes commensales, Braun-Blanquet J., *Plant sociology ; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 10.

⁵⁹² Braun-Blanquet J., *Plant sociology ; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 10.

Traduction : La communauté de plantes la plus simple du point de vue de son organisation, comme le plancton, les lichens, les mousses, forme une table ronde de commensaux égaux. Toute communauté ayant une organisation plus complexe est composée de commensaux inégaux. Seuls ceux qui sont capables d'utiliser le plus les facteurs écologiques peuvent étendre leur habitat. L'arbuste, la mousse ou le lichen des forêts obtiennent leur nourriture dans les couches hautes et moyennes du sol, alors que pour les arbres, ce sont les couches profondes. Le commensalisme engendre la compétition, qui est plus intense lorsque les besoins des commensaux sont similaires et si les conditions inorganiques sont également favorables. Avec des conditions climatiques et édaphiques défavorables, la compétition est moins intense.

Dans cette approche tout à fait nouvelle du commensalisme, Braun-Blanquet se réapproprie le concept pour le développer en géographie botanique. Qu'y a-t-il de nouveau dans la réappropriation du concept ? Warming avait utilisé la même phrase de Van Beneden pour adapter le commensalisme en botanique. Le lien est évident : « la table » correspond au « milieu » pour les botanistes, le sol, l'air. Ce milieu est une « contrainte » dans la mesure où tous les organismes ont un lien avec le milieu, ils sont dans le milieu. Si cette contrainte est déjà valable dans le cadre de la zoologie, ici, elle est encore bien plus forte. Les plantes ne peuvent changer de milieu. Elles y sont attachées. Ainsi, les « compagnons de table » peuvent correspondre à tous les organismes situés dans une même zone géographique. C'est la vision de Braun-Blanquet du commensalisme. La description floristique avec des espèces caractéristiques est le principe de botanique de l'école de Zurich-Montpellier.

Sur le plan théorique, Braun-Blanquet cherche donc à prouver l'existence :

- de sociétés de plantes bien définies qui se développent séparément des unités voisines jusqu'à atteindre un état stable
- d'espèces caractéristiques ayant une valeur signalétique : elles indiquent que l'état de stabilité propre à chaque association est atteint

Sur le plan pratique, la mise en œuvre systématique de méthodes statistiques est jugée inadaptée. Que ce soit sur le terrain ou dans les tableaux, la perception des ressemblances s'acquiert avec l'habitude. Dans cette subjectivité revendiquée, il y a probablement la garantie que l'association végétale reste un objet d'étude accessible aux sens⁵⁹³.

Mais plus que cette simple analogie, Braun-Blanquet voit dans le commensalisme une porte ouverte vers la compétition (figure 33). *Le commensalisme engendre la compétition*. Cette formulation forte renvoie ainsi à une théorie tout à fait différente de celle évoquée en zoologie. Alors que les courants néolamarckiens semblent constituer les courants de pensée principaux dans lesquels est réutilisé le concept de commensalisme, la référence au darwinisme est tout à fait explicite dans le cas de Braun-Blanquet. C'est une rupture avec l'utilisation du concept que nous avons établie jusqu'ici. Il précise encore : « The community life of plants rests upon relations of dependency and commensalism ; its universal and ever present expression is competition⁵⁹⁴ ».

⁵⁹³ Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013, p. 50.

⁵⁹⁴ Braun-Blanquet J., *Plant sociology; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 11.

Traduction : La communauté de plantes est fondée sur des relations de dépendances et de commensalisme : son expression universelle et toujours actuelle est la compétition.

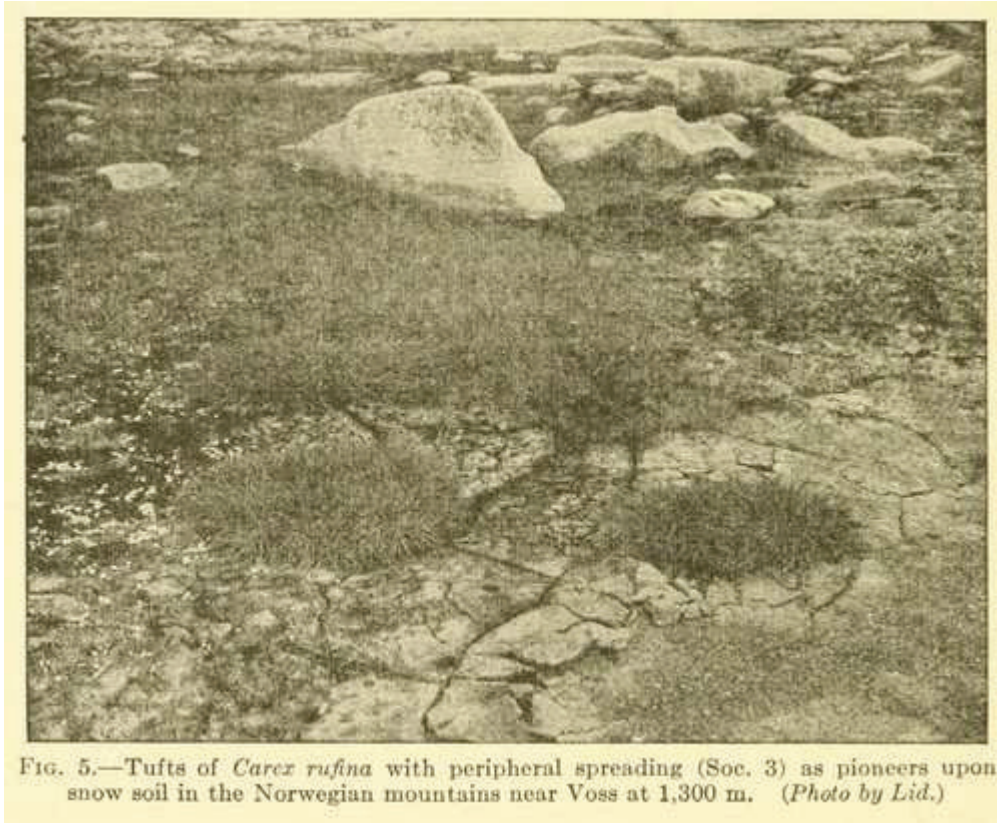


FIG. 5.—Tufts of *Carex rufina* with peripheral spreading (Soc. 3) as pioneers upon snow soil in the Norwegian mountains near Voss at 1,300 m. (Photo by Lid.)

Figure 33 : illustration de compétition à la suite d'un état de commensalisme, Braun-Blanquet J., *Plant sociology ; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 12.

Pour Braun-Blanquet, les facteurs extrinsèques, en particulier climatiques ou édaphiques, conditionnent nécessairement le passage d'une forme initiale de commensalisme : un état d'équilibre stable, en compétition, pour atteindre une nouvelle forme d'équilibre stable après modification des facteurs. L'un des éléments principaux de la définition de Van Beneden initiale en zoologie est la notion d'avantage ou de désavantage. Le commensal doit avoir obligatoirement un avantage, alors que l'hôte ne doit obtenir ni avantage, ni désavantage. Ici, les communautés de plantes sont en fait considérées comme les « compagnons » de table. Mais la notion d'avantage ou désavantage apportée à l'hôte n'est pas définissable, car comment est défini l'hôte ? Il s'agit en fait de l'environnement lui-même comprenant les communautés de plantes et le milieu dans un système qui est considéré comme clos. Il s'agit d'un tout et chaque partie (comme une communauté de plantes) est considérée comme un commensal du tout, c'est-à-dire l'hôte. En partant du principe de l'espace clos, le tout, les différentes tensions, ou modifications observées, entraînent alors une modification de l'état de chaque partie en vue de garder le système clos. Ces modifications se répercutent sur les relations entre les différentes parties : il y a donc compétition.

Si l'on compare avec la zoologie, le système est lui ouvert. Les commensaux peuvent, pour ceux qui sont nommés libres, changer d'hôte. Une espèce de plante étant initialement fixée ne peut changer de milieu pour modifier les relations avec les autres. Cette contrainte supplémentaire de la botanique et plus généralement de la science émergente qu'est l'écologie, va permettre au concept de commensalisme de perdurer et de s'orienter vers les modèles mathématiques que nous avons évoqués dans le chapitre V. Avec l'école Zurich-Montpellier, un « état d'esprit » émerge composé de trois éléments : une forme de positivisme, une tradition naturaliste, et une approche populationnelle⁵⁹⁵. Fabrice Roux poursuit en évoquant une pensée par « analogie ».

- L'analogie entre classification des vivants, et classification des groupements végétaux. Les relations entre les catégories de groupements végétaux (associations, alliances, ordres...) autorisent un authentique raisonnement phylogénétique sur les végétations qui se sont succédées, ce qui nous fait dire que Braun-Blanquet a élaboré une véritable histoire naturelle des groupements végétaux.
- L'analogie avec le raisonnement de Lamarck : partant de la classification des animaux, le savant français constate une progression de la complexité des animaux et l'amène à envisager sur une évolution dirigée vers le progrès qui ressemble fort à la progression sociologique de la systématique phytosociologique.
- Des points de ressemblance avec la sociologie de Pareto ont été relevés ; quelques données sur le parcours et les contacts de Braun-Blanquet rendent défendable l'hypothèse d'une influence du sociologue de Lausanne sur l'émergence de la phytosociologie sigmatiste⁵⁹⁶.

Il faut donc également ajouter une analogie darwinienne, spécifique de la botanique, par rapport à la zoologie. Le concept de commensalisme l'illustre parfaitement. Si avec ce courant européen qui va permettre à l'écologie d'émerger en tant que science, le commensalisme est repris et perdure, il faut préciser que le concept n'est pas employé directement pour définir les associations. Pour Flahault, l'association est floristique, pour Braun-Blanquet, cette définition est trop restrictive, il veut définir l'association selon l'espèce : « Pieces of vegetation with similar combinations of species are united into abstract types, these types are the « associations » (...) ⁵⁹⁷ ». Le commensalisme n'apparaît pas dans la définition de l'association, ni même dans les autres définitions importantes. En fait, alors qu'en zoologie, le commensalisme désigne une catégorie d'association, en botanique, il s'agit d'un concept général. L'association est un terme redéfini pour la botanique et pour l'écologie. Nous voyons

⁵⁹⁵ Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013, p. 81.

⁵⁹⁶ Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013, p. 82.

⁵⁹⁷ Braun-Blanquet J., *Plant sociology; the study of plant communities*, Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 23.

Traduction : La végétation avec des éléments d'espèces similaires constitue une association.

ici apparaître la réappropriation du concept issu d'une autre discipline. Les nouvelles définitions, comme celle de l'association, peuvent donc faire partie des étapes initiales d'une science en cristallisation : l'écologie. Qu'en est-il avec les deux autres courants outre-Atlantique, celui de Clements et celui de Cowles ?

b) Cowles et Clements, quelle place pour le commensalisme ?

Henry Chandler Cowles (1869-1939) va développer l'école dite de Chicago. Son approche de l'écologie est essentiellement physiographique⁵⁹⁸. Considérant l'œuvre de Warming, il en déduit la nécessité d'étudier les plantes non plus selon l'organisme, l'individu, mais selon les différentes espèces présentes, au sein de leur environnement.

The present paper attempts to relate the plant societies not only to water, but also to soil, and more especially to the physiography. The geographic and physiographic features of the Chicago region have been admirably presented in papers by Leverett and Blatchley, and more recently in a bulletin of the Chicago Geographic Society by Salisbury and Alden⁵⁹⁹.

Cowles s'attache non seulement à présenter une voie nouvelle en considérant les liens avec l'environnement, mais il s'attache également à prendre en compte la physiologie, c'est-à-dire la relation structure-fonction⁶⁰⁰. L'exemple du lac de Chicago est idéal pour illustrer les deux caractéristiques de sa pensée⁶⁰¹. Selon la première caractéristique, les liens avec le milieu,

⁵⁹⁸ Adams C.C., Fuller G.D., Cowles H.C., Physiographic plant ecologist, *Annals of the association of American Geographers*, 1940, 30(1), 39-43.

Nicolson M., Humboldtian plant geography after Humboldt: the link to ecology, *British journal for the history of science*, 1996, 29(102), 289-310.

Nicolson M., Henry Allan Gleason and the individualistic hypothesis: the structure of a botanist's career, *The Botanical Review*, 1990, 56(2), 91-161.

Kingsland S.E., The Role of Place in the History of Ecology, *The Ecology of Place: Contributions of Place-Based Research to Ecological Understanding*, 2010, 15.

Egerton F.N., History of ecological sciences, part 48: formalizing plant ecology, about 1870 to mid-1920s. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 2013, 94(4), 341-378.

⁵⁹⁹ Cowles H.C., *The plant societies of Chicago and vicinity*, University of Chicago Press, Chicago, 1901, pp. 7-8.

Traduction : La présente étude porte sur les sociétés de plantes et les liens non seulement avec l'eau, mais aussi avec le sol, et plus spécifiquement la physiographie. Les caractéristiques géographiques et physiographiques de la région de Chicago ont été récemment présentées dans un article de Leverett et un article de Blatchley, ainsi que dans un numéro récent du bulletin de la Société Géographique de Chicago par Salisbury et Alden.

Les références à ces auteurs sont les suivantes :

Leverett F., *The Pleistocene features and deposits of the Chicago area*, Chicago Academy of Sciences, Chicago, 1897.

Blatchley W.S., *Geology of Lake and Porter Counties, Indiana*, Geological Survey, Indiana Department of Conservation, Chicago, 1897.

Salisbury R.D., Alden W.C., The geography of Chicago and its environs, *Bulletin of the Chicago Geographic Society*, 1899.

⁶⁰⁰ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 92.

⁶⁰¹ Cowles H.C., *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan*, University of Chicago Press, Chicago, 1899.

Cowles reprend un état de « stabilité » entre les différentes sociétés de plantes et le milieu. Cependant, cette stabilité n'est qu'apparente. Selon les conditions, il y a basculement vers d'autres états que l'état initial. Ainsi, il effectue ses observations dans des conditions qui peuvent être extrêmes. Il relève alors les différents états en fonction des conditions qui se modifient (Figure 34).



FIG. 5.—Open ravine at Beverly Hills, showing gentle slopes covered with a less mesophytic vegetation than is shown in *fig. 2*. Dominance of oaks in place of maples and basswoods.

Figure 34 : un ravin à Beverly Hills, en pente légère avec une végétation mésophytique⁶⁰², Cowles H.C., *The plant societies of Chicago and vicinity*, University of Chicago Press, Chicago, 1901, p. 19.

Au final, « la succession est un processus gouverné par des lois à l'intérieur desquelles les facteurs climatiques jouent sans doute un rôle moindre que la « physiographie topographique » et l'environnement biotique ; des lois qu'il revient à l'écologiste de chercher⁶⁰³ ». Ayant travaillé avec le botaniste John Merle Coulter (1851-1928) et le géologue Thomas Chrowder Chamberlin (1843-1928), Cowles passe sa thèse ès sciences en 1898. Comme il l'indique dans son ouvrage de 1901, il met en relief la dynamique des systèmes qu'il étudie. Il obtiendra par ses travaux une renommée importante aux Etats-Unis. Il créera

⁶⁰² Végétation des climats modérés à chaud et humide.

⁶⁰³ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 92.

en 1915 avec Victor Shelford (1877-1968) et Robert Wolcott (1868-1934) *The Ecological Society of America*⁶⁰⁴.

Au sein de cette vision dynamique de l'écologie, qu'en est-il du commensalisme dans la vision de Cowles ? Ce concept n'est pas évoqué. Il n'y a pas de reprise directe des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur ce sujet comme avec l'école de Zurich–Montpellier. Si l'on regarde d'autres travaux botaniques publiés par Cowles que ceux qui portent précisément sur la physiographie près de Chicago, le concept de parasitisme est décrit, ainsi que les « saprophytes »⁶⁰⁵. Ceux-ci peuvent se nourrir des plantes mortes. Il pourrait s'agir d'une forme spécifique de commensalisme : il y a un avantage pour le commensal, il n'y a évidemment ni avantage ni désavantage pour l'hôte, cependant, la dénomination est spécifique à la botanique et le terme de commensal n'est pas utilisé à la place de saprophyte. Le commensalisme n'est pas décrit, le terme même n'apparaît pas dans les écrits consultés. Pourtant, les états de stabilité auxquels Cowles se réfèrent auraient pu permettre l'introduction du concept de commensalisme. Dans le raisonnement philosophique simondonien, il s'agissait d'équilibre « métastable ». La stabilité est donc le facteur clé d'une plausible réappropriation du concept de la zoologie du dix-neuvième siècle à la botanique puis l'écologie du vingtième siècle. Cependant, le transfert n'est pas effectué. Quand bien même les travaux de Warming sont connus de Cowles, la référence de Van Beneden par le botaniste suédois ne semble pas avoir été retenue par le botaniste américain. Mais un autre courant va se dessiner aux Etats-Unis en parallèle, il s'agit de celui de Frederic Edwards Clements (1874-1945)⁶⁰⁶.

Mais c'est à Frederic E. Clements, autre grande figure de l'écologie américaine, qu'il va revenir d'établir de profondes connexions entre les deux approches identifiées par Cowles, indépendamment de ce dernier, et dans un contexte naturel et institutionnel totalement différent⁶⁰⁷.

La spécificité des travaux de Clements est la méthodologie qu'il emploie : les quadrats. Ceux-ci étaient déjà utilisés par Oscar Drude (1852-1933)⁶⁰⁸. Il s'agissait de délimiter des zones, en forme de carré, et d'identifier les espèces présentes. Clements va utiliser le même type de

⁶⁰⁴ Smith S., Mark S., The Historical Roots of The Nature Conservancy in the Northwest Indiana/Chicago and Region: From Science to Preservation, *The South Shore Journal*, 3, 2009, 3, 1-10, p. 3.

⁶⁰⁵ Coulter J.M., Barnes C.R., Cowles H.C., *A textbook of botany for colleges and universities*, American Book Company, New York, 1910, p. 13.

⁶⁰⁶ Masutti C., Frederic Clements, climatology, and conservation in the 1930s, *Historical Studies in the Physical and Biological Sciences*, 2006, 37(1), 27-48.

⁶⁰⁷ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 92.

⁶⁰⁸ Cittadino E., *Nature as the Laboratory, Darwinian Plant Ecology in the German Empire, 1880-1900*, Cambridge University Press, New York, 1990.

délimitation, mais seulement de quelques mètres de côté, voire d'un seul mètre (figures 35 et 36), alors que la taille utilisée par Drude était beaucoup plus importante.

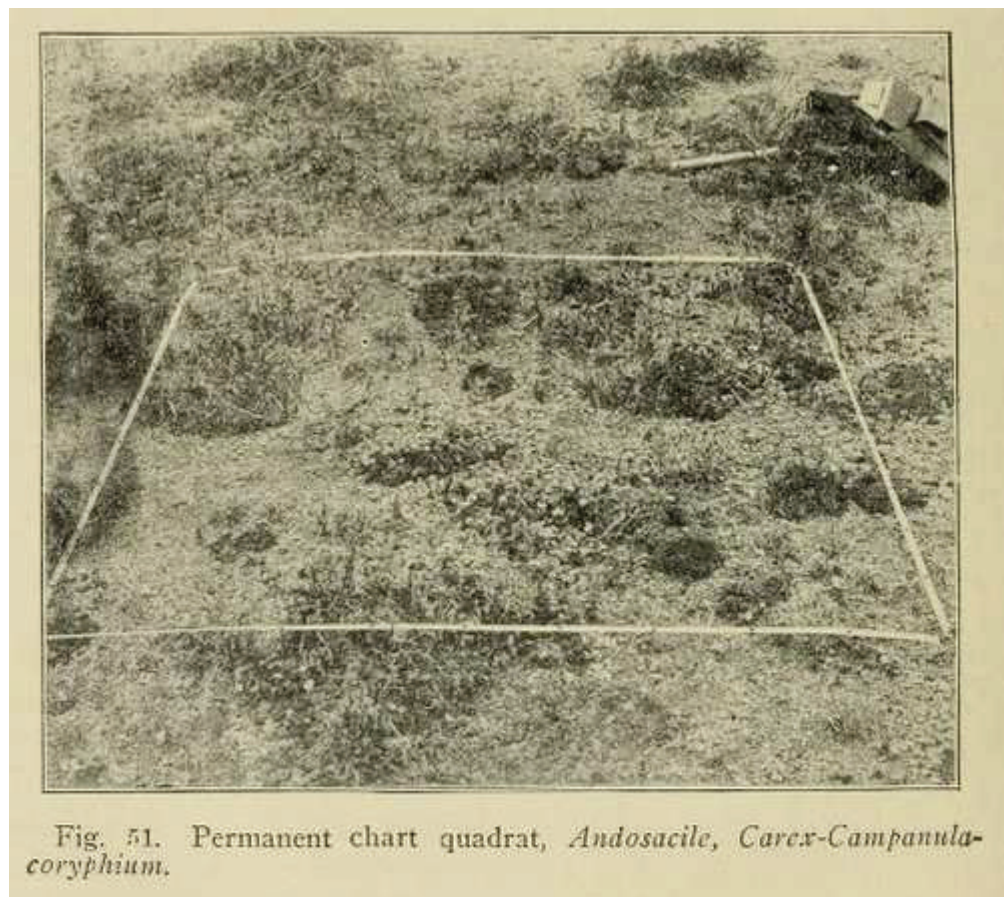


Figure 35 : Quadrat de un mètre de côté. Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 168.

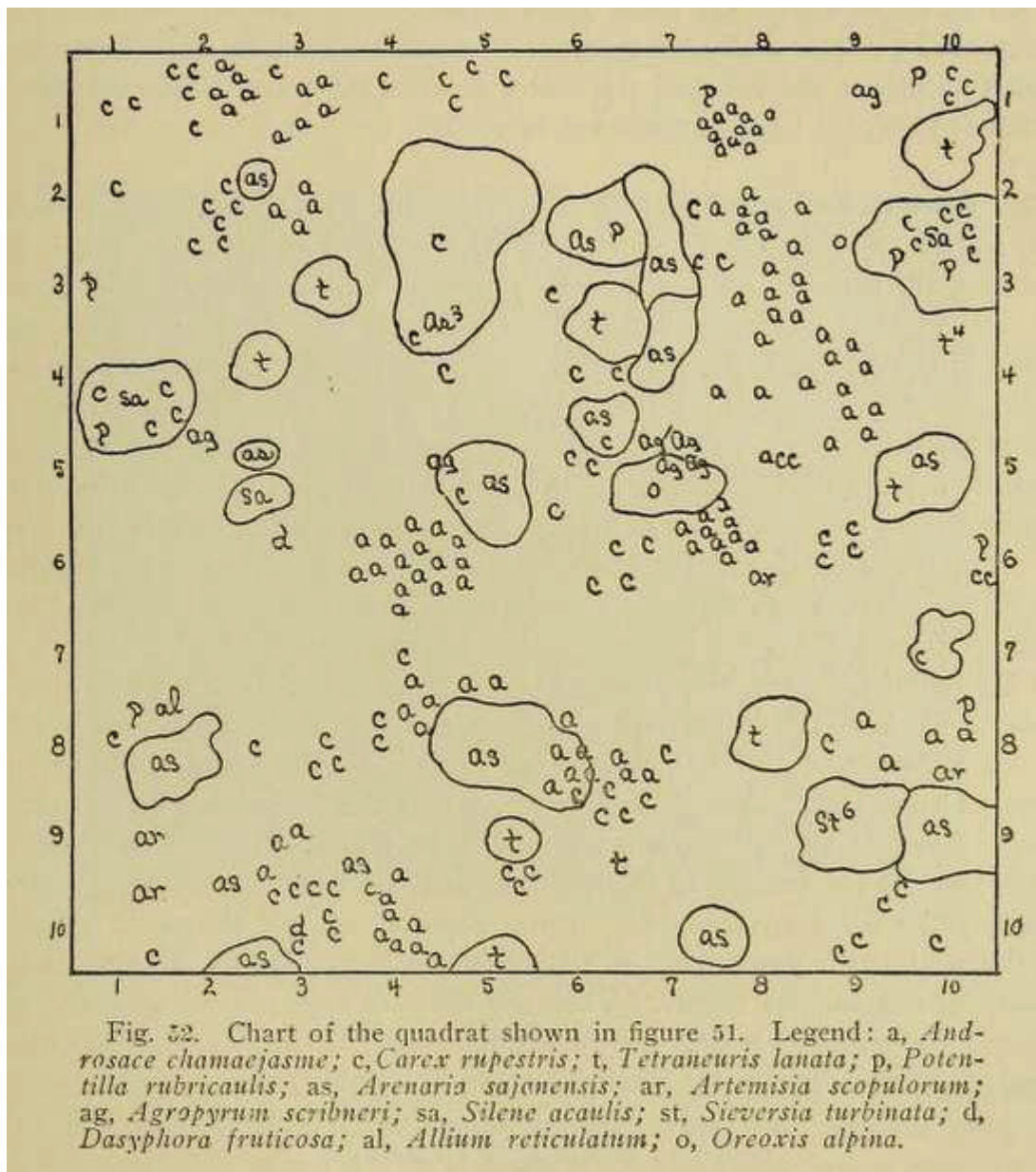


Figure 36 : les différentes espèces présentes dans le quadrat précédent (figure 33) sont répertoriées. Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 169.

Ainsi, dans son ouvrage de 1905⁶⁰⁹, la méthode est clairement développée. Cette méthode permet donc un recensement précis, au mètre carré près (soit un quadrat), des espèces présentes et donc des associations de plantes. Qu'en est-il du commensalisme ? Clements l'évoque-t-il au cours de ses observations ?

⁶⁰⁹ Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905.

Plants manifest independent or dependent association with reference to the stratum to which they are attached and from which they derive food or support. Independent association is exhibited by those holophytic species of a formation which are entirely independent of each other with respect to mechanical support or nutrition. It is characteristic of the greater number of the constituent species, of formations. Dependent association is manifested in the relation between host and parasite, stratum and epiphyte, support and liane. Warming has distinguished six kinds of associations: parasitism, helotism, mutualism, epiphytism, lianism, and commensalism⁶¹⁰.

Comme avec Braun-Blanquet, le concept d'association biologique en général, et celui de commensalisme en particulier est discuté. Il reprend les catégories de Warming. Aux trois catégories classiquement décrites en zoologie, par Van Beneden et reprises par le botaniste suédois, trois autres catégories sont spécifiques à la botanique, et même à la botanique du milieu tropical : « helotism », « epiphytism » et « lianism ». Le premier terme désigne une association dans laquelle il y a une contrainte de l'hôte vers le partenaire. Ceci n'est pas décrit en zoologie. En effet, dans le cadre du mutualisme, du commensalisme ou du parasitisme, le partenaire de l'hôte reçoit toujours un avantage. Le concept diffère selon les avantages ou désavantages de l'hôte. Pourquoi ce type d'association avec un désavantage apporté au partenaire par son hôte n'est-il pas décrit en zoologie ? L'une des hypothèses que nous pouvons avancer est le contexte historique et la complexité biologique. En utilisant essentiellement l'anthropomorphisme pour décrire les associations biologiques, l'idée principale des associations résulte dans le fait qu'un organisme dit inférieur devait, pour se développer, voire pour s'adapter, selon les théories transformistes explicitées, s'associer avec un autre organisme pour obtenir un avantage. Ainsi, il n'apparaît pas concevable qu'il s'associe et obtienne un désavantage. Si c'était le cas, il ne s'associerait tout simplement pas. Cependant, cette vision suppose également un état de stabilité (même de métastabilité) des associations. Si l'hôte rejette le partenaire, voire le détruit, l'association n'a en effet plus cours selon les définitions premières en terme d'avantages pour le commensal ou le parasite. Nous voyons que ce raisonnement est possible dans le cadre de l'écologie microbienne. Une association hôte-commensal entre l'être humain et sa flore microbienne est définie par

⁶¹⁰ Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 204.

Traduction : Les plantes, en référence à la strate dans lesquelles elles se situent et de laquelle elles obtiennent de la nourriture et d'autres éléments, forment de façon dépendante ou indépendante des associations. L'association indépendante est illustrée par les espèces holophytiques d'une formation totalement indépendante les unes des autres par rapport notamment aux nutriments auxquels elles ont accès. Les associations indépendantes représentent la majorité des formes d'associations de plantes. Les associations avec une caractéristique de dépendance sont définies par une relation entre hôte, parasite, la strate dans laquelle ils s'implantent, la nourriture, le soutien, l'étude des lianes dans un contexte très spécifique. Warming a distingué six formes d'associations : le parasitisme, « helotism », le mutualisme, l'épiphytisme, « lianism » et le commensalisme.

exemple comme une forme de mutualisme, selon les avantages observés sur l'homme (en terme d'immunité notamment). Il est plausible d'imaginer qu'un dérèglement entraîne des mécanismes moléculaires qui vont détruire la flore commensale, c'est-à-dire que l'hôte inflige un désavantage au partenaire. Nous voyons ainsi, dans ce cas extrême, que l'association n'existe plus. Mais il n'y a pas de catégorie précise pour définir cette association. En botanique, les conditions de contraintes spécifiques permettent d'établir cette catégorie. La deuxième catégorie ajoutée « epiphytism » correspond à une situation également particulière où des plantes vont utiliser d'autres plantes pour s'accroître. Les deux plantes restent indépendantes. Si nous supposons que la plante enracinée est l'hôte, elle n'obtient ni avantage ni désavantage. Concernant l'épiphyte, nous pouvons considérer qu'il y a l'avantage obtenu de support de la première plante. Cependant aucun avantage n'est en principe associé. Il s'agirait alors d'une forme spécifique de commensalisme. La spécificité provenant des contraintes liées à la botanique : l'usage du même sol. Ces observations sont faites plus souvent en milieu tropical. La troisième catégorie est encore plus spécifique de la botanique, et notamment en milieu tropical, il s'agit des lianes. L'avantage apporté aux lianes est évidemment le support afin qu'elle puisse s'accroître, il peut s'agir également d'une forme d'épiphytisme, donc de commensalisme.

La reprise du concept de commensalisme par Warming est connue de Clements, cependant, est-ce qu'il va réellement l'utiliser dans le cadre de ses travaux dans le Nebraska ? Il poursuit encore sur deux formes de commensalisme : homogène et hétérogène.

Homogeneous commensalism is the term applied to social exclusive plants, in which the patch is composed of a single species. Such association is extremely rare in nature, and if the most minute forms be considered, probably never occurs. On the other hand, heterogeneous commensalism, in which individuals of more than one species are present, is everywhere typical of vegetation⁶¹¹.

Avec cette distinction entre le commensalisme hétérogène et homogène, le lien entre l'individu constitutif de l'association et l'espèce est mis en relief. En zoologie, les travaux de Van Beneden montraient qu'il s'intéressait exclusivement aux associations entre espèces différentes. Ce type d'association, toujours en zoologie, pouvait alors s'intégrer au sein des

⁶¹¹ Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 204.

Traduction : Le commensalisme homogène est le terme appliqué exclusivement pour les plantes formant des sociétés. Une seule espèce est présente dans ce type de commensalisme, qui est le plus rare. D'un autre côté, le commensalisme hétérogène au sein duquel les individus de plusieurs espèces sont représentés est le plus typique dans la végétation.

théories de l'adaptation. Il fallait en effet qu'une espèce puisse s'adapter par rapport à une autre. En botanique, la singularité du « stratum », c'est-à-dire le milieu, le sol dans lequel les espèces sont enracinées implique une distinction entre un commensalisme où une seule espèce est représentée, mais où les individus permettent d'établir une relation d'association, et un commensalisme où plusieurs espèces sont représentées, à l'instar du concept en zoologie. S'il souligne ces deux formes de commensalisme, Clements précise qu'il n'a pas pour autant gardé le commensalisme comme une association à part entière dans ses précédents travaux.

Pound and Clements treated lianes, parasites, and saprophytes as vegetation forms, relating herbaceous creepers and twiners to the lianes, and dividing the fungi and lichens into nine groups. Whatever the value of these divisions may be from the standpoint of vegetation forms, they represent the same relation between plant and nutritive stratum, and with respect to association should be merged in one group. Schimper was the first to perceive the essential similarity of all such groups from the standpoint of association⁶¹².

En 1898, Roscoe Pound (1870-1964) et Clements publient un travail sur la phytogéographie du Nebraska⁶¹³. Nous n'avons pas retrouvé, dans ce document, d'évocation du commensalisme, comme Clements le mentionne en 1905. Cependant, ce qui compte pour Clements, ce n'est pas tant les termes pour désigner différents types d'association que le concept d'association lui-même. En cela, la reprise du commensalisme est présente chez le botaniste, d'un point de vue conceptuel. C'est exactement ce qu'il définit quand il décrit le concept d'association.

The principle of association is the fundamental law of vegetation. Indeed, association is vegetation, for the individual passes into vegetation, strictly speaking, at the moment when other individuals of the same kind or of different kinds become grouped with it. It is then (and the same statement necessarily holds for vegetation) the coming together and the staying together of individuals and, ultimately, of species⁶¹⁴.

⁶¹² Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, pp. 204-205.

Traduction : Pound et Clements ont traité les lianes, les parasites et les saprophytes comme des formes de végétation, reliant les plantes grimpantes et les lianes, et distinguant les champignons et les lichens en neuf groupes. Les divisions de ces relations n'ont pas une valeur différente, au fond, la catégorisation importe peu, elle représente des relations entre les plantes et leur strate nutritive, une seule catégorie d'association devrait être établie. Schimper a été le premier à percevoir que ce qui compte n'est pas la distinction en différentes catégories mais de considérer le concept d'association, quel qu'il soit.

⁶¹³ Pound R., Clements F.E., *The phytogeography of Nebraska, Papers in Systematics and Biological Diversity*, 18, 1898.

⁶¹⁴ Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 200.

Traduction : Le principe d'association est la loi fondamentale de la végétation. En effet, l'association est la végétation, les organismes individuels avec le regroupement d'autres organismes du même genre ou de genres différents constituent la végétation, proprement dit. Il s'agit d'individus qui se regroupent et qui restent groupés, au final d'espèces différentes ou de la même espèce qui constituent la végétation.

L'association est la végétation. Au sein de cette association, il est alors possible de déterminer des catégories comme l'ont fait Warming, Pound, Clements. Le commensalisme peut alors être repris, ou au contraire, le terme lui-même peut être éclipsé au profit d'un autre, selon les caractéristiques d'étude du terrain botanique. La botanique avec une contrainte forte, une singularité : le rôle du « stratum »⁶¹⁵, implique la réappropriation du concept même d'association. Nous avons recherché un emploi ultérieur ou antérieur dans les travaux de Clements, le commensalisme n'est pas utilisé pour décrire une association qu'il peut observer au sein des quadrats⁶¹⁶. Ce qui compte véritablement est l'association et l'évolution de cette association au sein de son milieu. « Pour exprimer sa conception de la formation végétale, Clements n'hésite pas à identifier celle-ci à un organisme qui naît, vit et meurt et dont le climax est le stade adulte. »⁶¹⁷

De la fin du dix-neuvième siècle, jusqu'aux années 1930, le commensalisme est un concept présent chez les botanistes. L'écologie, une science en mosaïque, va pouvoir puiser dans les différents concepts de disciplines établies comme la zoologie celui d'association, qui se retrouve dans des courants très différents, comme avec Braun-Blanquet et Clements. Cependant, si le concept demeure, le terme est remplacé par une terminologie plus spécifique adaptée aux observations de cette science émergente. C'est ce que nous nommons la phase de réappropriation du concept, après la phase de transfert, qui a pu avoir lieu grâce aux travaux de Warming régulièrement cités.

Durant les années 1930, la « cristallisation » de l'écologie se poursuit jusqu'à la théorie des écosystèmes, avec les travaux de Arthur George Tansley (1871-1955).

⁶¹⁵ The degree and permanence of the association are then determined by the immobility of the individuals as expressed in terms of attachment to each other or to the stratum, such as sheath, thallus, haustoria, holdfasts, rhizoids, roots, etc. The range of immobility is very great. In terrestrial plants, mobility is confined almost entirely to the period when the individual lies dormant in the seed, spore, or propagative part, which is alone mobile. Clements F.E., *Research methods in ecology*, University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 201.

⁶¹⁶ Clements F.E., A system of Nomenclature for Phytogeography, *Engler's Botanische Jahrbücher*, 1902, 31, 1-20.

Clements F.E., The development and structure of vegetation, *Nebraska botanic survey*, 1904, 7, 5-31.

Clements F.E., *Plant indicators. The relation of plant communities to process and practice*, Carnegie Institution, Washington, 1920.

Clements F.E., The relict method in dynamic ecology, *The Journal of Ecology*, 1934, 22(1), 39-68.

Clements F.E., Experimental ecology in the public service, *Ecology*, 1935, 16, 342-63.

Pounds R., Clements F.E., The vegetation regions of the prairie province, *Botanical Gazette*, 1898, 381-394.

⁶¹⁷ Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Champs, Flammarion, Paris, 1993, p. 140.

4) Le concept de commensalisme au sein de la cristallisation de l'écologie

La botanique, par Warming à la fin du dix-neuvième siècle, mais aussi Braun-Blanquet et Clements durant les trois décennies suivantes, a intégré le concept de commensalisme durant la phase de mosaïque de l'écologie, science émergente. Mais d'autres disciplines de la première moitié du vingtième siècle constituent le « mosaïcisme » de l'écologie. Deux « courants scientifiques » majeurs vont en effet pouvoir ensuite être unifiés avec les courants botaniques, pour permettre une cristallisation de l'écologie comme science. L'écologie animale avec notamment les travaux de Charles Sutherland Elton (1900-1991), Charles Christopher Adams (1873-1955) et Victor Ernest Shelford (1877-1968) et l'écologie mathématique avec les travaux d'Alfred James Lotka (1880-1949) et de Vito Volterra (1860-1940) vont apporter différentes visions de celle de la botanique, de la phytogéographie et permettre ainsi une cristallisation de concepts nouveaux, qui seront alors propres à l'écologie⁶¹⁸. Quelle est la place du concept de commensalisme au sein de l'écologie animale et de l'écologie mathématique ?

Concernant l'écologie mathématique, les deux noms cités sont déjà connus. Nous les avons évoqués en microbiologie, avec l'écologie microbienne. Le commensalisme est donc présent à travers les modélisations mathématiques. L'état d'équilibre stable et instable fait partie intégrante des associations biologiques observées et expérimentées à cette échelle. A travers cette mathématisation, c'est une approche abstraite, conceptuelle, qui est abordée. Ainsi, l'écologie mathématique permet le processus décrit concernant le passage d'un concept d'une discipline à l'autre. Les différents travaux étudiés⁶¹⁹ permettent, comme pour la botanique, de prendre en compte le concept de commensalisme issu de la zoologie.

⁶¹⁸ Jax K., Schwarz A., *Ecology revisited*, Springer, Dordrecht, 2011.

⁶¹⁹ Lotka A.J., *Elements of Physical Biology*, Williams et Wilkins Company, Baltimore, 1925.

Lotka A.J., *Elements of Mathematical Biology*, Dover, New York, 1956.

Volterra V., d'Ancona U., *Les associations biologiques étudiées du point de vue mathématique*, Hermann, Paris, 1935.

Gause G.F., Experimental analysis of Vito Volterra's mathematic theory of the struggle for existence, *Science*, 1934, 79, 2036.

Gause G.F., *Vérifications expérimentales de la théorie de la lutte pour la vie*, Hermann, Paris, 1935.

Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251, p. 229.

Perru O., Le mutualisme biologique, concepts et modèles, *History and philosophy of life sciences*, 2011, 33, 223-248.

Si l'écologie mathématique permet d'intégrer le concept de commensalisme, qu'en est-il de l'écologie animale ? Shelford fait sa thèse avec Cowles, à l'université de Chicago⁶²⁰. Il travaille sur les populations de poissons⁶²¹. Il veut établir les liens entre la botanique et la zoologie *id est* entre les populations animales et les influences de l'environnement botanique. « La conclusion qui s'impose donc, et que Shelford reprend à son compte, est que les simples points de vue séparés du botaniste, ou du zoologiste, ou de tout autre spécialiste, sont tronqués et tendent à négliger le caractère dual du problème qui est unique⁶²²».

Adams est également américain, il a fait une partie de ses études à l'université de Chicago et il devient spécialiste de la faune forestière. Ses écrits reprennent également l'étude populationnelle des animaux⁶²³. Elton connaît les travaux de Shelford et Adams, et se pose la question de la nourriture au sein des populations animales. Notons que cette problématique s'inscrit directement dans celle du commensalisme. La nourriture est l'un des avantages (sinon l'avantage principal) que reçoit le commensal. Elton va travailler sur la chaîne alimentaire et le concept de niche, c'est-à-dire la position de l'animal au sein de la chaîne, selon ses besoins et ses ennemis. La vision d'Elton n'est pas éloignée de celle des zoologistes du dix-neuvième siècle. Il tente de comparer les sociétés animales à la société humaine.

It is clear that animals are organised into a complex society, as complex and as fascinating to study as human society. At first sight, we might despair of discovering any general principles regulating animals communities. But careful study of simple communities shows that there are several principles which enable us to analyse an animal community into its parts, and in the light of which much of the apparent complications disappears. These principles will be considered under four headings: A, food-chains and food-cycle, B, size of food, C, niches, D, the pyramid of numbers⁶²⁴.

⁶²⁰ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 110.

⁶²¹ Shelford V.E., Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis, *Biological Bulletin*, 1911, 21, 9-35.

Shelford V.E., *Animal communities in temperate America (as illustrated in Chicago region)*, University Press of Chicago, Chicago, 1913.

Shelford V.E., Ecological succession of fish and its bearing on fish culture, *Illinois State Academy of Science*, 1919, 3, 108-110.

⁶²² Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 112.

⁶²³ Adams C.C., *Guide to the study of animal ecology*, MacMillan Company, New York, 1913.

Adams C.C., General ecology and human ecology, *Ecology*, 1935, 16, 316-335.

⁶²⁴ Elton C., *Animal Ecology*, Sidgwick et Jackson Ltd., London, 1927, p. 55.

Traduction : il est clair que les animaux sont organisés en sociétés complexes, aussi complexes et fascinantes à étudier que la société humaine. A première vue, nous pourrions désespérer de découvrir des principes généraux régulant les communautés animales. Mais une étude attentive de communautés simples montre qu'il y a plusieurs principes qui nous permettent d'analyser la communauté animale en différentes parties, à la lumière desquelles la plupart des complications apparentes vont disparaître. Quatre principes peuvent être évoqués : A, la chaîne alimentaire et le cycle alimentaire, B, la taille de la nourriture, C, les niches, D, la pyramide des nombres.

Elton ne mentionne pas le commensalisme en tant qu'association biologique, il évoque le parasitisme, en partant du principe que la relation hôte-parasite peut aussi être modulée. Il fait un parallèle entre les carnivores, et la pyramide qui leur est associée, et les parasites. Si ce n'est le principe de la taille de la nourriture, les autres principes sont identiques. Le principe de la taille est simplement inversé.

As opposed to carnivores, parasites are much smaller than the hosts upon which they prey, but feed in essentially the same way as carnivores, the chief difference being that the latter live on capital and the former on income of food ; but a complete graded series can be traced between typical parasites and typical carnivores, both among animals which eat other ones, and among those animals which live by robbing other animals of their food⁶²⁵.

Les associations biologiques de type parasitisme, définies en zoologie, sont reprises par Elton. En effet, les travaux d'Elton, en écologie animale, sont issus de la zoologie⁶²⁶. Ainsi, il décrit tout un spectre entre les carnivores et les parasites purs. Au sein de ce spectre peut apparaître le commensalisme. La vision d'Elton est fondée également sur une approche économiste. Quand il mentionne le revenu et le capital, nous retournons à la zoologie du dix-neuvième siècle, qui reprend également, en économie, les observations des naturalistes et vice-versa. Il n'y a pas de grandes modifications chez Elton du concept d'association biologique par rapport au concept défini dans la seconde moitié du dix-neuvième siècle. La seule spécificité est qu'il développe une théorie à part dans sa vision écologique pour les parasites en général, sans distinguer précisément les types de parasitisme dont fait partie le commensalisme. Pour permettre cette distinction, il se fonde sur les carnivores et stipule : « We can therefore apply the same principles to parasites as were applied to carnivores in the last chapter, making certain alterations as a result of the different size-relations of the two classes of animals⁶²⁷ ».

Elton développe non seulement une théorie pour les parasites, utilisant ses concepts de niche, de pyramide des nombres et de chaîne alimentaire, mais il intègre aussi les carnivores et les plantes. Pour Elton, il ne s'agit pas uniquement d'établir des études pour chaque partie séparément (parasites, carnivores...) mais il faut aussi les relier entre elles. Les travaux

⁶²⁵ Elton C., *Animal Ecology*, Sidgwick et Jackson Ltd., London, 1927, p. 71.

Traduction : Opposés aux carnivores, les parasites sont beaucoup plus petits que les hôtes pour lesquels ils sont prédateurs, mais se nourrissent essentiellement de la même façon que les carnivores, la différence majeure est que ces derniers vivent sur le capital alors que les précédents sur les revenus de la nourriture ; mais une série complète graduée peut être tracée depuis les parasites typiques jusqu'aux carnivores typiques, à la fois parmi les animaux qui se nourrissent d'autres animaux et ceux qui volent la nourriture des autres.

⁶²⁶ Elton C., *Animal Ecology*, Sidgwick et Jackson Ltd., London, 1927.

Elton C., *The Ecology of Animals*, Methuen, London, 1933.

⁶²⁷ Elton C., *Animal Ecology*, Sidgwick et Jackson Ltd., London, 1927, p. 71.

Traduction : Nous pouvons ainsi appliquer les mêmes principes aux parasites que ceux appliqués aux carnivores dans le dernier chapitre, en faisant certaines modifications résultant de la différence de taille des deux classes d'animaux.

d'Elton vont permettre à l'écologie animale, issue de la zoologie, d'intégrer les concepts de la botanique, mais aussi ceux de l'écologie mathématique. Durant les années 1930, ces trois grands courants vont permettre une cristallisation de l'écologie en tant que science, en développant des concepts propres à l'écologie, qui mettront cependant plusieurs années, voire décennies à s'imposer.

Les zoologistes disposent désormais des outils conceptuels et institutionnels qui leur permettent de s'intégrer à la communauté des écologistes. Cependant, c'est à l'occasion d'une polémique entre spécialistes de l'écologie végétale que le terme écosystème va être proposé par Arthur Tansley, avant d'être lentement adopté par la majorité des écologistes⁶²⁸.

Arthur George Tansley (1871-1955) va donc proposer le concept d'écosystème dans les années 1930⁶²⁹. Les travaux de Tansley seront étudiés et repris par Eugene Odum (1913-2002) et son frère Howard Odum (1924-2002) dans les années 1950⁶³⁰. Pour Tansley, l'écosystème reprend l'ensemble des courants émergents en écologie animale, en écologie mathématique et en botanique. « Tansley démontre ensuite avec une très grande force qu'il est essentiel de tenir compte de l'ensemble des facteurs biotiques et tout particulièrement de l'homme⁶³¹ ». L'histoire de l'écologie n'est plus celle d'une science en mosaïque qui se cristallise, c'est une histoire d'une science qui analyse la cristallisation en elle-même, durant la seconde moitié du vingtième siècle.

Qu'en est-il du concept de commensalisme au sein de la cristallisation durant la première moitié du vingtième siècle ? Le concept est présent dans différentes disciplines qui constituent la mosaïque qu'est l'écologie à cette période. Nous avons évoqué la botanique, la phytogéographie, les différents courants de botanistes du premier quart du vingtième siècle en Europe avec Braun-Blanquet, mais aussi aux Etats-Unis avec Clements, l'écologie animale, l'écologie mathématique avec les modélisations que l'on retrouve en microbiologie dans le cadre de l'écologie microbienne, et notamment la flore commensale. Ce concept a une place majeure. Il s'efface en écologie animale et dans certains courants de botanistes pour permettre une réappropriation. Il s'agit alors du début de la cristallisation de l'écologie.

⁶²⁸ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 118.

⁶²⁹ Tansley A., The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology*, 1935, 16(3), 284-307.

⁶³⁰ Odum E.P., *Fundamentals of Ecology*, W.B. Saunders Company, Philadelphia, 1953.

⁶³¹ Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions la découverte, collection Points, Paris, 2000, p. 121.

Conclusion

L'histoire des sciences est avant tout l'histoire des développements scientifiques. Ces développements sont évidemment produits par les scientifiques, des personnages auxquels on peut s'attacher, ou au contraire, que l'on peut détester. Avant tout, il s'agit de mettre en avant les modes de pensée, les méthodes employées, pour faire évoluer les sciences, que cette évolution aille dans une direction permettant une réelle émergence, ou au contraire, qu'elle précipite une discipline dans l'extinction. Le contexte politique, social, économique, institutionnel est également à prendre en compte. Evidemment, les influences de ce contexte vont modifier les directions scientifiques choisies. Cependant, sur le fond du sujet, sur l'évolution des sciences, si celle-ci peut être retardée selon les choix institutionnels, ou, au contraire, stimulée, les sujets en eux-mêmes constituent le socle sur lequel vont s'appuyer d'autres visions de l'histoire. Ce socle, nous avons voulu le produire pour l'histoire du commensalisme. Il est constitué par le premier résultat obtenu dans ce travail de recherches : l'exhumation d'une partie des archives de Pierre-Joseph Van Beneden. Les archives du zoologiste belge constituent une avancée majeure pour la compréhension des sciences de la vie au dix-neuvième siècle. Non seulement des textes fondamentaux ont été remis à la portée des historiens, comme l'article de 1863, ou encore l'exemple de 1870, mais de plus, les textes déjà abordés par les sources secondaires ont été revisités au regard des annotations qui ont été formulées par Van Beneden lui-même.

De plus, l'analyse exhaustive des exemples de commensalisme et de mutualisme de son ouvrage majeur de 1875 a permis d'établir le « réseau » scientifique du Professeur de Louvain, corroborée par les listes manuscrites, que nous avons déchiffrées et que nous avons gardées comme illustrations dans cette thèse, non seulement comme preuve, mais également comme un témoignage à transmettre aux prochaines générations d'historiens des sciences. Tel est le cas également de la liste des articles et notes contenus dans les « mélanges », ces compilations de l'ensemble des travaux de Van Beneden, faisant partie des archives. La liste, bien que mise en annexe, permettra aux historiens de se référer avec un aspect pratique d'une part à l'existence même de ces archives, et d'autre part à une utilisation fonctionnelle. Enfin, exhumer ces archives passe aussi à travers les textes. Les citations que nous avons voulues nombreuses sont autant de témoignages des travaux du zoologiste belge, mais aussi une marque de l'ensemble des zoologistes de l'époque.

L'historien est un « passeur » de la connaissance humaine. La science est l'une de ces connaissances. Les difficultés techniques d'une telle histoire ne doivent empêcher la transmission d'un savoir qui s'est construit depuis des siècles. Même si Van Beneden apparaît comme le zoologiste ayant théorisé le commensalisme au dix-neuvième siècle, ses observations se fondent sur des observations antérieures. Il en cite certaines d'ailleurs, rappelons Van Leeuwenhoek par exemple dont les travaux datent du dix-septième siècle. Mais il est possible de remonter encore plus loin. Il s'agit bien, à travers la science, d'une histoire humaine, d'une connaissance construite au fil des découvertes, des déceptions, de l'engagement, et parfois du désarroi. Expliquer le commensalisme revient quelque part à un combat, non seulement pour tenter de prouver l'existence scientifique de ce concept, mais également pour susciter l'engouement nécessaire pour y parvenir. Il n'y a presque aucun chiffre dans les observations de Van Beneden. Les preuves sont les mots, les preuves sont les lithographies, les preuves sont les schémas. Toutes ces preuves doivent être transmises aux générations futures. C'est un patrimoine de l'humanité. Les connaissances scientifiques sont un patrimoine de l'humanité. Comme telles, nous devons les dévoiler, les comprendre, les expliquer, et surtout, ne pas les oublier. L'oubli peut, quelquefois, être nécessaire. Mais il ne doit pas être définitif. Il faut garder cette connaissance scientifique historique précieusement. Les débats actuels sur le commensalisme montrent justement, quand bien même les paradigmes scientifiques ont été bouleversés depuis le dix-neuvième siècle, que comprendre les travaux antérieurs est une nécessité pour choisir les bonnes directions. Savoir d'où l'on vient pour aller où il faut. Pour garder ce savoir, nous devons, nous, historiens, en garder le plus de traces possibles.

Les traces sont le moyen le plus sûr de ne pas tomber dans l'oubli. Les traces sont le moyen le plus sûr de susciter également la réflexion. Dérouler le fil de l'histoire, si ce fil existe et est complet ne comprend que peu d'intérêt sans la réflexion qu'il peut susciter. Les traces que nous avons retrouvées sur le commensalisme au dix-neuvième siècle, nous voulons les conserver à travers cette thèse. S'il n'y a d'ailleurs qu'une seule chose à garder, ce sont ces traces : les textes et citations de Van Beneden, les illustrations, les annotations manuscrites, le rapport de Théodore Lacordaire.

Plus que ces traces, nous avons également développé une approche épistémologique et historique pour comprendre le commensalisme après Van Beneden. Les débats étaient vifs. Les conclusions pas toujours tranchées. Les débouchés parfois peu crédibles. Avec la microbiologie, nous avons apporté la preuve d'un concept pérenne. Le commensalisme est un

concept qui ne meurt pas avec Van Beneden et qui ne meurt pas avec l'avènement de la génétique. Au contraire, la génétique moléculaire contemporaine porte le commensalisme comme un enjeu majeur. Même si les conclusions de références scientifiques actuelles tendent à démontrer que ce concept n'est qu'une étape, ou un défaut de connaissances. Avoir utilisé ce concept et s'interroger sur la possibilité d'une association commensale est le premier élément qui a permis de lancer des programmes de recherches audacieux, avec notamment le microbiome. Les recherches n'en sont qu'à leur début. Peut-être que les scientifiques de la fin du vingt-et-unième siècle démontreront l'inexistence du commensalisme. Mais ce concept, qui pour l'instant traverse les siècles, a le mérite de permettre aux biologistes d'avancer dans leur raisonnement. Au fond, interroger le commensalisme revient à user de la qualité principale d'un scientifique : l'esprit critique. C'est en cela que les débats autour des associations biologiques ont pu être vifs. C'est en cela également que le concept a pu s'insérer dans des sciences différentes, comme l'écologie.

Il y a un mécanisme sous-jacent à l'utilisation du concept de commensalisme d'abord en zoologie, puis en microbiologie et en écologie. Nous avons abordé le « passeur », Eugenius Warming, dans le cadre de l'écologie. Puis la diffusion du concept a pu avoir lieu au sein des différents courants de la botanique et de l'écologie du vingtième siècle. Une science nouvelle requiert donc des fondamentaux. Elle se les réapproprie. Ces fondamentaux peuvent être des concepts qu'elle va réutiliser sans nécessairement garder la totalité de ces derniers. C'est le cas du commensalisme en écologie. L'abstraction du concept même permet cette opération de réappropriation dans une science émergente. De plus, les acteurs de cette opération en ont conscience. Warming le mentionne même dès la fin du dix-neuvième siècle.

C'est la vocation d'un concept scientifique que de pouvoir être pensé comme « pur », détaché du langage naturel, se définissant à partir du formalisme de la science qu'il organise. En ce sens, l'éventuelle « propagation » d'un concept scientifique devrait, idéalement, avoir le caractère d'une propagation épidémique⁶³².

La propagation et le « nomadisme » d'un concept, pour reprendre l'expression d'Isabelle Stengers, sont tout à fait illustrés par l'histoire du commensalisme que nous avons proposée. Néanmoins, nous pouvons nous interroger, est-ce le cas de tous les concepts scientifiques ? Sont-ils tous « nomades » ? Le cas des associations biologiques requiert une attention particulière. Une singularité du concept de commensalisme tient à son objet même d'étude. Il

⁶³² Stengers I., *D'une science à l'autre. Des concepts nomades*, Seuil, Paris, 1987, p. 19.

s'agit du « vivant ». Si le commensalisme doit être intégré à l'histoire de l'écologie comme l'un des concepts qui a permis, comme d'autres concepts, l'émergence de cette science, il est surtout un élément *princeps* de toute discipline qui touche au vivant dans toute sa complexité. Ce qui est passionnant dans cette histoire du commensalisme est justement les interrogations auxquelles elle nous ramène. Car, au fond, les associations biologiques posent la question de l'individu, de l'être, de notre être. Il pose aussi et surtout la question de la constitution de cet être au sein de son environnement. Le vingt-et-unième siècle a vu un tournant dans la prise en compte des problématiques de l'être et de l'environnement. Même si la tournure est politique, elle reste aussi scientifique, historique et philosophique. Les phénomènes du vivant sont complexes. Nous ne les comprenons pas. Le but des scientifiques est de tenter de les comprendre, en sachant que la tâche n'a pas de fin. En retour, ce but fait tout de même avancer les raisonnements, les méthodes, comme ce que nous avons vu en microbiologie, et même en zoologie entre la seconde moitié du dix-neuvième siècle et la première moitié du vingtième siècle. Chaque réponse apportée appelle encore plus d'interrogations. Le concept même de commensalisme depuis les années 1860 ne cesse d'amener encore plus de questions quant à la complexité du vivant. Ce qui pouvait sembler simple en apparence est devenu un problème épineux que les modélisations mathématiques n'arrivent pas à résoudre. Cette complexité est-elle insondable ? Elle a le mérite de tenir les scientifiques éveillés. Plus que les scientifiques eux-mêmes, le concept de commensalisme interpelle tout individu quel qu'il soit. C'est évidemment le lien entre les êtres humains et leur environnement qui est mis en exergue dans cette histoire des sciences. Au fond, il ne s'agit pas uniquement d'histoire des sciences, il s'agit bien d'une histoire de l'homme.

Qui suis-je ? Une trémulation de néant, vivant dans un séisme permanent. Or, pendant un moment de bonheur profond, à mon corps vacillant vient s'unir la terre spasmodique. Qui suis-je, maintenant pour quelques secondes ? La Terre elle-même. Communiant tous deux, en amour elle et moi, doublement désemparés, ensemble palpitant, réunis dans une aura⁶³³.

Cette histoire de l'homme n'est pas terminée. Elle n'en est qu'à son commencement. Elle peut se poursuivre dans des directions multiples. Nous citerons par exemple l'histoire des autres types d'associations biologiques comme le parasitisme et le mutualisme. L'histoire même du commensalisme est loin d'être entièrement écrite. Qu'en est-il depuis le début du vingt-et-unième siècle ? Si nous avons donné quelques pistes, celles-ci sont loin d'être épuisées. Qu'en est-il également du commensalisme en écologie après Tansley ? Les historiens de l'écologie

⁶³³ Serres M., *Le contrat naturel*, Flammarion, Paris, 1992, p. 190.

peuvent tenter d'apporter leur éclairage. Peut-être même est-il possible de retrouver de nouvelles archives de zoologistes du dix-neuvième siècle confortant ou déstabilisant nos propres hypothèses en histoire de la biologie. D'autres disciplines, comme l'économie, ou la sociologie, peuvent également apporter un point de vue novateur sur cette histoire du commensalisme. Les scientifiques eux-mêmes vont probablement résoudre quelques interrogations à ce sujet et en provoquer de nouvelles.

Ce que nous souhaitons par-dessus tout avec ce travail d'histoire et de philosophie des sciences sur le commensalisme, c'est susciter l'émerveillement face au Vivant.

Bibliographie

Partie I

Agassiz A., *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology*, Sever and Francis, Cambridge, 1865.

Agassiz A., Agassiz, E., *Seaside Studies in natural history*, James R. Osgood and Company, Boston, 1871.

Bäckhed F., Ley R., Sonnenburg J., Peterson D., Gordon J., Host-bacterial mutualism in the human intestine, *Science*, 2005, 307, 1915-1920.

Barbosa du Bocage J.V.B., Memoria sobre a Cabra montez da Serra do Gerez, *Memorias da Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1854, 2(4).

Barbosa du Bocage J.V.B., Noticia sobre uma collecção de conchas das ilhas da Madeira e Porto Santo, offerecidas ao Museu de Lisbôa pelo sr. João d'Andrade Corvo, *Annales das Ciências e Letras, Academia das Sciencias de Lisbôa*, 1857, 1.

Barbosa du Bocage J.V.B., Relatorio apresentado ao conselho da Escola Polytechnica pelo lente da 8ª cadeira, ácerca das collecções scientificas recentemente adquiridas para o Gabinete zoologico e Museu de Lisbôa e de alguns outros resultados da sua viagem scientifica ao estrangeiro, *Diario do Governo*, 1860.

Barbosa du Bocage J.V.B., Relatorio apresentado ao conselho da Escola Polytechnica em sessão de 1 de fevereiro de 1862, ácerca do plano geral dos trabalhos de exploração zoologica e aprovado na mesma sessão, *Diario de Lisbôa*, 1862.

Barbosa du Bocage J.V.B., Liste des mammifères et Reptiles observés en Portugal, *Revue et Magasin de Zoologie*, 1863, 15.

Barbosa du Bocage J.V.B., Note sur un nouveau Batracien du Portugal, *Chioglossa lusitanica*, et sur une Grenouille de l'Afrique occidentale, *Rana bragantina*, *Revue et Magasin de Zoologie*, 1864, 16.

Barbosa du Bocage J.V.B., Note sur la découverte d'un Zoophyte de la famille Hyalochaetides sur la côte du Portugal, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1864.

Barbosa du Bocage, Noticia ácerca da descoberta nas costas de Portugal de um zoophyto da familia Hyalochaetides (*Hyalomena lusitanica*, Nob.), *Memorias da Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1864.

Barbosa du Bocage J.V.B., Notice sur un Batracien nouveau du Portugal (*Chioglossa lusitanica*, nob.), *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1864.

Barbosa du Bocage J.V.B., Sur l'habitat du *Hyalnoema lusitanicum*, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865.

Barbosa du Bocage J.V.B., Sur quelques mammifères rares et peu connus, d'Afrique occidentale, qui se trouvent au Muséum de Lisbonne, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1865.

Barbosa du Bocage J.V.B., Reptiles nouveaux ou peu connus recueillis dans les possessions portugaises de l'Afrique occidentale, qui se trouvent au Muséum de Lisbonne, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1866, 1(1), 57-78.

Barbosa du Bocage J.V.B., Aves das possessões portuguezas da Africa occidental que existem no Museu de Lisboa, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1867, 1(2), 129-153.

Barbosa du Bocage J.V.B., Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental que existem no Museu de Lisboa (terceira lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1868, 2(5), 38-50.

Barbosa du Bocage J.V.B., Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental (quarta lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1869, 2(8), 333-352.

Barbosa du Bocage J.V.B., Aves das possessões portuguezas d'Africa occidental (vigesima terceira lista), *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1882, 9(34), 80-84.

Barbosa du Bocage J.V.B., Mélanges herpétologiques. I. Reptiles et Batraciens du Congo, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 177-192.

Barbosa du Bocage J.V.B., Mélanges herpétologiques. II. Reptiles du Dahomey, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11 (44), 192-197.

Barbosa du Bocage J.V.B., Mélanges herpétologiques. III. Reptiles de l'Ile du Prince, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 198-201.

Barbosa du Bocage J.V.B., Mélanges herpétologiques. IV. Reptiles du dernier voyage de MM. Capello et Ivens à travers l'Afrique, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 201-208.

Barbosa du Bocage J.V.B., Mélanges herpétologiques. V. Reptiles et Batraciens de Quissange (Benguella) envoyés par M. J. d'Anchieta, *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes, Academia Real das Sciencias de Lisboa*, 1887, 11(44), 208-211.

Barthélémy J.-H., Quel mode d'unité pour l'œuvre de Simondon?, *Cahiers Simondon*, 2011, 3.

Bennett G., On the Euplectella aspergillum, Owen; or Venus's Flower Basket, A species of sponge belonging to the alcyonoid family; and a notice of the Liyalonema or « glass rope » sponge, *Papers & Proceedings and report of the Royal Society of Tasmania*, 1875.

Benson K. R., The Naples Stazione Zoologica and its impact on the emergence of American Marine Biology, *Journal of History of Biology*, 1988, 21, 331-341.

Bergson H., *L'évolution créatrice*, PUF, Paris, [1907], 1999.

Blanchard E., Les conditions de la vie, *Revue des deux mondes*, 1870, 86.

Bleeker P., Cymothoa Stromatei, *Acta Soc. Sci. Indo-Neerland*, 1857, 2.

Bonnier J., Pérez C., Sur un Crustacé commensal des Pagures, Gnathomysis Gerlachei, type d'une famille nouvelle de Schizopodes, *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Série D, Sciences Naturelles*, 1902, 134, 117-119.

Boutan L., Biographies scientifiques, Henri de Lacaze-Duthiers, *Revue scientifique*, 1902, 17(4).

Bouvier E.-L., Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1895, 18(7).

Bouvier E.-L., *Le communisme chez les insectes*, Flammarion, Paris, 1926.

Boxshall G., Cirripedia - parasitic Rhizocephala, In : Costello M.J., *European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Collection Patrimoines Naturels*, 2001.

Bridson G.D.R., The Zoological Record – A centenary Appraisal, *Journal of the Society for the Bibliography of Natural History*, 1968, 5(1), 23-34.

Candèze E., Notice sur Jean-Théodore Lacordaire, membre de l'Académie, *Annuaire de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1872, 138-160.

Capart A., *Copépodes parasites. Expédition océanographique belge dans les eaux côtières africaines de l'Atlantique Sud (1948-1949): résultats scientifiques*, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, 1959.

Casadevall A., Pirofski L., Host-pathogen interactions: redefining the basic concepts of virulence and pathogenicity, *Infection and Immunity*, 1999, 67(8), 3703-3713.

Caullery M., La station zoologique de Naples, pourquoi la France y doit avoir une place, *Revue scientifique*, 1906, 6(25), 779-784.

Caullery M., *Education moderne et réalité*, discours prononcé à la distribution des prix du lycée de Douai, Crépin, Douai, 1909.

Caullery M., Le musée océanographique de Monaco et l'océanographie, *La Revue du Mois*, 1910, 9(53), 597-607.

Caullery M., La distribution géographique des organismes dans ses rapports avec l'évolution, *Revue scientifique*, 1913, 769-779.

Caullery M., Mesnil F., Sur la structure d'un Copépode parasite (*Xenocoeloma brumpti*) et ses rapports avec son hôte (*Polycirrus arenivorus*), *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 1915, 161, 709-712.

Caullery M., *La France et l'opinion américaine en 1916*, Masson, Paris, 1916.

Caullery M., L'Etat présent du problème de l'évolution, *Revue scientifique*, 1916, 1-33.

Caullery M., *Les universités et la vie scientifique aux Etats-Unis*, Colin, Paris, 1917.

Caullery M., Les clubs universitaires aux Etats-unis, *la Revue de Paris*, 1917, 14, 333-348.

Caullery M., Le parasitisme et la symbiose dans leurs rapports avec le problème de l'évolution, *Revue scientifique*, 1919, 737-745.

Caullery M., Mesnil F., *Xenocoeloma brumpti*, Copépode parasite de *Polycirrus arenivorus*, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1919, 53, 161-233.

Caullery M., *Histoire de la nation française, Histoire des sciences en France, Histoire des sciences biologiques*, Plon, Paris, 1920.

Caullery M., *La science française depuis le XVIIe siècle*, Armand Colin, Paris, 1933.

Caullery M., *Impressions de voyage aux Etats-unis*, Bulletin de la société zoologique de France, 1933, 58(3-4), 181-196.

Caullery M., *Les étapes de la biologie*, PUF, Paris, 1941.

Caullery M., La station zoologique de Wimereux, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1944, 78(3-4), 189-196.

Caullery M., *Mes souvenirs, deuxième partie, coups d'oeil sur le Monde (1919-1939)*, document dactylographié, Archives de l'Institut Pasteur, CAU A3.

Caullery M., *Le parasitisme et la symbiose*, Doin, Paris, [1922], 1950.

Caullery M., Les stations françaises de biologie marine, *Notes and records of the Royal Society of London*, 1950, 8(1), 97-115.

Caullery M., Les mécanismes de l'évolution, *Revue scientifique*, 1952, 3317, 165-172.

Caullery M., *Impressions et souvenirs sur les universités allemandes*, Bulletin de la société zoologique de France, 1955, 80(4), 257-271.

- Caullery M., *L'embryologie*, PUF, Paris, 1957.
- Caullery M., *Génétique et hérédité*, PUF, Paris, 1960.
- Charle C., Telkès E., *Les Professeurs de la Faculté des sciences de Paris. Dictionnaire biographique (1901-1939)*, CNRS Editions, Paris, 1989.
- Charrier H., Recherches sur la *Nereis fucata sav.*, *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 1920, 74, 5-144.
- Chateau J.-Y., *Le vocabulaire de Simondon*, Ellipses, Paris, 2008.
- Chatelet G., *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994.
- Chevreux E., Le *Pagurus prideauxi* et ses commensaux, *Association française de l'avancement des Sciences*, 1884.
- Chevreux E., Bouvier E.-L., Voyage de la goëlette *Melita* aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890, *Paguriens, Mémoires de la Société zoologique de France*, 1892, 5, 83-143.
- Chevreux E., Guerne J., Crustacés et Cirrhipèdes commensaux des Tortues marines de la Méditerranée, *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1893, 443-444.
- Chevreux E., Campagnes de la *melita*, description d'un amphipode nouveau appartenant au genre *Grubia czerniawski*, *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1900, 25, 95-101.
- Chevreux E., Amphipodes recueillis dans les possessions françaises de l'Océanie par M. le Dr Seurat, directeur du laboratoire de recherches biologiques de Rikitea (îles Gambier), 1902-1904, *Mémoires de la Société Zoologique de France*, 1907, 20, 470-527.
- Chevreux E., Sur les commensaux du Bernard-l'ermite, *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle*, 1908, n°1, 14-16.
- Chevreux E., Sur quelques amphipodes des îles Sandwich du sud, *Anales del Museo Nacional de historia natural de buenos Aires*, 1911, 14(3), 403-407.
- Claparède E., *Les annélides chétopodes du golf de Naples*, H. Georg, Genève, 1870.
- Conry Y., *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*, Vrin, Paris, 1974
- Cornil V., Bibliographie, *Journal des connaissances médicales*, 1875 ?, 2 p.
- Coupin H., Sur l'alimentation de deux commensaux (*Nereilepas* et *Pinnotheres*), *Comptes-rendus hebdomadaires de l'Académie des sciences*, 1894, T. 119, pp. 540-543
- Coutellec L., *Histoire des fondements du concept de commensalisme en biologie au XIXème siècle*, mémoire de Master Recherche, Université Lyon 1, Lyon, 2007.
- Cuénot L., *Les moyens de défense dans la série animale*, Gauthier-Villars, Paris, 1901.

Cuvier G., Valenciennes A., *Histoire naturelle des Poissons, tome treizième*, Pitois-Levrault, Paris, 1828.

D'Hombres E., Un organisme est une société, et réciproquement ? Retour sur la question des rapports entre sociologie et biologie à la lumière des réflexions d'Alfred Espinas, *Revue d'Histoire des Sciences*, 2009, 62(2), 395-422 .

D'Hombres E., Darwin et la division du travail : un essai de clarification, *Bulletin de la Société d'histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 151-169.

Dareste C., Préface, In, Guinard L., *Précis de tératologie. Anomalies et monstruosités chez l'homme et chez les animaux*, Baillière, Paris, 1893.

De Bary A., De la symbiose, *Revue internationale des Sciences*, 1879, 3, 301-309.

Debaz J., *Les stations françaises de biologie marine et leurs périodiques entre 1872 et 1914*. Thèse, EHESS, Paris, 2005.

Dujardin F., Observations nouvelles sur les Céphalopodes microscopiques, *Annales des Sciences Naturelles, Paris Zoologie*, 1835, 3, 108-109.

Dujardin F., Observations nouvelles sur les Céphalopodes microscopiques, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1835, 3, 108-109.

Dujardin F., *Recherches sur les organismes inférieurs*, Renouard, Paris, 1836.

Dujardin F., Mémoire sur l'organisation des infusoires, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1838, 10, 230-315.

Dujardin F., Buffon G.L.L., *Histoire naturelle des zoophytes: infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux, et la manière de les étudier à l'aide du microscope*, Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 1841.

Dujardin F., Mémoire sur les helminthes des musaraignes et en particulier sur les Trichosomes, les Distomes et les Taenias, sur leurs métamorphoses et leurs transmigrations, *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1843, 20, 329-349.

Dujardin F., *Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux*, Librairie encyclopédique de Roret, Paris, 1845.

Espinas A., *Des sociétés animales*, Baillière, Paris, 1877.

Fabre J.-H., *Souvenirs entomologiques, études sur les instincts et les mœurs des insectes*. Librairie Ch. Delagrave, Paris, 1923.

Fagot-Largeault A., L'individuation en biologie, *Gilbert Simondon. Une pensée de l'individuation et de la technique*, Albin Michel, Paris, 1994.

Fantini B., The « Stazione Zoologica Anton Dohrn » and the History of Embryology, *International Journal of Developmental Biology*, 2000, 44, 523-535.

Faurot L., Etude sur les associations entre les pagures et les actinies, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1895, 5e série, T. 5, 421-486.

Faurot L., Etudes sur les Actinies, *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 1903, 1(4).

Faurot L., Actinies et Pagures. Etude de psychologie animale, *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 1932, 74.

Fischer J.-L., Yves Delage (1854-1920), *Revue de synthèse*, 1979, 95-96, 443-461.

Fischer J.-L., L'aspect social et politique des relations épistolaires entre quelques savants français et la station Zoologique de Naples de 1878 à 1912, *Revue d'Histoire des Sciences*, 1980, 33, 225-251.

Fischer J.-L., Rabaud Etienne, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996, 3604-3605.

Fischer J.-L., Créations et fonctions des stations maritimes françaises, *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, 7, mis en ligne le 17 octobre 2006.

Génermont J., Commensalisme, In : Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'Evolution*, PUF, Paris, 1996.

Gervais P., Van Beneden P.-J., Sur les Malacozoaires du genre Sépiole (*Sepiola*), *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1838, 5(7), 421-430.

Gervais P., *Zoologie et Paléontologie françaises*, Arthus Bertrand, Paris, 1859.

Gervais P., Van Beneden P.-J., *Zoologie médicale. Exposé méthodique du règne animal basé sur l'anatomie, l'embryogénie et la paléontologie comprenant la description des espèces employées en médecine de celles qui sont venimeuses et de celles qui sont parasites de l'homme et des animaux*, Baillière, Paris, 1859.

Giard A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 601-704.

Giard A., Observations sur le catalogue des poissons du Boulonnais, *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1888, 3^{ème} série, première année, 444-460.

Giard A., *Controverses transformistes*, Naud Editeur, Paris, 1904.

Gilpin-Brown J. B., Host adoption in the commensal polychaete *Nereis fucata*, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1969, 49, 121-127.

Goerke H., *Nereis fucata* (Nereidae)- Kommensalismus : Eindringen in das Gehäuse von Eupagurus bernhardus. Film E 1891 des IWF, Gottingen 1977.

Gohau G., Alfred Giard, *Revue de Synthèse*, 1979, 95-96, 393-406.

Goodale G. L., *Biographic Memoire of Alexander Agassiz (1835-1910)*, Academy of Science, Washington, 1912.

Grassé P.-P., Préface, In : Von Frisch K., *Vie et mœurs des Abeilles*, Albin Michel, Paris, 1955.

Gray J. E., Observations on Dr. Bowerbank's Paper on *Hyalonema lusitanicum*, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1867, 1001-1003.

Günther A., On the European species of the genus *Labrax*, *Annals and Magazine of Natural History*, 1863, 12.

Günther A., Descriptions of some new or little-known species of Fishes in the collection of the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1867, 99-104.

Günther A., First account of species of Tailless Batrachians added to the collection of the British Museum, *Proceedings of the zoological Society of London*, 1868, 478-490.

Günther A., Report on a collection of Fishes made at St Helena by J.C. Meliss, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868, 225-228.

Günther A., Second report on collection of Indian Reptiles obtained by the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1875, 224-234.

Günther A., Third report on collection of Indian Reptiles obtained by the British Museum, *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1875, 57-577.

Hamoir G., *La découverte de la méiose et du centrosome par Edouard Van Beneden*, Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1994.

Hamoir G., *La révolution évolutionniste en Belgique. Du fixiste P.J. Van Beneden à son fils darwiniste Edouard*, Editions de l'ULG, Liège, 2002.

Heller C., Synopsis der im rothen Meere vorkommenden Crustaceen, *Verhandlungen der Zoologisch-Botanisch Gesellschaft in Wien*, 1861, 11, 1-62.

Heller C., Beiträge zur Crustaceen-fauna des Rothen Meeres, *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Wien*, 1861, 43, 297-394.

Herland M., Gutsatz M., Sélection/Concurrence. Gènes et capital : même combat, In : Stengers I., *D'une science à l'autre, des concepts nomades*, Seuil, Paris, 1987, 169-197.

Hodge G., On the Development of a species of Pycnogon, *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology being a continuation of the Annals combined with London and Charlesworth's Magazine of Natural History*, Taylor and Francis, London, 1869.

Houis P., *La mutualité et les sociétés de secours mutuels*, Thèse d'université, université de Nantes, Nantes, 1907.

Jaussaud P., Perrier J., Octave, E., In : Jaussaud P., Brygoo E.-R., *Du jardin au Muséum en 516 biographies*, Archives du Muséum, Paris, 2004.

Jeffreys G.J., Norma M.A., M'Intosh W.C., Wallar E., Last report on dredging among shetland island, *British Association of the advancement of science*, Taylor and Francis, London, 1868.

Kemna A., *Pierre-Joseph Van Beneden : la vie et l'œuvre d'un zoologiste*, Imprimerie J.-E. Buschmann, Anvers, 1887.

Kostitzin V. A., *Biologie mathématique*, Colin, Paris, 1937.

Kropp Roy K., The status of *Cryptohirus coralliodytes* Heller and *Lithoscaptus paradoxus* Milne Edwards (Brachyura : Cryptochiridae), *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 1988, 101(4), 872-882.

La Vergata A., Néo-lamarckisme, In: P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 1996, PUF, Paris, 3185-3202.

Lacaze-Duthiers H., *Recherches sur l'armure génitale femelle des insectes*, Martinet, Paris, 1853.

Lacaze-Duthiers H., *Voyage aux Iles Baléares ou recherches sur l'anatomie et la physiologie de quelques Mollusques de la Méditerranée*, Masson, Paris, 1857.

Lacaze-Duthiers H., *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale*, Masson, Paris, 1858.

Lacaze-Duthiers H., *Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce*, Baillière, Paris, 1864.

Lacaze-Duthiers H., Avertissement, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1).

Lacaze-Duthiers H., Direction des études zoologiques, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 1-64.

Lacaze-Duthiers H., Du système nerveux des mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 437-500.

Lacaze-Duthiers H., Le monde de la mer et ses laboratoires, *Revue scientifique*, 1888, 25 (6), 162-173.

Lamarck J. B., Discours d'ouverture, 21 floréal an 8, In: *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907.

- Lameere A., Notice sur Pierre-Joseph Van Beneden, *Annuaire de l'académie royale de Belgique*, 1941.
- Lankester R.E., On some new British Polynöina, *Transactions of the Linnean Society of London*, 1867, 25, 373-378.
- Le Cannellier, Commandant H. Jouan (1821-1907), *Mémoires de la société nationale des sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg*, 1908-1910, 4(38).
- Leydig F., On *Hydatina Senta*, *Journal of Natural History*, 1857, 20(118), 288-297.
- Loison L., *Qu'est-ce que le néolamarckisme ?*, Vuibert, Paris, 2010.
- Lütken C.F., Bidrag til Kundskab om Arterne af Slægten *Cyamus* Latr. eller Hvallusene. [Sur les Cyames ou poux des Baleines.] [*Danske*] *Videns. Selsk. Skrift.*, 5. Række, nat. og math. Afd., 1873, 10(3), 229-284.
- Maeterlinck M., *La vie de la nature*, André Versaille éditeur, Bruxelles, édition établie par Gorceix P., 2010.
- Maillard L., *Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon)*, Paris, Dentu Editeur, 1862.
- Malaquin A., Quelques commensaux du Bernard l'Hermitte, *Revue de biologie du Nord de la France*, 1890.
- Matagne P., Aux origines de l'écologie, *Innovations*, 2003, 18(2), 27-42.
- Milne Edwards A., Faune carcinologique de l'île la Réunion, In : Maillard L., *Notes sur l'île de la Réunion (Bourbon)*, Dentu Editeur, Paris, 1862.
- Milne-Edwards A., Faune carcinologique de l'île Bourbon (Extrait). *Annales Sciences naturelles, Zoologie*, 1862, 4(17).
- Milne-Edwards A., Etudes zoologiques sur les crustacés récents de la famille des Cancériens, *Nouvelles Archives du Muséum*, 1865, 1(1), 177-308.
- Milne-Edwards A., Bouvier E.-L., Description des Crustacés de la famille des Paguriens recueillis pendant l'expédition du Blake, *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, Harvard Collection, 1893, 14.
- Möbius K., Uebereine Hornkoralle *Verrucella guadalupensis*, *Schr. naturwiss. Vereins Schleswig-Holstein*, 1874, 1(2), 204-206.
- Möbius K., *Stomobrachium octoco statum* at Kiel, *Schr. Ver. Schlesw. Holst.*, 1875, 1.
- Möbius K., *Die Auster und die Austernwirtschaft*, Wiegandt, Hempel und Parey, Berlin, 1877.
- Morange M., *Histoire de la biologie moléculaire*, La découverte, Paris, 2003.

Morizot B., *Hasard et individuation. Penser la rencontre comme invention à la lumière de l'œuvre de Gilbert Simondon*, Thèse d'Université, Ecole Normale Supérieure de Lyon, Lyon, 2011.

Mourlon M., Discours prononcé aux funérailles de P.J. Van Beneden, membre de classe, *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*, 1894, 3(27).

Musgrave Anthony, *Bibliography of Australian Entomology, 1775-1930, with biographical notes on authors and collectors*, Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 1932.

Pérez C., *Les Pagures ou Bernards l'Ermite (un exemple d'adaptation)*, Hermann Editeurs, Paris, 1934.

Perrier E., Histoire naturelle du *Dero obtusa*, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, 1(1), 65-96.

Perrier E., Rôle de l'association dans le règne animal, *Revue scientifique*, 1879, 553-559.

Perrier E., L'adaptation aux conditions d'existence, *Revue scientifique*, 1882, 833-839.

Perrier E., *La philosophie zoologique avant Darwin*, Alcan, Paris, 1886.

Perrier E., *Les colonies animales et la formation des organismes*, Masson, Paris, 1887.

Perrier E., *Le transformisme*, Baillière, Paris, 1888.

Perrier E., *La vie en action*, Flammarion, Paris, 1918.

Perrier E., *La terre avant l'Histoire*, Albin Michel, Paris, [1920], 1954.

Perrier E., *Lamarck*, Payot, Paris, 1925.

Perru O., *Analyse épistémologique des concepts d'individualité et d'association, les degrés de l'association*, Thèse d'université, Université de Paris I, Paris, Panthéon-Sorbonne, 1996.

Perru O., Qu'est-ce que la symbiose ?, *Revue des questions scientifiques*, 1997, 168(2).

Perru O., Le concept d'individualité biologique chez Milne-Edwards, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 1997, 4(2).

Perru O., L'individuation chez Gilbert Simondon, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2005, 12, 159-172.

Perru O., *De la société à la symbiose, une histoire des découvertes sur les associations chez les êtres vivants. Vol. 1 : 1860-1930*, Vrin, Paris, 2010, 2^{ème} édition.

Petit V., L'individuation du vivant, *Cahiers Simondon*, 2009, 1.

Planchon J.E., L'exposition d'horticulture et le congrès botanique de Florence, *Revue des Deux Mondes*, 1874, 449-461.

Plateaux-Quenu C., Hyménoptères, In : Grassé P.-P., *Zoologie, Les arthropodes*, tome 2, la Pléiade, Paris, 1963, 837-898.

Poreau B., Commensalisme, mutualisme, parasitisme, une preuve de l'Evolution pour Etienne Rabaud ?, *Llull, Revista de la Sociedad Espanola de Historia de las Ciencias y de las Técnicas*, 2011, 34(74), 355-374.

Poreau B., Le commensalisme : un concept controversé. L'exemple de *Nereis fucata*, *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon*, 2011, 80(5-6), 56-62.

Poreau B., Le commensalisme chez les Hyménoptères : les limites du concept, *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 2012, 81(3-4), 39-45.

Poreau B., La portée des travaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme : enjeux et perspectives, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2012, 19(2), 161-174.

Poreau B., Le commensalisme : d'un concept moral à un concept scientifique, *Ludus Vitalis*, 2012, 20(38), 53-66.

Poreau B., Le commensalisme de Pierre-Joseph Van Beneden à Maurice Caullery : l'émergence de la zoologie expérimentale, *Revue des Questions Scientifiques*, 2012, 183(2-3), 253-268.

Poreau B., *Simondon, philosophe du vivant ?*, Editions B. Poreau, collection Développons, Lyon, 2013.

Poreau B., *Esprit critique*, Editions B. Poreau, collection Développons, Lyon, 2013.

Poreau B., Le commensalisme chez les Cétacés étudié par Pierre-Joseph Van Beneden : une réalité ? *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon*, 2013, 82(3-4), 65-70.

Rabaud E., *Le transformisme et l'expérience*, Félix Alcan, Paris, 1911.

Rabaud E., Le comportement des larves parasitées, *Bulletin de la société philomathique de Paris*, 1912, 4(1-2), 1-12.

Rabaud E., *La tératogénèse*, Octave Doin, Paris, 1914.

Rabaud E., *Eléments de biologie générale*, Félix Alcan, Paris, 1920.

Rabaud E., *Zoologie biologique*, Gauthier-Villars, Paris, 1934.

Rabaud E., Mathématique et biologie, *Bulletin de la société zoologique de France*, 1935, 60, 93-103.

Rabaud E., *Phénomène social et sociétés animales*, Félix Alcan, Paris, 1937.

- Rabaud E., *Nereis fucata* sav. et la notion de commensalisme, *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 293-302.
- Rabaud E., Notes biologique sur *Nereis fucata* sav., *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, 1939, 73(3), 446-450.
- Rabaud E., *L'instinct et le comportement animal*, Armand Colin, Paris, 1949.
- Rideau M., Félix Dujardin, un naturaliste oublié de la Touraine, *Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Touraine*, 2010, 23, 19-35.
- Ryder J. A., Observations on the species of Planarians parasitic on *Limulus*, *The American Naturalist*, 1882, 16(1), 48-53.
- Salles P., *et al.*, The ants' garden: Qualitative models of complex interactions between populations. *Ecological modelling*, 2006, 194, 90-101.
- Sapp J., Symbiosis in cell Evolution : an origin story, *Endocytobiology and Cell Research*, 1990, 7, 5-36.
- Sapp J., *Evolution by association. A history of symbiosis*, Oxford University Press, New York, 1994.
- Sars, G. O., *Carcinologiske Bidrag til Norges fauna*, Christiania, Brogger & Christies, 1870.
- Schulze, F. E., Report on the Hexatinellida, In : Thomson, Charles Wyville, *Report of the scientific results of the voyage of H.M.S Challenger during the years 1873-1876*, Darmouth College, Hanover New Hampshire, 1887.
- Schwendener S., *Untersuchungen über den Flechtenthallus I*, Leipzig, 1860.
- Schwendener S., *Untersuchungen über den Flechtenthallus III*, *Beiträge zur wissenschaftliche Botanik*, 1868, 6, 195-207.
- Semper C., *Reisen im Archipel der Philippinen*, Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1868.
- Serres M., *Le contrat naturel*, Flammarion, Champs, Paris, 1992.
- Simondon G., *Du mode d'existence des objets techniques*, Aubier, Paris, 1958 (rep. 2008).
- Simondon G., Les limites du progrès humain, *Revue de métaphysique et de morale*, 1959, 59 (3): 370-376.
- Simondon G., *L'individu et sa genèse physico-biologique*, PUF, Paris, 1964.
- Simondon G., *L'individuation psychique et collective*, Aubier, Paris, 1989.
- Simondon G., *Deux leçons sur l'animal et l'homme*, Ellipses, Paris, 2004.
- Simondon G., Histoire de la notion d'individu, In: Simondon G., *L'individuation à la lumière des notions de forme et d'information*, J. Millon, Grenoble, 2005.

Simondon G., *Cours sur la perception*, Editions de la transparence, Chatou, 2006.

Simondon G., *Communication et information, cours et conférences*, Editions de la transparence, Chatou, 2010.

Spence Bate, C., *Report on the Crustacea Macrura collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873-1876.*, In : Thomson, Charles Wyville, *Report of the scientific results of the voyage of H.M.S Challenger during the years 1873-1876*, Darmouth College, Hanover New Hampshire, 1888.

Starr M. P., A generalized scheme for classifying organismic associations, In : Jennings D. H., Lee D. L., *Symposia of the Society for experimental biology, Symbiosis*, Cambridge University Press, Cambridge, 1975, 1-20.

Steenstrup J.J.S., *Rhizochilus antipathum*, Mémoire, Copenhague, 1853.

Steenstrup J.J.S., *Réclamation contre "la génération alternante et la digenèse," communication faite à l'Académie de Bruxelles par le prof. P.-J. Van Beneden*, B. Luno, Copenhague, 1854.

Strethill Wright, Thomas, *Corethrya Sertularia*, *Edin. New Phil. Journal,' new series, for July*, 1859.

Telkès E., *Maurice Caullery : un biologiste au quotidien 1868-1958*, Presses universitaires de Lyon, Lyon, 1993.

Thomson C.W., *The depths of the sea*, London, Macmillan, 1873.

Tort P., Giard Alfred Mathieu 1846-1908, in Tort P., *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, PUF, Paris, 1996.

Van Beneden E., La maturation de l'oeuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin, *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1875, 40(7).

Van Beneden E., Contribution à la connaissance des mammifères : l'ovaire du *Vespertilo murinus* et du *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Recherches sur l'embryologie des mammifères : la formation des feuillets chez le lapin, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les chiroptères, *Archives de Biologie*, 1880, 1.

Van Beneden E., Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Tenias, *Archives de Biologie*, 1881, 2.

Van Beneden P.-J., Anatomie du *Pneumodermon violaceum*, d'Orb., *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Recherches sur l'histoire naturelle et le développement de l'Atax ypsilophora (*Hydrachna concharum*), Acaride vivant en aparasite sur les anodontes, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1838, 11, 1-16.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur l'Argonaute, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur le *Limneus glutinosus*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1838, 11.

Van Beneden P.-J., Exercices zootomiques : Mémoire sur la *Cymbulie* de Péron ; Mémoire sur un nouveau genre de Mollusques, voisin des *Cymbulies*, du Golfe de Naples ; Mémoire sur l'anatomie des genres *Hyale*, *Cléodore* et *Cuvierie*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1839, 12.

Van Beneden P.-J., Mémoire sur la *Limacina arctica*, *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Belles-Lettres de Bruxelles*, 1841, 14.

Van Beneden P.-J., Recherches sur la faune littorale de Belgique : les Vers Cestoïdes, *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1850, 25.

Van Beneden P.-J., La Tortue franche (*Chelonia Midas*) dans la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1859, 2(6).

Van Beneden P.-J., *La vie animale et ses mystères*, Bruxelles: Imprimerie de la revue belge et étrangère, 1863.

Van Beneden P.-J., Les Baleines et leur distribution géographique, *Bulletins de l'académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, 1868, 25.

Van Beneden P.-J., Le commensalisme dans le règne animal, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1869, 2(28), 621-648.

Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, Hayez, Bruxelles, 1870.

Van Beneden P.-J., Les cétacés, leurs commensaux et leurs parasites, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(29), 347-368.

Van Beneden P.-J., Les Echeneis et les naucrates dans leurs rapports avec les poissons qu'ils hantent, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1870, 2(30).

Van Beneden P.-J., Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1873, 2(36), 779-796.

Van Beneden P.-J., Les Baleines de la Nouvelle-Zélande, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1874, 2(37).

Van Beneden, P.-J., *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*, Baillière, Paris, 1875.

Van Beneden P.-J., La Baleine fossile du musée de Milan, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 1875, 40.

Van Beneden P.-J., *Un mot sur la pêche de la baleine et les premières expéditions arctiques*, F. Hayez, Bruxelles, 1878.

Van Dyck M.-C., Pierre-Joseph Van Beneden et le Darwinisme, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), pp. 123-138.

Van Tricht Victor, *Une page du livre de la nature*, [s. l.], 1876 ?, 13 p.

Vibraye G. H., Notice historique et biographique sur Achille Valenciennes, *Société impériale et centrale d'agriculture de France*, 1868.

Viré M., La création de la chaire d'étude de l' « Evolution des êtres organisés » à la Sorbonne en 1888, *Revue de synthèse*, 1979, 95-96, 377-392.

Wasmann E., Über der Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. *Biologisches Centralblatt*, 1909, 22.

Williams J. D., McDermott J. J., Hermit crab biocenoses : a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2004, 305(1), 1-128.

Bibliographie

Partie II

Acot P., *Histoire de l'écologie*, PUF, Paris, 1988.

Acot P., The lamarckian cradle of scientific ecology, *Acta Biotheoretica*, 1997, 45, 185-193.

Acot P., sous la direction de, *The European origins of scientific ecology*, Gordon and Breach publishers, Amsterdam, 1998.

Acot P., Drouin J.-M., L'introduction en France des idées de l'écologie scientifique américaine dans l'entre deux-guerres, *Revue d'Histoire des Sciences*, 1997, 50(4), 461-480.

Adams C.C., *Guide to the study of animal ecology*, MacMillan Company, New York, 1913.

Adams C.C., General ecology and human ecology, *Ecology*, 1935, 16, 316-335.

Adams C.C., Fuller G.D., Henry Chandler Cowles, Physiographic plant ecologist, *Annals of the association of American Geographers*, 1940, 30(1), 39-43.

Bäckhed F., Ley R., Sonnenburg J., Peterson D., Gordon J., Host-bacterial mutualism in the human intestine, *Science*, 2005, 307, 1915-1920.

Barton L., Northup N., *Microbial Ecology*, Wiley-Blackwell, Hoboken, USA, 2011.

Benson K.R., 2000, The emergence of ecology from natural history, *Endeavour*, volume 4, issue 2, 59-62.

Bergandi D., Blandin P., De la protection de la nature au développement durable : genèse d'un oxymore éthique et politique, *Revue d'Histoire des Sciences*, 2012.

Besombes A., Odonto-stomatologie et diplomatie de l'impératrice Eugénie à Clémenceau, *Histoire des Sciences Médicales*, 1983, 17(1), 13-22.

Blandin P., Chapouthier G., Sur certains problèmes posés par les concepts de structure et d'information en biologie, *Revue des Questions Scientifiques*, 1970, 141 (1) : 53-72.

Blandin P., Le concept de mosaïque en écologie : plus qu'une métaphore ? *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2009, 16(1) : 95-103.

Boloh Y., *Les animaux gnotoxéniques : un modèle d'étude des interactions entre la flore intestinale, ses composants et l'hôte*, Newsletter, Danone, 2000.

Bonnier G., Flahault C., Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu, *Annales des sciences naturelles*, 1878, 6(7), 93-125.

Bonnier G., Flahault C., Sur la distribution des végétaux dans les régions moyennes de la presqu'île scandinave. *Bulletin de la Société botanique de France*, 1879,26, 20-25.

Bonnier G., Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées, *Revue générale de botanique*, 1890, 2, 513-546.

Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985.

Braun-Blanquet J., *Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual)*, Société Générale d'Imprimerie, 1915.

Braun-Blanquet J., *L'origine et le développement des flores dans le massif central de France avec aperçu sur les migrations des flores dans l'Europe sud-occidentale*, Lhomme, Paris, 1923.

Braun-Blanquet J., *Plant sociology ; the study of plant communities*, Fuller et Conard, USA, 1932.

Braun-Blanquet J., *Catalogue de la flore du massif de l'Aigoual*, Imprimerie Mari-Lavit, Montpellier, 1933.

Casadevall A., Pirofski L., Host-pathogen interactions: redefining the basic concepts of virulence and pathogenicity, *Infection and Immunity*, 1999, 67(8), 3703-3713.

Chantemesse A., Widal F., *De l'immunité contre le virus de la fièvre typhoïde conférée par des substances solubles*, Charaire, Sceaux, 1888.

Chantemesse A., Widal F., Etude expérimentale sur l'exaltation, l'immunisation et la thérapeutique de l'infection typhique, *Annales de l'institut Pasteur*, 1892, 11, 755-782.

Cittadino E., Ecology and the professionalization of botany in America, 1890-1905, *Studies in history of biology*, 1980, 4, 171-198.

Cittadino E., *Nature as the Laboratory, Darwinian Plant Ecology in the German Empire, 1880-1900*, Cambridge University Press, New York, 1990.

Clements F.E., A system of Nomenclature for Phytogeography, *Engler's Botanische Jahrbücher*, 1902, 31, 1-20.

Clements F.E., The development and structure of vegetation, *Nebraska botanic survey*, 1904, 7, 5-31.

Clements F., *Research methods in ecology*, Lincoln Nebraska University, USA, 1905.

Clements F., *Plant ecology and physiology*, H. Holt and company, New York, 1907.

Clements F.E., *Plant indicators. The relation of plant communities to process and practice*, Carnegie Institution, Washington, 1920.

Clements F.E., The relict method in dynamic ecology, *The Journal of Ecology*, 1934, 22(1), 39-68.

Clements F.E., Experimental ecology in the public service, *Ecology*, 1935, 16, 342-63.

Collins J. P., Beatty J., Maienschein J., Introduction : between ecology and evolutionary biology, *Journal of History of Biology*, 1986, 19(2), 169-180.

Comité français de la Station Internationale de Géobotanique méditerranéenne et alpine, La Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale*, 1930, 10(107), 553-557.

Corpet D., Etude de l'écologie microbienne de l'intestin : modèles in vitro, in vivo et mathématiques, *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.*, 1989, 8(2), 375-389.

Coulter J.M., Barnes C.R., Cowles H.C., *A textbook of botany for colleges and universities*, American Book Company, New York, 1910.

Cowles H.C., *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan*, University of Chicago Press, Chicago, 1899.

Cowles H.C., *The plant societies of Chicago and vicinity*, University of Chicago Press, Chicago, 1901.

Cranney J., *INRA 50 ans d'un organisme de recherche*, INRA, Paris, 1996.

Dean A., The dynamics of microbial commensalisms and mutualisms, In: Boucher D., *The biology of mutualism*, Oxford University press, New York, 1985.

Dedet J.-P., *La microbiologie, des origines aux maladies émergentes*, Dunod, Paris, 2007.

Delaunay A., Elie Metchnikoff 1845-1916, In : *L'Institut Pasteur, un nouveau siècle, 1887, 1987, 2087*, Institut Pasteur, Paris, 1987, 1(5).

Deléage J.-P., *Une histoire de l'écologie*, Editions du Seuil, Paris, 1994.

Desbrosses B., Poupardin D., Propos de Ducluzeau Robert, *Archives INRA*, Paris, 2000.

Drouin J.-M., *L'écologie et son histoire*, Flammarion, Paris, 1993.

Ducluzeau R., Raibaud P., Sacquet E., Mocquot G., Mise en évidence in vivo d'une production d'acide lactique dans le tube digestif de rats axéniques et à monoflore de lactobacilles, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1966, 262 (2).

Ducluzeau R., Raibaud P., Dickinson A.B., Sacquet E., Mocquot G., Hydrolyse de l'urée in vitro et in vivo dans le caecum de rats gnotobiotiques par différentes souches bactériennes isolées du tube digestif de rats conventionnels, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1966, 262 (8).

Ducluzeau R., Galinha A., Recombinaison in vivo entre une souche HFR et une souche F d'Escherichia Coli K12 ensemencées dans le tube digestif de souris axéniques, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences*, 1967, 264 (1).

Ducluzeau R. Salomon J.C., Huppert J., Establishment of an equilibrium between a lysogenic strain and sensitive strain of E. Coli K12 after seeding in digestive tract of axenic mice, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1967, 112 (2).

Ducluzeau R., Equilibrium between two bacterial strains E. Coli and Staphylococcus pyogenes according to conditions of their inoculation into digestive tube of axenic mice, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 1967, 265 (21).

Ducluzeau R., Raibaud P., Ensemencement de douze souches bactériennes dans le tube digestif de souris axéniques, *Annales de l'Institut Pasteur, journal de microbiologie*, 1969, 116 (3).

Ducluzeau R., Raibaud P., *Ecologie microbienne du tube digestif*, Masson, Paris, 1979.

Ducluzeau R., Raibaud P., Les interactions bactériennes dans le tube digestif, *Revue Scientifique et Technique (International Office of Epizootics)*, 1989, 8(2), 291-311.

Duval-Iflah Y., Chappuis J., Ducluzeau R., Raibaud P., Intraspecific interactions between Escherichia coli strains in human newborns and in gnotobiotic mice and piglets, *Progress in Food and Nutrition Science*, 1983, 7.

Egerton F., The history of ecology: achievements and opportunity, part One, *Journal of the history of biology*, 1983, 16(2), 259-310.

Egerton F.N., History of ecological sciences, part 48: formalizing plant ecology, about 1870 to mid-1920s, *Bulletin of the Ecological Society of America*, 2013, 94(4), 341-378.

Elton C., *Animal Ecology*, Sidgwick et Jackson Ltd., London, 1927.

Elton C., *The Ecology of Animals*, Methuen, London, 1933.

Falk P., Hooper L., Midtvedt T., Gordon J., Creating and Maintaining the Gastrointestinal Ecosystem: What We Know and Need To Know from Gnotobiology, *Microbiology and molecular biology reviews*, 1998, 1157-1170.

Flahault C., Les limites de la végétation méditerranéenne en France, *Bulletin de la Société botanique de France*, 1886, 33, 24-37.

Flahault C., La géographie des plantes avec la physiologie pour base, In: *Annales de Géographie*, 1899, 8(39), 193-206.

Flahault C., Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudo-alpines en France, *Revue des Eaux et Forêts*, 1901.

Flahaut C., Premier essai de nomenclature phytogéographique, *Bulletin de la Société languedocienne de géographie*, Montpellier, 1901.

Futuyama D. J., *Evolution*, 3ème édition, Sinauer Associates, New York, 2013.

Garcia R., *Nature humaine et anarchie : la pensée de Pierre Kropotkine*, Thèse d'Université, Ecole Normale supérieure de Lyon, Lyon, 2012.

Gause G.F., Experimental analysis of Vito Volterra's mathematic theory of the struggle for existence, *Science*, 1934, 79.

Gause G.F., *Vérifications expérimentales de la théorie de la lute pour la vie*, Hermann, Paris, 1935.

Goodland R.J., The tropical origin of ecology : Eugen's Warming jubilee, *Oikos*, 1975, 26, 240-245.

Gordon S., Elie Metchnikoff : father of natural immunity, *European Journal of Immunology*, 2008, 38(12), 3257-3264.

Guille-Escuret G., *Le décalage humain. Le fait social dans l'évolution*. Paris, Kimé, 1994, 400 p.

Guillemin J.H., *Contribution au procédé de Widal pour le diagnostic de la fièvre typhoïde par la séroration*, Masson, Paris, 1899.

Haeckel E., 1866, *Generelle Morphologie des Organismen*. Reimer, Berlin, Volume 2.

Hooper L., Gordon J., Commensal Host-Bacterial Relationships in the gut, *Science*, 2001, 292.

Hooper L., Littman D., Macpherson A., Interactions between the microbiota and the immune system, *Science*, 2012, 336, 1266-1273.

Hugenschmidt A., *Des complications infectieuses buccales et dentaires de la grippe pendant les épidémies de 1889-90 et 91-92*, Bataille, Paris, 1892.

Hugenschmidt A., *Etude expérimentale des divers procédés de défense de la cavité buccale*, G. Steinheil, Paris, 1896.

International Human Genome Sequencing Consortium "Initial sequencing and analysis of the human genome", *Nature*, 2001, 409: 860–921.

Jax K., Schwarz A., (dir.), *Ecology revisited*, Springer, Dordrecht, 2011.

Kingsland S., *The evolution of American Ecology, 1890-2000*, John Hopkins University Press, Baltimore, 2005.

Kingsland S.E., The Role of Place in the History of Ecology, *The Ecology of Place: Contributions of Place-Based Research to Ecological Understanding*, 2010.

Kuhn T., *La structure des révolutions scientifiques*, Flammarion, Paris, 1970.

Latour B., Woolgar S., *La vie de laboratoire. La production des faits scientifiques*, La découverte, Paris, 1996.

Latour B., *Les microbes, guerre et paix*, La découverte, Paris, 2001.

Lederberg J., McCray A.T., 'Ome Sweet 'Omics—a genealogical treasury of words, *Scientist*, 2001, 15: 8.

Lee I., Fredrickson A., Tsuchiya H., Diauxic growth of *Propionibacterium shermanii*, *Applied microbiology*, 1974, 28.

Lee I., Fredrickson A., Tsuchiya H., Dynamics of mixed cultures of *Lactobacillus plantarum* and *Propionibacterium shermanii*, *Biotechnology and Bioengineering*, 1976, 1.

Littman D. R., Pamer E. G., “Role of the commensal microbiota in normal and pathogenic host immune responses”, *Cell Host and Microbe*, 2011, 10, 311-323.

Lotka A.J., *Elements of Physical Biology*, Williams et Wilkins Company, Baltimore, 1925.

Lotka A.J., *Elements of Mathematical Biology*, Dover, New York, 1956.

McIntosh R., *The background of ecology, concept and theory*, Cambridge University Press, Cambridge, 1985.

Masutti C., Frederic Clements, climatology, and conservation in the 1930s, *Historical Studies in the Physical and Biological Sciences*, 2006, 37(1), 27-48.

Matagne P., L'écologie en France au XIXe siècle : résistances et singularités/Ecology in France during the nineteenth century : resistances and singularities, *Revue d'histoire des sciences*, 1996, 49(1), 99-111.

Matagne P., Limites naturelles contre limites administratives, ou quand la géographie botanique croise la politique / Natural limits versus administrative limits : When botanical geography meets politics, *Revue d'histoire des sciences*, 2001, 54(4), 523-542.

Matagne P., 2009, *La naissance de l'écologie*. Ellipses, Paris .

MeGee R.D., *Interactions between dissimilar microbial populations and their environment*, PhD thesis, University of Minnesota, Minneapolis, 1971.

MeGee R.D., Drake J.F., Frederickson A.G., Tsuchiya H.M., Studies in Intermicrobial Symbiosis. *Saccharomyces cerevisiae* and *Lactobacillus casei*, *Canadian Journal of Microbiology*, 1972, 18, 1733-1742.

Metchnikoff E., Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 1872, 22, pp. 339-347.

- Metchnikoff E., Sur la lutte des cellules de l'organisme contre l'invasion des microbes, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1887, 1, 321-326.
- Metchnikoff E., Contribution à l'étude du pléïomorphisme des bactéries, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889, 3, 61-68.
- Metchnikoff E., Note sur le pléïomorphisme des bactéries, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889, 3, 265-267.
- Metchnikoff E., Etudes sur l'immunité, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890,4, 193-256.
- Metchnikoff E., 1892, *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, faites à l'Institut Pasteur en Avril et mai 1891*, Masson, Paris.
- Metchnikoff E., 1901, *L'immunité dans les maladies infectieuses*, Masson, Paris.
- Metchnikoff O., *Vie d'Elie Metchnikoff 1845-1916*, Paris, Hachette, 1920.
- Mitchell, J., *Streptococcus mitis* : walking the line between commensalism and pathogenesis, *Molecular oral biology*, 26, 2011, 89-98.
- Miura Y., Tanaka H., Okazaki M., Stability analysis of commensal and mutual relations with competitive assimilation in continuous mixed culture, *Biotechnology and Bioengineering*, 1980, 22, 929-948.
- Monier L., Arthur Hugenschmidt, *Revue de Stomatologie*, 1929, 31(11), 793-796.
- Monod J., *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*, Hermann, Paris, 1942.
- Monod J., La Technique de Culture Continue. Théorie et Applications, *Annales de L'Institut Pasteur*, 1950, 79, 390-410.
- Murray J.D., *Mathematical Biology*, Springer, New York, 2001.
- Nicolson M., Henry Allan Gleason and the individualistic hypothesis: the structure of a botanist's career, *The Botanical Review*, 1990, 56(2), 91-161.
- Nicolson M., Humboldtian plant geography after Humboldt: the link to ecology, *British journal for the history of science*, 1996, 29(102), 289-310.
- NIH HMP Working Group, The NIH Human Microbiome Project, *Genome Research*, 2009, 19(12), 2317-2323.
- Odum E., *Fundamentals of ecology*, Saunders, Philadelphia, USA, 1953.
- Pavillard J., Braun-Blanquet J., *Vocabulaire de sociologie végétale*, Roumégous et Déhan, Montpellier, 1922.
- Pazzini A., Sanarelli, élève et continuateur italien de Pasteur, *Histoire des sciences médicales*, 1973, 7(4), 344-345.

- Perru O., Modéliser la croissance des populations mutualistes : une question scientifique complexe, *Philosophia Scientiae*, 15(3), 2011, 223-251.
- Perru O., Le mutualisme biologique, concepts et modèles, *History and philosophy of life sciences*, 2011, 33, 223-248.
- Perru O., Coûts et bénéfices dans les modèles mutualistes : le problème épistémologique des marchés biologiques, *Ludus vitalis*, 2011, 19(36), 85-112.
- Poreau B., Microbiome et commensalisme : instabilité d'une association biologique, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2013, 20(2), 139-150.
- Poreau B., Le commensalisme : un concept fondamental en écologie ?, *N.T.M., Zeitschrift für Geschichte der Wissenschaften, Technik und Medizin*, 2013, 21(3), 273-284.
- Pounds R., Clements F.E., The phytogeography of Nebraska, *Papers in Systematics and Biological Diversity*, 1898, 18.
- Pounds R., Clements F.E., The vegetation regions of the prairie province, *Botanical Gazette*, 1898, 381-394.
- Poupardin D., Propos de Raibaud Pierre, *Archorales*, INRA, Paris, 1995.
- Pradeu T., *L'immunologie et la définition de l'identité biologique*, Thèse d'Université, Université Paris 1, Paris, 2007.
- Raunkiaer C., Warming, Johannes Eugenius Bülow, f. 1841, Botaniker, *Dansk Biografisk Lexikon*, 1904, 18, 264-267.
- Read C., *Parasitism and symbiology*, Ronald Press Company, New York, USA, 1970.
- Relman D.A., Falkow S., The meaning and impact of the human genome sequence for microbiology, *Trends Microbiol*, 2001, 9, 206–208.
- Relman D.A., New technologies, human–microbe interactions, and the search for previously unrecognized pathogens, *Journal of Infectious Disease*, 2012, 186, S254–S258.
- Roux F., *L'émergence de la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet*, Mémoire sous la direction de S. Tirard, Université de Nantes, Nantes, 2013.
- Sacquet E., Vargues R., Charlier H., Studies on hypogammaglobulinemia in germ-free animals, *Annales de l'Institut Pasteur*, 1961, 101.
- Sanarelli J., Eudes sur la fièvre typhoïde expérimentale, *Annales de l'institut Pasteur*, 1892, 11, 721-754.
- Sanarelli J., Etiologie et pathogénie de la fièvre jaune, *Annales de l'institut Pasteur*, 1897, 11, 673-698.

Sapp J., *Evolution by association, a history of symbiosis*, Oxford University Press, Oxford, 1994.

Savage D., *Microbial Pathogenicity in Man and Animals*, ed. H. Smith, J. H. Pearce, Cambridge, Cambridge, 1972.

Savage D., Microbial Ecology of the Gastrointestinal Tract, *Annual Review of Microbiology*, 1977, 31, 107-133.

Shelford V.E., Ecological succession: stream fishes and the method of physiographic analysis, *Biological Bulletin*, 1911, 21, 9-35.

Shelford V.E., *Animal communities in temperate America (as illustrated in Chicago region)*, University Press of Chicago, Chicago, 1913.

Shelford V.E., Ecological succession of fish and its bearing on fish culture, *Illinois State Academy of Science*, 1919, 3, 108-110.

Schottelius M., Die Bedeutung der Darmbakterien für die Ernährung, *Archives für Hygiene und Bakteriologie*, 1902, 42, 48–70.

Scudo F., Ziegler J., *The golden age of Theoretical Ecology: 1923-1940*, Springer, Heidelberg, 1978.

Silverstein A.M., Development of the concept of immunologic specificity, *Cellular Immunology*, 1982, 67, 396-409.

Smith S., Mark S., The Historical Roots of The Nature Conservancy in the Northwest Indiana/Chicago and Region: From Science to Preservation, *The South Shore Journal*, 3, 2009, 1-10.

Stappenbeck T., Hooper L., Gordon J., Developmental regulation of intestinal angiogenesis by indigenous microbes via Paneth cells, *PNAS*, 2002, 99(4), 15451-15455.

Starr M., A generalized scheme for classifying organismic associations, *Symposia of the society for experimental biology*, 1975, 29, 1-20.

Stengers I., *D'une science à l'autre. Des concepts nomades*, Seuil, Paris, 1987.

Tansley A., The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology*, 1935, 16(3), 284-307.

Tauber A.I., Chernyak L., *Metchnikoff and the origins of immunology : from metaphor to theory*, Oxford University Press, New York, 1991.

Tauber A.I., Metchnikoff and the phagocytosis theory, Nature reviews, *Molecular Cell Biology*, 2003, 4(11), 897-901.

Tirard S., Gaston Bonnier (1853-1922) : un botaniste lamarckien, *Bulletin d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie*, 2003, 2, 157-186.

Venter J.C., Adams M.D., Myers E.W., Li P.W., Mural R.J., Sutton G.G., Smith H.O., Yandell M., Evans C.A., Holt R.A., et al., The sequence of the human genome, *Science*, 2001, 291, 1304–1351.

Volterra V., d'Ancona U., *Les associations biologiques étudiées du point de vue mathématique*, Hermann, Paris, 1935.

Warming E., *Plantesamfund, Grundtræk af den Ókologiske Plantegeografi*, P.J. Philipsen, Copenhagen, 1895.

Warming E., 1904, *A Handbook of Systematic Botany*, Macmillan, Londres, traduit par M. C. Potter, 648 p.

Warming E., *OEcology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, Traduction et édition P. Groom and I.B. Balfour, Oxford, Clarendon Press, 1909.

Worster D., *Nature's economy, a history of ecological ideas*, Cambridge University Press, New York, 1994.

Zhang B., Zhan Z., Li Z., Tao Y., Stability analysis of 2-species model with transitions between population interactions, *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 248, 145-153.

Zhang Z., Mutualism or cooperation among competitors promotes coexistence and competitive ability, *Ecological Modelling*, 2003, 164, 271-282.

Annexes

Annexe A

Liste exhaustive des exemples de commensalisme présentée par Pierre-Joseph Van Beneden dans son ouvrage « Les parasites et les commensaux dans le règne animal », première édition, 1875.

Commensal	Hôte	références	Page (ouvrage Van Beneden, édition 1875)
Fiersafer	Holothurie	Dr Greef (expérience faite à Madère)	18-19
<i>Fiersafer hornei</i>	<i>Stichopus tuberculatus</i>	Quoy et Gaymard (récit, voyage autour du monde)	19
Palémons	Holothurie	C. Semper	19
Pinnothères	Holothurie	C. Semper (observation aux Philippines)	19
<i>Enchelyophis vermicularis</i>	Scabra	J. Muller	20
<i>Apterychte ocellé</i>	Beudroie	Risso (observation à Nice)	20
Petit poisson	Anémone de mer	Dr Collingwood (observation en Chine)	20
<i>Premnas biaculeatus</i>	Anémone de mer (<i>Actinia crassicornis</i>)	Lieutenant de Crispigny	20
<i>Oxybeles lombricoïdes</i>	<i>Asterias discoïda</i>	Lieutenant de Crispigny	20-21
<i>Stegophilus insidiatus</i>	Platystome	Pr Reinhardt	21
<i>Cymothoa</i>	<i>Stegophilus</i>	Dr Bleeker	22
Scombéroïde	<i>Physalies</i>		22
Hareng	Pélagie (<i>Dactylometra</i>)	Al. Agassiz	22

	<i>quinquecirra</i>)		
<i>Caranx trachurus</i>	<i>Chrysaora isocela</i>		23
<i>Labrax lupus</i>	Méduse	Dr Günther	23
<i>Gasterosteus</i>	Méduse	Dr Günther	23
Ostracion	Méduse	Cne Jouan (lors d'un voyage, mer des Indes)	23
Pilote	Requin		23
Rémora	Requin	Dissection par Van Beneden au British Museum	24
Psélaphides	Fourmis		25
Staphylinides	Fourmis		25
<i>Claviger</i>	Fourmis	M. Lespès	25
Méloë	Abeilles		25
Chélifer	Mouches		25
Coléoptère	Mouches		25
Drile	Limaçon		25
Pinnothères	Moules	Observations de Van Beneden	27
Pinnothères	<i>Modiola papuana</i>	Observations de Van Beneden	28
Pinnothères	<i>Avicula margaritifera</i>	Observations de Van Beneden	28
<i>Ostracotheres tridacnae</i>	Moule	Léon Vaillant	28-29
<i>Conchodytes tridacnae</i>	Moule	M. Peters (voyage Mozambique)	29
<i>Conchodytes meleagrinae</i>	Moule	M. Peters (voyage Mozambique)	29
Pinnothères	Holothuries	Pr Semper	29
<i>P. Fischerii</i>	Holothuries	Alphonse et Edwards, Nouvelle-Calédonie	29
Pinnothères	<i>Jambonneau</i>	Aristote	29
<i>Fabia chiolensis</i>	Oursin : <i>Euri echinus imbecilus</i>	Côtes du Pérou	31
Crabes	Annélides	Côtes du Brésil	31

<i>Pisa Styx</i>	Polypier : <i>Melithea ochracea</i>	Îles Viti	31
<i>Cyproea</i>	Polypier : <i>Melithea ochracea</i>	Iles Viti	31
<i>Galathea spinirostris</i>	<i>Comatule</i>		31
Pinnothères	<i>Holothuria scabra</i>	Iles Philippines	31
Crabes	<i>Poecilopora caespitosa</i>	Iles Sandwich	31
<i>Hoplocarcinus marsupialis</i>	Végétation du corail		32
Crustacé brachyure	<i>Haliotide</i>	Iles Philippines	32
Porcellanes	Etoiles de mer	F. Muller, observations au Brésil	32
<i>Lithoscaptus</i>	Méduse	Milne-Edwards	32
<i>Asellus medusae</i>	Méduse	J-G Dalyell	32
Dromies	Polypes		32
<i>Cancer lanosus</i>	Polypes	Rumphius	32
Dromie	Anémone de mer	Dana	33
<i>Cryptolithodes typicus</i>	Polypes	Nord de la Californie	33
Turtle-crabe	Tortue marine		33
Cirrhipèdes	Tortue marine		33
Palémon	Actinie		33
Palémon	<i>Euplectella aspergillum</i>	Iles du Cap vert, naturalistes du Challenger	33
Néréides	Pagures	Observations de Van Beneden	33-34
Pagure	« Coquille »		33-34
<i>Phronimes</i>	<i>Salpa, Beroë, Pyrosome</i>		35
<i>Phronime sédentaire</i>	Salpa		35
Crustacés amphipodes	Salpa	Maury	35
<i>Phronime allongée</i>	Coquille vide	Pr Claus	35
<i>Pyade</i>	Anémone	Dugès	36
<i>Pagurus Prideauxii</i>	Adamsia	Greef, île de Madère	36

Pagures	Hydractinie		36
<i>Perella di mare</i>	Hydractinie		36
<i>Rectus marin</i>	Hydractinie		37
<i>Alcyonium domuncula</i>	Hydractinie	Ch. Desmoulins	37
<i>Altheque, Prosthère, Phryxus</i>	Pagure		37
<i>Liriope</i>	Pagure		37
Crustacé Isopode	Peltogaster		37
<i>Lyriopes, Isopodes Bopyriens</i>	Cirrhipèdes		37
<i>Callianasse</i>	Environnement extérieur (sable)		37
<i>Gebia, Limnaria lignorum, Chelrua terebrans</i>	Environnement extérieur		38
<i>Anilocres</i>	<i>Labres</i>	Observations à Concarneau	38
<i>Isopodes</i>	Grindewhalls, Globicéphales		39
<i>Cirolana spinipes</i>	Grindewhalls, Globicéphales		39
<i>Oega interrupta</i>	<i>Notopterus hypselonotus</i>		39
<i>Oega spongiophila</i>	<i>Euplactella</i>		39
<i>Epichtys giganteus</i>	<i>Ichthyoxenus Jellinghausii</i>	Dr Herklots, observations aux Indes	39
<i>Cimothoe</i>	Poisson	Dr Blecker, mer des Indes	40
<i>Cymothoa Stromatei</i>	<i>Stromatee noir</i>	Dr Blecker, mer des Indes	40
<i>Cymothoe</i>	Chétodon		40
<i>Cymothoe</i>	poisson-volant	Fils de Van Beneden, observations au Cap vert et à Rio de Janeiro	40
<i>Ceratothoa exoceti</i>	Poisson		40

<i>Cymothoe</i>	<i>Cyprinus lacustris</i>	M. Gerstfeld, fleuve Amour	40
<i>Cymothoe</i>	Chromide	M. Gerstfeld, Brésil	40
Bopyre	Salicoque		41
<i>Hyperina Latreillii</i>	Rhizostome	Côtes d'Ostende	41
<i>Hyperina medusarum</i>	Méduse		41
Hypérine	<i>Aurélie</i>	Alexander Agassiz	41
<i>Hyperina galba</i>	<i>Stomobrachium octocostatum</i>	Pr Möbius	41
Gammarus	<i>Avicula meleagrina</i> (moule à perles)	Semper	41
<i>Apterychte</i>	<i>Baudroie pêcheresse</i>	Fils de Van Beneden (Edouard)	41
Cyames	Baleine		41
Cyames	<i>Gray whale</i>	M. Dall	42
Argules	<i>Poisson</i>		42
Caliges	<i>Poisson</i>		42
<i>Cyamus rhytinae</i>	Baleine	M. Ch. Lutken	42
Picnogonon	<i>Corynes</i>		42
Picnogonon	Hydractinie		42
<i>Phoxichilidium coccineum</i>	<i>Syncoryne</i>	Allman	42
Pandarus	Squale		43
Crustacé	<i>Sabella ventilabrum</i>	Siebold	43
<i>Staurosoma</i>	Actinie	Will	43
<i>Balatro calvus</i>	Annélides		43
Albertia	Annélides		43
Nebalie	<i>Seison nebalie</i>		43
Eulimes	Echinodermes		43
<i>Eulima brevicula</i>	<i>Archaster typicus</i>	Dr Gräffe	44
<i>Stylifer</i>	Astérie		44
<i>Stylifer</i>	Ophiure		44
<i>Stylifer</i>	Comatule		44
<i>Stylifer</i>	Holothurie		44
<i>Melania cambessedesii</i>	Comatule	Delle Chiaie	44
<i>Stylina</i>	Etoile de mer		44

<i>Entoconcha</i>	Echinoderme		44
<i>Entoconcha mirabilis</i>	Synapta	J. Muller	45
<i>Entoconcha</i>	<i>Holothuria edulis</i>	Pr Semper	45
<i>Cypraea</i>	<i>Melithaea ochracea</i>	Gräffe	45
<i>Purpura</i>	Antipathe	Steenstrup	45
<i>Purpura</i>	Madrépore	Steenstrup	45
<i>Cochliolepsis parasitus</i>	<i>Ocoetes lupina</i>	M. Stimpson	45
<i>Magile</i>	Annélide		45
<i>Vermet</i>	Annélide		46
<i>Crépidule</i>	Annélide		46
<i>Hipponyx</i>	Annélide		46
Anodonte	Epinoche	W.-S. Kent, P. J. Van Beneden	46
<i>Modiolaria marmorata</i>	Ascidie		46
Mollusque	<i>Synapta similis</i>	Pr Semper	47
<i>microcosme</i>	Ascidie		47
<i>Crenella</i>	Ascidie		47
Annélide	Ascidie		47
Lernéen	Ascidie		47
Nématode	Ascidie		47
Pycnogonide	Ascidie		47
Ophiure	Ascidie		47
Amphipode	Tunicier	Alfred Giard	47
Isopode	Tunicier	Alfred Giard	47
<i>Sphaerium modioliforme</i>	Ampullaria		47
Bryzoaire (mousses)	<i>Membranipora</i> (moule)		47
Bryzoaire	<i>Arcturus Baffini</i>		48
Balane	<i>Arcturus</i>		48
Spirorbe	<i>Arcturus</i>		48
Sertulaire	<i>Arcturus</i>		48
Membranipore	<i>Arcturus</i>		48
<i>Pedicellina</i> ou <i>Loxosoma</i>	Annélide		48

<i>Cyclatella annelidicola</i>	Annélide clyménien		48
<i>Loxosoma singulare</i>	Annélide	Claparède, Keferstein	48
<i>Loxosoma napolitanum</i>	Annélide	Kowalewsky	48
<i>Pedicellina</i>	Huître		48
<i>Myzostome</i>	Comatule	Mecznikow	49
<i>Nereis bilineata</i>	Pagure		49
<i>Nereis succinea</i>	Taret		49
<i>Nereis tethycola</i>	<i>Tethya pyrifea</i>	Delle Chiaie	49
<i>Lysidice erythrocephala</i>	Eponge	Risso	49
<i>Amphinome</i>	<i>Lepas anatifera</i>	Fritz Muller	49
<i>Harmothoë Malmgreni</i>	<i>Choetopterus insignis</i>		49
<i>Antinoe nobilis</i>	<i>Terebella nebulosa</i>	Ray Lancaster, Mac Intosh, société linnéenne de Londres	49
<i>Polynoe malleata</i>	<i>Astropecten aurantiacus</i>	Grube	50
Vers	<i>Mnemiopsis Leidyi</i>	Alexander Agassiz	50
<i>Lepidonote</i>	<i>Asteracanthion ochraceus</i>	Al. Agassiz	50
Annélide	Polypier	De Pourtalès, Verril	50
Calige	Poisson		50
<i>Udonella</i>	Calige		50
<i>Odontobius</i>	Baleine	Roussel de Vauzème	51
<i>Alardus caudatus</i>	<i>Pylidium girans</i>		51
<i>Distomum ocreatum</i>	Baleine	Willemoes-Suhm	51
<i>Distomum ventricosum</i>	Poisson	M. Ulianin	51
<i>Polia invulota</i>	<i>Carcinus moenas</i>	P. J. Van Beneden	51
Némertien	<i>Ascidia mamillata</i>	Delle Chiaie, Frey, Leuckart	51-52
<i>Anoplodium parasita</i>	<i>Stichopus variegatus</i>		52
<i>Holothuria tubulosa</i>	<i>Stichopus variegatus</i>		52
<i>Anaplodium Schneiderii</i>	<i>Stichopus variegatus</i>		52

<i>Planaria angulata</i>	Limule	Al. Agassiz, Max. Schultze (1873)	52
<i>Bdellura</i>	Limule	Leidy	52
Planaire	Limule	Giard	52
<i>Temnophila</i>	Ecrevisse	Gay	52
<i>Temnophila</i>	Crabe	Semper	52
Annélide	Cydippe		52
<i>Alciopina</i>	Polype	Claparède	53
<i>Rhynconerulla</i>	Polype	Claparède	53
<i>Siponculus concharum</i>	Polype	Oerstedt	53
<i>Hemidasys agaso</i>	<i>Nereilepas caudata</i>	Claparède, Grube (1831)	53
<i>Ophiocnemis obscura</i>	Comatule		53
<i>Asteromorpha laevis</i>	<i>Gorgonella guadelupensis</i>		53
<i>Ophiothela</i>	<i>Parisis loxa</i>	Lütken	53-54
<i>Oph. mirabilis</i>	Gorgone		54
<i>Oph. mirabilis</i>	Eponge		54
<i>Oph. mirabilis</i>	<i>Melitodes virgata</i>		54
<i>Oph. mirabilis</i>	<i>Mopsella japonica</i>		54
<i>Hemieuryale pustula</i>	<i>Verrucella guadelupensis</i>	Pr Möbius, V. Martens	54
Actinie	<i>Cyanea arctica</i>	Al. Agassiz (Sea-side studies)	54
<i>Gerardia Lamarckii</i>	Gorgone	Lacaze-Duthiers (corail d'Afrique)	54
Pinnothères	<i>Euplectella aspergillum</i>	Pr Semper	55
Palémonides	<i>Euplectella aspergillum</i>	Wyville Thomson (à bord du Challenger)	55
Isopodes	<i>Euplectella aspergillum</i>		55
Clione	Huître	Albany Hancock	55
Eponge	Tubulaire	Pr Allman	56
Vorticelles	Crustacé		56
Infusoires	Crustacé		56

<i>Distigma tenax</i>	<i>Hydatina senta</i>	M. Leydig	56
Cirrhipède	Baleine		59
Cirrhipède	Requin		59
Cirrhipède	Cirrhipède		59
Sabelliphile	Sabelliphile		59
<i>Tubicinella</i>	Baleine		60
<i>Diadema</i>	Baleine		60
<i>Coronula</i>	Baleine		60
Cirrhipède	<i>Nord kaper</i>		60
<i>Coronula reginae</i>	Baleine du Japon	M. Blomhof	60
Coronules	<i>Megaptera</i>	Observations des baleines du Nord	60
<i>Platycyamus Thompsoni</i>	Hyperoodon	Steenstrup	61
<i>Xenobalaus globicipitis</i>	Globiceps	Steenstrup	61
<i>Cryptolepas</i>	<i>Rhachianectes glaucus</i>		61
<i>Platylepas bisexlobata</i>	<i>Manatus latirostris</i>		61
<i>Chelonobia</i>	Tortue marine		61
Tanaïs	Tortue marine		61
Serpule	Tortue marine		61
Bryozoaire	Tortue marine		61
<i>Dichelaspis pellucida</i>	Serpent de mer		61
<i>Conchoderma hunteri</i>	Serpent de mer		61
<i>Alepas</i>	Squale		61
<i>Alepas</i>	<i>Anelasma squalicola</i>		61
<i>Alepas</i>	Echinoderme		61
<i>Alepas</i>	Crustacé décapode		61
Cirrhipède	Langouste	Edouard Van Beneden, voyage au Cap vert	61
Cirrhipède	<i>Neptunus pelagicus</i>	John Denis Macdonald, Australie	62
<i>Peltogaster</i>	Crabe	A. Giard, Professeur	62

		Semper, Dr Kussmann	
Isopode	Crustacé	Pr Semper	62
<i>Sylon hippolytes</i>	<i>Pandalus brevirostris</i>	M. Sars	62
<i>Sylon pandali</i>	<i>Pandalus brevirostris</i>	M. Sars	62
<i>Cryptophiolus minutus</i>	<i>Concholepas peruviana</i>		63
Scalpellum	Sertulaire		63
<i>Oxynasps</i>	Corail		63
<i>Creusia</i>	Corail		63
<i>Pyrgoma</i>	Corail		63
<i>Lithotrya</i>	Corail		63
<i>Acasta</i>	Eponges	Darwin	63
Anatife	Anatife		63
Otion	<i>Diadema</i>		63
Cineras	<i>Diadema</i>		63
<i>Protolepas bivincta</i>	<i>Alepas cornuta</i>		63
<i>Elminius</i>	Cirrhipède		63
<i>Hemioniscus balani</i>	Cirrhipède		63
<i>Eustoma truncata</i>	Pagure bernhardus		63
<i>Galathea spinirostris</i>	Comatule		63
<i>Pisa Styx</i>	<i>Melitoea ochracea</i>		63
<i>Mnestra parasites</i>	<i>Phylliroe bucephale</i>	M. Krohn	63
<i>Crenella</i>	Eponge		64
<i>Philomedusa Vogtii</i>	<i>Haleampa Fultoni</i>		64
<i>Crisies</i>	<i>Flustra membranacea</i>	Côte d'Ostende	64
Scrupocellaires	<i>Flustra membranacea</i>	Côte d'Ostende	64
<i>Halodactyles</i>	Huitre		64
<i>Cellepora parasitica</i>	Gastéropode		64
<i>Tridacne corallicola</i>	<i>Porites conglomerata</i>	Museum d'histoire naturelle de Paris, M. L. Rousseau	65
Pinnothère	Tridacne	« commensal dans le commensal »	65
<i>Epizoanthus americanus</i>	<i>Eupagaurus pubescens</i>	Dana	65

<i>Sertularia parasitica</i>	Polype	P. J. Van Beneden	65
<i>Halichondria suberea</i>	Mollusque		65
<i>Actinia carcinopodus</i>	Mollusque		65
<i>Heteropsammia</i>	Coquille Trochoïde		65
<i>Heterocyathus</i>	Coquille Trochoïde		65
Polythoa	<i>Hyalonema</i>	Ehrenberg, Barbosa du Bocage, Dr Gray, M. Bowerbank, Valenciennes, Philippe Poteau, Max. Schultze, Pr Lovèn, Isc. Schmidt, Pr Gill, Herklots, Marshall	66-67
<i>Corethria Sertularia (Ophiodendrum abietinum)</i>	<i>Sertularia Abietina</i>	Strethill Wright	68
Mutualiste			
<i>Menopon picicola</i>	<i>Picoïdes arcticus</i>	M. Packard	70-71
<i>Goniodes Merriamamnus</i>	<i>Mephitis</i>		71
<i>Tétrao Richardsoni</i>	<i>Mephitis</i>		71
<i>Goniodes méhitidis</i>	<i>Mephitis</i>		71
<i>Trichodectes</i>	Chat		71
<i>Trichodectes</i>	Chien		71
<i>Trichodectes</i>	Boeuf		71
<i>Liothe pâle</i>	Coq		72
<i>Liothe stramineum</i>	Dindon		72
<i>Phloptere falciforme</i>	Paon		72
<i>Phloptère claviforme</i>	Pigeon		72
Pygargue	Aigle de mer		72
Caliges	Poisson		72
Argule	Poisson		72
Ancées	Poisson		72
<i>Udonelle</i>	Calige		73
<i>Argulus foliaceus</i>	Poisson d'eau douce	M. Thorell	73

<i>Gyropeltis</i>	Poisson	Thorell	73
Argule	<i>Phoxinus levis</i>	Pr Leydig	74
<i>Sphoerosoma</i> (<i>Leydigia</i>)	Poisson	Pr Leydig	74
<i>Histriobdella</i>	Poisson		74
<i>Praniza</i>	Poisson	M. Hesse (Brest)	74
<i>Cyames</i>	Baleine	(commensal fixe)	74
Anilocre	Poisson		75
Nérocile	Poisson		75
<i>Caprella</i>	Cétacé		75
Pycnogonon	Poisson		75
Saphyrina	Poisson		75
Peltidie	Poisson		75
Hersitie	Poisson		75
Opaline	Grenouille		76
Opaline	Annélide		77
Opaline	Pachydrile		77
Opaline	Clitelis		77
Opaline	Lumbriculus		77
Opaline	Enchytreus		77
Opaline	Planaire		77
Opaline	Némertien		77
<i>Albertia</i>	Limaces	M. Dujardin	77
<i>Albertia</i>	<i>Naïs littoralis</i>	M. Schultze	77
<i>Enchytreus</i> <i>vermicularis</i>	Vers de terre	Radkewitz	77
Ver	Poisson	M. Semper	77
Anguillule	Vache		78
Histriobdelle	Homard	P. J. Van Beneden	78
Pontodbelle	Raie		78
Myzodbelle	<i>Lupa diacantha</i>	M. Leydig	79
<i>Astacobdella roeselii</i>	Ecrevisse		79
<i>Astacobdella</i>	Ecrevisse		79
<i>Abildgardi</i>			
<i>Polia involuta</i>	<i>Cancer moenas</i>	P. J. Van Beneden	80
<i>Accipenser ruthenus</i>	Sterlet	M. Owsjannikoff	80
Ver	<i>Meloë</i>	Fabre	80
Vers	Distomien		81

<i>Brama raii</i>	Poisson		81
<i>Tubulaire nouvelle</i>	Crabes	P. J. Van Beneden	81
Infusoire	Crustacé		82
Infusoire	Polype		82
<i>Vaginicola cristallina</i>	<i>Gammarus Marinus</i>		82

Annexe B

Contenu des sept mélanges des archives de Pierre-Joseph Van Beneden.

MELANGE : Tome I 1835-1849	
p.1	L'Echo du monde savant, vendredi 23 octobre 1835 (résultats du voyage scientifique en Méditerranée)
2	Note manuscrite
3	EXTRAIT des Annales des sciences naturelles mai 1836 Mémoire sur l'anatomie de l'Helix algira
14	Note manuscrite
15	Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre de la famille des Myrtilacées, avec l'anatomie et la description de deux espèces
18	Ajout manuscrit, référence de 1864
20	Ajout manuscrit, références de 1833 et 1849
38 (notée 34 manuscrit)	Description d'une nouvelle espèce du genre Dreissena
62	Note sur deux espèces nouvelles d'Aplysies
68	Notice sur une nouvelle espèce de singe d'Afrique
74	Note sur les malacozoaires du genre sépiole
86	Supplément à la note sur le genre sépiole
96	Recherches sur le développement des Aplysies (5 décembre 1840) Académie royale de Bruxelles (extrait tome VII, n° 11 des Bulletins)
104	Note sur le développement de la limace grise (1838)
116	Note sur l'oreille externe des oiseaux de proie

	nocturnes, (extrait du tome I, p. 121-124 des mémoires de la Société royale des sciences de Liège)
120	Quelques observations sur les polypes d'eau douce, Académie royale de Bruxelles, extrait tome VI, n° 9 des bulletins
124	Rapport fait par Beneden sur un mémoire de Verloren d'Utrecht, en réponse à la question suivante, proposée pour le concours de 1844 « Eclaircir par des observations nouvelles le phénomène de la circulation dans les insectes, en recherchant si on peut la reconnaître dans les larves des différents ordres de ces animaux » (lu en séance générale de l'Académie royale 7 et 8 mai 1844)
128	Sur les genres Eleuthérie et Synhydre, Académie royale de Bruxelles, tome XI, n°10 des Bulletins)
140	Notice sur le sexe des Anodontes et la signification des Spermatozoaires, Académie royale de Bruxelles, tome XI, n° 11
144	Lettre de M. De Quatrefages, en réponse aux observations critiques de Van Beneden sur les genres Eleuthérie et Synhydre Académie royale de Bruxelles, tome XII, n° 2
162	Note manuscrite
164	Sur la circulation dans les animaux inférieurs, Académie royale de Bruxelles, tome XII, n° 2
172	Recherches sur la circulation dans quelques animaux inférieurs, tome XII, n° 5
192	Mémoire sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des ascidies simples, tome XIII, n° 2, janvier 1846
204	Note sur deux cétacés fossiles provenant du bassin d'Anvers, tome XIII, n° 4
210	Rapport de M. Van Beneden sur le mémoire de M. le docteur Verhaeghe, ayant pour titre : Recherches sur la cause de la phosphorescence de la mer dans les parages d'Ostende

220	Note manuscrite
224	Fin article précédent avec page de garde : un mot sur le mode de reproduction des animaux inférieurs, Bruxelles, Hayez, 1847
226 (notée 224)	Ajout note manuscrite
240	Recherches sur les polypes bryozoaires de la mer du Nord, tome X, n° 2
256	Recherches sur l'organisation et le développement des Linguatules (Pentastoma Rud.), accompagnées de la description d'une espèce nouvelle provenant de la cavité abdominale du Mandrill, tome XV, n° 3, 1847
260	Résumé d'un mémoire sur le développement et l'organisation des nicothoés, tome XV, n° 11
266	Notice sur un nouveau genre d'helminthe cestoïde, tome XVI, n° 2, 1849
278	Note sur le développement des tétrarhynques, tome XVI, n° 1, 13 janvier 1849
284	Note manuscrite sur feuille détachée
286	Avec note manuscrite : envoyé à MM.
288	Les Helminthes cestoïdes, tome XVI, n°10, 1849
302	Notes manuscrites (articles envoyés ?)
	Recherches sur les bryozoaires de la mer du Nord, tome XVI, n° 12

MELANGE tome II 1849-1857

- 1** Précédents écrits de Beneden et courte biographie
- 3** Suite des publications de Beneden
- 5** Recherches sur la faune littorale de Belgique, tome XVII, n° 2, 1850
- 13** Sur deux larves d'échinodermes de la côte d'Ostende, tome XVII, n° 6
- 21** Rapport de M Van Beneden sur une nouvelle espèce de Flosculaire sur le système circulatoire de la lacinulaire sociale, tome XVII, n° 12
- 25** Notice sur un nouveau némertien de la cote d'Ostende, tome XVIII, n° 1
- Avant page 35, note manuscrite avec noms : Quatrefages, Edwards, Gervais
- 35** Note sur un crustacé parasite nouveau, tome XVIII, n° 4
- Avant page 41, note manuscrite avec noms : Quatrefages, Edwards, Gervais
- 41** Note sur l'appareil circulatoire des trématodes
- 43** Ajout notes manuscrites de 1843, puis 1850 et 1848
- 59** Note sur quelques parasites d'un poisson rare sur nos côtes, Académie royale de Belgique, tome XIX, n° 9
- 71** Note sur un nouveau genre de crustacé parasite de la famille des peltocéphales, tome XIX, n° 11
- 77** La génération alternante et la digenèse, tome XX, n° 1
- 91** Notice sur un genre nouveau de la tribu des caligiens, tome XX, n° 1
- 99** Note sur un nouveau genre de crustacé parasite Eudactylina, t. XX, n° 2
- 105** Note sur un nouveau genre de crustacé parasite Pagodina, t. XX, n° 4
- 111** Rapport sur un ouvrage : *Histoire naturelle du tubifex des ruisseaux*, t. XX, n° 5
- 125** Note sur une dent de phoque fossile du crag d'Anvers, t. XX, n° 6
- 129** Note sur une apparition de vers après une pluie d'orage, t. XX, n° 7
- 137** Espèce nouvelle du genre Onchocotyle, vivant sur les branchies du Scimnus Glacialis, t. XX, n° 9
- 147** Note sur la symétrie des poissons pleuronectes dans leur jeune âge, t. XX, n° 10
- 153** Notice sur l'éclosion de Tenia Dispar, T. XX, n° 11-12
-

-
- 165** Rapport sur deux mémoires envoyés au concours de 1853 : *Développement du lombric terrestre*, et sur l'*Evolution des grégarines*
- Avant page 197, note manuscrite avec noms dont Gervais, Quatrefages, M. Edwards,
- 197** Sur le coenure cérébral du mouton et sur un poisson vivipare, découvert en Californie, t. XXI, n° 5,
- 201** Développement du cœnure cérébral du mouton, t. XXI n° 7
- 207** Notice sur un nouveau genre de siphonostome habitant les branchies du congre, t. XXI, n° 9
- 215** Observations sur le micropyle de l'œuf des insectes, t. XXI, n° 10
- 219** Sur le développement des pupipares, t. XXI, n° 11-12
- 221** Rapport sur la description d'une nouvelle espèce d'Enchytreus, t. XXI, n° 11-12
- 223** Sur les organes sexuels des huîtres, t. XXI, n° 3
- 227** Sur les vers parasites du poisson-lune (*Orthogoris cuspola*) et le *Cecrops Latreillii*, qui vit sur ses branchies, t. XXII, n° 10
- 235** Sur des vers recueillis à la suite d'une pluie, t. XXIII, n° 7
- 237** Note sur l'octobothrium du merlan et sur l'axine de l'orphie, t. XXIII, n° 11-12
- 249** Note sur un trématode nouveau du maigre d'Europe, t. XXIII, n° 10
- 257** Notice sur un Lernanthrope nouveau du serranus Goliath, t. XXIV, n° 1
- 271** Notice sur un nouveau dinémoure provenant du *Scimnus glacialis*, t. XXIV, n° 2
- 281** Sur l'oreille interne des mammifères, sur la reproduction des échinocoques, t. XXIV, n° 4
- 297** Note sur quelques pentastomes, t. II, 2ème série, n° 5
- 303** Extrait lettre de M. Leuckart à Van Beneden sur la transformation des Linguatules denticulées en Linguatules ténioïdes, 2ème série, t. III, n° 8
- 307** Troisième communication sur le pentastomum tenioïdes, 2ème série, t. III, n° 9-10
-

TOME III 1857-1861

- 1** Notice sur un nouveau poisson du littoral de Belgique, (petromyzon omalii), pas de référence
- 8** Histoire naturelle du genre capitella de Blainville, 2ème série, tome III, n° 9-10
- 36** *Sur l'arrénotokie et la parthénogenèse des Abeilles et autres Hyménoptères*, lettre de Leuckart à Beneden, 2ème série, tome III, n° 11
- 42** Encore un mot sur les linguatules, lettre de Leuckart à Beneden, 2ème série, t. III, n° 12
- 46** Un mot sur la pénétration des spermatozoïdes dans l'œuf pendant l'acte de pénétration, 2ème série, t. IV, n° 4
- 50** Mémoire sur une nouvelle classification d'annélide de Udekem, rapport Beneden, 2ème série, t. IV, n° 5
- 54** Lettre de Lieberkühn à Beneden sur les grégarines des térébelles, 2ème série, t. IV, n° 5
- 58** Notice sur les psorospermies, lettre de Lieberkühn à Beneden, t. XXI, n° 7
- 62** Note sur une nouvelle espèce de distome, 2ème série, t. V, n° 7
- 66** Histoire naturelle d'un animal nouveau désigné sous le nom d'histriobdella, 2ème série, tome V, n° 9-10
- 102** Notice sur un annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de crepina, 2ème série, tome V, n° 12
- 122** De l'homme et de la perpétuation des espèces dans les rangs inférieurs, discours prononcé en séance publique le 16 décembre 1858, 2ème série tome V, n° 12 « tout ce qui a vie se perpétue » p. 8
- 166** Discours prononcé le 5 novembre 1858, décès de Jean Henri Van Oyen
- 168** Notice sur la tortue franche (chelonias midas) dans la mer du Nord, ses commensaux et ses parasites, 2ème série tome VI, n° 1
- 189** Ossements fossiles, découverts à Saint-Nicolas, 2ème série, tome VIII, n° 11
- 214** La strobilation des scyphistomes, 2ème série tome VII, n° 7
- 226** Note sur un cétacé trouvé mort en mer, 2ème série, t. VIII, n° 12
- 242** Sur des ossements fossiles trouvés dans les environs de Saint-Nicolas, communication du Dr Ramdock, rapport de Beneden, 2ème série, t. X, n° 9-10
-

282 Sur le développement de la queue des poissons plagiostomes, 2ème série tome XI, n° 3

300 Voyage scientifique (Autriche et Allemagne), Académie royale de Belgique, Extrait des bulletins, 2ème série, t. XII, n° 9-10

308 La côte d'Ostende et les fouilles d'Anvers, 2ème série, tome XII, n° 12

Suivi de 5 pages manuscrites avec pays et noms et sommaire manuscrit.

TOME IV : 1862-1868

- 1** Lettre de M. J. Gerbe à M. Van Beneden sur les Sacculina, 2ème série, tome XIII, n° 4
- 5** Sur les squalodon lettre de Gervais à Beneden, 2ème série, t. XIII, n° 5
- 15** Funérailles de M. Martin Martens, discours prononcé par Van Beneden 11 février 1863, 2ème série, tome XV, n° 3
- 23** Note sur le vers de Médine, 2ème série, t. XVI, n° 6
- 27** Remarque sur le genre Limulus par Belval, rapport Van Beneden, 2ème série, t. XVI, n° 7
- 31** *Mémoire sur une nouvelle espèce de ziphius de la mer des Indes*, Hayez, 1863
- 37** Sur un dauphin nouveau
- La vie animale et ses mystères*, conférences donnée à Louvain et à Gand, imprimerie de la Revue belge et étrangère, Bruxelles, 1863
- 179** Note sur une pince de Homard monstrueuse, 2ème série, tome XVII, n° 4
- 183** Notice sur le palaedaphus insignis, 2ème série, tome XVII, n° 2
- 193** Notice sur un cétacé échoué, 2ème série, tome XVII, n° 5
- 199** Note sur la Grotte de Montfat, 2ème série, tome XVII n° 3
- 203** Sur les fouilles faites dans le Trou des Nutons, 2ème série, t. XVIII, n° 7
- 219** Helminnologie et paléontologie, 2ème série, t. XVIII, n° 12
- 221** Sur les ossements humains du Trou du Frontal, 2ème série, t. XIX, n° 1
- 257** Sur le squelette de l'extrémité antérieure des cétacés, de Van Bambeke, rapport de Van Beneden, 2ème série, t. XIX, n° 4
- 263** Sur les fouilles de Chaleux, 2ème série, t. XX, n° 6
- 271** Sur quelques poissons rares des côtes de Belgique, 2ème série, tome XX, n° 6
- Avec note manuscrite et noms à la fin de l'article
- 285** Note sur les cétacés, 2ème série, tome XX, n° 12
- 291** Sur les vers nématodes, 2ème série, tome XXI, n° 3
- 301** Note sur un mesoplodon sowerbiensis, 2ème série, t. XXII, n° 9-10, 1866
-

-
- 313** Rapport sur la situation de la pêche maritime en Belgique, séance du 17 mai 1866, Bruxelles, imprimerie de Deltombe, rue Notre-Dame aux neiges
- 471** Un insecte et un gastéropode du terrain houiller, 2ème série, tome XXIII, n° 4, 1867
- 493** Les crustacés d'eau douce en Belgique par Félix Plateau, rapport Van Beneden, 2ème série T. XXIV, n° 11, 1867
- 523** Sur la cigogne blanche et ses parasites, 2ème série, t. XXV, n° 4, 1868, avec carte sur la migration
- 549** Les squelettes de cétacés et les musées qui les renferment, catalogue des cétacés par musée, pas de référence
- 589** De la composition du bassin des cétacés, 2ème série, T. XXV, 1868
- 595** Sur la distribution des baleines, pas de référence
- 617** Discours décès Kumps
-

Tome V 1869-1873

- 1** Les baleinoptères du nord de l'Atlantique, 2ème série, tome XXVII, n° 4, 1869, avec carte des lieux de présence des baleines en Europe
- 15** Sciences, les helminthes et la génération spontanée, mémoire sur les vers intestinaux
- 65** Note sur le développement des acarides, 2ème série, tome XXVII, n° 4, 1869
- 73** Un palaedaphus nouveau, 2ème série, tome XXVII, 1869
- 81** Recherches sur les crustacés d'eau douce de Belgique, par F. Plateau, rapport Van Beneden, 2ème série, tome XXVIII, n° 7, 1869
- 91** Recherches sur l'embryogénie des crustacés, par Edouard Van Beneden, rapport de M. P.-J. Van Beneden, 2ème série, tome XXVIII, n° 8, 1869
- 97** Le commensalisme dans le règne animal, 2ème série, tome XXVIII, n° 12, 1869
- 125** Les cétacés, leurs commensaux et leurs parasites, 2ème série, tome XXIX, n° 4, 1870, nombreuses notes manuscrites de références
- 153** Les Echeneis et les naucrates dans leur rapport avec les poissons qu'ils hantent, 2ème série, tome XXX, n° 9 et 10, 1870
- 157** Une balenoptera musculus capturée dans l'Escaut, 2ème série, tome XXX, n° 11, 1870
- 161** Observations sur l'ostographie des cétacés, 2ème série, tome XXX, n° 12, 1870
- 173** Les reptiles fossiles en Belgique, 2ème série, tome XXXI, n° 1, 1871
- 189** Recherches sur quelques poissons fossiles de Belgique, 2ème série, tome XXXI, n° 6, juin 1871
- 233** Les chauves-souris de l'époque du Mammouth et de l'époque actuelle, Report of the British Association for the advancement of science, 1871
- 241** Un sirénien nouveau du terrain rupélien, 2ème série, t. XXXII, n° 9-10, 1871
- 257** Les oiseaux de l'argile rupélienne et du crag, 2ème série, tome XXXII, n° 11, novembre, 1871,
- Avant page 265, notes manuscrites avec noms
- 265** Sur l'existence du gypaète dans nos contrées, 2ème série, tome XXXIII, n° 1, janvier 1872, avec références manuscrites
- 277** Discours sur les travaux de la classe des sciences prononcé à la séance solennelle du 28 mai 1872
- 313** Les baleines fossiles d'Anvers, 2ème série, tome XXXIV, n° 7, juillet 1872
-

-
- 329** Notice sur un nouveau poisson du terrain laekenien, 2ème série, t. XXXIV, n° 11, novembre 1872
- 335** Rapport sur les travaux de zoologie
- 469** Notice sur un nouveau poisson du terrain bruxellien, 2ème série, t. XXXV, n° 3, mars 1873
- Avant 495, note manuscrite avec noms
- 475** Note sur un oiseau de l'argile rupélienne, 2ème série, tome XXXV, n° 4, avril 1873
- 479** Deux chapitres d'ouvrage : Poissons et pêche suivi de Paléontologie des vertébrés, pas de date, ni de références
- A la fin** En manuscrit, 8 pages comportant pour titres « Discours 1872 et « Rapports 1872 » avec noms et pays, suivis de table des matières manuscrite.
-

TOME VI

1	Mesoplodon Sowerbiensis
13	Sur deux dessins de cétacés du cap de Bonne-Espérance, tome XXXVI, n° 7, 2ème série, juillet 1873
	Ajout note manuscrite, entre 21 et 23
23	Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs, Hayez, 1873
42	Page non numérotée, avec ajout manuscrit : liste de noms (article adressé à ?), et article classe des sciences
43	Les baleines de la Nouvelle-Zélande, 2ème série, tome XXXVII, n° 6, juin 1874
51	Causerie scientifique, les animaux parasites, feuilleton du Temps du 23 juin 1874
57	Bibliographie, les commensaux et les parasites dans le règne animal, Journal des connaissances médicales, article de V. Cornil
59	Une page du livre de la nature (article critique sur les commensaux et les parasites de Victor van Tricht)
71	Une tête de baleine retirée du fond de la mer du Nord
77	Un oiseau fossile nouveau des cavernes de la Nouvelle-Zélande
	Entre pages 83 et 85 non numérotées : planche lithographique et note manuscrite avec noms (dont Gervais)
85	Bavay (monographie)
87	Notice sur la grande balénoptère du Nord, 2ème série, tome XXXIX, n° 6, juin 1875
107	Les Pachyacanthus du Musée de Vienne, 2ème série, tome XL, n° 9 et 10, 1875
110	Ajout référence manuscrite
	Avant p. 127, ajout note manuscrite avec noms et pays, pour France : Quatrefages, Gervais, Milne Edwards, fils et père, Fischer, Gaudry, Blanchard et ajout en encre noire : Jonan, Delfolbrie
127	Les ossements fossiles du genre aulocète au Musée de Linz, 2ème série, tome XL, n° 11, novembre 1875
	Avant p. 145 : liste manuscrite, encre noire, avec pour la France : Monsieur Gervais et Monsieur Gaudry
145	La baleine fossile du Musée de Milan, 2ème série, tome XL, n° 12, décembre

	1875
	Avant page 169 : planche cétacé + note manuscrite avec noms dont Gervais, Gaudry, M. Edwards, Alphonse
169	Un mot sur la baleine du Japon, 2ème série, tome XLI, n° 1, janvier 1876
179	Les thalassothériens de Baltringen, 2ème série, tome XLI, n° 3, mars 1876
	Avant page 205 : note manuscrite avec noms dont Gervais, Fischer, Giard
205	Les phoques fossiles du bassin d'Anvers, 2ème série, tome XLI, n° 4, avril 1876
	Avant page 227 : note manuscrite avec noms dont Gervais, Fischer, Giard (avec mention exacte, Giard, Lille)
227	Note sur le <i>Grampus griseus</i> , 2ème série, tome XLI, n° 4, avril 1876
237	Ajout référence manuscrite (sur Brighton)
	Avant 1839, note manuscrite avec noms donnés
239	Communication, fossiles de cétacés découverts en Italie, 2ème série, tome XLI, n° 5, mai 1876
243	Un mot sur le selache (<i>Hannovera aurata</i>) du crag d'Anvers, 2ème série, tome XLII, n° 8, août 1876
251	Rapport sur les dépôts qui, aux environs d'Anvers, séparent les sables noirs miocènes des couches pliocènes scaldisiennes, par M. Mourlon, 2ème série, tome XLII, n° 11, novembre 1876
255	Notice sur F. X. de Burtin
271	Le <i>Rhachianectes glaucus</i> des côtes de Californie
	Avant p. 281 note manuscrite avec noms
281	Description des ossements fossiles des environs d'Anvers, Hayez, 1877
287	Filaire, <i>Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales</i> , 1877
295	Un mot sur une baleine capturée dans la Méditerranée, 2ème série, tome XLIII, n° 6, juin 1877
	Avant p. 303, note manuscrite avec noms (Gervais, Turner, Al. Agassiz, Hartmann)
303	Note sur un cachalot nain du crag d'Anvers, 2ème série, tome XLIV, n° 12, 1877
	Avant p. 307 : note manuscrite

307	La distribution géographique de quelques cétodontes, 2ème série, tome XLV, n° 4, avril 1878
313	La distribution géographique des baléoptères, 2ème série, tome XLV, n° 3, mars 1878
	Avant p. 323, note manuscrites (3 pages) avec noms et pays
323	Sur la découverte de reptiles fossiles gigantesques dans le charbonnage de Bernissart près de Péruwelz
	Avant page 325 note manuscrite
325	Un mot sur la pêche de la baleine et les premières expéditions arctiques, Hayez, 1878, 2ème série, tome XLI, n° 12, 1878
347	Un mot sur quelques cétacés échoués sur les côtes de la Méditerranée et de l'ouest de la France pendant le courant des années 1878 et 1879, 2ème série, tome XLIX, n° 2, février 1880
359	Communication, baleine échouée, 2ème série, tome XLIX, n° 5, mai 1880
	Avant p. 363, note manuscrite avec noms
363	Classe des sciences, communication, Plésiosaures, 2ème série, tome L, n° 12, décembre 1880
Ajout avant 367, non numéroté	Les mysticètes à courts fanons des sables des environs d'Anvers, 2ème série, tome L, n° 7, juillet 1880
367	Classe des sciences, rapport de M. P J Van Beneden, 3ème série, tome I, n° 1, janvier 1881
371	Sur un poisson fossile nouveau des environs de Bruxelles et sur certains corps énigmatiques du crag d'Anvers, 3ème série, tome I, n° 2, 1881
384	Notice sur un nouveau dauphin de la Nouvelle-Zélande, 3ème série, tome I, n° 6, juin 1881
	Avant p. 395, note manuscrite sur faire-part de mariage
395	Sur l'arc pelvien chez les dinosaures de Bernissart, rapport de M. P J Van Beneden, Hayez, 1881, 3ème série, tome I, n° 5, 1881
	Avant p. 407, note manuscrite avec noms

407 Une page de l'histoire d'une baleine ou la cétologie il y a cinquante ans, discours prononcé le 16 décembre 1831, publication, Hayez, 1882

Ajout à la fin note manuscrite avec nom et dernier article

TOME VII 1882-1893

Pas de pagination

Notice et travaux du vicomte du Bus de Gisignies, par Van Beneden en 1882, accroché à la première page, annuaire de l'Académie royale de Belgique, 49ème année, 1883

Notes sur des ossements de la baleine de Biscaye au musée de La Rochelle, Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 3ème série, T. IV, n° 11, novembre 1882

Art. Filaire, *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*

Article 1883, La baleine de l'Atlantique, Joseph Bassett Holder, Bulletin of the american Museum of Natural history, may 1883

Sur quelques ossements de cétacés fossiles 3ème série, tome VI, n° 7, juillet 1883

Sur l'articulation temporo-maxillaire chez les Cétacés

Communications et lectures « sur ce qu'il faut entendre par le mot Découverte à propos des Iguanodons de Bernissart », 3ème série, tome VI, n° 7, juillet 1883

Sur quelques formes nouvelles des terrains tertiaires du pays, 3ème série, tome VI, n° 8, août 1883

Seconde communication sur la découverte de l'iguanodon de Bernissart, 3ème série, tome VI, n° 9-10, sept-octobre 1883

Note sur les ossements de Sphargis trouvés dans la terre à brique du pays de Waas, 3ème série, tome VI, n° 12, 1883

Classe des sciences, Sur l'existence de la quatrième espèce du genre Balenoptera des mers septentrionales de l'Europe, par Guldberg, rapport de Van Beneden, 3ème série, tome VII, n° 1, 1884

Les Basques et la baleine franche, extrait du Muséon, n° 3, 1883

Classe des sciences, Sur la présence aux temps anciens et modernes de la Baleine de Biscaye aux côtes de Norvège, par Guldberg, rapport de Van Beneden, 3ème série, tome VII, n° 1, 1884

Classe des sciences, Sur l'existence de la quatrième espèce du genre Balenoptera des mers septentrionales de l'Europe, par Guldberg, rapport de Van Beneden, 3ème série, tome VII, n° 6, juin 1884

Un mot sur les deux balénoptères d'Ostende de 1827 et 1885, Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 3ème série, tome IX, n° 3, 1885

Une nouvelle balenoptera rostrata dans la Méditerranée, 3ème série, tome VIII, n° 12, 1884

Classe des sciences, Sur l'apparition d'une petite gamme de vraies Baleines sur les côtes Est des Etats-Unis d'Amérique, 3ème série, tome IX, n° 4, 1885

Classe des sciences, Note lue en présentant les ouvrages précités de M. Capellini, 3ème série, tome IX, n° 6, 1885

Les cétacés des mers d'Europe, 3ème série, t. X, n° 12, 1885

Extrait de la bibliographie académique édition 1886

Quelques ossements de cétacés recueillis au pied du Caucase, 3ème série, tome XI, n° 4, 1886

Besonderer Abdruckaus der zeitschrift des Deutschen geologischen Gesellschaft, 1887

Classe des sciences, note sur le prétendu pro-atlas des mammifères et de hatteria punctata par Jules Cornet, rapport de Van Beneden, 3ème série, tome XV, n° 2, 1888

Classe des sciences projet de création d'un aquarium marin à Ostende par De Stuers, rapport Van Beneden, 3ème série, tome XVI, n° 7, 1888

Classe des sciences, sur deux nouveaux bryozoaires des environs de Naples, par Pergens rapport Van Beneden, 3ème série, tome XVI, n° 12, 1888

Deux cestodes nouveaux de lamna cornubica, 3ème série, tome XVII, n° 2 1889

Un mot sur les cétacés qui fréquentent les Açores, 3ème série, t. XVII, n° 6, 1889

Note bibliographique, 3ème série, t. XVIII, n° 7, 1889

Note bibliographique, 3ème série, t. XVIII, n° 11, 1889

Histoire naturelle des delphinides des mers d'Europe, tome XLIII des mémoires couronnés et autres mémoires, 1889, 253 pages

Une coronule de la baie de Saint-Laurent, 3ème série, tome XX, n° 7, 1890

Sur un nouveau Ziphius qui vient d'échouer dans la Méditerranée, 3ème série, tome XIX, n° 1, 1890

Un nématode nouveau d'un galago de la côte de Guinée, 3ème série, t. XIX, n° 4, 1890

Un mot sur une bande d'hyperoodons échoués en partie dans la Tamise, en partie sur les côtes de Normandie, 3ème série, t. XXII, n° 9-10, 1891

Deux lernéopodiens nouveaux, 3ème série, t. XXII, n° 7, 1891

Une nouvelle famille dans la tribu des schizopodes, 3ème série, t. XXII, n° 12, 1891

Un cétacé fluviatile d'Afrique, 3ème série, t. XXIII, n° 4, 1892

Le mâle de certains galigidés, 3ème série, t. XXIII, n° 3, 1892

Un argule nouveau des côtes d'Afrique, 3ème série, tome XXII, n° 11, 1891

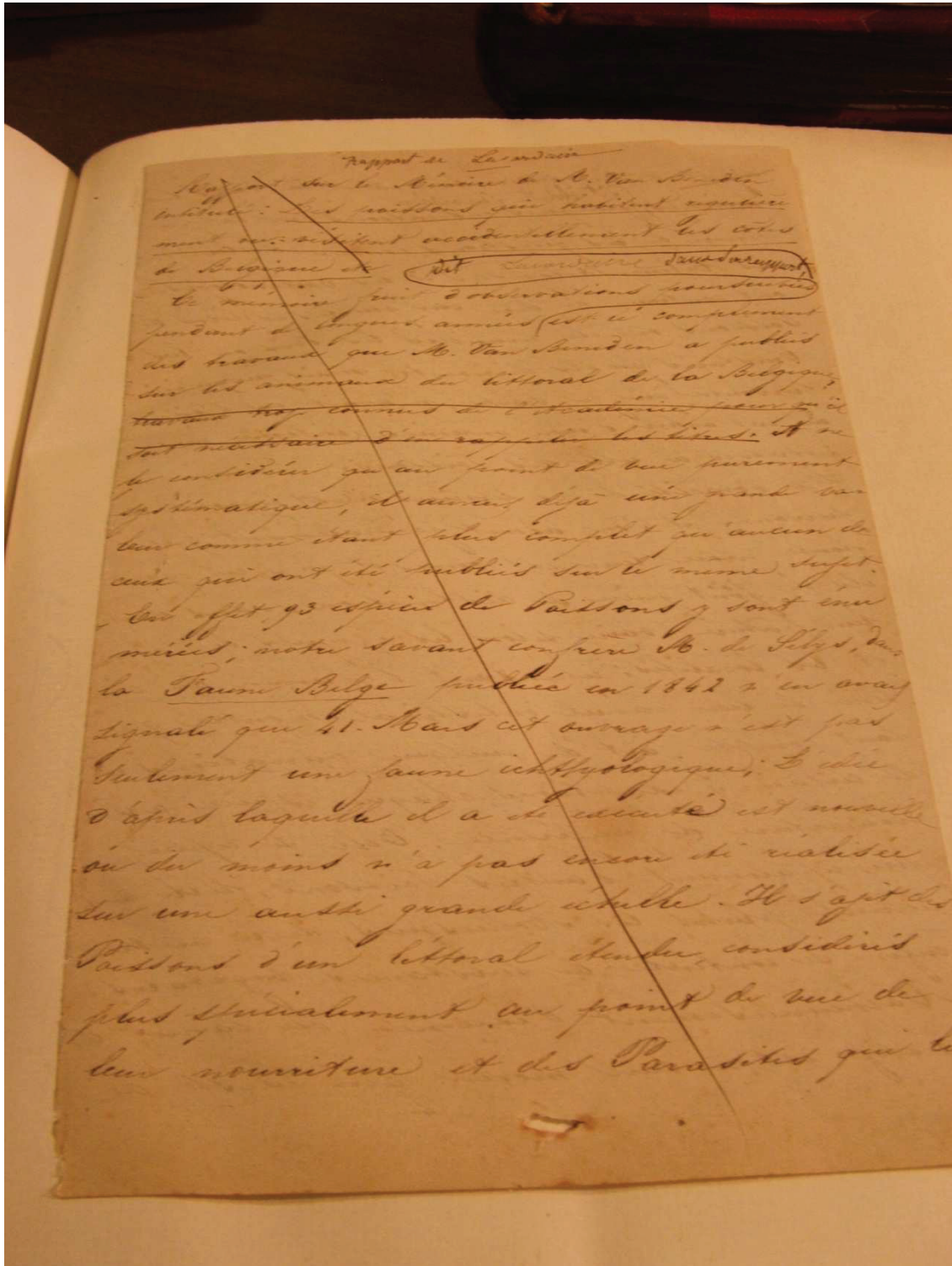
La mer Noire et ses cétacés vivants et fossiles, 1892, Congrès international de zoologie, Moscou

Un mot sur le squalé pèlerin, 3ème série tome XXVI, n° 7, 1893

Puis il y a 16 pages manuscrites avec les noms de correspondants scientifiques et les pays

Annexe C

Extraits du rapport manuscrit de Théodore Lacordaire à propos de l'ouvrage de Van Beneden P.-J., *Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux*, Hayez, Bruxelles, 1870. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]



parasites dont il s'agit en ce moment. D'après
son étymologie *com* avec *mensa*, table, le mot
a en français un sens nettement défini et limité.
L'on est le commensal de quelqu'un il faut le tenir
à table partagé de table. Si l'on ne fait que s'abriter
sous son toit, on est son hôte, ou son compagnon de
l'on voyage avec lui, ou parmi tous les Parasites cités
plus haut à moins en est il un ou deux qui prennent
part au repas de leur associé, dis lors on ne peut les
appeler des commensaux. J'avoue que je préférerais
le nom de *Parasites* déjà quelquefois employé
et qui a l'avantage de ne rien préjuger sur
les rapports dont il s'agit en ce moment.

Les Parasites vrais c'est à dire qui vivent de la
substance de leur hôte, se disent comme les faux

Leur usage est au...
fait de leur...
apparaissent...
le nom de Parasites déjà...
si et qui a l'avantage de ne rien...
les rapports dont il s'agit en ce moment.
Les Parasites sont classés à leur...
substance de leur...
dentelle, en deux grandes catégories. Les uns sont...
pendant toute la durée de leur vie, tels que les...
dent, les... les... ce sont les Phagocites
(p. 276) selon les...
faits de M. Van Beneden, ils ont que les...
la... une de la seconde catégorie, qui...
mandent à la fois le... et le... à leur...
ne sont... qui pendant... leur...

confessés.
En 2^e lieu, parmi les...
remarque un genre Coronilla qui se n'ai...
ni... part et qui est...
non ne peut pas...
employé depuis longtemps pour...
dont fait partie...
Enfin, je crois qu'il serait...
table systématique des...
une seconde table...
rait les... sur lesquelles ils vivent...
rait ainsi embrasser d'un coup d'œil...
sats les plus importants des...
compris

Table des illustrations

Figure 1 : <i>Hyalonema lucitanicum</i> , Barbosa du Bocage, Noticia à cerca da descoberta nas costas de Portugal d'un zoophyto da familia Hyalochaetides (<i>Hyalonema lusitanica</i> , Nob.), <i>Academia Real das Sciencias de Lisboa</i> , 1864, planche 22.	p. 24
Figure 2 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec au bas de cette page la mention « Portugal », puis « Barbosa ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 27
Figure 3: liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur le Docteur Barbosa du Bocage Directeur du musée de zoologie Lisbonne Portugal ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 28
Figure 4 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec au milieu de cette page la mention « Monsieur Jap. Steenstrup Professeur à l'université à Copenhague Danemark ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 30
Figure 5 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention en dernières lignes « Sir Wyville Thomson, Professeur à l'université à Edinbourg, Ecosse ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 32
Figure 6 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur Leiydy Philadelphie ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 35
Figure 7 : illustration de Bdellura, Ryder J. A., Observations on the species of Planarians parasitic on Limulus, <i>The American Naturalist</i> , 1882, 16(1), 48-53, p. 50.	p. 36
Figure 8 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur Agassiz ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 37
Figure 9 : <i>Cyanea artica</i> , Agassiz A., Agassiz, E., <i>Seaside Studies in natural history</i> , Boston, James R. Osgood and Company, 1871, p. 40.	p. 39
Figure 10 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention « Monsieur le Professeur Semper, Wurzbourg [Würzburg] ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 41
Figure 11 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention en premières lignes « Monsieur Möbius, Professeur à l'université à Kiel, Allemagne ». [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 44
Figure 12 : liste manuscrite de Pierre-Joseph Van Beneden avec la mention au centre «Monsieur Alph. Milne Edwards, Professeur au museum d'hist. nat. Paris ». Sur cette même page sont mentionnés De Quatrefages et Lacaze-Duthiers. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 47
Figure 13 : répartition de l'écriture de l'ouvrage <i>Zoologie médicale</i> entre P. Gervais et P.-J. Van Beneden, l'helminthologie et les mollusques sont des chapitres rédigés par ce dernier. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 58
Figure 14 : liste manuscrite de noms de scientifiques classés par pays, liste faisant suite à l'article de 1869, première page. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 76

Figure 15 : liste manuscrite de noms de scientifiques classés par pays, liste faisant suite à l'article de 1869, deuxième page. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 77
Figure 16 : schéma de la classification du commensalisme en fixe et libre. Annotations manuscrites avec de nouveaux exemples comme l'Argule pour les commensaux libres de l'extérieur, Van Beneden, 1870. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 82
Figure 17 : schéma de la classification des parasites libres pendant toute la vie et pendant une partie de la vie. Annotations manuscrites avec un nouvel exemple : l'Argule pour les parasites de type « phagosomes », Van Beneden, 1870. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 83
Figure 18 : Ajout manuscrit de deux références : Savage et Alfred Giard du Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique en 1888. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 86
Figure 19 : Planche I, 1870, avec 1. Caligus gracilis, 2. Caligus elegans, 3. Pandarus bicolor, 4. Clavella labracis, 5. Bomolochus soleae, 6. Ergasilus nonus, 7. Ergasilus osmeri. Van Beneden P.-J., <i>Les poissons des côtes de Belgique. Leurs parasites et leurs commensaux</i> , F. Hayez, Imprimeur de l'Académie royale de Belgique, Bruxelles, 1870, planche I. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 88
Figure 20 : Seul exemple illustré de commensalisme dans l'ouvrage de Pierre-Joseph Van Beneden en 1875 entre <i>Ophiodendrum abietinum</i> et <i>Sertularia abietina</i> . Van Beneden P.-J., <i>Les commensaux et les parasites dans le règne animal</i> , Baillière, Paris, 1875, p. 68.	p. 93
Figure 21 : planche des fossiles de cétagés, P.-J. Van Beneden, 1875. Planche issue de la publication retrouvée dans les archives du zoologiste belge. [Archives de la famille Van Beneden, propriété de Madame M. Duchesne]	p. 103
Figure 22 : Association entre un pagure et une Actinie (le commensal). Pérez C., <i>Les Pagures ou Bernards l'Ermite (un exemple d'adaptation)</i> , Hermann Editeurs, Paris, 1934, p. 4.	p. 107
Figure 23 : <i>Nereis fucata</i> , cas de commensalisme, extrait de l'ouvrage de Caullery, reprenant Thorson, Caullery M., <i>Le parasitisme et la symbiose</i> , Doin, Paris, [1922], 1950, p. 29.	p. 117
Figure 24 : Henri de Lacaze-Duthiers, portrait publié dans les <i>Archives de zoologie expérimentale et générale</i> , 1902, 3(10), 1-46, p. 3.	p. 128
Figure 25 : Variétés de corail, Lacaze-Duthiers H., <i>Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce</i> , Baillière, Paris, 1864, planche XX.	p. 130
Figure 26 : Polypiers, Lacaze-Duthiers H., <i>Histoire naturelle du corail : organisation, reproduction, pêche en Algérie, industrie et commerce</i> , Baillière, Paris, 1864, planche IV.	p. 131
Figure 27 : Observation des insectes commensaux des Fourmis - Caullery M., <i>Le parasitisme et la symbiose</i> , Doin, Paris, 1922, première édition, 1950, p. 41.	p. 154
Figure 28 : animal monoxénique, c'est-à-dire avec une seule souche microbienne. Ducluzeau R., Raibaud P., <i>Ecologie microbienne du tube digestif</i> , Masson, Paris, 1979, p. 6.	p. 202
Figure 29 : animal axénique, c'est-à-dire sans aucune souche microbienne. Ducluzeau R., Raibaud P., <i>Ecologie microbienne du tube digestif</i> , Masson, Paris, 1979, p. 5.	p. 202

Figure 30 : théorie de l'(in)existence du point zéro	p. 223
Figure 31 : carte géographique du massif de l'Aigoual, Braun-Blanquet J., <i>Catalogue de la flore du massif de l'Aigoual</i> , Imprimerie Mari-Lavit, Montpellier, 1933.	p. 257
Figure 32 : exemple de compétition moins intense entre plantes commensales, Braun-Blanquet J., <i>Plant sociology ; the study of plant communities</i> , Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 10.	p. 259
Figure 33 : illustration de compétition à la suite d'un état de commensalisme, Braun-Blanquet J., <i>Plant sociology ; the study of plant communities</i> , Edité par Fuller et Conard, USA, 1932, p. 12.	p. 261
Figure 34 : un ravin à Beverly Hills, en pente légère avec une végétation mésophytique, Cowles H.C., <i>The plant societies of Chicago and vicinity</i> , University of Chicago Press, Chicago, 1901, p. 19.	p. 264
Figure 35 : Quadrat de un mètre de côté. Clements F.E., <i>Research methods in ecology</i> , University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 168.	p. 266
Figure 36 : les différentes espèces présentes dans le quadrat précédent (figure 33) sont répertoriées. Clements F.E., <i>Research methods in ecology</i> , University publishing company, Nebraska, Lincoln, 1905, p. 169.	p. 267

Index des noms propres

Acot	232, 242, 250
Agassiz	17, 18, 21, 36, 37, 38, 39, 40
Allman	20, 21, 33, 34, 54
Aristote	20, 43
Bäckhed	226
Barbosa du Bocage	20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 55
Barthélémy	171
Barton	192, 224
Bennett	22, 23
Benson	136
Blanchard	98, 99, 100
Blecker	20, 21
Blomhof	20
Boloh	214
Bonnier	106, 132, 145, 253, 255
Boucher	193, 194, 195, 196, 197, 198, 224, 232, 233, 234, 235, 250
Boutan	129, 132
Bouvier	106, 109, 150, 156, 157
Bowerbank	20, 23
Braun-Blanquet	253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 268, 271, 272, 275
Capart	29
Casadevall	227
Caulery	110, 111, 112, 117, 118, 123, 124, 125, 126, 137, 138, 139, 140, 151, 153, 154, 155, 156, 159, 160, 161, 165, 175, 204, 235, 236, 256
Chantemesse	179, 180, 187
Charrier	109, 110
Chateau	169, 170
Chatelet	161
Chevreux	109, 110, 113
Cittadino	248, 265
Claparède	20, 21, 46, 54
Claus	20
Clements	253, 254, 263, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 275
Collingwood	17, 20
Conry	145
Cornil	96, 97, 98, 100, 180
Corpet	212, 213
Coupin	107, 108, 112, 113
Coutellec	7, 10, 56, 57, 60, 68, 71, 72
Cowles	247, 253, 254, 263, 264, 265, 273
Cranney	207, 208

Crispigny	17, 20
Cuénot	145, 146, 147
Cuvier	49, 50, 85, 133
Dall	20
Dalyell	20
Dana	20
Dareste	138, 139, 141, 142
Darwin	20, 90, 120, 122, 143, 144, 168, 230, 236
De Bary	6
De Pourtalès	20
Dean	193, 194, 195, 196, 197, 198
Debaz	133, 135
Dedet	176
Deléage	189, 191, 229, 231, 232, 250, 263, 264, 265, 273, 275
Delle Chiaie	20, 45, 75
Desbrosses	207, 209
Desmoulins	20
Drouin	191, 231, 232, 233, 236, 237, 238, 239, 240, 242, 249, 250, 253, 271
Ducluzeau	199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214
Dugès	20
Dujardin	20, 21, 50, 51, 54
Duval-Iflah	208
Egerton	232, 240, 250, 263
Ehrenberg	20, 22
Fabre	153, 158, 160
Fagot-Largeault	162, 163
Falk	215, 216, 217
Fantini	136
Faurot	106, 107, 108
Fischer	127, 134, 136, 139, 143
Flahault	247, 248, 254, 255, 256, 257
Forel	153, 156, 157
Frey	20, 45
Gay	20
Génermont	159, 204
Gerstfeld	20
Giard	20, 21, 35, 52, 54, 85, 86, 87, 123, 132, 134, 138, 139, 144, 145
Gill	20
Gilpin-Brown	119
Goerke	118
Gohau	123
Goodale	40
Goodland	232, 245, 246, 248
Gräffe	20

Grassé	138, 153, 154, 155, 157, 158, 160
Gray	20, 21, 23, 26, 33, 54
Greef	16, 20
Grube	20
Guille-Escuret	243
Günther	17, 20, 21, 33, 54, 78
Haeckel	144, 246, 247
Hancock	20
Heller	29, 48
Herklots	18, 20, 21, 31, 54
Hesse	20
Hodge	34
Hooper	214, 215, 216, 217, 220, 222
Hugenschmidt	182, 183, 184, 187
Jaussaud	134
Jeffreys	33
Jouan	17, 20, 21, 45, 46, 54
Keferstein	20, 46
Kemna	60, 102
Kingsland	232, 250, 263
Kostitzin	149, 152
Kowalewsky	20
Krohn	20
Kropp Roy	48
Kuhn	188
Kussmann	20
La Vergata	137
Lacaze-Duthiers	20, 21, 47, 52, 54, 96, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 140, 156, 178
Lamarck	138, 139, 142, 143, 168, 262
Lameere	61
Lancaster	20, 21, 33, 54
Le Cannellier	45
Lederberg	219
Lee	197, 198
Leidy	20, 21, 35, 36, 38, 40, 54
Lespès	17, 20
Leuckart	20, 21, 45, 54
Leydig	20, 21, 44, 45, 54
Littman	218, 221, 222
Loison	122, 137, 138, 141, 142, 167
Lovèn	20, 21, 32, 54, 55
Lutken	20, 21, 30
Mac Intosh	20, 21, 33, 54
Macdonald	20
Maeterlinck	153, 157, 158, 160

Maillard	48
Malaquin	113
Marshall	20
Martens	20, 43
Matagne	232, 246, 247, 250, 255
Maury	20
Metchnikoff	179, 181, 182, 184, 185, 186, 187, 206, 214, 215
Milne-Edwards	6, 20, 21, 47, 48, 54, 106, 129, 133, 167
Mitchell	200
Miura	196, 197, 212
Möbius	20, 21, 42, 43, 44, 54
Monod	163, 195
Morange	162, 163
Morizot	165, 168
Mourlon	61
Muller	17, 20
Musgrave	23
Odum	224, 225, 275
Oerstedt	20, 46
Packard	20
Pazzini	179
Pérez	106, 107, 132
Perrier	133, 134, 167, 168
Perru	5, 6, 8, 105, 161, 167, 168, 190, 191, 193, 194, 254, 272
Peters	18, 20, 21, 45, 54
Plateaux-Quenu	154, 155
Poreau	67, 94, 102, 107, 120, 123, 152, 153, 162, 166, 222, 253
Poupardin	207, 208, 209
Pradeu	228
Quoy et Gaymard	16, 20, 75
Rabaud	110, 111, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 126, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 162, 164, 165, 166, 168, 170, 171, 175, 178, 190
Radkewitz	20, 50
Raunkiaer	246
Read	224, 225
Reinhardt	17, 20, 21, 31, 54
Relman	219
Risso	17, 20
Roussel de Vauzème	20, 104
Rumphius	20
Ryder	36
Sacquet	201, 203, 207
Salles	160
Sanarelli	179, 180, 181, 182, 187
Sapp	6, 7, 231, 232

Sars	20, 21, 32, 42, 54
Savage	209, 210
Schmidt	20
Schottelius	214
Schulze	50
Schwendener	6, 167
Scudo	190
Semper	16, 18, 20, 21, 40, 41, 42, 43, 44, 54
Serres	5, 237, 238
Siebold	20
Simondon	151, 153, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171
Stappenbeck	214
Starr	119
Steenstrup	20, 21, 28, 29, 30, 54, 55, 59
Stimpson	20, 48
Strethill Wright	20, 33
Thomson	20, 21, 32, 33, 54
Thoreau	240
Thorell	20
Tirard	253, 256, 258
Tort	134, 137, 139, 143, 159
Vaillant	18, 20
Valenciennes	20, 21, 49, 50, 54
Van Dyck	52, 56, 60, 75, 121, 122
Van Tricht	96, 97, 98, 121
Venter	218, 219
Verril	20
Viré	123, 139
Warming	178, 232, 239, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 251, 252, 254, 258, 260, 263, 265, 268, 269, 271, 272
Wasmann	153, 155, 156, 157, 160
Willemoes-Suhm	20
Williams	119

Table des matières

Résumé	p. 3
Remerciements	p. 4
Introduction	p. 5
Partie I : Le commensalisme du dix-neuvième au vingtième siècle, un concept qui défie les théories transformistes ?	p. 14
Chapitre I <i>Les commensaux et les parasites dans le règne animal</i> de P. J. Van Beneden : étude critique	p. 15
1) Les exemples exhaustifs de commensalisme dans l'ouvrage <i>Les parasites et les commensaux dans le règne animal</i> de Pierre-Joseph Van Beneden	p. 15
2) Les auteurs cités sont-ils connus du zoologiste belge ?	p. 20
a) L'Europe du sud : José Vincente Barbosa du Bocage	p. 22
b) L'Europe du Nord : Danemark, Hollande, Suède, Norvège	p. 28
c) Le Royaume-Uni	p. 32
d) Les Etats-Unis	p. 35
e) L'Allemagne	p. 40
f) La France et la Belgique	p. 45
3) Un réseau scientifique étendu	p. 53
Chapitre II Etude du corpus textuel de Pierre-Joseph Van Beneden	p. 56
1) Les archives de Pierre-Joseph Van Beneden : contenu et utilisation	p. 61
2) Les écrits principaux de Pierre-Joseph Van Beneden sur le commensalisme	p. 67
3) Les études critiques de l'époque	p. 93
Chapitre III Le commensalisme et les théories transformistes du dix-neuvième jusqu'au milieu du vingtième siècle	p. 101

1) Le paradoxe des limites du commensalisme	p. 101
2) Le commensalisme et la zoologie expérimentale	p. 120
3) Le commensalisme et le néo-lamarckisme	p. 137
Chapitre IV Le commensalisme, l'individu, l'individuation	p. 153
1) Le commensalisme chez les Hyménoptères	p. 153
2) L'individu et l'individuation selon Gilbert Simondon, un questionnement philosophique du commensalisme ?	p. 161
Partie II : Les modèles du commensalisme : construire une science. Microbiologie – Ecologie	p. 174
Chapitre V Le commensalisme : un concept qui défie le temps, l'exemple de la microbiologie	p. 175
1) La microbiologie du milieu du dix-neuvième siècle au milieu du vingtième siècle : quelle place pour le commensalisme ?	p. 177
a) Giuseppe Sanarelli (1864-1940) – André Chantemesse (1851-1919) – Fernand Widal (1862-1929)	p. 179
b) Arthur Hugenschmidt (1862-1929)	p. 182
c) Elie Metchnikoff (1845-1916)	p. 184
2) Le commensalisme en microbiologie durant la première moitié du vingtième siècle : les modélisations mathématiques	p. 187
3) Le commensalisme expérimenté : le saut technologique de la seconde moitié du vingtième siècle	p. 199
4) Le tractus gastro-intestinal : étude de la flore microbienne commensale de l'homme à partir des années 1970	p. 209
5) La problématique du commensalisme et de la pathogénicité durant le dernier quart du vingtième siècle et le vingt-et-unième siècle : l'avènement de la génétique moléculaire et de l'immunologie au sein de la microbiologie	p. 218
Chapitre VI L'écologie : une science en mosaïque cristallisée par le concept de commensalisme ?	p. 229
1) Le commensalisme et les travaux de Pierre-Joseph Van Beneden vus par les historiens de l'écologie actuels	p. 229
2) Le commensalisme en écologie : Warming « passeur » du concept	p. 239

a) Définir les « racines » de l'écologie	p. 239
b) L'intégration du terme et du concept de commensalisme en écologie	p. 242
c) Du concret à l'abstrait, l'écologie comme science en mosaïque	p. 250
3) Le commensalisme de 1900 à 1930 au sein de l'écologie émergente, une disparition ?	p. 253
a) L'école de Zurich-Montpellier depuis Charles Flahault et le commensalisme	p. 254
b) Cowles et Clements, quelle place pour le commensalisme ?	p. 263
4) Le concept de commensalisme au sein de la cristallisation de l'écologie	p. 272
Conclusion	p. 276
Bibliographie Partie I	p. 281
Bibliographie Partie II	p. 297
Annexe A	p. 307
Annexe B	p. 320
Annexe C	p. 338
Table des figures	p. 341
Index des noms propres	p. 344
Table des matières	p. 349