

COMMENSALISME, MUTUALISME, PARASITISME, UNE PREUVE DE L'EVOLUTION POUR ETIENNE RABAUD?

BRICE POREAU

Laboratoire Sciences et Société, Historicité, Education, Pratiques (S2HER, Francia)

Soutenu par la Région Rhône-Alpes

Résumé

Le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme sont des notions théorisées en particulier par Pierre Joseph Van Beneden en 1875. Pour de nombreux zoologistes de la fin du XIX^{ème} siècle, début du XX^{ème} siècle, il s'agit d'éléments particulièrement intéressants pour démontrer l'Evolution. Ainsi, dans un contexte néolamarckien, Maurice Caullery exprime que le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme sont une preuve de l'Evolution. Mais d'autres auteurs, pourtant eux aussi néolamarckiens, n'expriment pas un avis aussi tranché, en particulier Etienne Rabaud, dont les travaux ont été peu étudiés en histoire des sciences. Ce biologiste, élève de Camille Dareste, propose une théorie transformiste avec plusieurs caractéristiques. Comment le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme vont-ils s'insérer dans cette théorie néolamarckienne? Si Etienne Rabaud, à la différence de Caullery, ne voit pas le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme comme preuve de l'Evolution, il apporte une réponse plus pragmatique sur les facteurs contingents de création du groupe, d'une société, dans laquelle une théorie du comportement est envisageable.

Abstract

Commensalism, mutualism and parasitism were developed particularly in the theory of Pierre Joseph Van Beneden in 1875. For a lot of biologists of the end of the nineteenth century and the beginning of the twentieth century, these concepts are really interesting in order to determine a sense of Evolution. In this situation, with a neolamarckian point of view in the field of biology, Maurice Caullery, a French biologist, expressed that commensalism; mutualism and parasitism are a proof of Evolution. Nevertheless, for others authors, there are no evidence that these three concepts are a genuine proof of Evolution, and particularly for Etienne Rabaud, French biologist—there are, actually, very few studies on this author. This biologist, student of Camille Dareste, put forward a theory of transformism with some features. But what is the place of commensalism, parasitism and mutualism in the theory of transformism of Rabaud? If Etienne Rabaud, contrary to Caullery, doesn't develop commensalism, mutualism and parasitism as a proof of Evolution, he gives a different answer about the elements of the formation of a Society of animals. In this Society of species, a theory of behavior of animals is possible.

Mots-clés: Biologie, Zoologie, Évolution, France, 19^e-20^e Siècles, Commensalisme, Parasitisme, Mutualisme, Etienne Rabaud, Maurice Caullery.

Keywords: Biology, Zoology, Evolution, France, 19th-20th Centuries, Commensalism, Parasitism, Mutualism, Maurice Caullery, Etienne Rabaud.

Palabras clave: Biología, Zoología, Evolución, Francia, Siglos XIX-XX, Comensalismo, Parasitismo, Mutualismo, Maurice Caullery, Etienne Rabaud.

Recibido el 10 de noviembre de 2010 – Aceptado el 21 de febrero de 2011

1. INTRODUCTION

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 » [LA VERGATA, 1996, p. 3187].

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'évolution (...)* [LA VERGATA, 1996, p. 3185].

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 évolution [LOISON, 2010, p. 12].

Ainsi, le développement du néo-lamarckisme français ne sera pas aussi conceptuel qu'aux Etats-Unis à la fin du XIX^e siècle. Mais dans les années 1917 à 1946, après « une crise du transformisme » de 1900 à 1917, s'opère une « induration de la pensée néolamarckienne » [LOISON, 2010, p. 24], faisant suite à la première guerre mondiale, en particulier marquée par un biologiste en France: Etienne Rabaud. Cet élève de Dareste, 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.

Le commensalisme est un concept défini en biologie et en particulier en zoologie par Pierre Joseph Van Beneden dans son ouvrage de 1875 *Les commensaux et les*

parasites dans le règne animal, durant la période du développement du néo-lamarckisme américain notamment et du développement des thèses de Weismann en parallèle. Dans son livre premier, voici ce que précise Van Beneden au sujet du commensalisme:

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 [VAN BENEDEN, 1875, p. 15].

Si le biologiste donne une définition assez précise du commensalisme comme deux espèces interdépendantes dont l'une demande « une simple place à bord », il note déjà la difficulté de vérifier ce « concept » dans la réalité biologique. Notamment, comment différencier le commensalisme du parasitisme où le parasite peut détruire son hôte? Cette différence pose la question de l'émergence du concept « commensalisme » dans une période où les biologistes, notamment en France, restent sur des positions néolamarckiennes.

De même sur le mutualisme, Van Beneden note au début du livre deuxième:

Dans ce chapitre, nous réunissons des animaux qui vivent les uns sur les autres, sans être ni parasites ni commensaux: plusieurs d'entre eux se remorquent, d'autres se rendent des services mutuels, d'autres exploitent, d'autres se prêtent un abri et enfin il en existe qui ont entre eux des liens sympathiques qui les rapprochent toujours les uns les autres. On les confond habituellement avec les parasites ou les commensaux [VAN BENEDEN, 1875, p. 69].

Ici, Van Beneden dénote aussi la difficulté de différencier en pratique le commensalisme du phénomène de mutualisme et de 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'Évolution: 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'Évolution, ceux qu'offre le parasitisme» [CAULLERY, 1931, p. 144]. Et il poursuit:

Le fait même du parasitisme implique, en effet, *a priori*, presque nécessairement l'Évolution. On ne se représente pas, dans la conception créationniste, la création spéciale et délibérée d'espèces parasites [CAULLERY, 1931, p. 145].

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 du parasitisme. *Est-ce qu'Etienne Rabaud va développer le parasitisme, le mutualisme et le commensalisme comme preuve de l'Evolution?*

Avant de pouvoir saisir l'intérêt de sa vision néo-lamarckienne de ces trois concepts, il faut préciser qui était Etienne Rabaud et dans quel contexte scientifique il évoluait.

2. L'APPROCHE NÉOLAMARCKIENNE D'ETIENNE RABAUD (1868-1956)

Possédant une double formation, Etienne Rabaud débute comme préparateur au laboratoire de Tératologie de Dareste de 1894 à 1899.

Médecin et biologiste français, né à Saint-Affrique, mort à Villemade. 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 morganiennne. 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 pré-déterminisme 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 spécifiques [FISCHER, 1996, p. 3605].

Les travaux de Delage ont particulièrement influencé Dareste et son élève Rabaud:

En fin de compte la sélection naturelle empêche l'espèce de « déchoir »; elle élimine les malformés et les malades. En revanche, la variation individuelle forte ne peut conduire que très exceptionnellement à la formation d'espèces nouvelles. Cette variation amène un avantage ou un désavantage —donc il y a prise pour la sélection naturelle— et peut produire des races tératologiques (basset, bouledogue... Cf le prolongement de ce concept, qui a conduit Dareste et Rabaud à l'espèce tératologique) [FISCHER, 1979, p. 453].

Rabaud travaille donc dans le laboratoire de Dareste puis 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 discipline. »

[FISCHER, 1996, p. 3604]. 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:

L'influence de Lamarck sur la proposition de Léon Donnat est à peine déguisée: le titre proposé est directement claqué sur la « Philosophie Zoologique » parue en 1809. Ceux que l'on commence à appeler les « Néo-lamarckiens » sont représentés, en particulier, par Haeckel à Iéna; il n'est donc pas pensable pour un Français de négliger les théories de « l'illustre » Lamarck. 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 proposition [VIRE, 1979, p. 379].

Il faut à présent noter que pour Rabaud, l'approche expérimentale est primordiale dans ses recherches en biologie, notamment sur le transformisme. 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 France et l'Allemagne. Cette défaite française appelle à un renouveau de la science, c'est ainsi que le voit par exemple Henri de Lacaze-Duthiers, qui fonde alors en 1872 *Les Archives de zoologie expérimentale et générale*. Dareste 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.

Trop longtemps, il faut bien l'avouer, les controverses n'ont eu pour élément que des faits en quelque sorte statiques dont les liaisons ne comportaient pas le degré de nécessité suffisante pour entraîner toutes les convictions. Seule la recherche expérimentale peut fournir un ensemble de données dépendant d'un déterminisme assez rigoureux pour permettre de décider entre les opinions en présence. C'est très lentement, et comme à regret, que les biologistes ont pénétré dans la voie expérimentale; mais à l'heure actuelle, le pas décisif étant franchi, les acquisitions se succèdent avec une satisfaisante rapidité. 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 brutales [RABAUD, 1911, préface, p. III].

Puis il poursuit:

L'expérience acquiert ainsi une véritable et très grande portée. Pour la saisir tout entière, le biologiste est constamment conduit à descendre dans les plus menus détails. Quoiqu'il paraisse parfois s'y perdre et devenir incapable d'apercevoir ensuite l'ensemble, les détails seuls et parfois les détails infimes, lui fournissent les renseignements précis, contrôlés ou contrôlables, qui forment la matière de sa recherche. Aussi bien, dans ce dédale, il ne risque point de s'égarer; il conserve toujours un fil conduc-

teur —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 conséquences [RABAUD, 1911, préface].

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 néolarmarckien:

Au demeurant, cette complexité du milieu ne doit-elle pas s'envisager encore à un autre point de vue, et n'est-ce point s'arrêter au seuil des phénomènes que d'examiner les composants indépendamment les uns des autres? La complexité du milieu ne tiendrait-elle pas autant à l'interdépendance qu'au nombre de ses composants? En effet, on doit concevoir les éléments du milieu comme réalisant un ensemble tel que le changement de l'un se répercute aussitôt sur tous les autres. A tout instant, chaque composant influe sur l'ensemble des autres et subit leur influence, de sorte qu'il n'existe pas de barrière précise et que l'on ne peut véritablement jamais dire à quel moment l'un devient distinct de l'autre. L'organisme ne fait pas exception. Composant du milieu (...) Notre étude devient alors celle des interactions d'un complexe: celui-ci sera, dans le cas de l'organisme, le complexe organisme×milieu [RABAUD, 1911, p. 10].

Loison va plus loin en précisant que deux notions, liées au milieu, vont permettre le développement des théories néolarmarckiennes françaises:

Le néolarmarckisme, selon nous, renvoie certes nécessairement à l'une ou l'autre de ces acceptions (souvent les trois), mais les subordonne toutes au processus d'acquisition individuelle des variations. Hiérarchiquement, le phénomène important est d'abord la capacité d'acquérir, à l'échelle de l'organisme individuel, voire du protoplasme (la substance cellulaire fondamentale), des caractères nouveaux, et ensuite, mais secondairement seulement, de les transmettre par hérédité. Toute théorie néolarmarckienne s'articule donc nécessairement autour de deux notions: celle de plasticité et celle d'hérédité [LOISON, 2010, p. 14].

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 néolarmarckienne 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 travaux.

Or, si, dans les conditions habituelles, des individus semblables se développent d'une manière comparable et de façon à donner l'illusion d'une irréductible nécessité, les résultats sont tout autres dans

des conditions inaccoutumées. L'examen de ces résultats et des circonstances qui les ont fait naître nous renseignent alors sur le sens des dispositions morphologiques et leur valeur essentielle. Par cet examen, nous pénétrons en quelque mesure dans la connaissance de l'organisme vivant, but vers lequel tendent constamment tous les efforts. L'étude de la Tératogénèse dépasse, en effet, le cadre un peu restreint de l'embryologie morphologique pure; les données qu'elle fournit projettent quelque clarté sur les phénomènes de variation et d'hérédité, c'est-à-dire sur l'origine et l'évolution des êtres [RABAUD, 1914, p. 3].

L'intérêt des travaux en tératogénèse chez Rabaud provient de Camille Dareste, pour lequel il a été préparateur. Dareste est un représentant du néolamarckisme français à la fin du XIX^{ème} siècle, qui se poursuit à travers les théories de Rabaud, ce dernier note dans la préface de son ouvrage:

En développant mes idées personnelles et en tâchant de montrer la grande portée des faits tirés de l'embryologie expérimentale, je me garde d'oublier que chacun de nous procède du passé. Si donc, sur bien des points, je me sépare des maîtres de la Tératologie, les deux Geoffroy Saint Hilaire et Camille Dareste, je n'oublie pas qu'ils furent mes initiateurs, et je ne cesse pas, un instant, de conserver pour leur mémoire, le plus grand respect et la plus vive reconnaissance pour ce qu'ils m'ont donné. Je garde tout particulièrement un souvenir affectueux et durable des années fructueuses que j'ai passées auprès de C. Dareste [RABAUD, 1914, p. 3].

Effectivement, si Rabaud se détache de Dareste de par les nouvelles observations faites en tératologie et en tératogénie, il poursuit néanmoins la volonté d'étudier l'évolution par la 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 tératogénie; 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 apparition [GUINARD, 1893, pp. IX-X].

Rabaud mentionne effectivement la préoccupation de Dareste d'aller au-delà de la simple description des malformations.

En outre, à côté et au-dessus de l'étude des processus embryonnaires à laquelle conduit l'examen des variations, il importe d'envisager les facteurs et les résultats. Les questions les plus importantes se présentent alors. Entre toutes, celle de la valeur évolutive des variations observées. Sans doute, il est habituel de considérer cette question comme appartenant au domaine de la biologie générale. Je n'y contredis point; il s'ensuit simplement que ce domaine et celui de la Tératogénèse se confondent à cet égard, et que l'on ne peut aborder l'un sans toucher immédiatement à l'autre. Dareste depuis longtemps (1867) avait clairement perçu le rôle des variations tératologiques touchant l'évolution et, il y est revenu à diverses reprises (1888, 1891) [RABAUD, 1914, p. 19].

Ce travail se fait aussi en collaboration avec Le Dantec:

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 caractère [LOISON, 2010, p. 175].

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'étude des « moyens de défense » nous a fait entrer, par la voie d'un cas particulier, dans l'examen de la sélection en tant que procédé général d'évolution. Nous avons constaté que la sélection n'entre pas en jeu au cours de l'interaction des organismes les uns avec les autres, ou n'y entre que d'une manière accessoire. Mais, ce résultat acquis ne saurait être généralisé sans autre examen. (...) Si Darwin, en effet, ne voyait les individus que dans leurs rapports avec l'environnement, Weismann, puis W. Roux ont envisagé les rapports réciproques des parties constitutives des organismes. Le problème ne change évidemment pas; il n'est que transposé et le thème général de la discussion reste exactement le même [RABAUD, 1920, p. 402].

Si l'évolution est ainsi une préoccupation majeure dans les études de Rabaud, comment va-t-il aborder ce concept?

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 dont nous devons tenter d'analyser; c'est lui qui est inclus dans l'œuvre de Lamarck (...) [RABAUD, 1920, p. 418].

Dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* de 1907, bulletin créé notamment par Alfred Giard, les discours d'ouverture des cours de zoologie donnés au Museum d'Histoire naturelle ont été publiés. Voici ce que Lamarck précise dans son discours du 21 floréal an 8:

Il paroît, comme je l'ai déjà dit, que du temps et des circonstances favorables sont les deux principaux moyens que la nature emploie pour donner l'existence à toutes ses productions. On sait que le temps n'a point de limite pour elle, et qu'en conséquence elle l'a toujours à sa disposition. Quant aux circonstances dont elle a eu besoin et dont elle se sert encore chaque jour pour varier ses productions, on peut dire qu'elles sont en quelque sorte inépuisables. Les principales naissent de l'influence des climats, des variations de température de l'atmosphère et de tous les milieux environnans, de la diversité des lieux, de celle des habitudes, des mouvemens, des actions, enfin de celle des moyens de vivre, de se conserver, se défendre, se multiplier, &c. &c. [*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1907, p. 27].

Rabaud reprend donc chez Lamarck 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) [FISCHER, 1996, p. 3605], fait suite à l'analyse de l'adaptation faite en 1911:

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 non [RABAUD, 1911, p. 65].

Puis il poursuit sur la sélection:

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 paroît d'une évidence telle que l'exprimer revient presque à exprimer un truisme [RABAUD, 1911, p. 69].

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, Rabaud quitte sa chaire de biologie, qui ne sera pas renouvelée, mais remplacée par une chaire d'analyse et mesures chimiques, occupée par M. Guichard [FISCHER, 1996, p. 3605].

Il va effectivement évoquer le débat entre Lamarck et Darwin, dans la cinquième partie du troisième tome sur *la genèse du monde vivant*. Il note:

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 primaires [RABAUD, 1934, p. 744].

Mais déjà en 1912, dans un article sur les larves parasitées, Rabaud dénonce la sélection vue par Darwin:

Admettons-nous l'idée que le parasite retire avantage ou désavantage du changement de l'habitat de son hôte? On peut toujours interpréter un phénomène dans le sens utilitaire, en supposant, par définition, qu'un phénomène est toujours utile à quelqu'un ou à quelque chose. Dans le cas actuel, cependant, le raisonnement darwinien manque d'un appui sérieux: un « avantage » ne persiste que dans la mesure où il est héréditaire: parmi d'autres qui seraient inutiles ou nuisibles, un comportement « utile » déterminerait la survie des individus, tous les autres disparaissant. Aux générations suivantes, la majeure partie des individus, sinon tous, seraient doués du comportement « utile »: chaque fois les autres individus disparaîtraient sans descendants, de sorte qu'il finirait par ne plus y avoir que des individus à comportement « utile ». Or quand il s'agit de chenilles parasitées, destinées à disparaître sans progéniture, on se demande comment s'opérerait la sélection [RABAUD, 1912, p. 10].

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 connaissons [RABAUD, 1934, p. 762].

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:

- 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?

3. LE COMMENSALISME COMME FACTEURS CONTINGENTS, LE PARASITISME COMME ANALYSE D'UN MILIEU

Le parasitisme est 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 ses schémas, tout en préservant l'unité doctrinale d'une représentation des milieux et de leur pouvoir morphogénique [CONRY, 1974, p. 307].

Puis Yvette Conry rajoute dans une note de bas de page:

Ainsi pour Giard, les travaux sur le parasitisme, l'acclimatation dans le règne végétal chez Constantin ou Bonnier, la médecine pour J. Guérin ou Durand de Gros [CONRY, 1974, p. 307].

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:

Tous les procédés de défense peuvent se classer en trois catégories: 1° l'animal cherche à éviter l'attaque et à passer inaperçu, soit en menant une vie cachée ou souterraine, soit en se confondant avec le milieu qui l'entoure (homochromie), ou encore en mimant d'autres animaux bien défendus (mimétisme) de façon à profiter de la confusion et à être laissé de côté; 2° l'animal ne craint pas d'être vu, mais se munit alors de défenses capables d'arrêter les assaillants, moyens mécaniques (cuirasse, piquants, etc.), chimiques (odeurs, poisons, produits caustiques), électriques, etc.; 3° des espèces mal défendues s'associent avec d'autres animaux mieux pourvus (symbiose et commensalisme) [CUENOT, 1901, p. 7].

Comment Cuénot définit-il alors le commensalisme et la symbiose? Il mentionne:

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 rapidement [CUENOT, 1901, p. 15].

Dans son ouvrage de 1920, après une étude sur le parasitisme, Rabaud développe une théorie totalement différente de Cuénot, remettant en cause le parasitisme en général comme « moyen de défense ». Il cite donc Lucien Cuénot comme antithèse, et va expliciter son point de vue, avec le style d'écriture qui lui est propre :

En conséquence, ni les sécrétions antitoxiques, ni les formations gallaires ne répondent à la conception des « moyens de défense ». Les uns et les autres se ramènent à ceci, que la pénétration d'un parasite détermine un changement notable dans l'état général de son hôte. Le changement peut nuire au parasite, il peut le favoriser ou lui être indifférent en raison de contingences diverses, qu'il faudrait chaque fois préciser. En aucun cas ce changement n'est une « défense » ayant donné prise à la sélection, ni du côté de l'hôte ni du côté de l'agresseur. Encore moins faut-il y voir l'œuvre d'une finalité prévoyante, ayant minutieusement équilibré avantages ou inconvénients de manière à favoriser tantôt l'hôte et tantôt le parasite, pour permettre à chacun d'eux de vivre et de se perpétuer [RABAUD, 1920, p. 396].

Dès 1911, Rabaud introduit la notion de facteurs contingents comme nécessité à l'approche du parasitisme.

Que les êtres vivants agissent à tout instant les uns sur les autres, cela ne fait, semble-t-il, aucun doute. Cette interdépendance apparaît comme une nécessité à quiconque observe attentivement. Les plantes, en effet, et les animaux qui vivent dans un district n'ont pas seulement entre eux des relations de simple voisinage, ils puisent, directement ou indirectement, aux mêmes sources les matériaux nutritifs; ainsi sont à chaque instant soulevés des conflits qui se déroulent et se résolvent généralement sans bruit [RABAUD, 1911, p. 210].

Il poursuit:

Quoique l'observation pure, même l'observation biologique bien menée, ne paraisse pas pouvoir conduire à une connaissance suffisante des processus, cependant tout un ensemble de données nous mettent actuellement en mesure de considérer le parasitisme sous ses diverses formes, comme une conséquence immédiate du « milieu biologique »; Malgré tout, en dehors de l'expérience, nous n'apprendrons probablement rien de positif [RABAUD, 1911, p. 215].

Rabaud reprend donc ici l'une des trois caractéristiques que nous avons évoquées sur sa théorie transformiste: la nécessité de l'expérience (au sens expérimentation). 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. Il note:

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 leurs moyens de défense, et sont devenus pour ainsi dire insensibles au contact plus ou moins rude de leurs compagnons [CUENOT, 1901, p. 16].

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'utilité [RABAUD, 1920, p. 393].

En revanche, Rabaud va établir une vision tout à fait particulière, faisant suite à sa théorie transformiste. Il s'agit des facteurs contingents, et tropismes. Pour lui, si deux espèces interagissent, il s'agit simplement d'une nécessité due au fait que les espèces se côtoient. Il écrit:

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 complexes [RABAUD, 1920, p. 348].

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 cas. [RABAUD, 1920, p. 348].

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, commens-

salisme), 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. Concernant la densité, il mentionne:

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 victime [RABAUD, 1920, p. 368].

Quant à la quantité:

Cette condition ne suffit cependant à produire ce résultat que si le nombre des agresseurs ne dépasse pas une certaine quantité, variable suivant les cas et toujours relative à celui des victimes. Si la quantité des premiers augmente et dépasse très sensiblement celle des seconds, les chances de rencontre se multiplient, naturellement dans une proportion correspondant, aussi bien pour les isolés que pour les groupes [RABAUD, 1920, p. 371].

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'explicite absolument pas dans cet ouvrage le passage de l'individu au groupe. Le parasitisme, mutualisme et 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 considérée [RABAUD, 1912, p. 11].

L'individu 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 en 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 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 bévue 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; que, souvent, elles s'introduisent dans les calculs à notre insu. Tout incite donc à la plus grande prudence [RABAUD, 1935, p. 96].

Mais la mathématisation des notions de groupe, en particulier dans le parasitisme ou le mutualisme, reste un élément important, pris en compte par Rabaud.

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 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 parasite [RABAUD, 1912, p. 12].

Comment est vu le commensalisme par rapport au « comportement »?

Il mentionne en 1937, dans son ouvrage sur les sociétés animales l'exemple du Pagure et de l'Actinie, célèbre exemple de commensalisme développé par Caullery, mais aussi par Charles Pérez, et déjà, Pierre-Joseph Van Beneden l'évoque, puis, pour ces systèmes associatifs, Rabaud évoque les Fourmis, comment voit-il alors apparaître le commensalisme? :

L'inter-attraction paraît s'établir uniquement entre le Pagure et l'Actinie; la présence de plusieurs Actinies sur une seule coquille ne signifie nullement qu'elles s'attirent entre elles. Indépendamment capturées par le même Pagure, elles vivent l'une vis-à-vis de l'autre en complète indifférence: le lien social existe, avant tout, entre Crustacé et Polype; à supposer qu'il existe entre les Polypes, il ne se manifesterait que secondairement: la société s'établit entre animaux différents, en cela consiste la *Société composite*. Suivant toute apparence, le plus grand nombre de faits de commensalisme se ramène à la même explication, notamment le commensalisme des animaux « myrmécophiles », qui habitent les fourmilières. (...) Ils subissent donc, suivant toute vraisemblance, une influence attractive venant des Fourmis. Attraction d'ailleurs, sans intérêt, car les fourmilières ne leur procurent pas des moyens spéciaux d'existence. 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 compte [RABAUD, 1937, p. 128-129].

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 Société [RABAUD, 1937, p. 129].

C'est en 1949 que Rabaud développe sa thèse sur le comportement dans son ouvrage *L'instinct et le comportement animal* 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 chez un philosophe français comme Gilbert Simondon. 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. En effet:

De l'étude que nous avons entreprise sur la place du vivant dans la théorie de l'individuation simondonienne, nous avons démontré qu'en 1958 lors sa thèse *L'individu et sa genèse physico-biologique*, il y a une source unique dans le domaine de la biologie qui est Etienne Rabaud, et en particulier le premier chapitre de son ouvrage *Zoologie biologique*, « des phénomènes de reproduction [POREAU, 2010, p. 58].

L'étude de la philosophie de Simondon retrouve le néolamarckisme de Rabaud dans son approche tant biologique que psychologique:

Le phénomène du « glissement du biologique au psychologique » est primordial pour la suite d'une étude de Simondon, et en particulier, une étude de l'homme et de la technique. Le glissement permet de garder une conception néolamarckienne adaptée aux nouvelles théories psychologiques émergentes. Nous avons essayé de le démontrer par l'exemple des illustrations utilisées en psychologie, reprenant des études animales, selon une vision macroscopique, acceptant une interaction avec le milieu [POREAU, 2010, p. 59].

Cependant, le commensalisme, le mutualisme et le parasitisme sont totalement détachés de cette persistance du néolamarckisme dans les années 1960 en France.

4. CONCLUSION

Pour Etienne Rabaud, le parasitisme, le commensalisme et le mutualisme ne sont pas uniquement des preuves de l'évolution. En effet, Rabaud considère qu'il y a un aspect évolutif 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'évolution. (...) En d'autres circonstances, chez d'autres Mollusques, le déroulement existe comme disposition durable; sans lui attribuer comme origine l'action d'un agent analogue à celui qui intervient chez la Littorine, on peut cependant penser qu'il répond à des conditions assez voisines. On sait, en outre, que le déroulement accidentel, tératologique, se rencontre chez divers Gastéropodes, chez le *Helix*, en particulier. Ainsi, sous l'action du parasitisme interne, des variations sont produites chez l'hôte, et il n'est pas absurde de les considérer comme évolutives [RABAUD, 1911, p. 218-219].

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 nombreux [RABAUD, 1911, p. 219].

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, les éléments physico-chimiques et physiologiques, ainsi que les tropismes (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. En effet, Rabaud ne reconnaît pas nécessairement le commensalisme comme concept réel en biologie (exemple de *Nereis fucata*). 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 Kostitzin, 1937) tout en gardant une juste mesure sur la valeur des travaux abordés.

BIBLIOGRAPHIE

- CAULLERY, M. (1931) *Le problème de l'évolution*. 1ère édition, Paris, Payot.
- CONRY, Y. (1974) *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*. 1ère édition, Paris, Vrin.
- CUENOT, L. (1901) *Les moyens de défense dans la série animale*. «section du biologiste», 1ère édition, Paris, Gauthier-Villars, Masson.
- FISCHER, J.-L. (1979) «Yves Delage (1854-1920)». In: J. Roger (dir.) «Les néo-lamarckiens français». *Revue de synthèse*, 95-96, 443-461.
- FISCHER, J.-L. (1996) «RABAUD Etienne». In: P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*. 1ère édition, Paris, PUF, 3604-3605.
- GOHAU, G. (1979) «Alfred Giard (1846-1908)». In: J. Roger (dir.) «Les néo-lamarckiens français» *Revue de synthèse*, 95-96, 393-406.
- GUINARD, L. (1893) *Précis de tératologie. Anomalies et monstruosités chez l'homme et chez les animaux*. 1ère édition, Paris, Baillière.
- KOSTITZIN, V. A. (1937) *Biologie mathématique*. 1ère édition, Paris, Colin.
- LAMARCK, (de) J.B. (1907) «Discours d'ouverture». *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 40, 21-157.

- LA VERGATA, A. (1996) «Néo-lamarckisme». In: P. Tort, *Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution*, 1^{ère} édition, Paris, PUF, 3185-3202.
- LOISON, L. (2008) *Les notions de plasticité et d'hérédité chez les néolamarckiens français (1879-1946)*. Thèse de doctorat, Université de Nantes.
- LOISON, L. (2010) *Qu'est-ce que le néolamarckisme?* 1^{ère} édition, Paris, Vuibert.
- POREAU, B. (2010) *La pensée biologique du milieu du XIX^e siècle à 1970 dans la philosophie de Gilbert Simondon*. Mémoire de Master recherche, Université Lyon.
- RABAUD, E. (1911) *Le transformisme et l'expérience*. «Nouvelle Collection scientifique», 1^{ère} édition, Paris, Félix Alcan.
- RABAUD, E. (1912) «Le comportement des larves parasitées». *Bulletin de la société philomathique de Paris*, IV(1-2), 1-12.
- RABAUD, E. (1914) *La tératogénèse*. 1^{ère} édition, Paris, Octave Doin.
- RABAUD, E. (1920) *Eléments de biologie générale*. 1^{ère} édition, Paris, Félix Alcan.
- RABAUD, E. (1934) *Zoologie biologique*. 1^{ère} édition, Paris, Gauthiers-Villar, 3 vols.
- RABAUD, E. (1935) «Mathématique et biologie». *Bulletin de la société zoologique de France*, 60, 93-103.
- RABAUD, E. (1937) *Phénomène social et sociétés animales*. 1^{ère} édition, Paris, Félix Alcan.
- RABAUD, E. (1941) *Introduction aux sciences biologiques*. 1^{ère} édition, Paris, Armand Colin.
- RABAUD, E. (1949) *L'instinct et le comportement animal*. 1^{ère} édition, Paris, Armand Colin, 2 vols.
- ROGER, J. (1979) «Présentation». In: J. Roger (dir.) «Les néo-lamarckiens français». *Revue de synthèse*, 95-96, 279-282.
- VAN BENEDEN, P.J. (1875) *Les commensaux et les parasites dans le règne animal*. «Bibliothèque scientifique internationale», 1^{ère} édition, Paris, Germer Baillière.
- VIRE, M. (1979) «La création de la chaire d'Etude de l'« Evolution des êtres organisés » à la Sorbonne en 1888». In: J. Roger (dir.) «Les néo-lamarckiens français». *Revue de synthèse*, 95-96, 377-392.
- WELLMANN, K. (1979) «Félix Le Dantec et le néo-lamarckisme français». In: J. Roger (dir.) «Les néo-lamarckiens français». *Revue de synthèse*, 95-96, 423-442.