

Cent-cinquante ans de la Société zoologique de France (1876-2026)

Coordonnateur : Jean-Loup d'Hondt

Avant-Propos

Jean-Loup d'HONDT
(Ancien président et ancien secrétaire général de la Société zoologique de France)

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant »,
55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

La Société zoologique de France, à l'origine réunissant des amateurs et de nos jours ne regroupant pratiquement plus que des professionnels, célébrera le 8 juin 2026 le cent-cinquantième anniversaire de sa fondation, en 1876, intervenue en présence d'une trentaine de personnes (de rares zoologistes professionnels et une grande majorité d'amateurs), réunis dans l'appartement d'un chasseur de fauves, situé quai des Grands-Augustins, sur les quais de Seine à Paris. Une longévité de 150 ans correspond bien évidemment à l'arrivée à un âge respectable, mais ne constitue pas un record dans le cas de la France, La Société zoologique de France est en effet la cadette d'une douzaine d'aînées, dont certaines d'entre elles sont toujours très actives et continuent à laisser leur trace dans l'histoire, que la Zoologie ait été pour elles une vocation privilégiée, où qu'elle n'ait représenté pour elles qu'une préoccupation plus secondaire parmi d'autres. Il s'agit, en plus de certaines des Académies régionales et normalement pluridisciplinaires, comme par exemple celles de Bordeaux ou de Nancy, de deux des associations nationales de sciences naturelles (partiellement la Société philomathique de Paris, fondée en 1788, et totalement la Société entomologique de France en 1832) et de 10 sociétés locales, dont les plus importantes sont la Société Linnéenne de Bordeaux (1818) et la Société Linnéenne de Lyon (1822). Si l'on fait exception des Académies, la Société zoologique de France est chronologiquement la 13^{e} association de notre pays par ordre d'ancienneté.

Selon ses statuts, la Société zoologique de France a pour but « de concourir par les travaux de ses membres aux progrès de la zoologie dans tous les domaines et de propager le goût des études zoologiques ». Ses moyens d'action sont ses publications, le financement de missions, l'organisation de congrès, de conférences, de colloques, d'expositions et l'attribution de prix et de récompenses. Elle comprend des membres actifs, des membres donateurs, des membres à vie, des membres honoraires et des membres bienfaiteurs ; il n'est pas prévu de décerner le titre de président d'honneur. Les membres de son Conseil d'administration sont des bénévoles ; il existe des commissions administratives spécialisées. Son effectif maximum de 800 membres a été atteint en 1988. Depuis 1893, elle organise chaque année dans une ville différente son congrès annuel, les Journées annuelles de la Société zoologique de France, ouvertes aux zoologistes étrangers. Actuellement, ses publications sont au nombre de deux, les *Mémoires de la Société zoologique de France*, sans périodicité fixe, et le *Bulletin de la Société zoologique de France*, annuel. Elle s'intéresse à la totalité des groupes animaux (soit les 45 embranchements reconnus, en plus des Protistes), indépendamment de la discipline abordée et des techniques d'approche et des champs disciplinaires mis en oeuvre : morphologie, anatomie, histologie, cytologie, génétique, écologie, éthologie, embryologie, biologie du développement, phylogénie, évolution, à certains points de vue biochimie, physiologie et paléontologie.

La place de la Société zoologique de France, association polyvalente réunissant l'ensemble de la collectivité des zoologistes pratiquant une même discipline dans toute sa diversité thématique et biologique, est à considérer à la lumière d'une période difficile pour la connaissance en tant que valeur culturelle et patrimoniale, où les sciences naturelles sont devenues une matière à option dans l'enseignement secondaire. Ceci est paradoxal puisque la défense de la nature et de la biodiversité (qu'il convient d'abord d'identifier, de répertorier, et de connaître le fonctionnement), ainsi que la protection de l'environnement, sont des priorités de la société actuelle, et répondent par ailleurs à un besoin de

connaissance et à un appétit affectif de la collectivité humaine. Mais le tort de la Zoologie est surtout de relever de la recherche fondamentale, d'être essentiellement un enrichissement culturel, bien plus que de constituer un bien et un investissement lucratifs. La Zoologie n'est pas un facteur de rentabilité pécuniaire immédiate ou à court terme, et une époque où prédomine la recherche effrénée du profit par tous les moyens et sans autre considération. La Zoologie occupe pourtant une place essentielle dans des domaines tels que l'agronomie (Zoologie agricole), la protection des cultures contre les ravageurs, l'exploitation des océans, l'évolution climatique, la connaissance et l'éradication des différents types d'espèces parasites, la bio-érosion, la surveillance de la qualité des milieux, l'obtention et le test de substances bio-parmaceutiques, les ressources alimentaires (qualitativement et quantitativement) et tant que stocks existants, pour leur production et leur amélioration, une telle liste n'étant naturellement pas exhaustive. On peut alors légitimement se demander quelles peuvent-être le niveau d'inculture et le sens des responsabilités de nombre de nos décideurs, s'interroger sur leur manque évident de clairvoyance ; à moins qu'ils ne soient en fait mus par leurs intérêts lucratifs personnels à court terme ou celui de leurs proches, au point d'évacuer tout réalisme et tout sens moral. La Société a longtemps été l'interlocutrice des pouvoirs publics ; elle l'est moins maintenant depuis qu'elle s'est pulvérisée en petites structures thématiques spécialisés ne se consacrant qu'à un groupe zoologique limité ou à une seule technique de recherche à financement propre (avec la rivalité que cela peut impliquer), et apparaît de moins en moins comme un corps homogène. Les zoologiques actuels tendent de moins en moins à se considérer comme appartenant à une même collectivité culturelle, dans un esprit de convivialité, et motivés par la sensation de partager une même culture et de s'enrichir intellectuellement et mutuellement à travers elle ; le zoologiste actuel est de moins en moins un érudit, mais un technicien spécialisé. Et la société savante ne leur apparait plus comme une structure élitiste, un lieu de rencontre privilégié et répondant à un idéal de partage, mais plutôt comme un moyen de se faire individuellement connaître et d'obtenir une source de financement pour ses propres activités.

La recherche en Zoologie se balkanise, puisque la recherche de crédits afin que les laboratoires puissent fonctionner oblige les chercheurs à ne plus se présenter comme zoologistes, mais comme praticiens d'une sous-discipline scientifique supposée être plus rémunératrice, même si l'usage montre que ce n'est pas toujours le cas, lorsque son appellation est « ronflante » et peur susciter un intérêt (parfois affectif) du public, réel ou surfait, lorsqu'il les fait rêver. D'autres zoologistes s'affirment comme des spécialistes d'organismes suscitant une vive curiosité ou paraissant susceptibles d'apporter des améliorations dans la vie courante, ou encore d'animaux d'actualité pour une raison ou une autre. De toute façon, se présenter et s'affirmer sous l'angle d'une originalité ou d'un particularisme est souvent considéré par les décideurs avec une certaine bienveillance et comme novateur. Les amateurs sont quant à eux confrontés aux tarifs de plus prohibitifs de la documentation, des abonnements et des appareillages qui leur sont indispensables pour assouvir leur passion. Les associations pluri-disciplinaires, pluri-thématiques ou pluri-taxinomiques sont de plus en plus délaissées au profit d'associations plus restreintes, ne réunissant qu'un petit nombre parfois extrêmement limité de chercheurs spécialisés dans un sujet de recherche réduit ou encadré ; ces chercheurs se retrouvent ainsi entre eux et en se partageant à la fois des thématiques ponctuelles et les financements attribués globalement à leur discipline. Et pourtant, ils partagent une culture générale déjà spécialisée et élitiste, et utilisent plus ou moins les mêmes techniques, ce qui devrait normalement les rapprocher et à le faire se considérer comme appartenant à un même cénacle unitaire. Et la culture générale est par ailleurs un facteur d'enrichissement de ses propres connaissances, d'ouverture, et d'humanité, apportant une lucidité et un esprit critique indispensables dans les aléas et les contraintes de la société actuelle.

Lorsque la Société zoologique de France avait organisé en 1976 un congrès prestigieux qui avait alors marqué les esprits, pour fêter son centième anniversaire, elle avait édité un ouvrage commémoratif auquel nous continuons un demi-siècle plus tard à nous référer. Dans le contexte socio-médico-économique actuel, et vu la disparition de l'esprit de corps des zoologistes (bien qu'ils soient peut-être plus nombreux que jamais), nous avons envisagé de célébrer plus simplement le cent-

cinquantenaire de notre association, sans grande opération médiatique, en le matérialisant uniquement par la publication d'un ouvrage. Celui-ci devait être en premier lieu un rappel historique de ce qu'a été l'évolution de la Société zoologique de France au cours du dernier demi-siècle. Mais nous avons aussi sollicité un certain nombre de nos collègues pour qu'ils rédigent à ces fins une synthèse de leur choix dans des domaines où ils sont des spécialistes incontestés. Certains d'entre eux ont hésité devant l'importance de la tâche, étant donné qu'ils avaient par ailleurs à respecter d'autres échéances. D'autres ont répondu à notre attente, et leurs contributions respectives constitueront la seconde partie de cet ouvrage. Qu'ils en soient tous collectivement remerciés.

Nous avions écrit en 1989, quand nous avions publié une histoire de la Société zoologique de France, qu'elle restait une discipline d'avenir, tant par les hommes qui continuent à la construire et à ajouter de nouvelles pièces à l'édifice qu'ils contribuent à construire, que par l'ampleur, les dimensions imposantes et l'harmonie de celui-ci. Nous espérons que quand nous aurons nous-mêmes disparus (avant d'être peut-être l'objet d'étude de quelque biographe), et qu'il n'en restera plus que nos travaux (sachant que la communauté oublie très vite les postes administratifs ou à responsabilités que nous aurons pu exercer, ainsi que les réalisations qui ont pu en découler), cette Zoologie française, au Parthénon de laquelle nous avons apporté quelques pierres, continuera à rester vivante, active et compétitive, et ses prochains bâtisseurs en éprouveront des sensations comparables à celles que cette science sous a procurées et offertes. Et en associant à ce souvenirs les noms de nos aînés et de nos collègues actuels qui ont également œuvré pour le succès, l'intérêt et la promotion de cette discipline scientifique, ces 69 présidents, ces 7 secrétaires généraux et ces 8 trésoriers que nous avons personnellement connus et souvent avec lesquels nous avons travaillé, et pour ceux de la société savante qui incarne et matérialise ses vocations depuis trois demi-siècles ; et qu'ils les poursuivront, selon les termes de notre hymne national, quand « leurs aînés n'y seront plus ; ils y trouveront leurs poussières et l'exemple de leurs vertus ».

Il est impossible de prévoir l'avenir de notre Société. Ceci en une époque où la connaissance de l'animal constitue un centre d'intérêt dont les pouvoirs publics sont de moins soucieux, alors que paradoxalement il intervient et détermine nombre de paramètres économiques, ceux concernant par exemple les ressources alimentaires. Et pourtant, des préoccupations concernant ces dernières se manifestent, apparaissant alors comme étant des préoccupations d'intérêt général primordiales - bien que ce ne soit que temporairement, à l'occasion de quelque crise climatique ou économique, avant d'être oubliés jusqu'à une prochaine autre crise -. Il est vrai que dans notre civilisation, les problèmes et profits économiques et matériels, notamment ceux liés à l'enrichissement personnel qui tient lieu de source d'inspiration et de motivation, ainsi que d'idéal, pour beaucoup de nos concitoyens, ont pris l'ascendant sur la source de richesse intellectuelle, avec ses différents centres d'intérêt, que représente la connaissance de notre environnement naturel. Il est à redouter que la communauté humaine ne prenne que trop tard conscience de tout ce que la connaissance zoologique peut lui apporter.

Néanmoins, notre association fête son cent-cinquantième anniversaire, ce qui représente comme nous l'avons déjà spécifié ci-dessus, une longévité appréciable ; mais ceci ne permet pas d'augurer de son avenir, pas plus que celui d'autres qui demeure incertain, vu que certains doutes continuant à planer sur la conscience qu'ont et qu'auront les décideurs concernant notre science, ses applications, les enrichissements intellectuels et moraux qu'elle apporte, et en quoi elle suscite la réflexion et apprend à raisonner et à s'interroger. Il est à craindre qu'on ne finisse un jour par ignorance à estimer devoir la limiter à une spécialité plus ou moins abstraite réservée une minorité d'érudits considérés plus ou moins détachés des réalités leur époque, déjà puisque coûtant financièrement à la société plus qu'elle ne lui rapporte. Le contexte actuel diffère de celui lors duquel nous avions fêté le centenaire de notre association. C'est la raison pour laquelle nous avons estimé aussi que, pour une telle célébration se situant à notre époque et dans la société actuelle telle qu'elle est, la publication d'un ouvrage commémoratif répondait mieux à la conjoncture actuelle.

Ce livre comprendra trois parties : la première sera plus historique, didactique et théorique, centrée sur l'histoire de la zoologie en général et celle de notre association en particulier ; la seconde regroupera des monographies concernant quelques domaines d'actualité en zoologie rédigées par des spécialistes en la matière, et qui ont choisi le présent volume pour les diffuser plus largement auprès de la collectivité savante ; la troisième enfin donnera deux exemples d'enseignement en zoologie.

Partie 1

Quelques aspects de la Société zoologique de France

Bref aperçu de la zoologie française lors de la fondation de la Société Zoologique de France

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

La zoologie a été définie comme une discipline scientifique, vouée *sensu lato* à l'étude des animaux, dans un ouvrage posthume du biologiste allemand Johannes SPERLING (1603-1658), *Symbolae Physicae* (1771). Un siècle plus tard, en 1765, dans l'Encyclopédie éditée par Denis DIDEROT (1713-1784) et Jean LE ROND D'ALEMBERT (1717-1783), elle était déjà représentée comme la « science de tous les animaux dans la nature ». Si le premier auteur d'une tentative de classification des espèces animales a été Thomas de CANTIMPRÉ (1186-1263), et si Albert LE GRAND (1200-1280) a tenté une classification zoologique générale des invertébrés marins qui préluda celle à laquelle nous nous référons actuellement, et si Charles Estienne (1503-1564) fut le premier grand neurologue et ostéologue, le naturaliste Pierre GILLES dit *Petrus Gillius* (1490-1555) est considéré en pratique comme chronologiquement le premier des zoologistes français grâce à son ouvrage *Aeliniani de historia animalium* (1562). Le premier zoologiste marin fut Guillaume RONDELET (1507-1556) qui a résumé les connaissances de son temps sur la faune marine dans son traité « L'Histoire entière des Poissons », dont la première version parut en latin en 1754 et la version définitive en français en 1758 ; il eut pour élèves quelques naturalistes illustres, parmi lesquels les botanistes flamand Charles DE L'ECLUSE (1526-1709) et franco-suisse Jean BAUHIN (1541-1612) et surtout le compilateur suisse Conrad GESNER (1516-1565), auteur d'un manuel qui fit longtemps référence, *Historia animalium.*

Depuis le début du XVIIe et jusqu'à la Révolution, la postérité a gardé le souvenir du médecin et anatomiste Joseph-Richard DU VERNEY (1648-1730), de Jean-Etienne GUETTARD (1715-1786) spécialiste des mollusques actuels et fossiles ainsi que des chenilles, et surtout du prestigieux scientifique polyvalent que fut René-Antoine Ferchaut de RÉAUMUR (1686-1751) ; ce dernier a été un descripteur attentif dans de nombreux groupes d'invertébrés, surtout les insectes dont les Hyménoptères, le parasitisme (insectes, vers) et à un moindre degré différents zoophytes tels que les mollusques et par suite la perliculture, les crustacés, les coraux, mais aussi les poissons et les oiseaux. Mais la figure dominante de l'époque fut Georges-Louis Leclerc de Montbard, seigneur de Buffon, naturaliste, philosophe et mathématicien, homme de lettres, administrateur de la ménagerie et du jardin du roi dont il enrichit considérablement les collections, il fut l'auteur d'une monographie des Vertébrés, *l'Histoire Naturelle*, dont la rédaction s'échelonnera sur près d'une cinquantaine d'années. Dans une ville comme Bordeaux, et il en fut probablement de même dans d'autres grandes villes de province, les groupes d'érudits et leurs successeurs qui se réunissaient autour de leurs amis François-Henri Salomon de VIRELADE (1620-1670), président à mortier du parlement de Bordeaux, puis du baron Jean-Jacques BEL (1693-1738), conseiller au parlement de cette ville – et ancien condisciple de Montesquieu - et organisaient des dissections en commun. Ceci sous l'influence tutélaire de Charles-Louis DE SECONDAT, baron de Montesquieu (1689-1755), fondateur d'un prix d'anatomie magnifiant les auteurs de travaux histologiques sur l'animal. Ils y créèrent une première société d'histoire naturelle (1796) se consacrant partiellement à la zoologie qui se développa sous l'impulsion du professeur d'histoire naturelle (à l'Ecole centrale de Bordeaux) François DE PAUL LATAPIE (1739-1823) et du conchyliologue Isaac RODRIGUES-HENRIQUES (1771-1846).

L'ancien membre du parti des Girondins et ami de la famille Roland, Louis-Augustin-Guillaume BOSC (1726-1784) fut à cette époque le fondateur de l'écologie animale en France ; lui et l'ichthyologue Pierre-Marie-Auguste BROUSSONNET (1761-1807) furent parmi les tout premiers utilisateurs de la

classification linnéenne ; ils côtoyaient dans les mêmes cercles scientifiques Louis-Jean-Marie DAUBENTON (1716-1800), anatomiste et ancien collaborateur de BUFFON. Le relais fut ensuite assuré par les sociétés philomathiques dont les premières existent depuis les années 1875 (elles ont été fondées à Paris en 1788 et à Bordeaux en 1808), tandis que différentes associations zoologiques (société Linnéenne de Paris, Société d'Histoire Naturelle de Paris), souvent de longévité réduite, se créaient à Paris et se succédaient sous différentes appellations en réunissant les amateurs d'histoire naturelle, dont les zoologistes, tels que Louis Bosc. De la fondation des Universités en 1838, établies sous leur forme actuelle en 1896, sont nés la zoologie institutionnelle et le corps des enseignants-chercheurs, regroupés au sein de chaires de zoologie, comportant par exemple à Bordeaux (où la zoologie fut fondée vers 1750 par le négociant-armateur, adepte de la traite négrière, Bernard Journu) un professeur (à partir de 1838), un maître de conférences (à partir de 1877), et généralement un préparateur et un préparateur-adjoint. Henri DE LACAZE-DUTHIERS (1821-1901) fut le premier titulaire de celle de Lille en 1844 ; il fut remplacé par Camille DARESTE DE LA CHAVANNE (1822-1899) en 1863 lors de son départ pour Paris ; Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE le premier à Bordeaux en 1838, et eut pour successeurs Pierre-François-Aman BAZIN en 1841 et Paul BERT en 1886. Le spécialiste des Zoophytes, Jean-Vincent-Felix LAMOUROUX (1779-1825), professeur-adjoint en 1808, sera titularisé en 1811 à l'université de Caen, et demeure quasiment le seul des universitaires de province de l'époque dont le nom reste dans les mémoires.

Durant le Révolution (1793) fut officiellement créé le Muséum National d'Histoire Naturelle, à la tête des chaires duquel furent nommés des zoologistes prestigieux, et dont les noms, la notoriété et la gloire sont toujours présents : Jean-Victor AUDOUIN (1797-1841), arthropodiste dont carcinologue ; Marie-Henry DUCROTAY DE BLAINVILLE (1777-1850), batrachologue et mammalogiste ; Georges CUVIER (1769-1832), anatomiste, paléontologue et omni-zoologiste ; Andre-Marie-Constant DUMÉRIL (1774-1860), herpétologue ; Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1772-1844), herpétologue et mammalogiste ; Bernard Constant Etienne DE LA VILLE DE LACÉPÈDE (1756-1825); Jean-Baptiste MONET DE LAMARCK (1744-1829), zoophytologue et auteur de la théorie de l'évolution ; Pierre-André LATREILLE (1762-1833), entomologiste ; Henri MILNE EDWARDS (1800-1885), entomologiste, anatomiste et zoophysiologiste ; Marie-Jules-César DELORGNE DE SAVIGNY (1778-1851), membre de l'expédition d'Egypte organisée par Napoléon Bonaparte. L'établissement intégrait donc les multiples spécialités reconnues à l'époque, qui consistaient surtout en une appartenance à un groupe zoologique majeur alors reconnu, mais non à une fonction ou un domaine biologique, ou encore à une technique de recherche. Certains d'entre eux, dont Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE, DUMÉRIL, Henri MILNE EDWARDS et plus tard LACAZE-DUTHIERS enseigneront simultanément au Muséum et à la Faculté des Sciences de Paris.

Pendant la période d'un demi-siècle débutant autour de1830, quelques grands noms de la zoologie française, mais se rattachant toujours à l'école traditionnelle de cette discipline persistent dans le souvenir : Alphonse MILNE-EDWARDS (1835-1900), ornithologue et spécialiste de la faune profonde ; Pierre GRATIOLET (1815-1865), anatomiste ; Isidore GEOFFOY SAINT-HILAIRE (1805-1861), tératologue ; Raphaël BLANCHARD (1857-1919), hirudinéologue ; Yves DELAGE (1854-1920), spongiologue et carcinologue ; Fernand LATASTE (1847-1934) herpétologue et embryologiste ; Jean-Louis-Armand DE QUATREFAGES DE BRÉAU (1810-1892), omni-zoologiste et phylogéniste.

Tous ont été des morphologistes et des anatomistes, puisque l'histologie et la cytologie en étaient juste alors qu'à leurs prémices et ne connaitraient leur période de gloire qu'à partir des années 1900.

A l'époque du premier Congrès international de Zoologie, organisé à Paris en 1889 er réunissant 230 naturalistes (dont 71 parisiens) relevant de 31 nationalités, la plupart (9) des 14 chaires de zoologie (15 si l'on tient compte de l'Ecole supérieure des Sciences d'Alger, qui n'avait pas encore le statut d'Université) alors créées en France étaient représentées, généralement par le professeur alors en poste ; Alger (POMEL, et VIGUIER plus spécialement chargé de la zoologie), Bordeaux (PÉREZ et son maître de conférences KÜNSTLER), Lille (Charles BARROIS), Lyon (DUBOIS, SICARD), Marseille (MARION), Montpellier (Valéry MAYET, de l'Institut d'anatomie), Nancy (FRIANT, KOEHLER), Nantes (Bureau), Paris (GIARD, CHATON, DARESTE – alors encore à Paris -), Rennes (SIRODOT), Toulouse (MOCQUIN-TANDON). Les responsables de la zoologie dans différents grands établissements y représentaient également leurs

disciplines : Jules TOPINARD (école vétérinaire de Maisons-Alfort), Louis BOUVIER (Ecole supérieure de Pharmacie), Henri PROUHO (Banyuls-sur-Mer), Jules BONNIER (Wimereux), Louis BUREAU (Ecole de médecine de Nantes), Henri FILHOL (EPHE), Fréderic HOUSSAY (ENS), Jules BARROIS (Villefranche-sur-Mer), Paul MAYSONNEUVE (professeur à la Faculté catholique d'Angers), le Prince Albert I de Monaco.

Plusieurs professeurs au Muséum se sont également inscrits au congrès : Alphonse MILNE-EDWARDS, Albert GAUDRY, Edmond PERRIER, Georges POUCHET, Armand DE QUATREFAGES, Edouard TROUESSART, Léon VAILLANT. Remarquons que certaines des plus hautes personnalités de la zoologie française n'y ont pas participé, comme Henri de LACAZE-DUTHIERS (1821-1901), créateur de la zoologie expérimentale et des laboratoires de biologie marine de Roscoff et de Banyuls-su-Mer, esprit indépendant, auquel les organisateurs ont octroyé de titre de membre du Comité d'Organisation ; mais il n'a jamais été désigné membre d'honneur de la Société, une nomination qui a pourtant concerné 7 de ses autres collègues français de son vivant ; il n'est pas impossible qu'il ait témoigné de certaines réserves envers l'association.

Aucun des 42 auteurs ayant présenté plus d'une communication au congrès de 1989 (un seul, Charles Girard, a été autorisé à faire trois interventions) a publié son texte dans une langue autre que le français, et 21 d'entre elles d'ailleurs émanent d'auteurs français. Les congressistes français sont au nombre de 114, dont 71 parisiens. Outre cette dernière, de beaucoup la plus nombreuse, deux délégations seulement ont comporté 10 participants (Etats-Unis et Italie), et onze d'entre elles un seul représentant. Les communications peuvent être regroupées selon cinq thématiques : Distribution géographique et procédés de recherche des animaux (quasiment toutes sur les Vertébrés), Embryogénie (uniquement technologi-ques), Paléontologie (toutes sauf une sur les Vertébrés), Nomenclature des Etres organisés (élaboration du Code international de nomenclature zoologique), divers (parasitisme, physiologie, zoologie appliquée, demandes). Il ressort que les invertébrés se sont révélés les « parents pauvres » de ce congrès (une bonne demi-douzaine d'interventions seulement : parasites, mollusques, insectes, faune d'eau douce) ; leur diversité et la multiplicité des types d'organisation qu'ils renferment semblent donc méconnues ou dévalorisées aux yeux de la communauté zoologique internationale, alors que l'usage du microscope était déjà largement répandu au sein de la communauté zoologique. Différentes communications sont consacrées à l'état ou au progrès des connaissances dans certains pays, dont certaines semblent destinées à montrer que les recherches effectuées dans l'état correspondant ne sont pas en retrait de celles réalisées dans les autres nations. Notons que la représentation allemande (8 personnes) n'a présenté aucune communication et celle de Grande-Bretagne (9) seulement deux.

On peut raisonnablement considérer que lors de la création de la Société zoologique de France en 1876, l'effectif total des zoologistes institutionnels français ne devait pas dépasser une soixantaine de personnes ; treize ans plus tard, en 1889, lors du Premier Congrès International de zoologie de Paris et suite à la création des universités, il devait se monter au maximum à une population de 120 individus, d'ailleurs à l'époque tous masculins. Si quelques universitaires comptent parmi les premiers adhérents, la plupart des personnes intéressées alors par l'étude des organismes animaux l'étaient par curiosité. On dénombrait parmi eux de très nombreux amateurs éclairés, quasiment tous des érudits et souvent fortunés, parfois des propriétaires ne vivant alors que de leurs rentes ; ceux d'entre eux qui exerçaient une activité appartenaient aux professions libérales (hommes de loi, médecins), étaient parfois des notables (un conseiller général, un sénateur) ; d'autres étaient banquiers, négociants, cadres, officiers de rang élevé dans l'armée, l'administration ou dans la société civile, missionnaires. Quelques-uns d'entre eux exerçaient une profession en relation avec l'animal (marchands naturalistes, pisciculteurs). En témoigne la liste des 60 membres fondateurs de la Société, dans laquelle on ne relève que les noms de sept enseignants et de trois étudiants (parmi lesquels Raphaël BLANCHARD, futur président et rédacteur de la première version du Code international de nomenclature zoologique). De 1876 à 1925, 20 professeurs en facultés des sciences et 6 en médecine ont été portés à la présidence.

Ces sept enseignants étaient Edmond ALIX (1823-1903), anthropologue, professeur à la faculté catholique de Paris, Joseph BERTRAND (1822-1900), mathématicien, membre de l'Académie Française, professeur au Collège de France, Eugène EUDES-DESLONCHAMPS (1830-1899), paléontologue,

professeur à l'université de Caen, Zéphirin GERBE (1810-1890), ornithologue et auteur d'ouvrages de vulgarisation, professeur au Collège de France, Georges PENNETIER (1836-1923), anthropologue et microscopiste, professeur à l'école de médecine de Rouen, Edmond PERRIER (1844-1921), anatomiste et malacologiste, professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, Charles ROBIN (1821-1885), histologiste, professeur à l'école de médecine de Paris. Donc deux d'entre eux seulement étaient des enseignants-chercheurs universitaires dans le domaine de la zoologie, l'un en poste à la Sorbonne (Perrier), l'autre dans une université de province (EUDES-DESLONGCHAMPS) ; probablement le fait que la Société zoologique de France ait été créée à l'initiative d'un groupe de naturalistes essentiellement amateurs a-t-il dû être dissuasif pour une partie de la communauté zoologique institutionnelle, et ceci pourrait signifier que cette initiative a été mieux accueillie par ceux qui n'enseignaient pas la zoologie proprement dite que par les praticiens d'autres aspects de la biologie.

Le congrès de 1889, auquel suivra une vingtaine d'autres (dont deux autres seront organisés en France, à Paris, respectivement en 1948 et en 2008) clôture donc la période-reine des sciences d'observation, sur l'animal lui-même, sur sa distribution comme sur sa biogéographie, juste avant que ne débute l'ère de de l'observation cellulaire, notamment amorcée en France par Henri PROUHO (1890, 1892), et qu'elle n'atteigne sa plénitude notamment illustrée par la monumentale thèse pionnière de doctorat de Louis CALVET (1900) sur l'histologie du développement et de la métamorphose des Bryozoaires marins, et à partir de laquelle s'ouvre une autre époque pour la recherche et l'observation zoologiques. Mais il faudra ensuit attendre de nouveau une soixante d'années pour que les microscopies électroniques à balayage et surtout à transmission ne permettent de franchir une étape fondamentale dans la connaissance des organismes animaux, et *de facto* que les outils méthodologiques permettant une meilleure approche de la phylogénie et de l'évolution ne soient développés.

Trois demi-siècles après sa fondation, la Société zoologique de France est toujours présente et poursuit son oeuvre, en dépit des périodes parfois difficiles qu'elle a traversées au cours de son histoire et auxquelles elle a au moins jusqu'à présent survécu, sans évidemment préjuger de l'avenir. Depuis son origine, elle continue à constituer la structure représentative de la zoologie française, même si tous les zoologistes français n'en sont plus membres comme autrefois, puisqu'ils se présentent plutôt comme des spécialistes d'un taxon ou d'une méthode d'approche spécifique, privilégiant une balkanisation de leur discipline, et non plus comme appartenant au corps global des zoologistes en tant qu'entité solidaire, culturelle et défensive. Elle fête sa 150^{e} année d'existence en 2026, après avoir successivement été administrée par 116 présidents, 17 secrétaires généraux, 17 trésoriers et 25 archivistes qui l'ont marquée plus ou moins profondément selon les cas de leur empreinte ; la 117^{e} présidence est actuellement en cours. Depuis Jules VIAN, cent anciens présidents exactement ont effectué une année de mandat, 6 deux ans, 9 trois ans et 1 neuf ans ; 4 d'entre eux ont par la suite exercé une autre fonction essentielle au sein du Conseil d'administration de la Société. Des différentes publications qu'elle a éditées, deux persistent toujours : l'une dont le premier volume est paru en 1888 est intermittente, les *Mémoires de la Société zoologique de France*, maintenant réservés pour la réalisation de volumes subventionnnés, tandis que la publication de la seconde, le *Bulletin de la Société zoologique de France*, se poursuit sans discontinuer depuis 1876.

Evidemment, nul ne peut prédire encore ce que le futur réservera à notre association. Nous l'espérons toujours aussi vectrice des progrès de la zoologie a travers une longévité durable, actrice de l'enrichissement du patrimoine culturel collectif, grâce à une administration aussi désintéressée, industrieuse et active que celle qui lui a permis de traverser de façon si constructive les décennies passées. Et de préserver son autonomie et son indépendance, sa liberté d'édition et la propriété de périodiques scientifiques, la liberté d'édition qui lui ont permis jusqu'ici de remplir durablement ses missions dans l'intérêt collectif et en dépit des pressions et des tentatives de déconsidération, parfois sous l'influence d'une certaine jalousie ou d'une concurrence - inspirée de la « loi de la jungle » - dont elle a parfois été l'objet; y compris de structures rivales agressives, pas toujours étrangères, occupant les mêmes champs disciplinaires et présentant d'indéniables capacités de phagocytose (parfois par la promotion active – sinon activiste – et pas toujours à bon escient d'une des sous-discipline de la

zoologie ou la propagation fautive d'une « bourde » monumentale). Même si l'accroissement des connaissances et leur diffusion dans la communauté savante constituent un bien et un édifice communs dans lequel normalement chacun, complémentai-rement aux autres, apporte sa propre pierre ; quant à l'administration de la Société, elle continue à être assurée comme de tous temps grâce aux actes de bénévolat et à l'investissement en temps et parfois pécuniaire de sociétaires dévoués.

La Société zoologique de France durant le troisième demi-siècle de son histoire

Jean-Loup d'HONDT
(Ancien président et ancien secrétaire général de la Société zoologique de France)

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Introduction

En 1976, dans les locaux de l'Institut océanographique de Paris et de l'Ecole Normale Supérieure, la communauté zoologique française célébrait le centième anniversaire de la Société zoologique de France. Depuis lors, un demi-siècle s'est écoulé, et aucun des plus jeunes chercheurs qui avaient alors participé à cette manifestation scientifique privilégiée n'est plus actuellement en activité professionnelle. Une quarantaine des auteurs des communications orales ou sur panneaux qui y ont été présentées ou exposées sont encore parmi nous, dont six de nos anciens présidents, qui ont tous accédé à cette responsabilité depuis lors. Trente-trois universités et grands établissements français et deux étrangers francophones y ont participé ; les vingt-cinq membres du Comité d'honneur ont progressivement disparu, et il doit rester à ce jour une trentaine de participants à cette manifestation. Aucun de ces derniers n'a oublié cet évènement essentiel de l'histoire de la zoologie française et la manière dont il y a contribué, et dont les organisateurs ont malheureusement réalisé depuis lors qu'aucune photographie ne l'avait immortalisé.

Si une période de 150 ans témoigne *a priori* plus qu'un centenaire de la vitalité et de la pérennité d'une structure, cette durée est paradoxalement sensiblement moins représentative dans l'esprit humain que lorsqu'elle se définit par un chiffre rond, le siècle, une durée qui frappe davantage les mémoires. Par ailleurs, le sentiment d'appartenir à une même collectivité professionnelle et élitiste est moins bien partagée qu'autrefois dans le milieu des zoologistes dont leur science constitue le métier. D'autre part, la recherche scientifique, discipline culturelle fondamen-talement désintéressée et que l'on pratique en priorité par passion, est moins en honneur que naguère auprès des pouvoirs publics que la recherche à but lucratif ou mercantile, puisqu'elle coûte à l'état sans lui rapporter de profits bassement commerciaux. Pour les décideurs actuels, la grandeur d'un état se mesure plus aux dividendes produits et encaissés que par sa culture, et l'enrichissement patrimonial qu'apportent ses chercheurs à la collectivité est négligé par rapport à la rentabilité commerciale et économique destinée à une minorité. Célébrer notre cent-cinquantenaire n'est pas, dans un tel contexte, n'aurait pas eu dans un tel contexte l'éclat, la publicité et le soutien matériel qui auraient été les leurs cinquante années auparavant. C'est pour cette raison que nous avons choisi de concrétiser et de laisser une trace moins ostensible, moins mondaine, moins brillante de cet anniversaire par la publication d'un ouvrage synthétique, scientifique et historique, destiné à faire référence et à transmettre le souvenir de cette manifestation de prestige. Une réunion ou un colloque aurait été aussi éphémère que la longévité de ces myriades d'insectes dont les pseudo-imagos puis les imagos survolent le cours de nos rivières.

Les cent premières années de la vie de la Société zoologique de France avaient déjà été ponctuées par un certain nombre d'évènements, liés à différents points de vue aux personnes, aux événements politiques, à différentes contraintes extérieures, aux problèmes économiques, aux conflits internationaux. Le demi-siècle qui vient de se dérouler n'a heureusement pas été affecté de circonstances aussi dramatiques que les deux guerres mondiales auxquelles notre pays, et notre association, ont payé un lourd tribut. Mais l'existence de la Société zoologique de France n'en a pas été pour autant exempte de péripéties, auxquelles les responsables successifs de notre association ont été

confrontés et qu'ils ont tenté au mieux de résoudre dans l'intérêt de celle-ci. Nous retracerons cet ensemble d'évènements dans les pages qui suivent, d'abord en ce qui concerne les aspects matériels, logistiques et immobiliers, puis scientifico-humains, de la Société zoologique de France.

Au XIXe siècle, de nombreuses de personnalités zoologiques ont été à l'origine des médecins (souvent des anatomistes) ayant entrepris dans un second temps des études scientifiques (BLAINVILLE, AUDOUIN, GRATIOLET, QUATREFAGES, Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE, DUMÉRIL, CUVIER et ses deux élèves MILNE-EDWARDS et LACAZE-DUTHIERS, etc.). Il en fut de même de quelques-uns des premiers présidents de la Société zoologique de France (tels BLANCHARD et JULLIEN), mais cela n'a plus été le cas ultérieurement de nos présidents des XXe et XXIe siècles, puisque la quasi-totalité d'entre eux est issue d'une filière purement scientifique. Dans le cas d'Henri MILNE-EDWARDS et d'AUDOUIN, nous rappellerons qu'ils furent, tous deux professeurs à la Sorbonne et avant le provincial Lamouroux, les créateurs de l'étude de la biologie marine sur le terrain.

Aspects matériels

Depuis un accord conclu en 1928 entre le prince Albert I de Monaco et les dirigeants de la Société zoologique de France, le siège social de l'association est domicilié à l'Institut océanographique de Paris, où un bureau était partiellement mis à la disposition de l'agent, puis du secrétaire, de la SZF.

Cette situation a duré tant que notre société a engagé un personnel salarié, l'avant-dernière ayant été Madame Delahaye, déjà employée par ailleurs à temps partiel par l'Institut océanographique, la dernière ayant été à partir de 1970 Madame Sanda Tatusesco, réfugiée politique d'origine roumaine, ne se consacrant qu'à la Société dont elle était devenue l'omniprésente cheville ouvrière. Cette dernière a pris sa retraite en 1989 ; depuis lors, la Société zoologique n'a plus domicilié de salarié permanent à l'Institut, et le bureau correspondant n'a plus été occupé que quelques heures par semaine par tel ou tel responsable de passage. Aussi, lors d'une reconversion des locaux, l'administration de l'Institut océanographique a estimé que la présence d'un bureau inoccupé la plupart du temps n'était plus justifiée, et qu'il pouvait être réattribué. Pour accueillir les livres de sa propre bibliothèque, l'Institut a ensuite invité la Société à déménager progressivement les armoires qu'occupaient ses fonds bibliographiques, d'abord sa collection de tirés-à-part (qui a été vendue), puis celle des périodiques qu'elle recevait par échanges (qui a été offerte à la Bibliothèque centrale du Muséum), et enfin ses 2500 ouvrages, également reçus par la Bibliothèque Centrale qui en a distribué les doubles à des bibliothécaires universitaires de province intéressées par tel ou tel livre. L'Institut océanographique est donc devenu avec le temps une adresse administrative et une boîte aux lettres. Pendant quelques années encore les réunions du conseil d'administration de la SZF se tinrent dans une salle de réunion ou dans l'amphithéâtre de l'Institut océanographique ; jusqu'à ce que l'administration de celui-ci, bien que l'association y ait son siège social, décide d'en facturer la location pour une somme prohibitive ; ce qui occasionna organisation des réunions du Conseil dans d'autres locaux. Les fascicules invendus du Bulletin ont été regroupés pendant quelques dizaines d'années dans des locaux annexes de l'Ecole Normale supérieure de Paris ; au départ en retraite du professeur M. Lamotte a fait suite une réorganisation de ses locaux ; le fonds des publications de la Société a été déménagé depuis lors à trois reprises, avant d'être déposé dans la vaste demeure de l'un de nos anciens présidents

Les années 1975-1985 ont constitué la période dorée pour les publications de la Société zoologique de France, dont le bulletin a comporté certaines années plus de 700 pages annuelles. Ce nombre a dû progressivement être réduit, en raison de l'évolution du coût de l'édition et de celui des tarifs postaux, stabilisé autour de 400 pages par an dans les années 1970-1995, avant d'être plus limité par la suite, plus ou moins en fonction de l'état des finances et du nombre d'articles acceptés par le comité de lecture, puisque le nombre des textes recevables s'est amenuisé. Pour favoriser la lecture du Bulletin à l'étranger, un sous-titre en langue anglaise a été ajouté et la couverture de de Bulletin modifiée à trois reprises. Depuis 2015, il est publié en ligne et une aide aux frais d'impression est demandée aux auteurs. Les comptes de la Société étaient répartis en deux comptes, un compte bancaire surtout réservé au financement des prix décernés par la Société, et un compte postal réservé aux autres frais ; pour des facilités de gestion, le compte bancaire a été supprimé par le trésorier, Michel DELSOL, et les deux

comptes ont été fusionné ; le compte unique ainsi réalisé a lui-même été partagé en deux fractions, l'une servant aux opérations courantes, l'autre ayant servi à l'achat de titres dans la limite de la loi et rapportant alors quelques intérêts. Ce dernier a été supprimé et intégré dans le précédent au décès de Michel Delsol.

À l'origine, la Société zoologique de France n'éditait qu'une seule publication, d'abord mensuelle puis trimestrielle, le *Bulletin*. Quelques années plus tard, une deuxième publication sans périodicité définie, les *Mémoires de la Société zoologique de France*, a vu le jour; ils étaient consacrés à la publication de gros mémoires et une quarantaine de fascicules en ont été publiés jusqu'en 1978, le dernier ayant alors été le volume collectif en quatre tomes et un index consacré aux Problèmes de l'espèce dans le règne animal. Durant quelques années, avant la Deuxième Guerre Mondiale, la Société avait publié pendant quelques années des « Causeries scientifiques ». Depuis lors, seuls quelques fascicules de « Mémoires » sont encore parus de façon très intermittente ; depuis quelques années, ils ne sont plus acceptés qu'à condition de bénéficier d'un financement, qui dans la majorité des cas a été apporté par l'auteur lui-même. En outre, de 2015 à 2017 ont été diffusés sur internet quelques fascicules d'un bulletin de liaison interne, destiné à informer les membres de la vie de la société. Il a dû être interrompu après la publication de ses quatre premiers numéros, faute de réception d'un nombre suffisant d'articles pour l'alimenter, et en raison du mutisme brutal et resté inexpliqué du collègue qui avait pourtant accepté de le prendre en charge. Rappelons enfin que, lors du centenaire de la société, plusieurs fascicules ronéotypés, reprenant les communications présentées lors de colloques spécialisés, ont été imprimés. Lorsque le Bulletin de la Société a commencé à être publié en ligne a été d'autre part créé un journal d'information, destiné à devenir un lien entre les membres ; malheureu-sement, en raison du manque d'intérêt, tant des lecteurs que du réalisateur des fascicules correspondant, seuls quelques numéros en furent confectionnés.

Depuis quelques années, la Société zoologique de France comme d'autres associations a souffert du désintérêt d'une partie de ses membres, les zoologistes préférant se réunir dans des petits groupes d'individus motivés par un champ disciplinaire étroit et restreint co-partagé, ce qui leur permet en outre d'avoir un financement ciblé et spécifique. La société regroupe un effectif de membres nettement inférieur à celui de l'année du centenaire, l'étiage ayant été atteint dans les années 2005-2010, avant de ré-augmenter depuis lors. La zoologie en tant que telle, le manque d'intérêt pour enrichir leur savoir en dehors de leur domaine de prédilection, la disparition du sens de la convivialité et tout simplement une rivalité avec les autres équipes ou les autres chercheurs pour l'obtention de subventions de plus en plus réduites ont occasionné une désagrégation de la communauté zoologique dont les membres ne se considèrent plus comme appartenant à un seul corps, mais à une communauté d'intérêts en opposition et en rivalité avec d'autres. Une telle balkanisation a pour effet de diviser et d'opposer les groupes de zoologistes aux autres, ce dont peuvent jouer les instances de décision en fonction de leur propre intérêt. En zoologie comme ailleurs, la stratégie est de diviser pour régner et affaiblir.

Par ailleurs, la Société zoologique de France préfère, bien que sans exclusive, publier des travaux dans sa langue maternelle, celle dont elle est le véhicule privilégié ; d'une part, parce que qu'un chercheur s'exprime mieux dans sa langue maternelle, ceux dont il connait les nuances ; néanmoins, elle a continué à publier sans difficulté quelques travaux intéressants en langue anglaise lorsque leurs auteurs choisissaient celle-ci comme vecteur d'expression. D'autre part, une société nationale a prioritairement plus pour vocation de promouvoir la langue et la culture de son propre pays que celles de pays concurrents, dont les chercheurs et les éditeurs commerciaux et à but lucratif cherchent à diminuer l'impact au profit des leurs. Aussi ne peut-on qu'être déçu et scandalisé de voir des chercheurs français choisir de publier dans une autre langue que la leur, notamment l'anglais, avec l'espoir qu'en trahissant leur pays, ce qu'on désignait naguère sous le nom de collaboration, il se faisaient mieux voir d'un occupant non violent mais insidieux et persuasif, en soutenant sa culture au détriment de la leur. Que leur importe que le français soit l'une des trois seules langues qui sont à la fois des langues nationales de pays distribués sur les cinq continents, et que la langue française soir parlée par 300 millions de locuteurs, si cela relève de leur intérêt personnel. De telles pratiques ont aussi un autre objectif majeur, celui d'empêcher de publier dans une revue scientifique importante les travaux de ses

amis ou de ses « poulains » et de faire connaître leurs résultats. De ce fait, les échanges de publications imprimées entre la Société zoologique de France et celles d'autres revues importantes, nationales ou régionales, se sont ralentis.

Il en découle le faible nombre de jeunes chercheurs français que recrute depuis quelques années par la Société ; en effet, on les dissuade, par exemple en freinant leur promotion, de publier en français, voire de ne tenir aucun compte de leurs publications, même de haut niveau, publiées en largue française, alors que l'on monte en exergue leurs articles de rang secondaire publiés en anglais. Les éditeurs anglophones ont par ailleurs plutôt tendance à rejeter les articles rédigés par des chercheurs français, sauf s'ils ont des co-auteurs britanniques ou étasuniens, et ne concernent pas les domaines qui les intéressent. Un auteur français qui fait relire son texte par un collègue anglais et le soumet à une revue américaine le voit rejeté car non idiomatique, et inversement. Un éditeur anglophone, contrairement à son collègue français qui juge surtout l'intérêt du travail proposé pour publication, se comportera volontiers comme juge et partie. Les éditeurs professionnels internationaux anglophones ont imaginé et fait adopter un système pernicieux, celui du « facteur d'impact «, qui leur permet de discréditer les revues scientifiques qu'ils n'éditent pas eux-mêmes : Ils ont ainsi instauré de leur propre initiative des normes techniques, indépendantes de la qualité des articles, qui font qu'un périodique perd ou non son « facteur d'impact », ce qui dissuade ou encourage *de facto* qu'on lui adresse ou non ses articles pour publications : périodicité régulière de la publication, à quelques jours près, de ses quatre fascicules actuels ; interdiction de fusionner en un seul deux de ses fascicules ; etc. Bref, le système de la publication scientifique tend à « couler » les périodiques scientifiques non édités par ces multinationales, et donc à faire disparaître les revues publiées par les sociétés savantes. Le milieu de la publication scientifique est devenu le vassal des éditeurs internationaux, qui décident ce qui doit ou ne doit pas être publié dans les revues scientifiques les plus lues, et est devenu depuis quelques années radicalement pervers.

Peu importe d'ailleurs pour nombre de chercheurs français, dont l'arrivisme est avéré, de flatter les instances étrangères s'ils peuvent en tirer bénéfice, même si leurs actes contribuent à minimiser l'impact de la francophonie dans le monde. D'ailleurs, dans notre société occidentale, il est de tradition de chercher à se mettre sous la coupe d'un apparemment plus puissant que soi, même servilement et sans grands scrupules, avec l'espoir d'en retirer des avantages.

Par ailleurs, la terminologie employée par les auteurs d'articles, si elle va à l'encontre de celle (même fautive) des éditeurs anglophones est systématiquement rejeté, et l'on enseigne à l'envi aux chercheurs britanniques que l'usage de certains termes français est une bizarrerie des chercheurs francophones dont l'arrogance semble être un fait acquis en dehors de notre hexagone. Ainsi est-ce cas pour l'utilisation erronée du terme de phylum, imposé et promu par les « supporters » du pangermanisme militant du début du XXe siècle, à la place du terme correct et exact d'Embranchement, jusqu'alors admis par la communauté scientifique internationale pour désigner la catégorie de rang systématique immédiatement inférieure à celle de règne ; alors que le phylum est une unité évolutive, mais non systématique et qui n'a pas à être utilisé en taxinomie.

Lors de la célébration du centenaire de la Société zoologique de France, différentes sommités de la zoologie française (Pierre-Paul GRASSÉ, Etienne WOLFF, Louis GALLIEN, Maurice FONTAINE) nous avaient présenté, à l'occasion de conférences plénières, les contributions des zoologistes de notre pays dans leurs propres disciplines ; celle de GRASSÉ étant généraliste, celles de ses collègues couvrant des créneaux plus spécialisés. Un certain nombre de découvertes majeures relevant des recherches de zoologistes français. Durant ce dernier demi-siècle, la situation se présente de façon différente, en ce sens que nos compatriotes zoologistes n'ont généralement pas effectué seuls de grandes découvertes, mais celles-ci se situent dans le contexte de l'internationalité de la science au sein de laquelle des chercheurs de chaque pays apportent chacun leur pierre dans la construction d'un édifice global, les contributions de chacun confortant les travaux d'autres collègues et ouvrant la voie à ceux des jeunes de la génération suivante. Et ceci dans les champs disciplinaires le plus variés : interprétation de la morphogenèse, phylogénies dont moléculaires, chronobiologie, migrations, structures et mécanismes sensoriels, autoécologie et synécologie, communication entre individus, parasitisme et cycles

parasitaires, définition des catégories taxinomiques, venimologie, enzymologie, accumulation de polluants dans l'organisme, substances indicatrices en physiologie ou en pathologie, écologie moléculaire et effets de stress, etc. Certains domaines paraissent toutefois avoir moins les faveurs des programmes : l'étude du méiobenthos ou celle de la faune profonde, ralenties par comparaison avec ce qu'elles furent. La connaissance de la biodiversité, tant en biogéographie qu'en systématique et que dans les mécanismes anatomiques et physiologiques adaptatifs, a été l'une des thématiques de recherche françaises privilégiées dans le domaine de la faune marine bathyale et abyssale et notamment des espèces adaptées à la vie près des sources hydrothermales, dans celui de la faune de la canopée en milieu intertropical ; et sur les continents océanien et asiatique. Nombre d'études récentes sont réalisées dans le cadre de collaborations interdisciplinaires, avec des océanographes, des médecins, des physiciens ou des biochimistes, et ne se limitent plus à une simple collaboration entre zoologistes. La systématique et la biogéographie des espèces françaises ou européennes, notamment en entomologie, relèvent de plus en plus de zoologistes amateurs, celles des pays lointains de professionnels. Paradoxalement, la biologie moléculaire est tout particulièrement soutenue par les décideurs, alors qu'elle est loin de constituer une panacée, et que les reconstitutions phylogénétiques moléculaires relèvent parfois de l'incohérence, étant donné que leurs praticiens plus ou moins ignorants de la biologie des organismes et font appel pour les valider à des connaissances fautives ou parfois erronées, ce dont ils n'ont aucunement conscience. Toutes ces découvertes ne sont pas l'œuvre exclusive de membres de la Société zoologique de France, mais beaucoup d'entre eux y ont participé.

Un évènement hautement déplorable pour la Société fut, en 2009, le vol de l'album historique de photographies des premiers membres de l'association, survenu en une période de quelques mois durant laquelle aucun des responsables de la SZF n'a eu à se rendre dans la salle d'archives, située sous les combles de l'Institut Océanographique de Paris ; il s'agissait d'un local fermé à clé, dont l'accès n'était possible qu'en faisant usage d'une clé elle-même enfermée dans un tiroir de la bibliothèque de l'établissement, et dont l'utilisation était donc contrôlée. A cette époque, aucune explication claire n'a pu être obtenue des responsables administratifs de l'Institut Océanographique, qui ont « tourné autour du pot » dans le flou évasif le plus complet. Suite à cet événement, nous avons pris contact avec des antiquaires et des bouquinistes qui nous ont certifié que les clichés de la collection avaient déjà dû être dispersés le jour même du vol, leur valeur marchande étant fonction des noms et adresses des photographes qui les avaient réalisés et dont les noms figuraient au verso. C'est alors que le conseil d'administration de la Société a jugé préférable de déménager ses archives et de les déposer à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, dans des locaux où elles étaient présumées être mieux sécurisées.

Durant ces cinquante dernières années, la SZF a ouvert les pages de son Bulletin aux nouvelles disciplines et méthodes de travail qui se sont épanouies dans le domaine de la biologie, qui avaient parfois d'abord été développées par les médecins, et qui se sont étendu avec plus ou moins de profit chez les zoologistes : le cladisme, les équilibres dits « ponctué », l'étude des effets « bottle-necks », la pluridisciplinarité avec des collègues physiologistes ou biochimistes, l'électrophorèse puis la protéomique, les phylogénies moléculaires, la génétique, la biologie du développement, la découverte des cellules-souches et des phénomènes d'apoptose, les matrices intercellulaires, les cellules gliales, la richesse de la canopée ; l'enzymologie, les récepteurs moléculaires. La participation à l'organisation d'expositions, ou les déplacements de membres de jury de thèses invités pour l'occasion à prononcer des conférences, ont contribué à développer et à ouvrir à l'usage de ces techniques et à contribuer à l'établissement de relations de travail entre équipes de chercheurs. Ceci, même si les approches traditionnelles de la zoologie demeurent d'actualité, aussi bien dans les laboratoires que dans les sociétés savantes d'amateurs comme de professionnels, de la région parisienne comme de la province ; c'est dans ces associations, souvent très actives, que l'on continue à rencontrer le plus grand nombre de systématiciens, même s'ils n'ont souvent pas accès aux techniques plus sophistiquées développées en milieu universitaire. De telles associations recrutent plus facilement de nouveaux membres, du fait de leurs activités pratiques et sur le terrain, qui apparaissent plus conviviales que celles des associations plus généralistes et académiques, comme l'est la Société zoologique de France. Le recrutement en

laboratoire professionnel devient plus élitiste et repose de plus en plus sur le facteur chance. Ceci est illustré par le fait que les Sciences de la Vie deviennent une matière optionnelle dans l'enseignement secondaire français, alors que la population y a recours constamment ; et aussi, par suite et vu que le phénomène lui est instamment lié, parce que la Société zoologique de France, qui avait au cours de générations compté dans son effectif de nombreux membres de l'Académie des Sciences, n'en comportait plus que 2 en 2020.

Depuis 2016 des programmes de recherche collectifs réunissant de spécialistes de plusieurs groupes zoologiques ont été à l'origine de la découverte de nouveaux types d'organisation dans différents groupes zoologiques, tels que les Crustacés, les Echinodermes ou les Bryozoaires, dont beaucoup sont à mettre à l'actif de chercheurs exerçant au sein du Muséum national d'Histoire naturelle, et qui ont enrichi nos connaissances sur la diversité des adaptations et des possibilités évolutives. A l'inverse des auteurs travaillant sur la canopée et qui l'ont boudé, ceci contrairement aux biologistes marins (notamment ceux qui étaient engagés dans les programmes d'inventaire des biodiversité bathyales et abyssales, ou de la Nouvelle-Calédonie), les résultats de ces recherches qui ont bien évidemment été publiés dans des revues scientifiques très diverses, certaines de ces contributions sont parue dans les pages du Bulletin de la Société zoologique de France. Sans doute moins qu'il n'aurait dû, du fait de la multiplication des nouvelles revues spécialisées intervenue depuis les années 1980-1985, sans oublier celles qui bénéficient de financements tels qu'elles peuvent publier dès au bout de quelques mois les articles scientifiques qui leur sont adressés.

Un fait notable réside dans l'intégration croissante des apports d'autres techniques scientifiques, complémentaires de celles tradition-nellement par les zoologistes, et susceptibles d'apporter de nouvelles informations et précisions. Ainsi les méthodes électrophorétiques ont-elles été développées en France dans les années 1980, initialement par des généticiens et des systématiciens isolés, distribués dans différents laboratoires surtout localisés dans les régions parisienne et lyonnaise. Une branche de cette nouvelle voie de recherche, menée essentiellement par des biochimistes de formation, a commencé à s'imposer à partir de 1980 pour devenir prépondérante dans les années 1990-1995, l'électrophorèse des acides nucléiques ; aussi la phylogénie et la systématique moléculaires ont-elles de plus en plus dépendu des contributions des biochimistes. Perdant un certain nombre d'années ont cohabité des publications sérieuses et d'autres farfelues, ceci en raison des contaminations involontaires qui dénaturaient les résultats, mais aussi de l'inculture zoologique de ces biochimistes - qui classaient par ignorance les espèces qui leur servaient de modèle biologique sur lesquelles ils travaillaient dans un groupe zoologique tout à fait différent de celui auquel il croyaient à tort qu'elles appartenaient - ; d'où la publication par ignorance de résultats hautement aberrants. La situation a été aggravée par le fait que ces biochimistes avaient souvent le sentiment d'être détenteurs de la vérité et considéraient comme dérisoires et négligeables, sinon méprisables, les travaux réalisés auparavant par des générations de zoologistes et qu'il était injustifié de confronter leurs conclusions avec les leurs. Les plus zélés d'entre eux ont justifié leurs résultats par une prise en compte d'un ou deux caractères zoologiques concordant avec leurs données, mais sans se rendre compte que ceux-ci n'étaient pas significatifs (tels que « présence d'un coelome », sans réaliser que les différents types de « coelomes », structures fonctionnelles analogues main non homologues, n'avaient pas la même origine embryologique). Si la qualité des travaux des phylogénistes s'améliore de plus en plus et si leurs travaux sont d'une fiabilité croissante, ils gagneraient à admettre qu'une plus étroite collaboration avec des zoologistes sérieux permettrait de crédibiliser leurs résultats. Il conviendrait aussi de de déterminer les champs et les limites des reconstitutions phylogénétiques moléculaires, de savoir quelles sont les molécules et quels sont lesdomaines leur permettent de proposer des résultats dignes de confiance ; ce qui demande à être mis au point.

En 2008, en accord avec la communauté zoologique nationale, le vingt-deuxième Congrès international de Zoologie a été organisé par la Société zoologique de France ; la France devenait ainsi à l'époque le seul pays à l'avoir pris en charge à trois reprises (en 1876 et en 1945), toujours à Paris. Cette manifestation scientifique draina à Paris environ 300 zoologistes venus du monde entier, dont un certain nombre de célébrités internationale du monde de la zoologie, mais aucun ouvrage collectif ne fut édité

à cette occasion, les responsables de chaque thème ayant la liberté de publier selon leurs capacités le colloque qu'ils avaient pris en main. Ses responsables en étaient Jean-Marc JALLON (président du congrès, ultérieurement élu président de l'International Society of Zoologists), René LAFONT et Jean-Loup d'HONDT (vice-présidents du congrès). Les sociétés zoologiques nationales de France, de Belgique et d'Italie se tiennent mutuellement au courant de leurs congrès annuels. Au début des années 2010, la zoologie naissante au Mali créa sa propre société nationale, la Sozoma, mais qui cessa de donner de ses nouvelles au bout de trois ans, après avoir difficilement submergé dans le contexte politique de l'époque. Une tentative de création d'une société zoologique tunisienne sur le modèle de la SZF fut envisagée dans les années 2015 par des élèves de Mohamed REZIG et après le décès de celui-ci, mais elle resta lettre morte.

Dans les années 2000, une tentative de fédération des sociétés zoologiques nationales européennes a été envisagée à l'initiative d'un groupe de zoologistes belges, à laquelle les associations françaises, allemandes et italiennes qui s'étaient alors concertées et dont les idées se rejoignaient avaient été *a priori* favorables. Mais différentes associations se sont opposées à ce projet, vu qu'il aurait été de droit belge, ce que certains pays n'ont pas admis, et le projet n'a pas été poursuivi.

Pendant une dizaine d'années à partir de 1990, à l'initiative de Maxime LAMOTTE et de Jean-Loup d'HONDT, la Société a organisé des « Journées Thèses », durant lesquelles une sélection des auteurs des meilleures thèses de doctorat en zoologie soutenues l'année précédente en France étaient invités à venir présenter leurs travaux et leurs principaux résultats devant les membres de la Société. Cette formule suscita beaucoup d'intérêt durant les premières années, mais moins par la suite, parce que certains des auteurs de thèses remarquables ont décliné l'invitation qui leur avait été faite, notamment lorsqu'ils avaient trouvé des « post-doc » à effectuer à l'étranger. Les travaux présentés en séance n'ont alors plus été systématiquement les meilleurs, et il a parfois alors fallu faire appel à des intervenants certes de bon niveau, mais n'appartenant plus à l'élite, pour finir de remplir le programme. De ce fait, l'assistance a été moins nombreuse, et le Conseil a donc décidé de ne pas poursuivre ce type de réunions lorsqu'elles sont devenues moins mobilisatrices.

En France, après la disparition à quelques années d'intervalle de deux des principales revues de zoologie éditées dans notre pays, les *Archives de Zoologie expérimentale et générale* (que les responsables de l'édition ont préféré supprimer en pleine gloire vu le très faible nombre d'articles de haut niveau encore proposés pour publication) et l'*Année biologique* (devenu pécuniairement non rentable, en dépit des efforts d'Etienne WOLFF, en raison d'une réduction drastique du nombre des abonnés, elle-même consécutive au décès de sa très médiatique directrice et mécène, Andrée TÉTRY), un grand éditeur privé international mit la main sur les *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie.* Ce périodique était encore plus prestigieux que notre *Bulletin*, car fondé par l'une des plus illustres et attachantes personnalités de notre zoologie institutionnelle du début du XIXe siècle, Jean-Victor AUDOUIN. Les *Annales* se trouvaient alors en proie à des difficultés financières, puisque leurs thématiques très ciblées leur avaient fait perdre une grande partie de leur lectorat ; d'autre part, le prix de leur abonnement était très élevé, en raison de la présentation luxueuse de cette revue. Son éditeur, sans faire de sentiment, a alors souhaité une fusion de celles-ci avec le *Bulletin de la Société zoologique de France*, avec un titre commun (et probablement nouveau). Nous n'y étions pas *a priori* hostiles, mais nos interlocuteurs se croyant en position de force ont cru bon de conditionner cette acceptation à un certain nombre d'exigences *sine qua non*, dans un objectif essentiellement lucratif, considérant notre discipline scientifique comme une denrée exclusivement mercantile, en balayant tout ce qui constituait la convivialité-même et l'intérêt du partage scientifique au sein de la collectivité savante : le désintéressement du partage des connaissances, la générosité désintéressée et à but non pécuniaire et au bénéfice de la collectivité. Alors que le *Bulletin de la Société zoologique de France*, de présentation plus modeste, n'avait alors de son côté aucun problème.

Pour cet éditeur, la direction scientifique de cette revue unifiée devrait être exercée conjointement par les directeurs de publication de la SZF et des *Annales* (Armand DE RICQLÈS, ancien membre du conseil d'administration de la SZF), ce qui ne devait en principe poser aucun problème. Mais cet éditeur exigeait en outre d'être le seul propriétaire de ce nouveau périodique, se réservant le droit de le

supprimer s'il n'était pas économiquement rentable, et rendrait les deux co-directeurs et la SZF (et à la Société elle-même) seuls responsables du choix de son contenu et donc seuls garants de la qualité des textes publiés, l'objectif étant de lui assurer un électorat élargi et financièrement plus rentable, et en les rendant aussi par suite responsables de son éventuel manque de rentabilité économique, et *in fine* de sa disparition possible. Par ailleurs, le coût de l'abonnement devait être réévalué et multiplié par trois par rapport au montant de l'actuel, une majoration qui aurait occasionné une érosion prévisible de l'effectif de nos membres qui auraient considéré la dépense correspondante comme excessive pour le profit retiré (ce qui témoigne de la méconnaissance de l'éditeur de la mentalité et des valeurs scientifiques), et une suppression des échanges avec les autres associations éditrices de revues. Cet ensemble de considérations ne pouvait que réfléchir aux conséquences potentielles susceptibles d'en résulter pour notre société. A l'initiative de l'auteur de ces lignes, les membres de la SZF furent consultés par référendum ; ils se prononcèrent alors (une centaine de votants), à 95% des bulletins reçus, contre cette fusion. Aussi n'y avons-nous pas donné suite, et l'éditeur supprima alors purement et simplement les prestigieuses *Annales*, sur de simples arguments de rentabilité économique. Ceci comme si la diffusion scientifique n'était rien d'autre qu'une marchandise commer-cialisable (comme le deviennent d'ailleurs de plus en plus de nos jours, et d'un façon générale, la culture et le patrimoine au profit de l'enrichissement pour le plaisir d'accumuler des capitaux, valeurs devenues prioritaire dans notre société libérale) à ne considérer que comme d'un point de vue strictement lucratif. Cette disparition se produisit aux grands désespoir et désappointement d'Armand DE RICQLÈS, un collègue unanimement apprécié dans notre communauté savante nationale et ami d'un certain nombre d'entre nous, et qui en a dès lors voulu ; sans doute, à la suite de ce malentendu qui l'a marqué affectivement, n'a-t-il pas immédiatement réalisé que la conséquence de cette fusion aurait été de faire « couler » à brève échéance le nouveau périodique (donc en fait d'éliminer les deux préexistants), que les éditeurs se seraient alors empressés de remplacer par une nouvelle revue à but lucratif, à défaut de répondre prioritairement à l'exigence scientifique, mais conforme à leurs appétits financiers. Le Bulletin de la Société zoologique de France échappa ainsi au naufrage prévisible et poursuivit sa publication, ceci depuis une trentaine d'années depuis ces évènements, survivant bien que la conjoncture soit moins favorable qu'une génération auparavant.

Avant la célébration du centenaire de la Société, quelques-uns des présidents ont, dans leur discours inaugural, remémoré certaines des phases de la vie passée de celle-ci. Il en a été de même lors de la commémoration de notre centième anniversaire où Pierre-Paul GRASSÉ (voir plus loin) a retracé d'une voix vibrante et avec brio le centenaire de la zoologie française qui venait de prendre fin et célébré différentes personnalités éminentes. Durant ce dernier demi-siècle, quelques auteurs ont fait revivre leurs souvenirs et rappelé les nouveaux essais de rapprochement avec les sociétés zoologiques nationales d'autres états. Une histoire de la Société a été publiée en 1989 par Jean-Loup d'HONDT, qui la ensuite complétée par la publication à compte d'auteur en 2013 d'un volume d'Annales, paru dans les Mémoires de la Société zoologique de France, rappelant des noms et des évènements essentiels du passé de l'association. Ce sont là les deux seuls ouvrages qui ont été consacrés à l'histoire de la Société.

Acteurs majeurs

Le Congrès du centenaire de la Société zoologique de France avait été organisé en 1976 par une équipe soudée de membres de l'association, regroupés autour de Charles BOCQUET, professeur à la Faculté des Sciences de Paris et qui devait disparaître l'année suivante au cours de son deuxième mandat avant la parution de l'ouvrage commémoratif du congrès. Ce comité d'organisation comportait notamment Théodore LENDER, secrétaire général et professeur à la faculté des sciences d'Orsay, Jean-Jacques BOUNHIOL, professeur à la faculté des sciences de Bordeaux et Claude LÉVI, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, vice-présidents, Maxime Lamotte, professeur à l'Ecole Normale Supérieure et André BEAUMONT, professeur à la faculté des sciences d'Orsay. Les comptes rendus ont fait l'objet d'un ouvrage de 375 pages publié en septembre 1977 comme supplément du *Bulletin de la Société zoologique de France.*

Durant le demi-siècle qui a suivi se sont succédés à la présidence de la Société : Maxime LAMOTTE 1978-1979), Claude LÉVI (1980-1982), Jean-Jacques LEGRAND (1983-1984), Pierre LUBET (1985-1986), Hubert SAINT-GIRONS (1987-1988), André BEAUMONT (1989-1991), Bruno CONDÉ (1992-1994), Jacques HOURDRY (1995-1997), Jean CHAUDONNERET (1998), Jean GÉNERMONT (1999-2001), Guy VERNET (2002-2004), Jacques DAGUZAN (2005-2007), Jean–Loup d'HONDT (2008-2010), René LAFONT (2011-2013), Jean-Loup d'HONDT (2014-2016), Philippe LHERMINIER (2017-2019), Jean-Loup d'HONDT (2020-2025). Plusieurs présidents de la Société ont été centenaires : Maurice FONTAINE (104 ans et 9 mois), René-Guy BUSNEL (102 ans et 8 mois) ; l'un des membres de notre Conseil d'administration, Paul WINTREBERT, a eu presque la même longévité (99 ans et 10 mois). Claude LÉVI et André BEAUMONT sont respectivement nés en décembre 1922 et août 1923.

Pendant la même période, les fonctions de trésorier ont été occupées par Maxime LAMOTTE (1973-1977), Jean GÉNERMONT (1978-1989), Michel DELSOL (1989-2004), Sylvie BIAGIANTI (2005-2008), Françoise BIGEY (2009-2019), Françoise DENIS (à partir de 2020). Ont alors été secrétaires-généraux : André BEAUMONT (1977-1988), Jean-Loup d'HONDT (1989-2008), Ivan INEICH (2009-2010), Alexandra QUILHAC (2011-2013), Jean-Marc JALLON (2014-2015), Jean-Loup d'HONDT (2015), Philippe LHERMINIER (2016), Jean-Loup d'HONDT (2017-2019).

Sont décédés en cours de mandat Charles BOCQUET (Président), Jean-Jacques BOUNHIOL (vice-président), Michel THIREAU (ancien directeur des publications), Jean VOVELLE (archiviste) et Françoise BIGEY (trésorière).

L'organisation des Journées annuelles en province s'est accentuée. Elles se sont tenues à Paris en 1980, 1982-1983, 1986, 1990, 1996, 2000), Reims (1991), Lyon (1992), Bordeaux (1993), Nancy (1994), Nantes (1995). Ils ont eu lieu à Nancy (1978), Poitiers (1979), Caen (1980), Dijon (1981), Tours (1985), Caen (1987), Rennes (1988), Perpignan (1989), Le Bourget du Lac (1997), Lille (1998), Le Havre (2001), Brest (2002), Reims (2006), Bastia (2007), Vassivière (2009), Nice (2011), Bordeaux (2015), Périgueux (2019). Des Journées franco-italiennes ont été organisées en 1984 et 2017, des franco-canadiennes en 2005. Des journées franco-tunisiennes (avec président d'honneur), crées par Mohamed REZIG et Jean-Loup d'HONDT, se sont tenues en Tunisie (1999, 2003, 2006, 2010, 2014) et à Paris (2018). Créées en 2012 des Journées franco-maghrébines (sans président d'honneur) ont eu lieu au Maroc en 2012 et 2016 ; toutes ont été largement ouvertes aux zoologistes issus d'autres pays du Maghreb. Faisant suite au congrès du centenaire et à l'effort de publication qui lui était associé, il n'a pas été programmé en 1988 ; il a été annulé en 2013 faute d'un nombre suffisant de participants. Pour la même raison ont été supprimées depuis 2016 les séances d'abord mensuelles puis annuelles de communications, qui n'attiraient plus qu'une demi-douzaine de fidèles inconditionnels et les élèves de l'intervenant. Quelques personnalités de la zoologie française et internationale ont été honorées en assurant la présidence d'honneur des Journées annuelles. L'ont été à deux reprises les professeurs LAMOTTE, LUBET, FOURNIER (Canada) et BEAUMONT. Depuis 2011, un représentant de chacun des quatre pays d'Afrique du Nord (Algérie, Maroc, Tunisie, Lybie) siège au Conseil d'administration de la Société. D'un point de vue pratique, jusqu'au congrès du Havre (inclus), les participants logeaient encore majoritairement en cité universitaire ; à partir de 2002, ils n'ont plus logé exclusivement qu'en hôtel.

Différentes personnalités de la Zoologie française et étrangères ont été invitées à assurer la présidence d'honneur des Journées Annuelles (à l'exception des Jounées franco-maghrébines, pour lesquelles il n'en est pas prévu) : 1978 : G. KOSSWIG (Istamboul) ; 1979 : M. DURCHON (Lille) ; 1980 : C. JEUNIAUX (Liège) ; 1981 : P. DRACH (Paris) ; 1982 : F. BOURLIÈRE (Paris) ; 1983 : J. DORST (Paris) ; 1984 : G. MONTALENTI (Naples) ; 1985 : J.-J. LEGRAND (Poitiers) ; 1986 : A. PREVOSTI (Barcelone) ; 1987 : C. JEUNIAUX (Liège) ; 1988 : P. ALLEGRET et P. RAZET (Rennes) ; 1989 : L. Laubier (Paris) et J.-M. PÉRÈS (Marseille) ; 1990 : J. DORST (Paris) ; 1991 : R. REINBOTH (Mayence**)** ; 1992 : P. TONGIORGI (Modène) ; 1993 : A. HAGET (Bordeaux) ; 1994 : G. THINÈS (Bruxelles) et M. LAMOTTE (Paris) ; 1995 : M. LAMOTTE (Paris) ; 1996 : C. NIELSEN (Copenhague) ; 1997 : A. CAPRON (Lille) ; 1998 : A. BEAUMONT (Orsay) ; 1999 : P. LUBET (Caen) ; 2001 : M. DELSOL (Lyon) ; 2002 : P. LUBET (Caen) ; 2003 : AMOR EL ABEB et A. BEAUMONT ; 2004 et 2005 : M. FOURNIER (Montréal) ; 2006 : F. MEUNIER (Paris) ; 2007 : A. ROVERE

(Bastia) ; 2009 : P. DE PUYTORAC (Clermont-Ferrand) ; 2010 : J.-L. d'HONDT (Paris) ; 2011 : A. MEINEIZ (Marseille) ; 2015 : M. BALSAMO (Urbino) ; 2018 : J. BEN SOUISSI (Tunis) ; 2019 : R. LAFONT (Paris).

Depuis cinquante ans, la Société zoologique a richement été représentée dans l'effectif des enseignants-chercheurs de différents grands établis-sements universitaires, parfois en permanence, parfois pendant une vingtaine ou une trentaine d'années, souvent alors sous l'impulsion d'un membre actif de l'association : Muséum National d'Histoire Naturelle, Universités de Paris V, Paris VI et d'Orsay, de Bordeaux, de Lille, de Clermont-Ferrand, de Lyon, de Grenoble et de Rennes. Lors du congrès du centenaire de la Société en 1976, quasiment toutes les universités françaises ont été représentées par des enseignants chercheurs ayant présenté des communications orales ou sur panneau, dont le volume commémoratif récapitule les interventions. Il est encore trop tôt pour pouvoir juger des effets de la pandémie au COVID 19 sur la participation des adhérents aux activités de l'association, qui ont été en sommeil à cette période pour une durée d'environ deux ans.

Les congrès franco-tunisiens et franco-maghrébins réunissent progressivement un nombre croissant de chercheurs, passé d'une soixantaine (1999) à plus de 300 (2012), avec une légère diminution depuis lors. Y participent des zoologistes français, espagnols, italiens, belges, algériens, tunisiens, marocains, libyens, égyptiens, libanais, mauritaniens. Ils se sont tenus successivement à Nabeul (1999), Tozeur (2003), Tabarka (2006), Zarzis (2010), Marakech (2012), Korba (2014), Fès (2016), Paris (2018). Après le décès inattendu de Mohamed REZIG en 2003, l'organisation du côté tunisien a été assurée par un groupe de ses anciennes collaboratrices élargi en 2012 à un collègue marocain. De ce fait, le conseil d'administration de la Société zoologique de France a décidé d'admettre en son sein un représentant de chacun des quatre pays les plus impliqués, Algérie, Tunisie, Maroc, Libye ; la majorité des recrutements de nouveaux adhérents à l'association est devenue maghrébine ; mais la plupart des nouveaux membres ne versent qu'une seule fois leur cotisation annuelle, le considérant peut-être que comme un simple droit d'entrée (et de libre publication….). Il est arrivé que le nombre des participants maghrébins aux Journées Annuelles soit supérieur à celui des européens.

Auparavant, de nombreux membres de la Société zoologique de France appartenaient à l'Académie des Sciences. Deux en sont encore membres aujourd'hui : Claude LÉVI et Philippe JANVIER. Quatre prix scientifiques, dont chacun est attribué tous les trois ans continuent à couronner des chercheurs méritants, généralement français, exceptionnellement étrangers, dans le domaine de la zoologie. A une certaine période, plus de 70 membres de la société en étaient membres à vie ; leur effectif est descendu à trois : par ordre d'ancienneté, Constantin Buchelos (Grèce), Jean-Loup d'Hondt (France), René Lafont (France). La médaille d'honneur de la Société zoologique de France était largement décernée, avant le centenaire, à toute personne qui s'était distinguée plus que d'autres en faveur de l'association ; elle a été depuis lors distribuée de façon plus parcimonieuse (André Beaumont, Bruno Condé, Michel Delsol, Jean Génermont, Jean-Loup d'Hondt). Des colloques particuliers ont été consacrés à la mémoire de la personnalité et de l'oeuvre scientifique de quelques sociétaires éminents, tels que Roger Pourriot.

La vie de toute association réside sur la motivation et le dévouement de quelques personnes privilégiées auxquelles il convient de rendre hommage. Il convient ainsi de souligner les noms de quelques collègues qui ont exercé un rôle tout particulièrement important dans la vie de la Société zoologique de France au cours de ce dernier demi-siècle, et dont quelques-uns ne sont plus parmi nous aujourd'hui : André Beaumont (ancien professeur à la faculté des sciences d'Osay, conférencier et enseignant exceptionnel, d'une remarquable honnêteté, ancien secrétaire général de la Société qu'il a gérée avec rigueur et qui a assuré efficacement la publication du volume du centenaire), Bruno Condé (ancien professeur à la faculté des Sciences de Nancy, homme d'une rare culture et qui assuré avec professionnalisme et compétence la fonction de président et témoignant d'un intérêt exceptionnel pour l'association), Michel Delsol (ancien professeur à la faculté des sciences de Lyon qui a longtemps assuré les fonctions de trésorier de l'association et dont la gestion de la Société et sa promotion étaient l'une des principales raisons de vivre), Jean Génermont (ancien professeur à la faculté des Sciences d'Orsay, enseignant capable de parler pendant une vingtaine de minutes sur un sujet difficile sans consulter ses notes, homme d'un humour toujours souriant et d'une rare droiture qui géra les finances de la Société avec beaucoup de rigueur), Maxime Lamotte (accueillant professeur à l'Ecole normale

supérieure, qui a été l'âme et le moteur de la Société par laquelle il était passionné pendant une trentaine d'années, y jouant le rôle d'un sage et dont les avis étaient unanimement respectés), Guy Vernet (professeur à l'université de Reims, préoccupé en permanence par la recherche de tout ce qu'il pourrait faire pour favoriser la vie et la promotion de la Société, et accordant son appui indéfectible et amical à tous ceux qui partageaient la même motivation). La mémoire de Maxime LAMOTTE fut honorée lors d'un colloque organisé dans l'auditorium du Muséum national d'histoire naturelle. Il convient de souligner l'exceptionnelle probité de la plupart de ceux qui ont assuré des fonctions vitales pour la promotion de la Société durant la période de leur mandat, même si plusieurs anciens présidents, il est vrai déjà relativement âgés au moment de leur élection, ont pris ensuite leurs distances.

Du fait de la réduction des fonctions de zoologistes en milieu universitaire et de la limitation et de l'orientation des postes proposés au CNRS, le relais en systématique est assuré par nombre de chercheurs qui se côtoient à la Société zoologique de France mais qui travaillent dans des structures administratives distinctes du milieu universitaire. Les uns peuvent oeuvrer dans le domaine vétérinaire, d'autres dans celui de l'agronomie (INRA), - dans lequel on compte de nombreux spécialistes des insectes, notamment des espèces ravageuses (phytophages, xylophages, vectrices d'agents infectieux, carnivores) et pathogènes - Les laboratoires de l'INRA et du Muséum national d'Histoire naturelle travaillent donc en étroite collaboration. En raison du développement informatique, les catalogages faunistiques régionaux ou nationaux de biodiversité se multiplient de plus en plus, et la part des « gestionnaires » s'accroît dans certains services plus rapidement que celle des « créateurs ». La majorité des recrutements de nouveaux membres dans les pays d'Afrique du Nord est celle de systématiciens et de biogéographes, mais donc encore peu s'intéressent aux espèces d'intérêt non-économique ou aux groupes zoologiques dits « mineurs » ; l'étude du méiobenthos et celle de la microfaune des eaux douces continentales sont encore par exemple délaissées au Maghreb.

Après la disparition de Pierre-Paul GRASSÉ (1895-1985), professeur à la Sorbonne, extraordinaire conférencier et considéré mondialement comme l'un des deux plus prestigieux zoologistes du XXe siècle (avec l'américaine Libbie HYMAN), la Société zoologique de France envisagea de publier à sa mémoire un ouvrage commémoratif dont les chapitres seraient rédigés par différents auteurs, et en particulier ses anciens élèves. Mais sa famille, y compris son épouse (née Madeleine Pierre) y opposa un testament, mentionnant entre autres qu'il n'autorisait qu'une seule personne à lui consacrer un ouvrage d'hommages, son ancienne collaboratrice Yveline LEROY (1932-1986, et qui devait donc elle-même décéder l'année suivante sans avoir rien entrepris). La SZF renonça donc à son projet, remboursa les premiers descripteurs de l'ouvrage. Ce n'est qu'une quinzaine d'années plus tard que quelques premiers chercheurs, sous l'impulsion de Michel DELSOL, commencèrent à publier à titre individuel des hommages de quelques pages à cette éminente figure.

Actuellement, la Société zoologique de France ne regroupe plus, comme par le passé, la totalité des zoologistes français, une partie d'entre eux ayant préféré quitter la société-mère généraliste pour se regrouper dans des associations plus spécialisées mais plus confidentielles, éditant un périodique plus spécifique, dans lequel le nombre des articles les concernant à titre personnel sera plus important. Ce qui peut alors s'avérer très grave,et déséquilibrer des domaines tout aussi intéressants que d'autres de la recherche au profit de certains laboratoires, et créer des inégalités mal justifiées. En plus des détournements de crédits vers quelques unités très spécialisées ou médiatiques et qui enrichissent ainsi leurs capacités matérielles et recrutement en personnel, certains d'entre eux finissent par se désintéresser des autres aspects de la zoologie, par ne plus se cultiver en dehors de leur domaine plus ou moins « pointu » de recherche, allant jusqu'à ignorer ou mésestimer certaines connaissances scientifiques essentielles plus ou moins récentes, alors que des rapports et collaborations entre équipes de recherches pourraient être fructueux pour chacun des partenaires. Si la zoologie trouve beaucoup à gagner du fait des progrès méthodologiques, elle perd sans doute tout autant du cloisonnement lié à la compétitivité et à la rivalité entre groupes de chercheurs. Actuellement, depuis la disparition de Maxime LAMOTTE, si la zoologie française comporte encore quelques hautes figures, elle ne compte néanmoins plus d'immenses personnalités de stature internationale, impressionnantes et quasiment mythiques,

comme elle en a connu naguère avec notamment Yves DELAGE, Raphaël BLANCHARD, Pierre-Paul GRASSÉ, Louis GALLIEN, Emmanuel FAURÉ-FRÉMIET ou Etienne WOLFF et d'autres.

D'un point de vue anecdotique, les organisateurs de la plupart des congrès de la SZF tenus en province ou à l'étranger ont offert la possibilité aux inscrits de visiter des sites intéressants d'un point de vue historique ou par leur biodiversité, tels l'aquariium de Nancy (CONDÉ), les monuments de Poitiers et découverte en barque des marais (LEGRAND), la tapisserie de Bayeux (LUBET), les vignobles de Dijon et l'Hospice de Beaune (CHAUDONNERET), Etretat et la côte normande (BRETON), le Vercors (SENGEL & CHIBON), le vignoble et les chais du champagne (VERNET), les salines de la côte rochelaise (GINSBURGER-VOGEL), le vignoble médocain (LAVENSEAU), la biodiversité des prairies humides (GUYÉTANT), la région bastiaise et ses traditions (ROVERE), le lac de Vassivière (MIGNOT), l'aquarium d'Arcachon (d'HONDT), le parc du Mercantour et son élevage de loups (FRANCOUR), la biodiversité du Périgord et le musée de la trufficulture (D'HONDT), ou à l'étranger : la riviera de la Brenta, en Italie (MINELLI & OMODEO), Nefta, les oasis de montagne et le désert tunisien (REZIG), Tabarka et les sites romains en Tunisie de Dougga et Bulla Regia (TRIGUI EL MÉNIF et SOUISSI), Djerba, Tunisie (TRIGUI EL MENIF et SOUISSI), Essaouira, Maroc (RAMDANI), la médina de Fès, Maroc (RAMDANI), les paysages automnaux du Québec et les chutes du Niagara (FOURNIER).

Nous rappellerons enfin que la zoologie est un phénomène cyclique, ses centres d'intérêt pour les chercheurs étant une affaire de mode. En ce début du vingt-et-unième siècle, certaines disciplines paraissent en perte de vitesse, comme l'anatomie comparée, la biologie du développement, l'inventaire faunistique des fonds bathyaux et abyssaux européens, et l'étude du mésopsammon. L'écologie a connu un grand engouement autour des années 1970, et s'est notamment développé depuis lors par l'étude de la canopée, la protection de l'environnement, l'inventaire patrimonial et la sauvegarde des ressources. La systématique d'inventaire reste une discipline privilégiée, notamment à l'occasion des recherches portant sur le tiers-monde ; la découverte récente et croissante d'introductions d'espèces représente une nouvelle source d'intérêt pour les chercheurs, s'intéressant notamment aux problèmes de compétition qui les opposent à la faune indigène, ainsi qu'à leur éradication potentielle, notamment grâce à la lutte biologique. La disparition des espèces sous influence anthropique, notamment des pesticides et des produits phyto-sanitaires, ou du réchauffement climatique, ou encore d'une urbanisation irréfléchie, ouvre une voie de recherche de plus en plus large à la zoologie fondamentale comme appliquée. Des programmes scientifiques interdisciplinaires ont rapporté des résultats efficaces ou prometteurs. Certains directeurs de laboratoire axent les activités de leurs équipes, selon les cas vers une groupe zoologique donné, un problème biologique, un milieu, ou une technologie, mais diverses contraintes limitent de plus un plus les capacités pour un chercheur isolé de travailler à la fois sur un matériel biologique et des techniques de son choix. La microscopie électronique, davantage d'ailleurs celle à transmission, après avoir connu une vogue considérable, est actuellement moins présente que dans les années 1970-2000 dans les publications proposées pour publication. Pour les pays francophones du Maghreb, le *Bulletin de la Société zoologique de France* est un facteur de promotion précieux, parce que beaucoup de périodiques anglophones leur demeurent encore fermés (sauf s'ils s'associent pour la rédaction de leurs articles avec un collègue anglophone), et notre périodique leur permet de publier leurs articles personnels en langue française afin de se faire connaître et d'avancer dans leur carrière. Parfois par la même occasion d'établir des collaborations, puis de publier, avec des collègues francophones avec lesquels ils partagent des sujets de recherche en commun.

L'expose de Pierre-Paul GRASSE

Cet exposé a été l'évènement le plus marquant de la célébration du centenaire de la Société zoologique de France. A cette occasion, avec l'élégance, la fougue et l'emphase dans lesquelles il excellait, bien qu'avec parfois une trace de perfidie, notre ancien président Pierre-Paul GRASSÉ avait prononcé devant un amphithéâtre bondé telle était l'aura du maître, un exposé des plus remarquables sur « Un demi-siècle de Zoologie française », ce demi-siècle qui venait de s'écouler et dont il avait été le témoin et un acteur privilégié. Il avait tout d'abord prié son auditoire de l'excuser pour ses éventuels oublis, (ou présumés tels, tous ayant déjà compris qu'ils n'en seraient pas). Dans un texte qui

représentera une vingtaine de pages imprimées, brillantes et documentées, GRASSÉ a énoncé ses propres idées concernant l'évolution de la zoologie, telle qu'on pouvait alors et dans le futur l'imaginer, telle qu'un « jeune d'aujourd'hui et de demain la jugera », en 2026. L'année où nous sommes à présent. Il en a profité pour stigmatiser certaines tendances dont il redoutait l'inflation défavorable en regard d'autres aspects plus traditionnels, mais non moins méritants. Il était donc hautement intéressant de vérifier à cette date la véracité de ses prédictions, à quel point ses considérations se trouvaient concrétisées un demi-siècle plus tard, et de confirmer simultanément l'optimisme et le pessimisme de ses propos.

En octobre 1920, l'effectif national total des (rares) zoologistes oeuvrant dans l'université s'élevait à 120-150 personnes, enseignants et chercheurs, un nombre auquel il fallait ajouter les quelques dizaines de scientifiques « assez peu considérés » travaillant dans les grands établissements nationaux dont le Muséum. On peut donc considérer que la population zoologique française avoisinait au mieux les 200 personnes. Beaucoup travaillaient dans des domaines très spécialisés, et on ne comptait parmi eux, contrairement à aujourd'hui, que peu de vedettes médiatiques. Ceux de ses collègues auxquels il a alors rendu un hommage appuyé étaient effectivement des personnalité éminentes, déjà âgées ou disparues, telles que Maurice DURCHON, Paul MARAIS DE BEAUCHAMP, Emile BRUMPT, Marcel PRENANT, Robert-Philippe DOLLFUS, Hélène CHARNIAUX-COTTON, Jean-Jacques BOUNHIOL, René JEANNEL ou Lucien CUÉNOT, représentant en effet l'ensemble et l'éventail des recherches de qualité menées dans nos différents laboratoires, sur l'ensemble de ce patrimoine que constitue l'étude du monde animal dans toute l'étendue de sa diversité. Il voyait aussi dans la zoologie, domaine d'investigation non parcellaire, un immense champ culturel.

Dans son exposé, il 'attarde sur le fait qu'il est souvent difficile pour les revues zoologiques françaises de survivre, avec les faibles moyens dont elles disposent puisqu'elles ne sont pas aidées par les pouvoirs publics, et qu'il faut craindre la mort du français scientifique au profit de la concurrence exercée par les chercheurs anglophones. Des chercheurs auxquels Grassé accorde une compétence surfaite alors que leur niveau scientifique est souvent inférieur à celui de leurs collègues français. Il plaide pour la publication des chercheurs français dans leur langue nationale, par ailleurs plus précise dans sa terminologie, afin que le français, langue culturelle par excellence, ne tombe pas en désuétude, reste considérée sans restriction. Il s'attaque aussi à celles de ces sous-disciplines auxquelles on a tendance à donner une importance injustifiée, telles que l'écologie et la biologie moléculaire. On sait aujourd'hui que certains aspects de la biologie moléculaire ont été très prometteurs, mais qu'elle a aussi contribué à proposer des phylogénies tellement aberrantes voire farfelues que leur prise en compte nécessite beaucoup de prudence, notamment dans l'identification et la définition des limites de leur application.

GRASSÉ réunit, et ceci avec juste raison, la zoologie et la paléontologie, deux disciplines complémentaires, et considère que le classement de cette dernière « en Science de la Terre est une aberration ». Il souligne également très justement que la zoologie deviendra avec le temps de plus en plus expérimentale (ce qu'avait déjà reconnu Lacaze-Duthiers près d'un siècle plus tôt) et que le travail des systématiciens était de plus en plus délicat et raffiné. Il regrette le fonctionnement des anciens grands laboratoires, en dépit des problèmes grandissants que pose leur gestion, au profit de la création de petites unités fortement concentrées et indépendantes qui ne bénéficient alors que de subventions limitées ; il conviendrait plutôt que de les réunir en de plus vastes structures, au financement non-arbitrairement saupoudré mais honnêtement géré en fonction des nécessités, et dans lequel la distribution des fonds sera assurée en fonction des besoins respectifs des équipes. Il souligne enfin très légitimement que ce sont les chercheurs isolés qui font les découvertes les plus originales, et sont ceux dont les noms restent dans les mémoires, et non les équipes ou chacun apporte son infime contribution, presque anonyme, à un édifice collectif, parfois mal coordonné, alors qu'elles sont de beaucoup les mieux financées, et parfois avec un gaspillage considérable. « Les chercheurs isolés qui, fréquemment, sont les plus originaux et les plus productifs, pratiquement ne reçoivent plus d'aide et ne sont plus recrutés ». « La recherche en commun enregistre, elle fignole, elle confirme, mais ne crée pas » ; « peu

scientifique, l'Administration ne finance plus que les projets à intérêt pratique « ou un plan de recherche imposé.

Enfin Grassé rappelle que l'âge limite fixé par l'administration pour le départ des chercheurs les frappe en pleine activité et au sommet de leurs compétences, les contraignant à se retirer au moment où ils sont les plus aptes et les plus utiles à la collectivité. D'une façon générale, il stigmatise le carcan bien français des réglementations dans lesquelles le personnel administratif emprisonne les chercheurs. Bref, bien des craintes formulées par Grassé se sont révélées fondées avec le temps ; se sont non seulement concrétisées mais organisées, sans doute dans l'optique de déprécier la recherche française à but non lucratif au profit de celle qui contribuera à la réalisation de bénéfices pécuniaires et d'enrichissements matériels, qui en apparait comme la seule raison valable évidente.

En sortant de l'auditorium où avait eu lieu la conférence de Grassé, l'auteur de ces lignes s'est surpris à évoquer les propos de Goethe au terme de la canonnade de Valmy : « J'y étais !».

La renommée internationale de Grassé lui a valu d'être considéré comme l'un des deux plus prestigieux zoologistes du XXe siècle, avec l'américaine Libbie Hyman (dont il faut reconnaître en toute objectivité qu'elle était loin d'avoir eu la même envergure que Grassé mais, vu qu'elle était citoyenne des Etats-Unis, peut-être faut-il y voir la raison d'une telle commémoration). A ce titre, une délégation de la Société zoologique de France se rendit-elle au congrès international de zoologie organisé à Athènes en 2000 ; en l'absence du président de notre société, pressenti pour diriger cette délégation et qu'un problème de santé immobilisa en France, il revint à l'auteur de ces lignes d'avoir l'honneur de de donner lecture, en séance plénière, du texte de l'hommage que notre collectivité avait préparé pour honorer le souvenir de GRASSÉ.

Actualité et perspectives

Depuis un demi-siècle, et comme c'est le cas pour de nombreuses associations, les activités de la Société zoologique de France ne reposent que sur la bonne volonté de chercheurs bénévoles qui, en plus de leurs activités professionnelles (menées même après leur départ en retraite) et leurs autres responsabilités s'attachent à poursuivre et à pérenniser l'oeuvre de leurs prédécesseurs, en faisant vivre une association à laquelle ils sont affectivement très attachés, à laquelle ils rendent de ce qu'elle leur a apporté à différentes étapes de leur carrière, et dont ils sont conscients non seulement de l'utilité, mais aussi de la nécessité. La Société zoologique de France a pour vocation de réunir et de promouvoir l'ensemble de la communauté zoologique française, de publier les travaux de ses membres, de rester la structure fédérative et représentative, interlocutrice des pouvoirs publics, de sa discipline dans notre pays comme auprès de l'étrangers, de distinguer par l'attribution de prix appréciés les chercheurs de qualité, ceux qui ont fait leurs preuves comme les jeunes prometteurs ; comme le sont les autres sociétés nationales des autres pays dans le cadre de leurs nations respectives. Dans une période difficile pour les sciences naturelles, déjà en raison de la considération très limitée que leur vouent les pouvoirs publics en un période ou la Terre et la Vie sont l'objet de menaces sérieuses, encore plus que cela ne fut dans les années d'après-guerre, elle persiste dans l'accomplissement de ses vocations et espère la maintenir le plus longtemps possible, avec l'espoir que de jeunes chercheurs viendront, de plus en plus nombreux, prendre le relais de leur aînés et continuer la construction et l'entretien d'un ouvrage d'intérêt collectif échafaudé depuis trois demi-siècles, donc sensiblement six générations de chercheurs. En cela, elle est la cadette de la plus ancienne et toujours active société savante créée en France, la Société Linnéenne de Bordeaux (1818), et elle est également la cadette d'une association qui aurait pu être en fait l'une de ses filiales spécialisées, la Société entomologique de France (1832).

Nous avons pleinement pris conscience du désintéressement de nos sociétaires pour la vie associative et sa convivialité (les conférences et colloques sont de moins en moins suivis), attitude générale qui a commencé d'ailleurs à affecter à cette même période de nombreuses autres associations scientifiques (les plus académiques, mais pas seulement), notamment une année où nous avions enregistré un nombre de décès plus élevé que de coutume, et nous nous étions interrogés sur la façon de recruter de nouveaux adhérents. Les activités associatives les plus suivies sont celles qui comportent des récoltes de matériel sur le terrain, au détriment de celle dont la vocation est plus académique. Nous

étions alors ralliés à une proposition de Michel Delsol. Celle-ci consistait à rechercher les noms et adresses du plus grand nombre possible de zoologistes professionnels et amateurs français et francophones non-membres de la SZF, et leur adresser une circulaire leur présentant la Société zoologique de France et ses activités ainsi qu'un formulaire d'adhésion. Cette opération s'est avérée décevante puisque les 350 envois n'ont été à l'origine que d'une douzaine seulement de recrutements. Naguère, la Société zoologique de France comptait dans ses rangs un certain nombre de membres de l'Académie des Sciences ; depuis que les sciences naturelles ont commencé à être dépréciées par nos instances décisionnelles nationales, leur nombre parmi nous a considérablement fléchi.

En pratique, toutes ces associations, nationales et régionales, qu'elles concernent un problème biologique ou un groupe zoologique donnés, et quelles que soient leurs méthodologies et les aires géographiques auxquelles qu'elles couvrent, partagent avec la Société zoologique de France le même objectif culturel et patrimonial dans un champ disciplinaire commun, reposant sur des passionnés, des compétences et des motivations, sur des bonnes volontés généreuses, responsables, sincères et altruistes. Mais cela ne permet en rien de présumer de l'avenir de ces associations en une période où la culture n'intéresse en rien le pouvoir politique, à part les revenus pécuniaires qu'elle peut engendrer pour son Trésor Public, et aux yeux desquels la grandeur d'un pays se mesure selon ses dirigeants présents et récents par l'ampleur des bénéfices et dividendes qu'encaissent une petite minorité d'actionnaires financiers. Ceux pour lesquels la culture est une marchandise, même s'ils ne sont pas réfractaires à l'acquisition d'œuvres d'art ou d'objets de collection à leur profit personnel. Nous ignorons tout de ce que sera devenue la Société zoologique de France au terme de la prochaine génération, et si même sa vocation culturelle d'enrichissement et de diffusion des connaissances à but désintéressé n'aura pas été étouffée par la soif inextinguible actuelle du profit dans tous les domaines. D'où l'intérêt de célébrer son cent-cinquantenaire, au même titre que certaines personnes âgées ont pris l'habitude de fêter leurs demi-anniversaires, afin de bénéficier d'un plus grand nombre de célébrations au cours des années qu'il leur reste encore à vivre.

Ayant été la rédactrice de la première version du Code international de nomenclature zoologique, que son président Raphaêl BLANCHARD avait fait adopter la la communauté zoologique lors du premier congrès international de zoologie qu'elle avait organisé en 1876, la Société zoologique de France a veillé depuis lors et par idéologie à rester la gardienne du temple de l'orthodoxie ; ceci en une époque où celle-ci a tendance à s'effacer, souvent par ignorance historique. Depuis de nombreuses générations, la zoologie a été considérée comme une entité indépendante des nationalismes et des idéologies, dont politiques, et ses praticiens comme relevant d'une élite culturelle et morale incontestable et transcendante ; ainsi les praticiens relevant de pays belligérants, tels pendant plusieurs siècles que la France et la Grande-Bretagne, se rendaient-ils visite en période ce conflits, en traversant la Manche. La situation a changé à partir de 1876. De cette année à la fin de la Première guerre mondiale, le pangermanisme allemand, précurseur et inspirateur du nazisme, dont la vocation était de s'imposer dans l'ensemble des domaines dont culturels sur les autres nations, a tenté d'imposer ses propres règles nomenclaturales au détriment de celles collectivement adoptées par la collectivité scientifique. En essayant par exemple de substituer par usurpation au mot d'Embranchement (unité systématique) défini par CUVIER en 1812, désignant la catégorie hiérarchique en classification immédiatement inférieure au Règne, celui de Phylum (unité évolutive), introduit par HAECKEL en 1867 pour désigner une grande lignée monophylétique, indépendamment de son niveau. Cette substitution a été admise par ignorance à la fin de la seconde guerre mondiale par la plupart des zoologistes germano-anglophones sous l'influence de la créatrice de la zoologiste moderne aux Etats-Unis, certes une pionnière, Libbie HYMAN, mais pétrie de culture germanique et sous l'influence et la propagande de laquelle le mot de Phylum a été admis par une grande partie de la collectivité zoologique. Ella ainsi permis, dans ce domaine tout au moins, le succès du nazisme. Dans le même ordre d'idées, un autre de nos anciens présidents, Marcel PRENANT, pourtant idéologiste marxiste convaincu, a été démis de ses fonctions au parti communiste français pour son opposition aux directives du parti de soutenir les théories politiques mais scientifiquement erronées et « manipulées » de l'auteur soviétique Trofim Lyssenko ; ce dernier falsifiant la connaissance scientifique et prônant l'acceptation de contre-vérités au profit d'une zoologie

mensongère destinée à renforcer l'audience et l'influence du parti auprès du peuple. Depuis quelques années, l'influence politico-nationaliste en matière de zoologie se veut plus feutrée, et se traduit notamment de multiples façons : par la diffamation ou par la simple dissimulation des travaux des zoologistes français par leurs collègues états-uniens, soit par attaques personnelles directes fallacieuses, soit par calomnie en leur prêtant des conceptions politiques imaginaires, soit par traduction fausse en langue anglaise de leurs résultats publiés en français afin de les déconsidérer, soit enfin par une politique de publication rejetant les articles avec un français pour seul auteur, mais l'acceptant si celui-ci propose à un collègue américain qui n'a contribué en rien au travail d'être son co-auteur.

Les zoologistes actuels sont de plus en plus spécialisés, ce qui offre à la fois des avantages et des inconvénients, puisque le champ de leurs connaissances peut alors être très précis, « pointu », mais ne bénéficient plus de la richesse des connaissances de leur aînés et ils perdent par ailleurs l'esprit critique des anciens, acceptant sans discussion des interprétations manifestement erronées pour un spécialiste qui connait réellement les organismes incriminés, et contre lesquelles s'insurge la masse du savoir accumulé par des générations de zoologistes. Lorsqu'on est ultra-spécialisé, on peut mettre en évidence un point de détail passé inaperçu aux yeux de nos prédécesseurs, et on s'empressera alors de le publier triomphalement en dénigrant par la même l'inexactitude d'une observation ancienne, avec l'espoir d'en être encensé ; mais en s'abstenant de rappeler la masse d'observations réelles et fiables, d'autre part réunies par l'auteur de celles-ci. La progression dans la carrière s'effectue assez fréquemment en « démolissant « ses maîtres ou se prédécesseurs. Quand on est ignorant en zoologie, on aura tendance à se rallier à l'opinion, même ahurissante, d'un phylogéniste moléculaire ne connaissant pas ls organismes sur lesquels il travaille, mais qui prétendra identifier des affinités biochimiques entre des animaux que tout sépare, ce qu'il ignore.

A ce titre, il convient de privilégier, pour éviter les erreurs d'interprétation monumentales, de privilégier l'approche d'un problème biologique ou d'une phylogénie par une collectivité de spécialistes des organismes de formations et d'expériences différentes, afin de confronter (sans dévaloriser autrui *a priori* ni adopter d'emblée une attitude de supériorité vis-à-vis des conclusions des autres spécialistes) leurs points de vue respectifs et accéder ainsi à la vérité la plus fiable possible. Une lacune importante dans la formation actuelle des zoologistes réside dans leur manque de connaissances en histoire des sciences, tant au niveau de leur culture générale dans ce domaine que concernant le groupe d'organismes même sur lequel ils travaillent. Une attitude, assimilable à une forme de sectarisme, oppose souvent les zoologistes en deux catégories, les biochimistes-phylogénéticiens et les naturalistes-biologistes-morphogénéticiens, de formations respectives, culturelle et professionnelles, très différentes et utilisant des approches distinctes. Les premiers agencent les groupes d'animaux comme un joueur place des pions d'un échiquier (même s'il s'en défend) en cherchant à établir une combinaison différente de ses collègues, les seconds en fonction de leurs corrélations biologiques, de leur fonctionnement, de la distinction entre homologies et analogies. Combien d'auteurs actuels regroupent-ils les organismes en fonction de la présence ou de l'absence chez eux d'un « coelome », le considérant comme un organe homologue chez de nombreux organismes, alors qu'il existe en fait différents types de « coelomes » seulement analogues entre eux, mais d'origine embryologique, de mode de formation indépendants : monomérie, trimérie, entérocoelie, schizocoelie, etc., parfois aussi de fonctions.

La Société zoologique de France fête donc le cent-cinquantenaire de sa fondation. Durant un siècle et demi, elle a été animée, conduite, confortée et encouragée par un certain nombre de grandes figures, dont certaines sont pour nous devenues mythiques. Jules Vian, Ferdinand Lataste, Raphaël Blanchard, Maurice Chaper, Adrien Robert, Jean Dorst, Louis Gallien, Max Vachon, Maxime Lamotte, Paul Marais de Beauchamp, Robert-Phiilippe Dollfus, Pierre-Paul Grassé, Bernard Possompès, Charles Bocquet, Bruno Condé, Pierre Lubet et Guy Vernet en particulier sont, parmi nos anciens qui ne sont plus, probablement ceux dont le dévouement envers la Société a été pour elle des plus bénéfiques. Certains d'entre eux se sont révélés être d'excellents « agents recruteurs « : le personnel scientifique des laboratoires de GRASSÉ, LAMOTTE, GALLIEN, BOCQUET, LUBET et VERNET a adhéré en totalité à notre société. Le fonctionnement concret de notre association, comme celui de beaucoup d'autres, repose sur un petit nombre de bonnes volontés dont en fonction des lois biologiques il faudra prévoir la relève dans les

générations suivantes. Espérons donc que le relais sera assuré par des personnalités aussi motivées que celles qui ont conduit la Société zoologique de France à traverser au mieux ses trois premiers demi-siècles et qui, tout comme elles, sauront la maintenir sur le socle qui est actuellement le sien et veiller à promouvoir et développer ses vocations de toujours.

La pratique de la zoologie est enrichissante, passionnante, didactique, ouverte vers l'extérieur, apportant de multiples satisfactions personnelles, tant celle de découvrir des phénomènes biologiques que des organismes inédits, d'être celui qui est à l'origine de ces découvertes, qu'enrichir le patrimoine de connaissances culturelles, parfois appliquées, de la collectivité. Il a souvent conscience d'oeuvrer davantage pour la postérité, pour le futur, y compris lorsqu'il aura lui-même disparu, que pour l'actuel et pour lui-même. La zoologie constitue une chaîne dans laquelle il s'inscrit et s'insère, à l'édification de laquelle le praticien à conscience de contribuer, dans laquelle il est lui-même à la fois un maillon et un passeur, précédé et suivi. Une tâche à laquelle se consacre la Société zoologique de France, par les travaux de ses chercheurs et par les résultats qu'elle publie - et donc diffuse au sein de la communauté scientifique -, en une époque où la population manifeste une soif de connaissances et un regain d'intérêt (dont pour la conservation, mais également affectif et esthétique) envers la nature et les organismes qui la peuplent, ne serait-ce que fondamentalement, simplement en les observant, et indépendamment de leur intérêt appliqué. A ce titre, même malmenée actuellement, elle reste une discipline d'avenir et surtout ouvre le chemin à une joie immense ouverte à la satisfaction de ceux qui la pratiquent, à plus forte raison l'étudient, dans toute l'étendue de sa richesse et où tant demeure encore à découvrir et à apporter au patrimoine culturel collectif de l'humanité.

Dans son exposé lors du centenaire de notre Société, Pierre-Paul GRASSÉ avait émis le souhait que l'un de ses cadets, un demi-siècle plus tard, évoque l'évolution ultérieure de notre association. Les pages qui précèdent répondent à ses espoirs, avant – souhaitons-le - la transmission éventuelle d'un relais. Mais la Société zoologique de France, vu le contexte actuel et le désintérêt croissant des pouvoirs publics pour notre discipline scientifique, existera-t-elle encore dans un demi-siècle à force d'être dévalorisée, sauf dans l'intérêt de ses apports socio-économico-lucratifs pour l'homme, lorsque viendra le jour de la commémoration de son bicentenaire ? Bien nous soyons gagnés par un pessimisme de plus en plus marqué au fil des années, il nous paraît néanmoins inconcevable que la science de l'animal, et les *media* qui en assurent la promotion et la transmission, s'éteignent dans le cinquantenaire qui vient ; mais ce sera alors peut-être davantage dans l'optique de la vulgarisation scientifique que sous un aspect plus institutionnel et fondamental. Nous espérons donc que la science zoologique subsistera en tant que telle, et surtout que nos publications ne tomberont pas entre des mains mercantiles qui considéreront la science et sa mise à la disposition de la collectivité érudite comme une source de profit lucratif à titre personnel. Nous souhaitons enfin que le chercheur reste libre de ses choix au cours de sa carrière, et ne soit pas contraint à se consacrer à une thématique de recherche imposée par les pouvoirs publics à finalité personnelle et fondamentalement autre que culturelle.

Les Présidents de la Société zoologique de France depuis un demi-siècle

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

I

Depuis la fondation de la Société zoologique de France, en 1876, soit depuis 150 ans, cette association a successivement été dirigée par 114 présidents en exercice, dont certains ont été réélus plusieurs fois (6 d'entre eux à deux reprises, 11 à trois reprises, 1 à neuf reprises), tandis que les congrès annuels ont été honorés depuis l'origine par la présidence de 116 présidents d'Honneur, choisis comme étant des personnalités scientifiques nationales ou internationales éminentes et prestigieuses ; quelques-uns d'entre eux ont parfois aussi assuré cette fonction à deux reprises. Depuis la célébration du centenaire de la Société en 1976, elle a comporté 16 présidents, tous réélus sauf avis contraire de leur part (Jean Chaudonneret), et que nous évoquerons très rapidement ici, ainsi que 37 présidents d'Honneur, dont 21 français. L'auteur de ces lignes a personnellement rencontré au cours de sa carrière 69 des anciens présidents de notre société, ainsi bien évidemment que son successeur.

Ces congrès ont été, durant de nombreuses années, strictement nationaux, même si quelques collègues étrangers, notamment de nationalité belge et italienne, y ont occasionnellement participé. A de rares exception près, ils se sont tenus en France, et avant 1970 quasiment exclusivement à Paris. Depuis les années 1980, ils se sont largement ouverts à nos collègues d'Afrique du Nord, et des congrès franco-tunisiens (le premier ayant été organisé en 1999) et franco-maghrébins (depuis 2012) ont régulièrement été proposés ; ces deux appellations regroupent à présent presque le même public, la différence majeure venant de ce que les congrès franco-tunisiens bénéficient selon la tradition d'un président d'Honneur, dont les congrès franco-maghrébins sont dépourvus.

Depuis le congrès du Centenaire, la Société zoologique de France a successivement été présidée par les personnalités suivantes :

Charles BOCQUET (1918-1977), président 1976-1977.

Ancien chef de travaux à la Station Biologique de Roscoff, puis professeur à l'université de Caen, il fut nommé professeur à la Sorbonne et directeur du laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, succédant à Pierre-Paul Grassé. Spécialiste de la systématique et de la génétique des Crustacés, il fut le fondateur de la systématique évolutive et l'organisateur principal du congrès du centenaire de la SZF en 1976. Décédé en cours de mandat.

Maxime LAMOTTE (1920-2007), président 1978-1979.

Professeur à la faculté des Sciences de Lille, puis professeur-directeur du laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, il fonda plusieurs laboratoires de recherche en Afrique Noire. Spécialiste de la systématique et de la génétique des Mollusques Gastéropodes, ainsi que des insectes africains. Il ramena de riches collections à l'attention des musées français. A organisé plusieurs des congrès annuels de la SZF, et fut plusieurs fois président d'Honneur de ses congrès.

Claude LEVI (né en 1922), président 1980-1982.

Ancien chef de travaux à la Station Biologique de Roscoff, il fut professeur à l'université de Strasbourg, puis enfin au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (chaire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie). Spécialiste de la faune marine interstitielle des sables et des

Spongiaires (développement et systématique). Membre correspondant de l'Institut. Il fut directeur scientifique de la section de biologie au CNRS et du centre d'océanographie biologique de Nouméa (Nouvelle-Calédonie).

Jean-Jacques LEGRAND (1917-2000), président 1983-1984.

Professeur de zoologie à la faculté des sciences de Poitiers, spécialiste à différents points de vue des Crustacés (systématique, biologie, endocrinologie, développement, spéciation génétique, écologie). Il a organisé l'un des congrès annuels de la SZF, et fut président d'Honneur d'un autre de ceux-ci. Trouva la mort accidentellement et encore en pleine activité.

Pierre LUBET (1925-2003), président 1985-1986.

Sous-directeur de l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon, puis professeur à l'université de Lyon et sous-directeur du laboratoire marin de Tamaris, il fut professeur de biologie à la faculté des sciences de Tunis avant d'être nommé professeur de zoologie à l'université de Caen. Il était spécialiste de Mollusques Bivalves et des biotechnologies marines, notamment de leur physiologie et de leur développement. Il dirigea le laboratoire maritime de Luc-sur-Mer. Il a organisé plusieurs des congrès annuels de la SZF et en fut président d'Honneur.

Hubert SAINT-GIRONS (1926-2000), président 1987-1988.

Directeur de recherche au CNRS, au laboratoire d'Evolution des Etres Organisés de l'université de Paris, puis au Muséum de Paris. Grand voyageur, il était herpétologiste, spécialiste des reptiles, notamment venimeux (vipères), et d'une façon générale des venins. Il était également un cytologiste intéressé par la thermorégulation. Il effectua une grande partie de ses recherches dans un laboratoire personnel qu'il avait aménagé à titre privé. Il fut l'un des pionniers en France des études faisant appel à l'électrophorèse des protéines.

André BEAUMONT (1923-2024), président 1989-1991.

Plus jeune maître de conférences de France (succédant ainsi à Claude Lévi), chargé de cours à la faculté des sciences de Reims, puis professeur d'anatomie comparée à la faculté des sciences d'Orsay, spécialiste des Amphibiens, de cytologie et de la mort cellulaire, il est l'auteur de plusieurs manuels d'enseignement universitaires destinés aux étudiants. Secrétaire général de la Société à l'époque de son centenaire, il fut président d'Honneur de congrès de la SZF.

Bruno CONDÉ (1920-2004), président 1992-1994.

Professeur de zoologie, directeur du musée de zoologie et de l'aquarium de Nancy, il était entomologiste, spécialiste des insectes inférieurs (« Aptérygotes », notamment Diploures) ainsi que des petits félins. Il était passionné de spéléologie et consacra une partie de ses travaux à la faune cavernicole. Membre de l'Académie de Lorraine, il organisa l'un des congrès annuels de la SZF.

Jacques HOURDRY (1937-2016), président 1995-1997.

Professeur de zoologie à la faculté des sciences d'Orsay, homme très cultivé et ardent défenseur de la langue française, il était un spécialiste des Amphibiens, notamment de leur métamorphose, et plus généralement de la Biologie du Développement. Il fut co-auteur avec André Beaumont de plusieurs manuels d'enseignement et coordonna plusieurs ouvrages collectifs destinés à l'actualisation des connaissances des enseignants universitaires. Co-organisateur d'un congrès de la SZF.

Jean CHAUDONNERET (1920-2014), président 1998.

Professeur à la faculté de Dijon, il était essentiellement un anatomiste, spécialisé dans le détail des pièces buccales des insectes et dans l'évolution de leurs structures, et en publia une synthèse qui fut couronnée par un prix international prestigieux. Il s'intéressa également à leur développement. Il organisa un congrès annuel de la SZF.

Jean GENERMONT (né en 1936), président 1999-2001.

Professeur à la faculté des sciences d'Orsay, conférencier exceptionnel, il était essentiellement généticien et protistologue. Auteur de plusieurs ouvrages de biologie, co-auteur de différents autres dont de vulgarisation, il fut durant de longues années trésorier de la Société zoologique de France.

Guy VERNET (1940-2017), président 2002-2004.

Initialement spécialiste des Némertes, professeur de zoologie à la faculté des sciences de Reims, il transforma son service en un laboratoire d'Ecophysiologie travaillant sur différents groupes d'invertébrés d'eau douce. Il organisa plusieurs des congrès annuels de la SZF, et co-organisa le premier congrès franco-canadien de zoologie.

Jacques DAGUZAN (né en 1940), président 2005-2007.

Professeur de zoologie à la faculté des sciences de Rennes, il était spécialisé dans la systématique, la physiologie, la reproduction, la résistance, la sex-ratio et la biologie des Mollusques, Céphalopodes, Gastéropodes, Lamellibranches, s'intéressant à leur répartition, à leur reproduction et à leurs techniques d'élevage. Il présenta en 2000 la candidature de la France pour l'organisation d'un congrès international de zoologie.

Jean-Loup d'HONDT (né en 1943), président 2008-2010, 2013-2016, 2020-2022.

D'abord chercheur non-statutaire à l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon, il continua et finit sa carrière comme directeur de recherche au CNRS au laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie du Muséum de Paris. Spécialiste du développement des Bryozoaires, systématicien des groupes zoologiques mineurs et plus particulièrement des Bryozoaires et des Gastrotriches (mais aussi accessoirement des Brachiopodes, des Octocoralliaires, des Hirudinées, des Rotifères et du méiobenthos, déterminateur pour plusieurs ordres entomologiques), il est l'auteur d'une vingtaine d'ouvrages et de près de 800 articles scientifiques, dont plusieurs dizaines de biographies, et créa plus de 250 espèces nouvelles. Il a coordonné durant plus de 45 ans un programme d'inventaire de la biodiversité végétale et animale recensant pus de 4800 taxons (dont 2600 espèces d'insectes) d'une commune du Périgord (Savignac-les-Eglises), et a organisé plusieurs des congrès annuels de la SZF, dont il assura une présidence d'Honneur.

René LAFONT (né en 1946), président 2011-2013.

Enseignant de biologie à l'Ecole Normale Supérieure puis l'université Pierre et Marie Curie (Paris), également biochimiste et biologiste cellulaire, il y fut le doyen du département des Sciences de la Vie ; il assura la présidence d'Honneur de l'un des congrès annuels de la SZF. Il a plus précisément pour spécialités la physiologie, l'endocrinologie des insectes, les relations plantes-insectes et les effets pharmacologiques de différentes substances chez les vertébrés, notamment comme anti-âge chez l'espèce humaine.

Philippe LHERMINIER (né en 1942), président 2017-2019.

Directeur de recherche ayant exercé au laboratoire de génétique évolutive de Gif-sur-Yvette, il est essentiellement un généticien, spécialiste des races d'animaux domestiques et particulièrement des bovins. Il présentait « la vache » comme étant son matériel de laboratoire. Il a publié plusieurs ouvrages sur le concept de l'espèce animale, sa délimitation et sa définition. Il a travaillé en relation avec des organismes privés pour l'amélioration génétique des performances des espèces d'élevage et la traçabilité des individus.

N. B. Bien qu'il n'ait jamais été porté à la présidence de l'association, nous estimons devoir rappeler ici le souvenir de ce zoologiste enthousiaste que fut Michel DELSOL (1922-2012), brillant brasseur d'idées, professeur de biologie animale à la faculté catholique de Lyon, spécialiste des Amphibiens, de

l'évolution, anatomiste, morphogénéticien, proche collaborateur de plusieurs présidents sucessifs et auteur de plusieurs ouvrages de réflexion philosophique sur la zoologie. Il était un ancien trésorier de la SZF dans laquelle il joua un rôle très actif, voire essentiel. Il fut l'un de nos présidents d'honneur, ce qui justifie que nous lui rendions ici un hommage particulier. Il bénéficia de la commémoration à Lyon de son Jubilé scientifique.

Autrefois, les Journées annuelles de la Société zoologique de France se sont tous tenues à Paris, à l'exception des trois tenues en Belgique (1953, 1954, 1958) et une aux Baléares (1908). A partir de 1970, elles ont souvent été organisées par des collègues de province dont nous rappellerons ci-après la liste. Cette dernière fait suite à la précédente publiée par d'HONDT (1989, *In* : Histoire de la Société zoologique de France).

1970 : Le Mont-Dore (Lutz)
1971 : Rennes (Allégret, Razet)
1972 : Anglet (Haget)
1973 : Dourdan (Biliotti)
1974 : Orléans (Delavault)
1975 : Grenoble (Sengel, Chibon)
1976 : Congrès du Centenaire à Paris (C. Bocquet et M. Lamotte)
1977 : (néant)
1978 : Nancy (Condé)
1979 : Poitiers (Legrand)
1980 : Caen (Lubet)
1981 : Dijon (Chaudonneret)
1982 : Paris (Lamotte)
1983 : Paris (Lamotte)
1984 : Padoue (Omodeo)
1985 : Tours (Huignard, Le Noir, Barbier, Daguzan, Nenon)
1986 : Paris (Lamotte)
1987 : Caen (Lubet)
1988 : Rennes (Allegret, Razet)
1989 : Perpignan (Bruslé)
1990 : Paris (Caussanel, d'Hondt)
1991 : Reims (Mellinger)
1992 : Lyon (Delsol, Ginet)
1993 : Bordeaux (Lavenseau)
1994 : Paris (Goyffon, d'Hondt)
1995 : Nantes (Ginsburger-Vogel)
1996 : Paris (Lamotte)
1997 : Le Bourget-du-Lac (Guyétant)
1998 : Lille (Dhainaut, Descamps)
1999 : Nabeul (Rezig, d'Hondt)
2000 : Paris (Daguzan, d'Hondt)
2001 : Le Havre (Breton)
2002 : Brest (Le Pennec)
2003 : Tozeur (Rezig, d'Hondt)
2004 : Reims (Vernet, Biagianti)
2005 : Montréal (Fournier, Vernet, Biagianti)
2006 : Tabarka (d'Hondt, Ben Souissi, Trigui El Menif)
2007 : Bastia (d'Hondt, Rovere)
2008 : Paris (Daguzan, d'Hondt)

2009 : Vassivière (d'Hondt, Mignot)
2010 : Zarzis (Ben Souissi, Trigui El Menif)
2011 : Nice (Francour)
2012 : Marrakech (Ramdani)
2013 : (néant)
2014 : Korba (Ben Souissi)
2015 : Bordeaux (d'Hondt)
2016 : Fès (Ramdani)
2017 : Turin De Mattheis)
2018 : Paris (Ben Souissi, d'Hondt)
2019 : Périgueux (d'Hondt)
2020 : (néant)
2021 : (néant)
2022 : (néant)

Présidents d'honneur (N. B. : Les années où les Journées annuelles n'ont pas été organisées, ainsi que celles où se sont tenues des Journées franco-maghrébines - ceci à la différence des Journées franco-tunisiennes pour lesquelles un président d'honneur a été désigné – n'ont pas donné lieu à la désignation d'un Président d'honneur) :

1978 : Curt Kosswig (Istanbul)
1979 : Maurice Durchon (Lille)
1980 : Charles Jeuniaux (Liège)
1981 : Pierre Drach (2e fois)
1982 : François Bourlière (Paris)
1983 : Jean Dorst (Paris)
1884 : Giuseppe Montalenti (Naples)
1985 : Jean-Jacques Legrand (Poitiers)
1986 : Antoni Prevosti (Barcelone)
1987 : Charles Jeuniaux (Liège) (2^{e} fois)
1988 : Pierre Allégret et Pierre Razet (Rennes)
1989 : Lucien Laubier (Paris) et Jean-Marie Pérès (Marseille)
1990 : Jean Dorst (2e fois)
1991 : Rudolf Reinboth (Mayence)
1992 : Paolo Tongiorgi (Modène)
1993 : André Haget (Bordeaux)
1994 : Georges Thinès (Louvain) et Maxime Lamotte
1995 : Maxime Lamotte (2^{e} fois)
1996 : Claus Nielsen (Copenhague)
1997 : André Capron (Lille)
1998 : André Beaumont (Paris)
1999 : Pierre Lubet (Caen)
2001 : Michel Delsol (Lyon)
2002 : Pierre Lubet (2^{E} fois)
2003 : Amor El Abed (Tunis-Salamboo) et André Beaumont (2^{e} fois)
2004 : Michel Fournier (Montréal)
2005 : Michel Fournier (Montréal) (2^{e} fois)
2006 : François Meunier (Paris)
2007 : Ange Rovere (Bastia)
2009 : Pierre de Puytorac (Clermont-Ferrand)
2010 : Jean-Loup d'Hondt (Paris)

2011 : André Meineiz (Marseille)
2015 : Maria Balsamo (Urbino)
2019 : René Lafont (Paris)

ANNEXE: Lauréats de la Société zoologique de France depuis un demi-siècle :

1) Prix Malotau de Guerne : J.-.C. Relexans (1976), P. Clément (1979), J. Lescure (1982), Mme M.-L. Bauchot & F. Petter (1985), I. Ineich (1988), L. Plateaux (1991), R. Duguy & R. Fiasson (1994), H. Charles & C. Girard (1997), J. Pierre (2000), D. Ouvrard (2003), Mlle A. Ropiquet (2007), S. Boucher (2010), S. Aragon (2013), Mlle M. Rifi (2016), J.-F. Voisin (2019).
2) Prix Gadeau de Kerville : J.-P. Mocquart (1978), J. Durand (1981), J. Castanet, J. Gabrion & P. Le Gall (1984), M. Mathieu (1987), Mlle N. Yonow (1990), S. Haloti (1993), G. Lecointre (1996), Mlles M. A. Coutelec & A. Quilhac (1999), Mlles A. Ansard & C. Zatlini (2002), O. Brosseau (2005), Mme H. Leconte-Finiger (2006), Mlle S. Lefrère (2009), M. Eléaume & S. Grosjean (2012), P. Keith (2015), Mme R. Ben Ahmed (2018).
3) Prix Strand : M. Descamps (1980), Mme M.-L. Célérier & P. Blandin (1983), J.-C. Bonaric (1986), W. Lourenço (1989), P. Billiald (1992), Mme F. Athias-Binche (1995), G. & Mme M. Charmantier (1998), J.-M. Bouchard et Mlle C. Ollivaux (2001), Mme D. Guinot (2004), A. Canard & Mme B. Thaler-Knopfach (2008), Mme D. Defaye (2011), Mme K. Nasri-Amar & Mlle A. Ayari (2014), R. Stockmann (2017), E. Iorio (2022).
4) Prix Bocquet : J. Génermont (1979), M. Solignac (1982), H. Tintant (1985), G. Bernardi (1988), G. & Mme N. Pasteur (1991), P. Tassy (1994), H. le Guyader (1997), V. Volobouev (2000), F. Bonhomme (2003), G. Lecointre (2006), J. Deutsch (2009), P. Capy (2012), H. Philippe (2015), M. Laurin (2018).

Se sont en outre succédé :

- Dans la fonction de secrétaire général : A. Beaumont (1977-1989), J.-L. d'Hondt (1989-2007, fonction cumulée dans les deux cas avec la direction des publications), I. Ineich (2009-2010), A. Quilhac (2011-2013), J.-M. Jallon (2014), J.-L. d'Hondt (2015), J.-M. Jallon (2016), J.-L. d'Hondt (2017-2019 ; assurant l'intérim de la fonction de 2020 à 2022).
- Dans la fonction de trésorier : M. Lamotte (1973-1977), J. Génermont (1978-1989), M. Delsol (1989-2004), S. Biagianti (2005-2008), F. Bigey (2009-2019), F. Denis (depuis 2020).
- Dans la fonction d'archiviste : A. Mayrat (1974-1979), J.-L. d'Hondt (1980-1988), G. Vernet (1989-2005), J. Vovelle (2006-2009), J.-L. d'Hondt (depuis 2011 - fonction parfois cumulée -).

Remarque : Ce dernier demi-siècle ne s'est pas traduit par une augmentation du nombre des présidences féminines à la Société zoologique de France. En effet, depuis son origine, elle a quasiment toujours été présidée par des hommes (116 présidents, certains d'entre eux plusieurs années), et par des femmes à seulement deux reprises, Marie Phisalix (1937) et Germaine Cousin (1956). Par ailleurs, les figures féminines les plus marquantes de la Société ont été celles depuis l'origine de Fanny Bignon, Marie Phisalix (présidente), Germaine Cousin (présidente), Anne Raffy, Andrée Tétry, Marie-Louise Verrier, Jacqueline Bocquet, Jeanne Raccaud-Schoeller, Sylvie Biagianti, Jamila Ben Souissi, Najoua Trigui El Menif, Simone Bailly et Françoise Bigey.

En marge d'un demi-siècle de journées annuelles de la Société Zoologique de France

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Depuis déjà plusieurs décennies, les congrès scientifiques organisés loin de la capitale, que ce soit en province ou à l'étranger, sont mis à profit par une découverte par les participants de la région environnante, envers laquelle il ne sont pas toujours bien familiarisés. Auparavant, les séances de travail étaient, il faut bien le reconnaitre, plus laborieuses et à plein temps ; tandis que leurs conjoints étaient en réunion, les visites culturelles et les excursions étaient l'apanage de leurs épouses ; il était d'ailleurs rare que « le » congressiste soit l'épouse et l'accompagnant son mari.

Durant près d'un siècle, les Journées annuelles de la Société zoologique de France ont été organisées à Paris, les participants masculins y étant très majoritaires, et il était rare que plus d'une demi-douzaine d'épouses fassent le déplacement pour accompagner leurs maris dans la capitale ; pendant longtemps, le record de participations féminines à nos congrès, françaises dont parisiennes, comme étrangères) a été atteint lors du Congrès du Centenaire, à Paris en 1876, offrant la possibilité de visiter parfois pour la première fois la ville-lumière. La Société n'a elle-même, pendant ses premières 110 premières années d'existence, décentralisé à l'étranger qu'à quatre reprises, en 1908 en Espagne (aux Baléares) et en Belgique (Bruxelles et Liège) en 1952, 1953 et 1958, avec parfois des séances dans les deux pays, à une époque où les liens entre les zoologistes français et belges étaient plus étroits qu'il ne le sont aujourd'hui, et étant entretenus par des personnalités outre-quiévriennes résolument francophones (Paul Brien, Marcel Florkin**,** Jean-Jules Pasteels, Charles Jeuniaux**)** ; après une longue interruption, elles n'ont été remise à l'honneur qu'à partir de 1983. Les plus mobilisateurs de ces congrès (environ 300 participants) ont été les congrès franco-tunisiens de 2006, 2010 et 2018, et le congrès franco-marocain de 2012.

En France, de telles réunions se sont tenues exclusivement à Paris de 1876 à 1968, avant d'être organisées de plus en plus fréquemment en province avant la célébration de notre centenaire, date limite amont que nous nous sommes fixés pour cet exposé, elles ont eu lieu à sept reprises dans les départements entre 1968, année marquée par un bouleversement dans les pratiques universitaires (et où il faut peut-être en rechercher la raison) en 1975 : à Dijon en 1968, le Mont-Dore (1970), Reims (1971), Anglet (1972), Dourdan (1973), Orléans (1974), Grenoble (1975). Depuis celui organisé à Orléans, l'auteur de ces lignes n'en a manqué aucun. C'est à l'occasion de ces congrès décentralisés que l'habitude a été prise de prévoir – sauf rares exceptions - une promenade en autocar dans la contrée correspondante à l'occasion de chacun d'entre eux, sur le territoire national comme à l'étranger ; dans chaque cas, il ne s'est pas agi d'excursions strictement récréatives, mais de randonnées à vocation culturelle, souvent avec une finalité en rapport avec le monde animal. C'est ainsi que depuis 1978, soit deux ans après le congrès du Centenaire (aucun n'a été organisé en 1977), la Société Zoologique de France a tenu, seule ou en association avec une autre instance zoologique, et jusqu'en 2019, 23 de ses Journées annuelles en province et 10 à l'étranger ; alors qu'elles ont eu lieu à 76 reprises dans la capitale. Nos Journées ont respectivement duré de deux à cinq jours, et ne se sont généralement déroulées qu'une seule fois dans une localité donnée ; au cours de ce dernier demi-siècle ont fait exception à cette règle les villes de Nancy (1978 et 1994), de Caen (1980 et 1987), de Reims (1988 et 2004), de Bordeaux (1993 et 2015) où elles se sont tenues à deux reprises, dans les deux premiers de ces cas à l'initiative du même organisateur, dans le troisième il avait aidé à la préparation du premier.

1) JOURNEES ANNUELLES ORGANISEES EN FRANCE

a – Nancy (1), 1978. Visite du musée-aquarium, de Toul et de Saint-Mihiel. Réception à l'hôtel de ville par M. Rossinot, maire.

b – Poitiers, 1979. Visite des principaux monuments de la ville et navigation en barque dans le marais poitevin.

c – Caen (1), 1980. Visite des sites et du musée du débarquement, ainsi que d'anciens châteaux, de Bayeux et d'Arromanches, Cerisy, Saint-Lô.

d – Dijon, 1981. Visite du château de Clos-Vougeot, de l'hospice de Beaune, de grand crûs.

e - Tours, 1985. Visite du Clos-Lucé, de Montlouis et du château de Saché.

f – Caen (2), 1987. Visite de Falaise, de Bayeux et de plages du débarquement.

g – Rennes, 1988. Réception à la mairie de Cesson-Sévigné

h – Perpignan, 1989. Excursion au Canet-en-Rousillon.

i – Reims (1), 1991. Visite des principaux monuments de la ville. Réception à la mairie par le député-maire Jean Falala.

j – Lyon, 1992. Visite de l'Hôtel-Dieu.

k – Bordeaux, 1993. Excursion dans le vignoble du Médoc et dégustation dans les chais.

l – Nancy (2), 1994. Visite du Musée-Aquarium et de l'exposition rétrospective sur Lucien Cuénot.

m - Nantes, 1995. Visite de la presqu'ile de Crozon et de marais salants.

n – Le Bourget-du-Lac, 1997. Excursion zoologique et botanique sur les côteaux en bordure du lac et de tourbières.

o – Lille, 1998. Visite de la ville de Bruges.

p – Le Havre, 2001. Visite du Muséum de la ville, de la ville d'Etretat, et en – surplomb - d'une ancienne base militaire.

q – Brest, 2002. Visite du centre océanographique et de l'aquarium.

r – Reims (2), 2004. Circuit dans le vignoble et visite d'une cave (Mumm).

s – Bastia, 2007. Visites du Cap-Corse, de Calvi et de Saint-Florent. Réception à la mairie par M. Zucarelli, maire.

t – Vassivière, 2009. Visites de petites villes de la Creuse (réception dans une mairie), de Felletin et d'Aubusson (musée des tapisseries, exposition Jeanne Villepreux-Power).

u – Nice, 2011. Visite en arrière-pays de petites villes pittoresques et d'un parc-réserve de loups.

v – Bordeaux (2), 2015. Visite du Musée-Aquarium d'Arcachon. Réception à la mairie de Bordeaux par l'adjoint à la culture.

w – Périgueux, 2019. Visite d'Excideuil, Savignac-les-Eglises, Tourtoirac, et du musée de la truffiiculture à Sorges.

2) JOURNEES ANNUELLES ORGANISEES A L'ETRANGER

a – Padoue (Italie), 1984. Visite de la Riviera de la Brenta et du jardin botanique.

b – Nabeul (Tunisie), 2001. Visite de Kairouan et de Tunis.

c – Tozeur (Tunisie), 2004. Visite de Nefta et des oasis de montagne, de la palmeraie et de son jardin botanique et de son parc zoologique.

d – Montréal (Canada), 2005. Visites de Québec, de Toronto et excursion aux chutes du Niagara.

e – Tabarka (Tunisie), 2006. Visites des sites archéologiques romains de Dougga et de Bulla Regia, et d'un élevage de vers à soie.

f – Zarzis (Tunisie), 2010. Croisière vers iles désertes situées à la frontière libyo-tunisienne et d'une pêcherie traditionnelle, et retour par Tataouine.

g – Marrakech (Maroc), 2012. Excursion à Essaouira.

h – Korba (Tunisie), 2014. Visite de grottes à chauve-souris et d'une ferme à crocodiles.

i – Fès (Maroc), 2016. Visite du souk et promenade autour des remparts.

J – Turin (Italie), 2017. Visite de la bibliothèque historique.

Liste alphabétique des Membres du Conseil d'Administration de la Société zoologique de France depuis l'origine

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

A

Abeloos (M.) : 1947-1951.
Alix (E.) : 1877 ; 1891-1883.
Allégret (P.) : 1976-1981.
Alluaud (C.) : 1898-1900 ; 1905-1909 ; 1915-1922 ; 1927-1930.
André (M.) : 1929-1943.
André (F.) : 1973-1975.
Andriès (J.-C.) : 1999-2007.
Angelier (E.) : 1964-1966.
Anthony (R.) : 1924-1927.
Arambourg (L.) : 1942-1944.
Avel (M.) : 1946-1948 ; 1958-1963.

B

Badonnel (A.) : 1936-1939.
Mlle Bain (O.) : 2010-2014.
Barrois (Th.) : 1919-1920.
Bavay (A.) : 1898-1902 ; 1908-1923.
Bayle (E.) : 1878-1879.
Beauchamp (P. de) : 1008-1923 ; 1948-1950.
Beaumont (A.) : 1963-1992.
Baudoin (R.) : 1953-1955.
Ben Souissi (J.) : depuis 2014.
Berger (E.) : 1878-1879.
Berland (L.) : 1927-1952.
Bemer (?) : 1876-1880.
Bérard (?) : 1876-1878.
Bernardi (G.) : 1983-1988.
Bertin (L.) : 1943-1949.
Bertrand (H.) : 1951-1953.
Betoulle (S.) : depuis 2011.
Mme S. Biangianti : 2002-2010.
Bierne (J.) : 1979-1984.
Mlle Bigey (F) : 2009-2019.
Mlle Bignon (F.) : 1886-1896.
Billaud (F.) : 1880 ; 1883-1890.
Billiard (G.) : 1920-1926.
Billard (L.) : 1931-1933.
Billiotti (E.) : 1970-1974 .
Bitsch (J.) : 1974-1976.
Blaizot (L.) : 1907.
Blanc (C. P.) : 1993-1995.
Blanc (H.) : 189è-1898.
Blanc (M.) : 1955-1958.
Blanchard (R.) : 1879- 1900 ; 1907 ; 1912-1914.
Mlle Bobin (G.) : 1946-1948.
Bocquet (C.) : 1974-1977.
Mme Bocquet (J.) : 1980-1994.
Boletzky (S. von) : 1989-1991.
Bösiger (E.) : 1967-1969.
Bounhiol (J.-J.) : 1948-1950 ; 1970-1972 ; 1975-1977.
Bourlière (F.) : 1946-1948.
Boutan (L.) : 1923-1925.
Boussarie (D.) : depuis 2020.
Boutin (C.) : depuis 2014.
Bouvier (A.) : 1876-1879.
Bouvier (E. L.) : 1892-1896.
Bröleman (H.) : 1899-1904.
Brongniart (C.) :1897-1899.
Brosseau (O.) : depuis 2012.
Brumaud de Montagazon (A.) : 1881.
Brunet (A.) : 1950-1952.
Brumpt : 1900-1906 ; 1921-1922 ; 1927-1933.
Brygoo (E.) : 1978-1980.
Bureau (L.) : 1876-1896.
Busnel (R. G.) : 1949-1951 ; 1961-1968.

C

Carayon (J.) : 1945-1947.
Carbonnier (P.) : 1876-1878.
Carié (P.) : 1921-1923.
Mlle de Casamajor (M.-N.) : depuis 2014.
Caullery (M.) : 1912-1915 ; 1924-1927.
Caussanel (C ;) : 1988-1999.
Caustier (E.) : 1896-1898.
Certes (A.) : 1883-1898.
Chabanaud (P.) : 1947-1949.
Chabaud (A.) : 1058-1960 ; 1965-1967.
Chaper (M.) : 1878-1896.
Mme Chalumeau (M.) : 1972-1986.
Mme Charmantier-Daures (M.) : 1996-2001.
Mme Charniaux-Cotton (H.) : 1959-1061 ; 1964 - 1966 ; 1974-1976.
Chatton (E.) : 1909-1928 ; 1934-1936.

Chaudonneret (J.) : 1953-1955 ; 1959-1961 ; 1983-1997.
Chauvin (R.) : 1944-1946.
Chevassus (B.) : 1989-1991.
Chevey (P.) : 1924-1925.
Chevreux (E.) : 1890-1892 ; 1915-1918.
Chibon (P.) : 1974-1976.
Chopard (L.) : 1929-1931.
Clement (A. L.) : 1901-1919.
Clément (P.) : 2010-2015.
Collenot (A.) : 1967-1969.
Collin de Plancy (P.) : 1878-1879.
Combes (C.) : 1987-1989.
Condé (B.) : 1984-2000.
Cotteau (G.). : 1883-1889.
Mlle Cousin (G.) : 1939-1941 ; 1954-1959.
Couteaux (A.) : 1955-1958.
Coutelen (F.) : 1927.
Coutière (H.) : 1904-1921.
Cretté du Palluel (A.) : 1876-1881.

D

Daget (J.) : 1977-1982.
Daguzan)J.) : 1987-2005.
Dajoz (R.) : 1964-1966.
Dautzenberg (P.) : 1886-1892.
David (J.-R.) : 1973-1975.
Mlle Dehorne L.) : 1920-1928.
Delage (Y.) : 1898-1914.
Delamare-Deboutteville (C.) : 1961-1963 ; 1968-1970.
Mlle Delattre (C.) : 2010-2017.
Delavault (R.) : 1972-1974.
Delsol (M.) : 1976-2007.
Denis (B.) : depuis 1998.
Dhainaut (A.) : 1995-2009. (A.) :
Demange (J.-M.) : 1959-1973.
Denier (P.) :1923.
Deniker (J.) : 1882-1891.
Desbrosses (P.) : 1954-1956.
Descamps (M.) : 2004-2008.
Deuve (T.) : 2001-2014.
Dyé (L.) : 1923-1928.
Dollfus (A.) : 1892-1921.
Dollfus (R.-P.) : 1931-1933 ; 1939- 1956.
Dorst (J.) : 1ç(è-1959 ; 1962-1970.
Douvillé (H.) : 1910-1918.
Drach (P.) : 1947-1949 ; 1959-1964.
Duboscq (0.) : 1932-1934.
Dubois (A.) : 2008-2010.
Dupuis (C.) : 1950-1963.
Durchon (M.) : 1961-1963 ; 1970-1972.
Duval (M.) : 1884.

E

Elie (P.) : 2008-2018.
Elliot (G.) : 1876-1883.
Exbrayat (J.-M.) : dépuis 2023.

F

Fage (L.) : 1925-1929 ; 1937-1951.
Fauré-Frémiet (E.) : 1919-1930 ; 1938-1947.
Faurot (L.) :1892-1894.
Feytaud (J. de) : 1942-1944.
Filhol (H.) : 1895-1898.
Fischer (E.) : 1931-1947.
Fischer (H.) : 1905-1907.
Fischer (P.) : 1883-1886 ; 1892-1893.
Fontaine (M.) : 1945-1947 ; 1957-1959.
Fontaine (Y.-A.) : 1983-1989.
Forest (J.) : 1953-1955.
Franc (A.) : 1952-1954.
François (P.) : 1905-1908.
François (Y.) : 1956-1960 ; 1983-1988.
Freyssinge (L) : 1901.

G

Gabriel (A.) : 1972-1974.
Gabrion (C.) : 2001-2003.
Gallien (L.) : 1949-1971.
Gaulle (J. de) : 1876-1879.
Gazagnaire (J.) : 1880-1891.
Genermont (J.) : 1976-2006.
Gerbe (Z.) : 1876-1878.
Germain (L.) : 1897-1906.
Ginsburger-Vogel (Th.) :1992-1998.
Gipouloux (J ;-D.) : 1979-1981.
Girardie (A.) : 1982-1984.
Gomot (L.) : 1969-1971 ; 1976-1978.
Goyffon (M.) : 1992-1998.
Grandjean (P.) : 1940-1942.
Grassé (P.-P.) : 1837-1839.
Gros (J.) : 1876-1877.
Gruvel (A.) : 1923-1928.
Guerne (J. de) : 1886-1890.
Guiart (J.) : 1897-1906.
Guibé (J.) : 1948-1952.

H

Haget (A.) : 1960-1962 ; 1967-1969.
Hammonville (L. de) :1876.
Heim de Balsac (H.) : 1944-1946.
Héron-Royer (L-F.) : 1880-1891.
Hérouard (E.) : 1996-1904 ; 1910-1927.
Hérubel (M.) : 1903-1907.
Hondt (J.-L. d') : depuis 1979.
Houillon (C.) : 1959-1973.
Hovasse (R.) : 1952-1954.
Hourdry (J.) : 1991-1999.
Hugo (L.) : 1877, 1878.

Husson (R.) : 1965-1970 ; 1973-1975.
Hyades (?) : 1887-1889.

I
Ineich (I.) : 1995-2002.

J
Jallon (J.-M.) :2009-2022.
Janet (C.) : 2896-1899.
Jeannel (R.) : 1929-1931 ;1936-1938.
Joleaud (L.) : 1923-1934.
Joly (P.) : 1957-1965 ; 1970-1972.
Joly (R.) : 1974-1976.
Jost (A.) : 1948-1950.
Joussaume (F.) : 1876-1918.
Joubin (L.) :1895-1905 ;1911-1926.
Jousset de Bellemme (P.) : 1881-1886.
Judson (M.) : depuis 2008.
Jullien (J.) : 1881-1888.

K
Kerhervé (L.-B. de) : 1890-1898.
Koehler (R.) : 1905-1911.
Künckel d'Herculais (J.) : 1880-1892.
Künstler (J.) : 1908-1910.

L
Lafont (R.) : depuis 2000.
Mlle Lalis (A.) : 2012-2017.
Lamotte (M.) : 1971-1982.
Lamy (E.) : 1932-1934.
Mme F. Lamy : depuis 2020.
Larembergue (M.) : 1937-1943 ; 1955-1958 ; 1967-1969.
Lataste (F.) : 1877-1881.
Laubier (L.) : 1985-1996.
Mlle Laugé (G.) : 1997-2010.
Laurin (M.) : depuis 2023.
Lavenseau (L.) : 1985-1996.
Mlle Laverdure (A.-M.) : 1975-1977.
Lavier (M.) : 1939-1945.
Lavocat (R.) : 1956-1960.
Lecalvez (J.) : 1950-1952.
Lecamp (F.) : 1954-1956.
Lecointre (G.) : 2009-2011.
Legendre (R.) : 1930-1935.
Legendre (R.) : 1970-1972.
Legrand (Y.) : 1977-1985.
Lemasne (G.) : 1948-1949.
Lemoine (V..) : 1994-1897.
Lender (Th.) : 1961-1981.
Le Pennec (M.) : 2003-2008.
Lesne (P .) : 1933-1935.
Leroy (Y.) : 1968-1973.
Levi (C.) : 1972-1983.
Levieux (J.) : 1981-1986.
Levy (R.) : 1929-1931 ; 1937-1939.
Lherminier (Ph.) : depuis 2012.
Lubet (P.) : 1972-1988.
Lucet (A.) : 1914-1917.
Lutz (H.) : 1969-1983.

M
Mabille (J.) : 1878.
Malaquin (A.) : 1929-1930.
Man (G. de) : 1891-1893.
Manouvrier (L.) : 1883-1889.
Marchal (P.) : 1895-1908.
Marmottan (?) : 1876-1883.
Mathias (P.) : 1926-1933.
Mathieu (M.) : 2000-2009.
Matz (G.) : 1985-1990.
Mauriès (J.-P.) : 2008-2014.
Mauxion (A.) : 1880-1886.
Mme H. Mazoué : 1940-1946.
May (R. M.) : 1938-1946.
Mayrat (A.) : 1974-1979.
Megnin (P.) : 1883-1893.
Mellinger (J.) : 1990-1995.
Méréjkowsky (L. de) : 1884-1886.
Mercier (L.) : 1934-1936.
Mesnil (F.) : 1924-1926.
Meunier (F.) : 1990-2009.
Milllot (J.) : 1926-1937 ; 1941-1943.
Minchin (E.A.) : 1915.
Mocquart (J.-P.) : 1984-1986.
Moniez (R.) : 1892-1905.
Monod (T.) : 1933-1935.
Moreau (E.) : 1892-1894.

N
Nardon (P.) : 1977-2004.
Nenon (J.-P.) : 1982-1991.
Neveu-Lemaire (M.) : 1899-1904 ; 1922-1928.
Noël (P.) : 2014-2020.
Noirot (C.) : 1976-1978.

O
Oustalet (E.) : 1887-1905.

P
Paris (P.) : 1935-1937.
Paris-Palacios (S.) : 2001-2012.
Pasteur (G.) : 1973-1975.
Paulian (R.) : 1940-1942.
Pellegrin (J.) : 1905-1929 ; 1934-1937.
Pérez (C.) : 1922-1924 ; 1928-1929 ; 1933-1935.
Perrier (E.) : 1878, 1879.
Perrin-Schmidt (F.) : 2014-1022.
Pesson (P.) : 1943-1948 ; 1954 ; 1960-1971.

Mme Petit ((Cl.) : 1968-1970.
Petit (L.) : 1902-1920.
Petter (F.) : 1960-1962.
Mme Phisalix (M.) : 1931-1937.
Picard (F.) : 1925-1932.
Piéron (H.) : 1944-1946.
Pierson (H.) : 1882-1898.
Plateau (F.) : 1884-1890.
Poisson (R.) : 1936-1938 ; 1942-1943.
Porchet (M.) : 1978-1980.
Possompès (B.) : 1942-1963.
Prenant (M.) : 1930-1932 ; 1943-1944.
Prevost (J.) : 1966-1971.
Pruvot (G.) : 1905-1914.
Pruvot-Fol (H. ?) : 1944-1946.
Puytorac (P. de) : 1964-1966.

Q
Quentin (J.-C.) : 1990-1995.
Mme Quilhac (A.) : 2002-2017.

R
Rabaud (E.) : 1915-1929.
Mme Raccaud-Schoeller (J.) : 1971-1973.
Racovitza (E.) : 1900-1915.
Mlle Raffy (A.) : 1950-1967.
Raillet (A.) : 1889-1891.
Ramade (F.) : 1987-1989.
Ramdani (M.) : depuis 2014.
Ranson (G .) : 1945-1947.
Raspail (X.) : 1900-1906.
Raynaud (A.) : 1943-1948 ; 973-1978.
Rémy (P.) : 1938-1943 ; 1955-1960.
Richard (A.) : 1881-1883.
Richard (G.) : 1952-1954 ; 1967-1973.
Richard (J.) : 1889-1903 ; 1909-1911.
Richet (C.) : 1895.
Ricqlès (A. de) : 1981-1998.
Robert (A.) : 1907-1925.
Robin (C.) : 1876-1877.
Rochon-Duvigneaud (?) : 1932-1934.
Rode (P.) : 1938-1943.
Mme Rollard (C.) : 2001-2011.
Roule (L.) : 1911-1930.
Roussel (J.-P.) : 1996-2000.
Roy (R.) : 2001-2006.
Rullier (F.) : 1964-1969.

S
Saint-Girons (H.) : 1982-1990.
Salzgeber (B.) : 1979-1981.
Scaps (P.) : depuis 2007.
Schaller (F.) : 1966-1968.
Schlumberger (R.) : 1887-1905.
Secques (F.) : 1893-1905.
Sellier (A.) : 1951-1953.
Sémichon (L.) : 1930-1932.
Sengel (P.) : 1966-1968.
Shugman (E.) : depuis 2016.
Simon (E.) : 1876-1882 ; 1886-1902.
Sire (J.-Y.) : 1996-1998.
Soltani (N.) : depuis 2016.
Soulairac (A.) : 1948-1950.
Stephan (F.) : 1977-1982.
Stiles (C. W.) : 1894-1896.
Suchetet (A.) : 1993-1895.

T
Teissier (G.) : 1939-1945 ; 1951-1953.
Tétry (A.) : 1960-1965.
Théodoridès (J.) : 1947-1949.
Thireau (M.) : 2006-2020.
Tintant (H.) : 1978-1980.
Topsent (E.) : 1918-1920.
Tourneux (F.) : 1880.
Tourneville (A.) : 1880-1882.
Trouessart (E.) : 1898-1922.
Truchot (J.-P.) 1977-1979.
Turchini (J.) : 1934-1936.
Mlle Turquin (M.-J.) : 1991-1996.
Mlle Tuzet (O.) : 1961-1966.

U
Urbain (A.) : 1937-1939.

V
Vachon (M.) : 1942-1968 ; 1975-1977.
Vaillant (L.) : : 1893-1895.
Vallée (L.) : 1956-1960.
Vandel (A.) : 1920-1922 ; 1937-1939 ; 1946,1949-1951.
Vayssière (P.) : 1930-1932 ; 1940-1942 ; 1953-1955 ; 1958 ; 1961-1963.
Verdier (M.) : 1957-1959 ; 1970-1973.
Verne (J.) : 1928-1930.
Vernet (G.) : 1988-2005.
Mlle Verrier (M.-L.) : 1928-1936 ;
Mme Viale (D.) : depuis 2011.
Vian (J.) : 1876-1881 ; 1901-1914.
Vicente (N.) : 1986-1988.
Vignal (L.) : 1905-1908.
Vivien (B.) : 1989-1991.
Vivien (J.-H.) : 1952-1954 ; 1971-1973.
Voisin (J.-F.) depuis 2020.
Vovelle (J.) : 1999-2009.

W
Wautier (J.) : 1969-1971.
Weber (M.) : 1897-1899.

Wintrebert (P.) : 1929-1931.
Wissocq (J.-C.) ; 1982-1984.
Wolff (E.) : 1951-1953 ; 1956-1964.

Z

Zograf (N. de) : 1915.

Les deux-cents (et quelques…) plus illustres zoologistes de l'histoire

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Introduction

Il est délicat et prétentieux, sinon subjectif, de dresser une liste des 200 zoologistes disparus les plus prestigieux (nous avons délibérément écarté les noms des chercheurs notables qui demeurent encore parmi nous) les plus célèbres, ceci pour des motifs divers, depuis l'origine. Il convient en effet de différencier parmi eux ceux qui n'ont pas apporté par eux-mêmes des résultats scientifiques transcendants, mais dont l'influence ou les décisions ont fait considérablement progresser par d'autres cette discipline, de ceux qui ont effectué des découvertes marquantes. D'autre part, comme l'ouvrage de Jean LECLERCQ (Perspectives de la Zoologie européenne, 1959) l'a montré, lorsque les chercheurs d'un pays donné sont invités à établir une liste des grands noms de renommée internationale dans leur propre champ disciplinaire, il leur est difficile d'éviter l'impartialité et de ne pas privilégier les noms de leurs compatriotes (déjà parce qu'ils connaissent mieux leurs travaux) au détriment des enseignants et des chercheurs d'autres nationalités.

Par ailleurs, le terme de zoologie, utilisé pour la première fois dans un ouvrage posthume (1661) par le biologiste allemand Johann Sperling (1603-1658) pour désigner depuis lors la discipline scientifique correspondante de la biologie (terme lui-même créé en 1802 par Lamarck), regroupe un ensemble très général et hétérogène de spécialités, entre lesquelles il est malaisé d'établir une hiérarchie. Aussi notre dessein n'est-il pas ici de dresser un palmarès. On ne peut affirmer qu'un auteur ayant décrit un nombre considérable d'espèces dans un groupe zoologique dont on lui est redevable de la plupart des connaissances, est supérieur à celui de ses collègues qui a su débrouiller un vaste problème biologique commun à de nombreux groupes d'organismes, très différents entre eux. L'auteur de ces lignes s'est efforcé de garder la plus grande impartialité possible en établissant l'énumération qui suit, qui en premier lieu n'est pas un palmarès étant donné qu'il n'est pas matériellement quantifiable et qu'il serait par exemple partial de considérer un systématicien comme supérieur à un biologiste ou à un cytologiste, ou inversement. Les auteurs que nous citerons ici seront donc tous considérés *a priori* comme pratiquement de même importance, à l'exception des quelques noms illustres adoubés par la communauté zoologique de l'ensemble de la planète et dont l'autorité est incontestable.

D'autre part, pourquoi se limiter arbitrairement au nombre « rond » de 200 (en fait, la liste ci-après comporte une dizaine de noms en plus…), soit à un cadre bien défini et délimité qui peut s'avérer un carcan, alors que d'autres spécialistes peuvent paraître quasiment aussi méritants que ceux que nous avons retenus, ou d'un niveau à peine et imperceptiblement inférieur, ce qui ne peut que laisser à l'auteur qui les a négligés un sentiment de culpabilité ? D'abord, il convenait de laisser à cette publication des limites raisonnables. Comme il fallait faire un choix, ont été écartés de cette liste des auteurs qui étaient de brillants spécialistes d'un groupe zoologique donné, mais rien d'autre, leur compétence même exceptionnelle se limitant à un seul taxon (pour ne donner que quatre exemples parmi les auteurs français, Pierre Fauvel, Charles Noirot, Roger Pourriot ou Eugène Séguy). Enfin, faut-il sélectionner un chercheur de rentabilité scientifique moyenne mais qui a été en revanche un bon enseignant, un excellent pédagogue ouvrant des vocations prestigieuses, un directeur de Muséum ayant accompli une œuvre muséologique immense, ou un conférencier hors pair et qui a fait hautement honneur à sa discipline, plutôt qu'un conférencier peut-être moins doué

en tant qu'orateur ou comme tribun, mais dont en revanche les résultats scientifiques ont été plus éminents, se révélant qualitativement comme quantitativement d'un exceptionnelle richesse ? Nous avons renoncé à retenir ici les auteurs des grands manuels de chasse et de fauconnerie du Moyen-âge, tels Frédéric II de Hohenstaffen (1194-1250) ou Gaston Fébus (1331-1391), qui n'étaient pas encore des zoologistes, ou encore ceux qui ont été davantage des précurseurs de l'anatomie médicale que de la zoologie, comme Hieronimus Fabrizi d'Acquapendente (1533-1619, ou encore les descripteurs de la nature ddans l'Antiquité (Vigile, Horace), ni non plus Bernard Palissy (1510-1590), le considérant davantage comme un artiste que comme un véritable zoologiste, pas plus que de très grands illustrateurs animaliers comme Marie-Sibylle de Mérian (1647-1717) ou Jean-Jacques Audubon (1775-1861).

D'autre part, quelque zoologiste médiatique abondamment cité dans la littérature peut en revanche et en dépit de sa célébrité, n'avoir été l'auteur que d'une œuvre scientifique médiocre, et ceci a justifié certains de nos omissions. Enfin un auteur peut être resté dans les mémoire parce qu'il a été un bon, sinon exceptionnel, systématicien d'un groupe zoologique donné dont il peut avoir notamment avoir décrit nombre d'espèces nouvelles, sans avoir fait par ailleurs d'autres découvertes marquantes. Certains excellents zoologistes que nous n'avons pas retenus deviendront peut-être dans quelques années, suite à leurs travaux futurs, des personnalités incontournables de la zoologie de demain, et on nous reprochera alors de les avoir négligés. Le choix des chercheurs dont les noms ont été retenus ci-après a été long, s'étant voulu le moins subjectif possible ; l'auteur espère avoir le plus objectivement possible échappé à ce défaut. Enfin, répétons-le, nous avons fait le choix de ne mentionner aucun zoologiste actuellement vivant, quel que soit son mérite judicieusement reconnu.

La zoologie comprend la science consacrée à l'étude de l'animal sous tous ses aspects, par toutes ses parties, sous toutes ses voies d'approche et selon les différentes méthodologies. Font partie intégrante de la zoologie : la morphologie, l'anatomie, l'histologie, la cytologie, l'embryologie, la morphogenèse, les biologies du développement et expérimentale, la génétique, l'écologie animale et surtout l'autoécologie, l'éthologie, la biogéographie, certains aspects de la biochimie. L'autre subdivision majeure de la biologie est la physiologie, étude des fonctions, du rôle respectif, des propriétés et des pathologies des organes. Toutefois, la distinction entre les deux champs disciplinaires concerne surtout les Vertébrés, chez lesquels les études zoologiques et physiologiques constituent des domaines distinctes étudiées par des spécialistes différents. Mais chez les Invertébrés, dans la plupart du temps, et surtout dans les « petits » groupes, ce sont les mêmes chercheurs qui s'intéressent simultanément aux structures et aux fonctions, qui étudient à la fois les organes et en quoi ils interviennent dans la vie de l'organisme. Pour les puristes, la zoologie concerne l'étude des animaux entiers, dans leur intégrité et leur globalité, en tant qu'organismes intégrés, tandis que le physiologiste travaille sur un organe particulier ou une fonction plus ou moins isolée de son contexte. Mais vu la complémentarité et les interactions entre zoologie et physiologie, la distinction entre elles s'est de nos jours largement effacée. D'ailleurs, beaucoup d'anciennes chaires universitaires, comme à la Sorbonne ou à Bordeaux, portaient le double intitulé : Zoologie et Physiologie animale ; s'il existait par ailleurs dans la même faculté des sciences un laboratoire de Physiologie, il ne s'intéressait qu'à l'homme (d'ailleurs presque exclusivement) est plus ou moins à celle des Vertébrés, et son intitulé aurait *de facto* dû être : Physiologie humaine et des Vertébrés supérieurs.

La zoologie scientifique a d'abord pris naissance dans les pays d'Europe occidentale : chronologiquement en Italie et en France, puis en Espagne, en Grande-Bretagne, en Autriche et en Allemagne ; ceci même si des figurations d'espèces, notamment utiles ou prédatrices pour l'homme, parfois à signification symbolique, figurent dans des documents et des sites archéologiques remontant aux périodes de l'Egypte antique ou aux civilisations grecques ou romaines (les mosaïques du musée du Bardo à Tunis, où les scarabées célébrés sur les monuments de Karnak ou de Louxor en constituent de magnifiques exemples). La zoologie s'est exportée plus tardivement en Russie, en Asie ou sur le continent américain, en grande partie grâce aux apports de la civilisation occidentale avec son cortège d'explorateurs, de colonisateurs, d'administrateurs et de religieux des différentes

confessions, et dont on peut approximativement dater l'essor vers le milieu du XIXe siècle. Aux Etats-Unis, la zoologie n'a commencé à prospérer qu'aux alentours des années 1900, même si une grande partie des grands scientifiques du XXe ont été des américains. En toute objectivité, nous sommes arrivés à la conclusion qu'un tiers environ des zoologistes majeurs de l'histoire a été de nationalité française et, en élargissant, que 45% étaient issus de pays de langue maternelle francophone (contre 20% de germanophones et 15% d'anglophones).

Sur internet, il existe de longues listes de zoologistes, regroupant des centaines de noms depuis l'origine, mais qui sont généralement désespérément incomplètes ; nous connaissons tous dans nos entourages des chercheurs de haut niveau et très productifs qui n'y figurent pas. Les listes nationales de zoologistes récapitulées par de tels inventaires informatisés sont encore beaucoup plus lacunaires, généralement même très indigentes, et on peut se demander sur quelles bases elles ont été établies et quelles étaient les compétences de leurs auteurs. Aussi, si elles sont relativement informatives, elles manquent de fiabilité.

Nous ne consacrons délibérément ci-après que quelques lignes à chacun des auteurs énumérés, ayant choisi de ne rappeler, et encore que brièvement, leurs principaux apports scientifiques ; nous n'avons mentionné ni leurs lieux de naissance, ni les établissements scientifiques où ils ont exercé, ni les postes qu'ils ont occupés, ni les responsabilités administratives qu'ils ont exercées. Nous n'avons fait deux exceptions, ne consacrant des développements importants qu'aux deux scientifiques reconnus lors du congrès international de zoologie organisé à Athènes en l'an 2000, comme étant les deux zoologistes majeurs du XXe siècle, le français Pierre-Paul Grassé et l'américaine Libbie Hyman. La mise en exergue de ces deux auteurs était effectivement justifiée, même si leurs œuvres respectives, tant quantitativement que qualitativement, ne sont pas au même niveau. A l'échelle des Etats-Unis, où la zoologie générale était nettement moins développée jusqu'à son époque, les cinq volumes publiés par Hyman constituent une oeuvre considérable à l'échelle du pays, mais qui n'apparait pas supérieure aux sommes de connaissances représentées par les ouvrages antérieurs de Delage et Hérouard, de Remane, de Fabre, de Buffon, de Kükenthal, de Brusca, et quasiment aussi de Marcus et de Brien. Soit nettement moins que la production scientifique et littéraire de Grassé.

La zoologie et la paléontologie sont évidemment deux disciplines complémentaires et interdépendantes. Toutefois, nous avons choisi de ne pas retenir ici les noms des paléontologues stricts, même célèbres, mais donc l'œuvre zoologique a été des plus réduites voire nulle. De même des auteurs qui n'ont été que des généticiens, même éminents, mais n'ont pas travaillé directement sur l'animal.

Le titre de cette contribution comporte à dessein le mot « illustres », que nous avons préféré aux vocables « grands » ou « éminents ». En effet, certaines des personnalités citées ici étaient incontournables, non pas parce qu'elles avaient réalisé des travaux transcendants, mais parce qu'elles étaient devenues des vedettes médiatiques, parfois à l'occasion d'un fait anecdotique, et qu'on aurait pu nous reprocher de les avoir passées sous silence. Un nom mentionné dans la liste ci-après n'implique pas obligatoirement qu'il corresponde celui de l'auteur d'une oeuvre scientifique de vaste ampleur.

Enfin, et bien évidemment, l'auteur de ces lignes (dont l'un des principes est de ne pas faire usage de la « brosse à reluire », pour reprendre une expression de Pierre-Paul Grassé) a fait en toute objectivité et en toute indépendance, vis-à-vis de ses sympathies et de ses antipathies, le choix des zoologistes qu'il a retenus. Ceci tout en sachant qu'il ferait peut-être un excès d'honneur à certains d'entre eux, bien que justifié par la valeur de leurs apports scientifiques, alors qu'il aurait pu les verser dans l'indignité, en raison de ce qu'il a appris sur leurs actes ou leurs comportements en dehors d'un tel contexte. Mais la complexité de la nature humaine est ainsi faite ! Parmi ces anciens collègues dont les attitudes lui ont paru particulièrement déplaisantes et malhonnêtes, quelle qu'ait été par ailleurs la richesse de leurs apports scientifiques, des attitudes qui se poursuivent d'ailleurs toujours, identiques à elles-mêmes nombre de générations plus tard, il se bornera à ne mentionner ici qu'un seul nom, celui de Jean-Baptiste Lamarck.

INDEX ALPHABETIQUE

A

AGASSIZ, Alexandre, 1835-1910. Suisse devenu Américain.

Enseignant à l'Université de Harvard. Biologiste marin, créateur de l'océanographie, ainsi que de la zoologie américaine moderne. Spécialiste des Echinodermes, organisateur des campagnes du Steamer « Albatros ».

AGASSIZ, Jean-Louis, 1807-1873. Suisse.

Père du précédent, fondateur de la zoologie américaine, fondateur du Museum of Comparative Zoology de l'université de Harvard à Cambridge (USA). Essentiellement ichtyologue, spécialiste des poissons actuels et fossiles.

ALDROVANDI, Ulysse, 1522-1607. Italien.

Premier auteur d'une monographie générale et synthétique (posthume) en histoire naturelle, auteur d'une classification animale reposant sur les grandes fonctions zoologiques.

ANTIPA, Grigore, 1867-1944. Roumain.

Biologiste marin et écologiste, il s'est occupé de pharmacologie des substances extraites d'organismes aquatiques, de gestion des populations de poissons et de protection des espèces menacées. Il coordonna l'exploration zoologique de la mer Noire.

ARISTOTE, 384-322 av. J.-C. Grec.

Chronologiquement le premier des zoologistes de l'histoire et auteur de la première classification des animaux, fondée sur les grands plans d'organisation qui lui ont permis de définir un certain nombre de lois générales

ARTIDI, Peter, 1705-1735. Suédois.

Le premier des grands ichtyologues, ami de Linné, qui se chargea de la publication de ses travaux après sa mort accidentelle en sortant de chez le collectionneur Albert Seba (voir plus loin).

AUDOUIN, Jean-Victor, 1797-1841. Français.

Créateur de la zoologie littorale, auteur de vastes recherches sur l'anatomie des Arthropodes, tout particulièrement les Crustacés, et pionnier dans l'étude des invertébrés marins. Sans doute le chercheur français le plus humainement sympathique et correct du début du XIXe siècle.

AVEL, Marcel, 1900-1983. Français.

Endocrinologue, spécialiste des Annélides et plus particulièrement des Oligochètes dont il a étudié la régénération à l'aide de micromanipulations (ablations, ligatures, etc.) qui lui ont permis d'élucider le rôle morphogénétique des différents lignées cellulaires.

AX, Peter, 1927-2013. Allemand.

Systématicien et phylogéniste aux niveaux les plus élevés de la classification, lui-même spécialiste des Turbellariés, il est l'auteur de multiples ouvrages de référence dans ses propres champs disciplinaires.

B

BAER, Karl Ernst von, 1792-1876. Esthonien.

Créateur de l'embryologie comparée des Vertébrés et de la théorie des feuillets germinatifs à partir de la découverte des trois feuillets embryonnaires. Embryologiste des Vertébrés, ayant

découvert les 5 vésicules céphaliques primitives et la notocorde. Il a découvert l'ovule et montré que les Vertébrés dérivaient d'un œuf, les annexes embryonnaires, et imposé le nom de « spermatozoïdes ».

BALACHOWSKY, Alfred-Serge, 1901-1983. Français né en Russie.

Spécialiste de la biologie des Hétéroptères et des Cochenilles (Homoptères). Il a développé la lutte biologique contre les insectes nuisibles. Directeur de plusieurs prestigieux établissements, ancien résistant et ancien prisonnier, auteur de témoignages sur la vie dans les camps de concentration.

BALBIANI Edouard Gérard, 1823-1899. Français.

Pionnier dans le domaine de la protistologie, il a découvert la reproduction sexuée chez les Ciliés. Il fut aussi l'auteur de travaux d'entomologie, d'embryologie et d'embryogénie comparée. Il a découvert l'anneau de Balbiani, ensemble de renflement sur des chromosomes géants de certains Diptères.

BALFOUR, Francis Maitland, 1851-1882. Britannique.

Embryologiste, il a mis en évidence les relations entre la quantité de vitellus présents dans un œuf et le modèle de segmentation de celui-ci, et fut l'auteur d'un traité d'embryologie comparée. Fervent d'alpinisme, il trouva la mort dans un accident de montagne.

BARBOSA DU BOCAGE, José Vicente, 1823-1907. Portugais.

Ichthologue et Herpétologue, il a donné son nom à un riche musée. Auteur d'un manuel pour la conservation des spécimens d'histoire naturelle, auteur d'un faune des Oiseaux de l'Angola, il fit également une carrière politique et fut plusieurs fois ministre.

BATAILLON, Eugène, 1864-1953. Français.

Doyen et Recteur d'université, embryologiste et généticien, néanmoins campagnard assumé, il a obtenu la parthénogenèse artificielle chez les Vertébrés à partir d'œufs non fécondés de grenouille.

BATESON, William, 1861-1826, Britannique.

Généticien, créateur du terme de génétique.

BATTAGLIA, Bruno, 1922-2011. Italien.

Biologiste marin, phylogénéticien et généticien, il s'est surtout intéressé aux poissons et aux Crustacés, mais également à la génétique de la drosophile.

BEAUCHAMP, Paul Marais de, 1883-1977. Français.

Créateur de l'écologie et de la bionomie littorales en France, directeur de la collection « Faune de France » et de l'Office central de Faunistique, auteur de l'ouvrage de référence « Les grèves de Roscoff », il fut un spécialiste des Tubellariés, du développement des Gastrotriches et a étudié en détail l'anatomie et le fonctionnement des pièces buccales (mastax) des Rotifères.

BEAUMONT, André (1923-2024), Français.

Prestigieux et infatigable professeur à la Faculté des Sciences de l'Université d'Orsay, véritable force de la nature, élève de Mlle Germaine Cousin, il fut secrétaire général puis président de la Société zoologique de France dont il devint ensuite la mémoire. Spécialiste du développement, il s'est particulièrement intéressé à celui des Amphibiens et à la mort cellulaire. Il fut organisateur du colloque « les métamorphoses » lors du congrès du centenaire de la Société, co-auteur et co-éditeur de plusieurs ouvrages de référence d'enseignement, et auteur de plusieurs manuels d'enseignement de référence (pour cours et travaux pratiques) universitaires et, en collaboration avec Maxime

Lamotte et Jean Génermont, de l'ouvrage en quatre volumes des « Problèmes de l'espèce dans le Règne Animal ».

BELON, Pierre, 1517-1564. Français.

Botaniste et éminent anatomiste, notamment des Oiseaux et des Poissons, mais aussi des Cnidaires et des Crustacés, fondant sa classification sur l'anatomie, il fut l'auteur d'ouvrages de référence et entreprit un grand voyage de découverte naturaliste en Europe orientale et en Asie Mineure dont il publia un compte-rendu détaillé.

BENEDEN, Edouard van, 1845-1910. Belge.

Biologiste marin, il a découvert le centrosome et la plaque équatoriale, étudié l'origine des gamètes et la fécondation de l'*Ascaris*, montré que le génome de chaque individu provenait à égalité des deux parents, et rejeté la théorie de la génération spontanée. Il fut également spécialiste des Crustacés et des Vertébrés. Il co-fonda l'Institut de zoologie de Liège.

BENEDEN, Pierre-Joseph van, 1809-1894. Belge.

Père du précédent, découvreur de la méiose, il fut simultanément zoologiste (parasitologue des vers plats), paléontologue et physiologiste et établit la notion de commensalisme. Il étudia les *Iguanodon* du célèbre site de Bernissart.

BERLAND, Lucien, 1888-1962. Français.

Spécialiste international toutes disciplines confondues, des Diptères et surtout des Hyménoptères. Il a aussi travaillé sur les Arachnides, les Myriapodes et différents ordres d'Insectes. Systématicien et éthologiste, il fut un grand blessé lors de la guerre de 1939-1945.

BERLESE, Antonio, 1863-1927. Italien.

Pionnier dans différents domaines de l'entomologie : la microfaune arthropodienne des sols et des litières végétales. Il fut surtout un spécialiste des pathologies végétales, des Insectes nuisibles et des cochenilles, créant un périodique voué à l'étude de ces disciplines, *Redia*.

BLAINVILLE, Marie-Henry Ducrotay de, 1778-1850. Français.

Spécialiste des Vertébrés et plus particulièrement des Mammifères dont nous lui devons la classification actuelle, il éleva aux rangs de classes les Amphibiens et les Reptiles, opposant aux théories phylogénétiques de Darwin. Il succomba, probablement suite à une contrariété professionnelle, dans un wagon de chemin de fer.

BLANCHARD, Raphaël, 1857-1919. Français.

Bien qu'ayant travaillé sur de nombreux groupes zoologiques, il fut surtout un parasitologue de renommée internationale, spécialiste mondial des Hirudinées ; plus secondairement des Diptères. il créa les *Archives de Parasitologie* et fut l'artisan de la renaissance de la Société zoologique de France après la grave crise qu'elle traversa en 1880, et le rédacteur (1880) du premier code international de nomenclature zoologique.

BLUMENBACH, Johann Friedrich, 1752-1840. Allemand.

Créateur de l'anthropologie scientifique, il a reconnu que l'étude de l'homme devait s'intégrer dans celle de l'histoire naturelle et plus particulièrement des Vertébrés. Il reconnut que l'espèce humaine ne constituait qu'une unique espèce, mais qu'elle était susceptible de se différencier en races sous l'influence de différents paramètres de l'environnement.

BOCQUET, Charles, 1918-1977. Français.

Généticien, spécialiste des Crustacés (Amphipodes, Isopodes), il a étudié le polymorphisme génétique des Isopodes, ce qui l'a conduit à créer une nouvelle discipline scientifique, la systématique évolutive. Il dirigea la plus prestigieuse revue zoologique française, les *Archives de Zoologie expérimentale et générale*.

BONNET, Charles, 1720-1793. Suisse.

Auteur d'un ouvrage de considérations générales sur la nature, philosophe, il découvrit la parthénogenèse chez les pucerons, s'intéressa à la régénération et à divers problèmes de physiolologie des vers et des Insectes. Il montra que les organismes se situaient dans la continuité évolutive les uns des autres, et considérait avec un certain dédain ses collègues se bornant à être de simples descripteurs d'espèces.

BORY de SAINT-VINCENT, Jean-Baptiste, 1780-1846. Français.

Militaire royaliste puis bonapartiste, il participa à l'expédition de Baudin sur le « Naturaliste », précisément en qualité de naturaliste, dont il publia les comptes rendus, avant d'explorer l'Algérie. Transformiste, partisan de la génération spontanée, il participa à la rédaction de différents chapitres de zoologie pour des ouvrages de synthèse.

BOSC d'ANTIC, Louis Augustin Guillaume, 1751-1828. Français.

Membre du club des Jacobins sous la Révolution et alors administrateur des postes, ami des Roland dont il devint le tuteur de leur fille, il participa à la création de la première Société Linnéenne du monde, celle de Paris. Essentiellement agronome, précurseur de l'écologie, il rédigea plusieurs ouvrages de synthèse sur les vers, les Mollusques et les Crustacés.

BOULENGER, George Albert, 1858-1937. Belge, naturalisé Britannique.

Grand travailleur doté d'une mémoire infaillible, il a décrit plus de 1000 espèces nouvelles de poissons (dont cavernicoles), près de 900 de Reptiles et plus de 550 d'Amphibiens.

BOUNHIOL, Jean-Jacques, 1904-1979. Français.

Par des techniques expérimentales simples et significatives, il a élucidé les facteurs du déterminisme de la mue, de la métamorphose et de la diapause chez les Insectes, et le rôle des corps allates. Les Lépidoptères constituaient son matériel de référence. Il a rédigé un manuel sur les larves et métamorphoses chez les Insectes. Il était par ailleurs passionné de jardinage.

BOVERI, Theodor, 1862-1915. Allemand.

Consacrant ses recherches à l'étude des chromosomes et à la transmission des facteurs génétiques, tout en étant passionné de musique, il a découvert les supports cytologiques de la théorie mendélienne de l'hérédité, l'hérédité cytoplasmique et la formation des globules polaires et que, lors de la fécondation, chacun des deux pronucléi parentaux apportaient l'un comme l'autre en nombre égal des éléments nécessaires au développement de leur progéniture.

BRAEM, Alfred Edward, 1829-1884. Allemand.

Ornithologue comme son père, grand voyageur, il fut l'auteur de remarquables ouvrages de vulgarisation sur la diversité du monde zoologique, et notamment sur le comportement animal.

BRACHET, Albert, 1869-1930. Belge.

Anatomiste et embryologiste, fondateur de l'embryologie causale, qu'il considérait comme explicatrice de l'évolution, il reste dans les mémoires pour avoir été un pédagogue exceptionnel.

BRACHET, Jean, 1909-1988. Belge.

Fils du précédent, il promut l'embryologie expérimentale et la biologie moléculaire, s'intéressant aux substances qui déterminaient les différentes étapes de l'embryogenèse et de la morphogenèse, fondant ainsi l'embryologie biochimique.

BRATTSTRÖM, Hans, 1908-2000. Norvégien.

Spécialiste des Crustacés Ascothoraciques, et des Echinodermes, il contribua à la connaissance de la biodiversité marine des côtes de Norvège, organisa des campagnes océanographiques aux Caraïbes et fonda la prestigieuse revue scientifique *Sarsia*.

BRIEN, Paul, 1894-1975. Belge.

A la fois homme politique wallon et enseignant-chercheur, spécialiste du développement épigénétique, il fut un théoricien des relations entre reproductions asexuée et sexuée, montrant des différences de régulation entre un œuf et un bourgeon. Ses organismes privilégiés ont été les Bryozoaires et les Entoproctes.

BRUMPT, Emile, 1877-1951. Français.

Créateur de l'école française de parasitologie, parasitologue de renommée mondiale, il fut lui-même un spécialiste du trypanosome et des amibes, grand voyageur, il introduisit la Gambusie en France en tant que prédatrice des larves de moustiques.

BUFFON, Georges Louis Leclerc de, 1707-1788. Français.

Le scientifique le plus illustre et sans doute le plus carriériste de son époque, avide d'honneurs, il profita de ses fonctions pour rédiger un immense Histoire naturelle en 36 volumes, somme de la totalité des connaissances de son temps sur les Vertébrés Mammifères et Oiseaux. Cet ouvrage constitue en outre un chef d'œuvre littéraire.

BÜTSCHLI, Otto, 1848-1920. Allemand.

Intéressé par l'étude du cytoplasme, il a découvert la mitose et distingué entre les différentes phases de la division nucléaire, observé la division des pronuclei et la conjugaison des Ciliés. Il a aussi travaillé sur les Nématodes, les Gastéropodes et les Insectes. Il a rédigé le volume sur les Protozoaires dans l'immense traité Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.

C

CALVET, Louis, 1868-1930. Français.

Il a travaillé dans trois domaines, l'ostréiculture, l'éradication des moustiques, et les Bryozoaires. Chez ces derniers, il s'est intéressé à la systématique des espèces bathyales et abyssales, mais il reste surtout dans les mémoires grâce à la thèse monumentale qu'il a consacrée au développement de ces organismes, et dont la richesse est telle qu'elle est encore 125 ans plus tard la « bible » des bryozoologues.

CARON, Rachel, 1907-1964. Américaine.

Ayant publié sur des organismes varies (rongeurs, poissons, reptiles, insectes), essentiellement écologiste marine, vulgarisatrice scientifique, elle fut une pionnière militante de la lutte contre les pesticides et leurs conséquences.

CAULLERY, Maurice, 1868-1958. Français.

Darwinien, ses recherches ont porté sur différents domaines de la biologie : il a découvert les Pogonophores, étudié les modifications liées au parasitisme chez les Crustacés et les Turbellariés, les

cycles de développement chez les Polychètes, la biologie des Ascidies Composées. Ayant beaucoup voyagé, membre de nombreuses académies, il a rencontré tous les zoologistes importants de son époque et présidé à Paris le Congrès international de zoologie de 1948, l'un des trois qui aient été organisés en France.

CHARNIAUX-COTTON, Hélène, 1918-1986. Française.

Elle a découvert la glande androgène des Crustacés et a contribué, dans ce groupe, à la connaissance du déterminisme des caractères sexuels secondaires. D'une façon générale, elle s'est intéressée à la gamétogenèse et à l'endocrinologie de la reproduction.

CHAUDONNERET, Jean, 1920-2014. Français.

Spécialiste de l'anatomie des pièces buccales des Insectes, intéressé notamment par les insectes Inférieurs, ses travaux furent couronnés par des prix internationaux.

CHAUVIN, Rémi, 1913-2009. Français.

Auteur d'une cinquantaine d'ouvrages sur le comportement, notamment des Oiseaux, mais dont une partie des interprétations est controversée en raison du mélange de ses résultats avec le fantastique et le parafantastique.

CLAUS, Carl, 1835-1899. Allemand.

Spécialiste des Crustacés, il est à l'origine de la classification actuelle de ce groupe. Il s'est également intéressé à la systématique générale du règne animal.

CODREANU, Radu, 1904-1987. Roumain.

Parasitologue francophile et francophone, spécialiste des Crustacés et des Turbellariés, il s'est néanmoins surtout intéressé aux insectes en tant qu'hôtes, ainsi qu'à à la faune cavernicole.

COUSIN, Germaine, 1895-1992. Française.

Spécialiste de la physiologie des Insectes, de la spéciation et de l'hybridation interspécifique, généticienne des grillons, elle a introduit les méthodes statistiques de la biométrie au sein des critères diagnostiques de l'espèce.

CUENOT, Lucien, 1866-1951. Français.

Généticien, théoricien de l'évolution, auuteur de la phylogénie actuelle du règne animal, intéressé par les problèmes de l'espèce, il a étudié les relations gène-soma et généralisé le mendélisme à l'ensemble de ce règne. Il a cherché à interpréter l'atavisme et montré les faiblesses de la théorie darwinienne. Il a découvert les gènes létaux et étudié l'adaptation.

CUVIER, Georges, 1769-1832. Français.

Créateur de l'anatomie comparée, de la paléontologie et du niveau hiérarchique le plus élevé dans la classification du règne animal, l'Embranchement. Il s'est intéressé à la corrélation intégrée des différentes parties de l'animal, en relation avec son mode de vie, et clarifié la systématique des animaux dits « à sang blanc ».

D

DADAY, Eugen von, 1855-1920. Hongrois.

Spécialiste des Arthropodes, notamment des Crustacés, il s'est beaucoup intéressé à la microfaune planctonique des eaux douces (Nématodes, Gastrotriches, Hydracariens, surtout Rotifères) du monde entier. Auteur d'un catalogue des Insectes d'Europe Centrale.

DAHL, Axel Erik, 1914-1999. Suédois.

Carcinologue, l publia des travaux de référence sur plusieurs groupes de Crustacés (Stomatopodes, Amphipodes) et les Trématodes, et fut l'auteur d'une monographie consacrée au groupe des Crustacés interstitiels des Mystacocarides.

DAJOZ, Roger, 1929-2019. Français.

Il a travaillé sur l'écologie, la biogéographie et surtout la systématique des Coléoptères de France et des Etats-Unis, appartenant notamment à la faune du sol, et a été l'auteur d'un manuel d'écologie très renommé.

DALCQ, Albert Maurice, 1893-1973. Belge.

Il s'est intéressé aux bases physiologiques et aux ions incriminés dans les phénomènes de fécondation et de parthénogenèse. Il a défini les concepts de potentiel morphogénétique et de régulation. Auteur de l'ouvrage : « L'œuf et son dynamisme organisateur ».

DARWIN, Charles, 1809-1882. Britannique.

Ses observations réalisées lors d'une circumnavi-gation scientifique l'on conduit à élaborer une théorie de l'évolution publié dans son ouvrage « L'origine des espèces », où il expose également ses conceptions sur la sélection naturelle, un ouvrage de portée considérable mais inspiré toutefois des idées de Lamarck. Il confirme l'étroitesse d'homologies et l'existence de parentés entre des organismes présentant des similitudes et des organes en commun, intégrant l'homme dans le règne animal.

DAUBENTON, Louis, 1716-1800. Français.

Collaborateur de Buffon et auteur d'importants ouvrages d'anatomie comparée sur les viscères, le système nerveux, l'appareil génital et le squelette.

DEBAISIEUX, Paul, 1886-1978. Belge.

Initialement voué à la médecine, il devint un cytologiste, histologiste, micromanipulateur et protistologue, publiant sur différents matériels : les Protistes, les Oursins, le Dytique, les Crustacés, révélant l'intérêt systématique des microsètes de Crustacés parasites.

DEGEER, Carl, 1720-1778. Suédois.

Entomologiste, essentiellement Coléoptériste et arachnologue, il fut le créateur d'une classification rationnelle des Insectes Ptérygotes fondée sur la nervation des ailes et d'une autre des Aptérygotes reposant sur les modalités de leur métamorphose.

DELAGE, Yves, 1854-1920. Français.

Biologiste marin, il a publié des travaux fondamentaux sur le développement de la Sacculine et des Spongiaires et sur la circulation chez les Crustacés. Il a découvert l'inversion des feuillets au cours du développement embryonnaire des Spongiaires.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Claude, 1918-1990. Français.

Ecologiste, il consacra deux ouvrages magistraux, l'un à la microfaune des sols, l'autre au mésopsammon et à la faune des eaux souterraines littorales et continentales.

DELSOL, Michel, 1922-2912. Français.

Spécialiste des Amphibiens auxquels il a consacré plusieurs volumineux mémoires, notamment aux apodes, il fut aussi un philosophe théoricien de l'évolution et de l'origine de l'homme.

DOBZHANSKY, Theodosius, 1900-1975. Américain.

Généticien des populations, notamment sauvages, et philosophe, il fut le premier chercheur à expérimenter sur les mutations létales et a proposé une synthèse entre mendélisme et darwinisme, créant ainsi la théorie synthétique néo-darwiniste de l'évolution. Il découvrit les gènes apparemment inutiles, mais facilitant en fait l'adaptation des espèces.

DOHRN, Felix Anton, 1840-1909. Allemand.

Embryologiste et morphologiste, il a étudié la succession des stades de développement chez les Crustacés, partisan de la théorie de la récapitulation voulant qu'au cours du développement d'un organisme il traverse des stades successifs récapitulant l'histoire de sa lignée. Créateur de la Station biologique de Naples.

DOLLFUS, Robert-Philippe, 1887-1976. Français.

Protistologue et helminthologue (Cestodes, Digènes) à la voix tonitruante, porteur en permanence d'un monocle, il a organisé de nombreuses expéditions océanographiques.

DORST, Jean (1924-2001) Français.

Mammalogiste, homme d haute taille, spécialiste très médiatique des Vertébrés et plus spécialement des grands Mammifères africains, orateur-né, défenseur ardent de la nature, « play-boy », ne passant jamais inaperçu au moins en raison de sa faconde, il est surtout et internationalement connu par ses deux "best-sellers" « Avant que Nature meure » et « Guide des grands Mammifères d'Afrique ».

DRACH, Pierre, 1906-1998. Français.

Biologiste marin, surtout carcinologue, il a montré que la mue des Crustacés était un phénomène continu, perpétuellement en préparation durant chaque inter-mue, et a étudié la formation de leur cuticule. A été le pionnier de la microscopie électronique à transmission en France, et le « recordman » du nombre de participations à des jurys de thèses (environ 3000).

DRIESCH, Hans, 1876-1941. Allemand.

Philosophe et embryologiste, créateur de l'embryologie expérimentale chez l'oursin, il a aussi montré que chacun des deux blastomères lors du début de la segmentation d'un œuf de grenouille était capable de se développer normalement.

DUBOSCQ, Octave, 1863-1943. Français.

D'abord spécialiste des Myriapodes et des venins, il s'orienta ensuite vers la parasitologie (cycle des Grégarines) et découvrit la pleuromitose. Auteur d'un projet de réforme de l'enseignement supérieur.

DUJARDIN, Félix, 1801-1862. Français.

Auteur de nombreux travaux sur les Protozoaires, les Hydraires, les Echinodermes et d'autres micro-organismes de France. A découvert les Protozoaires Rhizopodes et montré que les Foraminifères étaient des animaux unicellulaires.

DUMERIL, André Marie Constant, 1774-1860. Français.

Erpétologue, Ichtyologue et entomologiste, il a découvert le développement néoténique à partir de celui de l'axolotl et créé le vivarium de Paris.

DURCHON, Maurice, 1921-1991.Français.

Fondateur de l'endocrinologie des invertébrés, spécialiste du développement des Annélides Polychètes, il a étudié l'épitoquie et la stolonisation, démontré l'effet de l'ablation des glandes cérébroïdes et mis au point les premières cultures organotypiques chez les invertébrés.

E

EDWARDS, Henri Milne, 1800-1885. Belge naturalisé Français.

Créateur de la zoophysiologie et initiateur de l'étude de la faune littorale en France à partir d'un programme de recherche qu'il a développé en Normandie. A achevé l'ouvrage de référence « Histoire naturelle des animaux sans vertèbres » de Lamarck, intéressé surtout par les coraux. Auteur de plusieurs ouvrages de référence.

EHRENBERG, Christian Gottfried, 1795-1876. Allemand.

S'est intéressé à l'organisation et à l'anatomie comparée des Insectes, des coraux et des Protozoaires, plus accessoirement aux Mammifères et aux Oiseaux, avant de se consacrer pleinement aux micro-organismes du sol et aquatiques (Protozoaires, Rotifères)..

EHLERS, Heinrich, 1835-1923. Allemand.

Spécialiste de l'anatomie et de la systématique des Annélides Polychètes, et amateur d'art, auteur d'un ouvrage de référence, Die Borstenwürmer.

EICHWALD, Karl Eduard von, 1795-1876. Allemand devenu Russe.

Naturaliste complet, dont paléontologue, il est surtout connu comme explorateur de la Russie.

ELLIS, John Valentine, 1710-1776. Irlandais.

Botaniste mais également spécialiste des Zoophytes, il reconnût leur nature animale et leur diversité, montrant que des organismes très différents avaient été artificiellement réunis.

F

FABRE, Jean-Henri, 1823-1915. Français.

Initialement instituteur, poète, félibre, artiste et remarquable écrivain, grand observateur internationa-lement connu du comportement des Insectes, tant en Provence qu'en Corse, il fut le fondateur de l'éthologie animale, et l'auteur de « Souvenirs entomologiques » en 10 volumes. Il publia aussi une faune des Mollusques marins et d'eau douce de Corse.

FABRICIUS, Johann-Christian, 1745-1808. Danois.

Entomologiste, grand observateur, il a basé sa systématique des Insectes, dont il a décrit de nombreuses espèces, sur l'anatomie des pièces buccales.

FAGE, Louis, 1883-1964. Français.

Pionnier de la biosystématique et de la biogéogaphie, il a découvert l'existence de rythmes nycthéméraux chez les Crustacés et les Annélides. Il s'est intéressé à la biospéléologie, collectant des Amphipodes, des Décapodes, des Crustacés, des Annélides, des Pycnogonides, des Poissons, mais son matériel privilégié fut les Arachnides, ayant décrit de nombreuses espèces d'araignées.

FAURE-FRÉMIET, Emmanuel, 1883-1971. Français.

Protistologue, spécialiste des Ciliés, fils du compositeur Gabriel Fauré. Sa mère était la fille du sculpteur Frémiet et son épouse la fille du physiologiste Henneguy, elle-même fille de Proudhon. Membre de nombreuses structures et associations où il exerça différentes responsabilités, il fut un spécialiste des Protistes et des Annélides.

FEYTAUD, Jean de, 1881-1973. Français.

Entomologiste, spécialiste des insectes ravageurs (termites, doryphore), il fut le fondateur de la zoologie agricole et appliquée dans la région aquitaine, et lutta vainement contre l'invasion du phylloxéra.

FLORKIN, Marcel, 1900-1979. Belge.

Biochimiste de formation et fondateur de la biochimie comparée, il a démontré la synergie entre la structure et la biochimie, et défendu l'intérêt systématique de la biochimie, reflet de l'évolution, et révélé des corrélations entre métabolisme et écologie.

FONTAINE, Maurice, 1904-2009. Français.

Biochimiste de formation, fondateur de la biochimie comparée, il a étudié la synergie entre la structure la composition biochimique, et montré l'intérêt de la biochimie en systématique, reflet de l'évolution. Il a révélé des corrélations entre le métabolisme et l'écologie.

FRECHKOP, Serge, 1894-1967. Russe, naturalisé Belge.

Mammalogiste, anatomiste et éthologue, il énonça la théorie de la bipédie initiale. Il est connu comme l'auteur d'une faune des Mammifères de Belgique.

FRISCH, Karl von, 1886-1982. Autrichien.

Prix Nobel, éthologue, il s'est spécialisé dans la biologie des abeilles et découvert la signification de leurs danses. Il s'est aussi intéressé à leurs récepteurs sensoriels et à leurs modes de communication.

G

GALLIEN, Louis, 1908-1976. Français.

Créateur d'une école d'embryologie expérimentale. Il a découvert le déterminisme hormonal de la morphogenèse sexuelle, montré les actions des hormones sexuelles des Amphibiens (pleurodèle), et l'inversion du phénotype sexuel des Vertébrés sous influence hormonale

GEGENBAUR, Karl, 1826-1903. Allemand.

Anatomiste, il considérait l'anatomie comparée comme étant à la base des recherches pohylogénétiques, se fondant sur l'existence d'organes similaires dans des groupes zoologiques différents.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Etienne 1772-1844. Français.

Anatomiste, participant à la Campagne d'Egypte de Napoléon Bonaparte, il a été le premier utilisateur du mot « évolution », auparavant utilisé pour désigner les modifications de l'embryon, dans le sens de « transformation des espèces ». Il a découvert que les Mammifères dérivaient d'ancêtres reptiliens et étudié l'anatomle de la « Vénus Hottentote ». Il professe que l'évolution des espèces dépend du milieu,

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Isidore, 1805-1861. Français.

Fils du précédent, spécialisé dans l'étude des divers types de monstruosités, il fut le créateur de la tératologie.

GERLACH, Sebastian A. (1929 -2010), Allemand

Méiobenthologiste en général, prestigieux élève d'Adolf Remane, directeur du laboratoire de Biologie marine de Bremerhaven, cet homme avenant et de grande taille fut un spécialiste des Gastrotriches et surtout des Nématodes marins, auxquels son nom reste attaché.

GESNER, Conrad, 1516-1565. Suisse.

Eminent compilateur, il fut l'auteur du premier ouvrage majeur d'initiation à la zoologie dans lequel il décrit toutes les espèces animales connues à son époque.

GIARD, Alfred (1846-1908). Français.

Biologiste marin et politicien (adjoint au maire de Lille), d'abord entomologiste, sensibilisé à l'intérêt des introductions d'espèces, puis spécialisé dans la biologie des Ascidies, il a décrit la castration parasitaire, le groupe des Orthonectides et imposé le darwinisme en France.

GOETHE, Johann Wolfang von, 1749-1832. Allemand.

L'illustre poète, partisan de la loi d'unité du monde vivant, a développé les théories de l'archétype, dont chaque espèce ne serait qu'une variation, dans les séries animales. Il est partisan de l'idée de compensation, selon laquelle un organisme fonctionnel peut être réduit en cas d'hyperdéveloppement d'un autre.

GOLDSCHMIDT, Richard Benedict, 1878-1958. Allemand naturalisé Américain.

Généticien et embryologiste attiré par les questions de la dominance et de la récessivité, découvreur du mélanisme industriel chez le Lépidoptère *Lymantaria dispar,* le déterminisme du sexe et l'intersexualité.

GRANDI, Guido, 1886-1970. Italien.

Entomologiste, auteur de nombreux travaux sur le comportement des Insectes. Ses travaux sur les Hyménoptères et surtout ses importants manuels de généralité sur l'entomologie font autorité.

GRASSÉ, Pierre-Paul, 1895-1985. Français.

Le plus éminent zoologiste de la deuxième moitié du XXe siècle. Spécialiste de la biologie des termites et des Orthoptères, il s'intéressa plus largement à l'ensemble des Insectes et favorisa la carrière des jeunes chercheurs prometteurs dans ce domaine. Il fut l'auteur de plusieurs ouvrages où il a exposé ses conceptions sur l'évolution et la métaphysique, dont l'évolution du Vivant et L'Homme en accusation, estimant que la théorie darwinienne et celle de la sélection étaient insuffisantes pour expliquer la complexité des phénomènes évolutifs. iI coordonna la publication d'un monumental Traité de Zoologie en une quarantaine de volumes, dont plusieurs rédigés par lui-même, rédigea plusieurs manuels d'enseignement, un ouvrage de vulgarisation en trois volumes (La vie des animaux), rédigea son célèbre ouvrage Parasites et Parasitisme et publia un manuel de gastronomie périgourdine, promouvant les recettes de sa province natale qui lui avaient été transmises par sa famille. Pionnier dans le domaine de la microscopie électronique à balayage, il fut l'auteur de nombreux autres ouvrages, notamment dans son domaine de prédilection, les Flagellés symbiontes des termites. Il créa plusieurs revues scientifiques et trois laboratoires : un centre d'étude des Primates au Gabon, un laboratoire de terrain en France (Les Eyzies) et un centre pour l'étude de la faune sauvage à Chizé.

GRATIOLET, Pierre, 1815-1865. Français.

Anthropologue et anatomiste, il a surtout étudié l'anatomie du système nerveux (cerveau, nerfs) et la complexité croissante du cortex cérébral et de l'encéphale au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'échelle des êtres. Il a nié toute corrélation entre le volume de l'encéphale et le degré

d'intelligence. Il a travaillé sur les Hirudinées, les Primates, les Mammifères et surtout l'homme, dont les expressions physionomiques.

GROBBEN, Karl 1854-1945. Tchèque naturalisé autrichien.

Anatomiste, histologiste et cytologiste des Crustacés, des vers et des Cnidaires, il est l'auteur d'une tentative de classification des niveaux élevés de la hiérarchie animale.

GRUBE, Adolf, 1812-1880. Allemand.

Il a travaillé sur de nombreux groupes zoologiques, avec une prédilection pour les Annélides. Il a décrit près de 500 nouveaux genres.

GUYENOT, Emile-Louis-Charles, 1885-1963. Français devenu Suisse.

Il est surtout connu comme l'auteur de manuels d'enseignement sur la variation l'évolution, l'hérédité et l'origine des espèces, et découvert des territoires de régénération ayant des capacités morphogénétiques spécifiques et géographiquement délimités, et des hormones gonadotropes.

H

HADZI, Jovan, 1884-1972. Yougoslave.

Il a émis l'hypothèse de l'origine turbellarienne des Métazoaires supérieurs ; il s'était spécialisé dans les problèmes d'évolution et de reconstitutions phylogénétiques.

HAECKEL, Ernst, 1834-1919. Allemand.

Philosophe, libre penseur, pangermanique et anatomiste, promoteur des théories de l'évolution, il a séparé les protistes à la fois des végétaux et des animaux, et a défendu la théorie des Monères. Il est l'auteur de la première phylogénie animale moderne et a créé les termes d'« écologie » et celui, détourné de son sens par ses successeurs, de « phylum ». Ses groupes de prédilection ont été les Cnidaires, les Spongiaires et les Radiolaires. Il nomma plus de 3500 espèces nouvelles.

HALLER, Albrecht von, 1708-1777. Allemand.

Poète et critique littéraire, l'un des meilleurs anatomistes de son temps et ayant consacré à ce domaine de nombreuses publications, et morphogénéticien, partisan de la persistance de la lignée germinale.

HATSCHEK, Berthold, 1954-1941. Autrichien.

A émis la 'trochophore theory" selon laquelle ce type larvaire correspondrait à une forme ancestrale de l'ensemble des Bilateralia, le « trochozoon ».

HENNIG, Emile Hans Willi, 1913-1976. Allemand.

Il a créé la théorie du cladisme ou systématique phylogénétique, reposant sur le principe de la monophylie des taxons, l'existence de taxons dits frères, d'espèces plésiomorphes et apomorphes.

HERLANT-MEEWIS, Henriette, 1010-2000. Belge.

Elle a étudié d'un point de vue histologique la différenciation tissulaire lors de l'embryologie et de la régénération des Métazoaires inférieurs, particulièrement les Spongiaires, et les Annélides, notamment en cas d'ablation la reformation des parties antérieure et postérieure du corps. Elle s'est aussi attachée en histophysiologiste à l'embryologie et aux cellules neurosécrétices des Insectes et des Crustacés.

HERTWIG, Wilhelm August Oscar, 1849-1922. Allemand.

Il a montré que la fusion des pronucléi paternel et maternel était nécessaire à la segmentation de l'œuf, découvert le coelome, et que l'œuf ne passe pas par un stade monère.

HEUVELMANS, Bernard, 1916-2001. Belge.

Fondateur de la cryptozoologie, discipline controversée des animaux inconnus (Yéti, Serpent de Mer, etc.).

HOLTFRETER, Johannes Friedrich, 1901-1959. Allemand.

Spécialiste des phénomènes d'induction et des mouvements cellulaires, avec pour matériel privilégié les Amphibiens et surtout l'Axolotl.

HORSTÄDIUS, Sven, 1898-1996. Suédois.

Embryologiste, il élucidé les processus de la régulation embryonnaire chez les oursins, la fonction des crêtes neurales, et l'influence des champs animal et végétatif.

HUXLEY, Thomas Henry, 1825-1895. Britannique.

Embryologiste, spécialiste de l'étude des animaux coloniaux et de l'individualité des organismes qui les constituent. Darwinien, opposé à Owen, il a élaboré la théorie synthétique de l'évolution, développé la théorie de la gastrulation, et reconnu que les méduses n'étaient constituées que de deux feuillets.

HYMAN, Libbie Henrietta, 1888-1969. Américaine.

Issue d'une famille allemande naturalisée américaine et pétrie de culture germanique, elle a été une pionnière dans l'établissement d'une classification générale des invertébrés jusqu'alors délaissée sur le continent américain, à travers son ouvrage synthétique en cinq volumes « The Invertebrates » ; elle est judicieusement reconnue à ce titre comme la plus éminente zoologiste des Etats-Unis au XXe siècle. Mais elle a mis à profit sa légitime notoriété pour diffuser et faire adopter par les zoologistes du Nouveau Monde, complètement ignorants dans ce domaine et à cette date, de la classification animale de l'Ancien Monde, et à qui elle a fait adopter du fait de son aura la terminologie erronées adoptées par les pangermanistes, précurseurs du nazisme, au détriment de celle acceptée par la communauté scientifique lors du congrès international de Zoologie, en 1889 ; en cela, son impact s'est révélé hautement nocif. Les chercheurs britanniques et américains ont accepté d'emblée sa classification, oubliant au terme de la seconde guerre mondiale la systématique qui avait été précédemment acceptée, y compris par leurs propres représentants ; ils se sont alors employés à la propager de façon erronée dans les états où leur culture était influente. Elle a ainsi fait accepter de façon fautive par la collectivité scientifique le terme de phylum comme niveau hiérarchique dans la classification animale, en le substituant illégitimement à celui d'embranchement.

J

JÄGERSTEN, Gostä, 1913-1993. Suédois.

Il a établi des corrélations entre les caractères adaptatifs larvaires er adultes, et s'est intéressé aux phénomènes de convergence. Il a proposé une nouvelle classification du règne animal (Metazoaires) ne comportant qu'un nombre très réduit d'embranche-ments, et créé la théorie de la *Bilaterogastrula* à partir de l'évolution des poches gastriques et coelomiques.

JEANNEL, René, 1879-1965. Français.

Spécialiste de la faune des Insectes endogés et biospéléologiste, il a créé avec son ancien élève, le futur recteur Renaud Paulian, la classification moderne des Coléoptères, fondée sur l'anatomie

génitale mâle. Organisateur de plusieurs congrès internationaux de zoologie et de la prestigieuse mission scientifique de l'OMO.

JEUNIAUX, Charles, 1928-2001. Belge.

Entomologiste, spécialiste international de la chitine, de la chitinolyse et des chitiniprotéines.

K

KLEIN, Jacob-Theodor, 1685-1759. Allemand.

Premier systématicien des Echinodermes, créateur du terme "Erpétologie", il tenta d'imposer une systématique différente de celle de Linné.

KÖLLIKER, Rudolf Albrecht von, 1817-1906. Suisse.

Embryologiste, auteur de nombreux ouvrages de cytologie, d'anatomie comparée et de physiologie tant sur les Vertébrés que les Invertébrés, spécialiste du système nerveux. A découvert les ostéoclastes, le rôle des chromosomes dans la transmission de l'hérédité, et montré que les Protozoaires étaient des organismes unicellulaires.

KOWALEWSKI, Alexander, 1840-1901. Russe.

A entrepris des travaux d'anatomie comparée chez de nombreuses espèces d'invertébrés marins. A montré que la gastrulation était un phénomène très général.

KÜKENTHAL, Willy, 1861-1922. Allemand.

Spécialiste des Cnidaires (Octocoralliaires) et des Mammifères marins (Cétacés), il a exploré les mers du nord de l'Europe et d'Indonésie, et dirigé la publication d'un volumineux traité de Zoologie.

L

LACAZE-DUTHIERS, Henri de, 1821-1901. Français.

Anatomiste, créateur de la zoologie expérimentale, il fonda les célèbres laboratoires de biologie marine de Roscoff et de Banyuls-sur-mer. Spécialiste de la biologie du corail rouge et de l'anatomie génitale des Insectes.

LACEPEDE, Bernard Germain Etienne de la Ville de, 1756-1825. Français.

Homme politique, musicien, erpétoloque et immense ichtyologue, il est partisan de l'utilisation conjointe du plus grand nombre possible de caractères pour assurer la fiabilité d'une classification. Il a publié des traités sur les poissons, les Reptiles et les Cétacés.

LACORDAIRE, Jean-Théodore, 1801-1870. Français.

Auteur d'une introduction synthétique à l'entomologie sous ses différents aspects et points de vue (anatomie, physiologie, systématique, éthologie).

LAMARCK, Jean-Baptiste Monet de, 1744-1829. Français.

Microscopiste et anatomiste, auteur de la première synthèse cohérente de la classification du règne animal, systématicien des « Zoophytes », auteur de la théorie du transformisme et de l'évolution. Inventeur du mot « biologie » et créateur de la paléontologie des invertébrés. Auteur du manuel et ouvrage de réflexion, la Philosophie zoologique.

LAMEERE, Auguste, 1864-1942. Belge.

Spécialiste des Coléoptères Cerambycidae et auteur d'un prestigieux manuel de la faune de Belgique.

LAMOTTE, Maxime, 1920-2007. Français.

Ecologiste, généticien, pionnier de la génétique des populations qu'il a développée à travers un modèle, le Gastéropode *Cepaea nemoralis*, passionné par l'évolution et les problèmes de l'espèce, ses groupes de prédilection ont été les Mollusques (Gastéropodes et Bivalves) ainsi que les Insectes. Ardent défenseur de la zoologie francophone.

LAMOUROUX, Jean-Vincent Félix, 1779-1825. Français.

Algologue et biologiste marin, spécialiste des organismes fixés Cnidaires, Bryozoaires, et plus généralement des Zoophytes auxquels il consacra plusieurs ouvrages, proposant une meilleure classification que son rival Lamarck.

LANCASTER, Edwin Ray, 1847-1929. Britannique.

Entomologiste, il a créé les termes de protonephros, de blastopore et de stomodeum, et a montré l'homogénéité du plan d'organisation des Arthropodes. Il fut spécialiste des Protozoaires parasites et de l'embryologie des Mollusques.

LATASTE, Fernand, 1847-1924. Français.

Poète et herpétologue, mais ayant publié sur des matériels variés, il a fait de nombreuses observations sur la gestation des Vertébrés et découvert les phénomènes physiologiques du bouchon vaginal et de la gestation retardée.

LATREILLE, Pierre-André, 1762-1833. Français.

Créateur de l'entomologie en tant que science, fondateur de la Société entomologique de France, a établi un ordre logique des caractères systématiques utilisables dans une classification générale des Insectes.

LEEUWENHOEK, Anthony van, 1632-1723. Hollandais.

Physiologiste et microscopiste, il a découvert les cellules sanguines, la circulation du sang, les spermatozoïdes, et a découvert les Rotifères.

LEUCKART, Karl Georg, 1822-1898. Allemand.

A reconnu l'hétérogénéité des Radiata et montré qu'ils correspondaient à des plans d'organisation différents. Il a partagé le règne animal en 6 grandes subdivisions : Cœlentérés, Echinodermes, Annélides, Mollusques, Arthropodes, Vertébrés. A établi la classification des Coccidies (Protozoaires).

LEIDY, Joseph, 1823-1891. Américain.

Surtout paléontologiste, il a décrit un certain nombre d'espèces d'invertébrés aquatiques.

LINNÉ, Karl von, 1707-1778. Suédois.

Fondateur de la systématique végétale puis animale, dans lesquels il a généralisé la systématique binaire (genre, espèce) à l'origine de la systématique actuelle (la systématique animale depuis 1758). A décrit de nombreuses espèces dans les différents volumes du *Systema naturae*.

LOEB, Jacques, 1859-1924. Allemand naturalisé Américain.

A réalisé la parthénogenèse expérimentale de l'œuf d'oursin. Il a étudié les tropismes, la parthénogenèse artificielle, l'hybridation, l'hétéromorphose (régénération d'un organe amputé par un organe de structure différente qui ne devrait pas exister à l'emplacement considéré).

LORENZ, Konrad Zacharias, 1903-1999. Autrichien.

Ethnologue, prix Nobel, il a montré le phénomène d'empreinte en éthologie à la suite de ses observations sur le comportement des Oiseaux sauvages et domestiques, distinguant entre l'inné et l'acquis.

LOVEN, Sven, 1809-1895. Suédois.

Biologiste marin et microscopiste, embryologiste des Mollusques et des Echinodermes (Oursins), dont il s'est intéressé au plan d'organisation, il a découvert simultanément avec F. Müller les globules polaires.

M

MALPIGHI, Marcello, 1626-1694. Italien.

Anatomiste, essentiellement spécialiste des Insectes, il a découvert la circulation du sang indépendamment de Leuwenhoek, les tubes de Malpighi, et étudié le développement de l'œuf de poule. Premier auteur à avoir utilisé les techniques de marquage lors d'études anatomiques.

MANTON, Sidnie Milana, 1902-1979. Britannique.

Entomologiste, essentiellement morphologiste, elle a proposé la classification générale et phylogénétique actuelle des Insectes.

MARCUS, Ernst, 1893-1968. Allemand naturalisé brésilien.

Travaillant généralement avec son épouse Eveline (née Du Bois-Raymond) il est l'auteur d'exceptionnels ouvrages de référence (Tardigrades) et de travaux considérables sur les Turbellariés, les Bryozoaires et les Opisthobanches, plus secondairement sur les Cténaires, les Protozoaires, les Annélides, les Mollusques.

MERIAN, Anna Maria Sybilla, 1646-1717. Allemande.

Remarquable illustratrice des Insectes, et tout particulièrement des Lépidoptères, de leur développement et de leur métamorphose. Elle illustra aussi les Reptiles et les Coléoptères.

MILNE-EDWARDS, Alphonse, 1835-1900. Français.

Fils d'Henri-Milne-Edwards, il a découvert l'existence de la faune marine profonde et l'importance des études ostéologiques dans la systématique des Oiseaux. Il a beaucoup étudié l'ornithologie malgache.

MÖBIUS, Karl, 1825-1908. Allemand.

Spécialiste des huitres, il a créé le terme de biocénose.

MONOD, Théodore, 1902-2000. Français.

« Recordman » absolu du nombre des publications scientifiques parues tout au long d'une (exceptionnellement longue) carrière (près de 2200 articles et ouvrages), humaniste, philosophe et protecteur de la nature, il a publié sur d'innombrables sujets ; il était principalement un spécialiste des Crustacés. Il fut surtout un spécialiste du désert saharien qu'il parcourut à de nombreuses reprises à dos de chameau.

MORGAN, Thomas Hunt, 1866-1945. Américain.

Généticien et embryologiste, prix Nobel, spécialiste des Drosophiles, il a développé la théorie chromosomique de l'évolution et créé la génétique moléculaire. Il a montré qu'un fragment d'œuf

pourvu d'un noyau pouvait, dans certains groupes zoologiques, conduire à la différenciation d'un embryon, et que certaines formes de parthénogenèse étaient liées à la perte d'un chromosome.

MÜLLER, Johannes Peter, 1801-1858. Allemand.

Anatomiste, il a montré que les glandes procédaient d'une invagination des tissus et que les capillaires n'appartenaient pas aux glandes, mais les entouraient, et a étudié la différenciation des tractus génitaux. Il a prouvé la proximité des lamproies et des poissons.

MÜLLER, Otto Frederik, 1730-1774. Danois.

Il a reconnu que chaque espèce présentait son propre plan d'organisation et ne pouvait se transformer en un autre. Il a établi la première classification en genres et en espèces des animaux microscopiques.

N

NIELSEN, Claus, 1938-2024, Danois.

Professeur à l'Université de Copenhague, spécialiste des "Lophophorates". Il fut l'auteur en 2001 d'un manuel de référence en phylogénie animale, "Animal Evolution", actuellement en 3ème édition.

O

OKEN, Lorenz, 1779-1851. Britannique.

Anatomiste et philosophe, auteur d'une théorie abandonné selon laquelle les Infusoires seraient issues d'un plasma initial par concentration de particules muqueuse.

OMODEO, Pietro, 1919- 2024. Italien.

Cytologiste et embryologiste, spécialiste de la systématique et de la phylogénie des Oligochètes, historien de la zoologie, il a rédigé plusieurs ouvrages concernant les problèmes d'évolution et rejetant le créationnisme.

ORBIGNY, Alcide Charles Victor Dessalines d', 1802-1857. Français.

Malacologiste des l'enfance, éthologue et paléontologue, spécialiste des Foraminifères et des Céphalopodes, pionnier de l'étude faunistique de l'Amérique du Sud, il fut notamment l'auteur d'une célèbre Paléontologie Française.

OWEN, Richard, 1804-1892. Britannique.

Créationniste, partisan de la transmutation des espèces, il fut l'auteur de nombreux travaux d'anatomie comparée (Nautile, Mollusques, Brachiopodes, Reptiles) et de paléontologie (*Archaeopteryx*, Moa, Dodo, Dinosaures). Il fut un pionnier dans la nomenclature anatomique des Vertébrés (fossiles).

P

PACKARD, Alphaeus Spring, 1839-1905. Américain.

Illustre entomologiste, également paléontologue et spécialiste de la microfaune aquatique.

PALLAS, Pierre-Simon, 1741-1811. Allemand.

Connu pour être l'auteur de deux ouvrages de référence qui ont eu un fort retentissement à son époque, *Miscellanea Zoologica* et *Elenchus zoophytorum*, clarifiant la classification des Zoophytes.

PASTEELS, Jean, 1906-1991. Belge.

Ses travaux sur l'ontogenèse des Vertébrés ont fait de lui le créateur de l'embryologie causale, et il confirmera l'unité des processus morphogénétiques primordiaux dans l'ensemble des Vertébrés. Il

a déterminé les gradients dorso-vental et antéro-postérieur lors des premières phases du développement embryonnaire lors des bouleversements de la gastrulation. Il travailla aussi sur l'embryologie des Oursins, de *l'Ascaris*, des Mollusques et fut un systématicien des Tenthrèdes.

PELSENEER, Paul, 1863-1945. Belge.

A étudié le développement des Mollusques et établi une classification des Bivalves.

PENNAK, Robert William, 1912-2004. Américain.

Spécialiste de la systématique et de l'écologie de la microfaune et du plancton d'eau douce : Protozoaires, Rotifères, Gastrotriches, Tardigrades. Découvreur avec Donald Zinn (1911-1996) de la Sous-Classe des Crustacés Mystacocarides.

PERES, Jean-Marie, 1915-1998. Français.

Biologiste et écologiste, d'abord en milieu terrestre puis marin, il est connu par son manuel d'écologie marine benthique et la création de la bionomie marine dans les mes sans marées. Spécialiste de la biologie et de l'écologie des Ascidies, il a également travaillé sur le poissons, les Mollusques, les Crustacés, les Bivalves, les Echinodermes.

PERRIER, Edmond, 1844-1921. Français.

Anatomiste et évolutionniste lamarckien, spécialiste des Oligochètes et des Echinodermes, il a surtout été un vulgarisateur scientifique et l'auteur de manuels d'enseignement.

PERRIER, Rémy, 1861-1936, Français.

Spécialiste d'anatomie comparée et plus spécialement des Mollusques, il est surtout connu comme auteur de la « Faune de France en tableaux synoptiques illustrés » en dix volumes.

PETIT, Georges, 1892-1973. Français.

A l'origine anatomiste des Siréniens, il s'orienta vers l'histoire de la zoologie à l'occasion d'une étude des substances odorantes émises par les Gastéropodes. Il a laissé une œuvre considérable dans le domaine de l'histoire de la zoologie (souvent en collaboration avec le protistologue Jean Théodoridès), notamment de l'Antiquité et du Moyen-Âge, à laquelle il a consacré plusieurs ouvrageset dont il a été le meilleur connaisseur en France.

PHISALIX, Césaire, 1852-1906. Français.

D'abord spécialiste des scolopendres, puis erpétologue travaillant sur les intoxications vénimeuses, il a mis au point un sérum contreles venins de vipères.

PHISALIX, Marie, 1861-1946. Française.

Epouse du précédent, erpétologue spécialiste de la glande à venin de la salamandre mais ayant également travaillé sur les Reptiles, les Mygales et les Crustacés, elle a publié un manuel de référence en envenimologie.

PLINE L'ANCIEN, Caius Plinius Secundus dit, ? – 79 ap. J.-C. Italien.

Remarquable compilateur des connaissances zoologiques de son époque, mais sans grand sens critique, et qui trouva la mort en 79 après J.-C. dans l'éruption du Vésuve qu'il avait voulu observer de trop près.

POSSOMPES, Bernard, 1912-1975. Français.

Entomologiste et physiologiste des Insectes, promoteur de l'endocrinologie chez ces organismes et ayant pour matériel privilégié *Calliphora erythrocephala*, il a mis en évidence les relations entre

l'anneau de Weismann et le cerveau, déterminant l'origine de l'hormone de croissance et de mue. Il a aussi étudié la régénération chez les Chéleutoptères.

POURTALES, Louis Francois de, 1823-1880. Américain.

Biologiste marin, pionnier de l'étude faunistique des invertébrés provenant des milieux profonds.

PRENANT, Marcel, 1893-1983. Français.

Homme politique, parasitologue (dont les Platelminthes) et biologiste marin, il a publié des travaux d'océanographie, des inventaires faunistiques, et a été un éminent spécialiste des Bryozoaires. Il a redéfini la biocénose et montré que la forme moléculaire du calcaire musculaire était constante pour une espèce donnée.

Q

QUATREFAGES de BREAU, Jean-Louis Armand, 1810-1892. Français.

Il a créé l'embranchement des Géphyriens (maintenant démembré) et étudié l'influence de la température sur le développement des œufs. Il a imaginé une phylogénie animale fondée sur la simplification et la réduction des structures et des organes et les modifications physiologiques au cours de l'évolution. Spécialiste de la dentition des Rongeurs, il publia ensuite des inventaires faunistiques régionaux, s'intéressa à l'anatomie des Annélides et à la salissure des coques de navires par les Mollusques.

R

RABAUD, Etienne, 1856-1968. Français.

Tératologiste néolamarckien, il a en outre étudié des champs disciplinaires assez disparates comme le comportement des araignées, le vol des insectes, l'anatomie de différentes espèces de poissons, mais a contesté stérilement les apports de la génétique. Il considère que pour qu'un organisme soit bien perçu, il convient de l'étudier d'une façon intégrée.

RACOVITZA, Emil, 1868-1947. Roumain.

Spécialiste de l'anatomie des Annélides, participant à des explorations de l'Antarctique, créateur de la zoospéléologie et prospectant ainsi une grande partie des grottes européennes dont il a mis en évidence la richesse faunistique.

RATHKE, Martin Heinrich, 1793-1860. Allemand.

Embryologiste et anatomiste, spécialiste du développement des organes sexuels il a découvert les fentes branchiales chez les embryons d'Oiseaux et de Mammifères, et mis en évidence les caractères spécifiques de l'*Amphioxus*. Il a découvert la poche de Rathke, issue des cellules glandulaires de l'adéno-hypophyse.

RAY, John, 1627-1705. Britannique.

Il est à l'origine des classifications modernes des Vertébrés, et notamment des Oiseaux, découvre le ventricule unique du cœur des Reptiles, définit les Quadrupèdes et reconnait l'importance de l'étude des phases du développement pour l'établissement de la classification des Insectes.

RÉAUMUR, René Antoine Ferchault de, 1683-1757. Français.

D'abord physicien puis naturaliste, intéressé par les Coraux (dont il a reconnu la nature animale), les invertébrés marins dont les Zoophytes, les Mollusques, les Insectes, les Crustacés et les Oiseaux, il

a publié un volumineux ouvrage de référence : Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Il a étudié la régénération des appendices des Crustacés.

REDI, Francesco, 1626-1698. Italien.

Il a abordé plusieurs domaines indépendants : il réfuta la notion de génération spontanée, étudia la structure du venin de vipère et décrivit la parasitologie expérimentale lors de ses travaux sur l'Ascaris, la douve et la gale dont il a découvert l'origine.

REMANE, Adolf, 1898-1976. Allemand.

Biologiste marin, spécialiste de la microfaune mésopsammique, il a été le créateur de la meiobenthologie. Spécialiste de l'écologie des mers du nord de l'Europe, théoricien de la phylogénie des groupes zoologiques mineurs, il fut l'auteur d'immenses travaux sur les Gastrotriches, la plupart des connaissances sur cet embranchement lui étant redevables

RIEDL, Rupert, 1825-2005. Autrichien.

Philosophe, morphologiste et expérimentateur, il soutint que l'interprétation synthétique et intégrée de l'évolution devait prendre en compte les processus de la macroévolution et de la biologie du développement. Il fut l'auteur d'un manuel de détermination de la faune marine de l'Adriatique.

RIEGER, Reinhard, 1943-2006. Autrichien.

Spécialiste de la morphologie, de la biologie du développement et de l'évolution chez les groupes zoologiques mineurs, il s'est essentiellement intéressé au mesopsammon et plus particulièrement aux Turbellariés.

RONDELET, Guillaume, 1507-1566. Français.

Médecin anatomiste, il est l'auteur de la première monographie des Vertébrés et des Invertébrés marins connus à son époque, et a découvert les Bryozoaires, les Sipunculiens et les Echiuriens.

ROSTAND, Jean, 1894-1977. Français.

Tératologue, erpétologue, intéressé par les origines de la vie et l'hérédité, vulgarisateur et penseur scientifique, moraliste se sentant concerné par l'eugénisme, pacifiste, il a exprimenté sur différents modèles biologiques choisis chez les Amphibiens.

ROULE, Louis, 1861-1942. Français.

Embryologiste mais surtout biologiste marin et essentiellement chtyologiste, il a décrit la diversité des types de poissons spécialisés à la vie en milieu abyssal, etr est l'auteur d'un manuel de pisciculture.

ROUX, Wilhelm, 1850-1924. Allemand.

A étudié après marquage le développement des Amphibiens et particulièrement le clivage des embryons et le développement des embryons en mosaïque. A été l'un des fondateurs de l'embryologie expérimentale et a été l'auteur d'un certain nombre de manuels faisant autorité.

RUDOLPHI, Karl Asmud, 1771-1832. Suisse.

Il a établi la classification moderne des vers parasites et compris l'importance des composants chimiques dans le métabolisme animal, régulant les phénomènes d'inductions.

S

SABATIER, Paul Dieudonné Armand, 1834-1910. Français.

A ne pas confondre avec son homonyme, professeur de chimie à l'université de Toulouse. Anatomiste (anatomie comparée), transformiste, auteur de travaux sur le cœur et sur les Mollusques, fondateur de la station de biologie marine de Sète, promoteur de recherches sur les Invertébrés parasites et de la cytologie de la morphogenèse.

SAINTE-CLAIRE-DEVILLE, Jean, 1818-1881. Français.

Ancien militaire, directeur de l'administration minière et systématicien des Insectes et auteur de nombreux catalogues de la répartition des espèces de Coléoptères sur le sol français.

SALVINI-PLAWEN, Luitfried von, 1939-2014. Autrichien.

A consacré l'ensemble de sa carrière à l'étude des Mollusques, notamment primitifs, de leur diversification et de leur évolution, et de leur place dans l'arbre phylogénétique du règne animal.

SARS, Georg Ossian, 1837-1927. Novégien.

Fils du suivant, spécialiste des invertébrés marins et d'eau douce des régions septentrionales (Crustacés Ostracodes, Cladocères et Mysidacées ; Mollusques), il a organisé des expéditions scientifiques dans les mers arctiques. Il s'est intéressé à la gestion des stocks de poissons.

SARS, Michael, 1805-1869. Norvégien.

Prêtre, Il a publié de gros volumes d'inventaires de la faune marine nordique, décrivant de nombreuses espèces, rattaché les larves de différentes espèces aux formes adultes correspondantes, qui en étaient parfois très différentes. Il s'est intéressé aux cycles vitaux et reproductifs, ainsi qu'à la composition de la nourriture et au comportement des espèces.

SAVIGNY, Marie-Jules César Delorgne de, 1778-1851. Français.

Naturaliste officiel de l'expédition d'Egypte organisée par Napoléon Bonaparte (1798-1802), ayant alors réuni de riches collections, il était par ailleurs un spécialiste de spièces buccales des Insectes et des Crustacés.

SCHULTZE, Max, 1825-1874. Allemand.

Spécialiste de la structure des micro-organismes, il identifia le cytoplasme comme constituant fondamental de la cellule. Il travailla sur l'organe électrique des poissons et sur les Turbellariés.

SCHWANN, Theodore, 1810-1882. Allemand.

Il a montré que la cellule était le constituant unitaire de l'ensemble des êtres vivants, et qu'elle était l'identité fondamentale de la constitution des modèles animal comme végétal.

SEBA, Albert, 1665-1736. Hollandais.

Négociant fortuné, il a constitué les plus beaux cabinets d'histoire naturelle d'Europe, dont il a donné la description dans un luxueux ouvrage remarquablement illustré.

SELYS-LONGCHAMPS, Edmond de, 1813-1900. Belge.

Il a décrit l'anatomie et la larve actinotroque des Phoronidiens, et a reconnu leur indépendance par rapport aux Ptérobranches et aux Entéropneustes. Il a montré que le péricarde des Tuniciers était l'équivalent du cœlome des Chordés.

SEURAT, Louis Gaston, 1872-1949. Français. Français.

Parasitologue de formation, se consacrant alors aux insectes entomophages, il s'est ensuite attaché à inventorier les faunes polynésiennes terrestre et aquatique (marine et d'eau douce), avant de se consacrer à celles du Maghreb et plus spécialement de l'Algérie, du littoral au Hoggar.

SIEBOLD, Karl von, 1804-1885. Allemand.

Helminthologiste et entomologiste, pratiquant l'anatomie comparée, il est surtout connu pour avoir fondé la célèbre revue : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*.

SIEWING, Rolf, 1926-1985. Allemand.

Morphologiste et embryologiste, spécialiste des vers, auteur de manuels d'enseignement dont le plus connu concerne le concept des Archicoelomates. Il a analysé, délimité et redéfini différentes structures fondamentales, telles que le mésoderme, le mésenchyme, la trochophore.

SILVESTRI, Filippo, 1873-1949. Italien.

Morphologiste, spécialiste des Arthropodes et des Insectes, il fut le créateur de la zoologie appliquée. Il montra que chez les Insectes un seul œuf pouvait parfois donner naissance à plusieurs embryons.

SIMON, Eugène, 1848-1934. Français.

Il a établi les bases de la classification moderne des araignées et créé ainsi l'arachnologie moderne. Il eut un deuxième centre d'intérêt, l'étude des oiseaux-mouches. Ses recherches l'amenèrent à aller récolter son matériel dans le monde entier et à publier différents ouvrages de référence.

SIMPSON, George Gaylord, 1902-1984. Américain.

Paléontologue à l'origine, il est connu par ses travaux de génétique des populations et comme théoricien du néo-darwinisme, selon lequel les micro-mutations génétiques étaient à l'origine d'une évolution lente du phénotype.

SPALLANZANI, Lazzaro, 1762-1833. Italien.

Il réfuta la théorie de la génération spontanée et a découvert les mécanismes fondamentaux des fécondations animale et végétale (faisant intervenir ovules et spermatozoïdes) et la fécondation externe des Amphibiens. Il a découvert la stérilisation, la régénération spontanée, la sécrétion du suc gastrique et le sonar chez les chauve-souris.

SPEEMANN, Hans, 1869-1941. Allemand.

Prix Nobel, célèbre pour sa découverte des phénomènes d'induction, et celle selon laquelle les blastomères peuvent ne pas être déterminés à un stade très précoce. Il a découvert que l'activation de certains gènes provoquait une synthèse protéique.

STANNIUS, Hermann Friedrich, 1808-1883. Allemand.

Pathologiste, il a travaillé sur l'anatomie comparée des poissons et des Cétacés, mais aussi sur les Insectes.

STEINER, Gerolf, 1908-2009. Allemand.

Il est essentiellement connu par un canular, consistant en la publication d'une monographie, d'apparence tout à fait sérieuse, d'un groupe zoologique imaginaire, les Rhinogrades, caractérisé par des adaptations anatomiques pittoresques.

SWAMMERDAM, Jan, 1637-1680. Hollandais.

Microscopiste et physiologiste, il a étudié les cycles de développement et les métamorphoses dans de nombreux groupes d'Insectes, et en a proposé une classification générale basée les différentes particularités, dont l'anatomie, qu'il y avait constatées. Il a découvert les hématies et les valves du système lymphatiques, et étudié la contraction musculaire. Il observa à l'intérieur des chenilles les disques imaginaux de l'adulte.

T

TEISSIER, Georges, 1900-1972. Français.

Spécialiste de la dynamique des populations, il a révélé la croissance allométrique chez les Insectes. A développé un programme d'inventaire de la faune marine avoisinant la station de biologie marine de Roscoff.

THINEMANN, August, 1882-1960. Allemand.

Spécialisé dans la biologie des Chironomes, il a établi une corrélation entre la nature écologique d'un milieu, oligotrophe ou autotrophe, et son peuplement faunistique, à l'occasion de ses recherches en limnologie.

THORSON, Gunnar Axel, 1906-1971. Danois.

Il a étudié le rôle de la lumière lors de la métamorphose et dans le comportement des larves (planctoniques et benthiques) des invertébrés marins, et découvert des cas de développement direct dans certains groupes d'invertébrés marins.

TINBERGEN, Nicolaas, 1907-1988. Hollandais.

Prix Nobel, ornithologue, il s'est intéressé à l'étude des comportements animaux individuels et sociaux stéréotypés, à leurs causes et à leurs fonctions, à leur origine et à leur devenir, et a été avec Konrad Lorenz le fondateur de l'éthologie moderne.

TORTONESE, Enrico, 1911-1987. Italien.

Ethologiste, ichtyologiste, il fut l'auteur de plusieurs des volumes de la faune d'Italie (Echinodermes, Poissons).

TREMBLEY, Abraham, 1700-1784. Suisse.

Père de la biologie et l'un des créateurs de la zoologie expérimentale, il a découvert la régénération et la scissiparité de l'hydre d'eau douce et son animalité, et révélé la régénération, la greffe et le bouturage chez les animaux.

V

VACHON, Max, 1908-1991. Français.

Spécialiste des Arachnides, des Solifuges, des Scorpions (avec une prédilection pour les espèces d'Afrique du Nord) et des Pseudoscorpions, il était intéressé particulièrement par les trichobothries et leurs fonctions,

VALENCIENNES, Achille, 1794-1865. Français.

Collaborateur de Cuvier pour *l'Histoire Naturelle des Poissons*, parasitologue, spécialisé dans l'étude des Zoophytes, il fut surtout un systématicien des Mollusques, des Songiaires et des poissons.

VANDEL, Albert, 1894-1980. Français.

Descripteur du phénomène de la parthénogenèse géographique, il a montré que la pré-détermination des cellules variait d'un groupe zoologique à un autre, et qu'elle était notamment faible chez les planaires, organismes où les lignées cellulaires animale et germinale n'étaient pas distinctes. Il a mis en évidence des hormones sexuelles chez les planaires. Spécialiste des Crustacés, biospéléologue, il a fondé le laboratoire souterrain de Moulis.

VERRILL, Addison Emery, 1839-1926. Américain.

Zoologiste polyvalent mais surtout biologiste marin des côtes est- et ouest américaines, il a montré que les Echinodermes et les Cnidaires, organismes à symétrie radiaire, appartenaient à deux lignées phylogénétiques distinctes.

VINCI, Léonard de, 1452-1519. Italien devenu français.

Outre ses toiles mondialement célèbres et ses innovations appliquées, il a reconnu que le plan d'organisation de l'ensemble des Vertébrés supérieurs était unique.

VOGT, Carl, 1817-1895. Suisse.

Darwiniste, découvreur de la mort cellulaire programmée (apoptose), il a étudié les métamorphoses et le système nerveux des Amphibiens.

VRIES, Hugo de, 1848-1935. Hollandais.

Il a appliqué les lois de Mendel au règne animal et émis la théorie des mutations, créant ce terme dans son acception génétique, et justifie la théorie de la sélection naturelle.

W

WALLACE, Alfred Russel, 1823-1913. Britannique.

Il a démontré que chez des espèces polymorphes certaines populations privilégiées étaient sélectionnées dans un environnement donné, et a révélé l'importance génétique des barrières géographiques naturelles. Il est à l'origine de la définition de la zoogéographie.

WEISSMANN, August Friedrich Leopold, 1834-1940. Allemand.

Fondateur de la génétique, il a développé la théorie selon laquelle le facteur héréditaire matériel transféré de l'adulte à l'embryon, appelé germen, et constituant une continuité de génération en génération, était différent du soma, ainsi que celle du plasma germinatif. Il a approfondi les connaissances sur les phases de la méiose, découvert l'hérédité cytoplasmique, et écarté l'idée de transmission des caractères acquis.

WIGGLESWORTH, Vincent, 1899-1994. Britannique.

Entomologiste, il a découvert le contrôle hormonal de l'ontogénie chez les Insectes et a étudié l'activité de leurs glandes de mues (qu'il a découvertes), l'hormone juvénile et l'hormone prothoracique en particulier, cette dernière régissant la métamorphose.

WITSCHI, Emil, 1890-1971. Américain.

Embryologiste et physiologiste du développement, il a développé la technique de la parabiose pour la mise en évidence de phénomènes d'induction hormonale.

WOLFF, Etienne, 1904-1976. Français.

Tératologue adepte de l'embryologie expérimentale des Vertébrés, il a montré que des monstruosités pouvaient être provoquées et soumettant des embryons aux rayons X et a mis au point les techniques de cultures tissulaires *in vitro*.

Considérations de fin de carrière : les valeurs du Zoologiste

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Qu'il soit un professionnel ou un amateur, un zoologiste est en premier lieu un érudit, un intellectuel, qui a reçu de par sa formation un patrimoine de connaissances, qu'il s'emploie à préciser et à amplifier, afin de transmettre les données qu'il a enrichies à la collectivité, 1° - non seulement à ses compatriotes puisque contribuer aux progrès de la Sciencew, quand on relève d'un nationalité donnée, est de plus en plus considéré comme un acte patriotique, 2° - ainsi qu'à ses successeurs qui prendront sa relève. Cette amplification est le fait de ce qu'il a lui-même acquis, analysé et interprété, parfois critiqué ou amendé à la lumière de ses propres observations et interprétations, et dont il laisse les conclusions à ses héritiers spirituels.

Sa formation étant essentiellement celle d'un naturaliste, intéressé par la connaissance de l'animal, non seulement celle qui lui a été décernée du fait de sa propre expérience, mais également de ses recherches personnelles et de ses apports, mais aussi des nouvelles connaissances introduites par d'autres dans la littérature et qui ont pu infléchir ses interprétations et ses certitudes. La modification éventuelle de ses conceptions ne le détourne pas de la pratique de la zoologie, du désir de continuer à s'enrichir intellectuellement, d'être toujours à la recherche de la vérité scientifique en étant fidèle à un sens de la déduction rationnelle en toute honnêteté et de l'objectivité.

Elle lui permet de développer un besoin et un sens de l'exactitude et de la précision, tant dans l'expression verbale qu'épistolaire, avec la beauté et la précision de la littérature d'un Maurice Genevoix, le charme d'un Jean Giono ou la prolixité de Muriel Cerf. De la qualité des écrits de Buffon, ou plus familièrement de celle des meilleurs écrits de Francis Lemarque ou de Jacques Brel. L'étude du monde animal s'intègre parfois dans un contexte de poésie, traductible par une phrase musicale, de la portée des « Jeux d'eaux » de Maurice Ravel ou des « Tableaux d'un exposition » de Moussorsky dont la richesse mélodique ne justifie en rien son prénom de Modeste.

Tout zoologiste a été primitivement un écolier, passionné par la discipline dans laquelle il fera carrière, s'intéressant d'abord à l'observation des animaux observés dans son entourage qu'il apprendra à reconnaître ; il observera les mœurs et le comportement des différentes espèces, courantes ou plus rares, et dont il fera collection. L'une de ses premières sources documentaires sera dans toute sa modestie l'ouvrage de Marcel Piponnier, « Le petit peuple des ruisseaux », dont les manuels scolaires ont recommandé la consultation aux élèves durant plusieurs décennies. Se renseignant ensuite sur la faune en consultant la bibliographie appropriée. Il s'en imprègnera en vérifiant la pertinence de ce qu'il a observé à la lumière des propos d'autrui, et notamment des spécialistes dont l'expérience lui apprendra à identifier ceux qui sont réellement valables. Il aura tendance à faire siennes leurs déductions jusqu'à ce que sa propre expérience l'incite à mettre certaines de leurs conceptions ou observations en doute, et qu'il élabore ses propres théories ou systèmes et soit convaincu de leur exactitude et de la nécessité de les imposer (ce qui peut être rapide ou nécessite de longues méditations, interrogations et hésitations, surtout s'il s'insurge contre un grand spécialiste faisant autorité dans son domaine). Lorsqu'il entrera dans la recherche, il sera tout d'abord pris à l'essai avant d'être titularisé, de façon à ce que l'on puisse juger de ses aptitudes et capacités.

Sa formation se poursuit et se précise en université, lorsqu'il entrer en contact avec des maîtres qui lui apporteront un savoir théorique de base et qu'il lui faudra assimiler et intégrer, parfois ultérieurement plus ou moins contester, qui pourront lui proposer une thématique de recherche

dans le domaine qui l'intéresse. Il accumulera des observations qui lui permettront de se faire une idée sur la question et la développer dans ses publications personnelles. C'est généralement à ce moment qu'il sera reconnu comme un spécialiste du sujet, et s'emploiera à conforter ses conclusions. Il devra alors veiller à ne pas se laisser emporter par son imagination et son enthousiasme, d'enrichir ses théories au point d'y inclure à l'appui de ses conceptions des observations insuffisantes ou mal confortés à l'appui de ses théories, de les faire reposer, sur ces dernières, même si évidemment il ne lui est pas interdit, mais même souhaité, qu'il diffuse ses théories, et les publie. Le zoologiste devra alors se montrer prudent, précautionneux, objectif, impartial et surtout honnête, de façon à ne pas contribuer à la diffusion de fausses informations et de ne pas établir sa réputation sur des données erronées (que d'autres ne manqueront pas de lui reprocher lorsqu'ils les découvriront). Mais ce sont surtout sur ses qualités humaines et sociales, celles d'enseignant (oralement ou par écrit) et/ou de chercheur, et sur son érudition, l'importance de ses découvertes et la qualité de ses publications, qu'il gagnera en notoriété.

Au cours de sa carrière, et de plus en plus fréquemment lorsqu'il sera connu et apprécié son sens critique, son zèle, et son assiduité reconnues, il sera sollicité pour exercer différentes responsabilités, administratives, de laboratoire ou de terrain, liées à ses activités professionnelles et qui exigeront à la fois compétence et sens des charges et des engagements collectifs : faire des conférences en France ou à l'étranger, assurer des cours, former lui-même et diriger les travaux d'étudiants organisation et présidence de colloques et de congrès, faire des conférences, assurer les tâches de direction d'équipes de chercheurs, de gestions de collections ou d'archives, d'élaboration de programmes. Il continuera quels que soient son statut administratif ou sa place dans la hiérarchie à effectuer des stages en laboratoire ou sur le terrain, ce qui s'accompagnera de recherches bibliographiques accrues dans des domaines variés, de sollicitations pour appartenir aux instances dirigeantes de sociétés savantes avec prise de responsabilités, relations internationales avec des collègues, participation aux jurys ou directions de thèse, ce qui nécessitera sérieux, abnégation, investissements en temps au service d'autrui, impartialité, et évidemment probité. Sans perdre de vue que l'ensemble de ses activités a pour but final d'élargir les champs de connaissances de la collectivité et de susciter la réflexion constructive de ses pairs, sans être avare de son temps et n'hésitant pas à dépasser les horaires de travail réglementaires officiels (à plus forte raison lorsqu'il n'est pas syndiqué et n'a donc pas à obéir à des mots d'ordre extérieurs émanant de personnes non concernées voire ignorantes en la matière qu'elles qu'en soient les motivations) …

Ses activités lui permettront plus qu'à d'autres d'être sensible à l'intérêt dans différents domaines, de la protection de la biodiversité. Un politicien ou un homme d'affaires, plus sensibles à leur notoriété ou à la rentabilité qu'ils peuvent en obtenir, par ailleurs souvent incultes en la matière et ignorants de leur rôle dans les cycles biologiques, n'y attacheront pas la même importance, sans connaître la signification réelle du terme « écologie », qui désigne une discipline scientifique à l'interface des mathématiques et des sciences naturelles, qui n'est aucunement synonyme d'aménagement du territoire ou de protection de la nature et de l'environnement, bien qu'il y soit sensible. Lorsque l'industriel ou le politique auront disparu de cette terre - ce qui n'est pas toujours à regretter -e, on n'aura aucune difficulté à les remplacer, puisqu'il se trouvera immédiatement dans l'espèce humaine une cinquantaine d'individus aptes à les remplacer, parfois (mais pas toujours, sinon l'inverse) avec plus de compétence, d'efficacité et d'objectivité. En revanche, lorsqu'une espèce disparait, elle qui est le produit de nombreuses décennies d'évolution et a son rôle déterminé dans la biosphère, elle sera définitivement perdue.

Il complètera sa formation en assistant à des conférences ou des colloques, ou on en fréquentant les réunions sur le terrain des sociétés savantes, y compris dans des champs disciplinaires éloignés de ses propres domaines professionnels. Il apprendra à parler en public et à rediger sous la forme adéquate. Dans ses propres publications, vu les notions d'éthique qu'il a acquises dans le cadre de l''exercice sa profession et qui lui sont moralement imposées, y compris de tolérance, dz sécurité et altruistes, auxquelles il est très attentif, il respectera – y compris par contrecoup dans la vie courante - et fera respecter les valeurs de probité, bannira les approximations, stigmatisera les argumentations

non fondées, aura le souci de la précision et de l'exactitude, de la recherche presque maladive de la vérité. Il consacrera généralement ses recherches à un matériel biologique donné, à l'aide des techniques et des méthodologies appropriées, en suivant les mêmes principes et avec la même rigueur, avec la même rectitude et selon les règles déontologiques recommandées. En s'abstenant de boycotter par perversité, en ne les citant pas ou en déformant sciemment leurs propos, les collègues qu'ils n'apprécient pas ou qui sont leurs concurrents scientifiques directs ; et, s'ils sont leurs *referees*, en faisant honnêtement et avec intégrité leur travail de relecture ; et en s'abstenant de citer mot pour mot leurs travaux sans en citer la source. Bref, de respecter comme il se doit en toute autre circonstance de la vie courante les règles de la correction.

Tous les zoologistes ne sont pas des professionnels, mais des amateurs œuvrant par vocation et deviendront eux-mêmes des amateurs après leur départ en retraite, en fonction de leurs nouvelles disponibilités, sachant que peu d'entre eux sauront « décrocher » de ce qui a été leur raison de vivre et souvent une passion. Ils comptent aussi dans leurs rangs des profanes autodidactes. Les professionnels deviendront eux-mêmes des amateurs lorsqu'ils se seront retirés, continuant leurs précédentes activités ou changeant radicalement d'orientation. Tous conserveront les principes et les méthodes mis en oeuvre durant leur période d'activité, la rigueur morale et professionnelle ainsi que le sérieux dont ils avaient préalablement fait preuve, devenant parfois - notamment en systématique des chercheurs plus compétents que leurs collègues en activité. Comme ils n'effectueront plus leurs recherches dans le cadre d'un laboratoire. N'étant plus des professionnels, ils continueront à effectuer des missions sur le terrain mais, s'ils sont des déterminateurs, ils feront désormais leurs identifications à domicile et s'abonneront à titre personnel aux périodiques qui les intéressent ou les concernent.

La pratique de la zoologie implique précision des observations, esprit d'analyse et simultanément de synthèse lors de la rédaction, un exposé clair de ses résultats et conclusions, pas seulement par correction envers le lecteur. qualités et lisibilité des dessins, sens de la rédaction, puisqu'un article scientifique n'oblige aucunement à alourdir son écriture et sa lecture par l'emploi de sigles. Les choses qu l'on conçoit s'exposent clairement et les mots pour les dire nous viennent aisément. Même en sciences, et non seulement dans le cadre d'un article de vulgarisation, il est toujours agréable de lire un travail bien rédigé, sans répétitions, aux termes non enfantins, n'employant pas trop de termes abrégés ou de sigles et symboles, parfois avec des citations lorsqu'elles sont légitimes, un scientifique n'étant pas un être inculte même si l'on n'attend pas de lui une prose littéraire.

Les valeurs que respectera le zoologiste dans son cadre professionnel sont également celles qui régissent notre vie courante, celles de correction, de respect, d'écoute et de tolérance, d'acceptation de la remise en doute de ses propres idées si elle est justifié, soit celles qui règlementent quotidiennement la qualité de nos relations humaines dans notre société ; mais avec la rigueur exigée d'un scientifique. Conscient de ses responsabilités envers la collectivité, il défendra ses idées, soutiendra les conclusions auxquelles il aura abouti et dans la mesure où elles sont confirmées, et oeuvrera enfin pour le développement de la discipline dans laquelle il s'est épanoui et où est reconnu, la zoologie. Ceci dans la quête d'un idéal de la fiabilité de la recherche, celui de la vérité scientifique, telle qu'elle aurait pu être magnifiée avec l'admiration voulue dans une magnifique chanson qu'interprétait dans les années 1960-1962 le regretté duo Line et Willy :

"Le soleil déjà se lève,
Il est temps de s'en aller
Bien plus loin que dans nos rêves
Pour trouver la vérité."

La recherche zoologique est également une aventure, puisque le chercheur s'engage dans le cadre de ses activités, notamment professionnelles, sur un terrain qui lui est soit inconnu, soit seulement partiellement, sans connaître l'évolution ultérieure de sa recherche, sur quel terrain il s'engage, les difficultés qu'il va rencontrer, et en faisant surtout des projets. Et il ignore en premier lieu ce qu'il va y trouver, puisqu'il ne connait presque toujours pas les résultats auxquels il aboutira, étant même souvent dans l'ignorance du but final réel de son travail, des nouvelles directions de

recherche qui en résulteront, et de leurs conséquences, y compris dans les domaines sanitaires et économiques. Il sera incapable de déterminer à l'avance ce qu'il va découvrir, et la nature comme l'importance de ses trouvailles. Le véritable chercheur n'est pas en quête de rentabilité pécuniaire ou économique personnelle, même si les débouchés de ses travaux peuvent être source potentielle de profits inespérés et parfois bienvenus. *De facto*, le zoologiste est un aventurier qui pénètre généralement en *terra incognita*, sans en deviner ni les conséquences, ni les débouchés ni les répercussions dans les différents domaines ; ceux-ci ne sont aucunement prédictibles ni chiffrables, mais il peut en avoir à l'avance parfois une estimation qualitative et imprécise connaissant le domaine qu'il aborde et les lacunes de notre connaissances dans celui-ci.

L'auteur de ces lignes a très largement été impliqué dans la vie de la Société zoologique de France, et cela s'est révélé l'une de ses plus grandes satifactions, en ayant été pendant 9 ans archiviste, 19 ans secrétaire général et directeur des publications, et 10 ans président lors de trois mandats successifs. Avec en alternance reprise de ses anciennes fonctions d'archiviste. Ces responsabilités nécessitant ouverture envers chacun, respect absolu de la courtoisie, disponibilité constante au long de journées aux horaires non comptabilisés. M'inscrivant alors dans une continuité, j'ai veillé à rester en bons termes avec tous mes prédécesseurs, dont certains étaient des personnalités auxquelles je vouais une sincère admiration, et dont certains sont devenus de véritables amis très proches, d'autres étant toutefois restés un peu plus lojntains, et dont certains ne sont majheureusement plus. J'ai plaisir rappeler ici les noms de ceux qui m'ont été les plus proches, m'accueillant immédiatement avec chaleur, tant parmi les anciens (Paul Marais de Beauchamp, Marcel Avel, Pierre Drach, Max Vachon, Hubert Lutz), que mes aînés de quelques années qui m'ont accordé leur confiance (Maxime Lamotte, André Beaumont, Claude Lévi, Pierre Lubet, Hubert Saint-Girons, Jean Génermont, Guy Vernet, Jacques Daguzan) ou mes contemporains (René Lafont et Philippe Lherminier). Certains sont devenus présidents à mon initiative (Hubert Saint-Girons, René Lafont). Parmi les membres qui ont été des lauréats de notre Société, certains l'ont été à mon initiative, tant la lecture de leurs travaux m'avait séduit (Pierre Clément, Anne Ropiquet, Philippe Billiald, Nathalie Yonow, Olivier Brosseau, Stéphanie Lefrère, Marc Eléaume, Danièle Defaye). Une richesse de souvenirs qui valorise une carrière scientifique et qui compte dans l'existence d'un chercheur.

A propos des vocations des sociétaires de la Société zoologique de France

Jean-Loup d'HONDT
(Ancien président et ancien secrétaire général de la Société zoologique de France)

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

La zoologie est une discipline culturelle récente, puisque la première utilisation de ce substantif dans un contexte scientifique se rencontre dans un ouvrage posthume (1661) de l'érudit allemand Johannès Sperling (1603-1660). Dans la pratique, cette discipline est antérieure, puisque nous pouvons supposer que les peintures rupestres magdaléniennes étaient les équivalents à fonction pédagogique de nos propres actuelles cartes d'enseignement Deyrolles, déjà diffusées lors de la Troisième République, et toujours d'actualité. Les premiers observateurs de la nature ont ensuite été Aristote et Pline l'ancien, et partiellement Virgile et Horace qui en firent nos délices de l'époque de nos humanités latines durant notre scolarité, précédant les Bestiaires moyenâgeux dont le plus connu est celui rédigé à l'attention du comte de Foix et vicomte du Béarn, Gaston Fébus, passionné de chasse, pour lui enseigner dans son environnement tant la connaissance des espèces prédatrices que celles constituant son gibier. Le premier prestigieux naturaliste français du Moyen-Age fut Charles de l'Ecluse, dit Clusius. Quant à la création de la zoologie marine en France, il fut l'œuvre du médecin montpelliérain Guillaume Rondelet (1507-1566), et celle de son élève, le suisse Conrad Gessner (1516-1565) Le céramiste Bernard Palissy, l'ichtyologue Pierre Belon (1517 env.-1564), et le physicien Antoine-René Ferchault de Réaumur (1658-1830) sont parmi les zoologistes français marquants de la période pré-révolutionnaire, marquée sous le règne de Louis XVI, juste après l'époque où le prestigieux chercheur suédois Carl Linné édictait les règles de la systématique animale moderne (1758), par les magnifiques ouvrages polychromes sur les Mammifères et les Oiseaux de l'Intendant du Jardin du Roy, Georges-Louis Leclerc de Buffon, les ouvrages des frères Jussieu du Muséum et le départ de la circumnavigation de Lapérouse. Entre la Révolution et la fondation de la Société zoologique de France, les personnalités françaises en matière de zoologie ont été dans les différentes disciplines Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire et son fils Isidore, Georges Cuvier, Jean-Baptiste Mont de Lamarck, Jean-Vincent Félix Lamouroux, Jean-Victor Audouin, Louis Pierre Gratiolet, Henri-Marie Ducrotay de Blainville, Etienne Bernard Germain de Lacépède, Henri Milne-Edwards et son fils Alphonse. Un peu plus tardivement, intervient le créateur de la Zoologie expérimentale, Henri de Lacaze-Duthiers (1820-1901), membre d'honneur de la Société zoologique de France, dont tous les zoologistes marins actuels sont à des degrés divers les successeurs. Le savoir zoologique relève simultanément de la connaissance scientifique, essentiellement dans un but non-utilitaire mais de plus en plus employé dans la recherche appliquée, et pour l'accroissement du patrimoine culturel ; tous au bénéfice de la collectivité, au même titre que la recherche en littérature ou en histoire *sensu lato.* Le chercheur en zoologie œuvre en faveur de l'enrichissement intellectuel de la communauté humaine collective.

Durant les générations précédentes, la prestigieuse Société zoologique de France comptait des membres dans tous les pays civilisés du monde ; de nos jours, elle recrute essentiellement des sociétaires dans les pays francophones ou en grande partie francisés, ainsi à un moindre degré que dans ceux de racine linguistique latine, ses publications assurant la propagation des travaux des chercheurs français et plus largement francophones à la surface du globe, avec de nombreux destinataires aux USA et dans les pays européens. Elle n'a pourtant organisé que peu de congrès à

l'étranger (une bonne vingtaine : Baléares, Belgique, Italie, Canada, Tunisie, Maroc) ; en revanche, la SZF a accordé son parrainage à des colloques organisés à l'étranger par leurs ressortissants nationaux respectifs. Depuis la deuxième Guerre Mondiale, lors des Tables rondes et des Journées annuelles, les intervenants étrangers ont été des Tunisiens, des Algériens, des Marocains, quelques Britanniques, Italiens, Espagnols, Allemands, Canadiens, Egyptiens, Libyens. Quant aux prix décernés par la Société zoologique, ils ont été attribués à plusieurs reprises ces dernières années à des maghrébins, une fois à un britannique et un autre à un allemand. Certaines des Journées annuelles se sont tenues à Paris, mais beaucoup ont été organisées en province ou à l'étranger.

Les activités de la Société zoologique de France, reconnue d'Utilité Publique, se manifestent par l'organisation en France ou à l'étranger d'un congrès national ou international annuel, dont les plus fréquentées ont réuni 350 participants et la valorisent, ainsi que par des séances de conférences et de communications, de colloques thématiques, la publication dans deux bulletins d'articles scientifiques résumant les travaux originaux de ses membres à la surface du globe ou présentés lors des manifestations scientifiques ; ainsi que de révisions monographiques, temporairement l'organisation de « Journées de Thèses » ou des séances de démonstrations, les remises de médailles d'honneur à des collègues particulièrement méritants, l'attribution de prix scientifiques, la possession d'une bibliothèque zoologique surtout constituée d'ouvrages des XIXè et XXè siècles maintenant déposés au Muséum national d'Histoire naturelle), d'analyses d'ouvrages et d'hommages à des collègues disparus. La Société favorise enfin l'établissement de relations de solidarité devenant souvent amicales et l'établissement de projets de recherches en commun et de collaborations entre collègues français et étrangers et leurs élèves. Ses archives anciennes sont conservées à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle. Lorsque la conjoncture a incité à sa création et qu'une certaine ouverture vers l'extérieur fut pronée, un Comité de publication en grande partie étranger fut désigné une dizaine d'années avant la fin du XXè siècle.

Nous n'avons aucune information sur la description du lieu où fut créé, sur le quai des Grands-Augustins à Paris, en 1876, la Société zoologique de France. Il s'agissait sans doute d'un appartement bourgeois et peut-être cossu renfermant des dépouilles de vertébrés naturalisés, puisqu'il appartenait à un chasseur de fauves, son secrétaire général Aimé Bouvier, que nous envisageons notamment peuplé d'anthropo-morphes et de fauves naturalisés. Mais lorsque le Conseil d'Admnistration s'aperçut qu'il avait détourné à son profit une partie des fonds de l'association, ceci fut dénoncé lors d'une séance qui dt être houleuse bien que verbalement correcte à l'instar d'un cénacle de personnalités bien élevées - ainsi qu'une partie de la bibliothèque - ; son jeune successeur, Raphaël Blanchard, devant la contrainte, décida et proposa à ses collègues de se priver de ses services, et rechercha pour la Société un nouveau siège social ; celui-ci fut brièvement l'hôtel des Sociétés Savantes, dans le Quartier Latin, un local inapproprié partagé entre plusieurs associations et où leurs bibliothèques respectives se superposaient sur les chaises. L'un des membres de la Société zoologique de France, le prince Albert I de Monaco, proposa alors d'accueillir et d'héberger l'association dans les locaux de l'Institut Océanographique qu'il venait de faire construire rue Saint-Jacques, et qu'une pièce soit dévolue à sa bibliothèque. Il proposa également la signature d'une convention entre les deux structures, mais vulnérabilisant la Société zoologique, comprenant des clauses qui devaient permettre à celle-ci d'être ultérieurement dépossédée de ses locaux, et ces clauses furent exploitées par la suite. Un amiral se considérant comme un esprit supérieur et imbu de son grade, ignorant ou méconnaissant délibérément les activités naturalistes dont celles de la SZF et leur rôle scientifique en général, proposa même de déposer personnellement (ce qui, selon lui, devait nous impressionner !) le fonds d'ouvrages de la Société sur le trottoir, à côté des poubelles ; nos activités étaient selon lui sans intérêt, surtout par comparaison avec la navigation militaire et l'Océanographie physique, selon lui de véritables sciences, « nobles » ; il avait le soutien tacite de l'explorateur polaire renommé et médiatique Robert Etienne, que la zoologie n'intéressait apparemment guère. C'est alors que nous décidâmes d'offrir les archives anciennes de la Société zoologique de France à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle. Cet amiral, membre comme nous-même du Comité national des Travaux Historiques et scientifiques, pérora

ensuite devant les autres membres de la section Sciences et Histoire des Sciences de ce Comité, en se vantant d'avoir eu le privilège de détruire l'inutile Société zoologique de France….. Une attitude de sectarisme et d'intolérance bien française ; alors que, selon nous, au contraire, les disciplines scientifiques, contribuant toutes à la progression du savoir, sont complémentaires, toutes utiles et respectables, et devraient par solidarité, réciprocité mutuelle et compréhension, déjà parce qu'elles sont toutes élitistes, se soutenir mutuellement …

L'auteur de ces lignes fut un zoologiste par vocation, comme il le signala à son instituteur à l'âge de 8 ans, puis à ses professeurs de lycée, une passion que confirma sa première récolte entomologique majeure (*Carabus splendens*) en 1956 dans le Piémont pyrénéen. Etudiant à la faculté des sciences de Bordeaux en 1961, puis à l'Institut de Biologie marine d'Arcachon en 1964, sa carrière universitaire institutionnelle débutant officiellement en 1967 après la soutenance de la première de ses deux thèses. Lors de la première réunion de la Société zoologique de France à laquelle nous assistâmes, son nouveau président, Max Vachon, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, prononça son allocution inaugurale très humoristique et particulièrement appréciée, en présence (parmi ceux que nous avions identifiés) d'Étienne Wolff, Claude Delamare Debouteville, Paul Marais de Beauchamp, Charles Bocquet, Pierre Drach, Jeanne Renaud-Mornant, Anne Raffy, Bernard Salvat. Les séances habituelles se tenaient alors à l'Institut océanographique, dans le grand amphithéâtre orné de fresques polychromes et décoré en l'honneur de l'œuvre maritime du prince Albert I, les moins importantes avaient lieu à côté dans un petit amphithéâtre comptant, un demi-douzaine de rangs de sièges orientés vers la chaire, et surmonté d'une estrade de bois à laquelle on accédait par un escalier crissant et sonore. C'est précisément là que j'ai pour la première fois assisté (au deuxième rang) à une séance de la Société, celle du discours présidentiel de Max Vachon.

Quelques semaines plus tard, lors de l'hommage rendu à l'entomologiste et bio-spéléologue roumain Emil Racovitza en présence quasiment des mêmes, Etienne Wolff, Pierre Drach, Paul Marais de Beauchamp, André Rullier, Charles Bocquet, Jean Dorst, Anne Raffy, Jeanne Renaud-Mornant, Charles Bonnet, Robert-Philippe Dollfus, en présence de l'ambassadeur de son pays, je rencontrais ainsi pour la première fois Marcel Prenant, Roger Dajoz, Andrée Tétry, Emmanuel Fauré-Frémiet, Yveline Leroi et revoyant Paul Marais de Beauchamp, à qui j'irai plusieurs fois rendre ensuite visite dans son laboratoire, Etienne Wolff. Mon ancien professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux avec lequel j'avais sympathisé durant mes études universitaires, Jean-Jacques Bounhiol, se chargea à cette occasion de commencer à m'introduire auprès des membres majeurs de l'association, la Société zoologique de France, dont certains que je connaissais déjà par leurs portraits (André Tétry, Michel Delsol, Pierre Drach).

A l'époque de la célébration du Centenaire de la Société zoologique de France, il fut décidé de tenir les réunions habituelles vectrices des résultats scientifiques, de communications, de conférences, d'attribution des prix et des publications, dans les locaux du Laboratoire d'entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle ; sa salle de réunion se situait en un point plus central pour les participants venus des quatre points cardinaux et plus spécialement pour ceux, nombreux, qui arrivaient dans la capitale par les gares de Lyon et d'Austerlitz. Lorsque ces locaux devinrent payants, initialement même pour les associations domiciliées au Muséum – une aberration corrigée depuis lors, vu les levées de boucliers qu'elle avait suscitées -, elles eurent de nouveau temporairement lieu dans des salles de l'Institut océanographique, puis dans des locaux aimablement prêtés par Guillaume Lecointre dans son service du Muséum, puis dans ceux obtenus par René Lafont dans son département de recherche à l'université Pierre et Marie Curie ; les Journées Annuelles continuant à se tenir principalement en province. Les fascicules invendus de notre Bulletin ont été centralisés chez notre collègue et ancien président Philippe Lherminier au château du Fontenil, à l'Aigle (Normandie). Il a été décidé en 1989 de dissocier les fonctions de Secrétaire général de celles de responsable du Bulletin, ce dernier étant confié au professeur René Lafont, ancien doyen des Sciences de la Vie à l'Université Pierre et Marie Curie.

Avant 1999, les Journées excentrées de la Société zoologique de France ont été rares et occasionnelles (une aux Baléares, trois en Belgique, une en Italie) : ultérieurement, elles eurent lieu

dans quatre pays, dont lors des congrès franco-tunisiens et franco-maghrébins. Les Journées franco-italiennes de zoologie seront abordées ci-après, à part. Les premières journées franco-canadiennes ont en fait été uniques. Trois journées annuelles de la Société ne se sont pas tenues en raison de la pandémie. Depuis la crise du COVID, les réunions du Conseil n'ont pu avoir lieu en présentiel, mais à distance. Les derniers congrès internationaux en France ont eu lieu à Périgueux en 2019 et à Paris (congrès-franco-tunisien) en 2018, le dernier à l'étranger s'étant tenu à Rabat en 2016. Le deuxième Congrès franco-italien à Turin, faisant suite à celui de Padoue près d'un demi-siècle plus tôt (1994), eut lieu en 2017, mais avec un effectif français limité. Contrairement aux Journées franco-marocaines, les franco-tunisiennes organisées dans l'un ou l'autre des deux pays organisateurs, mobilisaient des représentants de l'administration tunisienne (souvent des ministres) qui assistaient à la séance d'ouverture ; les première et deuxième Journées franco-maghrébines ne donnant pas lieu à la désignation d'un président d'honneur et n'ont pas reçu la visite d'autorités, et les séances devant exclusivement être organisées au Maroc, et les lauréats des prix prioritairement des chercheurs maghrébins.

Le zoologiste est dépendant et tributaire de la formation qu'il a acquis ; il l'enrichit de ses propres résultats et les transmet ainsi complétés à ses successeurs, apportant ainsi un rénovation personnelle des connaissances de la collectivité et ouvrant la porte à de nouvelles voies de recherche (il est alors selon les cas encensé par certains de ses collègues, ou décrié et dévalorisé, sinon diffamé par d'autres - surtout des étrangers rivaux….-) ; quoiqu'il en soit, il a ainsi la sensation d'avoir vécu une belle aventure, d'autant plus qu'une découverte scientifique est elle-même déjà une véritable et enivrante aventure. Toutefois il convient de faire preuve de prudence, en tenant compte des lacunes et des limites trop longtemps sous-estimées de la biologie moléculaire ; celle-ci permet des comparaisons intéressantes, mais elle est loin de constituer une panacée ; cette méthode, contestable lorsqu'il s'agit de reconstituer les plus hauts niveaux des relations phylogénétiques, est nettement plus fiable et utile dans la recherche et l'établissement d'affinités entre espèces ou taxons périspécifiques, ou pour reconstituer l'évolution d'une lignée dans l'espace (cf. en témoigne la remarquable reconstitution de la différentiation des lignées européennes de sangliers remise en évidence par un collègue néerlandais, Mirté Bossé) . N'étant ni sectaire, ni partial ni égocentrique, mais lucide, sincère et perfectionniste, le zoologiste est évidemment ouvert aux travaux et résultats de ses collègues - souvent appris lors des congrès auxquels il participe - qui l'amènent parfois à nuancer, sinon à modifier, par honnêteté et en toute objectivité ses propres conceptions, et les vérifie régulièrement. Ses résultats lui apportent une indicible satisfaction, en particulier lorsqu'il a conscience de révolutionner plus ou moins les connaissances dans un groupe ou plus largement dans l'arbre évolutif, découvre un phénomène biologique inconnu, et quand il enrichit notablement ainsi le savoir collectif. Il se reconnaît volontiers comme l'élève d'un ou de plusieurs maîtres qui l'ont influencé ou formé. Lorsqu'il est confronté aux travaux d'autrui concernant son propre sujet de recherche, la résolution d'un problème biologique qui l'intéresse, il se doit d'être très attentif, et de reconnaître ses erreurs au lieu, ce qui est le cas général, de les passer sous silence ou de contre-attaquer indécemment. Les chercheurs participant à un même programme de recherche, collectif ou non, sont généralement en concurrence pour une promotion, un titre, une responsabilité officielle ou une notoriété, une concurrence parfois et selon les cas dévastatrice et malveillante, ou non, pour leur promotion, soit un viatique honorifique (parfois puéril) qui les amène à négliger leur propre recherche – celle pour laquelle ils sont en poste – et l'intérêt de celle–ci, pourtant promotionnel mais selon une autre voie, plus honorifique. Les zoologistes actuels sont moins cultivés que leurs prédécesseurs, et souvent plus ou moins incultes ou présentent (sans avoir pourtant connu d'AVC conséquent…) un savoir plus lacunaire que leurs aînés, en dehors et même parfois (malheureuse-ment !) dans leur propre domaine qu'ils maitrisent incomplètement ; combien d'entre eux ont-ils entendu parler des « Monères», des Nématorhynques ou des « Vermidiens » ? Combien d'entre eux considèrent-ils à tort le collectif artificiel de « Lophophoriens » comme une réalité et une véritable entité systématique ? Par souci de vassalisation avec la zoologie américaine, il est choquant de voir les chercheurs français privilégier le terme erroné de « Phylum » sur celui d' « Embranchement », en

détournant ce dernier de son véritable sens, et se rendent complices d'une imposture propagée par les zoologistes des USA ignorant - délibérément ou par ignorance, leur erreur ; ou faisant semblant d'ignorer, par idôlatrie aveugle envers les USA ou par asservissement et soumission à leurs concurrents d'0utre-Atlantique par intérêt, les travaux de leur compatriote Georges Cuvier, créateur du terme et du niveau systématique d'embranchement (1810) dans sa réelle acception.

LES CONGRÈS FRANCO-TUNISIENS ET LES CONGRÈS FRANCO-MAGHRÉBINS DE ZOOLOGIE

Ces congrès ont pris naissance lors des Journées annuelles de la Société Zoologique de France organisés à l'université de Villeneuve d'Ascq durant l'automne 1997. Le seul membre tunisien d'alors de notre société participait pour la première fois à l'une de nos réunions annuelles. Mohamed Rezig, professeur de zoologie à l'Université de Tunis et ancien élève de Charles Bocquet, s'adressa à moi pour me signaler qu'il participait à nos journées pour en voir le déroulement, avec l'arrière-pensée d'organiser des Journées franco-tunisiennes par la suite sur le modèle des Journées de la Société zoologique de France de notre hexagone ; ceci en permettant d'ouvrir la voie à des travaux scientifiques réalisés en commun par des chercheurs de nos deux pays, d'établir des projets de collaboration entre les chercheurs de nos deux nations en ouvrant de nouveaux horizons aux étudiants tunisiens. Je lui ai répondu que j'y étais personnellement très favorable, mais que je n'avais pas seul le pouvoir de décision et que l'acceptation finale incombait au Conseil d'Administration dont la décision serait entériné par l'Assemblé générale de la Société zoologique de France, alors placée sous la présidence de Jean Génermont, et je lui ai suggéré de proposer cette éventualité à l'ordre du jour de la prochain Assemblée générale, alors prévue par les organisateurs durant le présent congrès, André Dhainaut, Michel Descamps, et de structurer d'ici là un peu à l'avance le projet pour qu'il apparaisse pour le public sous une forme plus élaborée dans le détail ; en répondant à l'avance aux questions susceptibles d'être posées par nos collègues. Ce qui fut fait, et la proposition présentée sous nos deux noms recueillit un avis favorable de principe. La formalisation et les modalités pratiques se réglèrent lors d'une succession de voyages ; Mohamed Rezig fit durant les mois qui suivirent plusieurs déplacements à Paris pour que nous discutions des problèmes concrets, en me donnant une liste, avec leurs titres, des intervenants qu'il avait lui-même obtenus ; et je lui donnais de même les noms des collègues français ayant répondu à mon appel à participation. Il ne nous resta plus ensuite qu'à mettre au point et adapter le programme sur les petits détails pratiques en prévision de la préparation des dossiers.

Ce premier congrès réunissant environ 80 participants se tint à Nabeul, ville natale de Rezig, où il connaissait une grande partie de la population, intervenant directement auprès des commerçants chez lesquels les congressistes souhaitaient faire l'acquisition ou commande de tapis traditionnels ; ceci pour éviter qu'ils ne soient lésés, spoliés ou escroqués lors de leurs achats (ou ne reçoivent jamais leur commande…). Il permit aux participants de visiter Kairouan, Hammamet, Sousse, puis Tunis et le musée du Bardo aux magnifiques mosaïques animalières. Ils étaient hébergés dans un luxueux hôtel relié à la plage par une longue roseraie formant une promenade couverte. Y participèrent également des amis professeurs à la faculté des sciences d'Alger, Mmes Thérèse Gernigon et son élève Sadjia Hammouche. Le succès de ces journées nous incita, Mohamed Rezig et moi, à renouveler cette expérience ; le remarquable deuxième congrès franco-tunisien de zoologie se tint en 2003 dans la palmeraie de Tozeur, sous la présidence du Ministre tunisien de l'enseignement supérieur et de la recherche, Amor el Abed, et nous le programmâmes selon la même organisation et en appliquant les mêmes procédures que pour le premier. Le troisième, tenu après le décès de Mohamed Rezig, fut programmé trois ans plus tard, en 2006, dans la station balnéaire de Tabarka célèbre par ses aiguilles rocheuses, et permit la visite de différents sites de l'époque romaine, riches en mosaïques, et leurs musées respectifs (dont Dougga et Bulla Regia).

Pour le second, Mohamed Rezig s'était adjoint les collaborations de trois de ses anciennes étudiantes ayant obtenu des postes à responsabilités dans l'université tunisienne, Jamila Ben Souissi (la principale), Najoua Trigui el Ménif et Lamia Gargouri Ben Abdallah ; il succomba à un mal implacable peu après la fin du congrès. La partie touristique comportait la visite de la « corbeille » de

Nefta et la visite des oasis de montagne, sites où étaient proposés à la vente de magnifiques tapis multicolores - dans des gorges spectaculaires traversées de torrents -, des villes abandonnées, un marché aux dromadaires et surtout un long périple dans le désert en « land-rover » et agrémenté de multiples montées et descentes rapides de dunes abruptes. Plusieurs ministres et le gouverneur de la province sont venus assister à certains de nos travaux. Ils ont réuni 150 participants. Les trois collaboratrices de Mohamed Rezig ont repris avec J.-L d'Hondt l'organisation des troisième, quatrième et cinquième Journées franco-tunisiennes, respectivement en 2006 à Tabarka, 2010 à Zarzis et 2014 à Korba, à chacune desquelles ont respectivement participé des effectifs totaux de plus de 200 collègues, le plus souvent communicants, et nombre de chercheurs algériens et marocains, ce qui a incité Mohammed Ramdani, professeur à l'Université de Rabat, de proposer en alternance avec les congrès franco-tunisiens des congrès franco-maghrébins selon des périodicités elles-mêmes de deux ans. C'est ainsi que Marrakech fut retenu pour être le lieu du premier d'entre eux ; il réunit 350 participants (un record), incluant une visite passionnante de la ville d'Essaouira. Le congrès franco-tunisien de Zarzis en 2010 attira près de 250 personnes qui visitèrent ainsi les villes du sud de la Tunisie, Tataouine, Djerba, différentes cités pittoresques, des pêcheries traditionnelles, le Cap Bon et de vastes marchés de poteries elles aussi traditionnelles, avec un banquet sur une île déserte et abandonnée, recouverte de ruines, peuplée de *Blaps,* à la frontière libyenne ; la plupart des stations-service étaient exclusivement réservées aux véhicules libyens, très nombreux. A Zarzis, nous avons circulé sur de prétendus navires de pirates. Les dernières Journées franco-tunisiennes ont été organisées à la Maison de la Tunisie à Paris en 2018 (plus de 250 présents) ; les toutes dernières Journées annuelles normales ont été tenues sur les berges de l'Isle à Périgueux, comportant un visite du musée de la Truffe à Sorges et un passage devant la sépulture du roi d'Araucanie, à Tourtoirac, en 2019. Les dernières journées hors de France ayant été, rappelons-le, les Journées franco-marocaines à Fès en 2018. Par la suite, ces réunions ont été victimes des restrictions de circulation occasionnées par la pandémie du COVID, qui a ainsi ralenti beaucoup des activités de la SZF ; le contexte politique international, dont l'évolution des relations franco-maghrébines, et les problèmes de santé périodiques vécus par J.-L. d'Hondt ont ensuite été défavorables à leur reprise et à leur poursuite normale.

AUTRES SÉANCES SPÉCIALES

Celles-ci se sont échelonnées tout au long de l'existence de la Société zoologique de France. Jusqu'à l'installation de la Société dans les bâtiments l'hôtel des Sociétés sa vantes et de l'Institut océanographique de Paris mis à leur disposition. Les séances se sont tenues dans des locaux privés, dont l'appartement d'Aimé Bouvier. Certaines d'entre elles ont été consacrées à des hommages à des collègues récemment disparus, tels Raphael Blanchard ou Marcel Avel, la séance du jour ayant parfois été annulée à titre de deuil. Pierre-Paul Grassé avait demandé par testament qu'aucun hommage substantiel ne soit rendu après sa disparition à sa mémoire, sauf par l'une de ses collaboratices, Yvelyne Leroi, qui disparut rapidement ensuite et ne put y répondre ; et il fallut ensuite attendre près d'une demi-génération pour que son souvenir soit honoré (Delsol dans un ouvrage dévolu aux grands savants français ; Delsol, Cassier, Génermont & d'Hondt, lors du Congrès international de zoologie d'Athènes, en 2000).

Chronologiquement, le premier des autres hommages individuels fut celui rendu à Henri de Lacaze-Duthiers, créateur de la Zoologie expérimentale, membre d'honneur de la SZF, auquel participèrent aux Baléares un certain nombre de ses collègues français et étrangers qui se cotisèrent pour lui offrir un buste en souscription à son effigie, - d'abord exposé sur une place de Roscoff (et actuellement conservé dans l'ancienne bibliothèque, aile Lacaze-Duthiers, de la Station Biologique de Roscoff), et dont plusieurs copies ont été réalisées, dont l'une d'abord préservée au laboratoire de Malacologie du Muséum qu'il avait dirigé, et actuellement à la Bibliothèque Centrale). Par la suite, dans les années 1950, plusieurs réunions conjointes des Sociétés zoologiques française et belge se sont tenues en alternance à Paris et outre-Quiévrain. En 1969, la SZF organisa à l'Institut océanographique un hommage à Emil Racovitza, fondateur de la biospéléologie en association avec

notre ancien président René Jeannel, en présence de l'ambassadeur de Roumanie en France, ceci devant le célèbre biologiste Emmanuel Fauré-Frémiet, et des plus hautes figures de la zoologie française. Le Congrès « Electrophorèse et Taxonomie », consacré à une nouvelle approche en plein développement, fut remplacé par des Journées annuelles et se tint au Muséum en 1983.

La Société zoologique de France a pris l'initiative d'honorer le souvenir d'un certain nombre de ses anciens présidents, parmi les plus éminents, ou dont le décès a suscité une vive émotion, comme ces derniers temps Jean Vovelle, parfois au cours d'une journée complète, comme pour Maxime Lamotte et Roger Pourriot. Dans le cas de Lamotte, ce fut dans la grande galerie de l'évolution au Muséum, en présence de sa famille ; y ont participé ses anciens élèves de l'École Normale Supérieure de Paris, de la Faculté des Sciences, du laboratoire qu'il avait fondé en Afrique à Lamto dans lequel étaient passés nombre de chercheurs. Dans celui de Pourriot, ses anciens collègues et élèves des différents laboratoires d'hydrobiologie où il avait travaillé et avec lesquels il était en relation, dont à l'étranger, ainsi que pour ceux qui avaient subi l'influence de son ancien maître, Paul Marais de Beauchamp. Ce dernier, immense spécialiste des Rotifères, des Turbellariés et des Gastrotriches. Enfin, pendant une dizaine d'années, autour de 1980, la Société zoologique organisa annuellement, à l'initiative de Maxime Lamotte et de Jean-Loup d'Hondt, des « Journées Thèses » au cours desquelles ont été résumés par leurs auteurs en séances publiques un certain nombre des mémoires parmi les plus prestigieux ou novateurs soutenus l'année précédente dans les différentes universités françaises (malheureu-sement, quelques auteurs d'excellents mémoires ont refusé de participer, préférant s'exprimer devant des auditoires étrangers). Gérer une société scientifique nationale est une tâche fascinante et exigeante, mais stimulante puisqu'on a alors le sentiment d'intervenir sur la recherche collective en diffusant des informations, souvent de haut intérêt, et en permettant ainsi, sans discrimination ni parti pris la promotion professionnelle d'autres chercheurs et l'entrée de jeunes, nos successeurs, dans la carrière, même s'ils ne nous avaient pas toujours auparavant laissé une impression favorable ou avaient pu commettre à leurs débuts des maladresses dans divers domaines.

La zoologie consiste essentiellement pour le chercheur à recevoir un patrimoine de connaissances, de les enrichir par ses propres travaux et découvertes, pour les transmettre ainsi complétés à la communauté savante et non seulement, et à la postérité (et ceci de préférence sans chercher à en retirer un avantage personnel) ; ils témoignent insuffisamment à présent de l'existence d'un esprit de corps, et ne se considérant pas ou plus comme des omnipraticiens, mais ont tendance à se voir comme des « oligopraticiens » d'une thématique ou d'un ou deux groupes zoologiques, et vivant dans leur microcosme professionnel plus ou moins isolé et circonscrit. Tous ont diversifié leurs perfectionnements et leurs travaux après avoir reçu une culture et une formation de base assez comparable et perfectible. Il arrive à un zoologiste expérimentateur de parfois devoir sacrifier les animaux qu'il étudie, notamment s'il s'agit d'invertébrés, jamais inconsidérément mais raisonnablement ; ceci vu qu'il est souvent un protecteur de la nature, notamment des vertébrés à ressemblance anthropique, ainsi que des espèces rares dans la nature ou en cours d'extinction, les caractères observables n'étant pas seulement intéressants en tant que tels, mais traduisant souvent une spécificité biologique ou écologique. Leurs résultats peuvent souvent être extrapolés à d'autres organismes. La connaissance de la nature est négligée par un certain nombre de praticiens, alors qu'Il est fondamental pour beaucoup d'entre eux : commerçants, agriculteurs, médecins, pharmaciens, écologistes ou journalistes. Ils doivent être familiarisés à la discrimination des espèces cryptiques à rôle ou toxicité différents dans l'environnement, afin d'éviter des observa-tions fallacieuses. Les publications, congrès, colloques et conférences répondent à cette dernière vocation.

Les Journées Annuelles de la société zoologique de Franc n'ont été depuis l'origine organisées que dans un peu plus de 20 villes universitaires, certaines à plusieurs reprises : Paris, Caen, Bordeaux, Reims et placées sous la présidence de 17 présidents d'honneur français ; toutes les possibilités n'ont pas encore été exploitées et explorées, puisqu'elles ne se sont jamais tenues par exemple à Amiens, Roscoff, Villefranche, Banyuls, Toulouse, La Rochelle, Lyon, Strasbourg, Saint-Etienne, Avignon, Marseille, Montpellier ou Perpignan ; le projet de Moulis a été abandonné, faute d'inscriptions.

Les chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle ayant marqué l'histoire de la Société zoologique de France depuis la fin de la deuxième guerre mondiale

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Depuis la publication de la définition scientifique de la Zologie, dans un ouvrage posthume (1661), *Zoologica physica*, dû à l'allemand Johann Sperling (1603-1660), la zoologie a connu une impressionnante évolution. Les connaissances des anciens auteurs en matière de zoologie étaient ponctuelles et focalisées, surtout liées aux rapports entre l'homme et les espèces vivant dans son environnement, à des fins pratiques ou économiques, thérapeutiques, parfois symboliques, occasionnellement et avec une certaine désorganisation avec un implication littéraire (Aristote, Pline l'Ancien), une priorité étant donnée aux grands Mammifères et aux Oiseaux. Ils concernaient dans un deuxième temps la biologie des abeilles ou de différents grands herbivores utiles à l'homme (Virgile, Horace), en particulier les espèces environnantes utilisées comme proies. Les peintures rupestres ont pu servir de documents d'enseignement au même titre que les plus récentes planches (Deyrolles) accrochées dans leurs classes par les instituteurs d'antan. Les bestiaires rédigés par les érudits à l'attention de leurs monarques, sous la forme de manuels cynégétiques comme celui à l'usage du vicomte de Béarn et comte de Foix, Gaston Fébus, qui emprisonna longuement son fils dans l'une de ses tours, avaient pour but de le familiariser dans les domaines de l'environnement et de la connaissance du gibier. Les représentations pariétales peintes ou gravées d'animaux, rupestres et polychromes, prédatrices, de bovins et de carnivores de la merveilleuse grotte richement décorée de Lascaux (fermée au public trois semaines après que nous l'ayons visitée), ou plus ternes de Combarelles et Font-de-Gaume, puis sculptées dans la roche (abri du Poisson) ou encore les scarabées (pas toujours fidèlement reproduits) de l'Ancienne Egypte, pouvaient répondre à un besoin de signification, à la fois symbolique, didactique ou pédagogique, esthétique et décorative.

En France, le premier zoologiste connu comme tel fut Charles de l'Ecluse, dit Clusius (1526-1609). Parmi les zoologistes français de la Renaissance, de la Post-Renaissance et du début de la période moderne, figurent Bernard Palissy et René Ferchaut de Réaumur.

La zoologie, étymologiquement étude sur l'animal, et notamment la systématique, science qui organise fondamentalement nos connaissances *sensu lato* (anatomiques, structurales, histolo-giques, cytologiques, développementales, écologiques, éthologiques, etc.) sur la diversité animale, est, comme la physiologie animale et par certains côtés la paléontologie, l'une des disciplines fondamentales de la « biologie animale » ; soit un terme général insuffisamment explicite puisque la taxinomie, sur laquelle repose la systématique, est davantage une méthode et des principes de classement qu'une science, et qui concerne autant la botanique et la paléontologie, la virologie et la bactériologie, que la zoologie.

Celle-ci est gérée et réglementée comme la botanique par un Code international de Nomenclature. Le nombre des techniques d'approche de la zoologie et de la taxonomie s'accroit régulièrement, la classification recourt de plus en plus à des techniques non-naturalistes (mais à base biochimique) ; tandis que les auteurs diversifient de plus en plus en revanche les caractères naturalistes pris en considération aux différents niveaux de la classification hiérarchique du vivant, notamment morphogénétiques ; un taxon se définit par la possession en commun d'un certain

nombre de caractères, qui sont fondamentalement l'expression et la concrétisation d'un déterminisme génétique.

Nombre des grands zoologistes français, ayant souvent préalablement entrepris des études médicales à Paris ou en province, et parfois des personnalités issues du milieu littéraire (Bernardin de Saint-Pierre) sont issues des personnels spécialisés du primitif Jardin des plantes médicinales du Roy, ultérieurement devenu le Muséum national d'Histoire naturelle durant la Révolution (Convention). Parmi ceux-ci se distngue, avec la création de la Société zoologique de France, le prestigieux vertébriste Louis Leclerc de Montbard, comte de Buffon, décédé juste avant les états généraux pré-révolutionnaires (1788) – c'est la raison pour laquelle les conventionnels, puisqu'il était trop tard pour le faire disparaître, ont choisi d d'exécuter son fils, surnommé « Buffonét »…-. Le Muséum, pendant la période s'écoulant de la Révolution au milieu du XXè siècle, et notamment depuis la fin de la deuxième Guerre Mondiale, a connu un développement conséquent. Beaucoup de sous-directeurs et membres ont déjà fait l'objet, à l'occasion de leur disparition, d'hommages *in memoriam*, parfois de volumes commémoratifs. Nous nous limiterons, dans l'évocation ci-après, à ceux d'entre eux que nous avons personnellement connus, depuis notre propre arrivée et notre prise de fonction au Muséum national d'Histoire naturelle, en décembre 1967. Leurs noms seront récapitulés ci-après selon leurs laboratoires d'appartenance, sous l'intitulé que chacun d'entre eux portait en l'an 2000. L'histoire du Muséum est jalonné des noms des multiples chercheurs qui ont fait honneur à l'établissement, dans les domaines les plus divers, et regorge de nombreuses anecdotes, dont la plus connue est celle d'un explorateur parti Outre-Mer dont on n'avait plus d nouvelles, et dont le corps fut retrouvé dans un de ses bidons de récolte renvoyé à l'établissement par ses collaborateurs, et seulement ouvert, plusieurs dizaines d'années après la réception de celui-ci.

Etant moi-même un chercheur au Muséum (« au », mais non pas : « du »), ou plus précisément hébergé par lui puisque je relevais d'une autre administration, le CNRS, j'ai toujours été accueilli avec sympathie, et souvent amitié, parfois avec chaleur, par mes collègues des autres laboratoires aux compétences desquels il m'est à plusieurs reprises arrivé de faire appel ; plus concrètement aux laboratoires d'Entomologie, des Mammifères et Oiseaux, des Arthropodes, des Reptiles et Amphibiens, d'Ichtyologie et de Paléontologie. J'ai aussi toujours été bien reçu aux universités de Paris VI, Paris VII et d'Orsay. J'ai personnellement toujours fait preuve de la même hospitalité et de la même disponibilité, même lorsque mon temps était compté. Chaque chercheur avait son propre laboratoire, mais dans certains cas le même était co-partagé par deux collègues ; nous y disposions chacun d'un équipement de base, parfois la possibilité d'accueillir dans nos locaux des collègues ou des étudiants de passage, l'ensemble du service comportant un certain nombre d'équipements collectifs ou de services communs utilisables par tous. Des laboratoires disposaient d'équipements coûteux (microscopie électronique, sondes, appareils d'électrophorèse) et les mettaient sous réserve de conditions à la disposition de leurs collègues d'autres services ; l'accueil était identique lorsque nous faisions appel aux ressources des laboratoires de la faculté des sciences. Les rencontres dans le Jardin des Plantes et à la cantine du Muséum étaient toujours courtoises, parfois amicales, et étaient pour nous l'occasion de rencontrer et de converser avec des collègues provinciaux de passage dans la capitale pour la journée, parfois effectuant leurs recherches dans des domaines voisins des nôtres, et de nous livrer à des échanges de vue constructifs. Certains ont effectué des missions sur le terrain en commun, notamment en pays lointain ou dans des régions inhospitalières. Lors de certaines visites, notre hôte nous parlait de ses recherches en cours ou des résultats qu'il avait récemment obtenus. Les collections concernant un groupe zoologique donné étaient à la disposition de tous les chercheurs travaillant sur ce taxon. Depuis quelques années, la situation d'ensemble est un peu différente, puisque la tendance actuelle est de privilégier les petites équipes thématiques, regroupées plus ou moins intimement au sein de vastes départements.

Le Muséum ne fut pas le seul site parisien d'appartenance des membres de la Société zoologique de France. Ils ont été nombreux aux universités de Paris VI, de Paris VII, d'Orsay et quelques-uns dans d'autres universités circum-parisiennes, à l'Ecole Normale Supérieure, au Collège de France (où ont été recrutés des éléments brillants d'autres établissements, notamment du Muséum et des

Universités parisiennes), à la Faculté de Médecine, à l'Institut Agronomique (dont le professeur Paul Pesson), à l'Institut Pasteur, ce qui correspondait à sensiblement la moitié des membres de la Société zoologique de France pour l'ensemble du pays, Outre-Mer compris. En province, les membres les plus nombreux étaient en poste aux universités de Lille, Clermont-Ferrand, Bordeaux, Reims, Orléans, Strasbourg et Lyon ; d'autres n'étaient pas représentées. La Société comportait également des membres étrangers, surtout en Algérie, en Belgique, en Italie, en Espagne, en Grèce, et aux Etats-Unis. Il semble que le projet de création en Afrique Noire d'une association zoologique nationale et envisageant de s'élargir à d'autres états et fondée par des universitaires, la Sozoma (Société zoologique du Mali), sur le modèle de la Société zoologique de France, ait avorté, peut-être pour des raisons de politique intérieure, car nous n'en avons eu aucune nouvelle depuis une dizaine d'années après des premières prises de contact prometteuses. Des membres de la SZF ont occupé des postes universitaires élevés dans des universités françaises d'Outre Mer ou au titre de la coopération (Algérie, Tunisie, Maroc, Antilles, Polynésie Française, etc.). La presque totalité des anciens professeurs de « Biologie Animale » (*sensu lato*) du Muséum a appartenu à la Société zoologique de France.

ZOOLOGIE (MAMMIFÈRES ET OISEAUX)

Lors de notre entré au Muséum, le célèbre et médiatique directeur de celui-ci, Jean Dorst, venait de faire paraître son « best-seller » qui lui avait valu une notoriété internationale, « Avant que nature meure » ; circulant dans une magnifique voiture de sport, puis lorsqu'il devint directeur de l'établissement dans une luxueuse voiture avec chauffeur à partir de laquelle il saluait souverainement ses collègues de la main, il fut un temps envisagé de lui proposer un poste ministériel pour collaborer avec la ministre Alice Saunier-Seité. Doté de beaucoup d'humour, parfois potache et *border line*, au comportement de « play boy », il fut malheureusement victime en pleine activité d'une maladie implacable qui l'obligea ses derniers mois à circuler en fauteuil roulant. Plusieurs de ses collaborateurs appartinrent aussi à la Société zoologique de France ; parmi eux, les sous-directeurs Petter et Prévost (ultérieurement nommé professeur à l'université de Limoges), le médiatique protecteur des grands mammifères africains Pierre Pfeffer, sa collaboratrice de petite taille Huguette Genest qui ne se déplaçait qu'accompagnée d'un énorme chien-loup aussi volumineux qu'elle et qui la tirait plutôt qu'elle ne le promenait, et plus récemment la nouvelle directrice, Françoise Denys, ainsi que ses deux jeunes collaboratrices Aude Lalis et Anne Ropiquet (lauréate de la Société) ont été membres de la SZF.

ZOOLOGIE (REPTILES ET AMPHIBIENS)

Parmi les récents directeurs de ce laboratoire, un seul, Alain Dubois, fut momentanément membre de la Société zoologique de France. En revanche, plusieurs chercheurs de rang hiérarchique inférieur, Assistants, maîtres-Assistants et Maîtres de conférences, ou des collègues d'autres laboratoires rattachés à ce service, ont joué un rôle actif au sein d la Société ; Jean Lescure (Amphibiens, actif président de l'association française des Sociétés de sciences naturelles, auteur de remarquables clichés de Batraciens) , Roger Bour (tortues), Ivan Ineich (Reptiles, temporairement secrétaire–adjoint de la SZF), Hubert Saint-Girons (Reptiles, ancien président de la SZF), Georges Pasteur, auteur d'un manuel de référence en électrophorèse (et venimologue).

ZOOLOGIE (ARTHROPODES)

Lorsque nous sommes arrivés au Muséum, il était placé sous la direction du prestigieux professeur Max Vachon, homme distingué, élégant, et d'une remarquable éducation, actif, aimable, déférent, cultivé, accueillant, à l'élocution caractéristique et inoubliable du terroir bourguignon ; il devint un véritable ami. Cet érudit, qui vécut très âgé était spécialiste des scorpions (notamment de la recherche de nouveaux critères dans la systématique du groupe), particulièrement d'Afrique du Nord, et que beaucoup de ses collègues craignaient, occupa plusieurs fonctions successives au

Conseil d'administration de la Société zoologique, un cursus qui se termina par sa nomination comme président en 1968. Son allocution présidentielle fut un chef d'œuvre littéraire, scientifique et humoristique ; ce fut la première à laquelle nous ayons assisté ; nous lui fûmes présenté par notre ancien professeur à l'Université de Bordeaux, Jean-Jacques Bounhiol, et nous avons immédiatement sympathisé. Yves Coineau, spécialiste des Acariens et créateur d'un laboratoire de terrain dans les Pyrénées Orientales, lui succéda. Il créa au Muséum un service d'initiation à la connaissance de ces organismes à destination du grand public. Dans ce laboratoire, le service des Crustacés était dirigé par le professeur Jacqus Forest, qui jouissait d'une prestigieuse réputation internationale, et étant le représentant français à la Commission internationale de nomenclature zoologique ; ses adjoints ont également appartenu à la Société Zoologique : Danièle Guinot, Michèle de Saint-Laurent, puis Danièle Defaye et Christiane Rollard. Le sympathique professeur Jean-Marie Demange, auteur d'un magnifique ouvrage de détermination des Myriapodes, parlait avec émotion de la Charente-Maritime à laquelle il était très attaché ; il fut secrétaire général de la Société zoologique ; collectionneur de lampes anciennes, il était considéré comme l'un des leurs par les antiquaires de la région parisienne qui n'enchérissaient pas contre lui. Il avait pour collaborateurs Monique Nguen-Duy Jacquemin et Jean-Jacques Geoffroy. Le très obligeant Mark Judson, de nationalité brittanique, fut recruté pour prendre la direction du service des Pseudoscorpions, et il devint secrétaire général adjoint de la Société zoologique. Ce service fut l'un des plus sympathiques du Muséum.

Le laboraratoire d'étude des scorpions irradiés avait une double appartenance : d'une part il dépendait du laboratoire des Arthropodes, mais il était également administrativement et financièrement sous la juridiction militaire ; son responsable, le médecin-général Max Goyffon (1935-2020) était également responsable de l'hôpital militaire Percy à Clamart. Homme cultivé, systématicien des Scorpions, accueillant volontiers dans son service les collègues qui désiraient étudier des problèmes de spéciation sur d'autres matériels biologiques grâce aux techniques électrophorétiques (dont il était l'un des plus éminents spécialistes français et président d'honneur de la société française d'électro-phorèse) sur leur propre matériel, il appartint au Conseil d'administration de la Société zoologique et membre du Comité national des travaux historiques et scientifiques, il était au restaurant un sympathique convive, amateur de jeux de mots et de grands crus. Son élève de Tours, Philippe Billiald, futur professeur à l'université pharmaceutique de la ville, fut lauréat de la Société. Brusquement très diminué suite à un accident, Max Goyffon, jusqu'alors un esprit très spirituel et extraordinairement brillant qui suscitait en cela l'admiration, se retira délibérément du milieu universitaire pour décéder en toute discrétion en province environ deux ans plus tard.

ZOOLOGIE (POISSONS) ET (PÊCHES D'OUTRE-MER)

Nous réunirons dans un même paragraphe deux laboratoires aux activités de recherche complémentaires et convergentes, respectivement animés lors de notre arrivée au Muséum, celui d'Ichtyologie dirigé par le professeur Jean Guibé puis par de nombreux successeurs, l'autre (Pêches d'Outre-Mer) par une célébrité nationale médiatique, le professeur Théodore Monod, fils de pasteur, très imprégné de théologie, Inspecteur Général des Musées de sciences naturelles de province, membre de notre Société, recordman français du nombre de publications en sciences naturelles (2200) ; il fut initialement carcinologue et ichtyologue, mais ayant publié sur pratiquement tous les groupes zoologiques, accessoirement en sciences de la Terre. Il était très attaché à l'île Saint-Louis sur laquelle il demeurait. Protecteur actif de la nature, de l'environnement et de la biodiversité, ce qui avait parfois justifié son emprisonnement pour participation sur la voie publique à des manifestations interdites par les pouvoirs politiques, il était membre de l'Académie des Sciences. Figure médiatique de la télévision, il était applaudi dans les rues par les passants et les automobilistes qui s'arrêtaient en pleine rue et ouvraient leurs portières pour le saluer, notamment lorsqu'il traversait la chaussée au milieu d la circulation par provocation loin des feux tricolores, étant daltonien. Il prenait des notes à longueur de journée sur un petit carnet qui ne le quittait pas. Ayant traversé à plusieurs reprises le Sahara sur le dos de dromadaires, il était surnommé « l'ascète du

désert ». Un hommage général de la communauté zoologique française lui fut rendu à l'âge de 95 ans, 3 ans avant sa mort, dans le grand amphithéâtre de la Sorbonne sous la fresque « Le Bois Sacré » de Puvis de Chavanne. La cérémonie de ses obsèques fut présidée par la ministre de l'écologie, Dominique Voynet, au temple de la rue de Rivoli. Un buste à son effigie fut déposé dans le jardin du Muséum, au pied du Grand Labyrinthe, avant d'être déplacé à la biblothèque centrale. Plusieurs de ses collaborateurs ont appartenu à la Société zoologique (Hureau, Plessis, Meunier qui fut vice-président de la SZF). Le laboratoire des Pêches d'Outre-Mer fut alors remplacé par un nouveau service dévolu à une activité différente, et ses anciens membres rattachés à celui d'Ichtyologie.

ZOOLOGIE (VERS)

Passionné par la parasitologie des « Plathelminthes » et ds Nématodes, mais peu intéressé par les Vers libres dont il se débarrassa au profit du laboratoire de Biologie des invertébrés marins, le professeur Alain Chabaud, directeur, fut porté à la présidence de la Société zoologique de France et quasiment tous ses collaborateurs et collaboratrices, soit un dizaine de personnes, ont adhéré la Société ; il fut donc un recruteur actif pour l'association, non seulement parmi ses sous-directeurs, mais aussi les maîtres de conférences et les chercheurs du CNRS : Landau, Albaret, Quentin, Bayssade-Dufour). Odile Bain, directrice de recherche au CNRS, siégea au Conseil de la SZF durant les dernières années de sa vie -. Evoquons aussi le célèbre et mythique Robert-Philippe Dollfus, directeur à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, homme très érudit toujours porteur d'un lorgnon et à la voix particulièrement sonore qui obligeait ses correspondants à éloigner de leur oreille leur téléphone au maximum dès qu'il se présentait au bout du fil (« Ici Dollfus ») ; et dont le timbre faisait fuir ses collègues dès qu'ils l'apercevaient dans le Jardin des Plantes et à la cantine du Muséum. Il fut l'un des membres particulièrement actifs et président de la Société zoologique de France.

BIOLOGIE DES INVERTÉBRÉS MARINS ET MALACOLOGIE

Ce laboratoire fut créé pour regrouper théoriquement l'ensmble des spécialistes des groupes d'Invertébrés « marins » (en pratique, et plus généralement : des groupes d'invertébrés aquatiques, également très partiellement dulçaquicoles, compris - Hirudinées, une partie des Gastrotriches, des Tardigrades, et des Oligochètes, les Phylactolaemates) - autres que les Arthropodes et les « vers » parasites : les Mollusques (incluant paradoxalement les Brachiopodes), Spongiaires, Cnidaires, Bryozoaires et Entoproctes, Procordés, Brachiopodes, Phoronidiens, « Vers » libres (dont Polychètes, Rotifères et Gastrotriches), méiobenthos *sensu lato*, Tardigrades, Sipunculiens, Priapuliens, Echiuriens. Il fut placé sous la direction de Claude Lévi, antérieurement professeur à l'université de Strasbourg et précédemment formé à la Station biologique de Roscoff, ancien élève des professeurs Pierre Drach et Georges Teissier. Ce service fusionna trois ans plus tard avec le laboratoire de Malacologie, au départ en retraite de son directeur Edouard Fischer-Pitt, afin de libérer une chaire à laquelle fut attribué un autre intitulé ; les services des Bryozoaires et des Brachiopodes furent alors réunis. A son départ en retraite, Claude Lévi fut remplacé par un cnidologue très engagé politiquement, collectionnant et cumulant les postes honorifiques et souvent de pouvoir, Dominique Doumenc.

Nombre d'autres chercheurs confirmés de ce laboratoire, spécialistes tant de la faune littotrale que de celle des milieux bathyaux et abyssaux ont, - parfois très temporairement et peu activement - adhéré à la Société zoologique de France : Claude Lévi (Spongiaires, ancien président de la SZF) Edouard Fischer-Piette – également ancien président - , Gilbert Ranson, Jean Gaillard, André Franc -, même si certains collègues y ont été réfractaires**.** Philippe Bouchet – membre de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique - , Simon Tillier, Alain Guille et Jean-Pierre Féral, puis Catherine Vadon, Nadia Améziane et Marc Eléaume (Echinodermes), Claude et Françoise Monniot (Prochordés et Acariens marins), Jeanne Renaud-Mornant puis Cédric Hubart (Tardigrades, méiobenthos), Jean-Loup d'Hondt (Bryozoaires, Gastrotriches, Entoproctes, Tardigrades, président de la SZF pendant plus de 11 ans, secrétaire général 19 ans et archiviste 10 ans), Dominique Doumenc et

Michel Van Praet (Cnidaires), Roger Pourriot (Rotifères), Guy et Renata Boucher (Nématodes et Céphalopodes). Lors d'une réorganisation administrative, ce laboratoire fusionna avec le laboratoire d'Ichtyologie ; l'ensemble fut d'abord dirigé autoritairement et parfois avec brutalité par Dominique Doumenc, en dépit d'une hostilité quasi-générale, puis par Guy Duhamel (Poissons) accueilli avec soulagement, et enfin par le polychètologue Tarik Méziane, également un politique. A quelques exceptions près, ils ont été majoritairement membres de la SZF. Parmi les ichtyologues adhérents à la SZF ont figuré François Meunier (Vice-Président de la SZF), et momentanément Patrick Gisdorfer, les anciens sous-directeurs Plessis et Roux. Ce laboratoire, héritier majeur du service jadis dirigé par Jean-Baptiste Mont de Lamarck puis Jean-Baptiste Ducrotay de Blainville et Henri de Lacaze-Duthiers, était alors (vers 1995) dispersé sur quatre sites à l'intérieur du Muséum.

L'antenne polynésienne du Muséum, domiciliée à Moorea (îles de la Société), dirigée par Bernard Salvat (membre de la SZF, dont nous avions fait la connaissance à la station Biologique d'Arcachon) et le laboratoire maritime de Dinard (placé sous la direction de Christian Retière également sociétaire) ont administrativement été rattachés au Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie lors de la direction de Claude Lévi, avant que celui de Polynésie française ne prenne son indépendance et soit rattaché à la faculté des Sciences de Perpignan.

LABORATOIRE D'ANATOMIE COMPARÉE

Dirigé par Jean Anthony, spécialiste du cœlacanthe, neveu d'un précédent directeur du même service, membre de la SZF, ce laboratoire fut une pépinière de membres de la Société zoologique de France, dont Jean-Pierre Gasc - lauréat de la Société -, Roger Saban, Michel Lemire, Guy Lessertisseur, François Jouffroy, François Poplin, mais qui n'ont joué qu'un rôle secondaire dans la Société.

LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE

De nombreux entomologistes du Muséum de ce laboratoire jadis dirigé par René Jannel (ancien président) ont de tout temps et plus ou moins longtemps appartenu et ont publié dans le Bulletin de la Société : les professeurs Alfred Balachowsky, Jacques Carayon, le cordial et parfois truculent Claude Caussanel (vice-président de la SZF et co-organisateur de congrès) à l'accent périgourdin très prononcé, André Villiers, les très actifs Georges Bernardi, généticien des papillons, et Claude Dupuis – tous deux membres de la Commission internationale de nomenclature zoologique et taxinomistes de haut niveau -. Ce fut également le cas de différents chercheurs confirmés du service : Guy Colas, Renaud Paulian, Michel Donskoff, Simone Kellner-Pïllault, Pierre Stéfan, Jeannine Weulersse, Claude Girard, Jacques Pierre, Paul Vayssière, directeur d'un laboratoire d'entomologie appliquée qui avait récemment été supprimé, étaient également adhérents. Claude Dupuis, parasitologue et entomologiste de terrain actif, admiré pour son élocution, homme cultivé polyvalent et président des Naturalistes Parisiens, mais déconcertant, était tantôt accueillant et souriant, tantôt agressif et caustique, ce qui l'a fait par certains qualifier de retors, et il suscitait de ce fait une certaine méfiance. Quelques-uns des directeurs de l'Harmas de Jean-Henri Fabre à Sérignan ont également appartenu à la SZF.

LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE ANIMALE

Peu nombreux ont été les chercheurs de ce laboratoire à adhérer à la Société zoologique de France : Parmi ceux-ci mentionnons Maurice Fontaine (ancien président de la SZF et ancien directeur de l'Institut océanographique de Paris – siège social de la Société zoologique de France -) et son fils Yves-Alain, qui s'y sont succédé comme directeurs, ainsi que le sous-directeur Jacques Leloup, ont eu un rôle limite dans la vie de la Société.

LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

Le prestigieux Claude Delamare Debouteville, descendant d'une famille d'ingénieurs nationalement renommée, spécialiste de la faune interstitielle des sables et des litières des sols des

pays tempérés et tropicaux, et qui en fut longtemps le directeur, et Roger Dajoz, le sous- directeur et auteur d'un manuel d'écologie réputé, étaient membres de la Société zoologique de France.

LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE

Des paléontologues ont adhéré isolément à la Société : les vertébristes Philippe Taquet (temporairement), directeur, et Philippe Janvier (tous deux membres de l'Institut), Jean-Claude Rage et Pascal Tassy ainsi que la carcinologue Sylvie Secrétan, la Bryozoologue Françoise Bigey, transfuge du laboratoire équivalent de la Faculté Pierre et Marie Curie, qui devint trésorière de la SZF.

LABORATOIRE DE PRÉHISTOIRE

Du fait des connaissances anatomiques et anthropologiques qui lui étaient nécessaires, son directeur, l'académicien Yves Coppens, fut membre de la SZF.

LABORATOIRE DE GÉOLOGIE

Il n'a récemment comporté qu'un seul membre de la SZF, le sous-directeur Roger Busson.

PARC ZOOLOGIQUE DE PARIS

Durant la période qui nos concerne, seul le sous-directeur Jan Rinjard a appartenu (fidèlement) à la Société zoologique de France.

Partie 2

Quelques exemples de recherche zoologique

Apports des données moléculaires à la taxonomie des Scléractiniaires

Patrick SCAPS

Laboratoire de Biologie Animale, Université de Lille, Campus Cité Scientifique, Bâtiment SN3 (Biologie Animale), 59 655 Villeneuve d'Ascq Cédex, France. Patrick SCAPS, patrick.scaps@univ-lille.fr

Résumé

Les scléractiniaires sont les principaux organismes constructeurs de récifs coralliens. La connaissance des limites entre espèces au sein de l'ordre des scléractiniaires ainsi que la compréhension de leurs relations phylogénétiques et de leur évolution sont essentielles pour les études de génétique des populations, de physiologie et d'écologie. Malheureusement, la morphologie des éléments squelettiques, la plasticité induite par le génotype et l'homoplasie des structures squelettiques ont présenté des défis majeurs pour la taxonomie et la systématique des scléractiniaires. Les études combinant des données morphologiques, de biologie du développement et moléculaires ont permis de clarifier, en partie, la confusion taxonomique qui règne au sein de l'ordre des scléractiniaires. Ainsi, en l'état actuel de nos connaissances, la combinaison de ces différentes données montre l'existence de deux sous-ordres au sein des scléractiniaires hermatypiques zooxanthellés. Les sous-ordres des Refertina et des Vacatina renferment respectivement7 et 17 familles. Le genre *Solenastrea* est classé en tant qu'*incertae sedis* sa position au sein de l'ordre des scléractiniaires n'a pas encore été totalement définie.

Introduction

Les écosystèmes coralliens occupent un tiers des eaux tropicales mondiales (ROBERTS *et al.,* 2002) et sont parmi les écosystèmes les plus beaux et les plus diversifiés (BOWEN *et al.,* 2013 ; SHEPPARD, 2021) (Figure 1).



Figure 1. La partie la plus riche des récifs coralliens se trouve sous les profondeurs où les vagues se brisent, où la lumière est abondante pour la photosynthèse, où la salinité est proche de celle de la haute mer et où la

température est comprise entre 20 et 29°C (Ali Reef, île de Tomia, parc national de Wakatobi, Sulawesi, Indonésie).

Parmi les différents organismes sécrétant du carbonate de calcium et participant à l'édification des récifs coralliens, les coraux durs ou scléractiniaires jouent le rôle principal. En effet, ils ont pour particularité de sécréter un squelette externe constitué de carbonate de calcium qui servira de matériel de base à la construction du récif corallien. Lorsqu'ils meurent, leurs squelettes restés en place, servent de substrat pour la fixation de nouvelles larves. Au cours du temps les squelettes s'accumulent et forment un réseau qui sera colmaté par des sédiments carbonatés grossiers provenant principalement de débris coralliens mais également de restes de coquilles de mollusques, de tests et de piquants d'échinodermes, de spicules d'éponges, de tubes de polychètes, etc. Enfin, de nombreuses algues rouges calcifiées de forme encroûtante ou corallines (principaux genres *Porolithon*, *Lithotamnion*, *Hydrolithon*, *Goniolithon* et *Lithophyllum*) vont croître à la surface des sédiments et vont former un ciment calcaire qui va transformer les parties anciennes du récif en une roche compacte. Ces algues jouent donc un rôle essentiel afin de consolider le récif. Quelques espèces d'éponges et de bryozoaires encroûtants participent également à la cimentation du récif (SCAPS, 2019 ; SCAPS *et al.,* 2024).

De par leur structure variée, les scléractiniaires génèrent une très grande diversité d'habitats (fissures, crevasses, poches). Ils procurent donc aux espèces qui vivent dans les écosystèmes coralliens nourriture et protection contre les prédateurs. Au même titre que les forêts tropicales humides en milieu terrestre, les récifs coralliens constituent de véritables berceaux de biodiversité. Les récifs coralliens couvrent environ 300 000 km², une zone qui ne représente que 0,2 % de la surface océanique et moins de 0,1 % de celle des plateaux continentaux (VADON, 2022). Ils sont cependant l'un des écosystèmes les plus productifs. Leur véritable biodiversité reste encore inconnue et peut-être que seulement 10 % des espèces ont été découvertes. Les estimations du nombre d'espèces animales et végétales vivant dans les récifs sont en effet comprises 600 000 et plus de 9 millions (KNOWLTON, 2001).

On trouve des scléractiniaires dans toutes les mers du monde y compris dans les régions tempérées et polaires depuis le milieu intertidal jusqu'aux grands fonds marins (BUDD et al., 2010). Ces cnidaires possédant un squelette calcaire ont laissé un enregistrement fossile riche datant du début du Trias (BUDD et al., 2010). A l'heure actuelle, on connaît environ 1400 espèces de scléractiniaires (CAIRNS, 1999 ; VERON, 2000 ; BUDD *et al.,* 2010 ; KITAHARA *et al.,* 2016) réparties en deux groupes principaux selon la présence ou non d'algues unicellulaires symbiotiques, les zooxanthelles (dinoflagellés du genre *Symbiodinium*) contenues dans les cellules de l'endoderme. Ainsi, la majorité des espèces de coraux bâtisseurs de récifs ou scléractiniaires hermatypiques (environ 800 espèces) abritent des zooxanthelles dans leurs cellules endodermiques et sont nommés, pour cette raison, scléractiniaires zooxanthellés. On ne les rencontre que dans les eaux chaudes, claires et peu profondes des régions tropicales où les algues symbiotiques peuvent effectuer la photosynthèse. La quantité d'algues renfermée à l'intérieur des cellules endodermiques est prodigieuse (i.e. entre un et cinq millions d'algues par cm^2 de polype) (SCHUHMACHER, 1988). Les algues sont en grande partie responsables de la coloration de la partie vivante des scléractiniaires car elles renferment des pigments de différentes couleurs (jaune, vert, brun, rouge).

La symbiose entre les scléractiniaires et les zooxanthelles serait apparue dès le trias il y a environ 240 millions d'années (MUSCATINE *et al.,* 2005) et a complètement modifié le mode de vie des scléractinaires en leur permettant de se développer dans des eaux pauvres en éléments nutritifs. Chaque espèce de scléractiniaire renferme des espèces de zooxanthelles qui leur sont propres ce qui leur permet de mieux s'adapter aux conditions ambiantes du milieu. Les zooxanthelles peuvent également vivre sous forme libre dans le phytoplancton. Lorsqu'elles sont présentes à l'intérieur des tissus du polype elles bénéficient d'une certaine protection contre les organismes herbivores et sont à l'abris des courants susceptibles de les éloigner de la lumière. De plus, elles recueillent les déchets azotés et phosphatés provenant du métabolisme des scléractiniaires, notamment lorsqu'ils capturent et ingèrent du zooplancton, qu'elles recyclent par la photosynthèse. Elles favorisent également le

processus de calcification (LALLI & PARSONS, 1995 ; SUMICH, 1996 ; BARNES & HUGHES, 1999 ; SHEPPARD *et al*., 2009). En retour, les scléractiniaires profitent du dioxygène libéré par les algues pour la respiration et d'une grande partie (75 à 95%) des produits de la photosynthèse (SUMICH, 1996 ; FOURNIER, 2013 ; MARTIN-GARRIN & MONTAGGIONI, 2020).

La distribution bathymétrique des scléractinaires azooxanthellés (i.e. dépourvus d'algues symbiotiques) (l'autre moitié des espèces) n'est pas limitée par la profondeur de pénétration de la lumière dans l'eau. Bien que la vitesse de calcification de ces derniers soit beaucoup moins importante que celle des scléractiniaires symbiotiques, ils sont néanmoins capables d'édifier, en milieu plus ou moins profond, des structures pouvant atteindre jusqu'à une centaine de mètres de longueur (SCAPS *et al.,* 2024).

Comprendre l'écologie, l'évolution et la biodiversité des coraux bâtisseurs de récifs est d'importance fondamentale pour préserver ces écosystèmes uniques et menacés (CARPENTER *et al.,* 2008).

Classification traditionnelle

La classification traditionnelle des scléractiniaires est basée sur les caractères provenant de l'étude du squelette. Les chercheurs du XIX^{e} et du début du XX^{e} siècle ont étudié le squelette des Scléractinaires en détail (DANA, 1846 ; EDWARDS & HAIME, 1857 ; EDWARDS & HAIME, 1860 ; DUNCAN, 1884 ; MATTHAI, 1928). Pour une revue détaillée de l'histoire des classifications des Scléractinaires, voir l'article de synthèse de STOLARSKI & RONIEEWICZ (2001). Les premières classifications étaient basées sur l'étude de caractères morphologiques prenant en compte les caractéristiques du squelette visibles à l'œil nu (forme des colonies, mode de bourgeonnement, mode d'agencement des polypiérites, taille et forme des polypiérites, etc.).

Au milieu du XX^{e} siècle, les classifications ont continué à être basées sur l'étude de caractères macromorphologiques mais les scientifiques ont commencé à s'intéresser aux caractères microstructuraux. La classification traditionnelle a été améliorée par VAUGHAN & WELLS (1943) et par WELLS (1956). Leur travail a consisté en une révision complète des ordres en se basant sur l'étude de caractères squelettiques observés en microscopie optique d'échantillons récents et fossiles. Le système de WELLS (1956) reconnaît l'existence 5 sous-ordres et de 33 familles dont 20 toujours existantes. ALLOITEAU (1952) discerne 8 sous-ordres et 71 familles dont 36 ne renfermant que des espèces fossiles. CHEVALIER & BEAUVAIS (1987) distinguent 11 sous-ordres et 55 familles dont 25 ne contiennent que des espèces fossiles. L'avènement de la plongée sous-marine à partir du milieu du XX^{e} siècle a suscité un regain d'intérêt pour la classification des scléractiniaires en permettant aux scientifiques de les étudier *in situ* (BUDD *et al.,* 2010). Dans les années 1970, VERON et ses collègues ont effectué des études de terrain extensives sur les scléractiniaires de la grande barrière de corail en Australie (VERON & PICHON, 1976, 1980, 1982, VERON *et al.,* 1977 ; VERON & WALLACE, 1984 ; VERON, 1985, 1986) fournissant les premières études détaillées comprenant des informations sur les animaux vivants. A la fin du XX^{e} siècle, ces études ont conduit VERON (1995, 2000) à affiner la classification en ajoutant deux nouveaux sous-ordres existants (13 en tout) et quatre nouvelles familles existantes (59 familles au total dont 25 représentées exclusivement par des espèces fossiles). Cependant, les études de terrain ont également montré l'extrême variabilité intraspécifique des caractères squelettiques chez les scléractiniaires (pour une revue détaillée voir l'article de synthèse de TODD, 2008). A cet égard, VERON & PICHON (1976) ont été les premiers à appliquer le concept d'écomorphes aux scléractiniaires hermatypiques, en se basant sur le fait que des conditions écologiques particulières peuvent influencer les variations intraspécifiques du squelette.

Classification phylogénétique

Etant donné la forte plasticité phénotypique des caractères squelettiques sous différentes conditions environnementales, les scientifiques ont cherché de nouveaux caractères plus fiables.

C'est avec cet objectif qu'ont débuté, à partir des années 1990, les recherches de marqueurs moléculaires. Les analyses phylogénétiques moléculaires ont profondément changé la façon de classer les scléractiniaires hermatypiques. Ainsi, elles ont montré que les caractères morphologiques utilisés dans la classification traditionnelle ne coïncident pas forcément avec les données moléculaires. Si ces dernières ont bien confirmé la monophylie du clade des scléractiniaires (FUKAMI *et al.,* 2008 ; BUDD *et al.,* 2010) ; en revanche, elles ont montré que certaines espèces qui, auparavant, étaient considérées comme apparentées sur la base de critères morphologiques, sont éloignées au plan génétique (ROMANO & PALUMBI, 1996, 1997 ; ROMANO & CAIRNS, 2000 ; CHEN *et al.,* 2002 ; LE GOFF-VITRY *et al.,* 2004 ; FUKAMI *et al.,* 2004, 2008 ; HUANG *et al.,* 2009 ; KITAHARA *et al.,* 2010 ; STOLARSKI *et al.,* 2011).

Les premières études de phylogénie moléculaire ont montré que l'on peut scinder l'ordre des scléractiniaires en deux lignées majeures nommées clade *Complexa* et clade *Robusta* (ROMANO & PALUMBI, 1996, 1997). Ces deux clades majeurs auraient divergé il y a plus de 200 millions d'années. Le clade *Robusta* regroupe les taxons dont le squelette massif ou en forme de plaque est relativement solide et fortement calcifié tandis que le clade *Complexa* regroupe les taxons dont le squelette de morphologie complexe est moins fortement calcifié. Une troisième lignée a été identifiée à travers des taxons basaux représentés uniquement par des formes solitaires azooxanthellés et dont la position est incertaine (FUKAMI *et al.,* 2008 ; KITAHARA *et al.,* 2010).

Etant donné la non congruence des données moléculaires et macromorphologiques, de nouveaux caractères reposant sur une analyse plus fine de la morphologie ont été recherchés dans le but de trouver une éventuelle adéquation entre données morphologiques et données moléculaires. Ainsi, la réévaluation du processus de biominéralisation et de croissance squelettique de même que la découverte de nouveaux caractères micromorphologiques nécessitant l'emploi d'un microscope électronique à balayage (forme des dents et des granules le long des marges et des faces des septes) et microstructuraux impliquant l'observation en microscopie électronique à balayage de coupes fines transversales polies (CUIF *et al.,* 2003 ; STOLARSKI, 2003, BENZONI *et al.,* 2007 ; BUDD & STOLARSKY, 2009, 2011 ; GITTENBERGER et al., 2011) ont corroboré le nombre grandissant de données génétiques (STOLARSKI, 2000 ; CUIF *et al.,* 2003 ; STOLARSKI, 2003 ; CUIF & DAUPHIN, 2005 ; BUDD & STOLARSKI, 2009, 2011 ; JANIESZEWSKA *et al.,* 2015). De ce fait, les études de phylogénie reposent dorénavant sur des analyses combinées de caractères morphologiques (macromorphologie, micromorphologie, microstructure) et moléculaires. Cette approche intégrée morpho-moléculaire a été utilisée pour les révisions taxonomiques de nombreux genres, familles et espèces (FUKAMI *et al.,* 2000 ; STEFANI *et al.,* 2007 ; WALLACE *et al.,* 2007 ; BENZONI *et al.,* 2007, 2010, 2011, 2012, 2014 ; FLOT *et al.,* 2011 ; GITTENBERGER *et al.,* 2011 ; HUANG *et al*., 2011, 2016 ; PINZON & LAJEUNESSE, 2011 ; BUDD *et al.,* 2012 ; KITAHARA *et al.,* 2012a, 2012b ; KITANO *et al.,* 2014 ; PINZON *et al.,* 2013 ; ARRIGONI *et al.,* 2014a, 2014b , 2016a, 2016b, 2017, 2019, 2021, 2023 ; SCHMIDT-ROACH *et al.,* 2014 ; HUANG *et al.,* 2014a, 2014b, 2016 ; LUZON *et al.,* 2017 ; CAPEL *et al.,* 2020 ; OKU *et al.,* 2020 ; JUKIEWICZ *et al.,* 2022 ; SEIBLITZ *et al.,* 2022 ; ARRIGONI *et al.,* 2023).

En se basant sur les caractéristiques morpho-logiques du développement embryonnaire ainsi que sur des données moléculaires de plusieurs espèces, OKUBO (2016) propose de renommer les clades informels *Complexa* et *Robusta*. Les scléractiniaires du clade *Complexa* sont désormais dénommés sous le nom de sous-ordre des *Refertina*, du latin *refertu*s, signifiant plein et ceux du clade *Robusta* sont désignés sous le nom de sous-ordre des *Vacatina*, du latin *vacatus*, signifiant vide. En effet, au cours de l'embryogenèse chez les espèces du sous-ordre des *Vacatina* il y a mise en place d'un blastocœle au cours de l'embryogénèse tandis qu'il n'y a pas formation de blastocœle ou alors celui-ci est très restreint chez les espèces du sous-ordre des *Refertina*.

En l'état actuel de nos connaissances, la classification des scléractiniaires hermatypiques zooxanthellés basée sur des études intégrant à la fois des données morphologiques (macromorphologie, micro-morphologie et microstructure) et moléculaires est représentée dans le **Tableau I**. Les sous-ordres des *Refertina* et des *Vacatina* renferment respectivement 7 et 17 familles.

Le genre *Solenastrea* est classé en tant qu'*incertae sedis,* sa position au sein de l'ordre des scléractiniaires n'a pas encore été totalement définie.

Tableau I. Classification actuelle des scléractiniaires hermatypiques zooxanthellés (d'après le World Register of Marine Species WoRMS).

Ordre des Scleractinia
Sous-Ordre des Refertina
Famille Acroporidae Verrill, 1901
Genres *Acropora*, *Alveopora*, *Anacropora*, *Astreopora*, *Enigmopora*, *Isopora*, *Montipora*
Famille Agariciidae Gray, 1847
Genres *Agaricia*, *Gardineroseris*, *Helioseris*, *Leptoseris*, *Pavona*
Famille Dendrophylliidae Gray, 1847
Genre *Turbinaria*
Famillle Euphylliidae Milne Edwards & Haime, 1857
Genres *Coeloseris*, *Ctenella*, *Euphyllia*, *Fimbriaphyllia*, *Galaxea*
Famille Pachyseridae Benzoni & Hoeksema, 2023
Genre *Pachyseris*
Famille Poritidae Gray, 1840
Genres *Bernardpora*, *Goniopora*, *Porites*, *Stylaraea*
Famille Rhizangiidae d'Orbigny, 1851
Genre *Pseudosiderastrea*, *Siderastrea*

Sous-ordre des Vacatina
Famille Astrocoeniidae Koby, 1890
Genres *Palauastrea*, *Stephanocoenia*, *Stylocoeniella*
Famille Cladocoridae Milne Edwards & Haime, 1857
Genre *Cladocora*
Famille Coscinaraeidae Benzoni, Arrigoni, Stefani & Stolarski, 2012
Genres *Anomastraea*, *Coscinaraea*, *Craterastrea*, *Horastrea*
Famille Diploastraeidae Chevalier & L. Beauvais, 1987
Genre *Diploastrea*
Famille Faviidae Milne Edwards & Haime, 1857
Sous-Famille Faviinae Milne Edwards & Haime, 1857
Genres *Colpophyllia*, *Diploria, Favia*, *Manicina*, *Mussismilia*, *Pseudodiploria*
Sous-Famille Mussinae Ortmann, 1890
Genres *Isophyllia*, *Mussa*, *Mycetophyllia*, *Scolymia*
Famille Fungiidae Dana, 1846
Genres *Cantharellus*, *Ctenactis*, *Cycloseris*, *Danafungia*, *Fungia*, *Halomitra*, *Heliofungia*, *Lithophyllon*, *Lobactis*, *Pleuractis*, *Podabacia*, *Polyphyllia*, *Sandalolitha*, *Sinuorota*, *Zoopilus*
Famille Leptastreidae Rowlett, 2020
Genre *Leptastrea*
Famille Lobophylliidae Dai & Horng, 2009
Genres *Acanthastrea*, *Acanthophyllia*, *Australophyllia*, *Cynarina*, *Echinomorpha*, *Echinophyllia*, *Homophyllia*, *Lobophyllia*, *Micromussa*, *Moseleya*, *Oxypora*, *Paraechinophyllia*, *Sclerophyllia*
Famille Meandrinidae Gray, 1847
Genres *Dendrogyra*, *Dichocoenia*, *Eusmilia*, *Meandrina*
Famille Merulinidae Milne Edwards & Haime, 1857
Genres *Astraeosmilia*, *Astrea*, *Australogyra*, *Boninastrea*, *Catalaphyllia*, *Caulastraea*, *Coelastrea*, *Cyphastrea*, *Dipsastraea*, *Echinopora*, *Favites*, *Goniastrea*, *Hydnophora*, *Leptoria*, *Merulina*,

Mycedium, *Orbicela*, *Oulophyllia*, *Paragoniastrea*, *Paramontastraea*, *Pectinia*, *Physophyllia*, *Platygyra*, *Trachyphyllia*

Famille Montastraeidae Yabe & Sugiyama, 1941

Genre *Montastraea*

Famille Oculinidae Gray, 1847

Genres *Oculina*, *Schizoculina*

Famille Oulastreidae Vaughan, 1919

Genre *Oulastrea*

Famille Plerogyridae Rowlett, 2020

Genres *Blastomussa*, *Nemenzophyllia*, *Physogyra*, *Plerogyra*

Famille Plesiastreidae Dai & Horng, 2009

Genre *Plesiastrea*

Famille Pocilloporidae Gray, 1840

Genres *Madracis*, *Pocillopora*, *Seriatopora*, *Stylophora*

Famille Psammocoridae Chevalier & L. Beauvais, 1987

Genre *Psammocora*

Scleractinia *incertae sedis :* genre *Solenastrea*

Conclusion

Au cours des deux dernières décennies, les analyses combinées de caractères morphologiques et moléculaires couplées à l'étude du développement embryonnaire ont conduit à de nombreux remaniements significatifs de la classification des scléractiniaires hermatypiques. Elles ont notamment permis de distinguer de nouvelles familles, d'établir les synonymies au niveau des noms de genres et d'espèces et de décrire de nouvelles espèces (QUECK *et al.,* 2023).

L'accessibilité à des marqueurs moléculaires de plus en plus nombreux ainsi que les progrès analytiques des méthodes phylogénétiques et l'échantillonnage d'un nombre plus important d'espèces incluant notamment des espèces de scléractiniaires azooxanthellés vivant en profondeur (les analyses de phylogénie moléculaire ont principalement porté sur les coraux hermatypiques) sont susceptibles d'être à l'origine d'autres classifications dans un proche avenir mais elles laissent également entrevoir l'espoir de voir dans un futur proche une classification stable de l'ordre des scléractiniaires.

Références

ALLOITEAU, J. (1952).- Embranchement des cœlentérés. *In* : J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris : 376-684.

ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., TERRANEO, T.I., CARAGNANO, A., BOUWMEESTER, J. & BENZONI, F. (2014a). Forgotten in the taxonomic literature: resurrection of the scleractinian coral genus *Sclerophyllia* (Scleractinia, Lobophylliidae) from the Arabian Peninsula and its phylogenetic relationships. *Syst. Biodiv*., doi: 10.1080/14772000.2014.978915

ARRIGONI, R., RICHARDS, Z.T., CHEN, C.A., BAIRD, A.H. & BENZONI, F. (2014b).- Taxonomy and phylogenetic relationships of the coral genera *Australomussa* and *Parascolymia* (Scleractinia, Lobophylliidae). *Contrib. Zool*., **83**, 195-215.

ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., CHEN, C.A., TERRANEO, T.I., BAIRD, A.H., PAYRI, C. & BENZONI, F. (2016a). Species delimitation in the reef coral *Echinophyllia* and *Oxypora* (Scleractinia, Lobophylliidae) with a description of two new species. *Mol. Phylogenet. Evol*., **105**, 146-159.

ARRIGONI, R., BENZONI, F., HUANG, D., FUKAMI, H., CHEN, C.A., BERUMEN? M.L., HOOGENBOOM, M., THOMSON, D.P., HOEKSEMA, B.W., BUDD; A.F., ZAYASU, Y., TERRANEO, T.I., KITANO, Y.G. & BAIRD, A.H. (2016b).- When forms meet genes: revision of the scleractinian genera *Micromussa*

and *Homophyllia* (Lobophylliidae) with a description of two new species and one new genus. *Contrib. Zool.,* **85**, 387-422.

ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., HUANG, D., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2017).-*Cyphastrea* (Cnidaria: Scleractinia: Merulinidae) in the Red Sea: phylogeny and a new reef coral species. *Invert. Syst*., **31**, 141-156.

ARRIGONI, R., BERUMEN, M.L., STOLARSKI, J., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2019).- Uncovering hidden coral diversity: a new cryptic lobophylliid scleractinian from the Indian Ocean. *Cladistics*, **35**, 301-328.

ARRIGONI, R., HUANG, D., BERUMEN, M.L., BUDD, A.F., MONTANO, S., RICHARDS, Z.T., TERRANEO, T.I., & BENZONI, F. (2021).- Integrative systematics of the scleractinian coral genera *Caulastrea*, *Erythrastrea* and *Oulophyllia*. *Zool. Scr*., **50**, 509-527.

ARRIGONI, R., STOLARSKI, J., TERRANEO, T.I., HOEKSEMA, B.W., BERUMEN, M.L., PAYRI, C., MONTANO, S & BENZONI, F. (2023). Phylogenetics and taxonomy of the scleractinian coral family Euphylliidae. *Contrib. Zool*., **92**, 130-171.

BARNES, R.S.K. & HUGHES, R.N. (1999).- *An introduction to marine ecology*. 3nd Edition. Blackwell Sciences Limited.

BENZONI, F., STEFANI, F., STOLARSKI, J., PICHON, M., MITTA, G. & GALLI, P. (2007).- Debating phylogenetic relationships of the scleractinian *Psammocora*: molecular and morphological evidences. *Contrib. Zool*., **76**, 35–54.

BENZONI, F., STEFANI, F., PICHON, M. & GALLI, P. (2010).- The name game: morpho-molecular species boundaries in the genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc*., **160**, 421–456.

BENZONI, F., ARRIGONI, R., STEFANI, F. & PICHON, M. (2011).- Phylogeny of the coral genus *Plesiastrea* (Cnidaria, Scleractinia). *Contrib. Zool.,* **80**, 231-249.

BENZONI, F., ARRIGONI, R., STEFANI, F. & STOLARSKI, J. (2012).- Systematics of the coral genus Craterastrea (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) and description of a new family through combined morphological and molecular analysis. *Syst. Biodiv*., **10**, 417-433.

BENZONI, F., ARRIGONI, R., WAHEED, Z., STEFANI, F. & HOEKSEMA, B.W. (2014).- Phylogenetic relationships and revision of the genus *Blastomussa* (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) with description of a new species. *Raffles Bull. Zool*., **62**, 358–378.

BOWEN, B.W., ROCHA, L.A., TOONEN, R.J. & KARL, S.A. (2013).- The origins of tropical marine biodiversity. *Trends Ecol. Evol*., **28**, 359-366.

BUDD, A.F. & STOLARSKI, J. (2009).-Searching for new morphological characters in the systematics of scleractinian reef corals: comparison of septal teeth and granules between Atlantic and Pacific Mussidae. *Acta Zool*., **90**, 142–165.

BUDD, A.F. & STOLARSKI, J. (2011).- Corallite wall and septal microstructure in scleractinian reef corals: comparison of molecular clades within the family Faviidae. *J. Morphol*., **272**, 66-88.

BUDD, A.F., ROMANO, S.L., SMITH N.D. & BARBEITO M.S. (2010).- Rethinking the phylogeny of scleractinian corals : a review of morphological and molecular data. *ICB*., **50,** 411-427.

BUDD, A.F., FUKAMI, H., SMITH, N.D., KNOWLTON, N. (2012).- Taxonomic classification of the reef coral family Mussidae (Cnidaria; Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc.*, **166**, 465-529.

CAIRNS, S.D. (1999).- Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Res. Bull*., **459**, 1-46.

CAPEL, K.C.C., LOPEZ, C., MOLTO-MARTIN, I., ZILBERBERG, C., CREED, J.C., KNAPP, I.S.S., HERNANDEZ, M., FORSMAN, Z.H., TOONEN, R.J. & KITAHARA, M.V. (2020).- *Atlantia*, a new genus of Dendrophylliidae (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia) from the eastern Atlantic. *PeerJ,* **8**, e8633.

CHEN, C.A., WALLACE, C.C. & WOLSTENHOLME, J. (2002).- Analysis of the mitochondrial 12S rRNA gene supports a two-clade hypothesis of scleractinian corals. *Mol. Phylogenet. Evol*., **23**, 137-149.

CHEVALIER, J.P. & BEAUVAIS, L. (1987).- Ordre des Scléractinaires. *In* : P.P. Grassé (ed), *Traité de Zoologie, Cnidaires, Anthozoaires*, Masson, Paris : 403-764.

CUIF, J.P., LECOINTRE, G., PERRIN, C., TILLIER, A. & TILLIER, S. (2003).- Patterns of septal biomineralization in Scleractinia compared with their 28S rRNA phylogeny: a dual approach for a new taxonomic framework. *Zool. Scr.,* **32**, 459–473.

CUIF, J.P. & DAUPHIN, Y. (2005).- The two-step mode of growth in the scleractinian coral skeletons from the micrometre to the overall scale. *J. Struct. Biol*., **150**, 319–331.

DANA, J. (1846).- United States exploring expedition during the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Zoophytes volume VII. Philadephia; C. Sherman.

DUNCAN, P.M. (1884).- Revision of the families and genera of the sclerodermic Zoantharia, Ed. & H., or Madreporaria (M. Rugosa) excepted). *Zool. J. Linn. Soc*., **18**, 1-204.

EDWARDS, H.M. & HAIME, J. (1857).- Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits volume 1 et 2. Paris : Librairie encyclopédique de Roret.

EDWARDS, H.M. & HAIME, J. (1860).- Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits volume 3. Paris : Librairie encyclopédique de Roret.

FLOT, J-F., BLANCHOT, J., CHARPY, L., CRUAUD, C., LICUANAN? W.Y., NAKANO, Y., PAYRI, C & TILLIER, S. (2011).- Incongruence between morphotypes and genetically delimited species in the coral genus *Stylophora*: phenotypic plasticity, morphological congruence, morphological stasis or interspecific hybridization? *BMC Ecol.,* **11**, 22.

FOURNIER, A. (2013).- *The story of symbiosis with zooxanthellae, or how they enable their host to thrive in a nutrient poor environment*. BioSciences Master Review, Ecole normale supérieure de Lyon.

FUKAMI, H., OMORI, M. & HATTA, M. (2000).- Phylogenetic relationships in the coral family Acroporidae, reassessed by inference from mitochondrial genes*. Zool. Sci*., **17**, 689–696.

FUKAMI, H., BUDD, A.F., PAULAY, G., SOLE-CAVA, A., CHEN, C.A., IWAO, K. & KNOWLTON, N. (2004).- Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature*, 427, 832-835.

FUKAMI, H., CHEN, C.A., BUDD, A.F., COLLINS, A., WALLACE, C., CHUANG, Y-Y., CHEN, C., DAI, C.F., IWAO, K., SHEPPARD, C. & KNOWLTON, N. (2008).- Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (Order Scleractinia, Class Anthozoa, Phylum Cnidaria). *PlosOne*, **3**, e3222.

GITTENBERGER, A., REIJNEN, B.T. & HOEKSEMA, B.W. (2011).- A molecularly based phylogeny reconstruction of mushroom corals (Scleractinia: Fungiidae) with taxonomic consequences and evolutionary implications for life history traits. *Contrib. Zool*., **80**, 107–132.

HUANG, D., MEIER, R., TODD, P.A. & CHOU, L.M. (2009).- More evidence for pervasive paraphyly in scleractinian corals: systematic study of Southeast Asian Faviidae (Cnidaria; Scleractinia) based on molecular and morphological data. *Mol. Phylogen. Evol*., **50**, 102-116.

HUANG, D., LICUANAN, W.Y., BAIRD? A.H. & KUKAMI, H. (2011).- Cleaning up the 'Bigmessidae': Molecular phylogeny of scleractinian corals from Faviidea, Merulinidae, Pectinidae and Trachyphylliidae. *BMC*, **11**, 37.

HUANG, D., BENZONI, F., FUKAMI, H., KNOWLTON, N., SMITH, N.D. & BUDD, A.F. (2014a).- Taxonomic classification of the reef coral families Merulinidae, Montastraeidae and Diploastraeidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc*., **171**, 277–355.

HUANG, D., BENZONI, F., ARRIGONI, R., BAIRD, A.H., BERUMEN, M.L., BOUWMEESTER, J., CHOU, L.M., FUKZAMI, H., LICUANAN, W.Y., LOVELL, E.R., MEIER, R., TODD, P.A. & BUDD, A.F. (2014b).- Towards a phylogenetic classification of reef corals: the Indo-Pacific genera *Merulina*, *Goniastrea* and *Scapophyllia* (Scleractina, Merulinidae). *Zool. Scr*., **43**, 531-548.

HUANG, D., ARRIGONI, R., BENZONI, F., FUKAMI, H., KNOWLTON, N., SMITH, N.D., STOLARSKI, J., CHOU, L.M. & BUDD, A.F. (2016).- Taxonomic classification of the reef coral family Lobophylliidae (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia). *Zool. J. Linn. Soc*., **178**, 436–481.

JANISZEWSKA, K., STOLARSKI, J., KITAHARA, M.V., NEUSER, R.D. & MAZUR, M. (2015).- Microstructural disparity between basal micrabaciids and other Scleractinia: new evidence from Neogene *Stephanophyllia. Lethaia*, **48**, 417–428.

JUSZKIEWICZ, D.J., WHITE, N.E., STOLARSKI, J., BENZONI, F., ARRIGONI, R., HOEKSEMA, B.W., WILSON, N.G., BUNCE, M. & RICHARDS, Z.T. (2022).- Phylo-geography of recent *Plesiastrea* (Scleractinia: Plesiastreidae) based on an integrated taxonomic approach. *Mol. Phylogenet. Evol*., **172**, 107469.

KERR, A.M. (2005).- Molecular and morphological supertree of stony corals (Anthozoa, Scleractinia) using matrix representation parsimony. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **80**, 543-558.

KITAHARA, M.V. (2011).- Morphological and molecular systematics of scleractinian corals (Cnidaria, Anthozoa) with emphasis of deep-water species. PhD thesis, James Cook University, Townsville, Australia.

KITAHARA, M.V., CAIRNS, S.D., STOLARSKI, J., BLAIR, D. & MILLER, D.J. (2010).- A comprehensive phylogenetic analysis of the Scleractinia (Cnidaria, Athozoa) based on mitochondrial COI sequence data. *PlosOne*, **5**, e11490.

KITAHARA, M.V., CAIRNS, S.D., STOLARSKI J. & MILLER, D.J. (2012a).-Deltocyathiidae, an early-diverging family of Robust corals (Anthozoa, Scleractinia). *Zool. Scr*., **42**, 201–212.

KITAHARA, M.V., STOLARSKI, J., CAIRNS, S.D., BENZONI, F., STAKE, J.L. & MILLER, D.J. (2012b).- The first modern solitary Agariciidae (Anthozoa, Scleractinia) revealed by molecular and microstructural analysis. *Invertebr. Syst*., **26**, 303–315.

KITAHARA, M.V., FUKAMI, H., BENZONI, F. & HUANG, D. (2016).- The new systematics of Scleractinia: integrating molecular and morphological evidence. *In*: S. Goffero & Z. Dubinsky (eds.), *The Cnidaria, Past, Present and Future.* Doi:10.1007/978-3-319-31305-4_4.

KITANO, Y.F., BENZONI, F., ARRIGONI, R., SHIRAYAMA, Y., WALLACE, C.C. & FUKAMI, H. (2014).- A phylogeny of the family Poritidae (Cnidaria, Scleractinia) based on molecular and morphological analyses. *PLoS One*, **9**, e98406.

KNOWLTON, N. (2001).- The future of coral reef. *PNAS*, **98**, 5419-5425.

LALLI, C.M. & PARSONS, T.R. (1995).- *Biological oceanography : an introduction*. UK Butterworth-Heinemann Limited, Oxford.

LE GOFF-VITRY, M.C., ROGERS, A.D., & BAGLOW, D. (2004).- A deep-sea slant on the molecular phylogeny of the Scleractinia. *Mol. Phylogenet. Evol*., **30**, 167-177.

LUZON, K.S., LIN, M.F., ABLAN LAGMAN, Ma.C.A., LICUANAN, W.R.Y., & CHEN, C.A. (2017).- Resurrecting a subgenus to genus: *Fimbriaphyllia* (order Scleractinia; family Euphylliidae,; clade V). *PeerJ*, **5**, e4074.

MARTIN-GARIN, B. & MONTAGGIONI, L. (2020).- *Coraux et récifs. Des origines à un futur incertain.* Presses Universitaires de Provence.

MATTHAI, G. (1928).- A monograph of the recent meandroid Astræidae. *Catalogue of the Madreporarian Corals in the British Museum (Natural History)*, **7**, 1-288.

MUSCATINE, L., GOIRAN, C., LAND, L., JAUBERT, J., CUIF, J.P. & ALLEMAND, D. (2005).- Stable isotopes (delta C-13 and delta N-15) of organic matrix from coral skeleton. *PNAS*., **102**, 1525-1530.

OKU, Y., IWAO, K., HOEKSEMA, B.W., DEWA, N., TACHIKAWA, H., KOIDO, T. & FUKAMI, H. (2020).- *Fungia fungites* (Linnaeus, 1758) (Scleractinia, Fungiidae) is a species complex that conceals large phenotypic variation and a previously unrecognised genus. *Contrib. Zool*., **89**, 188–209.

OKUBO, N. (2016).- Restructuring the traditional suborders in the order Scleractinia based on embryogenetic morphological characteristics. *Zool. Sci.,* **33**, 116-123. doi:10.2108/zs150094.

PINZON, J.H., & LAJEUNESSE T.C. (2011).- Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Mol. Evol*., **20**, 311-325.

PINZON, J.H., SAMPAYO, E., COX, E., CHAUKA, L.J., CHEN, C.A., VOOLSTRA, R. & LAJEUNESSE T.C. (2013).- Blind to morphology: genetics identifies several widespread ecologically common species and few endemics among Indo-Pacific cauliflower corals (*Pocillopora*, Scleractinia). *J. Biogeogr*., **40**, 1595-1608.

QUEK, Z.B.R., JAIN, S.S., RICHARDS, Z.T., ARRIGONI, R., BENZONI, F., HOEKSEMA, B.W., CARVAJAL, J.I., WILSON, N.G., BAIRD, A.H., KITAHARA, M.V., SEIBLITZ, I.G.L., VAGA, C.F. & HUANG, D. (2023). A

hybrid-capture approach to reconstruct the phylogeny of Scleractinia (Cnidaria: Hexacorallia). *Mol. Phylogenet. Evol*., 186, Article 107867. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107867

ROBERTS, C.M., McCLEAN, C.J., VERON, J.E.N., HAWKINS, J.P., ALLEN G.R., McALLISTER, D.E., MITTEREMEIER, C.G., SCHUELER, F.W., SPALDING, M., WELLS, F., VYNNE, C. & WERNER, T.B. (2002).- Marine biodiversity hotpsots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, **295**, 1280-1284.

ROMANO, S.L. & PALUMBI, S.R. (1996).- Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science*, **271**, 640-642.

ROMANO, S.L. & PALUMBI, S.R. (1997).- Molecular evolution of a portion of the mitochondrial 16S ribosomal =gene region in scleractinian corals. *J. Mol. Evol*., **45**, 397-411.

ROMANO, S.L. & CAIRNS, S.D. (2000).- Molecular phylogenetic hypotheses for the evolution of scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci*., **67**, 1043-1068.

ROWLETT, J. (2020).- *Indo-Pacific Corals*. Rowlett (self-published).

SCAPS, P. (2019).- *Coraux constructeurs de récifs des Caraïbes*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Biotope, Mèze.

SCAPS, P., ALLARD, G. & ADER, D. (2024).- *Indonésie : une incroyable biodiversité*. Imprimerie Depresse, Valence.

SCHMIDT-ROACH, S., MILLER, K.J., LUNDGREN, P. & ANDREAKIS, N. (2014).- With eyes wide open: a revision of species within and closely related to the *Pocillopora damicornis* species complex (Scleractinia; Pocilloporidae) using morphology and genetics. *Zool. J. Linn. Soc*., **170**, 1–33.

SCHUHMACHER, H. (1988).- Development of coral communities on artificial reef types over 20 years (Eilat, Red Sea). *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Townsville*, **3**, 379-384.

SEIBLITZ, I.G.L., VAGA, C.F., CAPEL K.C.C., CAIRNS, S.D., STOLARSKI J., QUATTRINI, A.M. & KITAHARA, M.V. (2022).- Caryophylliids (Anthozoa, Scleractinia) and mitochondrial gene order: insights from mitochondrial and nuclear phylogenomics. *Mol. Phylogenet. Evol.,* **175**, 107565.

SHEPPARD, C. (2021).- *Les récifs coralliens*. ChronoSciences, EDP Sciences.

SHEPPARD, C., DAVY, S. & PILLING, G. (2009).- *The biology of coral reefs*. Oxford University Press Inc. New York.

STEFANI, F., BENZONI, F., PICHON, M., CANCELLIERE, C & GALLI, P. (2007).- A multidisciplinary approach to the definition of species boundaries in branching species of the coral genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zool. Scr*., **37**, 71-91.

STOLARSKI, J. (2000).- Origin and phylogeny of Guyniidae (Scleractinia) in the light of microstructural data. *Lethaia*, **33**, 13–38.

STOLARSKI, J. (2003).- Three-dimensional micro-and nanostructural characteristics of the scleractinian coral skeleton: a biocalcification proxy. *Acta Paleontol. Pol*., **48**, 497-530.

STOLARSKI, J. & RONIEWICZ, E. (2001).- Towards a new synthesis of evolutionary relationshioships and classification of Scleractinia. *J. Paleont*., **75**, 1090-1108.

STOLARSKI, J., BOSSELINI, F.R., WALLACE, C.C., GOTHMAN, A.M., MAZUR, M., DOMART-COULON, I., GUTNER HOCH, E., NEUSER, R.D., LEVY, O, SHEMESH, A & MEIBOM, A. (2011).- A unique coral biomineralization pattern has resisted 40 million years of major ocean chemistry change. Sci. Rep., **6**, 27579.

SUMICH, J.L. (1996).- *An introduction to the biology of marine life*. 6th Edition, Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque.

TOOD, P. (2008).- Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc*., **83**, 315-337.

VADON, C. (2022).- *Les rusés des récifs*. Editions Quæ.

VAUGHAN, T.W. WELLS, J.W. (1943).- Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia:. In: Geological society of America special papers. Vol 44. New-York: Geological Society of America.

VERON, J.E.N. (1985).- New Scleractinia from Australian coral reefs. *Records of the Western Australian Museum*, **12**, 147-183.

VERON, J.E.N. (1986).- *Corals of Australia and the Indo-Pacific*. Angus & Robertson Publishers, London.

VERON, J.E.N. (1995).- *Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia*. University of New South Wales Press, Sydney.

VERON, J.E.N. (2000).- *Corals of the World*. Australian Institute of Marine Sciences, Townsville.

VERON, J.E.N. (2013).- Overview of the taxonomy of zooxanthellate Scleractinia. *Zool. J. Linn. Soc*., **169**, 485-508.

VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1976).- Scleractinia of Eastern Australia. Part I. Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser*., **1**, 1-86.

VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1980).- Scleractinia of Eastern Australia. Part III. Families Agariciidae, Siderastreidae, Fungiidae, Oculinidae, Merulinidae, Mussidae, Pectiniidae, Caryophylliidae, Dendro-phylliidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser*., **4**, 1-455.

VERON, J.E.N. & PICHON, M. (1982).- Scleractinia of Eastern Australia. Part IV. Family Poritidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser*., **5**, 1-159.

VERON, J.E.N., PICHON, M. & WJSMAN-BEST, M. (1977).- Scleractinia of Eastern Australia. Part II. Families Faviidae, Trachyphylliidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser*., **3**, 1-233.

VERON, J.E.N., & WALLACE, C.C. (1984).- Scleractinia of Eastern Australia. Part V. Family Acroporidae. *Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser*., **6**, 1-485.

WALLACE, C.C., CHEN, C.A., FUKAMI, H. & MUIR, P.R. (2007).- Recognition of separate genera within Acropora based on new morphological, reproductive and genetic evidence from *Acropora togianensis*, and elevation of the subgenus *Isopora* Studer, 1878 to genus (Scleractinia: Astrocoeniidae; Acroporidae). *Coral Reefs*, **26**, 231–239

WELLS, J.W. (1956).- Scleractina. *In*: R.C. Moore, R.C. (ed), *Treatise of Invertebrate Paleontology*, Lawrence, Geological Society of America and University of Kansas.

Les recherches sur les Bryozoaires actuels depuis la fondation de l'International Bryozoology Association

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Résumé

L'Association Internationale de Bryozoologie a été fondée en 1968 par un groupe international de 18 spécialistes. Depuis lors, la Bryozoologie s'est largement développée de par le monde chez les Bryozoologues paléontologues et néontologues, essentiellement parmi les systématiciens. Suivant les nations, le nombre des spécialistes était très inégal, les Bryozoaires fossiles ayant eu davantage la faveur des spécialistes. Les noms de plusieurs d'entre eux sont attachés à des progrès importants dans la connaissance de cet Embranchement.

Introduction

Au même titre que les spécialistes et les praticiens d'autres disciplines scientifiques, d'une technique de recherche, d'un groupe animal ou d'un matériel biologique déterminés, les chercheurs travaillant sur l'embranchement des Bryozoaires, qu'ils soient des zoologistes, des biologistes ou des paléontologues, ont éprouvé le besoin de se regrouper au sein d'une association thématique leur permettant de confronter leurs expériences et compétences qui ne pouvaient qu'être complémentaires, de s'informer mutuellement de l'évolution des connaissances dans leur domaine collectif et de nouer des collaborations. C'est dans un tel contexte que vit le jour l'International Bryozoology Association (IBA), à l'initiative d'un groupe interdisciplinaire de chercheurs professionnels, confirmés ou débutants, intéressés par l'étude des Bryozoaires, qui jeta alors les bases de l'association et décida de son nom, lors de sa première réunion organisée à Stockholm en 1965 ; cette ville avait été choisie étant donné que la Suède était l'un des pays qui avaient jusqu'alors compté un grand nombre de naturalistes spécialisés dans la systématique de ces organismes. Parmi les chercheurs présents figuraient les seize membres fondateurs (2 suédois, 1 danois, 4 britanniques, 1 hollandais, 1 allemand, 2 italiens, 2 américains, 3 français : Yves Gautier (zoologiste), Monique Labracherie et Jeannine Prudhomme (paléontologues)), tous travaillant effectivement sur les Bryozoaires. Depuis cette date, l'IBA a régulièrement organisé son congrès annuel tous les trois ans dans différentes villes universitaires du monde, sur les continents européen, américain et océanien, deux d'entre eux s'étant tenus en France (1974, 1989).

La fondation de l'IBA ayant juste précédé de quelques années (une dizaine) la célébration du centenaire de la Société zoologique de France (SZF) en 1976, il était tentant de faire se superposer ces deux évènements et de retracer l'essor de la Bryozoologie à l'occasion de l'évocation du dernier demi-siècle de la zoologie française. Le premier congrès international organisé par l'IBA, à l'université de Milan ee 1968 regroupait environ 55 participants ; les suivants ont réuni selon les cas entre 80 et 100 personnes. Des membres de la SZF y ont participé physiquement à partir de 1974. Les zoologistes français (tous parisiens et marseillais) qui ont appartenu à l'association ont été Geneviève Bobin, Yves Gautier, Jean-Georges Harmelin, Jean-Loup d'Hondt, Geneviève Lutaud, Isabelle Matricon, Marcel Prenant, Louis Redier, Simon Tillier ; une dizaine de paléontologues français (de Paris, de Bordeaux, de Pau et de Lyon) en ont également été membres. Françoise Bigey, Emile Buge, Louis David, André Debourle et Simone Pouyet, tous les cinq paléontologues, ont également un peu publié sur les Bryozoaires récents, ce qui témoigne de la perméabilité zoologie-paléontologie au sein des Bryozoologues et de l'incidence des connaissances en biologie sur la classification phylogénétique de ces organismes.

Les Bryozoaires ont été découverts par Guillaume Rondelet en 1555, et les premiers grands spécialistes de l'étude de ces organismes ont été Jean-Baptiste Lamarck, Félix Lamouroux, Henri Milne-Edwards et Fredrik Smitt. Par la suite, l'histoire de la Bryozoologie avait été marquée, avant la création de l'International Bryozoology Association, par la parution d'un certain nombre de publications historiques auxquelles les chercheurs actuels continuent à se référer, et notamment dans le domaine de la systématique et concernant les résultats scientifiques des grandes expéditions et des circum-navigations : celles du « Challenger » (George Busk), de la Siboga (Sidney Harmer), des navires successifs du prince Albert I de Monaco (Calvet), des navires océanographiques russes explorant les mers du nord de l'URSS (Augustovich Kluge) ou des Etats-Unis (Raymond Osburn), ou du « Travailleur » et du « Talisman » (Jules Jullien et Louis Calvet), prospectant les grands fonds au large des côtes du Golfe de Gascogne et du plateau continental européen. La classification du groupe avait progressivement été affinée, et il convient à cet égard et parmi d'autres de citer, en plus des patronymes précédents, les noms de Thomas Hincks, du duo franco-américain Ferdinand Canu et Ray Bassler, et de Lars Silén. Dans le domaine du développement des Bryozoaires, il convient de saluer les remarques études des deux précurseurs, Jules Barrois et Henri Prouho, le monument que représente la thèse de Louis Calvet qui plus de 120 ans plus tard représente toujours la « bible » des Bryozoologues, des travaux qu'ont complété entre 1900 et 1920 Seeliger, Silbermann, Kupelwieser et Pace-Clark. L'écologie des Bryozoaires d'eau douce était connue grâce aux recherches de Jules Jullien, Fritz Braem et George Allman. Progressivement, toutes les régions du globe ont été par la suite inventoriées, et il n'est évidemment pas question de mentionner ici la totalité de la littérature correspondante ; nous ne mentionnerons donc que les noms les plus prestigieux.

L'évolution des connaissances sur les Bryozoaires est assez comparable à celle qui a concerné un certain nombre d'autres groupes zoologiques, notamment d'invertébrés aquatiques. En rend compte le bulletin d'information que publie l'association depuis sa création ; il a initialement été annuel, puis est devenu trimestriel. Si la plupart des Bryozoologues ont été des systématiciens, un certain nombre d'entre eux, soit ne se sont pas limités à cette discipline, soit ont abordé les Bryozoaires sous différents aspects, incluant ou non la détermination et la classification des espèces. Nous terminerons cette évocation par un chapitre consacré à l'histoire de la bryozoologie et aux biographies de bryozoologues. Les ouvrages de référence évoqués étant devenus des « classiques », il ne nous a pas paru nécessaire de les rappeler ici et de rallonger inutilement ce texte.

La systématique des Bryozoaires actuels

La plupart des Bryozoologues sont des systématiciens, du matériel actuel et/ou fossile, et curieusement très peu d'entre eux se sentent concernés par l'étude des différents aspects de la biologie de ces organismes, sauf à la rigueur et parfois leur écologie. On peut supposer qu'ils sont en priorité motivés toute leur vie (ce qui n'est le cas des biologistes qu'en début de leur carrière) par la perspective de voir leur nom associé pour la postérité à ceux des nouvelles espèces qu'ils auront décrites.

Nous distinguerons dans ce chapitre : 1°) les auteurs qui ont été de simples déterminateurs de collections, occasionnellement ou à l'occasion d'une étude géographique et parfois exhaustive d'une région déterminée du globe, pratiquant donc la systématique d'inventaire ; 2°) ceux qui se sont intéressés aux bases de la classification du groupe et à la mise en application des nouveaux critères, notamment fondés sur la structure et la biologie des organismes, qu'ils aient ou non également pratiqué par ailleurs la systématique d'inventaire.

A – Les déterminateurs

Parmi les déterminateurs, il convient aussi d'opposer ceux qui ont identifié de petites collections réunies localement, voire des récoltes isolées, de ceux qui ont réalisé des études d'ampleur, consacrées à la révision taxinomique d'un taxon, à la rédaction d'une faune, à l'étude de la biodiversité en Bryozoaires d'un vaste secteur géographique, à un inventaire de la richesse d'un musée ou à celle d'un milieu naturel et fondé essentiellement sur les caractéristiques du biotope,

qu'il soit littoral ou profond, consécutif à un programme de recherche ou à une campagne océanographique.

1 – Révisions de taxons d'ampleur : Bryozoaires Cheilostomes lunilitiformes, parfois libres (P. L. Cook, E. Hakanson, G. C. Cadée), familles de Cheilostomes à zoariums et structures zoariales aberrantes (P.L. Cook, J. Chimonides), nombreuses familles d' « Anascina » (S. et Sh. Mawatari), Cyclostomes Tubuliporiformes et Cribrimorphes méditerranéens (J. G. Harmelin), Cténostomes (J.-L. d'Hondt), Phylactolaemates (Wood & Okamura).

2 – Révisions de taxons spécialisées : elles concernent de nombreux genres et familles, aussi n'en donnerons-nous ici que quelques exemples : Bugulidae (J. S. Ryland), *Turbicellepora* (P. J. Hayward), *Parasmittina* (J. & D. Soule). Masato Hirose s'efforce de concilier chez les Cténostomes les systématiques à supports simultanément phénotypique et moléculaire.

3 – Rédaction de faunes détaillées, malheureusement peu nombreuses : Françaises (M. Prenant et G. Bobin, parue juste avant la fondation de l'IBA), Britanniques (J. S. Ryland et P. J. Hayward), Belgo-néerlandaises (De Blauwe).

4 – Biodiversité régionale : ces études ont aussi souvent concerné des réactualisations d'inventaires locaux : Galice et péninsule ibérique (E. Fernandez Pulpeiro, O Reverter Gil, J. Souto Derungs), Roscoff (O. Reverter Gil, J.-L. d'Hondt) sud de l'Espagne (M. Zabala), mais aussi de vastes territoires : Nouvelle-Calédonie (d'Hondt et Gordon), Nouvelle-Zélande (D. Gordon), Turquie (I. Ünsal et J.-L. d'Hondt), Mer Egée (P. J. Hayward), Côtes du Maghreb (J.-L. d'Hondt, D. Ben Ismaïl et Rakia Ayari) et d'Afrique Noire (P. L. Cook, P. J. Hayward, J.-L. d'Hondt, Açores (Berning), Alaska (M. Dick), Antilles et Guyane française (J.-L. d'Hondt), différents secteurs des côtes des USA (Winston), Antarctique (H. Moyano, P. J. Hayward), Chine (Liu Xixing). Elles ont pu donner lieu à l'établissement de listes géographiques les plus exhaustives possible d'espèces, pour la Méditerranée (A. Rosso) ou pour la péninsule ibérique (M. Zabala, E. Fernandez Pulpeiro, O. Reverter Gil, J. Souto Derungs).

5 – Inventaires muséologiques ; parmi eux nous citerons, sous la plume des différents auteurs, ceux de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire (J.-L. d'Hondt), du Museum of Natural History de Londres, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, du Muséum de Zoologie des Invertébrés de `Perm, ou du matériel réuni par différents collecteurs (Voigt, Ellis, Lesueur, Milne-Edwards, Ortman) ; certains inventaires ont été à l'origine de nombreuses mises en synonymie (Lamarck, Lamouroux).

6 – Espèces caractéristiques de milieux littoraux, lagunaires et saumâtres (J. Winston, J.-L. d'Hondt, A. Occhipinti Ambrogi)

7 – Faunes des milieux profonds, bathyaux et abyssaux : dans l'Atlantique (J.-L. d'Hondt, P. J. Hayward), l'océan Indien (L. David, S. Pouyet, J.-L. d'Hondt, P. J. Hayward), les mers du nord de l'URSS (A. Grischenko), la région de Clipperton (A. Grischenko & all.). Cet ensemble de travaux a révélé l'existence d'une faune spécifique, présentant de nouveaux types d'organisation tant chez les Cténostomes que les Cyclostomes et les Cheilostomes, caractérisés par des zoariums fins et allongés, de petite taille, le plus souvent dressés, peu calcifiés, des ports coloniaux originaux, fixés sur des substrats minuscules

8 – Divers. Quelques auteurs ont mentionné des introductions d'espèces (J. S. Ryland, A. Occhipinti Ambrogi, J.-L. d'Hondt, D. Gordon), d'autres ont attiré l'attention sur des taxons pouvant être considérés comme des fossiles vivants (Winston), ou sur l'incubation et les soins parentaux selon les taxons (A. Ostrowsky).

B – Les réviseurs de la classification générale des Bryozoaires

Jusqu'aux années 1970, la systématique des Bryozoaires était essentiellement basée sur des caractères morphologiques et minéralogiques : l'étude de l'exosquelette, la seule d'ailleurs qui puisse être utilisée par les paléontologues ; forme de l'orifice et son dispositif d'occlusion, morphologies zoariale et zoéciale, composition chimique de l'exosquelette, aspect des dispositifs d'incubation lorsqu'ils étaient connus. Sur quelques points seulement ont été pris en considération des critères systématiques apportés par les « parties molles » des organismes, comme le nombre des tentacules ou la présence d'un gésier, qui ne caractérise qu'un petit nombre de familles distribuées dans l'ensemble des Bryozoaires. La diversité des types larvaires et morphogénétiques n'avait pas encore fait l'objet d'interprétations synthétiques.

L'intérêt de la connaissance de l'anatomie musculaire et de l'ordre d'apparition des muscles durant le développement, compris dans les années 1950 par l'américain John Soule, a fait l'objet d'une partie des travaux de l'allemand Diethard Jebram autour de 1970. Les données ainsi obtenues ont permis de préciser différents points de la classification des Bryozoaires, en rapprochant ou écartant phylogénétiquement différents taxons. Depuis quelques années, l'étude spécifique de la musculature est revenue en honneur grâce à des techniques de coloration spécifique très prometteuses dont on peut attendre de très utiles informations (Wassenbach, Schwaha) pour compléter les affinités potentielles. La découverte de la diversité des modèles larvaires et des types de métamorphoses qui caractérise l'ensemble des Bryozoaires a permis d'envisager la création de nouvelles subdivisions et de préciser différentes affinités (d'Hondt).

Le développement et la morphogenèse des Bryozoaires

A l'origine, ce domaine de recherche avait presque exclusivement été l'apanage de chercheurs français ; en effet, Jules Barrois, Henri Prouho et Louis Calvet ont effectué entre 1877 et 1900 les premières observations anatomiques et histologiques à l'époque de la mise en œuvre des colorants topographiques et cytologiques. Le relais, durant les quinze années suivantes, fut pris par trois auteurs germanophones, Kupelwieser, Seeliger, Silberman, et une collègue américaine, Pace-Clark. Il fallut attendre l'essor de la microscopie électronique à transmission pour que deux équipes de recherche, l'une française (J.-L. d'Hondt), l'autre américaine (R. L Zimmer et R. M. Woollacott) reprennent le sujet selon deux optiques différentes. En France, il s'agissait d'étudier le plus grand nombre de modèles morpho-anatomiques différents, aux points de vue cytologique et de dynamique de la métamorphose de la façon la plus exhaustive possible ; aux Etats-Unis, l'objectif était d'étudier très complètement un modèle donné pouvant servir de référence ; des comparaisons avec deux autres modèles larvaires ont été par la suite et pour comparaison confiés à leurs collaborateurs et élèves (S. A. Stricker, G. C. Reed, P. A. Cloney). Parallèlement, au Danemark, Claus Nielsen s'intéressait aux larves d'Entoproctes et de Cyclostomes, mais n'a que peu usé de la microscopie électronique à transmission ; avec sa collègue K. Worsaae, il a ensuite découvert les larves paracyphonautes et les particularités de leur anatomie. Deux classifications des types larvaires ayant beaucoup de points communs ont été publiées indépendamment à quelques mois d'intervalle en 1977, l'une par d'Hondt, l'autre par Woollacott et Zimmer un peu moins précise.

Ces ensembles d'observations ont permis (d'Hondt, différents travaux depuis 1977) de prendre en considération les caractères larvaires et morphogénétiques dans l'établissement d'une classification phylogénétique réactualisée des Bryozoaires. Le polyphylétisme des Cténostomes a ainsi été révélé, et différentes nouvelles catégories systématiques ont ainsi été définies (ordres, familles, genres, etc.). Les recherches entreprises en embryologie par divers auteurs, mettant en évidence chez d'autres embranchements de Métazoaires des phénomènes d'apoptose, des nécroses préprogrammées de cellules présomptives d'organes larvaires, l'existence de gènes homéotiques et de prédétermination et de cellules-souches totipotentes, exprimant et concrétisant des prédéterminations génétiques, ont été extrapolées aux Bryozoaires et ont expliqué les différences morpho-anatomiques existant entre les types larvaires et les modèles organogénétiques spécifiques correspondant à chacun de ces types respectifs. Aussi, une nouvelle systématique générale des

Bryozoaires a-t-elle à nouveau été proposée, intégrant l'ensemble de l'embranchement et la totalités des caractères diagnostiques utilisables ; les Cténostomes, qui ne comportent qu'environ 300 espèces, constituent finalement un buissonnement de multiples lignées évolutives aux caractères discriminatifs larvaires et imaginaux bien caractérisés, alors que les Cheilostomes qui regroupent près de 90% des Bryozoaires actuels constituent un taxon beaucoup plus homogène, probablement seulement diphylétique.

D'Hondt a montré que la ponte larvaire était en corrélation avec l'émission de neurosécrétions, pouvait être provoquée, et que des paramètres du milieu variant pour chaque espèce induisaient ou non la métamorphose ; il a également tenté d'obtenir des réagrégations de larves à partir de cellules larvaires dissociées et testé les capacités de larves endommagées à se reproduire. Dyrynda a montré que chez certaines espèces aux moins les zoécies pouvaient être soit mâles, soit femelles, et a entrepris une étude de la placentation. Celle-ci a été reprise par Ostrowsky dans le contexte de ses travaux sur le développement des ovicelles, qui, selon les cas, procède d'un ou de deux primordiums émis par l'autozoécie parentale.

La reproduction par l'intermédiaire de nautozoïdes observée par Wood & coll. chez les *Hislopia* est un nouveau mode de reproduction asexuée chez les Bryozoaires d'eau douce, puisque certains autres Cténostomes émettent des formes de résistance, les hibernacles, tandis que les Phylactolaemates élaborent, surtout mais pas seulement en mauvaise saison, des structures propageant l'espèce dans le temps et dans l'espace, les statoblastes. Mais les nautozoïdes sont formés à l'extrémité des ramifications zoariales, tandis que les statoblastes et les hibernacles sont différenciés à l'intérieur de la zoécie parentale. Il serait intéressant de rechercher le primordium de ces nautozoïdes, sous forme probablement d'un épithélium particulier et présentant des cellules indifférenciées, dans leurs zoécies-mères terminales des séries zoéciales des Hislopiidae.

Biologie fonctionnelle, physiologie, structure et modèle organique des Bryozoaires

Différents aspects en ont été abordés, mais seulement par un petit nombre d'auteurs, peut-être en raison de la petite taille de ces organismes et la présence d'un exosquelette qui limitent les possibilités d'interventions chirurgicales quand elles n'entrainent pas l'écrasement du matériel biologique.

L'anatomie du système nerveux des Bryozoaires, la structure des ganglions, les synapses, ont été décrits par Dennis Gordon et par d'Hondt, tandis que Geneviève Lutaud entreprit d'abord des études cytologiques sur le bourgeonnement et la reproduction asexuée ; grâce à des colorations temporaires et fugaces, qu'il fallait immédiatement prendre en photo à un moment précis, elle a ensuite montré la complexité et l'originalité du système de filaments nerveux parcourant l'ensemble de la zoécie adulte du Bryozoaire. Les recherches anatomiques de Santaga ont porté sur le système nerveux larvaire, et celles de Schwaha plus spécialement sur les nerfs sérotoninergiques. Peu avant le centenaire de la Société zoologique de France, et c'est la raison pour laquelle elle est citée ici, leur collègue Geneviève Bobin avait étudié le complexe rosette-funicule, agent de la colonialité des Bryozoaires, et un certain nombre d'aspects biologiques, dont la régération polypidienne après nécrose du polypide préexistant. La nécrose polypidienne, d'un double point de vue fonctionnel et cytologique, a fait l'objet de recherches de Dennis Gordon. Gruhl s'est intéressé à l'histologie du mésoderme. Enfin, la mise en évidence sporadique d'un gésier, dans des familles très disséminées chez les Bryozoaires et sans grandes affinités entre elles, a suscité l'intérêt de D. Gordon et de P. Schäfer ; le déterminisme d'un telle particularité anatomique nécessite d'être abordé d'un pont de vue génétique (présence co-partagée d'un gène déterminant ?) et déborde du simple point anatomique. L'étude anatomique de plus en plus fine de la musculature autozoéciale a à la fois été intéressante en elle-même que pour ses apports dans la copréhension de la phylogénie des Bryozoaires (Jebram, Wassenbach).

Les méthodes d'électrophorèse des systèmes enzymatiques ont été utilisées par différentes équipes. Au sein du laboratoire dirigé par John Ryland à l'université de Swansea, différents chercheurs britanniques (John Thorpe, John Ryland) ont étudié de plus en plus finement sur

différents types de gels de migration, mais ne matérialisant que quelques bandes, la présence ou l'absence d'allèles pour différencier des espèces supposées phylogénétiquement proches. D'Hondt a agi de même, mais en utilisant un modèle de substrat différents, les gels de migration à gradient de porosité, permettant la révélation de nombreuses bandes enzymatiques, mais faisant obstacle aux interprétations génétiques. Cette approche lui a permis de s'intéresser aux spectres spécifiques des différentes espèces, mais aussi aux différences dans les profils enzymatiques déterminés par les effets de stress et les facteurs du milieu, aux variations clinales ainsi révélées sur de grandes longueurs des côtes européennes, aux ruptures de ces variations en fonction d'une barrière écologique ou géographique ou d'une insularité qui interrompt ces continuités, et s'est attaché à différencier deux catégories de systèmes enzymatiques : ceux qui expriment des différences en fonction des paramètres du milieu ambiant, et ceux qui ont une signification systématique et phylogénétique. Une élève de John Ryland, Joanne Porter, a poursuivi ce programme par une approche moléculaire, développant une étude électrophorétique des acides nucléiques dont elle a montré l'intérêt systématique ; elle s'est également penchée sur d'autres aspects de la biologie des Bryozoaires, dont la variabilité du nombre des tentacules, sujet qui a également intéressé J. P. Thorpe. Des méthodes comparables ont permis d'identifier des espèces cryptiques au sein de certains complexes spécifiques (L. M. Vieira, K. H. Fehlauer-Ale) et d'améliorer de ce fait certains points de la phylogénie des Bryozoaires (Waeschenbach). De nombreux autres auteurs ont voulu utiliser les méthodes de la phylogénie moléculaire pour améliorer la compréhension de l'évolution des Bryozoaires, mais souvent en partant de postulats erronés ou d'interprétations fautives trouvées dans la littérature et considérés comme des postulats, et généralement sans connaitre ni le développement ni l'anatomie des Bryozoaires, ce qui rend leurs conclusions hautement douteuses. Walker a publié sur la composition et la fonction des secrétions larvaires intervenant lors de la métamorphose. Judith Winston a consacré une partie de ses recherches à la description et à la signification de différentes structures : l'anatomie digestive, les aviculaires, des espèces interprétées comme fossiles vivants.

Les auteurs ont considéré, pendant plusieurs générations, que la présence d'un épistome était une caractéristique des Phylactolaemates. Les recherches de Schwaha ont montré que ce qui était en fait caractéristique était la présence d'un organe particulier, probablement sensoriel, à l'emplacement correspondant, et qui pouvait se présenter sous différents aspects, soit somme une languette (ce qui pourrait correspondre à un état primitif), soit comme une plage ciliée. Ce qui importe donc, c'est de montrer quelle est la signification de cet organe absent chez les « ex-Eurystomes » et qu'elle est sa fonction, probablement en relation avec la biologie spécifique de ces organismes.

Des chimistes se sont intéressés à la composition chimique des Bryozoaires et notamment aux molécules pouvant intervenir en pharmacologie, dont des alcaloïdes. Ils y ont notamment révélé l'existence d'une lactone mobilisatrice de la protéine kinase et aux propriétés antitumorales, la Bryostatine (Pettit, Da Silva). L'allergie dite du « Dogger Bank » due à la manipulation de Bryozoaires (essentiellement du genre *Alcyonidium*), et dont les symptômes peuvent soit apparaître rapidement, soit seulement au bout de plusieurs années selon les individus, serait provoquée au moins en partie par l'ion diméthyl-sulfonium que contiennent leurs tissus (Bonnevie, Carle, Christophersen, Newhouse, Turk), mais celui-ci n'en est probablement pas la seule cause. Celle pathologie cutanée déterminant l'apparition d'un eczéma de contact. Aucune étude récente n'a été réalisée sur cette affection qui nécessiterait un regain d'intérêt.

Les Bryozoaires constituent un exemple type d'organismes chez lesquels l'étude paléontologique est indissociable de la connaissance zoologique, et nombreuses depuis les travaux de Canu et Bassler sont les études dont les apports en matière de zoologie ont été de précieux adjuvants pour le paléontologue. Ainsi le paléontologue britannique Paul Taylor et sa collègue allemande Priska Schäfer

ont-ils pu retrouver dans du matériel fossile montrer des caractères précédemment identifiés chez les formes actuelles et confirmer des parentés phylogénétiques.

L'écologie des Bryozoaires

De telles études ont été menées sur les Bryozoaires d'eau douce comme sur les espèces marines et saumâtres. Sur ces dernières, les observations majeures sont dues à des auteurs japonais (I. Ito, M. Toriumi, S. Oda), nord-américains (T. Wood), luxembourgeois (Jos. Massard et Gaby Geimer), italiens (I. Tattichi-Vigano) et autrichiens (E. Wöss), qui ont montré les exigences spécifiques de différentes espèces. Un certain nombre de travaux ont concerné l'espèce invasive d'origine américaine qui envahit progressivement l'Europe occidentale, *Pectinatella magifica*, pour la première fois trouvée en France, dans les Vosges, autour de 1995 (d'Hondt et Condé) et qui se rencontre depuis lors sur une grande partie du territoire français ; sa distribution a notamment été étudiée par J.-P. Mignot et P. Notteghem.

En milieu marin, les exigences de l'espèce invasive *Tricellaria inopinata*, initialement décrite de Venise, ont été étudiées par J.-L. d'Hondt et A. Occhipinti Ambrogi ; cette espèce a, ces dernières années, gagné une grande partie du littoral ouest-européen et a été observée en Tunisie. Les paramètres des faciès à Bryozoaires des deux côtés de l'isthme de Panama ont fait l'objet de recherches privilégiées de J. Jackson et de ses collaborateurs.

Bien souvent, nos connaissances sur l'écologie des espèces ne concernent que les préférences ou les exigences de chacune d'entre elles, donc leur écologie, tandis que leur synécologie se contente de l'établissement de listes d'espèces aptes à coloniser tel ou tel milieu. Bien peu de ces travaux impliquent l'expérimentation ou la mesure et les limites vitales des paramètres de terrain, et se contentent de l'apport d'observation souvent réalisées *in situ*.

La phylogénie des Bryozoaires

Ce problème est abordé de façon récurrente par les Bryozoologues, mais essentiellement par des paléontologues sur des caractères de structure de l'exosquelette. En biologie, les enseignements apportés par les modalités du développement ont été utilisées par d'Hondt et différentes études de phylogénie moléculaire ont été proposées, avec parfois des interprétations contradictoires, voire complètement différentes des résultats acquis par d'autres méthodes, et elles ne concernent par ailleurs que des secteurs très précis et limités de la classification des Bryozoaires. Il est pratiquement acquis que chez les Cténostomes comme chez les Cheilostomes les taxons les plus primitifs étaient des espèces unisériées, à zoécies plus ou moins en forme de raquettes et disposées en chaînes (dont les premières connues ont été les *Pyriporopsis*, décrite par Taylor), et que les Pseudomalacostèges se situaient très vraisemblablement à la base des Cheilostomes à larves non-cyphonautes, et que l'évolution des Ascophorina traversait les stades successifs définis et nommés par Gordon en 1984, mais de nombreuses lacunes subsistent. En particulier, on ne sait pas encore sur quelles grandes lignées in convient de greffer le genre *Aetea* et les Scrupariines.

Ouvrages généraux sur les Bryozoaires

Parmi les ouvrages généraux concernant les Bryozoaires, nous distinguerons entre ceux : de présentation traditionnelle, à l'usage essentiellement les uns des biologistes, les autres des systématiciens, et des manuels modernes de détermination, à l'usage essentiellement des naturalistes de terrain, où les généralités sont plus restreintes et où les descriptions sont accompagnées d'illustrations en couleur facilitant la détermination ; mais ils ne sont pas tous exhaustifs et l'ensemble des espèces n'y est pas toujours pris en compte.

A – Manuels de biologie

John Ryland est l'auteur de plusieurs ouvrages généraux abordant l'ensemble des aspects de la biologie des Bryozoaires (Polyzoa, 1967 ; Bryozoans, 1970 ; Physiology and ecology of marine

bryozoans, 1976) et qui constituent des manuels fondamentaux de référence. Certains points ont été plus particulièrement développés dans le traité collectif « Biologie of Bryozoans » coordonné par Robert Woollacott & Russell Zimmer en 1977. Les chapitres du livre de Frank McKinney et Jeremy Jackson paru en 1989 concernent surtout différents aspects de l'évolution des Bryozoaires. Ceux de l'ouvrage de Jean-Loup d'Hondt (2015) sont consacrés aux progrès récents dans la connaissance de la biologie et du développement des Bryozoaires et aux aspects prometteurs dont l'étude serait à entreprendre dans la foulée. Emmy Wöss a dirigé un ouvrage collectif (Moostiere) spécifiquement consacré aux recherches sur les Phylactolaemates.Les ouvrages faunistiques sur les Bryozoaires des côtes britanniques publiés de 1979 à 1999 par Peter Hayward et John Ryland comportent une première partie très développée de généralités sur les Bryozoaires.

De gros manuels d'enseignement ont été respectivement rédigés par Hugo Moyano et Richard Boardman et sont destinés à un public d'étudiants universitaires.

Des répertoires bibliographiques sont dus à Gianpietro Braga & Franco Finotti, pour la bibliographie antérieure à 2006, et pour les hommages *in memoriam* aux Bryozoologues disparus avant 2015 à Jean-Loup d'Hondt, Christian Bange, Patrick Wyse-Jackson et Mary Spencer-Jones.

B – Ouvrages classiques de détermination à l'usage des professionnels

La faune britannique en quatre volumes de Hayward et Ryland, dont certains ont été réédités avec des compléments, constitue une base de travail irremplaçable concernant les espèces de l'Europe tempérée ; les descriptions ne sont pas toujours aussi complètes que dans la faune de France de Prenant et Bobin (1956, 1966), mais elles sont plus précises sur différents points et la présentation est plus moderne. Différentes monographies ont été consacrées à différentes régions du globe : Bryozoaires de Nouvelle-Zélande (Gordon), de Nouvelle-calédonie (Gordon & d'Hondt), de Chine (Liu Xixing), des îles Salomon (Tilbrook), des côtes ouest- et sud-africaines (Cook & Hayward). Certains d'entre eux sont surtout des catalogues de répartition, comme ceux de Rosso (Italie), ou de Reverter-Gil et Fernandez-Pulpeiro d'une part sur les Bryozoaires de Galice, d'autre part sur les espèces du pourtour de la péninsule ibérique. L'ouvrage publié par d'Hondt (1983), consacré aux Cténostomes du globe, a dû être réactualisé une quarantaine d'années plus tard, tant les connaissances avaient progressé dans l'intervalle.

C – Manuels de terrain.

Ces manuels, moins austères que les précédents, s'en distinguent par la qualité de leurs illustrations en couleur et attirent essentiellement l'attention sur les détails observables *in vivo*. Ils ont notamment trait aux espèces européennes récoltées par les plongeurs (Frédéric André & al.), ou aux espèces côtières des Pays-Bas (Hans de Blauwe) ou des îles britanniques (Joane Porter).

L'histoire de la Bryozoologie et les Bryozoologues

L'histoire de la Bryozoologie a été longtemps délaissée, limitée aux notices biographiques rédigées à la mémoire de collègues disparus. Le promoteur des études historiques sur ces organismes a été le Britannique Leslie Pitt qui, en 1961, publia le travail fondateur dans cette discipline, en privilégiant évidemment les informations sur les chercheurs de son propre pays. Les cinq volumes des « Annals of Bryozoology » édités depuis 2002 par le Trinity College de Dublin sous la double direction de Patrick Wyse Jackson et de Mary Spencer Jones ont renfermé à la fois des notices biographiques individuelles sur différents bryozoologues, hommes et femmes, décédés, des anciens comme des récents, des histoires de bryozoologies nationales, régionales ou d'instituts et d'université, ou encore des textes sur l'histoire et l'évolution des connaissances sur différents problèmes passés et actuels concernant ce matériel biologique.

Par ailleurs en dehors de ce cadre, des collègues et amis ont continué à publier des hommages indépendants à la mémoire de grands noms de la bryozoologie aujourd'hui disparus, dont certains uniquement dans le bulletin intérieur de l'association. Pratiquement tous les anciens comme les contemporains, qu'ils aient été des spécialistes célèbres ou des figures moins connues de l'étude

des Bryozoaires se sont ainsi vus consacrer au moins une notice selon l'une ou l'autre de ces formes, parfois seulement d'une ou de deux pages, parfois beaucoup plus longue. Mais ces études ne retracent souvent que la carrière chronologique des chercheurs, ou ils énumèrent leurs publications, mais ne s'intéressent généralement pas aux faits précis qui ont déterminé le choix de leur matériel biologique d'étude ni de leur sujet de recherche, comment ils ont été conduits à infléchir leurs travaux dans une direction donnée ni ce qui les a amenés aux conclusions qu'ils ont publiées.

Il n'est pratiquement plus aucune contrée qui n'ait échappé aux investigations et au zèle des bryozoologues, même si certaines d'entre elles sont beaucoup mieux connues que d'autres d'un point de vue systématique, ayant fait l'objet d'un effort de prospection intensif. Certaines régions ont tellement focalisé les recherches d'un ou de quelques chercheurs que leur faune en Bryozoaires est considérée comme connue de façon pratiquement exhaustive : régions de Roscoff, de la Galice, de Marseille, Tunisie, mer Adriatique, Mer Rouge, Floride, Nouvelle-Zélande. D'autres n'ont fait l'objet que de récoltes encore limitées, parfois pour des motifs politiques ou par manque d'intérêt : îles anglo-normandes, Libye, abords de certaines îles indonésiennes, archipels atlantiques. Ces régions entreront dans l'histoire dès que de bonnes volontés se manifesteront pour leur prospection. De même ne semblent guère passionner beaucoup de chercheurs les champs disciplinaires qui gravitent autour du développement des Bryozoaires, ainsi que les capacités cellulaires mophogénétiques et l'endocrinologie qui permettraient d'aborder sur un nouveau matériel un certain nombre de points fondamentaux auxquels les biologistes actuels sont très sensibilisés.

Perspectives

Il est légitime d'espérer des jeunes bryozoologues d'aujourd'hui la poursuite de travaux de leurs ainés, et notamment des progrès en systématique d'inventaire, concrétisés par la découverte d'espèces nouvelles, tant par la prospections de biotopes inexplorés que suite au démembrement de complexes préexistants d'espèces cryptiques.

Mais il faut surtout souhaiter un affinement de la systématique phylogénétique des Bryozoaires, par emploi des méthodes moléculaires dont il convient de ne pas surévaluer les apports, mais surtout grâce aux études morphogéniques, et aux études génétiques qui leur sont corollaires en conditionnant les accidents pré-programmés survenant au cours du développement embryonnaire, de la structure larvaire, et du mode de métamorphose qui en découle. L'évolution des connaissances sur l'évolution des Bryozoaires dépendra beaucoup, d'une part d'une étude fine de la polyembryonie au regard de la simple embryogenèse traditionnelle chez les Cyclostomes, et des mécanismes qui y sont liés. D'autre part des processus qui sont à l'origine du télescopage des différentes phases du développement chez les Phylactolaemates. Enfin de l'étude du développement chez les groupes systématiques originaux chez lesquels elle est encore mal connue (Cheilostomes lunulitiformes, nombreuses familles « mineures » de Cténostomes, Scruparines, Pachyzoontidae), sinon inconnue (Aeteidae, Cténostomes perforants), permettra d'éclaircir les points demandant confirmation. Et de rectifier des observations déconcertantes et peut-être erronées (Thalamoporellidae).

Parmi les aspects mal connus de la biologie des Bryozoaires figurent le déterminisme humoral de la formation des corps bruns, de la dégénérescence polypidienne, de la formation d'un nouveau polypide et de la dissociation de son ébauche initiale en deux vésicules, l'une demeurant à vocation ectodemique, l'autre acquérant des capacités endodermiques. Les mécanismes de la formation du mésoderme, avec l'identification du blastomère dont il dérive, les tout premiers stades de sa formation, les causes génétiques de la disparition des initiales endodermiques chez la plus grande partie des lignées phylogénétiques de Bryozoaires, restent à éclaircir. L'explication de beaucoup de ces phénomènes, comme les apostoses, est liée fondamentalement liée à l'étude des gènes, des délétions chromosomiques, peut-être à leurs recombinaisons. Et ensuite à leur expression par voir humorale. D'une façon générale, les capacités des cellules épidermiques dans leur totalité, et celles de certaines parties bien délimitées de l'épiderme, constituent à elles seules des champs d'exploration riches de perspectives. Tout comme, d'un point de vue cytologique et fonctionnel, l'évolution des chimères créées tant entre larves mono- ou hétérospécifiques, et le devenir des larves

dont les cellules ont été artificiellement dissociées. Une autre thématique à mener expérimentalement est l'étude des facteurs externes provoquant la ponte larvaire et le début de la métamorphose. Il est enfin curieux qu'il n'existe aucun centre nerveux chez les larves de Cyclostomes, alors que sa présence serait hautement plausible, mais sous une autre forme ; et une telle constatation implique la recherche d'une minime et discrète condensation nerveuse, qui pourrait alors remplacer ce ganglion ou au moins y suppléer.

Conclusion : le modèle « Bryozoaires »

En définitive, comment en cette fin du premier quart du XXIe siècle peur-on définir simplement et globalement le modèle « Bryozoaires » ? En fait celui-ci ne peut fondamentalement se comprendre qu'à partir de l'étude des larves, puisque celles-ci

Déterminent le type de métamporphose et, au moins chez les Cheilostomes non-Malacostèges, la morphologie tant des zoécies que de la colonie *in-toto*, dont les aspects phénotypiques sont les conséquences. Il faut imaginer cette larve comme une sphère pleine, présentant du pôle aboral au pôle oral 12 anneaux cellulaires successifs, monosériés ou plurisériés. Selon les lignées phylogénétiques de Bryozoaires, certains de ces anneaux peuvent manquer, suite à des phénomènes d'apoptose, le tissu correspondant étant selon les cas présent, abortif au cours du développement embryonnaire, ou totalement absent. Ceux d'entre eux qui existent peuvent selon ces mêmes lignées se présenter sous la forme d'un épithélium banal, sous une forme cytologiquement différenciée, parfois hyper-développés, parfois réduits, ce qui implique que la métamorphose peut dans certains être l'objet de phénomènes compensateurs. Celle-conduit à la formation d'une ancestrula, de structure toujours identique, qui est la loge fondatrice à partir de laquelle la colonie sera bourgeonnée. Chez les Cheilostomes, le larves columniformes donneront des colonies dressées, les larves aplaties des colonies encroûtantes, les larves de forme intermédiaire des colonies mamelonnées. Tous les Bryozoaires développent un exosquelette chitineux, parfois très épais ; chez les Cheilostomes et les Cyclostomes, un exosquelette calcaire se forme secondairement sous la couche chitineuse.

Cette couche calcaire se développe selon les familles sur une plus ou moins grande partie des parois de la zoécie, en laissant nue une partie donnée de sa superficie (l'aréa), tandis que chez d'autres elle la recouvre plus ou moins complètement, selon les cas sous la forme d'épines plus ou moins jointives, de plaques, de bouclier ajouré ou en forme de lobe secondaire, et peut présenter des processus spécialisés, tels que les aviculaires et les vibraculaires qui sont des zoécies « déviantes », ou les ovicelles. Ces caractères exosquelettiques qui sont utilisés par les systématiciens pour établir une classification des Bryozoaires ne constituent, en dépit de leur variété et de leur complexité, que des apopomorphies qui apparaissent dès que la métamorphose a eu lieu. Le modèle-standard des larves rappelé ci-dessus peut lui-même subir un certain nombre de modulations autour de son plan d'organisation initial : allongement du corps occasionnant des modifications anatomiques, présence d'une coquille qui entraine mécaniquement une déformation générale et le développement d'une musculature adductrice accompagnées d'un changement de la forme générale. Selon les lignées, l'incubation des embryons s'était elle-même déroulée selon plusieurs modalités possibles : dans une ovicelle, dans le vestibule, dans la gaine tentaculaire, dans une poche membraneuse suspendue à l'orifice zoécial ; chez les Malacostèges l'œuf mûr est pondu sans incubation et chez les Phylactolaemates, l'ensemble des phénomènes d'incubation et de métamorphose est télescopé à l'intérieur de l'organisme parental et la reproduction survient pas viviparité. Au cours de la vie de la zoécie, et sauf chez les Phylactolaemates qui présentent un tube digestif permanent, la partie viscérale dégénère périodiquement et est remplacée suite à la différenciation d'une hernie épidermique bourgeonnée par l'épiderme vers l'intérieur, et dont la partie interne évolue en tube digestif ; ce qui signifie que cette zoécie a gardé les capacités morphogénétiques d'une gastrula, dont l'ébauche digestive procède d'un multiplication d'un groupe de cellules ectodermiques géographiquement délimité.

Enfin, les Bryozoaires sont des organismes au corps non-segmenté et cœlomates, le cœlome monomère se développant par schizocoelie à l'intérieur de l'ancestrula en cours de différenciation, la larve ne contenant pas de cœlome, mais tout d'abord un massif mésodermique indivis, issu des cellules endo-mésodermiques apparaissant au début de l'embryogenèse. Sa cavité ne se creusera donc que par schizocoelie et que durant la métamorphose. La cavité coelomique restera toujours unique, et ne procède pas d'un complexe de bourgeonnement de paires de poches latéro-intestinales successives, dont certaines seraient susceptibles par la suite de confluer ou de se nécroser. Les gamètes, différenciés à l'intérieur du coelome, ont une origine mésodermique. L'ordre de différenciation des muscles au cours de la régénération de la partie viscérale (et du centre nerveux) varie selon les lignées phylogénétiques ; on ignore s'il en est de même lors de l'élaboration de l'ancestrula. La dégénérescence des muscles larvaires au cours de la métamorphose se déroule toujours selon les mêmes modalités, leur phagocytose sous forme de globules caractéristiques et par des cellules mésodermiques. Enfin, l'anatomie viscérale affecte un modèle immuable (couronne tentaculaire péribuccale, ganglion nerveux, tractus digestif ; absence d'appareils circulatoire, respiratoire et excréteur tant chez la larve que chez l'adulte. Selon les lignées, les modes d'occlusion zoéciale sont également différents, ainsi que ceux de la reproduction asexuée (celle-ci faisant défaut dans certaines d'entre elles).

En vertu de la diversité des cas présentés, on comprend que les Bryozoaires aient pu coloniser des milieux aquatiques très différents, tant par leur bathymétrie que par les paramètres de leurs milieux préférentiels ; si les espèces sont en très grande majorité marines, vivant de la région littorale aux plus profondes des fosses abyssales, il en a été recensé environ 300 d'eau saumâtre et un peu moins d'une centaine d'eau douce, ce qui implique l'existence de phénomène de régulation osmotique. Toutefois, les modes de reproduction dépendent plus de la phylogénie des familles que des milieux où elles se rencontrent.

Considérations sur la position des Bryozoaires dans la phylogénie animale depuis un demi-siècle (1975-2025)

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Résumé

Rappel succinct des classifications des Bryozoaires depuis deux générations et des contradictions qui en ont résulté.

Introduction

La classification animale est en constante évolution, sous l'influence des progrès de la connaissance, eux-mêmes rendus possible soit par une découverte fortuite, soit par l'emploi d'une méthodologie ou d'appareils de recherche plus performants que les précédents. Parmi ceux-ci il convient de mentionner les techniques de biologie et de phylogénie moléculaires, même si elles de parviennent pas à résoudre tous les problèmes, voire à en faire apparaître de nouveaux puisqu'elles révéleraient des affinités présumées entre des groupes que tout oppose par ailleurs, tels qu'entre l'embranchement des Bryozoaires et les différents taxons avec lesquels ils ont été rapprochés par les molécularistes. Très significatives continuent à être les études descriptives et expérimentales de biologie du développement (SIEWING, 1979) qui, utilisées concurremment avec les approches et l'outil moléculaires ou confrontées à elles, permettent de confirmer ou d'infirmer des rapprochements phylogénétiques jusqu'alors incomplètement clarifiés. Ainsi, depuis la commémoration du centenaire de la Société zoologique de France, les recherches entreprises dans différents champs disciplinaires ont-elles fait considérablement progresser la connaissance de l'animal. Ce travail n'en abordera évidemment pas tous les aspects, et certains d'entre eux ne seront même que brièvement évoqués ici. Les exemples que nous avons retenus dans le cadre de cette étude seront essentiellement consacrés aux groupes d'invertébrés dits « mineurs », dont la situation a été reconsidérée depuis une cinquantaine d'années.

Le fait de ne consacrer délibérément ce travail qu'à certains taxons de nous empêchera pas de rappeler pour mémoire que les Insectes les plus primitifs, autrefois désignés sous le nom collectif d' « Aptérygotes », sont issus de certaines lignées de Crustacés (groupe lui-même apparemment hétérogène, sinon artificiel, remontant au Cambrien, et réunissant différentes branches ayant différencié des convergences évolutives) ; ceci à partir d'un modèle d'animaux vermiformes recouverts d'un exosquelette et présentant des paires d'appendices articulés symétriques, proches des Lotopodidae), et auxquelles ils sont reliés par des modèles biologiques de transition plus ou moins nets, comme par exemple entre des Crustacés et les Insectes. Ou que les Oiseaux sont maintenant considérés comme les derniers représentants actuels des Reptiles Dinosauriens Théropodes. Mais ce sont là des groupes zoologiques extérieurs à notre champ de compétences et sur lesquels nous ne nous attarderons donc pas, pour nous intéresser plutôt aux cas d'invertébrés non-arthropodiens.

Parmi ceux-ci, nous nous attacherons d'abord au cas des anciens Aschelminthes et plus précisément à certains d'entre eux, les ex-Nématorhynques. Durant les années d'après-guerre, le collectif d'Aschelminthes (*Aschelminthia* Grobben, 1910) était encore utilisé pour désigner un collectif hétérogène et sans signification systématique ni phylogénétique d'animaux, dits pseudocoelomates, présentant une cavité interne non-cœlomique. Les derniers grands auteurs ayant

encore utilisé cette terminologie fur l'américaine Lybbie Hyman (décédée en 1969) et le français Pierre-Paul Grassé (décédé en 1985). Ce fut le cas pour la première citée dans les deux des six volumes du traité de zoologie (The Invertebrates » qu'elle avait consacré aux groupes mineurs Invertébrés et respectivement parus en 1951 et 1959. Dans le Traité de zoologie édité en France par Pierre-Paul Grassé (décédé en 1985), les Nématodes, les Gastrotriches, les Kinorhynques, les Rotifères ou les Gordiens sont encore traités, également sous un autre nom d'embranchement ; celui des Némathelminthes comme des classes au sein de l' « embranchement » des Aschelminthes dans le volume correspondant daté de 1965. Ce n'est qu'après cette date que les naturalistes se sont montrés plus « diviseurs » et ont considéré ces différents taxons comme des embranchements indépendants (souvent en utilisant le terme impropre de « phylum » à la place de celui et correct d' « embranchement » pour désigner ces taxons). Quant au mot de Nématorhynques, créé par BÜTSCHLI (1876), il est resté en usage pendant près d'un siècle, puisque TEUCHERT (1973) l'a encore employé réunsait collectivement les Gastrotriches et les Kinorhynques ; il s'est finalementy révélé artificiel quand certaines des affinités entre les Gastrotriches et des Nématodes ont été mis en évidence (MALAKHOV, 1980, 1985a et b), et quand différents travaux sur le développement des Kinorhynques ont montré qu'ils se différencient fondamentalement des Gastrotriches : le développement des Gastrotriches ne comporte aucun stade de mues, alors que le développement de Kinorhynques comporte plusieurs mues ; par ailleurs ces derniers possèdent un introvert dont les Gastrotriches sont dépourvus.

Le cas des Bryozoaires que nous développerons surtout illustre le divorce existant malheureusement entre les zoologistes et les molécularistes (d'HONDT, 2000, a signalé un grand nombre d'aberrations). Les premiers analysent en détail les particularités biologiques des organismes, les seconds analysent des extraits biochimiques. Pour les seconds, ils se contentent par exemple de savoir superficiellement quels organismes ont ou n'ont pas un coelome ; pour les zoologistes, il importe de connaître le mode et le mécanisme de formation des coelomes, si leurs origines sont ontogénétiquement différentes, si elles sont multiples, s'ils sont formé à partir d'une seule ébauche ou de plusieurs, à quel stade du développement (embryonnaire, larvaire ou morphogénétique) ils se creusent, s'ils sont indivis ou pluriels à l'origine, et où ils se forment.

Par ailleurs, ce n'est pas parce que organismes présentent des séquences identiques que celle-ci ont automatiquement une signification obligatoirement phylogénétique, même si c'est parfois le cas, mais un mécanisme physiologique commun ou une adaptation morpho-physiologique co-partagée et acquise indépendamment dans différentes lignées ; et ne témoignant dès lors d'aucune autre parenté entre elles que d'appartenir au règne animal, aux invertébrés ou au milieu aquatique. Pour beaucoup de molécularistes, ceux qui ignorent le détail de la structure et de la morpho-dynamique des organismes, et se contentent d'informations partielles, l'électrophorèse d'ARN ou d'ADN constituent une panacée permettant de reconstituer une phylogénie de façon incontournable ; ceci en négligeant le détail des données apportées par les autres approches méthodologiques, ou en les considérant comme « plastiques », ce qui leur permet de les considérer comme négligeables et d'éluder les difficultés ou les incohérences entre informations biologiques et moléculaires.

C'est en raison d'une prise en compte insuffisante de caractères biologiques, et en retranscrivant sans vérification des informations erronées alors que la réalité des faits (vérifiée depuis lors) était pourtant connue depuis plusieurs générations, que nous trouvons actuellement dans la littérature des « stupidités » dont la reprise par des auteurs successifs auraient facilement pu être évitées avec un peu plus de sérieux. Tel est le cas actuellement de la situation des Bryozoaires dans l'arbre phylogénétique.

Historiquement, l'unité des Bryozoaires n'avait pas été reconnue par LAMARCK (1816) qui les avait dispersés entre différents groupes de ses « animaux sans vertèbres ». Une meilleure tentative de réunification de ces organismes a été publiée la même année par LAMOUROUX (1816), avant d'être encore améliorée par ce dernier (1824). Mais le premier à avoir eu une vision à peu près exhaustive de l'homogénéité des Bryozoaires dans leur ensemble en dépit de leur diversité apparente fut BUSK (1852a & b), dont la pertinence de la classification fut éprouvée (BUSK, 1884) lors

de l'étude des collections provenant de la circumnavigation du « Challenger » (1884) ; peu de temps auparavant déjà, elle avait fait l'objet d'une meilleure interprétation, d'abord par MILNE-EDWARDS (1836) puis surtout et essentiellement par NORMAN (1905) et HINCKS (1880). Il ne restait plus alors qu'à extraire les Entoproctes des Bryozoaires, ce qui ne sera fait qu'ultérieurement, au terme d'études embryologiques, développementales et structurales. La classification actuelle des Stenolaemates reste fondée sur l'étude, très insuffisante, de l'exosquelette, et, n'ayant pas fait l'objet d'améliorations récentes sensibles, ne sera pas abordée dans la suite de ce texte ; celle des Eurystomes subit actuellement de profonds bouleversements suite à la prise en considération judicieuse de l'étude de « parties molles » (soft parts) des organismes et des modalités du développement, et représentera l'essentiel du contenu des pages suivantes.

Ecdysozoaires et Lophotrochozoaires

En contradiction avec ce que l'on découvre curieusement sur Internet, les auteurs actuels s'accordent sur le fait que les Animalia, limité aux Métazoaires par la plupart des chercheurs (du moins par ceux qui considèrent que les Protistes, groupe polyphylétique d'organismes eucaryotes unicellu-laires nucléés à affinités animales en sont à exclure et doivent être réunis aux protophytes). Les Animalia constituent l'un des règnes du monde vivant (niveau taxinomique redéfinis par d'HONDT, 1988), au nombre de 5 (WHITTAKER, 1969 ; MARGULIS, 1971), 6 (WOESE & al., 1977, 1990) ou 7 (CAVALIER-SMITH, 1981), le nombre des embranchements variant lui-même selon les auteurs de 18 à 40. Si l'on considère que les animaux sont tous des Métazoaires, ceux-ci se partagent dès lors en deux suddivisions, considérées par les uns comme des Sous-Règnes, les Radiata (diploblastiques) et les Bilateralia,, les autres comme des « *Divisio* » toutes deux triploblastiques, les Protostomia et les Deuterostomia (ou Notoneuralia selon NIELSEN, 1979). La classification d'ensemble du règne animal est donc toujours discutée.

Les Protostomia (Gastroneuralia selon NIELSEN, 1979) (se différencieraient par le fait que le blastopore embryonnaire devient généralement la bouche ou apparaîtrait à côté de celle-ci (l'anus étant néoformé), la segmentation embryonnaire de type spirale, le clivage déterminé, le système nerveux dorsal présente un centre nerveux antérieur sous forme de ganglions cérébroïdes dorsaux et bien développé et relié à un anneau nerveux sous la troque, le squelette est un exosquelette, le système nerveux ventral débute par un collier périoesophagien, la formation du coelome schizocoelique et non dérivant de diverticules du tube digestif ; ils peuvent présenter une ou deux troques (couronnes cilées) ; ils sont soit Epithelioneuriens (système nerveux partiellement ou totalement dorsal, incomplètement dégagé de l'épithélium sans former un tube neural), soit Epineuriens (système nerveux dorsal bien isolé de l'épiderme).

Chez les Deuterostomia, le blastopore embryonnaire devient l'anus, la formation de la bouche devient secondaire, le clivage indéterminé, le clivage est radiaire, le coelome normalement entérocoelique, le squelette est interne, le corps habituellement métamérisé à un moment ou à un autre le pharynx est parfois percé de fentes à un moment du développement. Ces deux subdivisions paraissaient bien délimitées jusqu'à l'intrusion des phylogénies moléculaires qui, outre le fait qu'elles rapprochent des groupes zoologiques très différents les uns des autres et considèrent comme proches des organismes eux-mêmes très différents, ont établies, également sur la recherche de séquences co-partagées et la comparaison des génomes correspondants, une classification phylogénique souvent distinctes de celle fondée sur les caractères biologiques, en affirmant que si les deux ne coïncident pas, c'est parce que les caractères biologiques seraient plastiques à l'intérieur des groupes définis sur des bases moléculaires. Ainsi des animaux deutérostomiens dont la bouche serait une néo-formation, le clivage radiaire, le coelome formé de façon schizocoelique et n'apparaissant que chez l'adulte (chez la larve il n'existe qu'une assise indivise compacte entre l'ectoderme et l'endoderme), apparemment formé par l'un des quatre macromères initiaux méso-endodermiques, mais présentant un exosquelette et un collier nerveux péri-oesophagien (sans tronc nerveux ni dorsal ni ventral), seraient-ils en fait - sur des bases moléculaires (notamment l'ARN ribosomique des Eucaryotes, le 18 S - une molécule ubiquiste mais présentant simultanément une région commune et

d'autres variables), à intégrer d'office dans les Protostomiens. Alors que leur situation est en fait intermédiaire et qu'ils présentent davantage de points communs avec les Deutérostomiens.

Ceci revient à exiger des biologistes l'adoption d'un postulat fondamental, infaillible et à adopter sans discussion, d'un dogme quasi-religieux qu'il est coupable sous peine d'ostracisme de vouloir remettre en cause, reposant sur le fait que la reconstitution phylogénétique moléculaire doit prédominer sur son homologue biologique, et qu'en cas de discordance le dernier mot doit obligatoirement revenir au moléculaire, le biologique n'étant pas fiable. Cependant la controverse n'est pas d'emblée à rejeter et justifie une discussion, puisque si des organismes phylogénétiquement affines peuvent légitimement présenter des séquences communes, d'autant plus nombreuses que les animaux sont proches, il n'est pas logique d'affirmer que la possession de séquences co-partagées signifie nécessairement une parenté phylogénétique. Cela revient à affirmer la prééminence d'une similarité de séquences moléculéraires d'un gène dont on ne connait la signification, mais qui dont l'intérêt phylogénétique n'est que purement qualitatif et présumé, étant donné qu'il est intégré entre plusieurs autres séquences présumées primitives et conservées depuis longtemps, et au détriment de l'expression concrète, pré-programmée et bien définie d'un gène

Les Bilateralia sont partagés entre deux sous-subdivisions dont le niveau taxinomique, bien que supérieur, diffère selon les auteurs, les Lophotrochozoa et les Ecdysozoa, catégories définies par HALANYCH *et al*., 1995) dont chacun regroupe un certain nombre d'Embranchements (de nombreux auteurs utilisent fautivement le terme de Phylums, qui a une signification différente et détournée). Mais le rangement des Bryozoaires parmi les Lophotrochozoa ne résiste pas à l'analyse : ils opposent les Bryozoaires à l'ensemble Annélides + Mollusques + Brachiopodes + Phoronidiens dont l'hétérogénéité est hautement sujette à caution, et considèrent les ex-Lophophorates comme une entité, parce que tous possèdent une couronne tentaculaire péribuccale (tout comme d'ailleurs les Céphalopodes ou les Cnidaires, eux aussi porteurs d'un panache de tentacules, et qu'on ne leur rapproche nullement !), alors que le mode de développement des Bryozoaires les oppose aux Brachiopodes et au Phoronidiens.

Les Protostomiens présenteraient un lophophore, portant une couronne tentaculaire et entourant la bouche ; aussi les Ecdysozoa trouveraient également place parmi les Protostomiens, se caractérisant par des mues affectant l'exosquelette et déterminées par une hormone « de mue », l'ecdysone.

Les apports de la phylogénie moléculaire, un outil dont nous ne contestons évidemment pas l'intérêt, sont probablement incomplètement délimités. Ses résultats sont certainement plus fiables lorsqu'ils concernent des populations intraspécifiques très proches les unes des autres, très peu différents génétiquement et phénotypiquement entre elles, et dont les différences peuvent être interprétées sans hésitation ni contestation. Dans un tel cas, il est possible d'étendre légitimement le travail correspondant au suivi du déplacement géographique des populations correspondantes. A l'autre extrémité, s'il est facile de révéler des différences entre des groupes séparés et appartenant à des lignées indiscutablement distinctes, il est beaucoup plus compliqué d'interpréter ces différences et d'apprécier leur « poids » relatif ; ou également de discerner les séquences exprimant une phylogénie de celles témoignant de la possession en commun d'un même phénomène biologique ou d'une même fonction.

L'embranchement controverse des Lophophorates

Reconstituer la phylogénie des embranchements est une tentative très subjective, déjà dans de nombreux cas parce que les groupes de transition entre deux états d'une même lignée primitive supposée n'existent plus, et qu'il s'avère très difficile de tenter de les raccrocher l'une à l'autre sans preuve suffisante. D'autre part parce que des accidents génétiques (inversion, délétions, intervention de gènes régulateurs ou homéotiques) agissant au cours de l'évolution ont pu donner naissance à des types d'organisation très différents, même s'ils ont pu dériver les uns des autres mais en rendant impossible la compréhension de leur parenté. Enfin la phylogénie moléculaire, lorsqu'elle entre en

contradiction avec les autres phylogénies, celles déduite par les biologistes de la convergence des autres modes de reconstitution des parentés, est souvent hasardeuse sinon illogique. Cette contradiction peut malheureusement n'être qu'inapparente aux yeux d'un non-biologiste, tel un biochimiste pour qui la connaissance biologique est étrangère et antagoniste de son propre savoir, alors qu'il devrait travailler logiquement en synergie constructive avec les biologistes ; et qui considère les groupes zoologiques comme des pions matériels inertes et à disposer sur un damier en faisant table rase de ce qui les différencie d'un point de vue biologique. De petites différences biochimiques, même génétiques et reposant sur la confrontation d'alignements de séquences, et par ailleurs pas obligatoirement significatives de l'évolution, ne sont qu'un caractère parmi beaucoup d'autres à prendre en compte pour reconstituer et essayer de comprendre la réalité d'une phylogénie, n'en n'ont pas le monopole et n'ont donc logiquement pas à être imposés de façon impérative, surtout par ignorance involontaire ou délibérée des autres connaissances qui contredisent les leurs.

A l'origine, le terme de Lophophoriens désignait collectivement tous les organismes présentant une couronne tentaculaire, le lophophore (terme défini par HYMAN, 1959) entourant la bouche et qui ne trouvaient pas place chez les Mollusques ni les « vers » *sensu lato*, ; ils étaient rangés parmi les Vermidiens, un « groupe-poubelle » créé par DELAGE et HEROUARD (1897) dans lequel ces auteurs rangeaient l'ensemble des organismes qu'ils ne savaient où classer. Dans les Lophophorates actuels, HYMAN rangeait les Entoproctes, les Bryozoaires, les Brachiopodes et les Phronidiens. Ayant reconnu que ce groupe était artificiel, EMIG (1977) en exclut les Entoproctes (absence de cavité coelomique, intérieur du corps rempli par un parenchyme, segmentation spirale, protostomiens, tentacules issus de la paroi du corps, troque larvaire topographiquement inférieure à l'organe piriforme et accolée à un ganglion nerveux, métamorphose larvaire incomplète) et créa un nouvel embranchement, les Lophophorates pour y réunir les Bryozoaires, le Brachiopodes et les Phoronidiens. D'HONDT (1985, 1989,1997, 1999) considère ce dernier Embranchement comme lui-même hétérogène, et a limité le taxon Lophophorata aux seuls Brachiopodes + Phoronidiens, sans exclure la possibilité de les réunir en un embranchement unique. Contrairment aux Bryozoaires, les deux autres groupes ont une formation pluripartite (généralement tripartite) et un corps trisegmenté en prosome, mésosome et métasome ayant chacun son coelome embryonnaire propre d'origine indépendante et fusionnant ensuite, et dont le coelome tentaculaire qui constitue une extension du prosome ; ils possèdent en outre des néphridies.

L'énigme des Bryozoaires

Les Bryozoaires ont été longtemps et à tort considérés comme des animaux archimères, ce qui a alors encore conduit WOLLACOOTT & ZIMMER (1971) à utiliser dans leurs premiers travaux les termes de prosome, mésosome et métasome. Ceci jusqu'à ce que d'HONDT (1973, 1983, 2005) découvre que le cœlome, demeurant indivis, ne se creusait tardivement que durant la métamorphose et ceci par schizocoelie à l'intérieur de la masse mésodermique. Ceci a conduit à reconsidérer le problème de la situation des Bryozoaires dans la phylogénie animale ; des travaux préliminaires ont été publiés à ce sujet (d'HONDT, 1989, 1997) avant l'introduction des études moléculaires, mais il convenait depuis lors et suite aux interrogations de NIELSEN (1997) de faire intervenir les possibles apports de celles-ci, ce qui a été entrepris par d'HONDT (2015, 2019a, b, c).

Les Bryozoaires sont doublement des Deutéro-stomiens, en premier lieu parce que l'orifice buccal des seules larves capables de se nourrir de façon autonome, celles des rares (à peine quelques dizaines) espèces dont les larves sont communément désignées sous le nom collectif de Cyphonautes, se creuse au voisinage mais non à l'emplacement du blastopore (ZIMMER, 1997). D'autre part parce qu'après la métamorphose, la larve de la zoécie, dont de l'imago, se creuse en position diamétralement opposée au blastopore, tout comme par ailleurs l'orifice anal.

Ils présentent conjointement des caractères de Protostomiens, de Deutérostomiens, et d'autres qui leur sont propres :

A – Caractères de Protostomiens :

- Présence d'un exosquelette (mais absence de mues !).
- Un centre nerveux formant un collier péri-oesophagien (localement renflé en ganglion ; ventral ?).
- Formation du coelome par schizocoelie.
- Pas de métamérisation.
- Ganglion nerveux larvaire connecté à un organe sensoriel apical et à un anneau nerveux équatorial.

B – Caractères de Deutérostomiens :

- Orifice buccal (quand il est présent) larvaire néoformé et indépendant du blastopore.
- Orifice buccal et anal de l'adulte néoformés et diamétralement opposés au blastopore.
- L'orifice buccal est une formation secondaire.
- Segmentation radiaire et égale.
- Mésoderme issu des 4 blatomères mésendodermiques initiaux (d'un seul ?). Pas d'intervention de cellules épidermiques dans la formation du mésoderme. Celui-ci est transmis dar bourgeonnement de l'individu parental à l'individu-fils.
- Axe nerveux longitudinal en ventral.
- Musculature d'origine mésodermique.
- Absence de mues larvaires.

C – Caractères propres aux Protostomiens comme aux Deutérostomiens :

- Présence d'une troque (généralement unique dans le cas présent) en situation supra-buccale.
- Existence chez le même organisme de cellules monociliées et pluriciliées.
- Vie pélagique, parfois planctonique.

D – Caractères propres :

- Coelome unipartite formé par schizocoelie (caractère de Protostomiens) au cœur de la masse pleine du mésoderme, mais seulement pendant la métamorphose larvaire. Il s'étend ensuite dans la totalité de l'organisme.
- Pas de coelome chez l'embryon et la larve.
- Pas d'axe nerveux longitudinal, ni dorsal ni ventral.
- Métamorphose particulièrement complexe, avec dégénérescence de presque tous les types cellulaires.
- Inversion à 180° de la polarité lors du passage de la larve à l'adulte.
- Une région de l'épiderme conserve cycliquement au fil des générations, exprimée lors du bourgeonnement, les capacités morphogénétiques de blastomères gastrulaires (caractère morphogénétique partagé avec les Cycliophora).
- Les Bryozoaires constituent une infraction à la théorie « classique » des feuillets embryonnaires, puisqu'une prolifération épidermique vers l'intérieur conduit à la formation d'une hernie tissulaire dont la partie la plus profonde acquerra une potentialité mésodermique, la partie la moins profonde gardant ses capacités ectodermiques.
- La plupart des larves de Bryozoaires, indépendamment de leur position dans la classification du groupe, ne comportent une seule couronne ciliaire (troque) ; toutefois au moins un genre, *Tanganella*, en possède deux.

E – Caractères irrésolus :

Le clivage est-il indéterminé (caractère de Deutérostomien)?

Les Bryozoaires sont parfois inclus parmi les Lophotrochozoa, outre du fait qu'ils présentent un lophophore portant une couronne de tentacules péribuccaux, un type de larve considéré comme, ou comme proche, des trochophores des Annélides (suivi d'une métamérisation constituant le stade métatrochophore) ou des Mollusques (ces derniers précédant le stade véligère à partir duquel débutera elle-même la métamorphose définitive). Une trochophore se définit comme étant une larve planctonique et généralement bonne nageuse, en forme de toupie, issue d'une segmentation de type spirale, présentant une plaque ectodermique apicale porteuse d'une ciliature, et une ou deux

couronnes ciliées ; la plus haute surmontant la bouche, l'inférieure (quand elle existe) se situant en-dessous d'elle. Il existe des protonéphridies et souvent des cténidies respiratoires. Cette définition ne s'applique que très imparfaitement aux Bryozoaires sur certains points, d'autres permettant de les exclure des Lophotrochozoa. En effet, les larves de Bryozoaires procèdent d'un développement radiaire, ne sont pas métamérisées, se métamorphosent directement sans phase intermédiaire, présentent une poche apicale, la calotte n'est que topographiquement l'équivalent de la plaque apicale, l'existence d'une unique couronne ciliée est très probablement un phénomène secondaire issu du revêtement natatoire palissadique, il n'existe pas d'appareils respiratoire ni excréteur. Les analogies se limitent à la présence d'une troque péribuccale, dans la limite où celle-ci est présente. La métamorphose est très compliquée chez les Bryozoaires, beaucoup plus que chez les Annélides et les Mollusques, par ailleurs dépourvus de sac interne ; enfin, chez ces deux derniers taxons, les organes adultes sont déjà ébauchés chez la larve, qui ne subit donc pas une métamorphose complète, puisque se forment chez la larve des métanéphidies, le pied et le manteau, chez les Mollusques un velum différencié par les lobes céphaliques et qui régressera ensuite, ou chez les Polychètes qui présentent une métamérisation progressive corrélée à l'allongement de la partie postérieure du corps. La larve de Bryozoaire appartient en fait à un modèle original, au même titre que les larves précitées des Mollusques, des Annélides, des Echiuriens que des Sipunculiens, ou que les Pilidiums des Némertes. Il convenait donc de définir ce type larvaire spécifique des « ex -Gymnolaemates », et pour lequel nous proposons le terme, bien que discutable puisque de formation mixte, helléno-latine, de *Bryolarva*.

Définition de la *Bryolarva* :

Larves de forme globuleuse ou plus allongée (et alors dans ce cas comprimée latéro-latéralement), dont la région apicale constitue une poche plus ou moins largement ouverte vers l'extérieur, délimitée par le tissu palléal, et qui présente dans le fond de sa partie centrale, chez les formes les plus évoluées (les Cténostomes et les Néocheilostomes), mais non chez les Cyclostomes (plus primitifs), une région saillante, la calotte, renfermant le ganglion nerveux (non différencié chez les Cyclostomes) surmonté par un épithélium cilié sensoriel (lui aussi absent chez les Cyclostomes). Lorsque la larve est allongée (elle présente alors plusieurs variantes sur le plan anatomique, respectivement désignées sous les noms de cyphonautes, pseudocyphonautes et paracypho-nautes), cette poche palléale se dévagine durant l'embryogenèse pour recouvrir complètement les flancs de l'animal afin de constituer une paire de valves ; lorsqu'elle est de forme globuleuse, cette dévagination ne se produit que lors de la métamorphose larvaire et ce n'est qu'alors qu'est secrétée la cuticule de la zoécie adulte, dans formation de valves. La locomotion est assurée par un épithélium pavimenteux cilié recouvrant toute la surface de la larve (Cyclostomes), limitée à une seule couronne cellulaire (la corona) chez les autres Bryozoaires (cette couronne est dédoublée aux deux extrémités du corps chez les Cténostomes Hislopiida). La métamorphose, très complexe et qui conduit à la différentiation d'un organisme deutérostomien, se réalise après fixation de la larve au substrat par l'intermédiaire d'une poche ventrale constituée par un épiderme adhésif, le sac interne. Epiderme de l'adulte issu de la modification cytologique des tissus palléal, du sac interne, ou des deux, qui acquièrent la capacité de secréter l'exosquelette. La partie viscérale de l'individu fondateur de la colonie, l'ancestrula, procède selon les cas du seul tissu supra-palléal, de celui du sac interne, ou simultanément des deux. Dans la plupart des cas, l'ébauche digestive larvaire est abortive ; si le tube digestif est présent et fonctionnel, la bouche larvaire se creuse à côté, mais non à l'emplacement même, du blastopore, et celle à l'adulte sur la face aborale, diamétralement opposée au blastopore. Un complexe cilio-glandulaire épidermique sous-coronal, l'organe piriforme, existe à la partie antérieure de la larve. Pas d'organes circulatoires, respiratoires ou excréteurs. Pas de cavité cœlomique chez la larve ; elle se forme à la fin de la métamorphose par schizocœlie, lors de l'épaississement de la masse mésodermique qui double l'épiderme pariétal et au sein de celle-ci.

Cette définition n'inclue pas les Bryozoaires Phylactolaemates, organismes très évolués (qui pourraient correspondre à un Phylum *sensu* HAECKEL 1867, mais qui resteraient dans un même

Embranchement *sensu* CUVIER, 1812), chez lesquels l'ensemble des stades embryonnaires, larvaires et morphogénétiques se déroule et est télescopé à l'intérieur de l'organisme parental, et est donc très altéré par rapport au schéma normal, puisque l'organisme émis (par viviparité) est une jeune colonie déjà fonctionnelle et aucunement une larve.

Les Bryozoaires étaient autrefois rapprochés des Entoproctes, des Brachiopodes et des Phoronidiens, ces derniers ayant été discutés par SIEWING (1980) en tant d'Archicoelomes présumés. En fait, ils s'écartent de chacun d'entre eux par un certain nombre des caractères fondamentaux ; deux d'entre eux seulement paraissent apparentés, les Brachiopodes et les Phoronidiens**,** puisqu'ils possèdent en une extension tentaculée du mésome, le lophophore, et vu que leur coelomes apparaissent sous forme de paires d'ébauches embryonnaires indépendantes pouvant fusionner avant même la métamorphose.

D'HONDT (1997), constatant que les Bryozoaires présentaient simultanément quelques caractères de Protostomiens et des caractères beaucoup plus abondants de Deutérostomiens, a proposé de considérer les Bryozoaires comme relevant d'une lignée deutérostomienne, opposée aux autres Deutérostomiens dont ils constitueraient le groupe-frère. En fonction de leurs nombreux caractères propres et de leurs caractères deutérostomiens plus nombreux que leurs caractères protostomiens, nous confirmons ici ce point de vue. Si la présence d'un exosquette n'est probablement pas un caractère exclusif des Protostomiens (les tortues et le pangolin en possèdent), de même que l'anatomie du système nerveux larvaire, les Bryozoaires présentent néanmoins trois caractères en commun avec les Protostomiens : l'absence de métamérisation, le mode de formation du cœlome et la présence d'un collier nerveux péricœsophagien ; ce sont ces arguments qui nous incitent au choix d'une voie intermédiaire, d'une lignée phylogénétique différente tant des Protostomiens que des Deutérostomiens stricts, et à considérer une diphylie foncière de ces derniers et le rattachement des Bryozoaires, qui présentent par ailleurs de nombreux caractères primitifs (absence de coelomes larvaires et embryonnaires, pas d'axe nerveux longitudinal, permanence chez un groupe de cellules épidermiques des capacités morphogénétiques d'une gastrula) à la base de l'évolution de ceux-ci. Par ailleurs des catégories systématiques telle que les Ecdysozoaires et les Lophotrochozoaires devraient être reconsidérées ou redéfinies, à moins que l'une ou/et l'autre de ces deux entités ne justifie(nt) peut-être même pas de les retenir comme taxons systématiques, mais seulement de les considérer comme des qualificatifs indiquant un modèle de caractères non significatifs à l'intérieur de ces ensembles.

Références

ADIANOV, A.V. & MALAKHOV, V.V. (1995a).- Comparative morphological and analysis of the organisation of Cephalorynch worms, the phylogeny and taxonomy of the phylum Cephalorhyncha. I - Architecture, external morphology and systematics. *Zoologiczny Zhurnal*, **74** (4), 34-48.

ADRIANOV, A.V. & MALAKHOV, V.V. (1995 b).- The phylogeny and classification of the phylum Cephalorhyncha. *Zoosystema Rossica*, **3** (2), 181-201.

BUSK, G. (1852a).- an account of the Polyzoa and Serularian Zoophytes collected in the voyage of the Rattlesnake during the years 1846-1850. London, I-VIII + 54 p.

BUSK, G. (1852b).- Catalogue of the Marine Polyzoa in the collections of the British Museum. Cheilostomata. British Museum, London, 1-20.

BUSK, G. (1884).- Report on the Polyzoa. The Cheilostomata. Reports of the Zoology, Challenger Expedition, **10** (30), 1-XX + 216 p.

BÜTSCHLI, O. (1876).- Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*. *Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie,* **26**, 368-413.

CUVIER, G. (1812).- Sur un nouveau rapprochement à établir avec les Classes qui composent le Règne Animal. *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*, XIX, 73-84.

DELAGE, Y. & HEROUARD, E., (1896-1901) (1897).- Traité de Zoologie Concrète, (tome V), Reinwald & Cie (8 volumes).

EMIG, C. (1977).- Un nouvel embranchement, les Lophophorates. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **102** (4), 3341-3344.

HAECKEL, E. (1867).- Generelle Morphologie der Organismen. G. Reimer, Berlin, I (574 p.) et II (462 p.).

HALANYCH, K.M., BACHELLER, J.D., AGUINALDO, A.M. A., LIVA, S.M., HILLIS, D.M. & LAKE, J.A. (1995).- Evidence from 18S Ribosomal DNA that the Lophophorates are Protostome Animals. *Science*, **267** (5204), 1641-1643.

HONDT, J.-L. d' (1973).- Etude anatomique, histolo-gique et cytologique de la larve d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841), Bryozoaires Cténostomes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **114** (4), 537-602.

HONDT, J.-L. d' (1983).- Sur l'évolution des quatre macromères du pôle végétatif chez les embryons de Bryozoaires Eurystomes. *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **124** (2), 177-185.

HONDT, J.-L. d' (1985).- Le concept d'Embranchement dans la systématique des Bryozoaires. II. *Annales de Sciences naturelles, Zoologie*, 13^{e} série, **10** (2), 61-80.

HONDT, J.-L. d' (1988).- Remarques sur quelques difficultés et ambiguïtés de la taxonomie et de la systématique zoologiques. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **113** (1), 5-19.

HONDT, J.-L., l1989).- L'évolution des classifications. Exemple des Bryozoaires. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **114** (2), 11-18.

HONDT, J.-L. d' (1997).- Les Bryozoaires sont-ils des Protostomiens ou des Deutérostomiens ? *Bulletin de la Société zoologique de France*, **122** (3), 261-268.

HONDT, J.-L. d' (1999).- *Les Invertébrés marins méconnus*. Editions de l'Institut océanographique, Paris, 445 p.

HONDT, J.-L. d' (2000).- *Vade-mecum* du jeune zoologiste. Institut océanographique, Paris, Collection Oceanis, 189 p.

HONDT, J.-L. d' (2015).- Aspects mal connus ou ignorés de la biologie des Bryozoaires. Editions de la Société zoologique de France, Mémoire 45, 149 p.

LAMARCK, J.B. (1816).- Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres. Tome 2. Verdière, Paris, 568 p.

LAMOUROUX, J.V. (1816).- Histoire naturelle des Polypiers Coralligènes Flexibles, vulgairement nommés Zoophytes. F. Poisson, Caen, I-LXXXIV = 519 p.

LAMOUROUX, J.V. (1824).- Histoire naturelle des Zoophytes ou Animaux rayonnés. *In :* Lamouroux, Bory de Saint-Vincent & Eudes-Deslonchamps, Encyclopédie Méthodique, Vve Agasse, Paris, I-VIII + 819 p.

LINNE, C. (1758).- *Systema Naturae*, 10^{e} édition. *Holmiae, Laurentis Salvii*, 824 p.

MALAKHOV, V.V. (1980).- Cephalorhyncha, a new type of animal kingdom uniting Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, and an system of Aschelminthes worms. *Zoologiczny Zhurnal,* **59** (4), 489-499.

MARGULIS, L. (1971**).-** Whittaker's « Five Kingdoms » of Organisms. *Evolution*, **25** (1), 242-245.

MILNE-EDWARDS, H.M. (1836).- Recherches anatomiques, physiologiques et zoologiques sur les Eschares. *Annales de Sciences Naturelles*, Zoologie, III, sér. **6**, 5-53.

NIELSEN, C. (1995).- *Animal evolution. Interrela-tionships of the living phyla.* Oxford University Press, Oxford, 467 p.

NORMAN, A.M. (1903).- Notes on the Natural History of East Finmark. *Annals and Magazine of Natural History*, **7** (11) 5, 67-596 et (12), 87-128.

? REMANE, A. (1936).- Gastrotricha. In : Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 4 (2 B), 1 (2), C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig, 1-242.

SIEWING, R., (1979).- Probleme und neuere Erkentnisse in der Grossystematik der Wirbellosen. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 59-83.

SIEWING, R. (1980).- Das Archicoelomatenkonzept. *Zoologisches Jahrbuch für Anatomie,* **103**, 439-482.

TEUCHERT, G. (1973).- Feinstruktur des protonephridial System von *Turbanella cornuta* Remane, a marinen Gastrotrich der Ordnung Macrodasyoidea. *Zeitschrift fur Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, **136** (2), 277-289.

WHITTAKER, R.H. (1969).- New concepts of kingdoms of organisms, **14** (3-4); 461-481.

WOESE, C.R. & FOX, G.E. (1977).- Phylogenetic structure of the prokaryotic domain : the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **74** (11), 5086-5090.

WOESE, C.R., HANDLER, O. & WHEELIS, M.L. (1990).- Towards of Natural Systems of the Organisms : Purposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucaryota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **87** (12), 4576-4579.

WOOLLACOTT, R.M. & ZIMMER, R.L. (1971).- Attachment and Metamorphosis of the Cheilo-ctenostome *Bugula neritina* (Linné).- *Journal of Morphology*, **134** (3), 351-382.

ZIMMER, R.L. (1997).- Phoronids, Brachiopods and Bryozoans. The Lophophorates. *In*: Embryology, Constructing the Organisms. S. C. Gilbert & A. M. Raunio (eds.), Sinauer Ass., Sunderland, 279-305.

Réflexions diverses sur les métamorphoses animales et particulièrement sur celle des Bryozoaires

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Résumé

Ce travail clôt, conclut et complète une séquence d'articles que nous avions publiés, en premier lieu en 1989 et surtout depuis 2010, sur l'interprétation et la signification de la diversité des modèles de larves et de métamorphoses chez les Bryozoaires, et dont les principales conclusions sont entre autres rappelées ici. La liste en est récapitulée en bibliographie.

Introduction

La reproduction dans le règne animal obéit à différents mécanismes, que l'on classe traditionnellement en différentes grands catégories, sexuée et asexuée, elles-mêmes recouvrant dans le détail un éventail de modalités, et dont plusieurs d'entre elles peuvent coexister et un seul et même embranchement, que celui-ci soit primitif ou évolué et qu'il ait connu une segmentation radiaire ou spirale ce qui peut laisser planer un doute sur l'importance phylogénétique de certains caractères morphgénétiques. Pour nous, les plus fiables de ces caractères sont la protostomie et la deutérostomie d'une part, le mode de formation de la cavité coelomique et du mésoderme d'autre part, et enfin la disposition du centre nerveux central ; les phylogénies moléculaires prennent encore en compte trop d 'artefacts pour être suffisamment fiables et une analogie de séquences peut tout autant être significative de la possession d'une même structure ou d'une même fonction sans la moindre parenté que d'un apparentement phylogénétique :

• Reproduction sexuée après caryogamie, par développement direct (Amphibiens, Gastrotriches) ou indirect. Lorsqu'il est indirect, il peut intercaler une métamorphose complète, impliquant le passage d'un stade larvaire au stade imaginal, tous deux d'un plan d'organisation et d'une biologie parfois complètement différentes (Polychètes, Sipunculiens, Bryozoaires, Echinodermes, la plupart des Mollusques), ou une métamorphose incomplète, puisque celle dernière sous- entend surtout l'accroissement, le déplacement ou la différenciation d'ébauches d'organes existant déjà chez la larve, mais sans correspondre à un grand changement de forme ou de structure de l'organisme (disques imaginaux des Insectes, Phpronidiens, Brachiopodes).

• Reproduction asexuée (par gemmiparité, scissiparité, parthénogenèse comme chez les Aphidiens et les Rotifères)

Ainsi, dans le cas particulier des Bryozoaires, embranchement redéfini sur des critères biologiques (et non plus seulement morphologiques et squelettiques) ainsi que ses subdivisions par d'HONDT (2005), et où les espèces n'ont ni appareils circulatoire respiratoire ou excréteur, la diffusion des métabolites s'effectuant par l'intermédiaire des filets mésodermiques du funicule qui traversent la zoécie, reconnait-on une reproduction sexuée conduisant à :

1 - l'émission selon les taxons, aquatiques et terrestres, d'une larve soit achevée soit incomplètement différenciée, parfois sous forme d'embryons âgés (et qui termineront alors leur maturation dans le milieu),

2 - une reproduction asexuée d'un nouvel individu par bourgeonnement à partir d'un individu parental imago et indulte, et qui en restera ensuite solidaire (accroissement zoarial conduisant à la croissance de la colonie),

3 - une reproduction asexuée par nautozoïdes bourgeonnés à l'extrémité des branches zoariales et se libérant par la suite, qui constitue une forme originale de viviparité.

4 -sous la forme de bourgeons dormants constitués de cellules indifférenciées et de cellules de réserve, libérés au retour de conditions favorables (sessoblastes – formes de résistance - et hibernacles – kystes cellulaires restant inclus dans les tissus parentaux -) ou rejeté dans le milieu (flottoblastes) et propageant l'espèce à distance, sous la forme d'individus viables et autonomes.

Le mode de formation, très particulier, du coelome est original chez les Bryozozaires. Cette structure qui est à l'origine spécifique de certains tissus de l'adulte (muscles, etc.) est absente chez la larve, organisme simple, mais se justifie par l'accroissement des fonctions que l'adulte aura à assurer. Elle apparait uniquement durant la deuxième moitié de la métamorphose, par schizocoelie.

Le coelome du Bryozoaires se creuse au sein de la masse mésodermique qui occupe le centre de l'embryon âgé et dont les parois en s'amincissant deviennent la somatopleure et la splancnopleure. Il demeure toujours indivis, et émet notamment des prolongements qui pénètrent à l'intérieur des tentacules sans jamais s'en isoler du reste du coelome. La cavité coelomique reste toujours unique et indivise, et une partie en est transmise à la zoécie-fille lors du bourgennement de celle-ci.

Selon les groupes zoologiques, le mésoderme dérive de l'évolution d'un feuillet embryonnaire, de la chute de cellules épidermiques dans la cavité générale, ou de la coalescence de vésicules latéro-intestinales - comme chez les Brachiopodes -. Chez les Bryozoaires, ce mésoderme se forme d'une façon distincte des précédentes a les mêmes capacités morphogénétiques chez la larve et chez l'adulte.

Quelle que soit la stratégie de reproduction adoptée et la structure des individus fonctionnels de Bryozoaires qui en découlent, les autozoécies, est toujours identique indépendamment de la voie morphogénétique et la structure de la larve utilisée pour l'atteindre, ce qui témoigne de l'homogénéité du plan de l'organisation zoéciale de l'embranchement. La classification de ce groupe est prioritairement basée sur les différents modèles d'ontogenèse, ceux qui définissent fondamentalement les lignées à l'origine, à partir des caractères les plus plésiomorphes de leur développement. Les caractères adultes, eux-aussi génétiquement préprogrammés, concernent des détails, le plus souvent squelettiques, apparaissant plus tardivement au cours du développement, ce qui implique que nous les interprétions comme des apomorphies.

Nous rappellerons ici que le remplacement du terme « Embranchement » créé par Cuvier (unité et catégorie majeure en matière de classification) par celui de « Phylum » créé par Haeckel avec une autre signification (unité strictement évolutive) est l'une des grandes impostures de la biologie moderne, au même titre que celles introduites dans un autre domaine par Lyssenko. Cette substitution a été opérée à la fin du XIX siècle par les tenants du pangermanisme qui ont tenté d'imposer une nomenclature d'inspiration ésolument allemande au détriment de celle admise par la communauté scientifique internationale lors du congrès interational de zoologie de 1889, et dont les théories ont été iffuséeées aux Etats-Unis par une zoologiste naturalisée américaine et d'origine allemande, par ailleurs certes légitimement réputée outre-Atlantique pour d'autres travaux de valeur et pionniers, mais malheureusement au point de faire trop largement autorité absolue, Libbie Hyman, et de contribuer à propager durablement des erreurs manifestes.

Rappel de quelques caractéristiques fondamentales du développement des Bryozoaires

Chez les Bryozoaires, l'orifice buccal adulte se creuse au pôle opposé au blastopore chez l'imago lors de l'embryogenèse, et ces organismes sont typiquement des Deutérostomiens ; l'adulte a conservé les capacités morphogénétiques d'une gastrula, puisque, lors du remplacement d'un polypide âgé et dégénérescent, un bourgeonnement ectodermique, vers l'intérieur, de l'épiderme de l'organisme donne naissance à une structure appelée à fonctionner comme un endoderme et qui

deviendra le nouveau tractus digestif et le nouveau polypide. Par comparaison, chez les Cnidaires du genre *Halammohydra*, c'est l'ensemble de l'organisme qui présente l'anatomie d'une gastrula, mais il n'a pas été signalé ces animaux un tel bourgeonnement. Chez les Spongiaires, par comparaison, l'adulte se présente dans une certaine mesure comme une morula. Dans les autres embranchements, l'adulte ne ressemble, ni du point de vue anatomique ni fonctionnel, à aucun des stades embryonnaires traditionnels. Enfin, si le centre nerveux larvaire est un ganglion apical chez la larve, il forme chez l'adulte un anneau péri-oesophagien, localement renflé en ganglion et qui émet de façon radiaire les divers nerfs dans les différentes directions ; ces organismes sont donc ni des Epineuriens, ni des Hyponeuriens.

L'apparition de la viviparité chez les Phylactolaemates concerne le groupe phylogénéti-quement le plus évolué des Bryozoaires, par ailleurs dulcicoles, et ne peut donc pas être considérée comme un caractère fondamental. Nous y verrions personnellement la conséquence d'une mutation, inpliquant la concentration et le télescopage des stades du développement embryonnaire à l'intérieur de l'organisme maternel, corollaire d'une forme d'incubation.

Chez les Bryozoaires, 5 tissus larvaires (4 ectodermiques, 1 mésodermique) sont transis à l'adulte, parmi la trentaine qui existaient chez la larve la plus complète, celle d'*Alcyonidium* (N. B. Le modèle larvaire « cyphonaute » comporte lui aussi un nombre élevé de catégories cellulaires, mais beaucoup de celles-ci n'apparaissent pas comme des catégories différentes et additionnelles, mais comme des territoires caractérisés par de petites différences cytologiques topographi-quement localisées, mis que l'on peut rattacher aux tissus ectodermiques fondamentaux omniprésents). Il en est de même pour les larves de lignées phylogénétiques, différant des précédentes par l'atrophie ou l'hypertrophie de tel ou tel organe. Les cyphonautes n'ont donc pas des catégories cellulaires aditionnelles par rapport aux autres modèles larvaires.

La métamorphose, étape du développement située entre la larve et l'adulte, correspond à la transition entre deux structures et à deux modes de vie différents et successifs grâce à de profonds remaniements anatomiques et fonctionnels partiels (métamorphose incomplète) ou considérables (métamorphose complète) pouvant laisser croire que l'on a affaire à des représentants de deux embranchements différents, suivi d'un cloisonnement de la zoécie-fille à sa partie proximale lorsqu'elle aura atteint un certain volume et un certain état de maturation et emprisonné des cellules mésodermiques. Il semble que l'organisme larvaire ne soit pas en mesure d'acquérir en une seule fois, sa structure définitive préprogrammée, ainsi que l'ensemble de ses fonctions et possibilités présomptives, et que ses cellules et ses organes « demandent » un relais un supplément de différenciation, acquis lors d'une phase additionnelle, pour les acquérir. L'utilité de la métamorphose est de permettre l'élaboration d'un adulte présentant davantage de capacités et de fonctions que la larve et de conquérir de nouveaux milieux en s'adaptant à un nouveau mode de vie (HOURDRY *et al*., 1995, 1998). L'animal métamorphosé acquiert la possibilité de se reproduire, que ne possédait pas la larve (exception : chez l'axolotl) ; ce phénomène implique une disjonction de l'acquisition de l'état adulte (qui ne grandit plus) du passage à l'état d'imago (aptitude à la reproduction), dont chez les Insectes, deux étapes qui sont simultanées dans d'autres groupes zoologiques. Chez les Bryozoaires, le stade imago suit durablement le stade adulte dont il dérive en continuité.

La métamorphose des Bryozoaires concerne en premier lieu des cellules ectodermiques, dont certaines entrent alors en dégénérescence tandis que d'autres lignées en sont transmises à l'adulte après dédifférenciation pius redifférenciation cytologiques, avec accolement de quelques cellules mésodermiques. Certains subsistent et sont transmises, donc, après dédifférenciation et redifférentiation préprogrammées. D'autres, également preprogrammées, dégénèrent (apoptoses morphogénétiques). La métamorphose est induite par un facteur externe ou un stress relayé par l'intermédiaire d'un médiateur ou d'une neurosécrétion. Lors de la métamorphose, la calotte et le système nerveux central larvaires disparaissent, mais à l'emplacement où l'orifice buccal de l'adulte se creusera et où sera bourgeonné le polypide de remplacement. Y a-t'il persisté une capacité morphogénétique ou un effet de position ? Alors qu'aucun caractère cytologique observable ne le laisse présumer ?

Il faut relever la conservation, lors de la métamorphose, de certaines fonctions d'un ou deux (selon les cas) tissus épidermiques larvaires donnés, sac interne et tissu palléal, qui deviendront l'épiderme de l'adulte et garderont la capacité de genèse de la cuticule, complétée par l'acquisition d'une aptitude au bourgeonnement, vers l'intérieur, d'un polypide de remplacement. La capacité de bourgeonnement d'un tractus digestif, présentée par l'endoderme larvaire, passe au cours de la métamorphose au tissu supra- palléal ; c'est pour cela que l'on considère laloge adulte de Bryozooires, l'autozoécie, correspond à une infraction à la théorie classique des feuillets embryonnaire et a conservé les capacités morphogénétiques d'une gastrula. Le premier polypide ancestrulaire sera bourgeonné par le tissu palléal larvaire, ou du moins par un groupe de ses cellules, dépourvu avant la métamorphose de capacités ostensibles de gemmogenèse. Toutes les catégories cellulaires ectodermiques larvaires impliquées dans la morphogenèse ancestrulaire (polypidienne) sont topographiquement accolées à des cellules également ectodermiques, mais dont le cytoplasme contient toujours des granulations précuticulaires et qui ont donc la vocation de devenir épidermique et de secréter l'exosquelette. A chacun des deux pôles de l'embryon, on a un accolement d'un tissu cytologiquement indifférencié et d'un tissu à capacité ayant la vocation de sécréter l'exosquelette ; l'un d'entre eux co-agit-il avec l'autre, ou s'agit-il d'une simple coïncidence ?

Le creusement de l'orifice et le bourgeonnement d'un polypide de remplacement sont-il concomitants, obéissant à un même et unique, ou sont-ils deux phénomènes indépendants affectant le même territoire et les mêmes catégories cellulaires ?

Quelques repercussions phylogénétiques

Invoquer la possession d'un panache tentaculaire pour rapprocher phylogénétiquement les Bryozoaires et les Brachiopodes-Phoronidiens, comme le faisaient les anciens auteurs, est une absurdité, tellement ces organismes diffèrent à de multiples points de vue structuraux et embryologiques ; il ne viendrait l'idée à personne de les réunir aux Cnidaires, aux Entoproctes et aux Céphalopodes, pourtant eux aussi porteurs de tentacules, mais chez lesquels différents auteurs reconnaissent prioritairement à juste titre leurs réels caractères d'appartenance. Pourquoi ne pas agir de même pour d'autres taxons ?

Les larves d'Entoproctes présentent des analogies avec celles des Bryozoaires, puisqu'elles présenter l'équivalent de leurs cellules coronales et de l'organe piriforme, mais à des emplacements très différents de leur corps et ces organes ont chez eux une origine embryologique distincte. La plupart des larves d'invertébrés marins, quel que soit leur groupe d'appartenance (Annélides, Sipunculiens, Mollusques), et sans relations phylogénétiques entre eux, présentent un organe ou une calotte apicaux neuro-sensoriels, et ce caractère co-partagé n'est donc pas spécifique d'un de ces groupes ni à invoquer dans les tentatives de reconstitutions d'éventuelles affinités entre ceux-ci.

Conclusion

Les Bryozoaires constituent un groupe zoologique qui présentant une grande diversité de modalités ontogétiques et développmentales, dont certaines sont limitées à un unique taxon (viviparité, nautozozoïdes) ; les modèles larvaires sont quant à eux spécifiques chacun d'une lignée phylogétique déterminée. Difficile à réaliser en raison des faibles dimensions de ces organismes, les recherches descriptives et expérimentales offrent toujours de riches possibilités de programmes de travail aux chercheurs du futur, dès lorsqu'ils feront appel aux technologies en cours d'évolution, en notamment à celles qui sont développées et mises en œuvre dans les approches médicales.

Références

HONDT, J.-L. d' (1989).- L'évolution des classifications. Exemple des Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 1 114 (2) : 11-18.

HONDT, J.-L. d' (2005).- Revised biological definition of the Bryozoa. *In* : Bryozoan Studies 2004, H.I. Moyano, J.M. Cancino & P.N. Wyse Jackson (éd.), Balkema Publishers, Leiden :119-131.

HONDT, J.-L. d' (2010).- De l'œuf à l'ancestrula : Phases, péripéties et stades critiques de l'élaboration d'une future colonie de Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 135 (3-4) : 163-204 (*erratum* : 2011, 136 (1-4) : 312).

HONDT, J.-L. (2012).- Morphologie, anatomie et diversité fonctionelle des larves "Cyphonautes" (Bryozoaires). Interprétations phylogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, , 137 (1-4) : 259-290.

HONDT, J.-L. d' (2018).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogéné-tique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **87** (3-4) : 76-89.

HONDT, J.-L. d' (2019).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bull. Mus. reg. Sc. nat. Torino*, **35** (1-2), 5-32.

HONDT, J.-L. d' (2019).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **88** (3-4), 71-88.

HONDT, J.-L. d' (2019).- Connaissances actuelles sur le tractus digestif larvaire temporaire *d'Alcyonidium polyoum* (Hassall) (Bryozoaires, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **144** (2), 79-88.

HONDT, J.-L. d' (2019).- Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuticulaires chez les larves de Bryozoaires**.** *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **88** (9-10) : 205-220.

HONDT, J.-L. d' (2020).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (3), 199-213.

HONDT, J.-L. d' (2020).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires : le cas des cellules infracoronales larvaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (3), 215-224.

HONDT, J.-L. d' (2020).- Propos et interrogations sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **89** (9-10) : 251-265.

HONDT, J.-L. d' (2021).- Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **90** (5-6), 163-175.

HONDT, J.-L. d' (2021).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires. Quelques interprétations complémentaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **147** (1), 9-15.

HONDT, J.-L. d' (2025).- Questions de terminologie à propos du développement des Bryozoaires. *Bull. Soc. zool*. *Fr*. Sous presse.

HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1995).- Métamorphoses et Ecologie du Monde Animal. Coll. Méthodes, Editions Hermann, Paris, 366 p. Ouvrage publié avec le concours du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche.

HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT J.-L. & PORCHET, M. (1998).- Larves et métamorphoses » (pp. 157-214). *In* : Biologie du développement, J. Hourdry (éd.), Editions Ellipses, Paris, 320 p.

La difficulté du Droit français à définir les animaux domestiques et ses conséquences

Jean-Pierre DIGARD

CNRS et Académie d'Agriculture de France, **jpdigard@gmail.com**

Résumé

La distinction que le Droit français opère entre animaux domestiques et animaux sauvages est ambigüe et en partie inexacte. Le présent article propose de réexaminer cette question en partant de ses bases archéologiques, zoologiques et anthropologiques.

Introduction

Le Droit français en matière d'animaux repose sur une distinction entre, d'une part, des « espèces, races et variétés domestiques », définies (de manière au demeurant très imprécise) comme le résultat plus ou moins irréversible d'une sélection prolongée de la part de l'Homme, et, d'autre part, des espèces animales sauvages ou non domestiques. Or cette distinction, héritée de conceptions zoologiques dépassées, ne correspond pas à la réalité.

Les faits montrent en effet que :

1) La frontière sauvage/domestique n'est pas une frontière imperméable, intangible, fixée une fois pour toutes. L'état sauvage ou au contraire domestique d'un animal ne peut jamais être considéré comme total et définitif, ainsi que le montrent les cas, très nombreux, soit de domestications abandonnées (élan, cerf, gazelle, hyène, genette) ou d'animaux « marrons » (terme issu de l'hispano-américain *cimarrón* qui désignait les esclaves échappés, préférable à l'anglicisme « féralisés ») c'est-à-dire retournés à l'état sauvage (parfois en très grand nombre comme en Amérique à partir du XVI^{e} siècle et en Australie au XX^{e} siècle), soit, à l'inverse, de domestications ou de re-domestications récentes (à des degrés divers : bœuf musqué, bison d'Amérique, élan, buffle et éléphant d'Afrique, éland du Cap, autruche), soit encore d'animaux, que je qualifie de « cas-limites », qui se trouvent en perpétuelle situation d'équilibre plus ou moins instable entre état sauvage et état domestique, tantôt parce qu'ils se laissent moins aisément domestiquer que d'autres (éléphant, abeille), tantôt parce qu'ils sont délibérément maintenus par l'homme dans un état proche de la sauvagerie (guépard de chasse, oiseaux de proie affétés, chat jusqu'au XVIII^{e} siècle, certains chiens de défense).

2) La frontière sauvage/domestique ne passe pas là où on la fait passer d'habitude, entre différentes espèces, mais à l'intérieur de chaque espèce. Il n'y a pas des espèces animales domestiques et des espèces animales sauvages distinctes, mais des animaux — qui appartiennent à plus de deux cents espèces, du bœuf au bombyx du mûrier — sur lesquels l'homme exerce ou a exercé, à un moment ou à un autre, d'une manière ou d'une autre (ne serait-ce qu'en les élevant), une action de domestication. Le qualificatif de sauvage ou de domestique peut d'autant moins s'appliquer à des espèces que plusieurs d'entre elles — comme le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), le renne (*Rangifer tarandus*) ou l'éléphant d'Asie (*Elephas maximus*) — comportent à la fois des sujets sauvages et des sujets domestiques.

Ce décalage entre le Droit et les faits engendre plusieurs conséquences pratiques :

1) L'interdiction d'élever sans « certificat de capacité » (très difficile à obtenir) des animaux considérés comme non domestiques (cerfs, autruches, etc.) entraîne la condamnation par les

tribunaux d'un nombre croissant d'éleveurs et constitue une entrave à la souhaitable diversification des activités agricoles.

2) À l'inverse, des personnes incompétentes ou malintentionnées peuvent élever, détenir, utiliser ou vendre en toute impunité des animaux dangereux appartenant à des espèces réputées domestiques (chiens pitbulls ou d'autres races, dressés au mordant, ou pas dressés du tout et non maîtrisés).

3) Avec la multiplication incontrôlée des animaux dits « de compagnie » ou « d'agrément », la fréquence croissante des marronnages et de l'ampleur des dommages qu'ils causent, soit aux troupeaux ou au gibier quand il s'agit de chiens ou de chats, soit à la faune autochtone quand il s'agit d'animaux exotiques « d'agrément » (tortue de Floride par exemple) et d'autres espèces potentiellement invasives, interdisent d'assimiler plus longtemps ces faits à de la banale « divagation » d'animaux domestiques.

Les fonctionnaires des ministères de l'Agriculture et de l'Environnement consultés sur tous ces sujets reconnaissent que la législation actuelle ne correspond plus à la réalité et aux besoins, et qu'elle est de plus en plus difficilement applicable. Cette inadéquation et cette difficulté d'application ont généré depuis une trentaine d'années une multiplication des directives telle que les personnels concernés eux-mêmes finissent par ne plus s'y retrouver.

Il apparaît donc nécessaire de reprendre l'examen de ces faits en partant des domaines qui en constituent la base, à savoir : l'archéologie, la zoologie et l'anthropologie.

I. Les champs classiques de l'étude de la domestication animale et leurs limites

I.1. L'archéologie

Par définition, l'archéologie a affaire aux *premières* domestications, qu'elle envisage en tant que *processus* situés dans l'espace et dans le temps — par exemple : le dindon a été domestiqué au Mexique vers 5000 av. J.-C. —, processus dont elle s'attache à préciser le contexte, les modalités et les premiers effets, tant sur les animaux (archéozoologie) que sur les sociétés humaines (ethnologie préhistorique).

Ces disciplines ont enregistré en une cinquantaine d'années des résultats décisifs. Grâce à des méthodes profondément renouvelées, fouilles et datations ont permis notamment :

- de découvrir de nouveaux foyers (européens, africains et américains notamment) et de faire reculer plusieurs dates de première domestication ;
- de remplacer l'ancienne séquence périodique <activité cynégétique caractéristique du stade de la « sauvagerie » → pastoralisme nomade associé à la « barbarie » → agriculture à la « civilisation »> par la séquence <chasseurs-cueilleurs nomades → agriculteurs et agro-pasteurs sédentaires → pasteurs nomades (Néolithique pastoral)> ;
- de préciser les processus domesticatoires : chasse sélective, corraling (capture d'un troupeau en le poussant dans un enclos), domestication agricole, domestication secondaire, rôles respectifs des phénomènes conscients et des événements fortuits, liaison avec la complexification socio-culturelle des sociétés concernées, etc.

Ce faisant, et malgré l'étendue et la solidité de ses apports, l'archéologie laisse à peu près inexploré tout le domaine des domestications — et des dédomestications — ultérieures, tendant à faire oublier que la domestication n'est pas circonscrite dans le temps, mais qu'elle doit au contraire s'inscrire dans la durée, faute de quoi — c'est la conséquence la plus spectaculaire — des animaux peuvent retourner à la vie sauvage (marronnages).

I.2. La zoologie

Pour les zoologues, la domestication désigne le *résultat sur l'animal* du processus étudié par l'archéologie — autrement dit : l'*état* des espèces animales que la domestication a fait passer sous le contrôle de l'homme.

Selon ce point de vue classique, sont admis comme animaux domestiques « vrais » ceux appartenant à des espèces qui se reproduisent en captivité et qui se distinguent des espèces sauvages souches par

des caractères génotypiques et phénotypiques résultant d'une sélection prolongée et délibérée de la part de l'homme. Peuvent aussi être considérés comme « domestiques » des animaux qui ne le sont que partiellement ou temporairement, comme en témoigne la liste ci-dessous, qui reprend les plus significatives des 132 « espèces, races et variétés » recensées dans l'arrêté du 11 août 2006 (paru au *Journal Officiel* n° 233 du 7 octobre 2006) :

Les 43 espèces et races de cette liste représentent des degrés de domestication très inégaux, depuis des animaux domestiques vrais, c'est-à-dire distincts de leurs espèces souches — mouton ≠ mouflon, bœuf ≠ aurochs, porc ≠ sanglier, chien ≠ loup, etc. — jusqu'aux espèces, les plus nombreuses, dans lesquelles les sujets domestiqués ne diffèrent guère de leurs homologues sauvages.

Les hésitations des zoologues et des juristes dont cette liste témoigne sont donc aisément compré-hensibles. En effet, si un animal domestique est celui qui, élevé de génération en génération sous la main de l'Homme, a évolué de façon à constituer une espèce ou forme différente de la forme sauvage primitive dont il est issu, alors le renne, l'éléphant d'Asie et le chameau de Bactriane, qui subsistent tous plus ou moins à l'état sauvage, sous des formes qui ne diffèrent guère des formes domestiques, ne devraient pas être comptés au nombre des espèces domestiques.

Sous-classes	**Ordres**	**Familles**	**Espèces et races domestiques**
Insectes			- « ver à soie » (*Bombyx mori*) - abeille (*Apis sp*.) - drosophile (*Drosophila sp.)*
Poissons			- carpe Koï (*Cyprinus carpio*) - poisson rouge (*Carassins auratus*)
Oiseaux	Ansériformes	Anatidés	- canard (*Anas platyrhynchos*) - canard de Barbarie (*Cairina moschata*) - oie (*Anser anser*)
	Galliformes	Gallinacés	- poule (*Gallus gallus*) - races domestiques de la caille du Japon (*Coturnix japonica*)
		Numinidés	- races domestiques du paon (*Pavo cristatus*) - races domestiques du faisan (*Phasianus colchicus*)
		Meleagridés	- pintade (*Numida meleagris*) - dinde (*Meleagris gallopavo*)
	Columbiformes	Colombidés	- pigeon (*Columba livia*) - races domestiques de la tourterelle (*Streptopelia risoria*)
	Passériformes	Fringillidés	- serin des Canaries dit « canari » (*Serinus canarius*)
		Psittacidés	- races domestiques de la perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*)
		Passéridés	- moineau du Japon (*Lonchura domestica*)
Mammifères	Rongeurs	Muridés	- souris blanche (*Mus musculus*) - rat blanc (*Rattus rattus*)
		Caviidés	- cochon d'Inde (*Cavia porcellus*) - race domestique du hamster (*Mesocricetus auratus*)
	Lagomorphes	Léporidés	- lapin (*Oryctolagus cuniculus*)
	Carnivores	Canidés	- chien (*Canis familiaris*)
		Félidés	- chat (*Felis catus*)
		Mustélidés	- furet, race domestique du putois (*Mustela putorius*)
	Périssodactyles	Equidés	- cheval (*Equus przewalskii*) - âne (*E. asinus*)
		Suidés	- porc (*Sus scrofa*)
	Artiodactyles	Camélidés	- chameau (*Camelus bactrianus*) - dromadaire (*C. dromedarius*) - lama (*Lama glama*) - alpaca (*L. pacos*)

Elephantidés	- éléphant d'Asie (*Elephas maximus*)
Cervidés	- renne (*Rangifer tarandus*)
	- bœuf (*Bos taurus*)
	- zébu (*B. indicus*)
	- yak (*B. grunniens*)
Bovidés	- gayal (*B. frontalis*)
	- buffle d'eau (*B. bubalus*)
	- mouton (*Ovis aries*)
	- chèvre (*Capra hircus*)

En revanche, l'acception zoologique classique de la domestication fait l'impasse sur plusieurs phénomènes que je range dans les « cas limites » mais que l'on aurait tort de considérer comme marginaux ou peu significatifs :

- domestications abandonnées : hyène tachetée, chacal, addax en Égypte ancienne, biche traite par les Romains, genette en Europe médiévale, élan monté au XVII^{e} siècle en Suède ;

- semi-domestications : renne, éléphant d'Asie ;

- proto-domestications : porcs de Nouvelle-Guinée ;

- néo-domestications (XIX^{e} et XX^{e} siècles) : zèbre, buffle, éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*), élan (*Alces alces*) en URSS, éland du Cap (*Taurotragus oryx*), bœuf musqué en Alaska et au Canada, cerf, daim, bison d'Europe, autruche, etc.

- sur-domestications : bombyx du mûrier, qui n'existe plus nulle part à l'état naturel et ne survit que grâce à l'alimentation de sa chenille, le « ver à soie », au moyen de feuilles de mûriers cultivés à cette fin par l'Homme.

Ce qui semble gêner la zoologie dans la domestication, c'est, au fond, l'intervention humaine et la marque qu'elle laisse sur les animaux. Cette prévention n'est d'ailleurs pas nouvelle : de même que Buffon voyait dans la « domesticité » des animaux un facteur de « dégénération » (dégénérescence) des espèces, Linné se disait « dégoûté » par les plantes cultivées... Toujours est-il que, depuis Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, l'état de la recherche sur les problèmes posés par les animaux domestiques et la domestication est resté presque inchangé, du moins pour la perspective qui est ici la nôtre. Comme si la zoologie avait préféré s'en remettre entièrement, pour le passé des animaux domestiques, à l'archéologie, et, pour leur présent et leur avenir, à la zootechnie, celle-ci ne s'intéressant, pour sa part, qu'aux animaux *déjà* domestiqués, à seule fin d'en rechercher la meilleure adaptation à leurs conditions d'élevage et aux besoins humains. Que la domestication complique l'étude des animaux, c'est certain ; il serait, en revanche, injustifiable qu'elle nous en détournât.

II. Les interrogations et les apports de l'anthropologie

II.1. La notion d'« action domesticatoire »

Les réserves qui viennent d'être exprimées ne signifient évidemment pas que les apports de l'archéologie, de la zoologie et de la zootechnie doivent être tenues pour négligeables ou erronés, mais simplement qu'ils ne répondent pas entièrement aux interrogations de l'anthropologie, qui sont centrées sur l'espèce humaine.

En tant qu'anthropologue, les animaux ne me concernent que dans la mesure où l'Homme, mon objet, s'intéresse à eux et où, en retour, ils m'apparaissent comme des révélateurs de l'Homme. Dans cette perspective, je m'intéresse moins à ce qui est arrivé aux animaux qu'à ce que les hommes ont eu l'idée de leur faire, moins à ce que les hommes ont réalisé en définitive qu'à ce qu'ils ont investi, comme pensée et comme action, individuelles et collectives, donc comme organisation sociale et comme culture, dans la domestication.

Ainsi, par domestication, j'entends l'*action* que les hommes exercent sur les animaux qu'ils possèdent, ne serait-ce qu'en les élevant. Cette action domesticatoire est identifiée, non pas au vu d'un résultat car l'action préexiste toujours à son résultat, mais en fonction d'un projet, celui de faire quelque chose — on ne sait pas toujours très bien quoi — avec un animal.

Encore une fois, si je préfère ma définition de la domestication à celles des zoologues et des archéologues, ce n'est pas parce qu'elle serait meilleure, mais simplement parce qu'elle apparaît plus performante sur le plan heuristique, pour les besoins de l'anthropologue que je suis : elle m'ouvre davantage de fenêtres sur l'Homme.

II.2. La frontière sauvage/domestique

II.2.a. *L'action domesticatoire s'exerce toujours, d'abord, sur des animaux concrets, non sur des espèces.* C'est notamment pourquoi cette action n'a que rarement débouché sur la domestication d'espèces entières ; ainsi, il existe des espèces, comme le renne, l'éléphant d'Asie, le lapin, le porc ou l'autruche, qui comportent en même temps des sujets sauvages et des sujets domestiques. En toute rigueur, on ne peut donc pas dire qu'il existe des espèces domestiques et d'autres qui ne le sont pas ; ce que l'on peut dire, en revanche, c'est qu'il y a *des animaux – appartenant à plus de deux cents espèces – sur lesquels des humains ont exercé, à un moment ou à un autre, d'une manière ou d'une autre, avec des résultats inégaux, une action de domestication*. La frontière sauvage/domestique ne passe donc pas là où on la fait passer d'habitude, entre différentes espèces, mais *à l'intérieur des espèces — espèces qui présentent par conséquent à la fois des sujets sauvages et des sujets domestiques, dans des proportions variables selon les lieux et les époques.*

II.2.b. L'action domesticatoire doit nécessairement, on l'a dit, s'exercer de manière continue, être chaque jour renouvelée et entretenue, faute de quoi des animaux peuvent se dédomestiquer et retourner à l'état sauvage. Qu'ils soient discrets et proches, comme dans le cas des chats harets, ou d'ampleur exceptionnelle, à l'échelle continentale, comme dans l'Amérique moderne (mustangs) ou l'Australie contemporaine (lapins, brumbies, dromadaires...), les phénomènes de marronnage montrent qu'*aucune espèce animale ne peut jamais être considérée comme totalement et définitivement domestiquée*. À l'inverse, les domestications ou re-domestications contemporaines indiquent, elles, qu'*aucun animal sauvage ne peut jamais être considéré comme entièrement à l'abri de toute tentative de domestication*.

II.2.c. De nombreux animaux, que j'appelle les *cas-limites*, se trouvent en perpétuelle situation d'équilibre plus ou moins instable entre état sauvage et état domestique, soit parce qu'ils se laissent moins aisément domestiquer que d'autres (éléphants, abeilles, pour des raisons différentes), soit parce qu'ils sont délibérément maintenus par l'homme dans un état proche de la sauvagerie (chiens de combat, chat jusqu'au XVIII^{e} siècle, guépard et oiseaux affaités pour la chasse, taureaux de corrida...). *L'action domesticatoire n'est donc pas univoque* ; elle peut s'exercer dans le sens d'un ensauvagement dosé et contrôlé (selon divers degrés de domestication) pour conserver intacts certains éthogrammes spécifiques susceptibles d'être exploités par l'Homme à son profit. *La frontière sauvage/domestique n'est pas une frontière imperméable, immuable, fixée une fois pour toutes ; elle n'est pas la même pour tous les animaux dans tous les contextes culturels. Son tracé et ses déplacements dépendent en dernière instance de l'action humaine*.

II.3. La notion de « système domesticatoire »

II.3.a. Pour comprendre l'action domesticatoire, il faut considérer cette notion dans son acception la plus large, c'est-à-dire en ne négligeant aucun des aspects, idéels aussi bien que matériels, de la domestication telle qu'elle se trouve effectivement réalisée dans le cadre de systèmes sociaux et culturels concrets.

Tout système domesticatoire est *d'abord un système technique* — ce qui n'exclut pas l'irrationnel : pourquoi coupe-t-on la queue du braque et de l'épagneul mais pas celle du pointer ou du setter ? —. Un système domesticatoire n'est cependant *pas un système technique comme les autres*. Le fait, essentiel, que l'action technique s'exerce ici sur un animal, c'est-à-dire sur un être vivant, doué d'autonomie, de sensibilité voire d'intelligence, ne va pas sans entraîner certaines conséquences : l'homme ne s'implique pas de la même manière, ni avec la même intensité émotionnelle dans la domestication des animaux que, par exemple, dans la culture des plantes ; l'élevage, plus que toute autre activité, révèle une étroite imbrication des faits techniques, sociaux et

idéologiques : les animaux pensés par les éleveurs sont souvent fort éloignés des animaux réels, y compris dans les élevages modernes.

C'est l'ensemble de tous ces éléments, en interagissant les uns sur les autres, qui forment le « système domesticatoire ».

II.3.b. *A chaque situation concrète, dans un milieu, une culture et à un moment donnés, correspond un système domesticatoire particulier. Corollairement, on peut observer, dans le temps et dans l'espace, une grande variété de systèmes domesticatoires*.

Certaines variations s'expliquent aisément par des contraintes écologiques ou techniques : il est évident, par exemple, qu'on ne peut pas élever des rennes en Arabie, ni des dromadaires en Laponie, de même qu'on ne peut pas utiliser des rennes comme des dromadaires. D'autres variations, en revanche, ne relèvent ni de la cohérence interne des systèmes techniques, ni même des données du milieu naturel ou des caractères biologiques des espèces élevées ; seuls des facteurs sociaux et culturels, produits d'une histoire, expliquent qu'un même animal, le dromadaire, ne soit pas monté de la même manière par les Maures, les Touaregs, les Bédouins de Syrie et ceux d'Arabie du Sud, ou que le renne ne soit pas domestiqué en Amérique du Nord mais le soit en Eurasie, et que, même là, il soit produit et utilisé de différentes manières, depuis le « proto-élevage » des Tchouktchis et des Lapons de Norvège, jusqu'aux rennes traits et montés avec selle et étriers chez les Bouriates au nord de la Mongolie. La même diversité s'observe avec l'éléphant d'Asie, avec les porcs de Nouvelle-Guinée, battus chez les Awa, mais cajolés et masturbés chez les Kouma, etc. *Ces variations historiques et géographiques soulignent, s'il en était besoin, le caractère éminemment culturel (au sens ethnologique) des faits de domestication*.

II.4. « Moyens élémentaires d'action » sur l'animal et « chaînes opératoires » de la domestication

De même qu'il a domestiqué ou essayé de domestiquer tous les animaux qui pouvaient l'être, et tiré ou essayé de tirer d'eux tout ce qu'ils étaient susceptibles de lui apporter, on peut dire que l'Homme a tout essayé pour parvenir à ses fins, ne reculant devant aucune expérience, aussi coûteuse ou insolite soit-elle (voir, par exemple, dans l'article « Soie » de l'*Encyclopédie*, le compte rendu des expériences tentées sur les araignées par René-Antoine de Réaumur, 1683-1757).

Mais, en tant qu'ils s'exercent sur des êtres vivants, les « moyens élémentaires d'action » sur l'animal et les « chaînes opératoires » de la domestication présentent, par rapport aux autres ensembles techniques, une forte originalité.

II.4.a. L'action de l'homme est d'abord dictée par les exigences fondamentales qui doivent être satisfaites pour que les animaux qu'il convoite ou détient survivent à la fois en tant qu'individus et en tant qu'espèces.

Ces exigences sont au nombre de trois :

- la *défense* contre les agressions de toutes natures (prédateurs, intempéries, maladies, etc.) ;
- l'*alimentation* ;
- la *reproduction*.

C'est au degré d'intervention des humains à chacun de ces trois niveaux critiques de la vie et de la survie animales, dans chacune de ces trois exigences vitales, que l'on pourra évaluer le degré de domestication. On peut ainsi considérer que le stade le plus avancé de cette domestication est atteint quand aucune de ces trois exigences vitales ne peut être satisfaite sans l'assistance humaine, sans l'entremise du travail humain. Selon ces critères, le plus domestique des animaux est incontestablement un papillon : le bombyx du mûrier (*Bombyx mori*) qui, on l'a vu, n'existe plus à l'état naturel et dont les chenilles, les « vers à soie », ne survivent que grâce aux feuilles de mûriers spécialement cultivés pour son alimentation.

II.4.b. Ces moyens d'action sur l'animal sont, pour la plupart, des *« techniques sans objets »*, relativement pauvres en outils — ce dépouillement étant compensé par la richesse des savoirs fondés sur une observation très fine du comportement animal et des ressources du milieu naturel ; en effet,

c'est le plus souvent en détournant au profit de l'homme les comportements spécifiques des animaux (grégarisme, imprégnation, etc.) que s'exerce l'action domesticatoire.

II.4.c. Les techniques domesticatoires sont des *techniques polyvalentes* : le bâton et le chien qui éloignent les prédateurs servent aussi à diriger le troupeau, l'alimentation des animaux contribue à leur familiarisation voire à leur dressage, leur reproduction contrôlée permet de les modifier… *Il suffit donc que l'Homme détienne et élève des animaux pour exercer sur eux une action domesticatoire, aussi modeste soit-elle*.

La polyvalence des techniques domesticatoires est à la base de la satisfaction de l'exigence de familiarisation, d'apprivoisement et/ou de dressage des animaux domestiques. L'arsenal des procédés de dressage et le considérable supplément d'action qu'il représente de la part de l'Homme consiste pour l'essentiel à jouer en même temps et en permanence — « Tout non-dressage est de l'anti-dressage », disent certains cavaliers — sur les trois claviers des techniques de protection/contention, d'alimentation et de reproduction des animaux, auxquels s'ajoute ici un quatrième clavier, d'un maniement particulièrement délicat, qui est celui du consentement des animaux à leur propre asservissement. Le dressage des animaux de travail comme le chien ou le cheval, par exemple, suppose en effet un état actif de l'animal et, de la part de l'homme, une attitude constante de négociation et de compromis avec le premier (« Ne demander que ce que l'on est certain de pouvoir obtenir », disent encore certains cavaliers).

II.4.d. Les effets sur l'animal des techniques domesticatoires ne sont jamais immédiatement visibles, ce sont des résultats différés, d'où ces aptitudes spécifiques des éleveurs que sont les facultés d'abstraction et la résistance à la frustration.

II.5. Finalité et nature de l'action domesticatoire

De même que l'Homme n'a pas toujours eu une conscience très nette de la nature et de la finalité des actions domesticatoires qu'il effectuait, il n'a pas non plus toujours eu conscience des motifs pour lesquels il entreprenait ces actions. Plus précisément, *l'homme n'a pas d'abord domestiqué des animaux pour en tirer des services ou des produits matériels*, pour la simple raison que ceux-ci résultent des effets à long terme de la domestication. Les hommes du Néolithique ne pouvaient pas savoir que le mouflon fournirait de la laine, ni que la vache pourrait donner plus de lait que nécessaire pour son seul veau, ni, *a fortiori*, que le cheval serait appelé à jouer le rôle militaire et économique qu'on lui connaît aujourd'hui. Les premières domestications ont probablement été guidées, avant tout, par deux tendances liées au processus d'hominisation et inscrites dans la nature humaine :

- la curiosité intellectuelle gratuite, le besoin de relever des défis, de réussir du jamais vu, de venir à bout de ce qui échappe, indépendamment de toute nécessité ;
- la compulsion mégalomaniaque de dominer les êtres et la nature, de se les approprier, d'agir sur eux, de les transformer.

Certaines utilisations d'animaux domestiques posent des problèmes particuliers d'un grand intérêt. Ce sont toutes celles *dont la logique n'est pas d'abord économique* : utilisations symboliques ou religieuses (en vue de sacrifices), ludiques ou sportives (spectacles d'animaux, courses), pour l'ornement ou la compagnie (oiseaux de cage ou de volière, nombreux animaux dits « d'agrément » et/ou « de compagnie »).

On trouve donc, de part et d'autre de la grande masse des animaux domestiques dont l'Homme tire des services ou des produits (« animaux de rente »), des animaux qu'il joue à domestiquer, les uns sur le mode tragique, en les réduisant par la violence, parfois jusqu'à la mort (tauromachie), les autres sur le mode de la comédie sentimentale, en les sur-domestiquant (animaux dits « de compagnie »). Que l'Homme consomme des animaux domestiques, c'est indéniable ; qu'il consomme aussi et surtout de la domestication, c'est-à-dire du pouvoir de l'Homme sur l'animal, voilà qui est à peu près certain. Le stupéfiant zèle domesticateur de l'Homme ne s'explique bien souvent que par la recherche de la domestication pour elle-même et

pour l'image qu'elle renvoie d'un pouvoir sur la vie et les êtres. *Même quand elle sert aussi à autre chose, l'action domesticatoire contient sa propre fin. Corollairement, en construisant l'animal, l'Homme se construit lui-même, élabore sa culture, se civilise.*

II.6. Domestication et société

S'interroger sur les rapports entre domestication animale et société revient à chercher quels « choix » en matière de domestication (préférence pour telles espèces, telles utilisations, telles techniques d'élevage plutôt que telles autres) sont compatibles ou incompatibles — et pourquoi — avec quels « choix » de société. C'est ainsi que plusieurs auteurs ont été amenés à constater que la domestication est l'archétype d'autres sortes de subordination.

Si l'on compare la place des animaux dans différents types de sociétés, on constate, par exemple, que, dans les sociétés pastorales nomades — à « structures élémentaires » (fondées sur la parenté) et plus ou moins « égalitaires » —, il existe un parallélisme entre troupeau et groupe domestique, alors que, dans les sociétés agricoles — à « structures complexes », fondées, moins sur la filiation (indifférenciée) et sur l'alliance et/ou que sur la résidence —, le trait le plus saillant est la hiérarchisation des animaux domestiques en plusieurs catégories distinctes, faisant l'objet d'un traitement inégal (cf., dans les sociétés occidentales modernes, la différence de traitement entre les animaux de compagnie et les animaux de rente).

Existe-t-il des systèmes sociaux « non domesticateurs », incompatibles avec la domestication ? Cette question vient immédiatement à l'esprit quand on constate les « blancs » que laissent, sur une carte de la domestication, certaines sociétés d'Afrique tropicale ou d'Australie (avant les introductions de bétail modernes) ou encore d'Amérique (avant la conquête espagnole et même après, comme chez certains Indiens d'Amazonie). Il se trouve que toutes ces sociétés présentent au moins un caractère commun : il s'agit de chasseurs-cueilleurs qui apprivoisent couramment des animaux isolés prélevés sur le milieu, mais ne sont jamais passés à la domestication d'espèces entières (à la seule exception notable du chien ou, parfois, du porc). Pourquoi ? La réponse à cette question doit être cherchée dans les systèmes de représentation des rapports hommes-animaux propres aux sociétés de chasseurs-cueilleurs. Chez les Pygmées, les Amérindiens, les Eskimos, les peuples sibériens ou les aborigènes d'Australie, le monde animal est conçu à l'image du monde humain. Plus particulièrement avec les animaux qui constituent leur gibier, les chasseurs-cueilleurs ressentent la crainte que leurs proies ne se laissent plus prendre ou se vengent des chasseurs en les attaquant. Pour conjurer ce danger, les chasseurs se livrent à des rites complexes afin que les animaux tués ne se formalisent pas du traitement qu'on leur fait subir (on leur présente des excuses et des friandises, leurs restes sont traités avec déférence) ou bien qu'ils ne puissent pas reconnaître leurs agresseurs (en Sibérie, on coupait le museau de l'ours ou l'on accusait les Russes de la mort du loup) ; des fêtes de réconciliation entre les hommes et les animaux sont organisées, etc.

L'apprivoisement d'animaux isolés enlevés à la vie sauvage par les chasseurs-cueilleurs entre dans ce cadre. Chez les Indiens d'Amazonie, par exemple, cet apprivoisement attentif et affectueux — qui est le fait exclusif des femmes — représente une contrepartie, une réparation nécessaires de l'acte de prédation dont les hommes se rendent coupables en chassant. Cette contrepartie n'a évidemment de valeur que si les animaux familiers ainsi maternés ne sont jamais ni tués, ni mangés. Semblable interdiction est justifiée et manifestée par l'insertion des animaux familiers dans un système de parenté classificatoire et métaphorique complexe, qui assimile leur consommation à de l'anthropophagie. En ce sens, l'apprivoisement d'animaux sauvages appartient bien, en effet, à l'univers de la chasse. On voit mal, au demeurant, quel intérêt de telles sociétés pourraient trouver à domestiquer, sur une plus grande échelle, des animaux qui se trouvent frappés d'un interdit alimentaire.

Pourtant, cet apprivoisement n'est pas contradictoire avec toute domestication. Le cas du chien en est la preuve. Cet animal domestique est lui aussi assimilé à la société humaine mais d'une

manière totalement différente. Très prisé comme auxiliaire de chasse, il appartient au monde masculin. Vivant par ailleurs dans la promiscuité sexuelle avec ses congénères, le chien pratique l'inceste : il incarne donc la transgression voire l'inversion de la norme. L'animal domestique qu'est le chien se distingue donc doublement des animaux apprivoisés. Cela explique notamment que la consommation du premier, à la différence de celle des seconds, soit considérée comme licite par de nombreuses sociétés amérindiennes ou africaines.

Plutôt que d'opposition entre des sociétés apprivoisatrices et des sociétés domesticatrices radicalement différentes, c'est donc plutôt de cloisonnement, interne à certaines sociétés, entre un apprivoisement lié à la chasse et la domestication, qu'il convient de parler. C'est sans doute pourquoi les Indiens des Plaines, qui avaient pourtant l'expérience de la domestication du chien puis de celle du cheval — animaux entre lesquels ils établissaient d'ailleurs de nombreuses analogies — n'ont pas eu l'idée d'entreprendre aussi celle du bison ou du caribou (nom canadien du renne).

III. Conséquences pratiques

III.1. Les incertitudes du Droit quant à la définition de l'animal domestique

Les conséquences pratiques de ce qui précède ne sont pas minces. En effet, les incertitudes de la zoologie ne sont pas sans responsabilité dans les difficultés du Droit à distinguer animaux sauvages et animaux domestiques. Nombreux sont les cas de tribunaux ayant eu à se prononcer sur le caractère domestique du taureau de corrida ou de l'abeille, avant de conclure ou non à l'application des dispositions relatives au mauvais traitement ou à la divagation d'animaux domestiques.

Si de tels débats reviennent périodiquement devant les juridictions, c'est que ni la loi ni la jurisprudence ne sont parvenues pour l'instant à des conclusions satisfaisantes dans ce domaine. Aussi curieux que cela puisse paraître, on ne trouve dans la loi française aucune définition indiscutable de l'animal domestique : « sont considérés comme appartenant à des *espèces* non domestiques les animaux n'ayant pas subi de *modification par sélection de la part de l'homme* », dit l'article R213-5 du Code rural [mes italiques]. À défaut de texte de référence suffisamment explicite, force est de se reporter à la jurisprudence : « une jurisprudence constante [?] considère comme animal domestique celui né en captivité, qui dépend de son propriétaire, lequel assure sa protection, sa nourriture et sauvegarde sa reproduction » (Tribunal de Grande Instance de Boulogne-sur-Mer, 10 sept. 1986, affaire Vandenberghe). Ailleurs, les textes s'en tirent en maniant la redondance : « animal domestique, apprivoisé et détenu » (*Journal Officiel*, 1984, *passim*).

En fait, c'est le plus souvent à la dernière de ces trois notions que les juristes dans l'embarras se réfèrent, car il leur importe moins, au fond, de déterminer si un animal est sauvage ou domestique, que d'identifier la personne — propriétaire ou usager — qui pourra, le cas échéant, être tenue pour responsable des agissements de celui-ci.

C'est pourquoi le Droit français considère généralement comme domestiques les animaux « qui ont un maître », dont ils sont des « biens meubles, attachés à un immeuble : exploitation agricole, étang, forêt, ruche, colombier », ou qui peuvent être marqués, tatoués ou identifiés par des moyens électroniques et faire l'objet de documents signalétiques suffisamment précis (comme les chiens, les chats et les chevaux).

III.2. Les hésitations sur la notion d'espèce et leurs conséquences pour la protection de la faune

Une autre approche juridique du problème consiste à contourner l'écueil de la définition. C'est ainsi que procèdent certains grands textes de protection de la faune « sauvage » : on n'y trouve aucune définition à proprement parler mais des listes d'espèces *réputées* sauvages et protégées en tant que telles. Ainsi, la CITES (convention sur le commerce international des espèces de la faune et de la flore sauvages menacées d'extinction, dite « convention de Washington », adoptée en 1973 et ratifiée par la France) interdit ou restreint sévèrement le transport et le commerce de tout animal

vivant ou mort ou partie d'animal figurant sur une liste de près de 600 espèces. L'arrêté du 17 avril 1981 interdit, quant à lui, la destruction, la mutilation, la capture, le transport et le commerce des animaux compris dans une liste d'espèces d'oiseaux et de mammifères réputées sauvages du territoire français. Enfin, l'arrêté du 1er juillet 1985 interdit le transport et le commerce de certaines « espèces sauvages nées et élevées en captivité ».

Tous ces textes qui, tantôt se recoupent, tantôt se complètent, ne sont pas dénués d'ambiguïtés ni d'inconvénients. D'une part, ils n'identifient pas toujours les animaux concernés avec une précision suffisante : par exemple, l'arrêté de 1985 parle du « faisan de chasse » au singulier ; il doit s'agir de *Phasianus colchicus* et de ses multiples variétés ; mais qu'en est-il du faisan vert *(Phasianus versicolor)*, croisé avec le précédent, du faisan vénéré *(Syrmaticus reevesi)*, également présent dans certaines chasses, et éventuellement d'autres espèces voisines ? D'autre part, conçus pour prévenir certains excès, ces textes n'interdisent pas de *détenir* les animaux dont ils prohibent le transport et la vente. Dans le contexte actuel de dépeuplement et, par conséquent, de développement de l'élevage de certains gibiers, aussi bien d'animaux dits de « repeuplement » que d'animaux de « venaison fermière » (pour la viande), la législation en vigueur génère parfois plus de problèmes qu'elle n'en résout. Des problèmes analogues se posent en ce qui concerne les espèces animales exotiques : les insuffisances des textes, leurs contradictions éventuelles (arrêté du 1er juillet 1985 contredisant la loi du 10 juillet 1976) et, par conséquent, les difficultés de leur interprétation amènent inévitablement des magistrats de juridictions différentes à prononcer, en toute logique, des conclusions opposées. C'est ainsi que le Tribunal de Grande Instance de Boulogne-sur-Mer, par jugement du 10 septembre 1986, a relaxé un éleveur prévenu d'importation d'oiseaux protégés — il s'agissait d'oies bernaches —, en considérant que les oiseaux en question n'avaient pas été prélevés dans le milieu naturel, mais qu'ils étaient nés et avaient été élevés en captivité où leur reproduction était contrôlée et qu'ils devaient par conséquent être considérés comme domestiques.

Au risque de tomber dans la facilité, bien française, qui consiste à se gausser des fonctionnaires et de leurs œuvres, on ne saurait clore cette énumération sans signaler tout ce que la distinction animaux domestiques/animaux sauvages doit, dans notre pays, à l'administration, plus précisément à la répartition (changeante) des prérogatives en matière de faune entre trois autorités de tutelle (également changeantes) : l'Agriculture, la Chasse et l'Environnement. À la première incombent le porc *(Sus scrofa)*, le lapin de clapier *(Oryctolagus cuniculus)*, le pigeon et les oiseaux de basse-cour, les deux dernières se partageant le sanglier *(… Sus scrofa !)*, le lapin de garenne *(… Oryctolagus cuniculus !)*, la tourterelle à collier et les oiseaux de cage et de volière considérés comme « animaux sauvages maintenus en captivité »… Mais que l'on se rassure : la France n'a pas le monopole de l'incohérence ! Aux États-Unis, par exemple, les 150 000 à 200 000 furets que compte ce pays sont admis, selon les États, tantôt comme domestiques, tantôt comme sauvages, selon qu'ils relèvent du Department of Agriculture ou du Fish and Game Department. Plus près de nous, en Suède, il est interdit de faire « travailler » des animaux « sauvages » ; seuls leurs homologues domestiques sont corvéables. Ainsi, dans les cirques, le dressage des éléphants d'Asie est autorisé, mais non celui de leurs cousins africains, même si ceux-ci descendent de cinq générations d'animaux nés et élevés en captivité. Les fauves bénéficient de la même protection mais non les otaries dont il faut croire qu'elles sont là-bas classées comme domestiques… La difficulté pratique procède ici, une fois encore, de l'habitude erronée qui consiste à faire passer la frontière sauvage/domestique *entre* des espèces alors qu'en réalité, elle les traverse.

III.3. Les incohérences pour la diversification agricole

On pourrait sourire du spectacle de nos autorités s'obstinant à prendre pour sauvages des animaux qui ne le sont plus ou plus tout à fait, si cette obstination ne conduisait des éleveurs compétents et de bonne foi devant les tribunaux. Parmi les « filières de diversification animale » soutenues ou encouragées par le ministère de l'Agriculture — une publication de ce ministère en énumère quatorze : ratites (autruche, émeu, nandou), escargots (héliciculture), cervidés (cerf, daim), sangliers, ver à soie (sériciculture), grenouilles, bisons, camélidés (lama, alpaga), lapins angora,

écrevisses (astaciculture), crocodiles, visons, chèvres angora, vers de terreau (lombriciculture) —, deux au moins — la « filière ratites » (autruches et autres) et la « filière cervidés » — représentent des cas d'élevage particulièrement surveillés voire contestés par les DSV (Directions des Services Vétérinaires).

Ces deux derniers types d'élevage (ratites et cervidés) sont en effet régis par les dispositions législatives et réglementaires relatives aux établissements détenant des « animaux d'*espèces non domestiques* » (mes italiques) : ces dispositions imposent aux éleveurs concernés d'obtenir préalablement à toute activité un « certificat de capacité » à titre personnel, puis une « autorisation d'ouverture » de leur établissement. S'y sont ajoutées, pour les cerfs, jusqu'à leur abrogation le 12 août 1994, les dispositions concernant les « espèces de gibier dont la chasse est autorisée », qui limitaient les périodes de commercialisation du gibier d'élevage aux périodes d'ouverture de la chasse !

La réalité de l'élevage des autruches et des cerfs élaphes n'empêche pas la dénégation et la suspicion persistantes de l'administration et de la justice françaises. Dénégation parce que ces deux espèces sont considérées comme sauvages (à tort pour les autruches qui sont aujourd'hui *de facto* en majorité élevées, notamment en Afrique du Sud et aux États-Unis). Suspicion parce que, tout en refusant aux cerfs le label domestique, l'administration les considère, non sans paradoxe, comme abâtardis et donc comme susceptibles, s'ils venaient à s'échapper, de « contaminer » par des gènes allochtones les cerfs autochtones, animaux emblématiques de nos forêts, et de compromettre ainsi « la conservation de la pureté génétique du patrimoine sauvage ».

Conçus dans une optique de repeuplement cynégétique, les textes qui viennent d'être évoqués sont inadaptés à une production agricole de venaison. Ils freinent l'essor d'activités qui pourraient contribuer à la diversification de l'économie agricole. Enfin, ils alimentent des préjugés et des ostracismes dont les fondements demeurent obscurs.

Conclusion

Pour les raisons qui viennent d'être exposées, les administrations compétentes pourraient donc faire œuvre utile en reconsidérant la question de l'élevage, de la détention et de l'utilisation des animaux dans son ensemble, sur le plan législatif comme sur celui de ses implications économiques et sociales. Pour ce faire, il importerait notamment qu'elles rompent avec l'actuelle et illusoire distinction entre espèces sauvages et espèces domestiques, distinction qui, comme cela a été montré, ne correspond pas à la réalité et repose sur des conceptions zoologiques et anthropologiques dépassées. L'enjeu d'une telle entreprise s'avèrerait d'autant plus important que, loin d'être uniquement spéculative, la question de la domestication animale est susceptible d'entraîner des répercussions notables sur les pratiques agricoles, telles, entre autres exemples, que l'extension de l'élevage à de nouvelles espèces.

Références

CHEVALLIER, D. (1987).- *L'homme, le porc, l'abeille et le chien. La relation homme-animal dans le Haut-Diois*. Paris, Institut d'ethnologie.

COURET, A. & DAIGUEPERSE, C. (1987).- *Le tribunal des animaux. Les animaux et le Droit.* Paris, Thissot.

DELORT, R. (1984).- *Les animaux ont une histoire*. Paris, Seuil.

DENIS, B., éd. (2015).- *Éthique des relations homme/animal. Pour une juste mesure*. Paris, Éditions France Agricole.

DIGARD, J.-P. (1990).- *L'homme et les animaux domes-tiques. Anthropologie d'une passion.* Paris, Fayard.

DIGARD, J.-P. (1999).- *Les Français et leurs animaux*. Paris, Fayard & Hachette Littérature.

DRESZER, M.-A. (1988).- « L'exercice du droit de propriété sur l'animal », in *Homme, animal, société.* T. 2 : *Droit et animal.* Toulouse, Presses de l'Institut d'Études Politiques : 251-257.

FALAISE, M. (2018).- Le statut juridique de l'animal : perspectives comparatives. *Revue du Notariat*, **120** (2), 357-369.

FERRY, L. (1992).- *Le nouvel ordre écologique. L'arbre, l'animal et l'homme*. Paris, Grasset.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I. (1861).- *Acclimatation et domestication des animaux utiles*. Paris, Librairie agricole de la maison rustique/Flammarion (1986).

HERPIN, N., GRIMLER, G. & VERGER, D. (1991).- Les Français et leurs animaux familiers : des dépenses en forte hausse. *Économie et Statistique*, **241**, 53-61.

LE BOT, O. (2011).- Les grandes évolutions du régime juridique de l'animal en Europe : constitutionnalisation et déréification. *Revue Québécoise de Droit International*, **24** (1), 249-257.

LOISEAU, G. (2015).- L'animal et le droit des biens. *Revue Semestrielle de Droit Animalier*, **1**, 423-431.

MÉCHIN, C. (1989).- Du gibier à l'animal de compagnie : l'apprivoisement du sauvage dans une vallée vosgienne, *Ethnozootechnie* **42**, 59-68.

MILLIET, J. (1987) .- « Un allaitement insolite », in J. HAINARD & R. KAEHR (eds.), *Des animaux et des hommes*. Neuchâtel, Musée d'ethnographie, p. 87-118.

PATOU-MATHIS, M. (2009).- *Mangeurs de viande ; de la préhistoire à nos jours*. Paris, Perrin (coll. « Tempus »).

RIOT, C. (2018).- « La personnalité juridique de l'animal : I. L'animal de compagnie ». *Derecho Animal, Forum of Animal Law Studies*, **9** (2), 61-65.

SAUER, C.O. (1969).- *Seeds, spades, hearths, and herds: the domestication of animals and foodstuffs*. Cambridge (Mass.), The MIT Press.

SZASZ, K. (1968).- *Petishism: pet cults of the Western world*. Londres, Hutchinson.

THOMAS, K. (1985).- *Dans le jardin de la nature. La mutation des sensibilités en Angleterre à l'époque moderne (1500-1800)*. Paris, Gallimard.

VEISSIER, I., BOISSY, A., DÉSIRÉ, L. & GREIVELDINGER, L. (2009).- Animals' emotions: studies in sheep using appraisal theories. *Animal Welfare*, **18**, 347-354.

VIALLES, N. (1987).- *Le sang et la chair. Les abattoirs des pays de l'Adour.* Paris, Éd. de la MSH & Ministère de la Culture, Mission du Patrimoine ethnologique.

VOURC'H, A. & PELOSSE, V. (1988).- *Chasser en Cévennes. Un jeu avec l'animal.* Aix-en-Provence, Édisud & Paris, Éd. du CNRS.

Les rorquals et autres Cétacés en fin de vie en Méditerranée Occidentale

Denise PICHOD-VIALE[1,2], Georges VIALE[1], Julien VIALE[1], Carli VIALE[1], Laurent KOECHLIN[3], Noémie KOECHLIN-LANGEVIN[2], Anne VIALE-MASSON[1] Laurent MASSON[1], Patrice COAT[4], Patrick BRACONNIER[4] et Maurice FENOUILLERE[4]

[1] APEEM, Association pour l'Etude Ecologique du maquis et autres milieux naturels ; Laboratoire d'écologie de Pirio, Réserve Internationale « Man and Biosphere » du Fangu en Haute-Corse, 20245 Manso, France

[2] Ex-Laboratoires de Zoologie de la Sorbonne Pr. Prenant, Pr. Teissier, rue des Écoles, 75005 Paris, France

[3] Institut de recherches en astrophysique et planétologie, Université de Toulouse, CNRS, 14 Avenue Edouard Belin, 31400 Toulouse, France

[4] Etablissement Régional du Matériel de l'Armée (E. R. M.), 20250 Corte, France

---

Résumé

Des échouages accidentels de Cétacés sur les côtes de Corse ont déclenché la naissance de cétologues nouveaux qui se formeront sur le terrain de 1961 jusqu'à 2004. Les travaux ultérieurs se feront sur les documents acquis cumulés en attente de méthode efficace numérique ou micrographique. Parallèlement les Cétacés ont cumulé les effets délétères d'actions humaines, piratage de leur graisse, pollutions diverses et concurrence inéquitable sur la production marine. Les humains qui étaient 4,2 milliards en 1980 sont 7,5 milliards aujourd'hui (BAVEREZ, 2024); la malnutrition et l'atteinte de l'état sanitaire des Cétacés les conduisent à un amaigrissement et une perte de l'épaisseur de leur lard cutané. Celui-ci formait un scaphandre protecteur contre la pression marine, il assurait aussi la rigidité du Cétacé et permettait sa plongée et sa vitesse de natation. Les poumons écrasés par la pression en plongée apparaissent dès 1980 sur de nombreux Cétacés échoués. Nous montrons ici que l'indice de leur amaigrissement sur les animaux encore vivants est fourni par l'affaissement de leur aileron dorsal, qui n'est plus dressé mais enroulé. Ainsi apparaît le début de leur lente agonie.

Introduction

Les relations des Cétacés avec l'Homme sont conflictuelles : la passion des uns ne compense pas la barbarie des comportements des autres, pêcheurs et baleiniers, face à tous les Cétacés. De toute façon, l'existence de plus de 8 millards d'humains sur la planète n'est plus compatible avec la survie d'une faune sauvage. Elle s'amenuise donc et le nombre de zoologues aussi.

Le changement global qui en découle perturbe le fonctionnement cyclique de notre planète : tous les animaux de gros calibre sont menacés, marins ou terrestres ; les effets ne sont pas forcément perçus ni perceptibles par le grand public, non informé ; on manque de zoologues.

Des zoologues subsistent encore parmi ceux formés par les Géants de la Zoologie française au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne : les Professeurs G. Teissier, P. Drach, B. Possompès, M. Prenant, etc… Ils ont fait vivre la Société Zoologique de France, et leurs disciples sous des noms de spécialités diverses, entomologistes, cétologues, hydrologues, herpétologues etc. lui rendent hommage dans cette commémoration d'aujourd'hui.

Formée en Zoologie à la Sorbonne, j'ai été intégrée au Laboratoire en tant qu'assistante agrégée, pour faire, en dérogation, de la recherche sur des Crustacés. Le sort futur de Georges semblait bien être dans la physique nucléaire, mais les perspectives changent brutalement, accidentellement, par notre découverte d'un échouage de deux Cétacés de plus de 5 mètres (1,5 tonne) et la décision d'en disséquer l'un. C'était en début janvier 1962. Nous sommes devenus brutalement, mon mari et moi, des nouveaux « cétologues » sur les côtes de Corse. Ignares et désemparés, loin de nos pères

initiateurs, qui ne nous ont pas abandonnés, mais confiés à Paul BUDKER du Museum National d'Histoire Naturelle. L'accueil de Paul BUDKER est inoubliable, cétologue cultivé, baleinier averti, et marin très habile, courageux sur son voilier en mer.

Naissance d'une vocation de Cétologue

Paul BUDKER est formel : le cétacé échoué est *Ziphius cavirostris* ou Baleine à bec de Cuvier ; mais le seul document que nous ayons trouvé en 1962 pour identifier notre cétacé noir est «*Field Book of Giant fishes* » de F.C. FRASER du British Museum (1949) sur lequel le *Ziphius* est noir et blanc ; Fraser consulté directement confirme sans hésitation la détermination du *Ziphius* en expliquant que le patron de coloration change probablement avec l'état physiologique, on ne sait pas ? Ainsi notre entrée en cétologie débuta par une erreur. La solution nous semblait pouvoir apparaître au cours de prochains échouages ? Mais le prochain n'aura lieu qu'en 1968, et le suivant en 1974 ! Patience nécessaire en cétologie !

Les *Ziphius* ne sont pas des Baleines ou Cétacés à fanons ou Mysticètes ; ce sont des Cétacés à dents ou Odontocètes, mais Cuvier a nommé cette espèce Baleine à Bec car elle n'a pas de dents ; l'adaptation à leur régime est poussée à l'extrême, avec une mandibule sans dents qui s'insinue dans la mâchoire comme un bec, de manière à pincer très fort un calmar, animal très vif, réactif par des bonds et donc d'accès difficile dans les eaux profondes noires.

En janvier 1962, en fait, sept gros Cétacés de plus de 5 m ont été trouvés morts, porteurs de traces de mitraillage visibles sur les photos 1 et 4, en probable liaison avec des manœuvres marines interalliées de décembre en Mer Liguro-Provençale. Leurs dépouilles ont été éparpillées sur le quart Nord-ouest du rivage corse. (Notons que nous venons d'avoir 3 cadavres de *Ziphi*us fin Mai 2024, probablement tués par une expérimentation de la Marine Nationale, par émissions sonores fortes en grande profondeur, information annoncée par M. le Préfet Maritime).

La Photo 1 montre le *Ziphius* d'Ile Rousse, projeté par la tempête parmi les rochers et les amas de posidonies .



Photo 1. *Ziphius cavirostris* (ZC.16.01.1962). Georges Viale et les autorités maritimes de Corse envisagent les possibilités de transfert de l'animal. Notons la rigidité et la résistance du cadavre sous le poids de l'officier.

Autopsie du *Ziphius cavirostris* (ZC.16.01.1962 A) échoué à Algayola

G. VIALE envisage avec les Autorités maritimes des possibilités de transfert de l'animal par route ou par mer. Observons que l'Officier est solidement posé sur le cadavre sans lui créer la moindre déformation ; voir également sur la Photo 4, l'étudiant qui ausculte les traces de balles, perché sur le corps du *Ziphius* (ZC12.74.B) échoué ne détermine aucune déformation, comme sur une coque de navire.

La dissection a été menée méthodiquement pour réaliser des photos et un film (Clichés Moretti) copié à la demande P. Drach par le service du Film Scientifique du CNRS.

La Photo 2 montre en vue ventrale une demi-coupe transversale (CT) du corps cylindrique du *Ziphius* et la suppression du flanc thoracique droit laisse voir les côtes et la partie ventrale ; en CT le quart supérieur droit apparaît entièrement rempli d'une masse musculaire nettement bordée par une couche de lard très blanc de 5 à 6 cm d'épaisseur ; le long de la ligne blanche indiquant la colonne vertébrale, l'épaisseur est encore plus forte (seuls les bras, c'est-à-dire membres supérieurs transformés en palettes natatoires, ne portent qu'une couche mince d'hypoderme en raison de leur rôle sensoriel).



Photo 2. Autopsie du Ziphius cavirostris *(ZC.16.01.1962 A). Coupe transversale thoracique.*

Cette couche de lard sous la peau est formée de l'épiderme, du derme et d'un hypoderme adipeux formé de fibres tendineuses, élastiques et musculaires, de fibres nerveuses, toutes entrecroisées dans un tissu conjonctif bourré d'adipocytes, très irrigué en artérioles et capillaires veineux nécessaires pour permettre l'osmorégulation, la respiration et la thermorégulation, etc. Cette disposition entrecroisée des fibres donne au « lard épais » une élasticité et une résistance à la pression marine dans toutes les directions, importante lors de la plongée.

C'est le maintien d'un lard épais de 5 à 6 cm qui constitue une sorte de charpente externe comme métallique rigide, une coque ou combinaison rigide continue.

Généralisation : autopsie de *Ziphius* (ZC 12.1974 A, Centuri)

Sur la Photo 3 d'une femelle gravide porteuse d'un fœtus de 1,10 m, le lard forme un arc de cercle très blanc, qui en coupe transversale semble relativement plus épais que dans la précédente

autopsie. L'analyse des taux de polluants Pb, Cd, Hg de la mère et du fœtus a montré que les toxiques traversent le placenta ; la mère se décontamine donc, comme dans l'allaitement.

La mère a été mitraillée, comme son collègue de la photo 4 (ZC.22.12.1974 B Calvi). Sur les photos 1 et 4, la charpente externe semble faite de métal, non affectée sous le poids des humains, mais percée par leurs armes.



Photo 3. Autopsie d'une femelle gravide de *Ziphius cavirostris* : elle a été mitraillée, on voit le fœtus dans son sac au premier plan, il faut remarquer l'épaisseur remarquable du lard et sa blancheur ; il est parfaitement rigide (ZC 16.01.1 1962).



Photo 4. L'étudiant ausculte les traces de balles, perché sur le corps du Ziphius (ZC12.74 .B) échoué et ne détermine aucune déformation, comme s'il était sur une coque rigide de navire.

Cette résistance de la couche fibreuse de lard est absolument nécessaire en plongée pour éviter l'écrasement des poumons contre le cœur, de l'irrigation sanguine, des moteurs musculaires etc. Elle l'est également pour l'hydrodynamisme du Cétacé, responsable de sa vitesse de nage (CQFD).

Echouage d'une vraie Baleine à bec de Cuvier. (ZC.6.3.1968 A Ghizonaccia)

Sur la côte sableuse, de l'immense plage vierge de la Plaine orientale de Corse en 1968 est venue se poser encore vivante, une belle Baleine à bec, noire et blanche seulement sur la partie céphalique (Photo 5).



Photo 5. Échouage d'une Baleine à bec de Cuvier. (ZC.6.3.1968 A Ghizonaccia).

Paul BUDKER nous explique qu'elle est venue de son plein gré ; elle a choisi l'arrière-pays plat et la plage sablonneuse ; on peut penser qu'elle est morte de mort naturelle.

Au matin, tout frais, un *Ziphius* noir et blanc : ce blanc, tant attendu, est une pruine cristallisée de sel marin identifié immédiatement en le goûtant. Il se dissout dans les embruns en 24 heures ; le lendemain, le *Ziphius* est totalement noir, à peau tendue et lisse. ***On vient de découvrir l'excrétion de sel cristallisé par la peau des Cétacés.***

L'autopsie révèle que c'est une baleine femelle de 5,4 m, d'un âge avancé : elle a enfanté plusieurs fois, comme le montre l'énormité de son ligament porteur de corne utérine ; l'une d'elles encore assez développée. La masse viscérale est très propre : le mésentère est facilement déroulé, ce qui traduit la liberté des anses intestinales, dépourvues des adhérences coalescentes riches en polluants démontrées plus tard.

D'autre part, son âge avancé s'était inscrit dans quelques artères calcifiées dites en tuyaux de pipe. Notons que ces paramètres indicateurs d'âge avancé n'ont plus jamais été rencontrés dans nos travaux de l'équipe. Alors que Paul BUDKER nous enseignait à « 30 ans ils sont centenaires ».

Donc découvert en 1962, démontré en 1968, expliqué en 1974, nous montrons l'existence d'un processus de **désalinisation de l'eau de mer par la peau des Cétacés** et d'une production permanente du lard par l'hypoderme adipeux, entretenue par renouvellement des adipocytes au même rythme que celui des autres cellules de la peau.

Donc l'Hypoderme graisseux – le lard – n'est pas comme chez les humains une pathologie de l'obésité, il est essentiel pour la vie des Cétacés et nécessite une alimentation massive adéquate, régulière. **Or nous n'avons plus jamais retrouvé cette même épaisseur de la couche de lard : elle est pourtant existentielle** : elle fait la rigidité des corps des Cétacés.

Nécessité d'un élargissement de l'équipe.

*Paul BUDKER fait déjà partie de l'équipe, il y fait même un travail hors de notre portée, en mer. En Janvier 1962, il nous adopte en mettant à notre disposition son réseau d'amis marins, baleiniers, océanographes, techniciens-mariniers (Comex, Cnexo, Comexo etc..), artistes et surtout son voilier qu'il ne craint pas de conduire dans des mers difficiles comme le Cap Horn ou pour nous en Corse, dans le nord du Cap Corse dit la Giraglia, avec ses 120 jours de vent fort par an ; or c'est de là (cette zone évitée prudemment) qu'il nous a fourni le plus grand nombre d' observations de Rorquals vivants car il savait où en trouver ; il nous a donné son temps libre pour naviguer à son compte et se tenir en vigie tonique à l'affût des grands Cétacés. Il parvient à faire l'expérience de 16 journées en vigie à la Bouée-Laboratoire du COMEXO (42° 14' °N, 5°34' *E) étalées entre Janvier 1968 et Janvier 1969 dont 4 jours contigus au 15 août ; une observation par jour de vigie (un seule fois 2) semble signifier la présence continue du Rorqual en Haute Corse : et en un faible contingent.

Mais il filme un troupeau (ce qu'on nomme ici une mer de baleines) le 24 Mai 1964 ; observe un regroupement le 14 juillet1968 ; un autre le 1er Mai et un le 14 juillet 1973 à la Giraglia. Malheureusement, cette période de disponibilité de Paul BUDKER se situe dans un grand trafic d'activités dans notre équipe (enfants tout petits, cours, animation écologico-politique, et les échouages de1968 et 74 tant attendus).

Des jeunes bénévoles viennent aider aux traitements des échouages ; afin de leur fournir un cadre juridique, pour l'administration, une association est créée dès 1962, « d'apprentissage de la nature et de la nécessité de sa protection» : « A SILVAGNOLA», qui leur permet de participer. Elle est relayée après1983 par des étudiants de l'Université de Corse, enfin créée, et des stagiaires voulant associer les Cétacés à leurs mémoires de licence ou maitrise, ou DEA de diverses universités.de métropole. Enfin à partir de 1991, des jeunes chercheurs du 3èmecycle à l'Université de Corse, du D.E.S.S « Écosystèmes méditerranéens, Prof. Denise VIALE » réalisent leur mémoire de fin de stage, ou thèse. (Liste pro parte ici en Annexe).

Cet enrichissement remarquable du nombre de chercheurs, a permis de rechercher les lésions liées aux teneurs de trois métaux toxiques Pb, Cd, Hg en faisant **une détection histologique** dans les organes disséqués, étudiés dans chaque mémoire (les analyses de métaux ont été très coûteuses, sans crédits prévus, des analyses éparpillées, et résultats perdus par délais très longs ; heureusement aidées par des collègues solidaires sur des programmes PNUE). Les résultats montrent des taux tellement élevés qu'ils soulèvent des doutes : plus de 700 ppm (poids sec) de Hg chez un *Ziphius*. (Même >2000 (publications impossibles*). Explication fournie dans la Discussion. Ce *Ziphius* à 700 µg.kg^{-1} Hg de foie (poids sec) nous a permis de comprendre le processus de déméthylation du méthyl-mercure, qui est la partie toxique du polluant (MARTOJA *et al*., 1977).

Un gros travail d'équipe, d'histologie de cytologie (MEB, MET, Camebax, etc.) a montré la dégradation de la structure de certains organes : foie, poumons, muscles, peau, etc. en concomitance avec la présence de taux élevés de métaux toxiques Pb, Cd, H. Des stages de recyclage des cadres ont été nécessaires.

A ce stade, il a fallu travailler avec des collègues médecins des Hôpitaux et avec notre collaborateur « miracle»le Professeur Anatomo-histo-pathologiste, Chef du Service, au CHU de

l'Hôpital de Nice, Robert LOUBIERE : un cerveau - banque de données – images – mémorisées disponibles instantanément commentées, une banque immense – non transmissible.

Nous avons alors imaginé une structure associative pour financer le regroupement de nos travaux d'équipe et les archiver, sous la forme d'un contrat avec Le Parc National de Port Cros qui gère Le Sanctuaire des Cétacés de Méditerranée.

Nous avons ainsi rédigé un document collectif groupant les résultats individuels acquis en 1995, 1996 et 1997. Ces bilans mémorisent en planches de photos pour divers organes, les aspects pathologiques provenant des échouages (1995 et 1996) de Cétacés présentant en concomitance des taux élevés des 3 métaux toxiques, un amaigrissement lisible sur le tégument et le lard flasque, et/ou l'écrasement du poumon etc. COLLECTIF *Suivi de l'état sanitaire des Cétacés échoués sur les côtes de Corse* (1995-1996) (J.P. FRODELLO, X. MATTEI, R. LOUBIERE & D. VIALE, 1995 ; TERRIS, D'ORIANO, MATTEI, GIORDANO, VIALE, LOUBIERE, FRODELLO *et al*., 1996).

A partir de 1974, la fréquence des échouages autopsiés augmente beaucoup et accélère nos recherches ; des femelles de Baleinoptères de grande taille sont trouvées, échouées en hiver, avec une couche de lard amincie (voir Bp Marana, Girolata, etc.), et par la suite nous trouvons de nombreux fœtus avortés ayant un tégument flasque par manque d'hypoderme gras.

Le 15.01.1975, une baleine magnifique longe nos plages du Cap Corse flanquée de son petit qui a des difficultés à respirer : nous la suivons le long de la route de corniche jusqu'à la nuit. Le lendemain, le nouveau-né est échoué sur la plage de Miomo (Photo 6) : à comparer avec la Photo 9 d'un autre rorqual nouveau-né recueilli par Jean Pierre FRODELLO en 1995.



Photo 6 ; *Balaenoptera physalus*, (16.01.1975) Nouveau-né observé vivant la veille en difficulté près de sa mère. Sa taille 5,5 m est bien celle des Bp à la naissance (cliché Viale).

L'autopsie confirme l'obstruction des voies respiratoires (diagnostiqué par des médecins de l'Hôpital de Bastia) confirmée par l'histologie (VIALE, 1981 ; VIALE *et al*., 2011). Ce jeune Rorqual de 5,5 m a un lard respectable comme le montre la rigidité de son corps ; il était en relative bonne santé : mais la recherche de pesticides montre déjà du lindane transmis par sa mère ;il nous fournira des échantillons d'excellente qualité pour la micrographie au MET et MEB et l'histologie photonique.

Les migrations et le commerce baleinier

BUDKER a traduit et nous a légué la thèse du Norvégien A. JONSGARDT sur la biologie du Rorqual, à partir des résultats de l'industrie baleinière ; il montre que des constituants lipidiques du lard provenant Rorquals capturés à l'entrée de la Méditerranée s'identifient à ceux du lard des Rorquals capturés par les mêmes baleiniers au Nord-ouest de l'Ecosse. La migration du Rorqual observé l'hiver en Méditerranée avait donc une amplitude de latitude allant de 35°N Gibraltar à 55°N Ecosse, soit plus de 20 degrés en latitude plus un déplacement en longitude d'Est en Ouest pour atteindre le détroit de Gibraltar, et contourner l'Espagne ; il est de l'ordre d'amplitude de 7°E plus 8° W. Au total, c'est une trajectoire énorme difficile à imaginer autrement qu'une épopée douloureusement sélective naturellement même sans la tuerie commerciale à Gibraltar.

Certes, les Baleinoptères doivent utiliser les courants, mais on conçoit que des guides, mémoires leur soient nécessaires : dès lors, un grand rassemblement des troupeaux signale la préparation du départ, et l'organisation probable autour des guides, des « sachants » !

Nos parrains initiateurs P. BUDKER et F.C. FRASER ont été des géants de la Cétologie Baleinière ; ils ont séjourné dans des stations d'exploitation comme celle de Getares près de Gibraltar ; ils nous ont transmis leurs savoirs mais aussi leurs mythes : à savoir, un océan producteur infini, des « feeding grounds polaires inépuisables » et des grands Cétacés capables de parcourir presqu'un quart du périmètre terrestre 2 fois par an, leur lard étant de plus, une ressource financière très convoitée (1ère moitié du 20ème Siècle). Ce commerce baleinier a existé à Gibraltar de 1934 à 1939, terriblement efficace puisqu'il piégeait les Cétacés à l'entrée et à la sortie d'un détroit de 15 km, obstrué par un seuil rocheux à faible profondeur et une lame d'un mètre d'eau atlantique déferlant sur le seuil vers la Méditerranée. L'usine baleinière anglo-scandinave était à Getares, entre Cadix et Gibraltar ; F.C. FRASER y a séjourné en hiver et nous a confié que le trafic maximal se situait en Janvier-février, en notant qu'il y avait plus de grosses baleines à l'entrée qu'à la sortie. Au total le chiffre admis officiellement pour le massacre total de 6 ans est « arrondi » à **6250** grands Cétacés. Horreur d'une barbarie !

L'International Whaling Commission n'a pas empêché une tentative de réinstallation de Getares après la guerre, mais qui a échoué, parce que non rentable! (Elle n'empêche toujours rien actuellement). Notons aussi, par ailleurs une tuerie (discrète), cachée de toutes les espèces de Cétacés vivant en Méditerranée, petits et moyens, existe en permanence, visible par la mutilation des palettes natatoires ou de l'éperon dorsal, observée et notée sur nombre de spécimens de Cétacés échoués. Elle traduit la concurrence des hommes et des Cétacés pour les ressources alimentaires marines ; et les Cétacés sont à l'agonie, affamés.

Apparition de l'aileron dorsal enroulé ; l'apport de notre expérience ARGOCET

Entre 1985 et 1991, nos efforts pour trouver des Rorquals communs et réaliser l'expérience ARGOCET nous ont montré uniquement des ailerons dorsaux verticaux, donc remplis de lard (Photo 7), comme celui qui nous a permis l'accrochage de notre balise Argos par un filin fixé comme une boucle d'oreille. Mais il faut avouer que nous avons a eu du mal à percer l'aileron.

La consistance du lard explique sa rigidité : il est fait de l'entrecroisement des cellules à fibres de kératine dans tous les sens des piquants comme dans les cellules « épineuses » dites spinocytes en forme d'oursins avec des desmosomes tout le long des piquants radiaires accrochés aux desmosomes du piquant voisin.



Photo 7. La nageoire dorsale dite éperon dorsal est faite de lard et dressée parce qu'elle est constituée de lard rigide.

Il a la même utilité que celle du *stratum spinosum* qui forme l'épiderme dans sa couche médiane afin qu'elle résiste à toutes les tensions ou pressions centripètes ou centrifuges (VIALE, 1977). Cet épiderme assure la formation d'une combinaison de plongée ultrasolide. L'épiderme est le fin liseré noir de >10 ou 15 millimètres que montre bien la photo 8 de la palette natatoire ou nageoire caudale, ses ancrages multiples, profonds dans le lard à travers le derme ; dans sa couche médiane les cellules sont en forme d'oursins dites spinocytes, serrées et encastrées les unes contre les autres et attachées par des sortes de boutons pression dits « desmosomes » par milliers ; le derme est donc indéformable par la pression interne ou externe (KOECHLIN-LANGEVIN & PICHOD-VIALE, 2025).



Photo 8. La moitié droite de la nageoire caudale a été sectionnée pour montrer qu'elle est rigide, structurée par le lard.

Une lipogenèse déficiente, par manque de nourriture maintenue longtemps supprime la rigidité de l'aileron qui s'affaisse, s'enroule ; c'est un signal visible extérieurement, symptôme du début de l'agonie du Cétacé.

La photo n°9 est celle d'un Rorqual mort à la naissance, donc nourri par sa mère, il présente encore un lard de 4,5 cm, c'est-à-dire normal, note J.P. FRODELLO (1995) qui l'a autopsié ; mais il est déjà flasque et n'a pas la rigidité du Rorqual nouveau-né, de même taille, photo n° 6 en 1975.



Photo n° 9 Baleinoptère mort à sa naissance, échoué le 11.12.1995 à Venzolasca 5,40 m. ; lard 4,5 cm. Son tégument est flasque. Tiré à terre par un tracteur. Sur la plage de Cap Sud dans le site protégé de Mucchiatana. A comparer avec la photo numéro 6. Cliché J.P. FRODELLO (extrait de Collectif, 1996).

L'affaissement de l'aileron dorsal

Les ailerons dorsaux flasques, enroulés, sont apparus dès les années1980, d'abord sur les dauphins. Mais en 1996, apparaissent des Rorquals à aileron dorsal enroulé, ce qui empêche M. FENOUILLERE de tenter un nouveau marquage avec J.P. FRODELLO.

En effet, notre première expérience ARGOCET dés 1988, nous apprend la nécessité de travailler avec l'Armée de terre; et notre Université est voisine à Corte d'un important Centre d'activitè militaire, **«** l'Etablissement Régional du Matériel de l'armée » (l' E. R. M.) dirigé par le Lieutenant-Colonel **Patrice COAT.** C'est lui qui a pensé partager cette expérience avec nous car il la sentait possible et il a su convaincre sa hiérarchie parisienne de l'intérêt de travailler avec le CNRS et l'Université ; il a pu ainsi engager ses armuriers Patrick BRACONNIER et Maurice FENOUILLERE à tenter de suivre une baleine. Des solutions très ciblées ont été obtenues pour adapter le matériel militaire. Le marquage est une balise ARGOS, construite par l'Ingénieur Jacques PESANDO (de Nice) accrochée à l'aileron dorsal par un harpon le traversant de part en part, afin de fixer le filin de quelques mètres qui tient la balise comme une boucle d'oreille. Il a fallu augmenter 8 fois la taille et la qualité de l'alliage du harpon propulsé par une arme militaire modifiée, après 7 missions en mer échouées par des harpons tordus **sans pénétrer le lard de l'aileron**, ce qui donne une idée de la résistance de ce lard.

Le 8ème harpon mesurait 29 cm en un alliage léger d'acier au tungstène défini par Jérôme DI BERNARDO, Directeur de la Fonderie chez Renault. Parallèlement, Patrick BRACONNIER a modifié 8 fois la charge de son arme. On a enfin réussi, ensemble, le 22.09.1991, ce qu'on n'aurait jamais pu faire sans l'aide de ces précieux armuriers.

Donc l'aileron dorsal affaissé d'un Baleinoptère est **l'indice visible** extérieurement de son **amaigrissement général**. Or le lard conditionnait la rigidité totale du corps, donc la possibilité de plonger et de se déplacer facilement et rapidement, donc de se nourrir.

La détérioration de l'état sanitaire des Cétacés par **manque de nourritur**e en Méditerranée Nord occidentale remonte donc aux années 1980, où apparaissent les premières observations de poumons écrasés contre le cœur par la compression au cours des plongées, et se généralise sur des dauphins (Stenella coeruleoalba) (VIALE, 1981 ; VIALE *et al*., 2011 ; ISETTI, 1992 ; VERNEAU, 1993 ; BARITEAUD *et al*., 1995 ; FRODELLO, 1995).

Les preuves fournies par un baleinoptère suivi par satellites (ARGOCET)

Un *Balaenoptera physalus* dit Bp, d'une vingtaine de mètres, est marqué le 22 septembre 1991 et suivi par 2 satellites espacés de 120 minutes qui le localisent 6 à 10 fois par jour dans l'espace et le temps.

Le traitement manuel des premières localisations montre un tracé avec des boucles comme celles que font les Bouées dérivantes quand elles flottent inertes dans des masses d'eau soumises uniquement à l'effet Coriolis ; ainsi le Bp flotte inerte pendant au moins 6 heures en début de nuit (PICHOD-VIALE *et al*., 1992). La trajectoire totale de 42 jours est tracée par MOUILLOT & VIALE (2001), soit 1317 km dont on démontre l'aspect fractal.

En 2014, L. MASSON et J.N. SALLEMBIEN ont initié le traitement des données brutes en scanant les 50 pages de listages des localisations du Bp pour permettre leur traitement numérique, réalisé par un astrophysicien, Laurent KOECHLIN, qui a compris la nécessité de tracer le circuit du Rorqual géolocalisé sur la carte Google-Earth (VIALE *et al*., 2018, 2019). Il a fallu beaucoup de temps, de calcul pour comprendre la relation du tracé avec le soleil, l'environnement marin, le rythme du Cétacé et celui des passages de satellites, et les courants marins.

On a compris qu'il dort en flottant et même dans les courants (ibid. 2018, 2021) et là on n'a pas compris pourquoi, dans le courant Catalan rapide il a nagé vite en triplant sa vitesse 4,5 km/h. Ce comportement de nage très rapide dans un courant pourtant déjà assez fort, a servi à atteindre plus rapidement une source de nourriture, qu'il avait déjà identifiée, le front baléarique de Millot formé de vortex (VIALE *et al*., 2024)

Cela signifie **qu'il a faim et même très faim** pour tripler la vitesse du courant Catalan ; il le quitte en direction perpendiculaire vers les vortex où il a détecté des ressources et rapidement on comprend qu'il a mangé parce qu'il s'endort en flottant à la vitesse de 0,23 à 0,27 km/h en eau calme indiquée au passage suivant du satellite qui nous en a informé.

Le Bp change brutalement d'orientation pour entrer dans un courant rapide comme on saute dans un Bus qui va dans la direction souhaitée. En revanche il utilise des masses d'eau calmes dès qu'il en trouve pour la nuit c'est à dire de 20h environ à 2h du matin où commence sa recherche de krill ; il dort aussi dans des vortex, au même rythme imposé par les horaires du soleil sur le comportement du krill. En somme il est partout chez lui, mais sa trajectoire est chaque jour brutalement modifiée 2 heures avant les lever du soleil et 2 à 2,5 heures avant le coucher du soleil, rythme totalement imposé par la montée de l'essaim de Krill qui reste formé à 100-12 m de profondeur et donc disponible et accessible comme nourriture massive, concentrée; (ces mesures ont été faites en 1986 et 1991 (VIALE & FRONTIER, 1994)). Entre ces 2 horaires nos documents ne suggèrent pas d'observations de comportement alimentaire :ce qui confirme la pauvreté de cette mer oligotrophe, particulièrement l'été : mais dès l'automne les vents froids venant du Nord et des Pyrénées déclenchent de fréquents courants marins temporaires créant chacun nombre de vortex riches en ressources nutritives.

La baleine marquée au sud de Marseille, le 22 septembre, à 8h50, est dès le coucher de soleil rapidement descendue, probablement guidée par les émissions de ses congénères, par un courant Nord-Sud direct pour utiliser l'une des trois zones particulières de sa trajectoire qui sont des amas de vortex. En effet, ils sont acculés temporairement par l'accrochage du sommet de leur cône aux rochers du fond marin comme le montrent les cartes Google-Earth. Le Bp plonge beaucoup dans ces amas de vortex dont certains sont déjà vides.

Les efforts et la fatigue du Bp sont suggérés par ses messages émis et détectés par Argos à la fin d'une plongée ; ils renseignent par leur nombre et leur fréquence, en salve ou isolés. (Cartes publiées

in VIALE *et al*., 2019, 2021, 2024). On s'étonne de localiser Bp dans un courant très rapide, la nuit suivante, qu'il quitte brutalement à 4h du matin, attiré par un essaim de krill, probablement. Il démontre ainsi sa faim permanente et donc l'exiguïté des ressources nutritives de la Méditerranée Nord-Occidentale déjà en 1991 et la nécessité de ne pas avoir beaucoup de compagnons.

Discussion

(Interprétation des résultats en termes d'Ecologie)

Nous avons prouvé que les grands Cétacés doivent leurs qualités de champions de natation et de plongée à leur corps hydrodynamique rigidifié grâce à leur lard épais formant un habit de scaphandrier qu'il fabriquent eux-mêmes sans cesse à partir de leur alimentation quotidienne sélectionnée ; pour ajuster les sélections et la quantité voulues, ils développent des stratégies écologiques extraordinaires.

Cela leur vaut l'admiration profonde de tous les grands chercheurs en Ecologie ; MARGALEF nous a, le premier, confié son intérêt pour le Cachalot « car il est le seul animal qui remonte des éléments nutritifs depuis la plus grande profondeur » ; il connaissait peu la fréquence des Ziphius. Le cachalot est déjà l'absent de notre étude, à part un échouage d'une jeune femelle de 9 mètres qui avait avalé, dans le trouble des profondeurs marines une bâche plastique de maçonnerie de 10 m^2 d'où une occlusion gastrique (VERNEAU, 1993).

Une supervision (TV2) de fin de vie des cachalots a été fournie en télévision : quelle émotion! Ils dorment verticaux les uns près des autres et reçoivent la visite de plongeurs, qui ignorent leur état comateux.

Les Cétacés ont un rôle énorme dans l'écologie de la planète :

FRONTIER explique pourquoi « *Le mode de vie des grands Cétacés en Méditerranée est une stratégie fine d'utilisation de l'espace et du temps à des échelles différentes variées : c'est en cela qu'il est une adéquation écologique réussie. Mais une conséquence, inattendue, du succès d'une telle niche écologique est la performance remarquable de ces mammifères dans la collecte des polluants de la Méditerranée.*

Le mode de vie des Cétacés en Méditerranée Occidentale utilise diverses échelles des processus extérieurs qui aboutissent à des charges très fortes de certains polluants dans leurs organismes ; nous nous focaliserons sur 3 métaux (Pb, Hg, Cd), mais il faut conserver présent à l'esprit que parallèlement au phénomène étudié dans notre démonstration, le processus est valable pour les autres polluants dont certains très toxiques comme les pesticides ou les hydrocarbures.

Les baleines consomment une nourriture très dense d'essaims d'Euphausiacés ; en Méditerranée, l'espèce qui forme les plus gros essaims est *Meganyctiphanes norvegica*, qui monte en surface à la tombée du jour avant que les individus se dispersent dans la zone euphotique pour se nourrir du phytoplancton et microplancton qui s'est fabriqué au soleil pendant le jour. Ce processus se fait à l'échelle de la centaine de km^2 en prenant en compte les mouvements des masses d'eau qui déplacent les essaims et les mouvements propres de l'essaim ; puis les individus se regroupent et entreprennent leur descente verticale de 1500 à 2500 m. Ils se nourrissent alors de substances et particules organiques qui se sédimentent depuis des années. La recherche en 1982 des radionucléides provenant d'explosions atomiques « expérimentales » des années 70 dans la colonne d'eau a démontré que ces substances avaient alors atteint la profondeur de 150 m. On peut donc évaluer à plus de 10 ans le temps mis pour atteindre 2500 m Il est à noter que les M*eganyctiphanes*, non seulement sont mangeurs de seston, mais encore colmatent dans leurs soies branchiales et celles de leurs appendices, des amas colloïdaux sur lesquels sont adsorbés facilement les ions métalliques. Donc, à ce niveau, la contamination n'est pas seulement trophique mais directe par contact. En consommant 3 % de leur poids par jour, les baleines ramassent des polluants sur un espace-temps d'au moins 20 ans !

Les Euphausiacés se développent en 6 mois et vivent 3ans : quand l'essaim est avalé, il est porteur d'un cumul de polluants dans son organisme. Une baleine ingère donc chaque jour des

« collectes » de plusieurs années sur des surfaces de plusieurs km^2. La durée de vie d'un cétacé est de l'ordre de 30 ans, selon la formule du baleinier français Paul BUDKER « à 30 ans ils sont centenaires … » (oui, avant 1930, NDLR).

Comme tous les autres Cétacés, les dauphins migrent pour résoudre le problème d'une allocation des ressources disloquée dans le temps et l'espace ; ces migrations étaient de l'ordre de 2000 à 6000 km suivant l'espèce de Cétacés et les régions.

Donc, en une seule goulée de Krill concentré, un baleinoptère réalise un ramassage de plusieurs centaines de km^2 dans l'espace et de plusieurs années dans le temps. Ce sont donc de remarquables collecteurs des substances exogènes ; leurs teneurs en plomb, cadmium, mercure sont 10^2 à 10^5 fois plus concentrées que celles de l'eau de mer méditerranéenne. Ils réalisent ainsi pour l'écosystème global terrestre un transfert d'échelles d'espace et de temps » (Serge FRONTIER, in BARITEAUD *et al*., 1995 ; FRONTIER, PICHOD-VIALE 1991, 1992 ; FRONTIER *et al*., 1992).

L'affaiblissement des Cétacés dû à leur malnutrition les a décimés face à l'épizootie virale, à partir de 1992 et les années suivantes ; plusieurs chercheurs de notre équipe ont autopsié des dauphins porteurs de signes d'atteinte de formes graves d'« Erythème » (exanthème cutané), confirmées par des médecins. La desquamation de l'épiderme par plaques laisse apparaître un derme hémorragique identifié par des tâches rouge vif qui a permis de les repérer et photographier en mer, encore vivants mais malades, des Stenella, Grampus et même une Baleine (cf ISETTI-CREVIEUX, VERNEAU, FREMONT, FRODELLO, D'ORIANO, GUIBOURGE etc. sur la liste des travaux des jeunes chercheurs). Puis des Rorquals vivants ont été observés, atteints de plaques rouges (GUIBOURGE *et al*., 1992) et d'autres morts, comme celui échoué sur la côte W Corse, gravement desquamé, alors qu'il a été observé « en mer 3 jours avant entouré de ses compagnons, qui l'ont accompagné à la côte dans le Golfe de Sagone (S. et V. FREMONT ; N. et S. VERNEAU, 1995) (Cf. travail collectif mené entre les années 1995 et 1996).

ISETTI (1992), qui a comptabilisé le plus grand nombre d'autopsies dans notre équipe, surtout de *Stenella coeruleoalba*, pose la question de la douleur et de la souffrance des dauphins ou des baleines. Elle observe que de jeunes, tout jeunes dauphins bleu et blanc échoués, ont le rostre fracassé, c'est même la seule blessure. L'événement est qu'elle se répète identique au point d'écarter l'idée d'une mutilation par des pêcheurs ; après entretien avec des médecins sur les cas d'encéphalites, méningites, à céphalées douloureuses, elle pose la question du suicide possible ?

D'autre part, la preuve d'une très forte hyperthermie, d'intensité anormale, a été constatée *a posteriori* sur des coupes histologiques de la peau du crâne d'un baleinoptère (VIALE com. pers) transmises au Dr Vétérinaire en chef à Maisons-Alfort, qui conteste le terme de rougeole utilisé dans notre article précédent de La Recherche, cette fièvre énorme est confirmée aussi sur les photos de l'échouage (in GUIBOURGÉ *et al*., 1996). En effet, « du jamais vu auparavant » : les rochers autour de la baleine échouée sont largement recouverts de graisse blanche solidifiée au refroidissement. Et la question se pose à nouveau sur la douleur énorme, létale, fatale qui mobilise l'accompagnement de tout le groupe de Baleinoptères autour du malade jusqu'à sa mort ; idem pour les S*tenella* co*eruleoalba* jeunes au rostre fracassé évoqués ci-dessus.

Conclusion

Les Cétacés ont obtenu un succès total dans leur évolution ; mammifères aquatiques, ils avaient perdu leurs membres inférieurs et le prolongement caudal de la colonne vertébrale (l'ex-queue des animaux terrestres) sauf la partie proximale des vertèbres caudales restée intégrée dans une masse musculaire, qui forme le moteur musclé de leur hélice caudale ; précisons que cette hélice n'a aucune charpente squelettique (photos 3 et 7). Cette prolongation d'un quart de longueur du corps du Cétacé sert à constituer la forme esthétique et hydrodynamique, en fuseau, du corps des Cétacés.

C'est dans l'adaptation ultérieure épigénétique, à l'environnement marin, qu'ils ont acquis une réelle performance : leur autonomie totale pour vivre en mer. Tels des navires sans port d'attache, les grands Cétacés, baleines et Ziphiidés fabriquent leur eau à partir de leur bol alimentaire (VIALE,

1977 ; 1979) ; les petites espèces teutophages aussi, car leur régime fait de calmars est plus salé (38 $g.kg^{-1}$). En revanche, les dauphins, mangeurs de poissons pélagiques, profitent de la régulation osmotique réalisée par ces derniers.

Les Bp consomment leur énergie musculaire et leur oxygène pour se déplacer, mais utilisent aussi beaucoup le réseau de courants permanents comme on prend des Bus allant dans la direction voulue (VIALE *et al*., 2021, 2024) ; ils dorment, flottant en boucles d'inertie (ibid. 2019), dans des masses d'eau calmes, ou dans des vortex (ibid., 2024).

Ils ont acquis cette autonomie magnifique par la modification de leur tégument en scaphandre autonome rigide mais vivant et renouvelé en permanence. La fonction responsable de ce système est constituée, et maintenue permanente par l'assise germinale du tégument qui génère la totalité de la peau; celle qui fabrique sans cesse toutes des cellules nouvelles de l'épiderme, du derme, et de l'hypoderme adipeux en démultipliant sans cesse les cellules fonctionnelles responsables. Donc le tégument du Cétacé est le centre organisateur de sa rigidité performante, essentielle à sa vie.

Le moteur du système est la multiplication permanente des cellules dans l'assise germinale de la peau, leur développement et leur travail, leurs productions en permanence ; la ressource énergétique vient de la nutrition du Cétacé prise sur la production marine planctonique ; l'alimentation est impérative et massive ; et là il y a concurrence avec l'homme.

Et pourtant, le Bp ou Rorqual suivi s'est cantonné de Septembre à Novembre dans la partie la plus fertile de la Méditerranée, refroidie par les vents froids du Nord et des Pyrénées, animée par l'enfoncement des masses d'eau superficielles froides plus denses déterminant des courants courts temporaires assez rapides à 0,7 ou 0,8 km/h, qui engendrent de nombreux vortex fertilisant la couche euphotique, donc la production marine. De telles solutions sélectives suffisaient jadis à maintenir les deux grands prédateurs concurrents dans cet écosystème : ce n'est plus possible. Or le rôle des grands Cétacés dans l'écosystème planétaire est/était remarquable dans la collecte des polluants de la mer. En conséquence, ils sont atteints de saturnisme et présentent des stéatoses hépatiques toxiques dès leur jeune âge.

Ils en meurent aussi, mais surtout ils « crèvent de faim » en une lente agonie, car ils ne peuvent plus plonger ni se déplacer assez largement pour chercher la nourriture, de plus en plus rare. Quand la nourriture venait à manquer, jadis ils se regroupaient et migraient hors de la Méditerranée ; maintenant, ils ne le peuvent plus.

Les Cétacés sont donc victimes de leur succès évolutif et de leur rôle dans l'écosystème d'une planète qui n'était pas organisée pour nourrir 8 milliards d'hommes.

Un cycle de 30 ans ? (BAVEREZ, 2024) Pourquoi ? Comment ? Comme toute espèce devenant pléthorique dans un écosystème, l'espèce humaine n'est plus simplement un *prédateur* en concurrence avec les autres espèces; Elle est devenue un «*ravageur*» de tous et de tout ; même de la production alimentaire planétaire qui ne peut plus suffire.

L'Homme entre donc, maintenant et partout, en « économie de guerre civile » dans ses propres peuplements, prévoit l'économiste cité (ibid.).

Références

BARITEAUD, P., FRODELLO, J.P. & VIALE, D. (1995).- L'espace-temps de la nutrition des Cétacés et les transferts d'échelle. XXème Colloque sur " *Les échelles spatio-temporelles des processus océanologiques*". Union des Océanographes de France Paris 22-25 Nov. 1994 *J. Rech. Océanogr.,* **20** (3- 4), 120-123.

BAVEREZ, D. (2024).- *Bienvenue en économie de guerre*. Edit. Novice, Paris, 195 p.

COLLECTIF (1995-1996).- *Suivi de l'état sanitaire des Cétacés échoués sur les côtes de Corse. Atlas de photos montrant la dégradation fonctionnelle de certains organes : foie, poumons, muscles, peau, en concomitance avec la présence de taux élevés de métaux toxiques Pb, Cd, Hg*. Archives du Parc National de Port Cros - Sanctuaire des Cétacés de Méditerranée.

DELEPLANQUE, P. (1993).- *Les altérations hépatiques et la présence de métaux lourds chez les dauphins.* Mémoire de DEA, Univ. Aix-Marseille, 19 p.

FREMONT, S. (1992).- *Contribution à l'étude de la mortalité du dauphin rayé blanc et bleu Stenella Coeruleoalba : étude des aspects anatomohisto-pathologiques du poumon*. Mémoire de Maîtrise des Sciences et Techniques. Laboratoire d'Ecologie Méditerranéenne, CEVAREN, Université de Corse 30 p.

FRODELLO, J.P. (1995).- *Fortes teneurs de Métaux Pb, Hg, Cd, de Cétacés échoués et lésions concomitantes.* Mémoire de fin de DESS « Ecosystèmes Méditerranéens », Lab. d'écologie, Univ. de Corse.

FRODELLO, J.P. (1999).- *Conséquences de la pollution par les métaux toxiques de Méditerranée NW sur la structure des populations de Cétacés et altérations histo-pathologiques sur les poissons démersaux.* Thèse de l'Université de Corse ; 315 p dont Annexes.

FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. (1991).- Ecosystèmes. Structure. Fonctionnement. Evolution. Collection. d'écologie 21. Editeur MASSON Paris 387 p.

FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. (1992).- Ecologie et Systémique, le problème de la place de l'homme dans l'écosystème planétaire. *in* F. Le Gallou et B. Bouchon - Meunier édit., *Systémique : théorie et applications* Lavoisier : 224-245.

FRONTIER, S., LE FEVRE, J & PICHOD-VIALE, D. (1992).- Hiérarchies, dépendances d'échelles et transferts d'échelles en océanographie. *In* P. Auger, J. Baudry et F. Fournier édit. "*Hiérarchies et Echelles*. Paris, Naturalia, p. 187-223.

GUIBOURGÉ, E., FRODELLO, J.P., TERRIS, N., D'ORIANO, F. & VIALE, D. (1996).- Les baleines ont-elles la rougeole en Méditerranée ? *La Recherche, Paris*, (283), 34-35.

ISETTI, A.M. (1992).- *Contribution à l'étude de la mortalité du dauphin rayé blanc et bleu* Stenella coeruleoalba *: étude des aspects anatomo-histopathologiques.* Mémoire de Diplôme d'Enseignement Supérieur Spécialisé, Laboratoire d'Ecologie méditerranéenne, CEVAREN ; Univ. de Corse, 90 p.

JONSGARD, A. (1966).- Biology of the North Atlantic Fin whale *Balaenoptera physalus*, distribution, migration and food. *Hvalradets Skrifter*, **40**, 1-62.

KOECHLIN-LANGEVIN, N. & PICHOD-VIALE, D. (2025).- La performance exceptionnelle des Cétacés en plongée est l'œuvre de leur peau : explication. *Bulletin de la Société Zoologique de France,* **150** (3), 37-50.

MARTOJA, R. & VIALE, D. (1977).- Accumulations de granules de séléniure mercurique dans le foie d'Odontocètes, un mécanisme possible de détoxification du méthyl-mercure par le sélénium. C.- *Rendus Acad. Sci*., *Paris, Série D*, 2**85**, 109-112.

MOUILLOT, D. & VIALE, D. (2001).- Satellite tracking of a fin Whale tagged with an ARGOS PTT buoy and fractal analysis of its trajectory, *Hydrobiologia*, **452**,163-171.

MOUILLOT, D., LEPRETRE, A., ANDREI-RUIZ, M.C. & VIALE, D. (2000).- The Fractal Model : a new model to describe the species accumulation process and relative abundance distribution (RAD). *Oikos,* **90** (2), 333-342.

PICHOD-VIALE, D., DELEPLANQUE, P. & MILLOT, C. (1992).- Changement d'échelle et suivi d'une baleine par satellite. Communic. aux Rencontres du CNRS et du Programme National de Télédetection Spatiale, sur "*Changement d'échelles dans l'étude des milieux naturels par télédétection*", Strasbourg, 17-19 mai 1992.

VERNEAU, N. (1993).- *Contribution à l'étude de la mortalité du dauphin rayé blanc et bleu* Stenella coeruleoalba *et du grand dauphin* Tursiops truncatus *: recherche des effets de la pollution métallique sur les viscères à l'échelle sub-cellulaire*. Mémoire de Diplôme d'Enseignement Supérieur Spécialisé. Laboratoire d'Ecologie méditerra-néenne, CEVAREN, Univ. de Corse, 70 p.

VIALE, D. (1977).- *Cétacés de Méditerranée N-Occid. : leur place , leur réaction à la pollution par les métaux toxiques*. Thèse doctorat d'Etat, Univ. de Paris ; 312 p, 18 planches microphoto.

VIALE, D. (1981).- Lung pathology in stranded Cetaceans on Mediterranean coasts Comm. 9th Symp. EA.A.M. Riccione, Mars 1980 et A*quatic Mammals*, *Netherl*., **8** (3), 96-100.

VIALE, D. & collectif. (1985).- Commun. Symp. on endangered marine Animals and marine Parks. *Mar. biol. ASS* – India, Cochin, jan. 1985, 30 pp.

VIALE, D. (1984).- Communication "Altération des poumons". 8th Symp. Eur. Assoc. Aquat. Mammals, Manchester 1980. *Annals Inst. Océanogr*., *Paris*, **60**, 1-9.

VIALE, D. (1985).- Cetaceans in the Northwestern Mediterranean : their place in the ecosystem. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.,* **23**, 491-571.

VIALE, D. & FRONTIER, S. (1994).- Surface megafauna related to western Mediterranean circulation. *Aquat. Living Resour*., **7**, 105-126.

VIALE, D. & VIALE-MASSON, A.C. (2010).- Evolution de la fonction sudoripare des Cétacés : de la disparition supposée à l'hypertrophie démontrée. Communication au Congrès de la Soc. Zool. de France sur l'évolution épigénétique héritable (Centenaire de Darwin) à Vassivière. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **135** (1-2), 43-59.

VIALE, D., BAGAINI, F., FREMONT, S. & ISETTI, A.M. (1992).- *Etudes anatomo-pathologiques des Cétacés échoués sur les côtes Françaises de Méditerranée en 1990*. Symposium "Whales : Biologie - Threats - Conservation" (Brussels, 5-7 june 1991). Proceedings edited by J.J. SYMOENS *Royal Academy of Overseas.*

VIALE, D., FRONTIER, S., PESANDO, J.J., VIALE, C., ROQUEFERE, J., VIALE, J. & TERRIS, N. (1992).- Marquage réussi par balise ARGOS d'un baleinoptère en pleine mer sans capture, Comm. Inter. Expl. Sc. Mer Méditerranée. *CIESM* 3**3**, 13-15.

VIALE, D., ISETTI, A.M., TERRIS, N., FRODELLO, J.P., MARCHAND, B. & VIALE-MASSON A.C. (2011).- Altérations anatomohistopathologiques du poumon de dauphins fortement contaminés par des métaux toxiques en Méditerranée Occidentale. *Bull. Soc. Zool Fr.*, **136** (1-4), 159- 174.

VIALE, D., KOECHLIN, N. & MARTOJA. (1973).- Etude des lésions tégumentaires d'un cétacé éperonné prés de la zone de déversement des Boues Rouges ; détection à la microsonde électronique d'accumulations métalliques anormales. *C. Rendus Acad. Sci. Paris, série D*, **277**, 1385-1388.

VIALE, D., KOECHLIN, L., VIALE, C.P. & MILLOT, C. (2018).- Le sommeil d'une baleine dans les courants marins de Méditerranée Nord-occidentale ; Communication au Congrès de la Soc. Zoologie de France, Paris ; Abstract : **https://www.argos-system.org/whale-slumber-in-argos-data/**

VIALE, D., KOECHLIN, L. & VIALE, C.P. (2019).- Sleep cycle of a fin whale based on reprocessing of old satellite observations, doi: https://doi.org/10.1101/655886

VIALE, D., KOECHLIN, L. & VIALE, C.P. (2021).- Mise en évidence du sommeil d'une baleine dans les courants marins de Méditerranée nord-occidentale, *Bulletin de la Société Zoologique de France,* **146** (1), 39-51.

VIALE, D., KOECHLIN, L. & VIALE, C.P. (2024).- Une baleine observée par télédétection broutant et dormant sur des vortex en Méditerranée Nord Occidentale. *Bulletin de la Société Zoologique de France,* **149** (1), 1-16.

De l'opportunité d'un cœlome chez les Bryozoaires et les Brachiopodes

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Résumé

Les études embryologiques menées sur un développement comparé des Bryozoaires et des Brachiopodes confirment que ces deux Embranchements ne se situent pas sur une même lignée phylogénétique et que les Lophophorates se limitent aux Brachiopodes et aux Phoronidiens, les Bryozoaires correspondant à un type de formation du cœlome totalement différent.

Introduction et généralités

Chez les groupes supérieurs d'animaux multicellulaires ou Métazoaires (pour de nombreux zoologistes, les Protozoaires sont à exclure du règne animal et à intégrer dans celui des Protistes), ceux qui apparaissent comme les plus évolués au regard de l'évolution, le terme de « cœlome » désigne une structure d'origine mésodermique qui, après différenciation de différents organes remplissant des fonctions morphogénétiques et fonctionnelles spécifiques et déterminées, indépendamment de son mode de formation au cours de l'embryogenèse. Il constitue une fois achevé une poche d'origine mésodermique délimitée par deux membranes, supérieure (somatopleure) et inférieure (splanchnopleure), celle-ci recouvrant et emballant les viscères. Le point commun de tous les cœlomes est de procéder du mésoderme. Chez les organismes triploblastiques les plus primitifs (Turbellariés, Plathelminthes, etc.), le cœlome peut être remplacé par un mésenchyme, un parenchyme ou par des cellules amiboïdes, représentant un stade évolutif plus primitif ; rien de tel n'existe chez les Diploblastiques, Cnidaires et Cténaires, qui ne possèdent que deux feuillets embryonnaires, endoderme et ectoderme.

Le cœlome occupe la cavité intérieure de l'organisme et entoure le tractus digestif, le mésoderme étant constitué des cellules d'où dériveront chez l'adulte après différenciation et outre le cœlome, la musculature, l'appareil circulatoire et le sang, les poumons, et le système excréteur dont les reins, l'appareil reproducteur et les gamètes. La cellule initiale du mésoderme est très généralement un unique blastomère situé au pôle végétatif, qui se divisera activement entrainant la prolifération cellulaire d'où seront issus tous les organes qui en dérivent. Les différentes définitions qui ont été proposés, d'une part du mésoderme, d'autre part du cœlome, se recoupent très largement, aussi n'en donnerons nous ici que quelques exemples.

> Sur Internet, faisant référence au dictionnaire Larousse, le mésoderme est le « Feuillet intermédiaire de l'embryon ». Le mésoderme est, comme l'ectoderme et l'endoderme, entre lesquels il est situé, l'un des trois feuillets primitifs embryonnaires. Il apparaît au début de la 3e semaine après la fécondation et s'insinue entre les deux premiers feuillets déjà formés ». N. B. L'allusion à la 3ème semaine ne concerne qu'une partie des Vertébrés, mais ne s'applique pas à la majorité des invertébrés. Le cœlome est défini comme la « cavité qui se forme, chez l'embryon humain vers le 17ème jour du développement, par clivage de la lame latérale du mésoblaste ». Un feuillet, le mésoderme, « est en continuité avec le mésenchyme, la formation du cœlome et l'origine des séreuses pariétales ». Parfois le mésoderme est cytologiquement indistinct à l'origine, confondu avec le mésoderme (endomésoderme). L'entérocœlie est le mode de bourgeonnement du cœlome de l'embryon chez les Deutérostomiens, dont les Vertébrés. Il s'oppose à la schizocœlie, mode de formation du cœlome par creusement d'une cavité à l'intérieur de la masse compacte des cellules mésodermiques issues de la division du blastomère originel, plutôt répandue chez les invertébrés.

Le Traité de Zoologie de GRASSÉ (1961) ne définit les termes ni de mésoderme ni de cœlome, mais donne en revanche dans le détail la liste des structures de l'organisme adulte procédant des trois feuillets embryonnaires et plus spécialement du mésoderme ; de celui-ci dérivent notamment : somites, myotomes, appareils respiratoire, circulatoire et sang, excréteur, génital, musculature, cœlome ; ainsi que le funicule, ce réseau de cellules mésodermiques qui relie notamment entre elles les zoécies contigues au niveau de leurs pores en rosettes respectifs et assurent la diffusion des métabolites et probablement hormonal à l'intérieur, non seulement de la zoécie, mais aussi de la colonie assurant sa coordination d'ensemble. Ceci implique un progrès dans l'évolution par rapport aux organismes diploblastiques, puisqu'à part l'épiderme, le système nerveux et le tube digestif, qui interviennent dans des fonctions fondamentales - s'il en est -, et n'émettent pas de gamètes (caractère corrélé à la triploblastie ; les Diploblastes se reproduisant par gemmiparité et scissiparité), tous les autres systèmes vitaux sont assurés par la différenciation d'organes additionnels et de cellules spécialisées toutes issues d'une même et unique autre masse centralisée de cellules polyvalentes et additionnelles *a priori* initialement totipotentes et se spécialisant cytologiquement et fonctionnellement, le mésoderme. Les ongles, sabots, phanères et autres productions cutanées ne sont l'apanage que des Tribloblastiques.

Pas plus le Précis de zoologie de GRASSÉ (1961), que les manuels sur les métamorphoses de HOURDRY *et al*. (Métamorphoses animales : Transitions écologiques, 1995) et sur la diversité des Invertébrés marins de d'Hondt ((Les Invertébrés marins méconnus, 1999) ne définissent ni ie mot de « cœlome », ni celui de « mésoderme ». D'après le Dictionnaire de Biologie (1979) de LENDER, DELAVAULT et LE MOIGNE, « le mésoderme est l'un trois feuillets embryonnaires qui, s'invaginant à l'intérieur, donne l'appareil uro-génital chez les embryons d'animaux cœlomates », produisant le cœlome et les parois cœlomiques ; « la cavité du blastocœle prend une position moyenne entre l'ectoderme et l'endoderme. En dérivent notamment la musculature, les tissus coélomiques, le squelette, le tissu conjonctif, le sang et l'appareil circulatoire, l'appareil uro-génital – les gamètes se formant au contact de tissus mésodermiques, le cœlome et les parois cœlomiques.

Le cœlome est quant à lui « une cavité double apparaissant par creusement du mésoderme chez les embryons des animaux cœlomates ». Les deux cavités peuvent ou non fusionner. Le cœlome est limité par un feuillet externe, une véritable somatopleure et un feuillet interne ou splanchnopleure. Nous rappellerons que les Bryozoaires (dont les larves ont été découvertes par Lamarck) comme les Brachiopodes sont avant tout des embranchements (unités et catégories systéma-tiques), et plus secondairement des phylums (concept évolutif), terme erroné et à bannir de la nomenclature linnéenne (D'HONDT, 2018a).

La schizocœlie, telle qu'elle se produit par exemple chez les Bryozoaires, est non une segmentation du mésoblaste, mais un creusement d'une cavité cœlomique unique à l'intérieur d'une masse pleine de mésoderme ; elle s'oppose à un formation entérocœlique du cœlome, qui se forme comme une poche, qui en sera détachée ensuite, du primordium du tube digestif, ce qui semble être le cas chez les Brachiopodes (N. B. les figures de NIELSEN (1991) sont ambiguës ou équivoques sur ce point, donnant l'impression d'un encerclement de l'ectoderme par le mésoderme avant la différenciation des paires de poches cœlomiques). Le nombre de ces paires de poches varie selon les genres ; il est de 4 chez les *Crania*, de 2 chez les *Discinisca*, de 1 chez les *Lingula* (Inarticulés), de 3 chez *Terebratulina* et les *Gryphus* (Articulés), mais il est encore prématuré de dire s'il s'agit là d'un caractère systématique fiable ; elles fusionneront par la suite au cours du développement. Chez les Articulés, une trimérie morphologique externe du corps de l'embryon se superposera à la trimérie cœlomique ; elle disparaîtra lors de la sécrétion de la coquille du Brachiopode.

Anatomo-cytologiquement, les modes de formation du cœlome sont en fait multiples ; il s'agit d'une cavité délimitée par une assise tissulaire supérieure, parfois d'aspect épithélial, la somatopleure, parfois mal différenciée, et une assise interne emballant la parie viscérale, dont le tractus digestif, la splanchnopleure. Parfois, dans les groupes primitifs, le mésoderme n'apparait que comme un tissu mésenchymateux mal délimité. Chez les Vertébrés, le cœlome procède du mésoderme, donc l'un des trois feuillets embryonnaires fondamentaux, formant un masse cellulaire

compacte comprise topographiquement entre l'ectoderme et l'endoderme. Il n'en est pas de même chez d'autres organismes, par exemple les Echinodermes, chez lesquels le mésoderme et le cœlome procèdent de groupes de cellules détachées du plafond de la cavité interne de l'embryon, qui finissent par s'agréger. Chez les Annélides et les Sipunculiens, des méthodes de marquage ont révélé que le mésoderme dérivait de la segmentation d'un unique blastomère du pôle végétatif ; dans le cas des animaux métamérisés, il donne naissance à des bandelettes mésodermiques qui se fragmenteront, chaque morceau donnant un cœlome individuel autour duquel le métamère correspondant se différenciera par la suite.

Parmi les Bryozoaires, chez les Phylactolamates, le développement est vivipare (D'HONDT, 1977), alors qu'il a été reconnu comme larvipare par tous les auteurs depuis la magnifique thèse de Jules BARROIS (1877), chez les Cyclostomes comme chez les Eurystomes. Chez ces derniers cités, le mésoderme dérive (généralement après régression des blastomères endodermiques) d'un endomésoderme qui constitue une masse pleine indivise de cellules (le cœlome se creusera au sein de celle-ci, formant une unique cavité délimitée par une somatopleure et une splanchnopleure), et seulement au début de la métamorphose, les embryons et les larves étant dépourvus de cœlome ; il n'existe pas de néphridies. Rappelons qu'une compilation remarquable-ment et didactiquement illustrée des différents modèles larvaires décrits par les auteurs antérieurs, dans toute l'étendue des Bryozoaires, a été publiée par KOTENKO & OSTROWSKY (2023). Chez les Brachiopodes, le cœlome se formera à l'origine, dès le début de l'embryogenèse, sous l'aspect de plusieurs paires de cavités (généralement trois) disposées à la suite l'une de l'autre le long de la paroi latérale du tube digestif, et qui fusionneront ultérieurement. Mais on ignore avec certitude si ces poches ont été bien initialement des expansions du tractus digestif consécutives à des émissions de boursoufflures devenant ensuite individualisées – ce qui est la théorie classique et le plus probable -, ou si elles se sont différenciées à l'intérieur d'un fin film somatopleural qui recouvrirait le tube digestif et encore non mis en évidence (hypothèse qui est seulement plausible). Il existe en outre des néphridies chez les Brachiopodes.

SCHWAHA *et al*. (2020) ont tenté de récapituler les connaissances récentes sur le coelome des Bryozoaires, notamment dues à des observations de chercheurs des pays de l'est pas toujours accessibles aux chercheurs occidentaux, d'autres souvent connues depuis longtemps, et de les insérer dans l'état du savoir précédent sur le sujet. Parmi celles-ci, on relève la formation d'un dissépiment dans le lophophore à la base des tentacules chez les Cyclostomes, alors que nous avions autrefois montré que le colome troncal développait chez les Cténostomes des expansions pénétrant à l'intérieur des tentacules (il n'existe donc qu'une seule cavité coélomique originelle, et non deux : troncale et lophophorale), sans qu'elles ne se cloisonnent ultérieurement à leur base, ce qui constitue un caractère phylogénétique inconnu. Ces auteurs semblent par ailleurs avoir tendance à considérer les Lophophorates comme une entité, ce en quoi notre avis est différent, de par déjà la trimérie embryonnaire (sauf rares exceptions) des Brachiopodes et des Phoronidiens. De même, ils confirment le mode de formation des « pseudolarves » des Phylactolaemates et ils ne rejettent pas l'hypothèse que l'épistome, formation inconstante chez les Phylactolaemates, apparemment présente les Bryozoaires supposés les plus évolués, ne serait pas en réalité l'équivalent d'un prosome, - absent chez les espèces les plus plésiomorphes. Ils proposent enfin, et pourquoi pas, ils supposent que le nombre des corps bruns soit équivalent à celui du nombre des renouvellements polypidiens et commentent les rôles possibles des pores tentaculaires. Ils supposent que le dédoublement du muscle rétracteur dans des lignées serait un caractère systématique et phylogénétique. Ils relèvent des similitudes entre Phylactolaemates et Cyclostomes. L'une de leurs hypothèses confirmerait une opinion qui nous avait été formulée dans les années 1980 par notre regrettée Geneviève Lutaud (communication personnelle) selon laquelle le mésoderme pourrait, au moins dans le cas de certaines lignées, être constitué de deux assisses cellulaires. Nous partagons avec eux la conception de l'importance des « tissus mous » à différents niveaux de la biologie et de la phylogénie de ces organismes.

Les fonctions du cœlome dans les deux groupes

On trouve dans la littérature différentes interprétations - finalistes - de la fonction du cœlome. Qu'en est-il dans les cas des Bryozoaires et des Brachiopodes ? Les premiers cités sont des animaux coloniaux, dont chaque colonie constitue un clone et chaque individu présente une architecture simple, ayant un reproduction à la fois sexuée et asexuée ; les Bryozoaires adultes sont d'ailleurs les seuls organismes connus à avoir conservé une caractéristique embryonnaire, la capacité de bourgeonner en leur intérieur un tractus digestif, et fonctionnent donc comme une gastrula. Les Brachiopodes sont des animaux libres relativement de grand taille, anatomiquement plus complexes, à reproduction exclusivement sexuée), tous deux fixés à un substrat, possédant un exosquelette externe et ayant des stratégies alimentaires ; leur mode de vie est très différent dans chacun de ces deux cas. Les fonctions proposées, que nous passerons successivement en revue pour chacun d'entre eux, sont` les suivantes :

- Rigidité, solidité et cohérence de la colonie ou de l'organisme *in toto,*
- Dilatation possible du tractus digestif,
- Protection contre les chocs physiques ou physiologiques,
- Assainissement du milieu intérieur et filtration matérielle et physiologique des déchets,
- Développement de nouvelles fonctions physiologiques,
- Brassage génétique,
- Acquisition de nouvelles capacités évolutives.

Remarques :

1- Les Phoronidiens présentent une trimérie cœlomique embryonnaire. Différents auteurs les réunissent aux Brachiopodes au sein d'un même Embranchement, les Lophophorates, caractérisés par la possession en commun d'un appareil circulatoire.

2- Pour conforter et valider leur hypothèse selon laquelle les Bryozoaires et les Brachiopodes seraient, en dépit de leurs considérables différences, des organismes phylogénétiquement apparentés puisqu'il avaient tous deux un lophophore et une couronne péribuccale de tentacules, un équipe de chercheurs américains voici un demi-siècle chercha des caractères la confirmant, et notamment l'existence d'un trimérie chez les Bryozoaires. Selon eux, au moins l'épistome (existant chez les Bryozoaires les plus évolués), et peut-être le lophophore seraient les équivalents d'un prosome et le sac interne larvaire celui du métasome des Brachiopodes. Ceci, il est vrai, lorsque les auteurs ignoraient encore que les structures respectives du lophophore et des tentacules étaient très différentes dans les deux groupes, et quand il n'avait pas encore été montré que la formation de l'épistome était exceptionnelle dans le groupe et tardive dans l'évolution, et enfin que le cœlome tentaculaire n'était pas indépendant mais provenait de la poussée à l'intérieur des tentacules d'expansion digitées de l'unique cavité cœlomique indivise.

Rigidite de la colonie

Une colonie de Bryozoaires est constituée d'un nombre important, parfois d plusieurs centaines de zoécies qui, pour éviter une consistance flasque de l'ensemble de l'organisme, gagnent beaucoup à renfermer un milieu aqueux qui renforce leur cohérence. Mais celui-ci s'ajoute à l'exo-squelette ou cystide, chitineux – et alors très modérément compressible, et réversible - ou calcaréo-chitineux et alors indéformable de la colonie, qui lui donne déjà une consistance rigide, surtout dans les cas des colonies fortement calcifiées et par ailleurs encroûtantes (Celleporidae, Cellariidae, Diastoporidae, etc.).

Dilatation possible du tractus digestif

Il est logique d'admettre que lors de l'ingestion de nutriments volumineux entrainant un dilatation du tractus digestif, celle-ci sera plus facilitée par le contact d'un vésicule au contenu fluide, aqueux, que par celui d'un organe rigide et moins déformable. Mais, par comparaison, les animaux tout à fait différents que sont Gastrotriches marins - qui ne sont pas des Cœolomates - peuvent

absorber des Diatomées de volume considérable par rapport aux diamètres buccal, pharyngien et intestinal normaux, ces Diatomées ayant l'aspect de boites rigides, (ce qui signifie qu'ils sont capables de se dilater de façon importante, ce qui limité la valeur de cette hypothèse). Par ailleurs, si les Brachiopodes Articulés ont un tube digestif atrophié, celui de certains Bryozoaires (Vésicularines) est, au repos, plusieurs fois replié sur lui-même, et la présence du cœlome lui laisse alors l'espace nécessaire pour qu'un péristaltisme convenable soit assuré.

Protection contre les chocs physiques et physiologiques

Le cœlome peut constituer un matelas protecteur des organes ou du tube digestif d'un point de vue mécanique, sans doute moins envers des substances toxiques, constituant un squelette hydrostatique, et sa présence ne nuira pas. Chez les Acœlomates où il manque (Cnidaires et Cténaires), le tractus digestif est fragile, mal protégé, plus ou moins membraneux, et facilement vulnérable. Il l'est moins chez ceux de ces derniers lorsque le flotteur, riche en mésoglée et *de facto* plus ou moins élastique, est considérablement épais autour de la cavité digestive. Cet effet protecteur mécanique est assez plausible chez les Bryozoaires, peu chez les Brachiopodes qui possèdent une coquille souvent épaisse et hermétique (*Terebratulina*, *Crania)*, et qui est *a priori* plus protectrice ou défensive envers les polluants chimiques que l'ectocyste des Bryozoaires.

Assainissement du milieu et filtration des déchets

Un rôle de filtration exercé par le cœlome n'est pas à exclure ; par ailleurs, étant constitué de cellules mésodermiques, parfois d'apparence mésenchymateuse avec une surface ornée de pseudopodes, apparemment amiboïdes, exerçant une capacité de phagocytose, ils peuvent absorber des débris organiques présents dans la cavité du cœlome.

Acquisition de nouvelles fonctions physiologiques

Avec lé mésoderme et le cœlome, qui n'est apparemment qu'une d'entre elles parmi les autres, dont les précédentes, apparaissent chez l'organisme de nouvelles fonctions et de nouveaux perfectionnements biologiques : reproduction, excrétion, parfois circulation et respiration, toutes ayant parfois pour origine embryologique le même blastomère originel, unique et au moins pluri-, sinon totipotent, dérivant toutes d'un même tissu embryonnaire originel, et cette acquisition correspond à un pas évolutif considérable ; celui-ci permet la colonisation de milieux écologiques plus diversifiés et une meilleure résistance aux paramètres de l'environnement. Dans au moins la plus grande partie des cas, les organes de la reproduction émettent leurs gamètes dans le cœlome, où parfois débute aussi parfois le développement embryonnaire, où circulent selon toute vraisemblance des métabolites – dont ceux dissous dans le milieu intérieur et des substances hormonales, et à ce titre le cœlome intervient de façon déterminante dans le développement, la différenciation et la maturation des gamètes.

Brassage génétique

Dans les cas de fécondation interne dans le cœlome, les gamètes exogènes pénétrés à l'intérieur de l'organisme ovigère, et par suite destinés à féconder les ovocytes de l'organisme dans lequel ils ont pénétré, gagnent généralement la cavité cœlomique. Des gamètes qui dans d'autres circonstances ne pourraient jamais se rencontrer, sauf dans les cas d'autofécondation ; lorsqu'il y a autofécondation, quand la caryogamie ne se produit pas dans le milieu extérieur (Echinodermes ou Cnidaires par exemple), elle a lieu dans le cœlome, qui joue donc ici un rôle essentiel dans les processus de brassage génétique. Des gamètes se développant dans un milieu clos et favorable peuvent y trouver un avantage quant à leur prospérité. C'est là selon nous la spécificité majeure du cœlome.

Acquisition de nouvelles capacites évolutives

Tout brassage génétique s'accompagne de transferts de gènes contribuant au renouvellement génétique de la population, et à l'introduction dans celle-ci de certains d'entre eux. Parmi ces derniers, même si le groupe des Brachiopodes est considérés comme un ensemble de « fossiles vivants », et il peut s'en trouver qui possèdent des potentialités évolutives susceptibles de modifier certains caractères anatomiques ou écologiques - par l'intermédiaire de la réceptivité de réceptivité de leur génome dans la population préexistante, sinon quelquefois un potentiel de gènes permettant une différenciation morpho-anatomique - parfois l'évolution d'une population dans une nouvelle direction, un phénomène d'isolement génétique ou de spéciation, par exemple comme cela peut se produire dans un effet « bottle-neck ». Reste évidemment à savoir si certaines espèces sont plus réceptives, plus sensibles que d'autres au renouvellement génétique ainsi introduit, et seront alors capables de différencier d'autres modèles d'organismes, dont ceux pouvant combler une niche écologique préexistante.

Conclusion

Parmi les différents intérêts qui ont été proposés dans le littérature concernant l'avantage pour un organisme de présenter un cœlome, les suggestions émises, tant dans le cas des Bryozoaires que dans celui des Brachiopodes, se révèlent très inégales. Elles nous semblent surtout dignes d'intérêt - ayant un effet profitable, sinon essentiel - en ce qui concerne la production et la maturation des gamètes, ainsi qu'en favorisant le potentiel évolutif des espèces *via* l'amélioration du brassage génétique.

Une telle étude ne pouvait être fiablement entreprise que sur des groupes d'invertébrés relativement simples et mineurs, dont l'analyse est plus accessible et l'interprétation n'est pas perturbée par d'autres paramètres ou masquée par d'autres facteurs.

Indubitablement à l'origine, cette vocation est la première, fondamentale, du cœlome. Mais il ne faut pas perdre de vue que cette étude a été menée (ce qui est à la fois un bien et un mal) sur un groupe de Métazoaires très primitif, les Bryozoaires, et sur un autre embranchement, celui des Brachiopodes, dont la situation sur l'échelle évolutive des êtres vivants est toujours indéterminée. Il est donc possible qu'au cours de l'évolution conduisant aux Vertébrés, la signification fonctionnelle du cœlome ait été victime de dérives et qu'il ait acquis dès lors des vocations supplémentaires ; ou que les vocations d'origine se soient transformées sous différentes influences ou modifications génétiques.

Enfin, le terme de « cœlome » (employé au singulier) définit cette formation mésodermique dans le contexte de son unité fonctionnelle ; mais il désigne en fait trois structures d'origines embryologiques différentes ayant la même vocation. En pratique et pour être complet, il nous faut en effet distinguer le pseudo-cœlome dérivé de la cavité blastocœlique et de formation non mésodermique (que nous n'avons pas abordé ci-dessus, qui est plus délicat à interpréter fonctionnellement, plus aisé phylogénétiquement) de certains embranchements dont les Némathelminthes, et les deux modèles de cœlomes « vrais » qui font l'objet de ce texte. Ces derniers sont donc à considérer plutôt comme des analogies que comme des homologies, correspondant respectivement aux Entérocœlomates et aux Schizocœlomates, eux-mêmes polyphylétiques. Les Brachiopodes sont des Entérocœlomates, tandis que les Bryozoaires sont des Schizocœlomates particuliers, car sans appareils circulatoire et excréteur, un caractère qui permet d'éloigner phylogénétiquement encore davantage ces deux embranchements.

Références

BARROIS, J. (1877).- Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. *Trav. Stat. Zool. Wimereux,* **1**, 1-305.

GRASSÉ, P.-P. (1977).- *Précis de Zoologie, Vertébrés*. Masson éd., 408 p.
HONDT, J.-L. d' (1982).- Reproduction et morphogenèse chez les Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **107** (2), 267-289.
HONDT, J.-L. d' (1997).- La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. soc. zool. Fr.*, **123** (3), 289-301.
HONDT, J.-L . d' (1999).- Les Invertébrés marins méconnus. Editions de l'Institut Océanographique, Paris, 444 p.
HONDT, J.-L. d' (2018a).- Embranchement *versus* Phylum Comment la conjoncture internationale peut influencer la nomenclature scientifique et la classification animale. *Bull. Soc. Linn. Lyon,* 3-4, 111-120.
HONDT, J.-L . d' (2018b).- Apoptoses et cellules-souches, bases fondamentales de classification phylogénétique des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **87** (3-4), 76-89.
HONDT, J.-L . d' (2019a).- Stratégies de reproduction chez les Bryozoaires : diversité morpho-anatomique et systématique, signification évolutive. *Bull. Mus. reg. Sc. nat. Torino*, **35** (1-2), 5-32.
HONDT, J.-L . d' (2019b).- Phylogénie actualisée des Bryozoaires sur la base des caractères biologiques et ontogénétiques. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, **88** (3-4), 71-88.
HONDT, J.-L . d' (2019c).- Connaissances actuelles sur le tractus digestif larvaire temporaire *d'Alcyonidium polyoum* (Hassall) (Bryozoaires, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **144** (2), 79-88.
HONDT, J.-L . d' (2019d).- Sur l'intérêt systématique possible des inclusions cytoplasmiques précuticulaires chez les larves de Bryozoaires**.** *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **88** (9-10), 205-220.
HONDT, J.-L . d' (2020a).- Les Bryozoaires Eurystomes : une mosaïque de caractères structuraux et ontogénétiques. *Bull. Soc. zool. Fr*. **145** (3), 199-213.
HONDT, J.-L . d' (2020b).- Considérations sur les différentes évolutions des cellules-souches chez les Bryozoaires : le cas des cellules infracoronales larvaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **145** (3), 215-224.
HONDT, J.-L . d' (2021a).- Propos et interrogations sur les relations phylogénétiques à l'intérieur de l'embranchement des Bryozoaires. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **89** (9-10), 251-265.
HONDT, J.-L . d' (2021b).- Sur les affinités entre les Bryozoaires et les Brachiopodes. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **90** (5-6) : 163-175.
HOURDRY, J., CASSIER, P., D'HONDT, J.-L. & PORCHET, M. (1995).- Métamorphoses et Ecologie du Monde Animal. Coll. Méthodes, Editions Hermann, Paris, 366 p.
KOTENKO, O.N. & OSTROWSKI, A.N. (2023).- Unravelling the Evolution of Bryozoan Larva. *Paleontological Journal*, **57** (11), 1306-1318.
LENDER, TH., DELAVAULT, R. & LE MOIGNE, A. (1979).- Dictionnaire de Biologie, Presses Universitaires de France, 438 p.
LUTAUD, G. (1961).- Contribution à l'étude de bourgeonnement et de la croissance des colonies chez *Membranipora membranacea* (Linné), Bryozoaire Chilostome. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, **91**, 157-300.
MARCUS, E. (1938).- Briozoarios marinhos Brasileiros*. Bol. Fac. Fil. Cien. Let., Univ. Sao Paulo*, *Zoologia*, **2**, 1-137.
NIELSEN, C. (1991).- *Animal Evolution*. Oxford University Press, 416 p.
SCHWAHA, T., OSTROVSKY, A.N. & WANNINGER, A. (2020).- Key novelties in the evolution of the aquatic colonial phylum Bryozoa : evidence from soft body morphology. *Biological Reviews*, **95**, 696-729.

Annexe : quelques observations anecdotiques sur la systématique des Bryozaires

1) A l'époque héroïque des touts débuts de la Bryozoologie, un évènement marquant resté dans les mémoires fut la rivalité entre Jean-Baptiste de LAMARCK (1744-1829) et Jean-Vincent-Félix LAMOUROUX (1779-1825), auparavant des amis, le premier ayant d'ailleurs été à l'origine le maître du second (une situation qui n'est pas très rare dans le milieu scientifique : c.f. la rivalité entre Henri de LACAZE-DUTHIERS (1821-1901) et son élève Alfred GIARD (1846-1908). Le premier cité, ayant reconnu la supériorité de la classification des Bryozoaires du second sur la- sienne, fit intervenir ses

relations pour différer la publication de la systématique de celui-ci, le blocus n'ayant été levé qu'après la parution de son propre ouvrage valorisant sa propre systématique.

2) Nous ne mentionnerons que pour mémoire, à la suite d'un consensus international, la préférence des enseignants-chercheurs pour désigner cet embran-chement sous le nom général de Bryozoa, EHRENBERG, 1831, par ailleurs *senior synonym*, qui l'ont préféré à celui de Polyzoa, THOMPSON, 1830 ; précédemment, ces taxons étaient indifféremment désigné sous les deux noms. Le taxon Ectoproctes, utilisé dans les anciennes classifications pour les opposer aux Entoprocta, NITSCHE, 1870, actuellement reconnus comme autre embranchement structurellement éloigné, est obsolète d'un point de vue systématique, mais continue à être utilisé couramment comme un qualificatif anatomique.

3) Le niveau hiérarchique d'« embranchement », considéré comme la première subdivision sytématique du Règne, celle du rang le plus élevé, a été définie comme catégorie principale dans la classification animale par le français Georges CUVIER (1769-1832) en 1812. Par ailleurs, le phylogéniste allemand Ernst HAECKEL (1834-1919), fondateur de la théorie de la théori de la récapitulation phylogénétique par l'ontogénie, créa en 1868 le terme de « phylum », pour désigner une grande lignée évolutive dit monophylétique, donc descendant d'un ancêtre commun, quel que soit son niveau dans la classification, qu'il s'agisse par exemple d'un embranchement ou d'une famille. A l'époque du pangermanisme, précurseur du nazisme (et qui a duré approximativment de 1880 à 1920), les zoologistes allemands et autrichiens ont tenté de substituer une hiérarchie des groupes zoologiques d'inspiration germanique à la hiérarchie universelle adoptée par les créateurs du Code International de nomenclature zoologique. Ils ont cherché des appellations pour remplacer les noms des niveaux de la classification internationale (Haupstsämme, Tierkreis, etc.) et ont substitué au niveau d'embranchement, et en le détournant de sa signification d'origine, celui de Phylum (créé par l'un de leurs compatriotes) pour remplacer celui d'Embranchement (qu'ils ont d'abord écrit en petits caractères, comme s'il s'agissait d'un synonyme, avant de complétement le supprimer de la nomenclature). Une jeune zoologiste américaine d'origine allemande, Libbie HYMAN, formée par les pangermanistes, finit par imposer aux scientifiques américains l'imposture de l'emploi en systématique - où il n'avait pas à être introduit - du mot phylum, devenu illégitimement et incorrectement d'usage courant. Il en résulte qu'un chercheur employant le mot phylum à la place de celui d'embranchement est, délibérément ou par ignorance, un adepte et un propagandiste du système pangermanique.

4) L'auteur allemand naturalisé brésilien Ernst MARCUS (1893-1968), polyzoologiste, commenta dans un article volumineux publié en portugais la diphylie entre les Sténostomes (représentés actuellement par les seuls Cyclostomes) et les autres Bryozoaires Gymnolaemates, soit les Cténostomes et les Cheilostomes), et décida de créer un nouveau taxon (1938), Eurystomata (amendé maintenant en Eurystomatoda), pour regrouper ces deux derniers et les opposer, d'une part aux Cyclostomes, mais aussi tout naturellement aux Phylactolaemates. A la suite d'une erreur apparente de traduction, préalable à la rédaction de travaux à bibliographie apparemment large mais quelque peu sélective, SCHWAHA *et al.* (2020**)** et KOTENKO & OSTROWSKY (2023) ont considéré à tort que le taxon des Eurystomes n'était pour Marcus qu'un synonyme de celui de Cheilostomes ; aussi ont-ils malencontreusement et illégitimement créé le taxon « Myolaemata »: une création correspondant en réalité à un *junior synonym,* qui leur est passé inaperçu, d'un taxon déjà existant - puisqu'ignorant probablement la langue portugaise -, celui des Eurystomes Marcus, 1938 ; ceci pour réunir l'ensemble « Cténostomes + Cheilostomes » - et en compliquant alors injustement et inutilement la nomenclature. A l'appui de leur assertion, ils affirment en outre que les Eurystomes ne correspondent pas tout-à-fait aux Cheilostomes, mais sans donner une information importante, la nature de la nuance, ce en quoi consiste la différence – en fait, elle est de taille, puisque les Eurystomes incluaient aussi les Cténostomes ! - (une erreur que nous n'oserons pas ni ne nous permettrons d'interpréter, connaissant la qualité d'autres travaux des auteurs, comme résultant du désir de créer un nouveau taxon de rang élevé sous leur nom, illégitimement avec l'espoir que cela passerait inaperçu). Quoi qu'il en soit, l'établissement du taxon Myolaemata est illégitime et fautif, et

il doit donc être supprimé de la nomenclature. Ces auteurs remarquent légitimement une diphylie fondée sur la complexité anatomique de la musculature, isolant par exemple les Cheilostomes, et montrent que la musculature adductrice est dédoublée ou non selon les taxons (caractère systématique significatif). En revanche, ils raisonnent en fonction de l'ancienne classification obsolète des Cténostomes (dont ils reconnaissent l'hétérogénéité) en superfamilles, mais sans tenir compte de leur redéfinition ni de leurs élévations respectives au rang de sous-ordres (D'HONDT, 1997), ni des nombreuses discussions qui ont porté depuis quelques années sur leur phylogénie (D'HONDT, de 2019a & b à 2024).

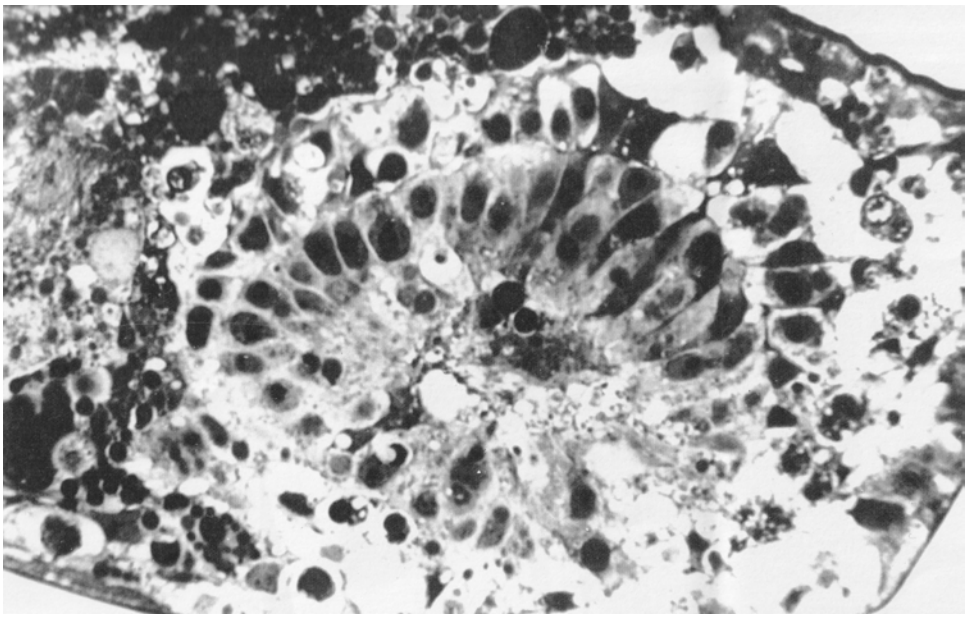


Figure 1. *Alcyonidium polyoum:* Coupe transversale d'un polypide au niveau du cæcum digestif. Noter la splanchnopleure.

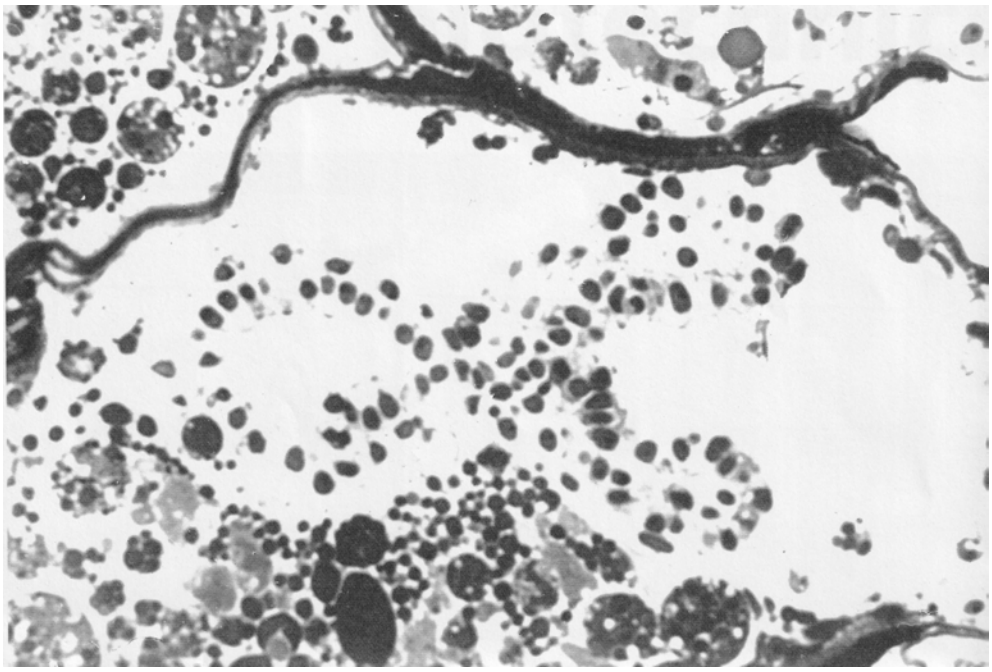


Figure 2. *Alcyonidium polyoum:* jeune polypide doublé par la splanchnopleure ; la somatopleure est moins développée au sommet du polypide.

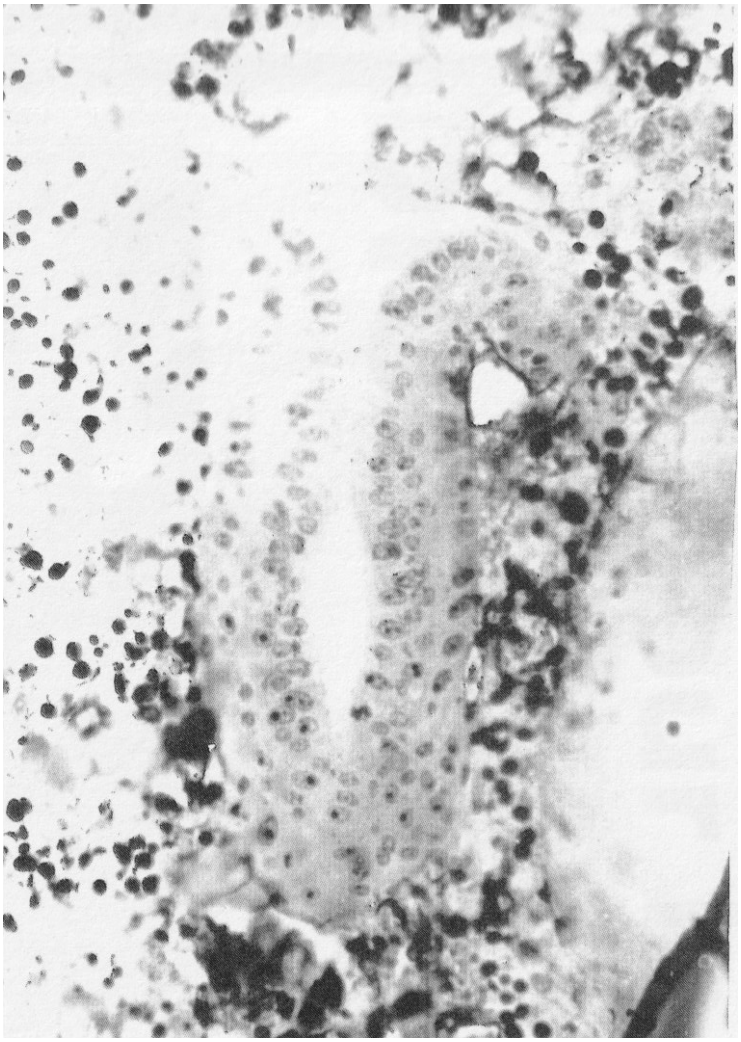


Figure 3. *Alcyonidium polyoum:* stade un peu plus tardif que sur la précédente figure.

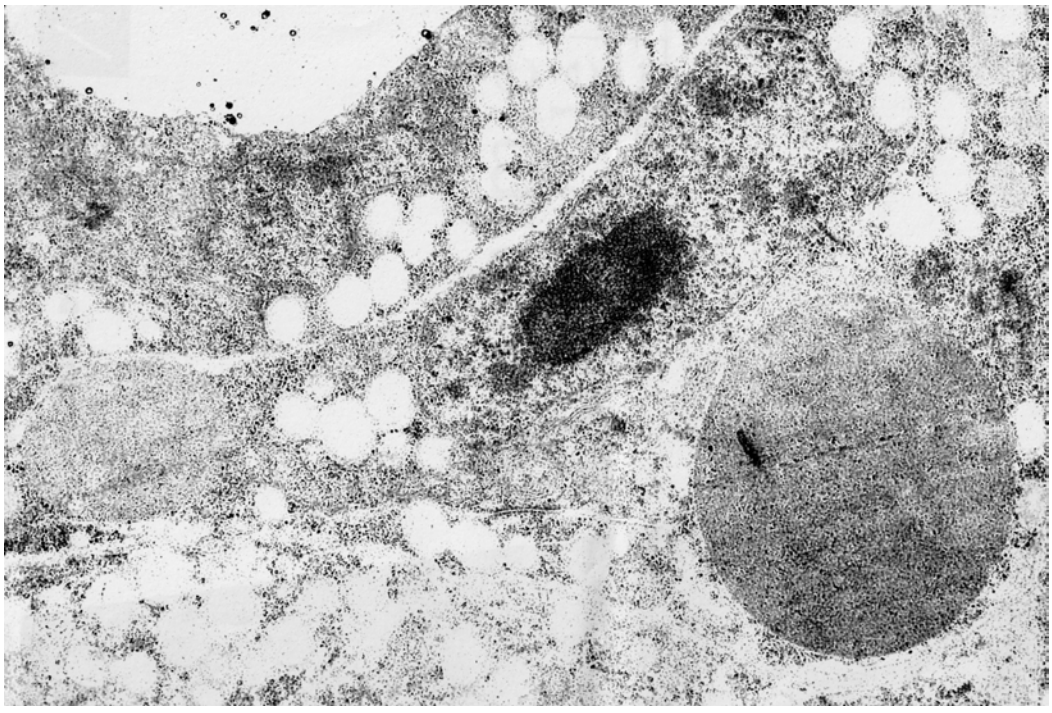


Figure 4. Larve *d'Alcyonidium polyoum* montrant la différence cytologique entre l'épiderme et la somatopleure (x13000).

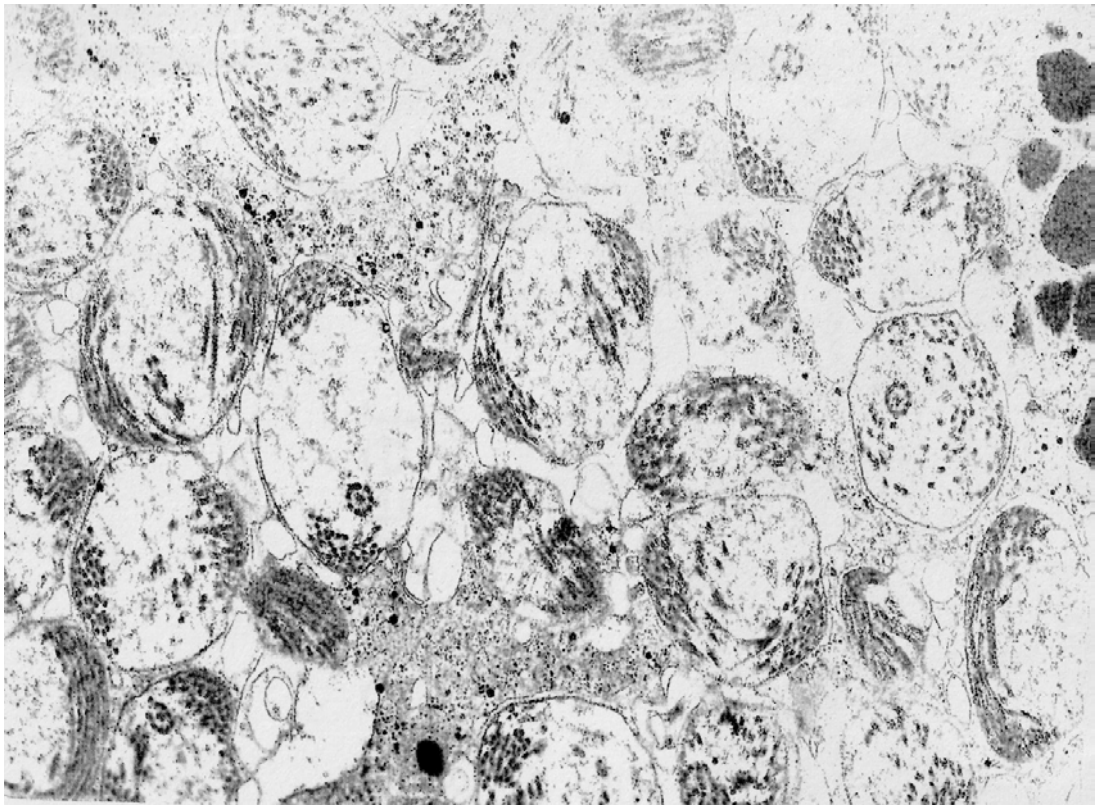


Figure 5. Larve d'*Alcyonidium polyoum* en métamorphose. Image caractéristiques de la lignée des cellules épidermiques ciliées et des muscles phagocytés par des cellules mésodermiques indifférenciées x28000.

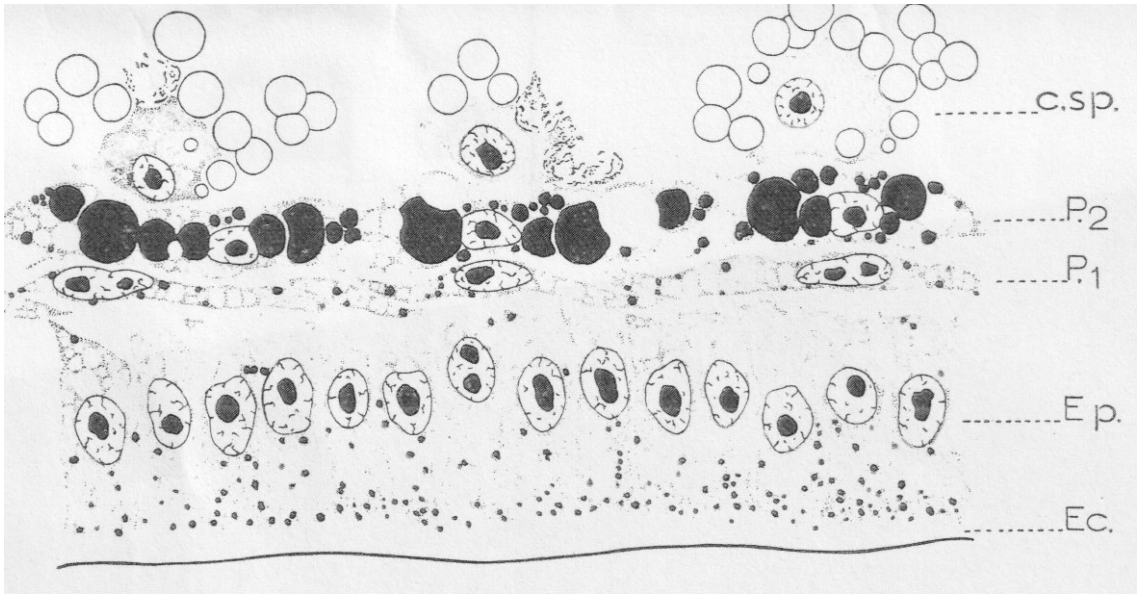


Figure 6. Structure de la paroi dans la région moyenne du bourgeon (coupe sagittale, Hématoxyline de Groat-A.P.S., chambre claire – paroi basale).

Ec: ectocyste; Ep: épithélium; P1: cellules fusiformes de la première couche dy peritoneum; P2: cellules à inclusions de la deuxième couche du peritoneum (en noir: inclusions A.P.S. +); c.sp; cellules à sphérules réfringentes (d'après LUTAUD, 1961).

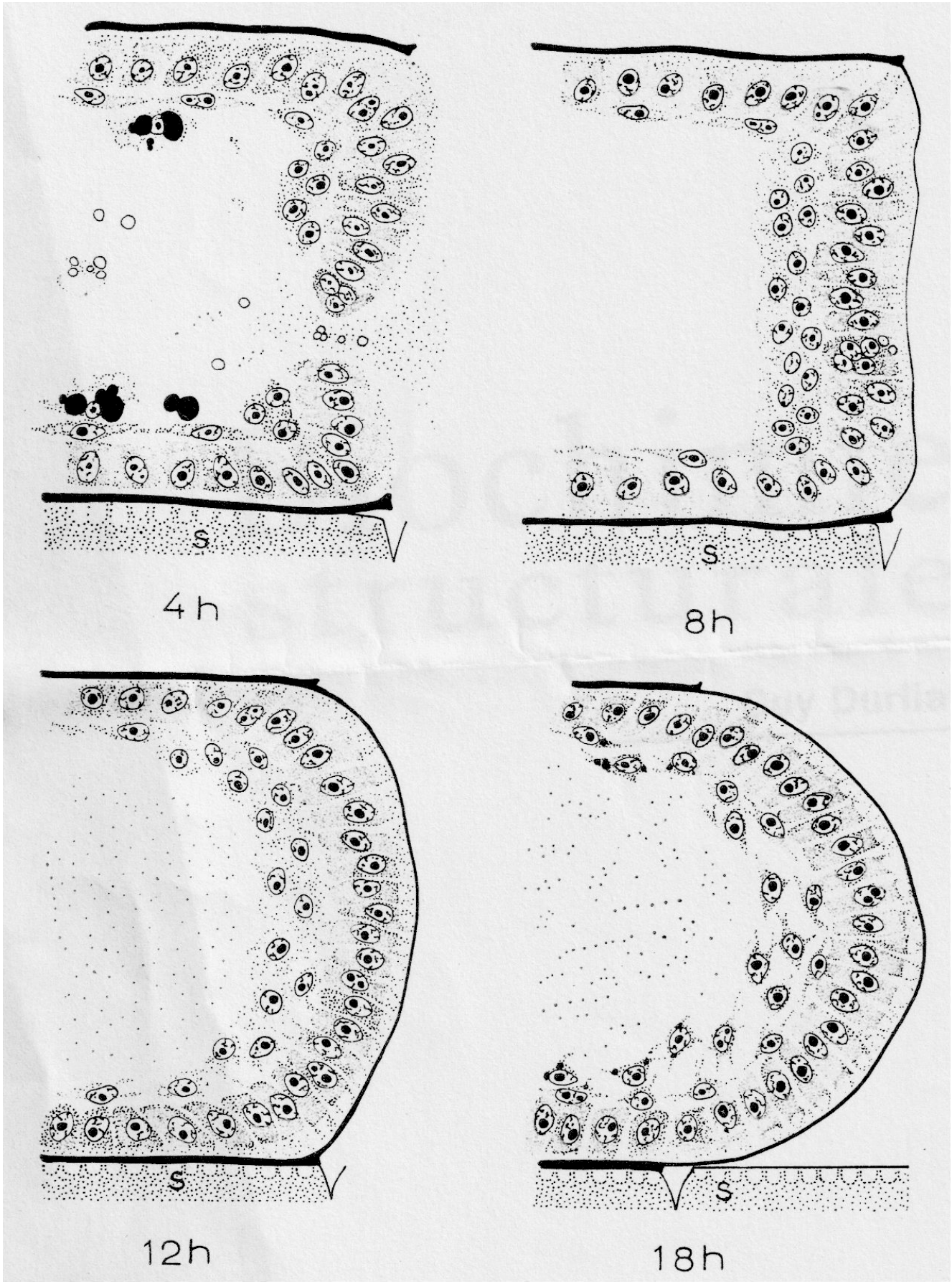


Figure 7. Régénération du sommet après ablation de la moitié distale du bourgeon. Aspect de la zone de cicatrisation 4, 8, 12 et 18 heures après l'intervention.
(coupes sagittales – Trichrome de Prenant, chambre claire (d'après LUTAUD, 1961).

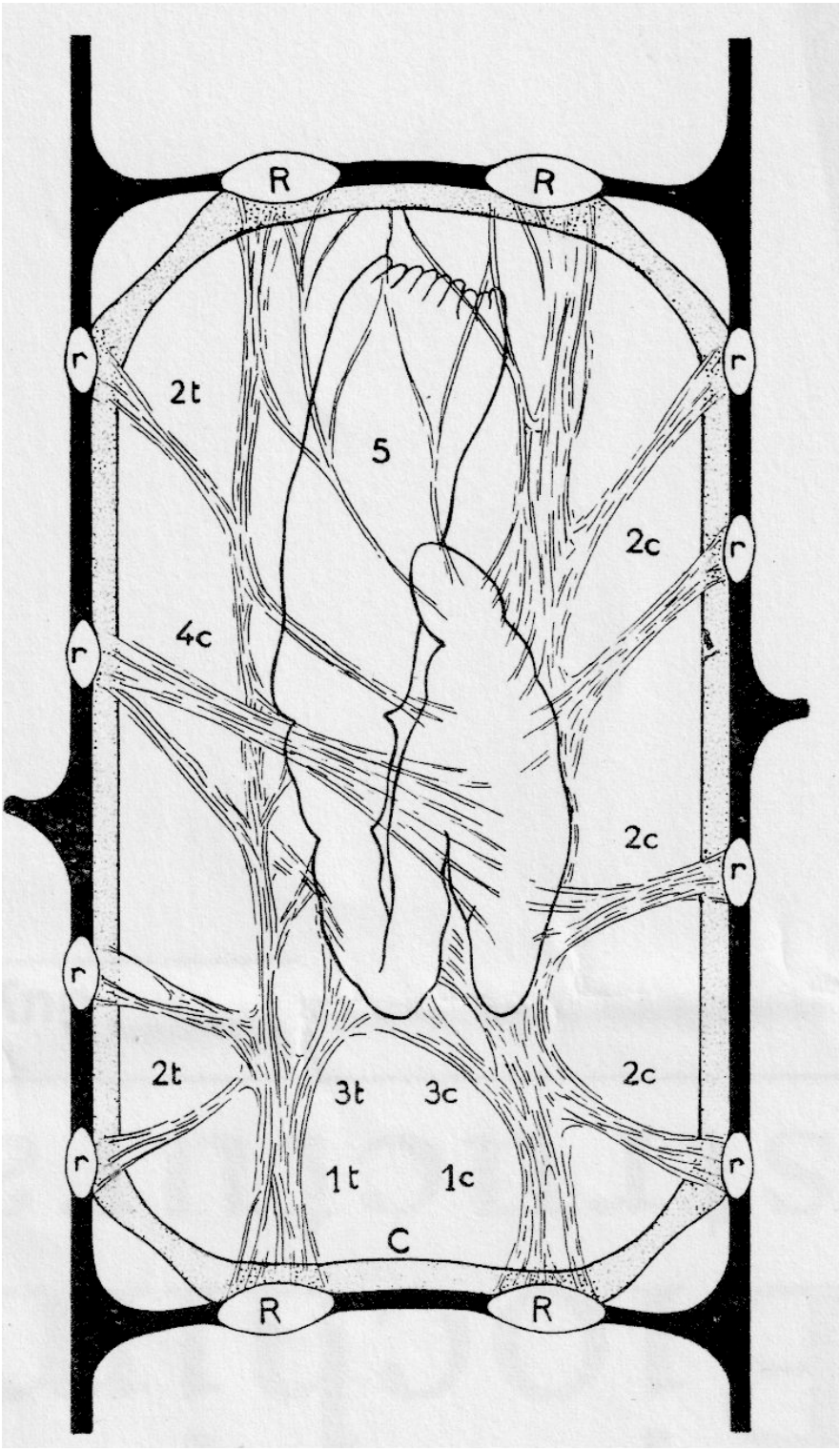


Figure 8. Schéma général du système funiculaire de la zoécie adulte (d'après nature).
R: rosette des cloisons transversales; r: rosettes des cloisons latérales; C: canal périphérique; 1c: tronc funiculaire caecal; 1t: tronc funiculaire tentaculaire; 2c: ramifications reliant le tronc caecal aux rosettes latérales; 2t: ramification reliant le tronc tentaculaire aux rosettes latérales; 3c: ramification du tronc 1c rejoignant le coude du cardia; 3t: ramification du tronc 1t rejoignant le cardia; 4c: ramification du tronc caecal rejoignant l'une des rosettes latérales de la paroi opposée; 5: anastomoses entre 1c et 1t. (d'après LUTAUD, 1961).

Participation Française à l'étude des Gastrotriches

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département « Adaptations du Vivant », 55, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05

Résumé

Depuis la découverte des Gastrotriches par le Français Louis JOBLOT au XVIème siècle, les Gastrotriches marins comme d'eau douce ont longtemps été un groupe privilégié des auteurs français, parfois dans le cadre d'une collaboration internationale. Cette note résume leurs contributions respectives.

Introduction

L'embranchement des Gastrotriches constitue le parfait exemple de ces taxons que l'on désigne familièrement et un peu péjorativement sous l'appellation de groupes zoologiques « mineurs » (« Lower Metazoa » pour les auteurs anglo-saxons), des taxons qu'il serait selon nous plus légitime de désigner comme « groupes zoologiques méconnus ou délaissés » : du fait de leur faible effectif numérique et des difficultés que présentent leur étude et leur récolte, facteurs quelque peu dissuasifs, et qui peuvent ne comporter que de deux ou trois à quelques centaines d'espèces (800 environ chez les Gastrotriches, pour leur moitié marines et pour leur moitié dulcicoles), facteurs n'incitant guère les chercheurs à s'y consacrer. Un certain nombre d'études essentielles sur ces organismes a été réalisée par des auteurs de nationalité française, ce que nous présenterons rapidement ici. Nous mentionnerons aussi les auteurs étrangers ayant largement contribué à la connaissance des Gastrotriches de France.

L'ÈRE DES PRÉCURSEURS (des origines à 1920)

La découverte des Gastrotriches d'eau douce est dûe à un microscopiste, physicien et mathématicien français, Louis JOBLOT (1647-1721). Né à Bar-le-Duc, fils de commerçants, il gagna Paris où il publia ses différents ouvrages. Dans son livre « Description et usage de nouveaux microscopes, tant simples que composés » (1718), il publia plusieurs ouvrages illustrés de planches d'invertébrés microscopiques dulcicoles qu'il avait observés, dont le premier Gastrotriche connu, schématiquement figuré. En 1786, le danois Otto Fredrik MÜLLER (1730-1784) réalisa des observations comparables, décrivant le premier *Chaetonotus* (en l'occurence *Chaetonotus larus*) sous le nom générique de *Trichoda*. Parmi la dizaine d'auteurs qui a ensuite occasionnellement observé des Gastrotriches jusqu'aux années 1920, une demi-douzaine a été française : Jean HERRMANN (1738-1800) médecin-naturaliste professeur à l'Université de Strasbourg qui publia deux espèces en 1784 (quand l'Alsace et la Lorraine, il est vrai, étaient allemandes), et 1826 le militaire-naturaliste Jean-Baptiste BORY DE SAINT-VINCENT (1778-1846). Georges CUVIER (1769-1832) en figura dans « Le Règne Animal » (1817), Félix DUJARDIN (1801-1860), professeur à l'Université de Rennes, décrivit la première *Lepidodermella* (en 1841) des bacs de végétaux aquatiques du Jardin des plantes de Paris (où elle était encore présente dans les années 2015), Pierre FLORENTIN (1869-1938), en 1899, professeur à la faculté de Médecine de Nancy, et Andrée TÉTRY (1907-1992), en signalèrent des captures dans leur thèses consacrées aux mares salées de Lorraine. Elie METSCHNIKOFF (1845-1916), professeur à l'Institut Pasteur et Prix Nobel, biologiste russe émigré en France, créa (1865) le taxon « Gastrotricha » pour désigner ce groupe d'organismes. La découverte du premier Macrodasyoide marin est dûe en 1854 à l'allemand Max SCHULTZE (1825-1874), professeur à l'Université de Bonn, et l'année de son décès au français Alfred GIARD (1846-1906) celle du deuxième et celle du premier Chaetonotoïde marin:; il fut successivement professeur aux Universités le de Lille et de Paris. L'abbé

René SCHODDUIN (1854-1937), professeur de lycée, directeur de l'aquarium de la faculté catholique de Lille à Wimereux, recensa les Gastrotriches d'eau douce des fossés des alentours de son établissement, Watergangs et ruisseaux et, lors d'un pèlerinage à Lourdes, en profita pour faire des récoltes de ces orgamismes dans les pièces d'eau et ruisseaux des environs de la cité mariale. Le zoologiste suisse Jean-Luc PERRET (1925-2023) en collecta lui-même à Strasbourg, redevenue française.

Cette période correspond donc à un phase de collectes isolés, éparses, sans liens entre elles, et à but presque uniquement descriptif, exceptionnellement de faunistique.

LA MISE EN PLACE DES CONNAISSANCES MAJEURES (de 1920 à 1960)

Cette seconde époque correspond à la phase de mise en place géographiquement des équipes majeures de chercheurs s'étant intéressés à ce groupe zoologique et aux débuts de leur étude biologique, anatomique et écologique. Le pôle essentiel de ces études se situe en Allemagne, à l'université de voici une et à la station marine d'Héligoland, sous l'impulsion du professeur Adolph REMANE (1898-1976) à qui nous devons l'essentiel de nos connaissances sur ces animaux. Les voies de recherche qu'il a ouvertes ont été approfondies par ses élèves et successeurs, et dont tous les gastrotrichologues ultérieurs ont été directement ou indirectement ses étèves et ses héritiers spirituels, indépendamment de leurs nationalités. Parmi les collaborateurs principaux de REMANE, il convient de signaler Peter AX, Tor KARLING, liliana FORNERIS, Gertraud TEUCHERT, Ulrich EHLERS, généralement systématiciens et phylogénistes des différents groupes du méiobenthos. Parmi leurs apports essentiels, il faut souligner la remarquable étude de Gertraud TEUCHERT (épouse NOODT) sur l'embryologie et le développement des Gatrotriches Macrodasyoïdes.

En France, il faut rappeler les études pionnières de l'immense Paul MARAIS DE BEAUCHAMP (1883-1977), éminent spécialiste des Rotifères du globe, notamment de la diversité fonctionnelle de leur mastax, et plus secondairement des Turbellariés, auteur du manuel de référence « Les grèves de Roscoff » (1914), professeur à l'université de Strasbourg et directeur de l'Office central de Faunistique. Il fut le premier chercheur à s'intéresser au développement des Gastrotriches, et son matériel fut constitué par les espèces planctoniques d'eau douce du genre *Neogossea* (Chaetonotoïdes).

En cette période ont également débuté en France les premières études sur le mésopsammon, à la suite des travaux pionniers de Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1918-1990), professeur d'écologie au Muséum, qui inaugura cette discipline sur la côte catalane. Sa continuatrice, plutôt spécialisée dans les Gastrotriches, fut la montpelliéraine Antoinette FIZE (1904-1991), elle aussi auteur d'études généralistes ; Ses travaux ont été poursuivis à la Station biologique de Roscoff par les futurs professeurs, au Muséum Claude LÉVI (né en 1922) et Bertil SWEDMARK, 1918-1975 (Suède), travaillant en collaboration sur les Gastrotriches méiobenthiques, et d'autre part en Normandie par le géologue Grégoire KAPLAN (1931-1901), également sur les Gastrotriches.

L'ÉPOQUE CONTEMPORAINE (de 1960 à nos jours)

Elle a été plus prolifique en France que l'époque précédente, et a surtout été caractérisée par la poursuite des recherches méiobenthiques pluridisci-plinaires. Un programme concernant le Bassin d'Arcachon a débuté à l'université de Bordeaux, inauguré par le futur professeur d'Anatomie comparée Jean-Paul BOISSEAU (né en 1923) puis, à la suite du recentrage de ses propres activités vers l'étude de l'incubation chez l'hippocampe, par son élève Jeanne RENAUD, successivement devenue après ses deux mariages Jeanne RENAUD-DEBYSER, puis Jeanne RENAUD-MORNANT, qui commença ses recherches sous sa direction. Dans sa thèse, consacrée à l'ensemble de la faune du mésopsammon arcachonnais, elle s'intéressa entre autres aux Gastrotriches, qu'elle privilégia dans les premiers articles qu'elle rédigea durant les années suivantes, et qu'elle étendit aux DOM-TOM. Mais, parallèlement, le professeur Robert WEILL (1902-1980), directeur de l'Institut de Biologie marine d'Arcachon, conscient de l'intérêt local de ce groupe, le donna pour sujet de thèse à un jeune

chercheur (l'auteur de ces lignes) de son équipe, qui rechercha tant les Gastrotriches marins que d'eau douce sur toute l'étendue des départements bordant le golfe de Gascogne, dans les départements du Nord et du Pas-de-Calais, en poursuivant les recherches de LEVI et SWEDMARK à Roscoff (rédigeant le fascicule consacré à ce groupe dans la collection « Faune marine de Roscoff »), en décrivant en outre de nombreuses nouvelles espèces, continuant ses recherches en Algérie, y découvrant des espèces dans les oasis en milieu saharien ; et en rédigeant finalement 34 articles et en les traitant dans trois de ses ouvrages ; en y comptant différents articles sur les bases de la systématique du groupe. Aussi Jeanne RENAUD-MORNANT décida-t-elle, afin de rester compétitive, de se reconvertir vers les Tardigrades marins, dont elle devint l'une des meilleures spécialistes.

Lauretta GUIDI, Lara PIERBONI et Paolo GRILLI, chercheurs italiens du laboratoire de Mme Maria BALSAMO (professeur à l'Université d'Urbino, présidente d'honneur des Journées 1995 la Société zoologique de France, et spécialiste des Gastrotriches d'eau douce) vinrent poursuivre en France, dans différentes régions, les recherches de leurs prédécesseurs, ajoutant plusieurs espèces à la faune française et élargissant l'aire connue de distribution de plusieurs autres. Un manuel d'identification concernant plusieurs familles a été préparé lors une collaboration franco-italienne entre l'équipe de l'université d'Urbino et Jean-Loup D'HONDT ; ce dernier a par ailleurs reconnu l'existence d'une musculature striée chez les Macrodasyoïdes. La faune corse marine en Gastrotriches a été inventoriée par une équipe exclusivement italienne composée d'Antonio TODARO, Maria BALSAMO et Paolo TONGIORGI**.** Enfin, le chercheur polonais Jacek KISLIEWSKI a poursuivi les recherches entreprises par ses prédécesseurs français à Roscoff et à Arcachon.

Conclusion

Au début de l'année 2024, les Gastrotriches d'eau douce n'ont encore jamais été recherchés sur plus des ¾ du territoire français, alors qu'on en trouve normalement partout lorsqu'on les recherche. En ce qui concerne les espèces marines, le peuplement des côtes méditerranénnes françaises est quasiment inconnu. Enfin, les espèces psammiques et méiobenthiques d'eau douce n'ont été que très ponctuellement étudiées, notamment dans les départements de la France intérieure. Ces remarques témoignent de la méconnaissance générale du groupe sur le territoire national et l'ampleur des recherches restant à entreprendre dans notre pays.

Actuellement, l'effectif des spécialistes français des Gastrotriches est des plus réduit, un octogénaire en fin de carrière, Jean-Loup d'Hondt, en cela héritier spirituel de Paul Marais de Beauchamp, de Claude Lévi et de Bertil Swedmark, anatomiste et systématicien, et un jeune chercheur du Muséum, Nicolas Bekkouche, qui s'est initié à ce matériel lors de la préparation de sa thèse à l'Université de Copenhague, en s'attachant à la phylogénie moléculaire, et à la signification systématique et phylogénétique de l'anatomie du système nerveux, de la position du cerveau et de l'anatomie de la musculature. Il dispose également d'un certain nombre d'observations non publiées sur les Gastrotriches d'eau douce de la forêt de la Massane, et dont il nous a informé, ce qui confirme la pluridisciplinarité de ses connaissances sur ce matériel. Nous attendons avec impatience la publication de ses données encore inédites.

Partie 3

Deux exemples d’enseignement zoologique

Les réserves chez les animaux

René LAFONT
(Professeur émérite, Sorbonne Université) lafont.rene@wanadoo.fr

Préambule

La Société zoologique de France s'intéresse certes à la recherche, mais elle ne néglige pas pour autant l'enseignement de cette discipline. Le but du présent article s'inscrit dans le cadre de la physiologie comparée, qui offre une approche générale et synthétique des grandes fonctions. Le présent article s'inscrit dans ce domaine et se propose d'apporter des éléments de réflexion de type « sujet d'agrégation SVT », domaine auquel lequel l'auteur a consacré une grande partie de ses activités d'enseignant universitaire. Ce document a pour vocation d'être utilisable pour faire réfléchir des élèves et leur permettre de retrouver et organiser des connaissances qu'ils possèdent, mais sans en être totalement conscients. il peut également être utilisé par des étudiants plus avancés ayant acquis de bonnes bases de physiologie et de biochimie.

Introduction

Les animaux sont hétérotrophes et doivent se nourrir (comme il est dit dans l'Avare de Molière, "il faut manger pour vivre"), mais la nourriture (au sens le plus large) n'est pas toujours disponible ou est insuffisante. Pour faire face à cette situation, qui peut prendre des modalités très différentes, les animaux ont « appris » à constituer des réserves, ce qui va faire l'objet de nos réflexions dans ce qui suit. Nous aborderons tout d'abord une description de la nature des réserves, puis nous décrirons comment ces réserves sont constituées et utilisées ; nous verrons enfin quelques exemples de mécanismes régulateurs.

A-Différents types de réserves

1-Réserves externes, réserves internes

Afin de faire face à des périodes au cours desquelles leurs aliments sont peu ou pas disponibles, de nombreux animaux stockent de la nourriture dans leur terrier (de nombreux rongeurs). Ces réserves peuvent être individuelles ou collectives. C'est aussi ce que fait l'homme pour sa propre nourriture (silos, salaisons, conserves, surgelés, …) ou celle des animaux qu'il élève (foin, ensilage … pour le bétail). Certains insectes procèdent aux aussi de cette manière, comme les fourmis dans leur nid (mais pas les cigales), ou les abeilles dans leur ruche. On pourrait ainsi trouver de très nombreux exemples.

A l'opposé, les animaux peuvent accumuler des réserves internes, au sein de leur propre corps : on pense tout de suite aux réserves sous forme de graisses dans les tissus adipeux (sous-cutanés ou viscéraux) ou hépatiques (« foie gras » des canards ou des oies). On imagine aisément que cette accumulation est liée à une hyperphagie, à l'origine d'une obésité qui touche également un nombre croissant d'individus de tous âges, mais qui n'a pas dans ce dernier cas de finalité physiologique adaptative.

Il est intéressant d'évoquer ici le cas des œufs, qui contiennent des réserves permettant d'assurer le développement des embryons jusqu'à donner des larves ou des jeunes. Ces réserves peuvent être internes (le vitellus) ou/et externes. Dans le cas de l'œuf de poule le jaune correspond à des réserves internes de l'ovocyte el le blanc à des réserves externes, l'ensemble de ces réserves permettant le développement complet jusqu'à l'éclosion du poussin.

2-Les réserves énergétiques

Lorsque l'on parle de réserves, on envisage spontanément les réserves de nourriture au sens

large, ou réserves « énergétiques » mais, comme nous allons le voir, ce ne sont pas les seules réserves possibles.

Les lipides (sous forme de triglycérides) représentent les réserves énergétiques par excellence et sont stockés en particulier dans les tissus adipeux (tissus adipeux sous-épidermique, viscérale ... des Vertébrés, corps gras des insectes, …). Ces réserves sont formées à partir des lipides et des glucides alimentaires, ces derniers produisant également le glycérol des triglycérides. Noter que, si les glucides peuvent donner des lipides, la réciproque n'est pas vraie (sauf chez certains végétaux – graines oléagineuses).

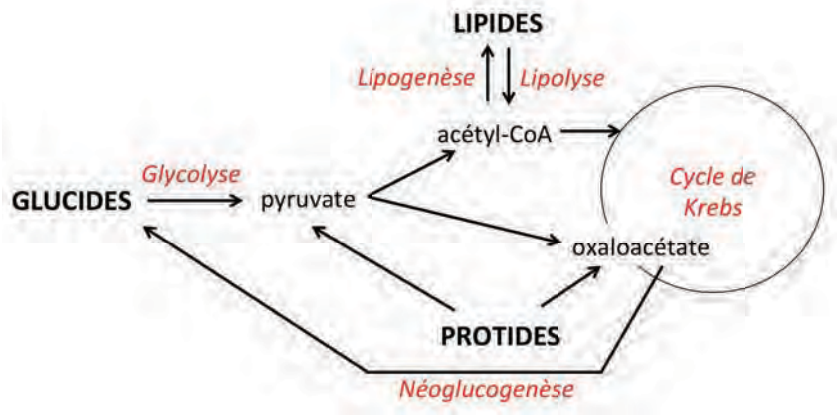
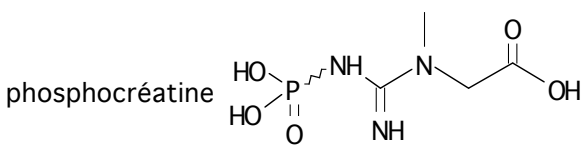


Figure 1. Les interrelations métaboliques lipides/glucides/protides (voir aussi les figures 5 et 8).

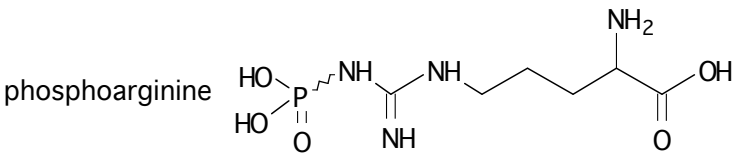
La dégradation (oxydation) de 1 g de lipides produit une énergie de 9 kcal. Par comparaison, 1 g de glucides ou de protides ne produit que 4 kcal. Les glucides de réserve sont stockés sous la forme de polymères (généralement glycogène, parfois galactogène). Cette forme permet de limiter l'impact osmotique de ces composés et la réactivité chimique du glucose. Le stockage sous forme de glycogène est associé avec celui d'eau, soit environ 5 g d'eau pour 1 g de glycogène. Cela signifie que le stockage d'une même quantité d'énergie sous forme de glucides s'accompagne d'une augmentation de poids plus de 10 fois plus forte qu'avec des lipides. Ceci n'est pas anodin par ses conséquences sur la mobilité et le coût énergétique de la locomotion, en particulier pour les oiseaux migrateurs.

L'énergie produite par la dégradation des composés issus de l'alimentation est récupérée sous forme de liaisons chimiques phosphodiester « riches en énergie », sous la forme d'ATP, qui fournit l'énergie nécessaire pour les synthèses ou les mouvements. Ces stocks d'ATP sont limités et sont rapidement renouvelés – on produit/dégrade chaque jour une quantité d'ATP égale à notre propre poids.

Il existe d'autres composés riches en énergie, les phosphagènes des tissus musculaires (phosphocréatine, phosphoarginine, …) qui permettent de former de l'ATP en cas d'activité physique, mais ce à très court terme seulement – pendant la phase de démarrage – (figure 2).



Vertébrés, quelques échinodermes, annélides et éponges



La plupart des Invertébrés

Figure 2. Les deux principaux phosphagènes.

3-Les réserves non énergétiques

Nous pouvons évoquer tout d'abord les réserves d'oxygène. Ceci concerne, en particulier les animaux à respiration aérienne amenés à plonger sous l'eau, auquel cas ils arrêtent de respirer – ils sont en apnée, qui peut se maintenir pendant plusieurs minutes, et ce jusqu'à une heure voire davantage, chez la baleine de Cuvier (plus de 3 heures). Ces performances sont liées à un plus grand stockage d'oxygène en surface, lié à l'hémoglobine (sang) et la myoglobine (muscles), ainsi qu'à des adaptations circulatoires privilégiant l'ensemble poumons-cœur-cerveau durant la plongée.

Dans un autre registre, certains insectes comme les dytiques sont capables de rester sous l'eau en emmenant avec eux une bulle d'air coincée sous leurs élytres qui communique avec les stigmates abdominaux. C'est en quelque sorte (en plus rudimentaire) l'équivalent des bouteilles de nos plongeurs.

A côté des aliments solides, les animaux ont besoin de se procurer de l'eau pour compenser les pertes urinaires et celles due à l'évaporation (figure 3).

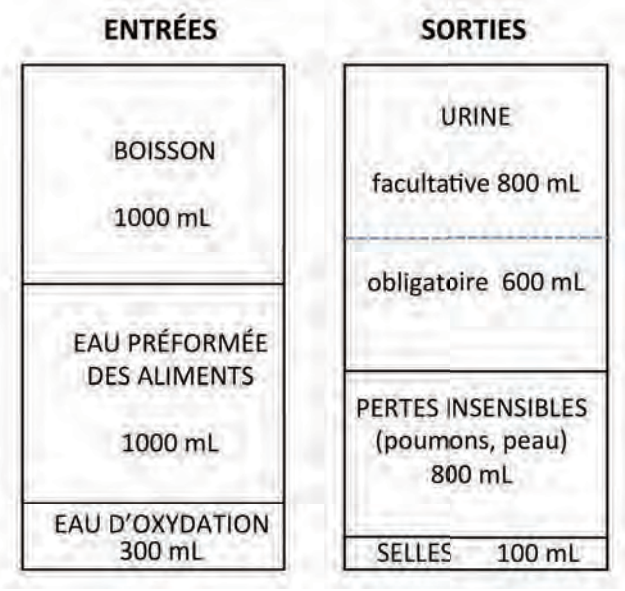


Figure 3. Bilan hydrique de l'organisme humain.

Privé de boisson, on ne peut survivre que quelques jours. Mais comment stocker de l'eau ? Dans ce contexte, les animaux polygastriques (vache, mouton) peuvent stocker de l'eau dans leur panse (120 à 150 litres chez la vache), mais c'est très particulier. En revanche, il n'y a pas d'eau (mais des lipides) dans les bosses des camélidés.

Les amphibiens ont développé une autre adaptation pour vivre hors de l'eau. Ils peuvent en effet stocker de l'eau dans leur vessie et la réabsorber en cas de besoin, ce qui augmente leur autonomie en milieu aérien.

On peut enfin mentionner des formes de stockage d'éléments minéraux : en premier lieu le stockage de calcium dans le squelette des vertébrés constitue une réserve utilisable qui se réduit avec le vieillissement (ostéoporose).

Citons également le stockage du fer dans le foie (fonction « martiale » du foie) sous forme liée à des protéines spécifiques (ferritines).

B-Pourquoi faire des réserves ?

1-Réserves pour le court/moyen terme

La prise de nourriture des animaux est discontinue, tandis que la consommation d'énergie est continue. A la suite des repas, de l'énergie est mise en réserve, en particulier sous forme de

glycogène, qui sera ensuite mobilisé afin de maintenir une glycémie constante (pour éviter par exemple le « coup de pompe des 11 heures », lié à une hypoglycémie). Les réserves de glycogène sont toutefois limitées (environ 100 g dans le foie et 200 g dans les muscles – mais seul le foie peut sécréter du glucose dans le sang) et à elles seules elles ne permettraient d'assurer que quelques heures de fonctionnement de l'organisme – l'utilisation des acides gras est donc nécessaire.

Toutefois, certains tissus ne peuvent pas les utiliser (les hématies, qui sont dépourvues de mitochondries, et le tissu nerveux, à cause de la barrière hémato-encéphalique, qui ne laisse pas passer les acides gras, car ceux-ci circulent liés à des protéines). Afin de remédier à ce problème, deux mécanismes complémentaires entrent en jeu :

• la formation de « corps cétoniques » dans le foie à partir des acides gras ; ceux-ci, hydrosolubles, circulent à l'état libre dans le sang et peuvent donc être utilisés par les tissus nerveux, ce qui économise les réserves de glucose. En revanche, le besoin en glucose des hématies reste incontournable. Le foie peut fabriquer entre 80 g et 120 g de corps cétoniques par jour.

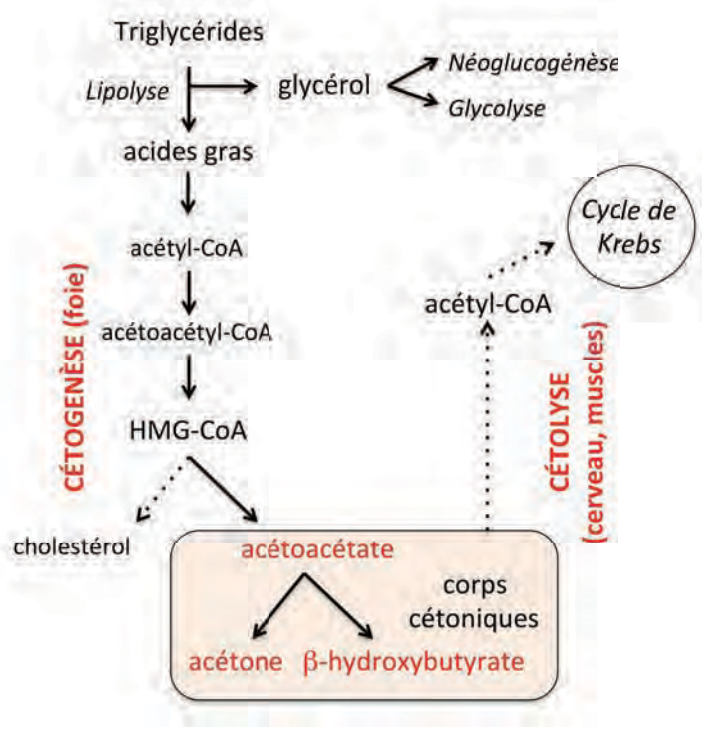


Figure 4. La formation des corps cétoniques (acétoacétate, β-hydroxybutyrate, acétone) dans le foie.

• la néoglucogenèse (formation *de novo* de glucose) à partir du glycérol des triglycérides, de l'acide lactique (produit par la glycolyse anaérobie) et de la dégradation des acides aminés « glucoformateurs » (figure 5).

Il existe une différence fonctionnelle importante entre les glucides et les lipides : en effet, seuls les premiers sont capables de produire de l'énergie en absence d'oxygène (par la glycolyse anaérobie), tandis que les acides gras (ou les corps cétoniques) ne produisent d'ATP que par la phosphorylation oxydative dans les mitochondries.

Notons toutefois que le bilan énergétique de la glycolyse anaérobie est très modeste (production de 2 ATP par molécule de glucose contre 38 en aérobiose). Mais cela permet de fournir de l'ATP aux muscles qui sont riches en glycogène en cas d'exercice intense ou pendant la plongée des mammifères marins. L'acide lactique est également produit par les hématies dépourvues et mitochondries, qui ne peuvent donc utiliser que le glucose comme source d'énergie. L'acide lactique

ainsi formé (figure 6) n'est pas éliminé ; il peut être ensuite retransformé en glucose dans le foie par le cycle de Cori (figure 7) afin de régénérer les stocks de glycogène après l'effort (ou la plongée).

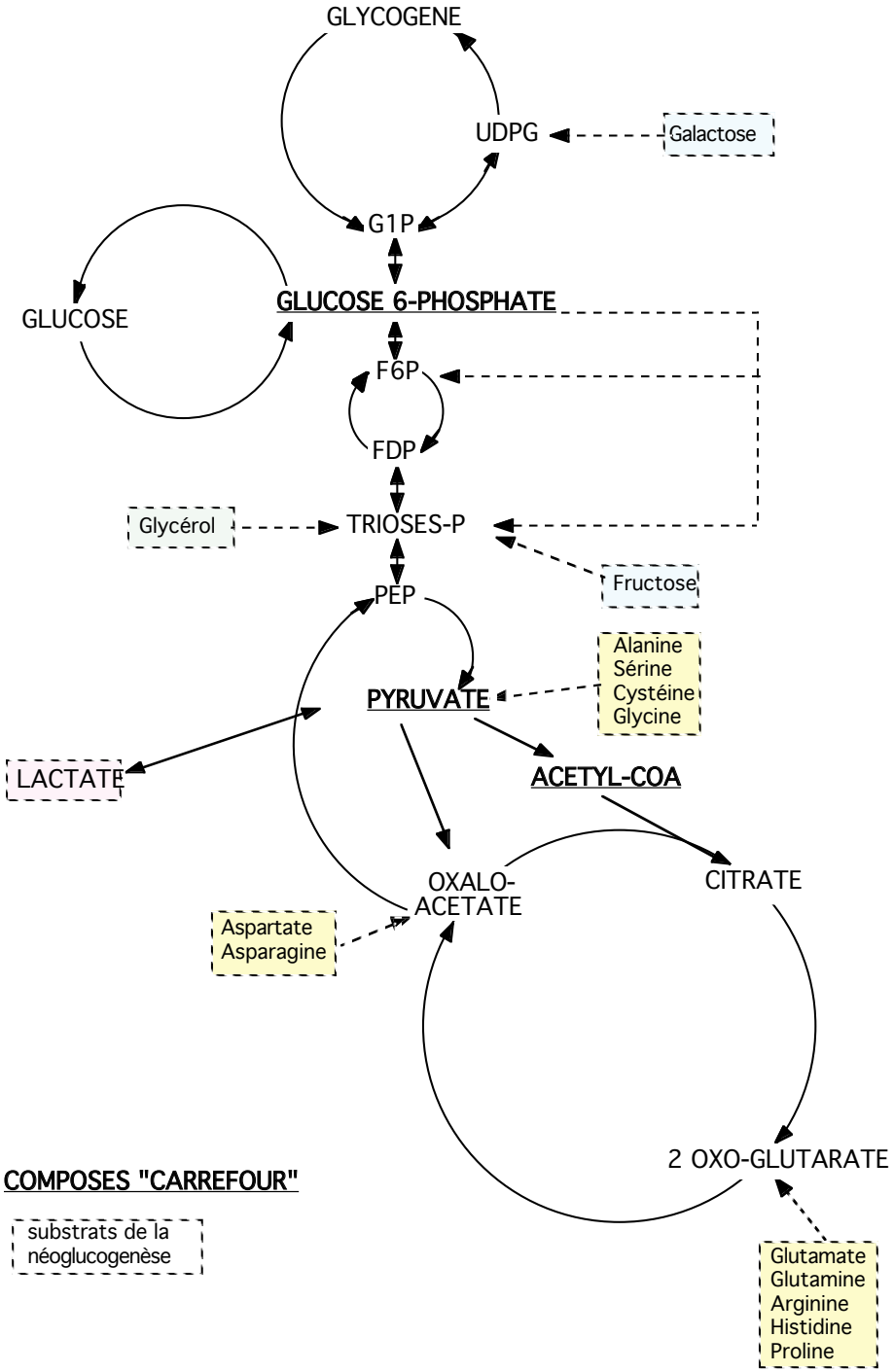


Figure 5. Les voies de la néoglucogenèse.

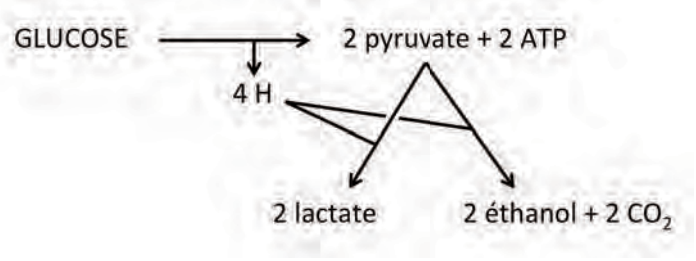


Figure 6. La glycolyse anaérobie est un processus fermentaire qui produit de l'acide lactique (ou éventuellement de l'éthanol).

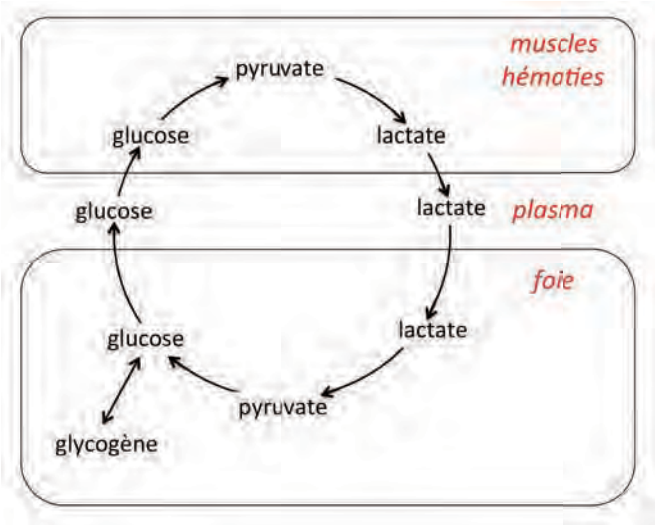


Figure 7. Le cycle de Cori et le recyclage de l'acide lactique.

2-Que peuvent assurer les diverses réserves ?

Nous partirons de données chez l'homme avant d'évoquer différentes adaptations qui permettent d'améliorer ces performances.

Tableau 1. Les réserves et la survie qu'elles permettent (d'après PASCAUD, 1985, modifié)

	Quantité totale	Réserve disponible	Survie possible
Eau	40 L	4 L	4 jours
Lipides	9 kg	6,5 kg	48 jours
Glucides dont Glucose	0,5 kg 12 g	0,15 kg	12 heures 30 minutes
Oxygène	2 litres		1-11 minutes
Calcium	1,5 kg	0,5 kg	10 ans
Fer	4 g	1,2 g	3 mois

Les réserves d'oxygène sont réalisées sous forme liée à des protéines dites « oxyphoriques » (hémoglobine, myoglobine), car ce gaz est peu soluble dans l'eau). Elles sont très limitées et ne permettent de survivre que quelques minutes au mieux, même si le record en apnée statique de Stéphane Mifsud a dépassé les 11 minutes (LEMMENS, 2016). Chez les Cétacés, nous avons vu que les stocks d'oxygène lié sont augmentés.

Une autre façon d'améliorer la survie en anoxie consiste à augmenter les stocks de glycogène, ce qui permet de produire de l'ATP par la glycolyse anaérobie. C'est ce que l'on constate en analysant sa teneur dans le foie d'espèces plus ou moins tolérantes à l'hypoxie (Tableau 2). Ces stocks de glycogène peuvent concerner d'autres tissus (muscles).

Tableau 2. Teneurs du foie en glycogène chez diverses espèces (HOCHACHKA & SOMERO, 1984)

Espèces	Glycogène (µmol glucose/g foie)
Espèces tolérantes à l'anoxie	
Poisson-rouge	1300
Tortue	860
Espèces non-tolérantes	
Truite	235
Rat	210
Souris	220

La privation temporaire d'oxygène affecte régulièrement les mollusques vivant dans les zones intertidales (huîtres, moules) qui referment leur coquille à marée basse. Ceux-ci possèdent d'importantes réserves de glycogène, et l'acide lactique formé est facilement tamponné par leur coquille calcaire, qui peut montrer des traces d'érosion suite à une anoxie prolongée.

Une autre stratégie consiste à réduire le métabolisme, donc les besoins en énergie. Ceci est observé chez le poisson-rouge ou la tortue ; chez le premier, on peut calculer que les réserves de glycogène lui permettent 2 jours de survie (à 4°C) si son métabolisme n'est pas modifié, mais cette durée est portée à 10 jours grâce à une réduction de celui-ci. Chez la tortue, la survie en anoxie à 3°C peut atteindre 6 mois grâce à une réduction encore plus importante du métabolisme qui descend à 1/60 de sa valeur normale. Le mécanisme de cette adaptation métabolique n'est pas entièrement élucidé. On considère que l'acidification du milieu intérieur provoque une inhibition de certaines enzymes impliquées dans les processus dégradatifs.

Il existe enfin la possibilité d'améliorer le bilan de la dégradation anaérobie du glucose en la combinant avec la dégradation de certains acides aminés, ce qui permet de doubler, voire de tripler la production d'ATP par mole de glucose consommée. Ainsi, chez la moule, la conversion glycogène → lactate permet une survie de 3 jours ; la conversion glycogène → succinate double cette valeur, la conversion en propionate la triple.

Tableau 3. Différents processus permettant d'optimiser la production anaérobie d'ATP (HOCHACHKA & SOMERO, 1984, chap. 5).

Réaction	Bilan ATP/mol	Exemples
glucose → 2 pyruvate	2	général (= glycolyse)
glucose → 2 lactate	2	général (ex. muscles)
glucose → 2 éthanol + $2CO_2$	2	poisson rouge, cœlacanthe
Succinyl-CoA → succinate	1	mollusques bivalves
Succinyl-CoA → propionate	2	mollusques bivalves
glucose + 2 Glu → 2 Ala + 2 succinate + 2 CO_2	4	mollusques bivalves
glucose + 2 Glu → 2 Ala + 2 propionate + 4 CO_2	6	mollusques bivalves

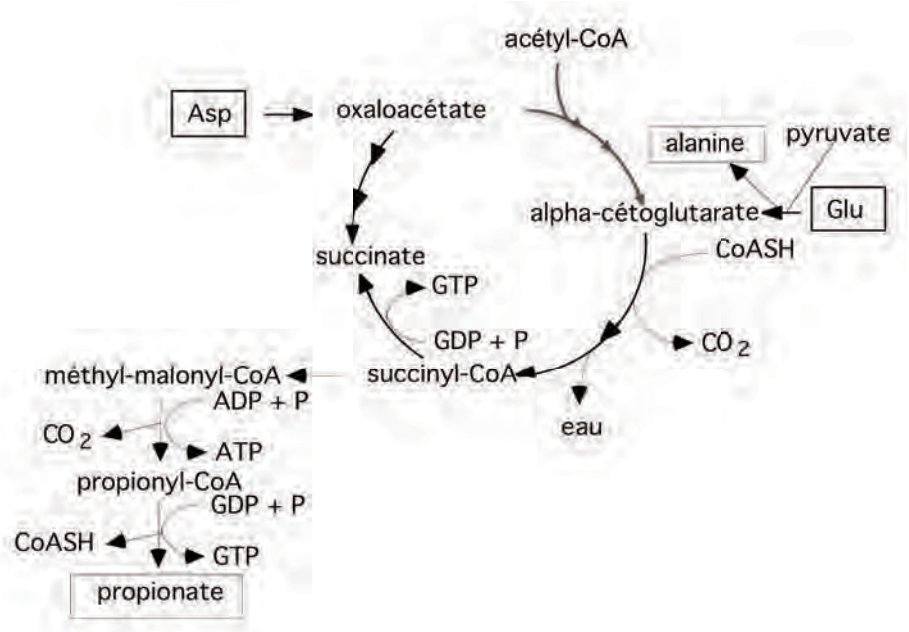


Figure 8. La réaction du pyruvate avec l'acide glutamique (Glu) génère de l'alpha-cétoglutarate, dont la dégradation en succinate ou en propionate génère respectivement 1 ou 2 molécules d'ATP/GTP. L'acide aspartique (Asp) génère de l'oxaloacétate et réalimente ainsi le cycle de Krebs.

Conjointement, le métabolisme peut s'abaisser à 5% de sa valeur normale, ce qui se traduit par une survie pouvant atteindre cette fois 180 jours. Notons que la co-dégradation glucose/acides aminés est également importante chez des animaux anaérobies (vers parasites).

3-Des réserves (saisonnières) pour une longue période

3.1-Position du problème

Dans un contexte où la fourniture d'oxygène n'est pas un problème, voyons maintenant le contexte d'une nourriture insuffisante, voire absente.

La survie sans nourriture observée chez des grévistes de la faim montre que celle-ci ne dépasse pas deux mois. Dans la nature, en fonction des conditions climatiques, les animaux vivant dans les zones connaissant des saisons très froides ou très sèches ont à faire face des difficultés souvent insurmontables qui ne leur permettent pas de conserver une vie active, face à la pénurie d'eau ou d'aliments.

Ces problèmes concernent plus particulièrement les animaux homéothermes, dont les dépenses énergétiques sont très supérieures à celles des ectothermes, en liaison avec le coût énergétique élevé de la thermorégulation, en particulier chez les espèces de petite taille (Figure 9).

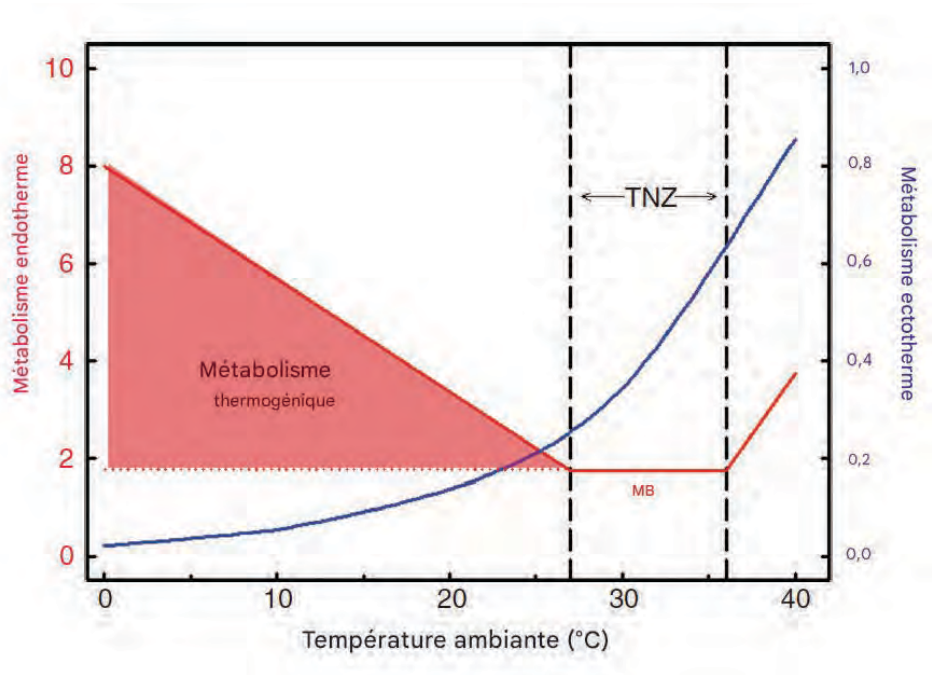


Figure 9. Les besoins énergétiques des homéothermes sont très supérieurs à ceux des ectothermes ; ils augmentent lorsque la température diminue tandis que ceux des ectothermes diminuent. MB : métabolisme basal ; TNZ : zone de thermoneutralité (reproduit et traduit de STAPLES, 2016).

Deux solutions s'offrent alors à eux :

- échapper à ces conditions hostiles en migrant vers des climats plus cléments où la nourriture est abondante (oiseaux, mammifères de grande taille ;
- entrer en vie ralentie (hibernation, estivation) afin de réduire les besoins énergétiques et vivre sur leurs réserves (internes et externes, comme vu plus haut). Les homéothermes de grande taille (rennes, loups, ...) peuvent survivre et rester actifs, en vivant sur leurs réserves et en ayant accès à une nourriture réduite/discontinue.

Ces phases de migration ou de vie ralentie font l'objet d'une préparation, pendant laquelle les futurs migrateurs et hibernants vont ingérer de grandes quantités de nourriture afin d'accumuler des réserves importantes, et ce essentiellement sous forme de lipides.

3.2-Torpeur journalière et hibernation

Avant d'aborder l'hibernation proprement dite, nous allons tout d'abord nous intéresser à une stratégie d'économie d'énergie développée par des petits mammifères (rongeurs, chiroptères) ou certains oiseaux qui peuvent « abandonner » l'homéothermie pendant une partie de la journée et laisser s'abaisser leur température corporelle : on parle alors de « torpeur journalière ». De ce fait, leur métabolisme ralentit, ce qui réduit leurs besoins énergétiques quotidiens (figure 10). A noter que, si on réduit expérimentalement la ration alimentaire, la durée de la phase de torpeur est augmentée. Ce mécanisme permet donc d'ajuster (dans certaines limites) le métabolisme à la quantité de nourriture disponible.

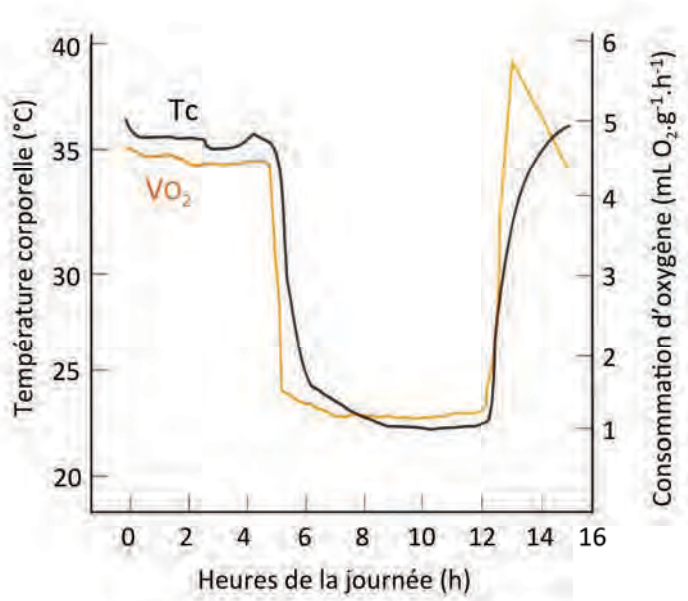


Figure 10. Consommation d'oxygène et température corporelle chez un rongeur au cours d'une journée – la phase de torpeur journalière dure entre 4h et 14h d'affilée (d'après WITHERS, 1992).

L'hibernation va donc représenter une répétition de ce mécanisme qui va s'amplifier avec une baisse plus importante de la température corporelle, qui va se rapprocher de la température ambiante qui règne dans des souterrains ou des grottes protégeant des froids trop intenses. La durée de la torpeur va augmenter et être interrompue par des réveils périodiques, au cours desquels les animaux pourront ou non s'alimenter (figure 11) (WEITTEN, 2016 ; JOT, 2023).

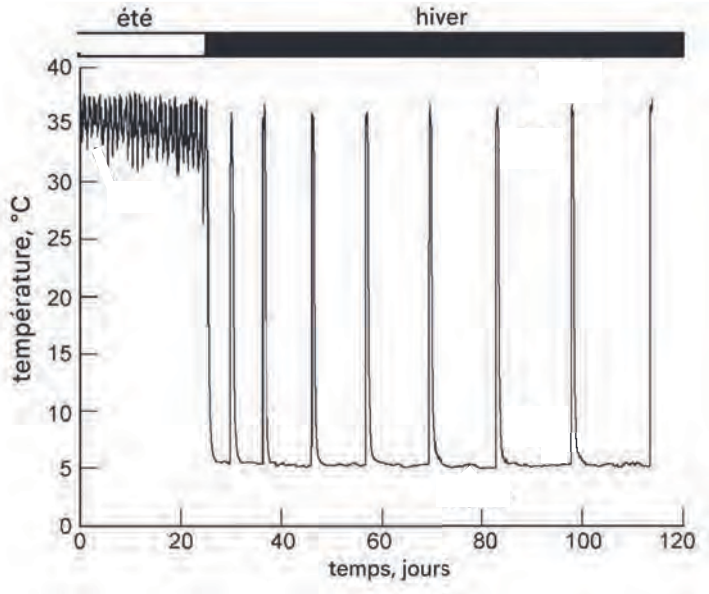


Figure 11. Déroulement de l'hibernation d'un petit mammifère (traduit de SERKOVA *et al.*, 2007).

L ‘hibernation fait l’objet de nombreuses recherches car un plus grande compréhension de ses mécanismes pourrait avoir diverses applications –rêvons un peu – par exemple dans le contexte de longues missions interstellaires (SINGER, 2006).

L’hibernation des gros mammifères comme les blaireaux, et surtout les ours, procède de façon différente : en effet, la température de ces animaux ne baisse que de quelques degrés, et ils ne montrent pas de réveils périodiques. C’est que la taille des animaux a des conséquences sur les modalités de l’hibernation : en effet, le métabolisme des homéothermes par unité de masse corporelle décroît fortement lorsque leur taille augmente (SCHMIDT-NIELSEN, 1997) (figure 12).

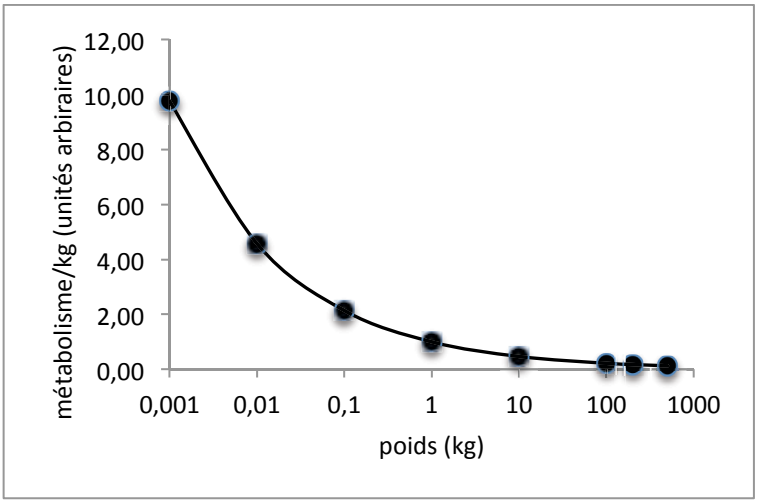


Figure 12. Métabolisme par unité de masse corporelle (courbe théorique $y=x^{(-0,33)}$)

Ceci procure un avantage considérable aux animaux de grande taille, chez lesquels un abaissement de la température corporelle à 31°C suffit pour que leurs réserves internes leur permettent de faire face à un jeûne de plusieurs mois. A cette température, leur consommation énergétique par unité de poids est du même ordre de grandeur que celle d’un hamster à 5°C.

En même temps, les gros mammifères ne pourraient pas laisser leur température baisser fortement, car ils seraient ensuite incapables de se réchauffer (Tableau 4).

Tableau 4. Importance de la taille pour l'hibernation : Temps requis pour entrer ou sortir de torpeur avec une température ambiante de 15°C et une température corporelle passant de 37°C à 17°C (ou inversement) - d'après WITHERS, p. 164. La vitesse de réchauffement est donnée par la formule empirique : °C/min = 1,97 x poids(g)^{0,38}.

Espèce	Poids (grammes)	temps de refroidissement (minutes)	temps de réchauffement (minutes)
musaraigne	2	35	13
oiseau-mouche	4	59	17
engoulevent	86	350	55
échidné	3500	1648 (27h)	226 (3,8h)
marmotte	4000	1766 (29h)	237 (4h)
blaireau*	9000	2685 (45h)	323 (5,4h)
ours*	80000	8307 (138h)	741 (12,3h)

* : ces deux espèces ne tolèrent qu'une hypothermie limitée

Durant l’hibernation, des mécanismes qui permettent de limiter les pertes en azote se mettent en place grâce à un mécanisme de recyclage de l’urée, qui met en jeu le microbiote intestinal (figure

13) (cf. REGAN *et al*., 2022). Ainsi, la protéosynthèse est maintenue et la fonte musculaire est évitée, à la différence de ce qui se produit chez personnes alitées, surtout si elles sont âgées, celles-ci perdant rapidement leurs forces. Des facteurs plasmatiques encore incomplètement identifiés sont également impliqués dans cette protection musculaire et font l'objet de recherches actives dans l'idée de les utiliser chez l'homme pour les situations où celà est nécessaire.

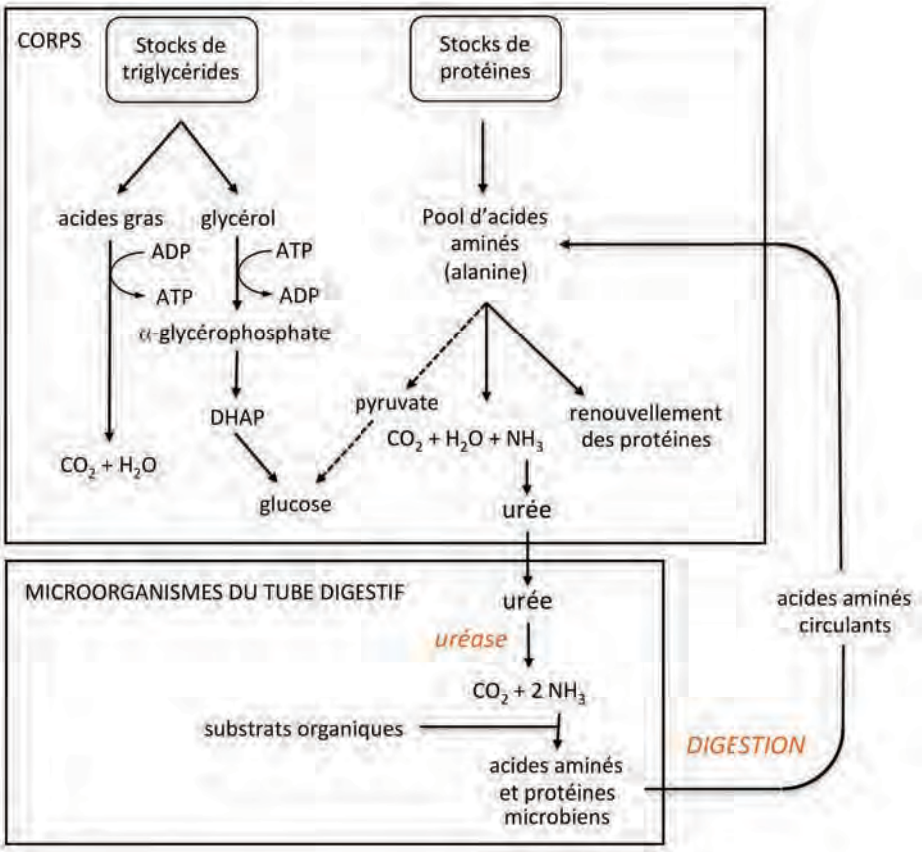


Figure 13. Le recyclage de l'azote chez les mammifères hibernants (d'après HOCHACHKA & SOMERO, 1984).

La vie ralentie des poïkilothermes/ectothermes procède de façon automatique quand la température ambiante s'abaisse (cf figure 9). Certaines espèces connaissent des phases de vie ralentie (diapause des insectes), se traduisant par un arrêt de leur développement pendant plusieurs mois. Les formes diapausantes peuvent supporter des températures légèrement négative grâce la présence de substances antigel.

Si les températures deviennent négatives, cela peut conduire à la congélation des animaux (amphibiens, reptiles, insectes). Leur congélation réversible concerne les liquides extracellulaires où la formation de microcristaux de glace est permise par la « coopération » de protéines de nucléation et de substances cryoprotectrices qui évitent la formation de gros cristaux de glace dommageables pour l'intégrité des membranes cellulaires (STOREY & STOREY, 1989).

3.3-Estivation et anhydrobiose

L'été correspond souvent à une saison chaude et sèche et l'accès à l'eau et à la nourriture peuvent alors représenter un problème, même en dehors des climats désertiques. Comme pour l'hibernation, une réponse peut être la migration vers des espaces plus cléments (transhumance). Certains rongeurs réduisent le risque de dessication en ayant une activité nocturne et en passant les heures chaudes de la journée dans un terrier où la température est plus clémente. Ils peuvent également stocker de la nourriture dans leur terrier, et celle-ci pourra alors absorber l'eau que les animaux perdent par évaporation, et une partie de cette eau sera ainsi recyclée. Cette stratégie peut se combiner avec des phases de torpeur journalière.

Face à des conditions plus difficiles, une stratégie consiste à entrer en vie ralentie, c'est l'estivation, qui permet de survivre sur ses réserves. Réduire le métabolisme lorsque la température est élevée ne va toutefois pas de soi, et implique des modifications de l'activité de diverses enzymes-clés, des changements épigénétiques de la méthylation de l'ADN, des modifications post-traductionnelles des histones, etc. (GEISER, 2010 ; JIANG et al., 2023).

Les dipneustes vont s'enfouir dans la boue et sécréter un cocon de mucus qui va les protéger de la dessication (figure 14) ; ils survivent grâce à leurs stocks de lipides (OKATOR *et al*., 2011). Certains amphibiens développent des stratégies comparables et s'enfouissent dans le sol. Les escargots rentrent dans leur coquille et en scellent l'entrée avec du mucus.

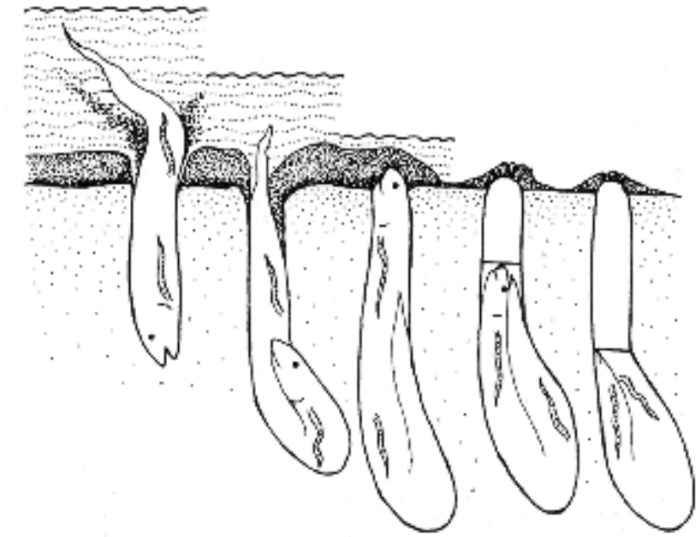


Figure 14. Les dipneustes s'enfoncent dans la boue et forment un cocon dans lequel ils peuvent survivre 2-3 ans dans l'attente d'une période humide (reproduit de M.K. OLIVER, https://malawicichlids.com/mw11001a.htm).

Une réponse extrême à la privation d'eau consiste à tolérer la dessication et entrer dans un état d'anhydrobiose ou de cryptobiose (WITHERS, 1992 ; REBECCHI *et al*., 2007°. Ce mécanisme concerne diverses classes d'invertébrés vivant dans des mares temporaires susceptibles de se dassécher (œufs d'*Artemia salina*, tardigrades, rotifères, nématodes, larves de certains insectes ...).

En fait il ne s'agit pas d'un simple processus de dessication mais d'un processus très contrôlé mettant en jeu l'accmulation de glycérol et de tréhalose, dont les nombreuses fonctions hydroxyle sont capables de se substituer à l'eau pour former des liaisons hydrogène avec les protéines et les protéger ainsi de la dénaturation. Dans ces conditions, le métabolisme est nul et la survie peut être très longue, y compris face à des conditions très rigoureuses.

Le retour de conditions de forte humidité permet le retour à une vie active allant de pair avec la réhydratation progressive de ces formes de résistance.

4-Réserves en « prévision » d'un évènement particulier

4.1-Réserves liées à la discontinuité de la disponibilité de la nourriture

Le but de ce paragraphe est essentiellement de distinguer la situation trophique de herbivore et des carnivores. Tandis que les premiers ont en général un accès régulier à leur nourriture, les seconds ont recours à la chasse pour capturer leurs proies, et ce avec plus ou moins de succès. Dans ces conditions, en cas de succès, les carnivores vont faire un repas aussi copieux que possible, ce qui leur permettra d'attendre sans problème le repas suivant.

Un cas extrême est rencontré avec celui des serpents : ceux-ci sont capables d'ingérer jusqu'à leur propre poids en un seul repas et accumulent ainsi des réserves qui leur permettront de survivre pendant plusieurs mois (voire un an) sans s'alimenter de nouveau.

On peut faire un parallèle amusant avec la consommation d'eau chez les animaux désertiques dont l'accès à l'eau est limité : ainsi, un dromadaire peut boire plus de 100 L d'eau en une seule fois.

4.2-Réserves liées au développement

Le développement embryonnaire des animaux ovipares repose sur la présence de réserves énergétiques dans les œufs. Ces réserves sont accumulées en quantités très variables et, selon leur abondance, elles assureront la formation d'une larve (invertébrés, poissons, amphibiens) ou d'un jeune (reptiles, oiseaux). Les modalités de formation de ces réserves (vitellogenèse) seront détaillées dans le paragraphe 4.3.

Un exemple de réserve spécifique peut être donné avec le stockage chez les insectes de tyrosine et de glycosyl-tyrosine ; ces composés sont accumulés avant les mues et seront utilisés pour le tannage de la nouvelle cuticule après l'exuviation (RAHBÉ *et al*., 1984).

Les gastrolithes des écrevisses sont des structures de stockage du calcium élaborées par paires dans l'estomac de ces crustacés durant la période précédant la mue. Ils ont l'aspect de petits cailloux blanchâtres, d'un diamètre de quelques millimètres. Ils disparaissent après la mue, tandis que la nouvelle carapace devient rigide. Les gastrolithes ne sont observés que chez les crustacés décapodes d'**eau douce**, la disponibilité du calcium n'étant pas un problème en milieu marin.

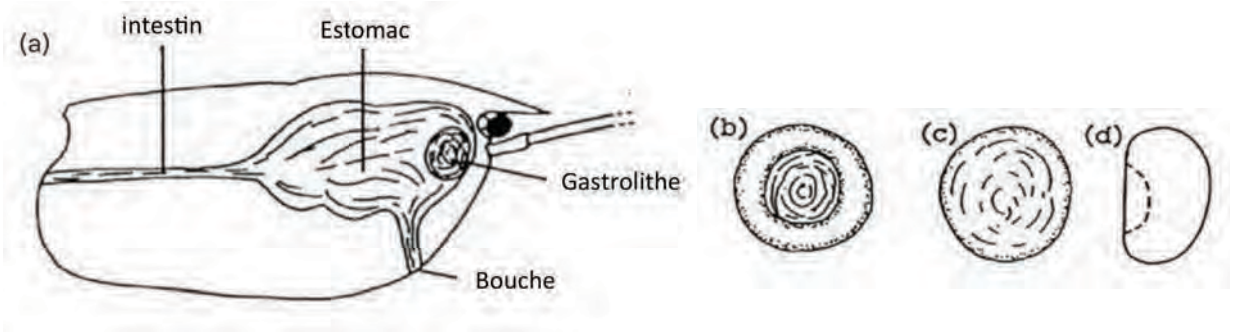


Figure 15. Un exemple de réserve minérale : les gastrolithes des écrevisses (d'après JONES, 1990). Représentation schématique d'une écrevisse d'eau douce, montrant l'emplacement du dépôt de gastrolithes dans l'estomac (a) et le profil des gastrolithes de dos (b), de face (c) et de profil (d).

4.3-Réserves liées à la reproduction

L'ovogenèse est un processus durant lequel des réserves sont déposées dans l'ovocyte, généralement au cours d'une prophase prolongée, et la méïose ne se termine que peu avant, voire qu'après la fécondation. L'accumulation de réserves permettant le développement des oeufs chez les ovipares (ou les ovovivipares) peut se faire selon diverses modalités (Tableau 5).

Chez des invertébrés marins primitifs (Siponcles, quelques Polychètes,…), les ovocytes sont des cellules solitaires flottant librement dans le cœlome. Dans ce cas, on parle d'ovogenèse solitaire. Les produits destinés à être stockés sont souvent incorporés sous forme de précurseurs de petit poids moléculaire (acides aminés, oses, monoglycérides) et transformés en un mélange complexe appelé vitellus grâce à l'activité synthétique de l'ovocyte. On parle alors d'activité autosynthétique.

Cette association n'est cependant pas absolue, et par exemple chez certaines Annélides Polychètes d'autres cellules présentes dans le cœlome, les cœlomocytes, synthétisent des protéines (= vitellogénines) qui seront ensuite captées et accumulées par les ovocytes.

Tableau 5. Les divers types de réserves des œufs

Modalités	Type de réserves	Exemples
Réserves intraovocytaires	Vitellus	Cas classique
	Cellules phagocytées stockées qui seront dégradées pendant le développement embryonnaire	Certains Spongiaires
Réserves extraovocytaires (en complément)	Liquide nutritif produit par des glandes annexes	Blanc de l'œuf des oiseaux Liquides riches en protéines du cocon des lombrics
	Cellules accompagnatrices à vitellus qui seront phagocytées	Cocon des plathelminthes (planaires)

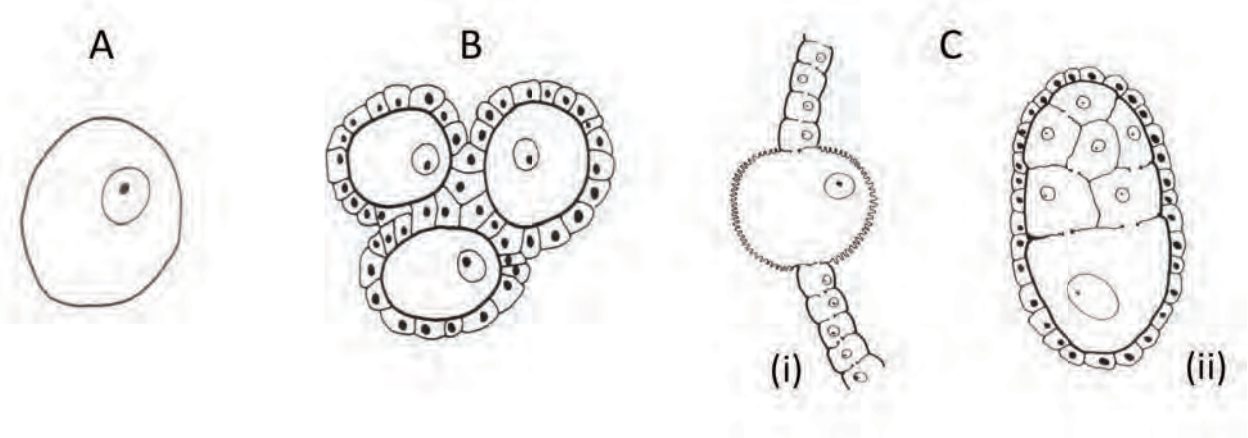


Figure 16. Ovogenèse solitaire, folliculaire ou nutrimentaire (d'après BARNES *et al*., 1993). (A) ovogenèse solitaire : les ovocytes ne sont associés à aucune cellule (l'ovulation a lieu avant la vitellogenèse) ; c'est un mode primitif. (B) ovogenèse folliculaire : les ovocytes sont associés avec un ensemble de cellules somatiques, pour former des follicules. (C) ovogenèse nutrimentaire : les ovocytes sont associés à des cellules-sœurs dérivées de la même cellule-souche (ovogonie) dans une structure syncytiale. L'ovocyte peut être associé à ces cellules nourricières (trophocytes) sans cellules folliculaires (i), comme chez une annélide polychète, ou avec des cellules folliculaires (ii), chez un insecte supérieur, comme la drosophile.

Nous allons nous intéresser plus précisément aux réserves qui s'accumulent, parfois en très grande quantité, dans certains ovocytes (jaune des œufs des oiseaux par exemple) pour former le vitellus : ce dernier comprend des protéines particulières, appelées vitellines, qui ont une origine extra-ovocytaire.

Chez les Vertébrés, elles proviennent de vitellogénines synthétisées par le foie, véhiculées par le sang et captées grâce à un mécanisme spécifique d'endocytose par récepteurs. Le vitellus comprend également des globules lipidiques et du glycogène. On définit la vitellogenèse comme la phase d'accumulation du vitellus dans les ovocytes. C'est un mécanisme complexe, dans lequel on considère surtout l'accumulation des protéines majeures, soumise à un contrôle hormonal, plus précisément celui des œstrogènes sécrétés par les cellules folliculaires entourant les ovocytes. Ces stéroïdes agissent sur le foie, où ils stimulent la synthèse et la sécrétion de vitellogénine. D'autres hormones interviennent également (figure 17) : gonadotropines, hormone de croissance, prolactine,...

On peut dresser des schémas très similaires chez les insectes, où les vitellogénines sont produites dans le corps gras, l'équivalent du foie, sous le contrôle hormonal de l'hormone juvénile ou/et des ecdystéroïdes ovariens (figure 18).

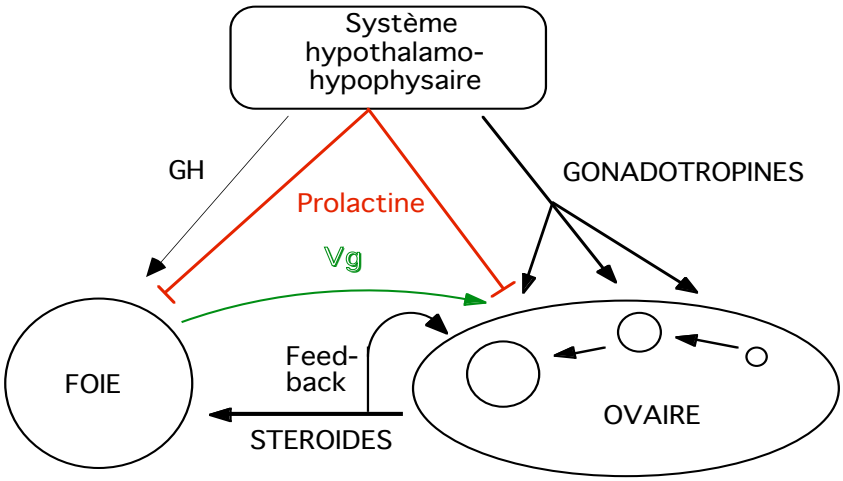


Figure 17. Régulation de la vitellogenèse chez les reptiles ou les oiseaux (inspiré de CALLARD & HO, 1987). GH : hormone de croissance ; Vg : vitellogénine.

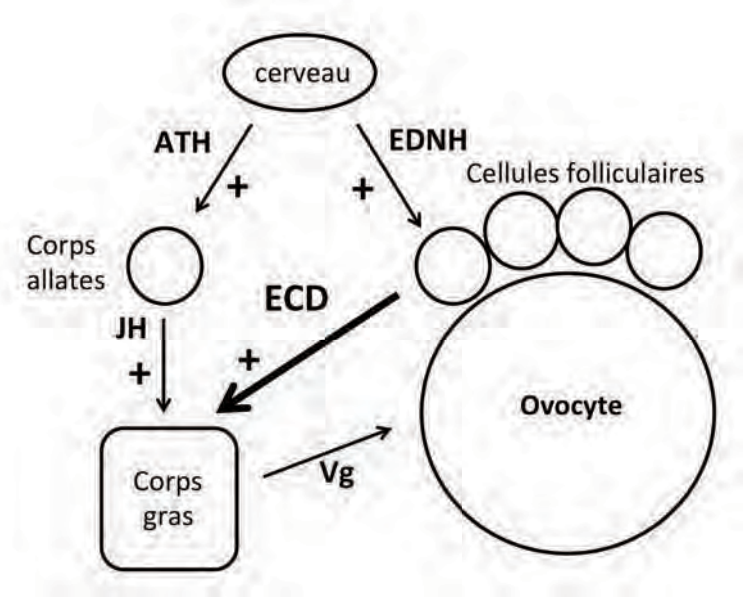


Figure 18. Contrôle hormonal de la vitellogenèse chez les moustique (redessiné d'après LAFONT, 1991). ATH : hormone allatotrope, ECD : ecdysone ; EDNH : egg development neuro hormone ; JH : hormone juvénile ; Vg : vitellogénine

C-Régulations du stockage et de la mobilisation des réserves (internes)

1-La mobilisation des réserves et sa régulation

Les réserves sont utilisées pour produire de l'énergie, que ce soit pour les mouvements (circulation, respiration, locomotion, …) ou pour la thermogenèse de réchauffement (thermogenèse sans frisson dans la graisse brune, frissons thermiques [= des tremblements générés par la contraction simultanée de muscles antagonistes]).

Cela implique l'existence de mécanismes de mobilisation des lipides (lipolyse) et du glycogène (glycogénolyse) faisant appel à des contrôles hormonaux. La lipolyse dans les adipocytes (réalisée par une lipase hormonosensible) est stimulée par des hormones telles que l'adrénaline, la noradrénaline, la ghréline, l'hormone de croissance, la testostérone et le cortisol.

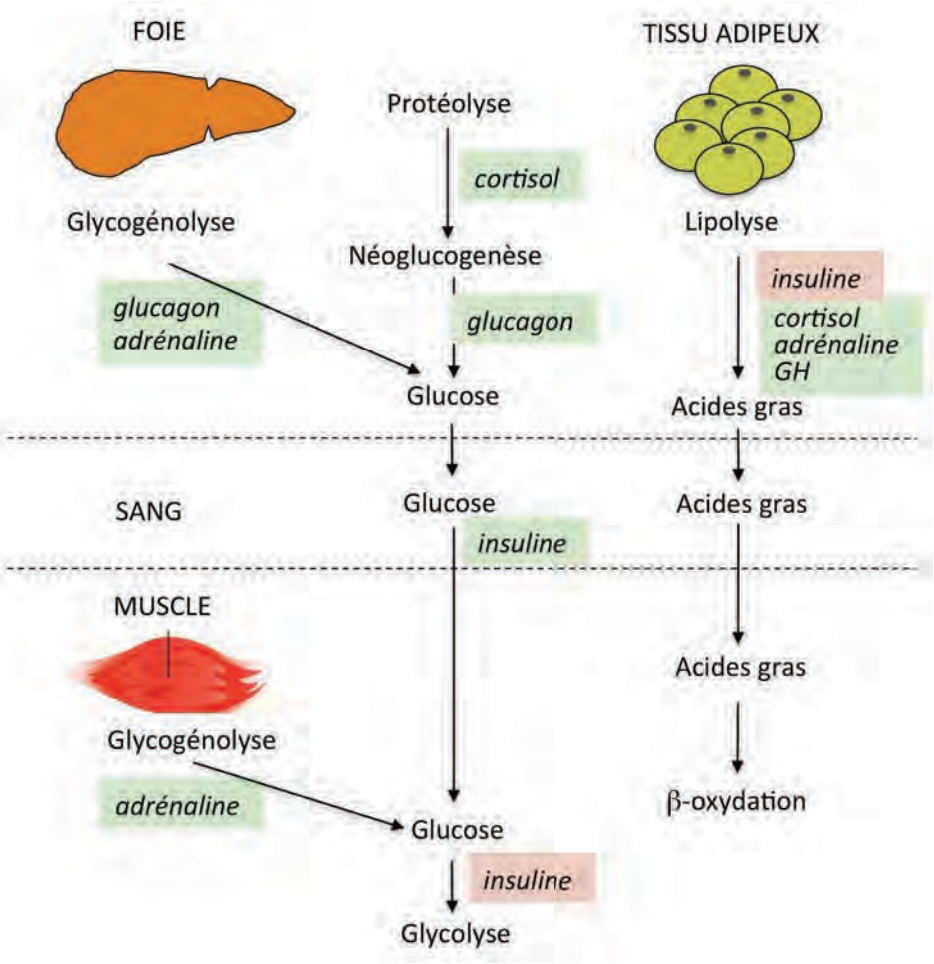


Figure 19. Un exemple de régulation : le contrôle de la fourniture d'énergie aux muscles au cours d'un exercice (inspiré à partir de G. MOUGIN, 2025). Les rectangles verts correspondent à des effets stimulateurs, les rectangles roses à des effets inhibiteurs.

2-Contrôles de la faim et de la soif

2.1-Régulation de la faim et de la prise de nourriture

Deux hormones antagonistes principales régulent la prise de nourriture. Il s'agit de la ghréline, une hormone orexigène sécrétée par l'estomac lorqu'il est vide, et de la leptine, une hormone anorexigène (FRIEDMAN, 2011) produite par le tissu adipeux (figure 20).

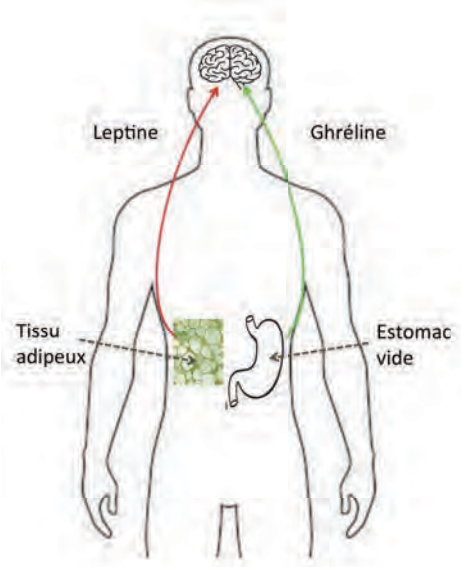


Figure 20. La ghréline et la leptine sont les deux hormones principales régulant la sensation de faim.

Ces deux hormones agissent sur le système nerveux central qui contrôlera la prise de nourriture.

Mais les mécanismes contrôlant la prise de nourriture sont en fait beaucoup plus complexes et font intervenir à la fois des contrôles nerveux et des contrôles hormonaux multiples – des mécanismes sensoriels (aspect, odeur et goût de la nourriture) jouent un rôle important, en plus de la baisse de la glycémie dans la régulation de l'appétit (figure 21).

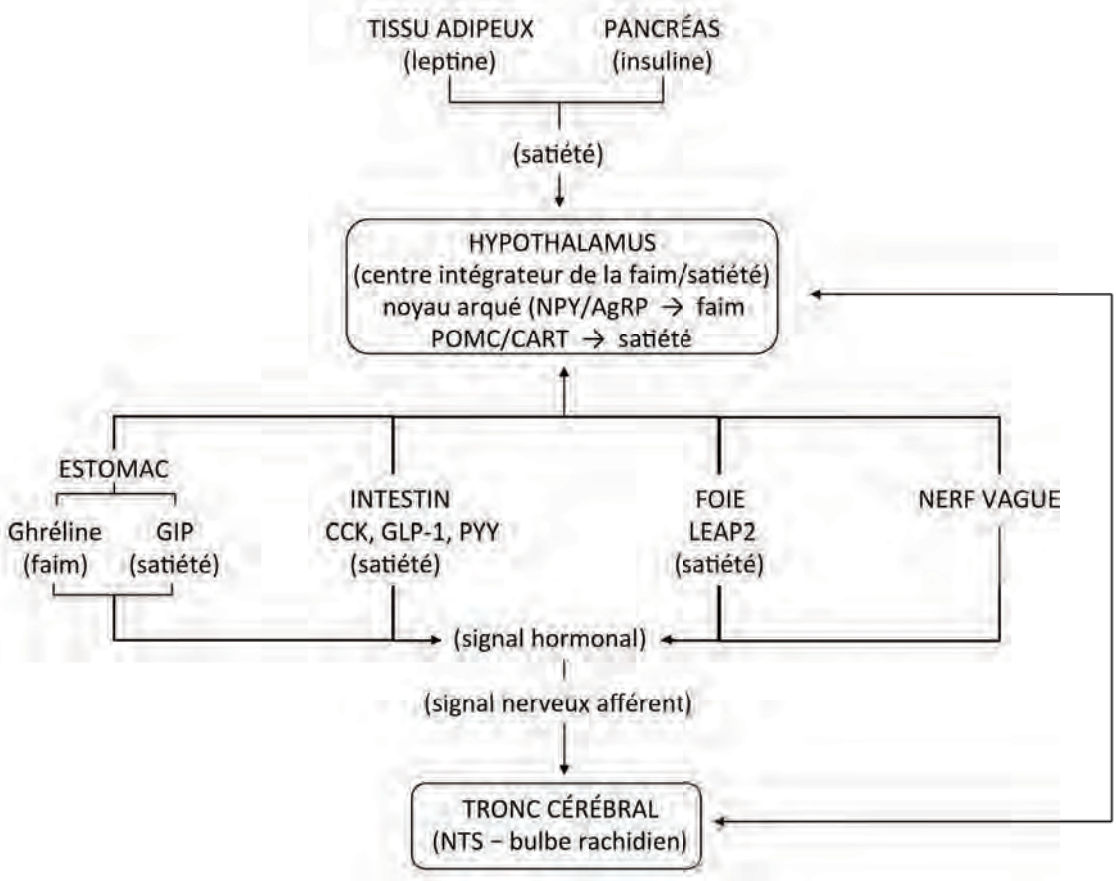


Figure 21. Contrôles nerveux et hormonaux de la prise de nourriture (simplifié). AgRP : agouti-related neuropeptide ; CART : cocaine- and amphetamine-regulated transcript ; CCK : cholécystokinine ; GIP : polypeptide gastrique inhibiteur ; GLP-1 : glucagon-like peptide 1 ; LEAP2 : liver expressed antimicrobial peptide 2 ; NTS : noyau du tractus solitaire ; NPY : neuropeptide Y ; POMC : proopiomélanocortine ; PYY : peptide YY des cellules L.

2.2-Economie de l'eau et régulation de la soif

L'eau est essentiellement perdue par évaporation pulmonaire (car l'air expiré est toujours saturé en vapeur d'eau), l'élimination urinaire et la sudation (liée à la thermorégulation). Les pertes respiratoires sont inévitables et leur intensité est liée au degré d'humidité de l'air inspiré et à la géométrie des voies respiratoires.

Seules les pertes urinaires font l'objet d'une régulation, le rein pouvant produire une urine plus concentrée (cf urine « facultative » de la figure 3), sous le contrôle d'une hormone antidiurétique (ADH) hypophysaire (Figure 22).

La capacité des reins à produire une urine concentrée varie selon les animaux et est liée au développement de l'anse de Henlé chez les Mammifères. Celle-ci est particulièrement développée chez les rongeurs désertiques et les mammifères marins.

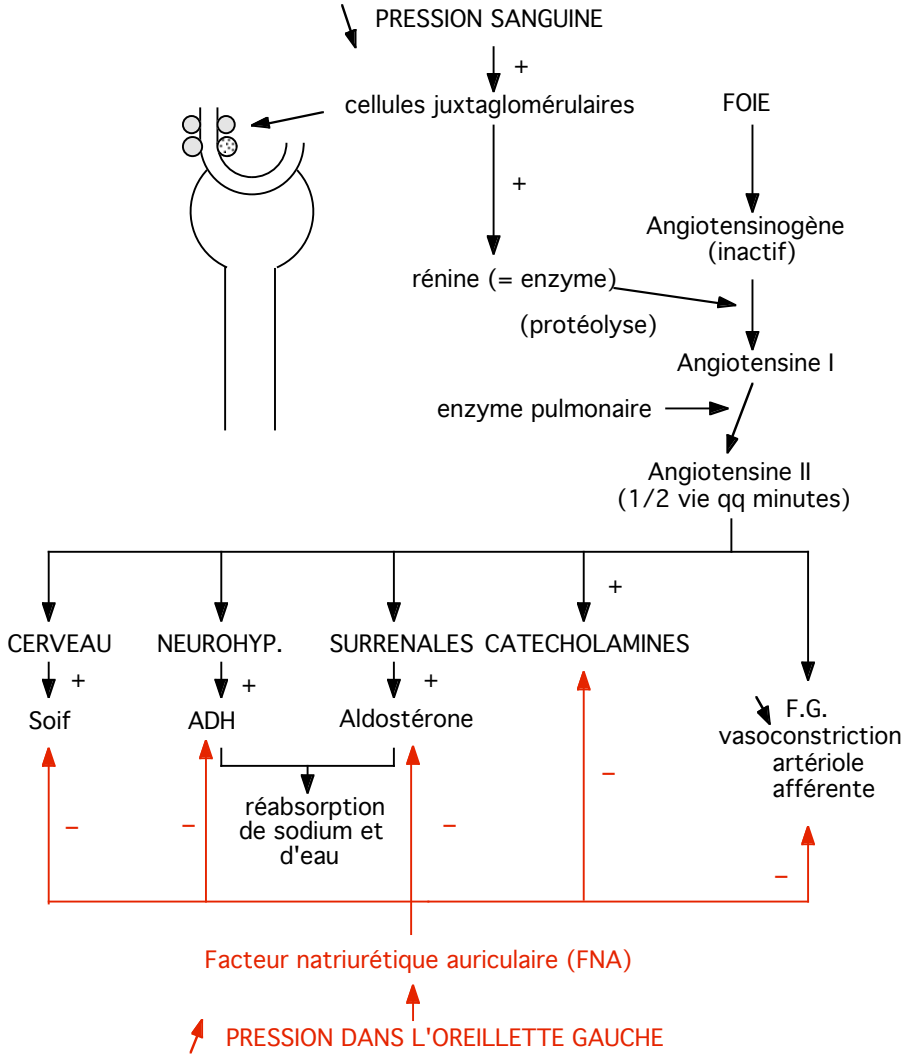


Figure 22. Contrôle de l'équilibre hydrominéral
ADH : hormone antidiurétique ; F.G. : filtration glomérulaire.

Des mécanismes se mettent également en place afin de limiter la déshydratation des liquides extracellulaires en provoquant une légère déshydratation des liquides intracellulaires (figure 23) (le LIC a un volume beaucoup plus important que le LEC). Déshydrater les cellules contribue à maintenir le volume sanguin et évite un « épaississement » du sang, dont la viscosité accrue pourrait être à l'origine d'une hyperthermie centrale. On comprend alors le rôle de l'aldostérone qui provoque un échange Na^+/K^+ dans le tube contourné distal et l'élimination d'une urine concentrée et enrichie en ions K^+ en cas de déshydratation.

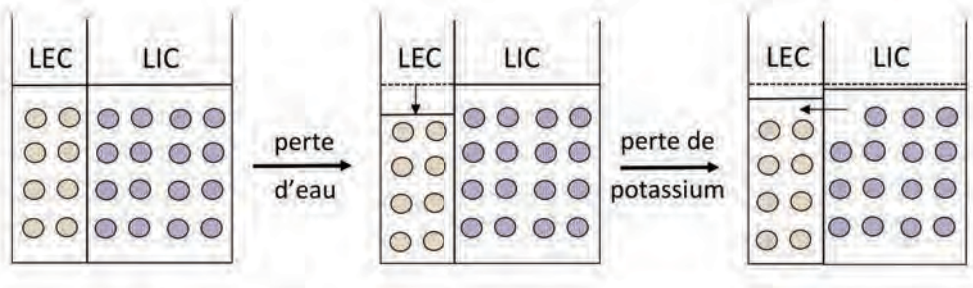


Figure 23. La réduction du volume des liquides extracellulaires (LEC, riches en Na^+) est compensée par celle du volume des liquides intracellulaires (LIC, riches en K^+) suite à l'élimination urinaire d'ions K^+.

Il va de soi que la réponse à une déshydratation est la consommation d'eau (eau préformée des aliments solides ou des boissons). Le besoin d'eau se traduit par une sensation de soif, qui est déclenchée par plusieurs modifications physiologiques :

- une diminution du **volume intracellulaire** (perte d'eau mais quantité de solutés constante), provoquant une hyperosmolarité dans les cellules des osmorécepteurs situés près de l'hypothalamus ; c'est un facteur primordial ;
- une diminution du **volume extracellulaire**, qui diminue le **volume sanguin**, ce qui est perçu par des récepteurs à l'étirement situés sur les grandes veines près du cœur ; c'est un facteur secondaire ;
- une sensation de **sécheresse dans la bouche**, qui résulte d'une diminution de la production de salive consécutive aux phénomènes précédents.

Ces trois états provoquent à la fois la sensation de soif (figure 24), ainsi que la sécrétion de rénine et d'ADH. La sensation de soif apparaît dès que l'on a perdu plus de 350 mL d'eau (soit moins de 1% de l'eau corporelle).

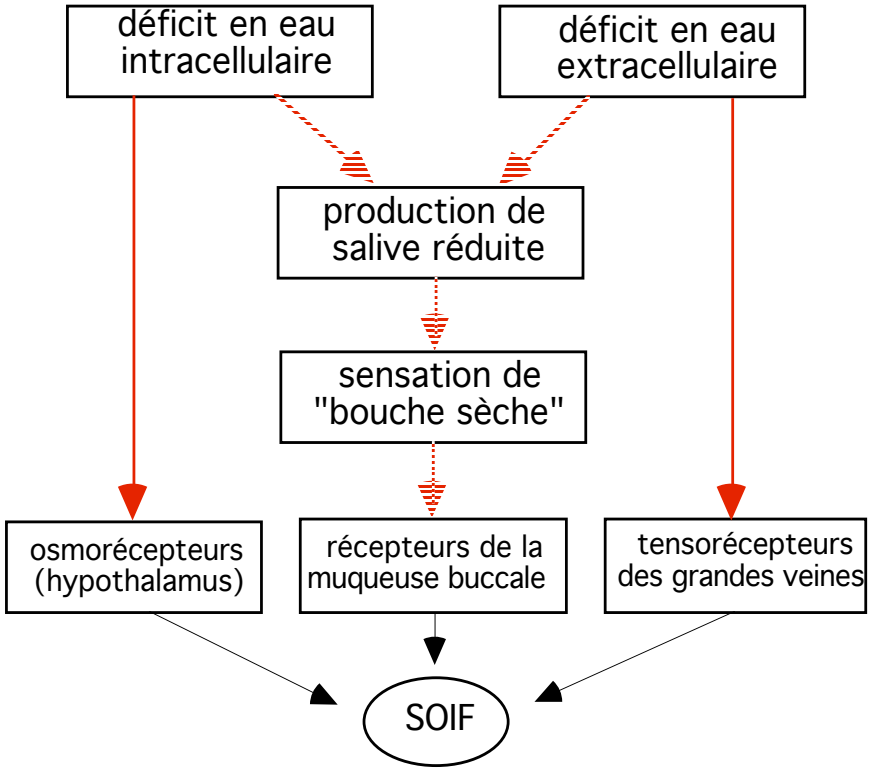


Figure 24. Les mécanismes de régulation de la soif

Un problème encore mal expliqué est le mécanisme qui limite la quantité de liquide bue en réponse à la sensation de soif : en effet, on arrête de boire bien avant que l'eau bue n'ait été absorbée et que les troubles initiaux aient été corrigés. C'est en tout cas un mécanisme utile, car boire rapidement une grande quantité d'eau lorsque l'on est fortement déshydraté pourrait provoquer une lyse des hématies, suite à une forte dilution du plasma sanguin.

Toutefois, certains animaux échappent à cette règle et sont capables de boire rapidement de très grandes quantités d'eau lorsqu'ils sont fortement déshydratés. Ainsi, un dromadaire peut absorber sans dommage plus de 100 litres d'eau en 15 minutes.

3-Dérèglements de l'accumulation de ces réserves

Le maintien d'un poids constant nécessite que les apports alimentaires soient en équilibre avec les dépenses énergétiques (synthèses, mouvements, thermorégulation, ...). Chez l'Homme, un petit

excès de 50 kcal/jour (2%) se traduira par une prise de 3 kg de masse adipeuse en un an. Cela montre que l'équilibre pondéral implique que les mécanismes de régulation de la prise de nourriture en fonction des besoins sont très efficaces. Lorsqu'en revanche les « entrées » sont régulièrement supérieures aux « sorties », cela conduit dont à une surcharge pondérale (IMC 25-30), puis à l'obésité (IMC>30). Toutefois, un « dérèglement bénéfique » de la faim permet de constituer des réserves internes afin de survivre pendant la mauvaise saison (cf aussi les serpents évoqués plus haut).

Afin de lutter contre l'obésité, il convient donc de réduire les entrées (manger moins) ou/et d'augmenter les sorties (pratiquer une activité physique). Réduire les entrées expose à une sensation de faim qui peut être inconfortable, d'où le recours à des omposés « coupe-faim » réduisant l'appétit. Depuis quelques années il est proposé d'utiliser des analogues du glucagon-like peptide 1 (GLP-1) (éventuellement associé avec le peptide gastrointestinal (GIP)), qui provoque entre autres un sentiment de satiété en ralentissant la vidange gastrique (cf figure 18). Des analogues du GLP-1, modifiés pour être plus stables ont récemment été développés pour un traitement (par injections ou par voie orale) de l'obésité (et du diabète de type 2, car stimulant la sécrétion d'insuline et réduisant celle de glucagon). Ils permettent aux obèses de perdre jusqu'à 25% de leur poids corporel en 6-9 mois avec des effets indésirables limités (MARIAM & NIAZI, 2024). Ils représentent donc une alternative à la chirurgie bariatrique qui, en réduisant le volume gastrique, provoque également un sentiment précoce de satiété puisque l'estomac est plus vite plein. Notons malheureusement que cette perte de poids n'est pas définitivement acquise, et que l'arrêt du traitement s'accompagne d'un « rebond » plus ou moins rapide.

Dans tous les cas où les sorties sont supérieures aux entrées (régime hypocalorique volontaire ou subi, anorexie mentale, cachexie …), les réserves sont mobilisées. Cela se traduit par une réduction de la masse grasse, mais pas seulement. Les protéines sont également mobilisées, provoquant une fonte musculaire ; c'est d'aillleurs ce qui se produit dans les traitements avec les analogues du GLP-1 et qu'il convient de contrecarrer par l'administration de compléments protéinés et par une acticité physique accrue pour stimuler la protéosynthèse dans les muscles. Des entrées insuffisantes peuvent également provoquer une anémie (carence en fer) et une ostéoporose (carence en calcium ou défaut d'absorption).

Conclusion

L'analyse de la physiologie de la gestion des réserves nous a montré combien ce thème se prête à de nombreux développements et peut être abordé selon de multiples points de vue : biochimique, physiologique, comportemental, évolutif ...

Nous avons proposé ici quelques pistes de réflexion et nous n'avons pas la prétention d'avoir abordé tous les aspects de ce thème si riche. Nous laissons donc à chaque lecteur le loisir d'approfondir/enrichir tel ou tel domaine selon sa sensibilité et ses affinités.

Bibliographie

BARNES R.S.K., CALOW, P. & OLIVE, P.J.W. (1993).- *The Invertebrates – a new synthesis.* Blackwell Scientific Publications, London. pp. 347-348.

BLOUET, C. (2013).- Le rôle du noyau du tractus solitaire dans la détection et l'intégration de multiples signaux métaboliques. *Médecine/Sciences* **29** (5)**,** 449-452. DOI : 10.1051/medsci/2013295002

CALLARD, I.P. & HO, S.-m. (1987).- Vitellogeneis and viviparity. In : I. Chester-Jones, P.M. Ingleton & J.G. Phillips (eds.), *Fundamentals of comparative endocrinology*, Plenum Press, New York & London, chapitre 8, pp. 257-282.

FRIEDMAN, J.M. (2011).- Leptin and the regulation of body weight. *The Keio Journal of Medicine* **60** (1), 1-9. DOI: 10.2302/kjm.60.1

FRIEDMAN, J.M. & HALAAS, J.L. (1998).- Leptin and the regulation of body weight in mammals. *Nature*, **395**, 763-770. DOI: 10.1038/27376

GEISER, F. (2010).- Aestivation in Mammals and Birds. In : C.A. Navas & J.E. Carvalho (eds.), Aestivation: Molecular and Physiological Aspects, *Progress in Molecular and Subcellular Biology*, **49**, 95-111. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, DOI: 10.1007/978-3-642-02421-4_5

HERVAULT, T.O.L. (2024).- Hibernation : mécanismes et applications à l'humain. Thèse de de Docteur-Vétérinaire, Faculté de Médecine de Créteil, 101 pp.

HOCHACHKA, P.W. & SOMERO, G.N. (1984).- *Biochemical Adaptations*. Princeton University Press.

JIANG, C., STOREY, K.B., YANG, H. & SUN, L. (2023).- Aestivation in nature : physiological strategies and evolutionary adaptations in hypometabolic states. *International Journal of Molecular Sciences*, **24**, 14093. https://www.mdpi.com/1422-0067/24/18/14093

JONES, C.M. (1990).- The biology and aquaculture potential of *Cherax quadricarinatus.* Document submitted to the reserve bank of Australia rural credits development fund as a final report for the project "The Assessment of *Cherax quadricarinatus* as a Candidate for Aquaculture". Project No. QDPI/8860.

JOT, C.M.J.R. (2023).- Coûts et bénéfices énergétiques chez les mammifères hibernants : application à l'exemple du grand hamster d'Alsace (*Cricetus cricetus*). Thèse de Docteur-Vétérinaire, Faculté de Médecine de Créteil, 78 pp.

LAFONT, R. (1991).- Reverse endocrinology, or « hormones » seeking functions. *Insect Biochemistry*, **21** (7), 697-721. https://doi.org/10.1016/0020-1790(91)90112-R

LEMMENS, B. (2016).- Retenir son souffle pour la conquête de l'extrême : physiopathologie de l'apnée. *Info Respiration* n° 133, 21-25. https://cdn2.splf.fr/wp-content/uploads/2016/06/IR133-juin-2016-21-25.pdf

MARIAM, Z. & NIAZI, S.K. (2024).- Glucagon-like peptide agonists : a prospective review. *Endocrinology, Diabetes & Metabolism* **7**, e462. https://doi.org/10.1002/edm2.462

MOHR, S.M., BAGRIANTSEV, S.N. & GRACHEVA, E.O. (2020).- Cellular, molecular, and physiological adaptations of hibernation : the solution to environmental challenges. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, **36**, 13.1-13.24. https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-012820-095945

MOUGIN, G. (2025) http://aees.free.fr/docs liens/cours/l2 semestre 2/SYSTEME ENDOCRINIEN ET EXERCICE PHYSIQUE.pdf

OKATOR, A.I., NWANI, C.D. & OKEREKE, F.O. (2011).- Utilisation of lipids during aestivation of the African lungfish, *Protopterus annectens. Journal of Environmental Biology* **32**, 31-34. http://www.jeb.co.in./journal_issues/201101_jan11/paper_06.pdf

PASCAUD, M. (1985).- Réserves physiologiques. B. Réserves animales. *Encyclopaedia Universalis*, volume 15, 967-970.

RAHBÉ, Y., DELOBEL, B. & BONNOT, G. (1984).- Stockage et mobilisation de la tyrosine chez une larve de lépidoptère : dosages de la tyrosine, de son glycoside et d'autres acides aminés chez *Spodoptera littoralis* – Lépidoptère, Noctuidae. *Reproduction, Nutrition, Développement*, **24** (5A), 515-527.

PINTO, R.R., RUIVO, R., STILLER, J., OLIVEIRA, D., CASTRO, L.F.C. & da Fonseca, R.R. (2026).- Ghrelin and MBOAT4 are lost in Serpentes. *Open Biology*, **16**, 250162. https://doi.org/10.1098/rsob.250162

REBECCHI, L., ALTIERO, T. & GUIDETTI, R. (2007).- Anhydrobiosis : the extreme limit of desiccation tolerance. *Invertebrate Survival Journal*, **4**, 65-81.

REGAN, M.D., CHIANG, E., LIU, Y., TONELLI, M., VERDOORN, K.M., GUGEL, S.R., SUEN, G., CAREY, H.V. & ASSADI-PORTER, F.M. (2022).- Nitrogen recycling via gut symbionts increases in ground squirrels over the hibernation season. *Science*, **375**, 460–463. https://doi.org/10.1126/science.abh2950

SCHMIDT-NIELSEN, K. (1997).- *Animal physiology – adaptation and environment*. Cambridge University Press, fifth edition, p. 193.

SERKOVA, N.J., ROSE, J.C., EPPERSON, L.E., CAREY, H.V. & MARTIN, S.L. (2007).- Quantitative analysis of liver metabolites in three stages of the circannual hibernation cycle in 13-lined ground squirrels by NMR. *Physiol. Genomics*, **31**, 15-24. doi: 10.1152/physiolgenomics.00028.2007

SINGER, D. (2006).- Human hibernation for space flight: utopistic vision or realistic possibility ? *Journal of British IInterplanetary Society*, **59**, 139-143.

STAPLES, J.F. (2016).- Metabolic flexibility : hibernation, torpor, and estivation. *Comprehensive Physiology*, **6**, 737-771. DOI: 10.1002/cphy.c140064

STOREY, K.B. (2000).- Turning down the fires of life: metabolic regulation of hibernation and estivation. In: *Molecular Mechanisms of Metabolic Arrest,* K.B. Storey (Ed.), BIOS Scientific Publishers, Oxford, pp. 1-21.

STOREY, K.B. & STOREY, J.M. (1989).- Comment les animaux survivent au gel. *La Recherche*, N° 208 (03/1989), pp. 332-341.

WEITTEN, J. (2016).- Adaptations métaboliques et influence du régime alimentaire chez un hibernant food-storing. Thèse, Université de Strasbourg, 188 pp.

WITHERS, P.C. (1992).- *Comparative Animal Physiology*. Saunders College Publishing, Fort Worth, p. 163.

Organogenèse et mort cellulaire chez les Vertébrés

André BEAUMONT†

Professeur honoraire à l'Université d'Orsay, 56370 Sarzeau, **Beaumont.andre@wanadoo.fr**
†Décédé le 16/09/2024

Résumé

La mort cellulaire est un phénomène très général qui survient à tout moment de la vie d'un organisme et permet le renouvellement de ses divers constituants. Elle met en œuvre un petit nombre de mécanismes, dont les deux principaux sont l'apoptose et surtout l'autophagie.

Au cours du développement de la plupart des espèces animales, des cellules meurent, souvent en grand nombre, à des stades précoces du développement, dans des localisations spécifiques, et participent ainsi à la morphogenèse, et tout particulièrement au cours des métamorphoses où les larves se transforment en adultes.

Cet exposé illustre ce processus dans trois situations différentes : (1) la première examine deux exemples classiques de mort cellulaire lors de la métamorphose des Amphibiens et des Anguilles (2) la seconde étudie le rôle de la mort cellulaire lors de la morphogenèse d'un organe particulier, le rein, dans l'ensemble des Vertébrés, et (3) la troisième envisage quelques problèmes biologiques posés par la mort cellulaire au cours de l'organogenèse.

Il apparaît ainsi que la mort cellulaire joue un rôle important dans certains cas particuliers d'organogenèse. Ainsi, elle est primordiale dans la métamorphose des Amphibiens, dont presque tous les organes larvaires sont détruits ou modifiés. Il en est de même pour les arcs aortiques, dont les deux premières paires dégénèrent précocement et disparaissent chez tous les Vertébrés adultes. C'est aussi le cas du pronéphros, qui subit le même sort et ne persiste ainsi chez aucun Vertébré adulte. Mais la mort cellulaire touche aussi, plus ponctuellement, toutes les grandes fonctions de l'organisme. C'est dire son importance dans l'organogenèse.

Cette note représente la dernière publication de la longue carrière scientifique d'André Beaumont (1923-2024), professeur émérite de biologie animale à l'université d'Orsay, ancien président (1999-2001) de la Société zoologique, qu'avec le dynamisme, la persévérance et la conscience professionnelle qui étaient les siennes, il a retravaillée et actualisée jusqu'à ses derniers jours, en y consacrant ses dernières forces. Il était doté d'une personnalité scientifique et humaine exceptionnelle, devant laquelle il convient de s'incliner (N.D.L.R.).

Introduction

L'organogenèse (ontogenèse) ou développement d'un individu depuis la fécondation de l'ovule jusqu'à l'état adulte est un processus constructeur dans l'édification d'un être vivant. La mort cellulaire s'y oppose par son caractère destructeur.

Quel rapport entre ces deux notions apparemment contradictoires? Au cours de l'organogenèse des Métazoaires, il arrive que dans la plupart des espèces animales étudiées des cellules meurent, souvent en grand nombre, de façon tout à fait accidentelle et inattendue, imprévisible. La durée de vie d'un globule rouge humain est d'environ 300 jours, celle d'un épithéliocyte intestinal de 3-5 jours. Leur étude ne présente évidemment aucun intérêt. Par contre d'innombrables travaux entrepris ces dernières années ont montré qu'au cours du développement de la plupart des espèces animales étudiées des cellules meurent, souvent en grand nombre, à des stades précoces du développement, dans des localisations spécifiques pour une espèce donnée. On trouve des exemples dans certains cas particuliers de développement comme le développement par étapes successives tel celui par métamorphoses. Une première étape du développement est constituée par une larve à laquelle succède un adulte morphologiquement différent, ce qui fait disparaître par mort cellulaire certains organes de la larve, par exemple les branchies, chez un adulte terrestre. On le trouve aussi dans le

développement par étapes d'un organe comme le rein ou le développement d'un type de gonade quand les deux ébauches sont présentes.

Cet exposé comprendra trois parties :

la première sera consacrée à l'examen de deux exemples classiques de mort cellulaire par métamorphose : les Amphibiens et les Anguilles

la seconde étudiera la mort cellulaire d'un organe dans l'ensemble des Vertébrés,

la troisième envisagera quelques problèmes biologiques posés par la mort cellulaire au cours de l'organogenèse.

I. Deux exemples de mort cellulaire par métamorphose : les Amphibiens et les Anguilles

A. Métamorphose des Amphibiens

Au moment de la métamorphose et du passage au milieu terrestre les appareils respiratoire et circulatoire larvaires sont profondément remaniés ce qui implique de nombreuses morts cellulaires.

1. Branchies

Les Anoures (Grenouilles, Crapauds.....) ont deux générations de branchies externes nées d'un bourgeonnement de l'épiderme de la région pharyngienne.

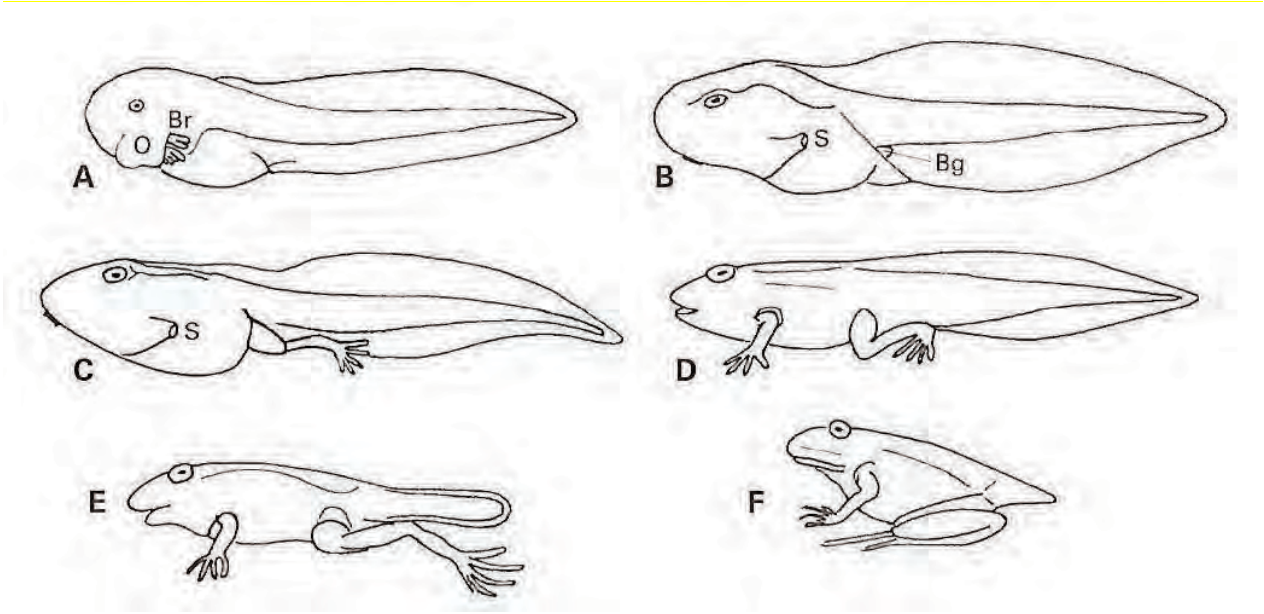


Figure 1. Quelques stades du développement larvaire et de la métamorphose de la Grenouille panthère américaine (*Rana pipiens*) (d'après Witschi, 1956). Bg : bourgeon de membre postérieur ; Br : branchies en cours de recouvrement par un opercule cutané (O) ; S : spiracle (orifice de sortie de l'eau qui a irrigué les branchies).

La **première génération** a une existence très éphémère au moment de l'éclosion (quelques jours). Ces branchies sont peu développées : elles ne portent qu'une seule rangée de filaments latéraux courts et leur nombre est souvent inférieur à 3 paires. Peu après l'éclosion et après avoir atteint leur taille maximale, elles sont recouvertes, ainsi que les fentes branchiales apparues entre temps, par un repli cutané mou de la région de l'arc hyoïde (repli operculaire) qui se développe vers l'arrière et enferme les branchies dans une chambre branchiale paire ouverte à l'extérieur par un spiracle médian ou gauche selon l'espèce.

Tandis que le repli operculaire recouvre progressivement les branchies de première génération, celles-ci manifestent les premiers signes de leur régression et les branchies de **seconde génération** commencent à se différencier. Elles apparaissent sur les arcs branchiaux 1 à 4, en 2 rangées d'une dizaine de bourgeons sur les arcs 1 à 3, mais en une seule rangée de 7 à 10 bourgeons sur l'arc 4. Chaque bourgeon évolue en une branchie arborescente faite d'un axe (rachis) portant des ramifications latérales, elles mêmes porteuses de filaments branchiaux respiratoires. Leur durée de vie varie avec l'espèce et les facteurs externes (photopériode, température....). Chez les Grenouilles et les Crapauds de nos régions elle peut être inférieure à 3 mois, mais elle dépasse parfois plus d'un an chez le têtard du Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*) vivant dans les lacs de montagne. Leur régression s'accompagne de la fermeture des fentes branchiales, de la sortie des membres antérieurs (dont les bourgeons avaient été inclus dans les cavités branchiales lors du développement du repli operculaire) et progresse parallèlement à la régression de la queue.

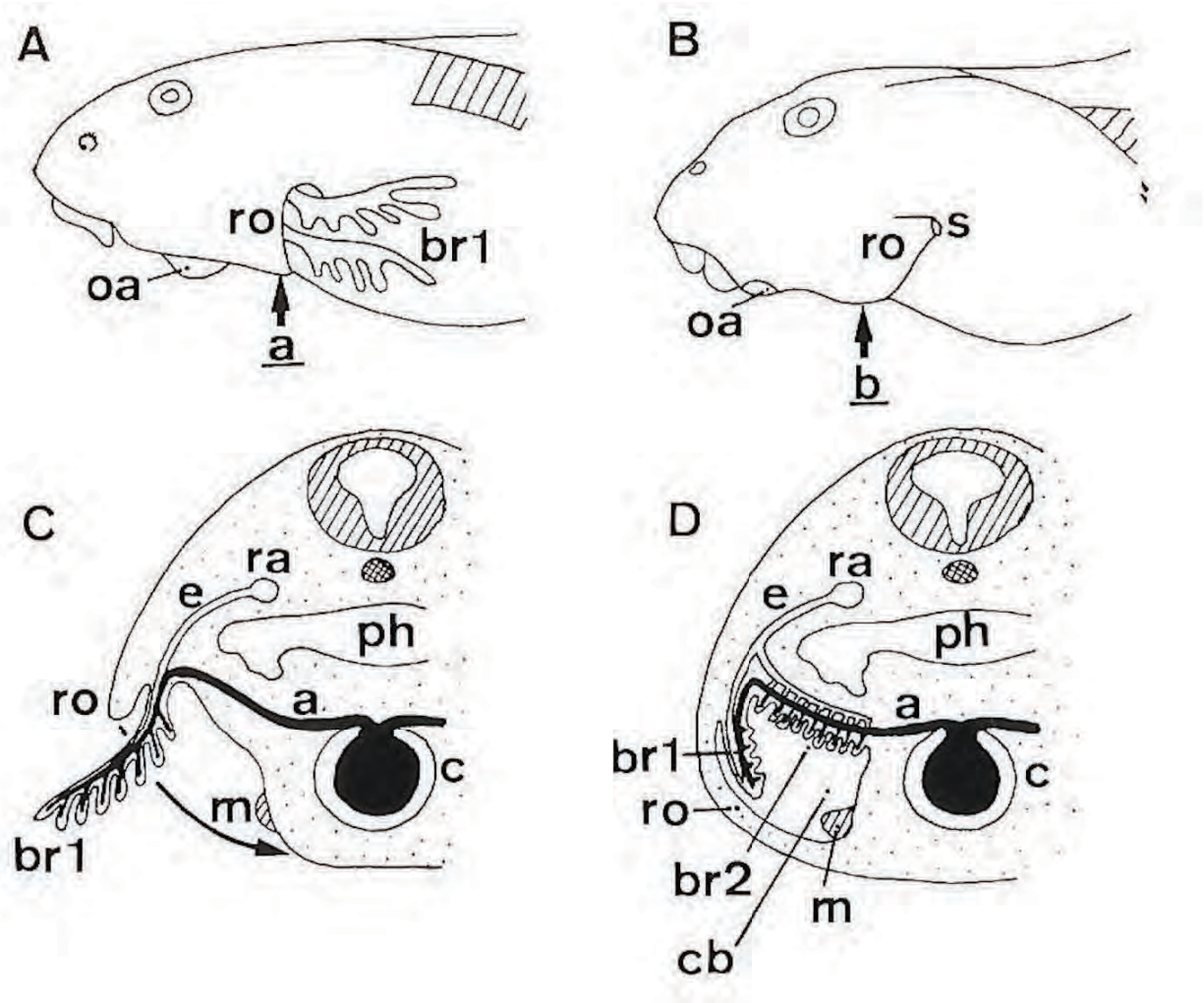


Figure 2. Recouvrement des branchies de première génération chez la larve de *Rana remporaria.* *A.* Début de recouvrement par le repli operculaire. *B.* Le repli operculaire recouvre complètement les branchies et se soude à la paroi du corps sauf à gauche, au niveau du « spiracle » (s). C et *D.* Coupes transversales selon *a* et *b* des larves représentées respectivement en *A* et *B.* a, artère branchiale afférente ; br1-br2, branchies de première et de deuxième génération ; c, cœur ; cb, cavité branchiale ; e, artère branchiale efférente ; m, bourgeon du membre antérieur ; oa, organe adhésif ; ph, pharynx ; ra, racine aortique ; ro, repli operculaire. (D'après A. BEAUMONT et P. CASSIER, 1972).

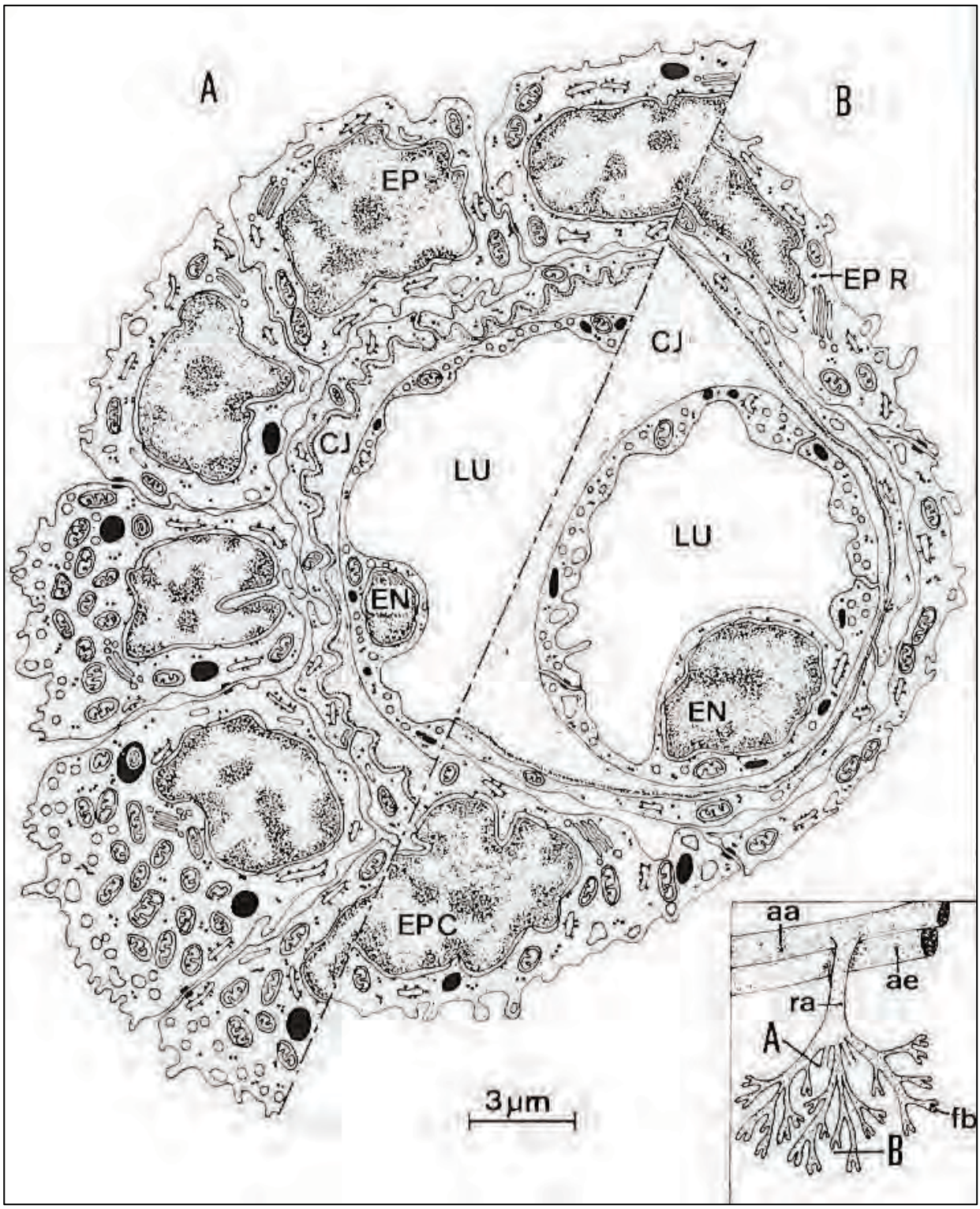


Figure 3. Caractères ultrastructuraux des branchies de deuxième génération chez la larve de *Discoglossus pictus* en prémétamorphose. A. Coupe transversale du rachis ou de ses premières divisions (A : encart). L'épithélium (EP) se compose de cellules cubiques. B. coupe ttransversale de filament branchial (B : encart). L'épithélium comprend des cellules cubiques (EP C) et des cellules pavimenteuses à rôle respiratoire (EP R). aa, artère branchiale afférente ; ae : artère branchiale efférente ; CJ, espace conjonctif ; EN, endothélium du capillaire sanguin ; fb, filament branchial ; LU, lumière du capillaire ; ra, rachis (d'après J. HOURDRY, 1974).

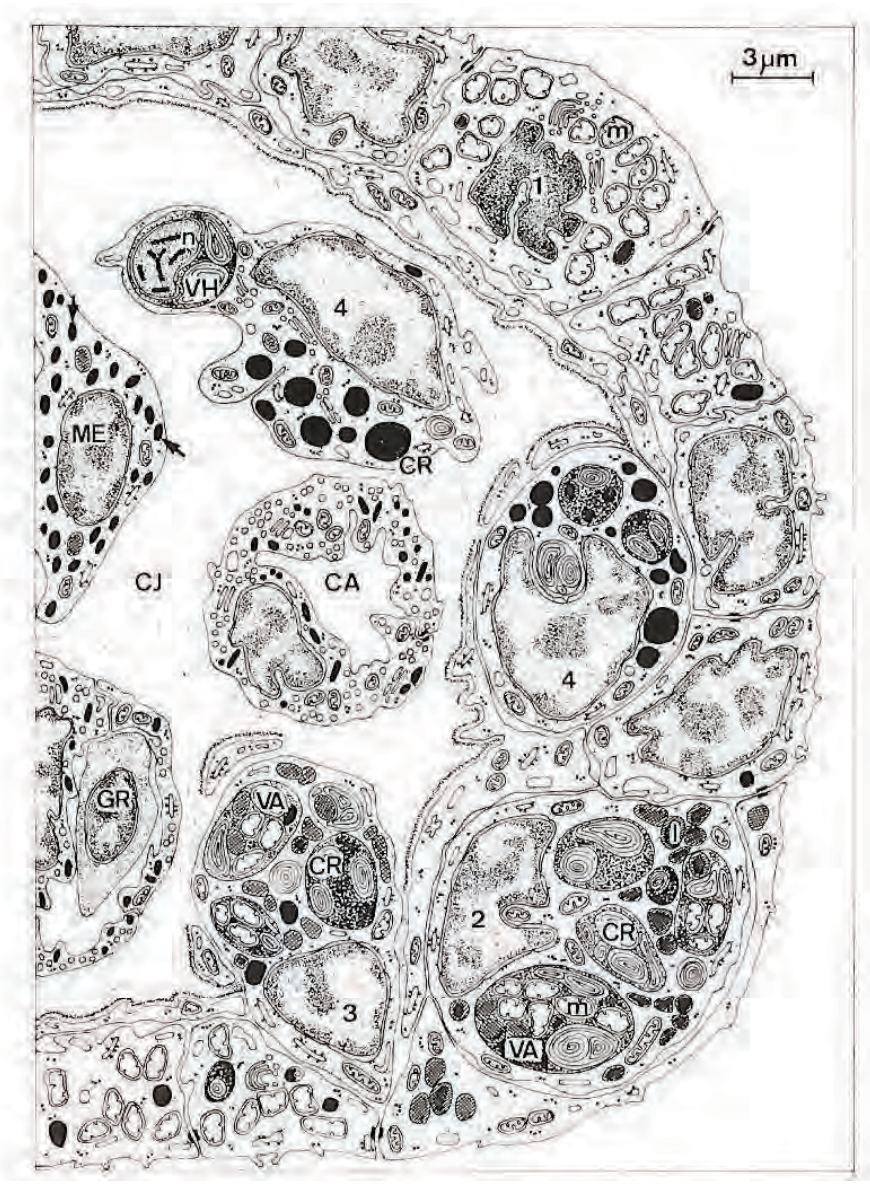


Figure 4. Larve de *Discoglossus pictus* au climax : caractères ultrastructuraux des branchies de deuxième génération en régression. Certains épithéliocytes (1) subissent une autolyse diffuse et leurs mitochondries (m) sont dilatées. Outre de nombreuses gouttelettes lipidiques (l), d'autres épithéliocytes (2) contiennent des vacuoles autophagiques (VA) et des coprs résiduels opaques aux électrons et/ou riches en tourbillons membranaires (CR). Cest cellules peuvent faire extrusion (3) dans l'espace conjonctif (CJ) et y être libérées. Des phagocytes (4) sont également présents. Ils renferment des vacuoles hétérophagiques (VH) et leurs formes résiduelles (CR). Les capillaires (CA) ont une lumière réduite. A gauche, un mélanophore (ME) est reconnu par ses grains très noirs de pigment (flèches). GR, globule rouge ; m, mitochondrie ; n, débris nucléaire. (D'après J. HOURDRY, 1974).

La dégénérescence des branchies se fait dans certaines cellules épithéliales par autolyse diffuse. Ailleurs, des portions plus ou moins importantes de cytoplasme sont ségrégées et digérées à l'intérieur de certains lysosomes (vacuoles autophagiques) grâce à l'intervention d'hydrolases. Les organites séquestrés deviennent de moins en moins reconnaissables au fur et à mesure que se poursuit leur digestion et les vacuoles se transforment en corps résiduels renfermant des tourbillons membranaires (phospholipides non digérés). Les cellules altérées sont soit phagocytées sur place par des cellules épithéliales voisines restées saines, soit absorbées par des cellules mésenchymateuses ayant acquis des propriétés phagocytaires. Le matériel phagocyté est digéré à l'intérieur de vacuoles hétérophagiques (lysosomes) qui, comme les vacuoles autophagiques, deviennent progressivement des corps résiduels.

2. Queue

Les larves des Amphibiens sont caractérisées par la présence d'une queue développée à rôle natatoire. Sa taille est très variable selon celle du corps Chez de nombreuses espèces elle est courte, le têtard étant deux fois plus court que l' adulte, voire cinq fois (Crapaud commun). Par contre les têtards du Pelobate du sud de la France (*Pelbates fuscus*) atteignent 15 cm alors que les adultes ont au plus 6 cm. Le record semble être le Pélobate du Pérou dont les larves peuvent être 4 fois plus grandes que les adultes et mesurer 25 cm.

La queue est faite du centre à la périphérie d'un **axe charnu** comprenant la corde et ses gaines, l'artère et les veines caudales dorsale et ventrale, du tissu musculaire pair et métamérisé fait de deux séries de myomères, et de la **nageoire caudale** faite de tissu conjonctif recouvert par l'épiderme.

Elle disparaît totalement en moins de 2 semaines à 20°C chez les Anoures (en moins de 10 jours chez *Pelobates fuscus* où elle atteint une longueur de 7 cm) en même temps que les bourgeons de membres pairs se développent rapidement, préparant le passage de la locomotion aquatique à la locomotion terrestre. La queue des Urodèles ne subit pas de modification spectaculaire. Seule la nageoire caudale disparaît partiellement et les membres courts permettent de simples mouvements de reptation sur le sol.

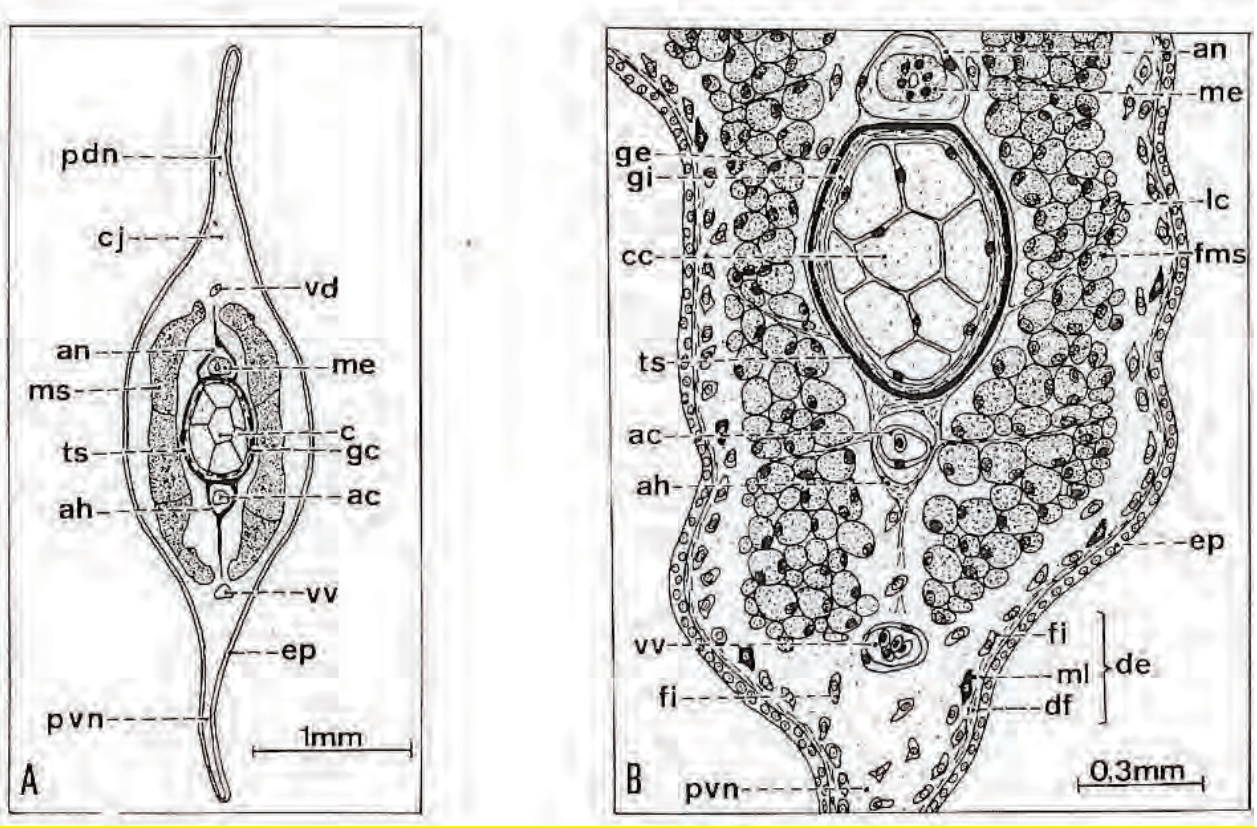


Figure 5. Coupe transversale de la queue chez le têtard en prémétamorphose de deux anoures. A. *Discoglossus pictus*. B. *Alytes obstetricans*. Ac, artère caudale ; ah, art hémal ; an, arc neural ; c, corde ; cc, cellule cordale vacuolisée ; cj, tissu conjonctif ; de, derme ; df, derme fibreux, ep, épiderme ; fi, fibroblaste ; fms, fibre musculaire striée ; gc, gaine cordale ; ge, gaine cordale externe ; gi, gaine cordale interne, lc, lame conjonctive, me, moelle épinière ; ml, mélanophore, ms, muscle strié ; pdn, partie dorsale de la nageoire ; pvn, partie ventrale de la nageoire ; ts, tissu squelettogène ; vd, veine dorsale, vv, veine ventrale. (D'après des micrographies photoniques de J.C. POUYET).

Tous les composants de la queue subissent une altération. Dans le *tissu nerveux* les processus dégénératifs se propagent lentement et assez tardivement de l'arrière vers l'avant au point que des nerf intacts peuvent être conservés dans le moignon caudal. Les cellules de la *moelle épinière*

subissent une altération en deux temps. Au cours d'une première phase de petites aires de nécrose apparaissent dans le cytoplasme et sont séquestrées à l 'intérieur de vacuoles autophagiques (lysosomes) qui se transforment en corps résiduels souvent riches en tourbillons membranaires (phospholipides non digérés). Dans une seconde phase, l'autolyse se généralise à l'ensemble du cytoplasme et aboutit à la mort de la cellule.

La *corde* dégénère également de l'arrière vers l'avant. De nombreuses vacuoles autophagiques apparaissent dans le cytoplasme. Les gaines gonflent et se plissent avant de se rompre.

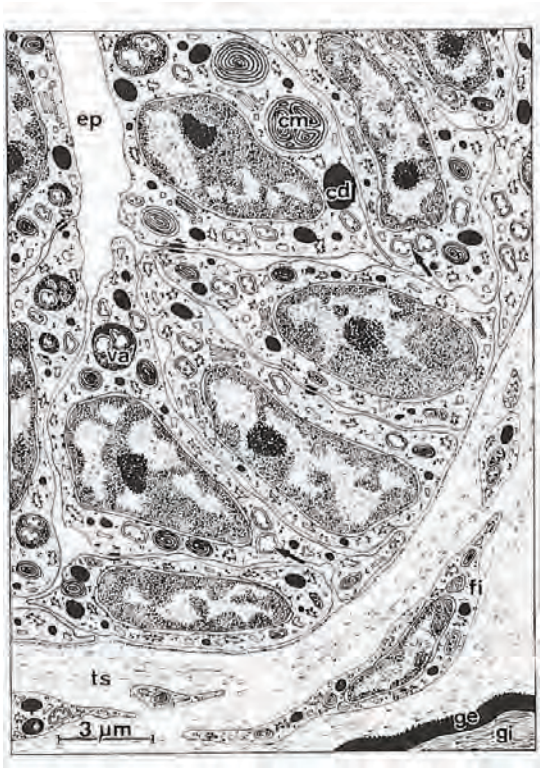


Figure 6. Coupe transversale de la moelle épinière caudale chez le têtard d'*Alytes obstetricans* en métamorphose. La moelle épinière caudale est essentiellement formée d'un épithélium entourant le canal de l'épendyme (ep), et elle contient peu de fibres nerveuses. Au moment de la métamorphose, de petites aires cytoplasmiques sont séquestrées dans des vacuoles autophagiques (va). Cest lysosomes se transforment en corps résiduels, dont les uns sont granuleux et opaques aux électrons (corps denses : cd) et les autres riches en tourbillons membranaires (corps myéliniques : cm). Une dilatation de mitochondries non séquestrées signale d'autre part un début d'altération généralisée des cellules médullaires (flèches). Un plissement des gaines cordales externe (ge) et interne (gi) est observé. fi, fibroblaste ; ts : tissu squelettogène. (D'après une micrographie inédite de J.C. POUYET).

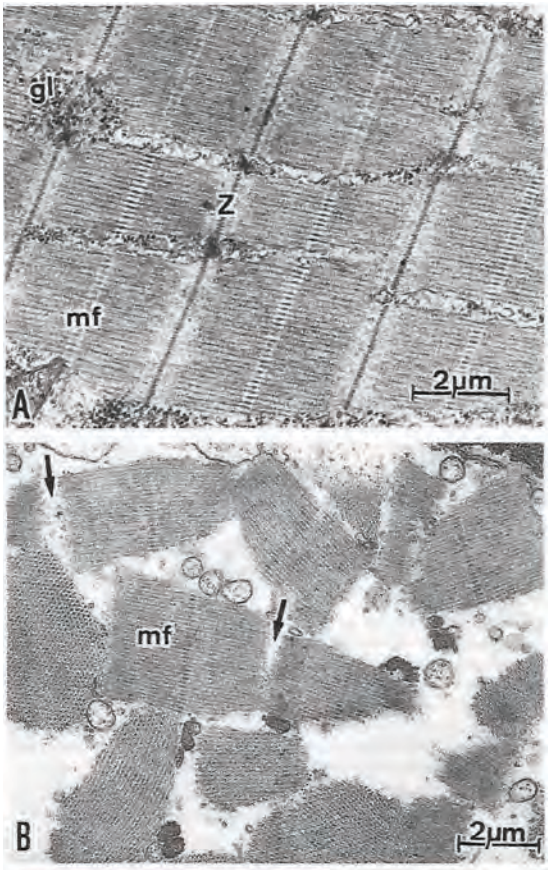


Figure 7. Tissu musculaire strié caudal chez *Alytes obstetricans*. A. Têtard en prémétamorphose. B. Têtard au climax de la métamorphose. Les stries z (z) sont rompues lors du climax (flèches), ce qui entraîne la fragmentation des myofibrilles (mf). gl, glycogène. (Micrographies électroniques inédites de J. C. POUYET).

L'altération du *tissu musculaire* commence par la dilatation des mitochondries et la raréfaction des grains de glycogène. Les myofibrilles se fragmentent un peu plus tard et leurs myofilaments se désorientent, suite à la destruction des stries Z. Les filaments d'actine sont érodés plus rapidement que ceux de myosine. Ces processus entrainent l'apparition de masses arrondies, de taille variable, renfermant des paquets de myofibrilles morcelées. Le contenu de ces masses est souvent libéré dans les espaces conjonctifs.

3. Appareil circulatoire

a. Système artériel.

Chez tous les embryons de Vertébrés les arcs aortiques péripharyngiens apparaissent en même nombre que les arcs viscéraux squelettiques et progressivement (début de la 4 éme semaine de gestation chez l'homme) de l'avant à l'arrière de la région pharyngienne et relient l'aorte ventrale aux deux aortes dorsales (racines aortiques). Cette disposition n'est conservée chez aucun adulte. Les deux premiers arcs avortent rapidement. Les deux suivants (arcs embryonnaires 3 et 4), d'abord simples et continus de l'aorte ventrale aux deux racines aortiques dorsales, se capillarisent en regard des bourgeons de branchies externes, réalisant l'hématose. L'arc 5 disparaît. L'arc 6 reste continu et, quand s'ébauchent les membres, il bourgeonne une artère pulmonaire qui irrigue le poumon correspondant et perd sa connexion avec les racines aortiques dorsales, le canal de Botal. À la métamorphose, les capillaires branchiaux des arcs 3 et 4 disparaissent et les arcs aortiques redeviennent continus.

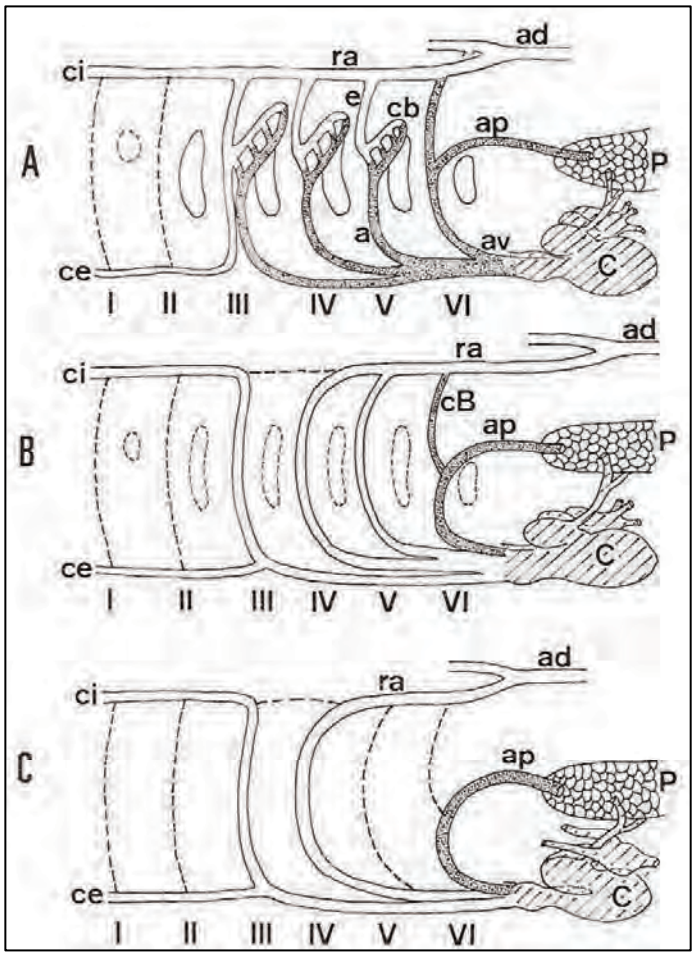


Figure 8. Evolution des arcs aortiques (I-VI) lors de la métamorphose. A. Larve d'Urodèle. B. Urodèle métamorphosé. C. Anoure métamorphosé. a, artère branchiale afférente ; ad, aorte dorsale, ap, artère pulmonaire ; av, aorte ventrale ; c, cœur ; cb, capillaires branchiaux ; CB, canal de Botal (canal artériel) ; ce, carotide externe, ci, carotide interne, e, artère branchiale efférente ; P, poumon ; ra, racine aortique. (D'après A. BEAUMONT et P. CASSIER, 1972).

b. Système veineux

Au début de la vie larvaire, quand le pronéphros est fonctionnel et le mésonéphros en cours de différenciation, il est fait de 4 composants : le système porte hépatique, le système des veines cardinales, le système des veines latérales et le système pulmonaire. L'évolution de ces systèmes veineux est complexe, comportant de nombreuses morts cellulaires. La figure 9 illustre cette évolution.

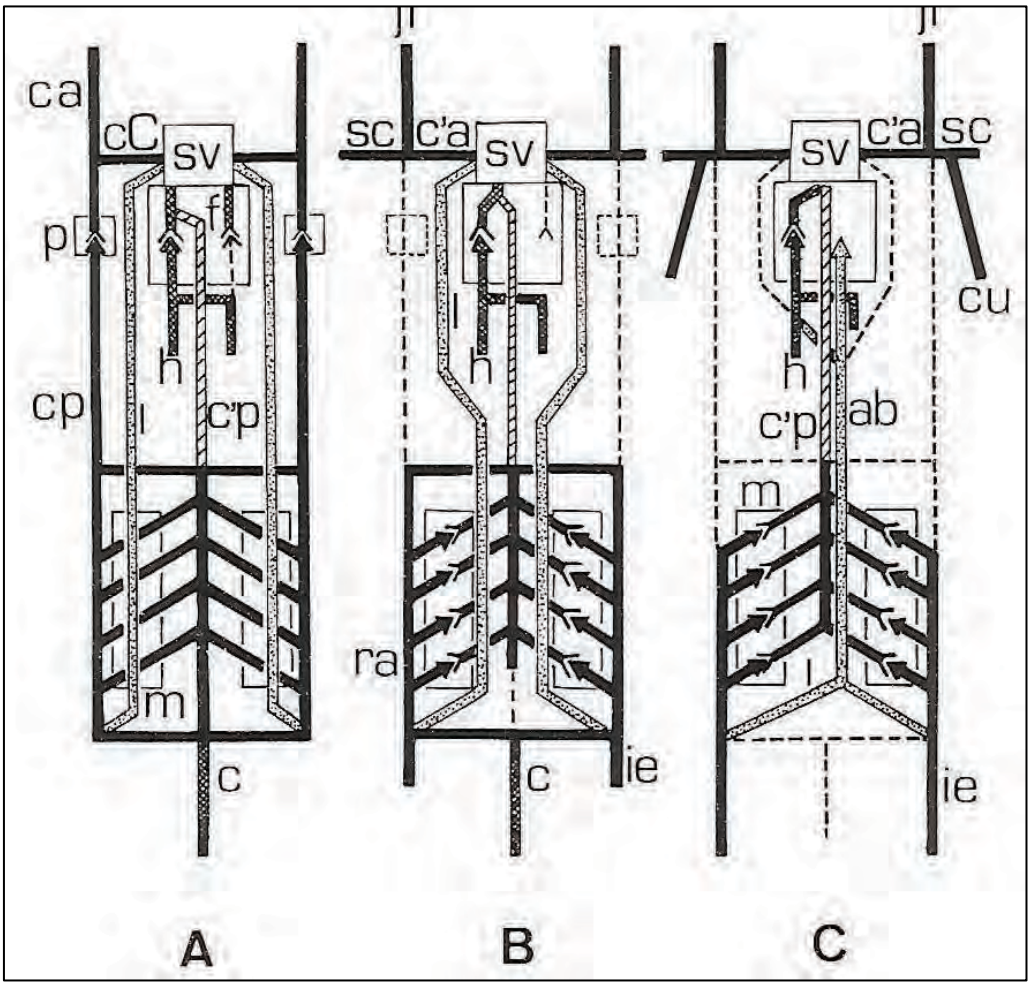


Figure 9. Evolution du système veineux chez la Grenouille. A. Début de la vie larvaire. B. Milieu de la vie larvaire. C. Adulte. ab, veine abdominale ; c, veine caudale ; ca, veine cardinale antérieure ; c'a, veine cave antérieure ; cC, canal de Cuvier ; cp, veine cardinale postérieure ; c'p, vaine cave postérieure ; cu, veine cutanée ; f, foie ; h, veine porte hépatique ; ie, veine iliaque externe ; ji, veine jugulaire interne ; l, veine latérale ; m, mésonéphros ; p , pronéphros ; ra, veine rénale afférente ; sc, veine sous-clavière ; sv, sinus veineux. Système des veines vitellines en quadrillé ; système des venines cardinales en noir ; systèle des veines latérales (abdominale) en pointillés ; veine cave postérieure en hachuré. (D'après A. BEAUMONT et P. CASSIER, 1972).

4. Globules rouges et hémoglobines

L'apparition d'une nouvelle population de globules rouges à la métamorphose est un fait acquis mais l'existence d'une seule lignée ou de deux lignées différentes est largement discutée. Dans l'hypothèse de deux lignées, des cellules souches fournissent chez la larve en prémétamorphose une première lignée de globules à hémoglobine larvaire. Lors de la métamorphose, des cellules souches vraisemblablement identiques aux précédentes donnent une seconde lignée de nouveaux globules rouges où seules les hémoglobines adultes sont synthétisées. L'apparition de cette lignée de globules rouges adultes s'accompagne d'une élimination de la lignée de globules larvaires.

5. Tube digestif et glandes annexes

Ils subissent d'importantes transformations au cours de la métamorphose, spécialement chez les Anoures en prélude à une modification du régime alimentaire. L'animal larvaire cesse d'être insectivore, herbivore ou détritivore pour devenir carnivore ou insectivore.

La **région pharyngienne** est perforée sur son plancher par trois paires de fentes branchiales (fentes 2 à 4). La surface dorsale des 4 paires d'arcs branchiaux les séparant est recouverte par un épithélium rugueux, soulevé en crêtes au tracé labyrinthique séparées par un réseau d'étroites cavités formant les **filtres branchiaux.** Ils interviennent dans la filtration de l'eau qui irrigue les branchies et à la rétention des particules alimentaires en suspension. À la métamorphose, la fermeture des fentes branchiales entraine sa cessation d'activité et sa disparition, prélude à la disparition de la microphagie.

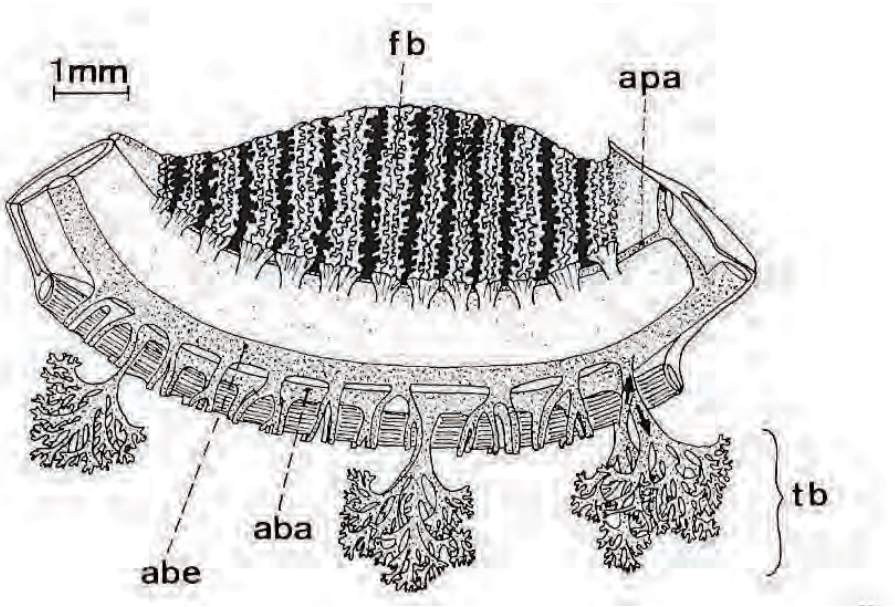


Figure 10. Arc branchial d'un têtard d' Anoure (*Pelobates fuscus*). aba, artère branchiale afférente ; abe, artère branchiale efférente ; apa, artère pharyngienne afférente ; fb, filament branchial ; tb, touffe branchiale. (D'après F.E. SCHULZE, 1892, *in* N. GRADWELL, 1972).

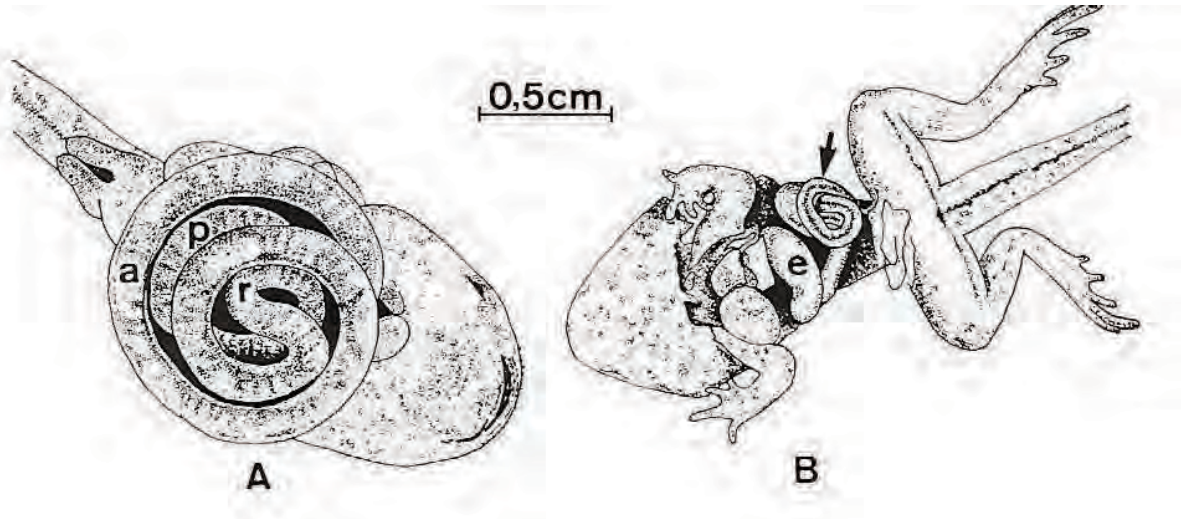


Figure 11. Intestin de larves de *Discoglossus pictus.* A. Prémétamorphose. Un point de rebroussement (r) sépare les spires de l'intestin antérieur (a), tournant en sens inverse des aiguilles d'un montre, et les spires de l'intestin postérieur (p) tournant dans le même sens. B. Climax. L'intestin diminue considérablement de volume (flèche), tandis qu'une poche stomacale apparaît (e). (D'après des photographies de J. HOURDRY et M. DAUÇA, 1977).

La **région** gastrique non différenciée de la larve se dilate en un véritable **estomac** et un épithélium oesophagien est remplacé par un épithélium gastrique.

L'intestin constitue la plus grande partie du tube digestif. Il se compose de deux séries de spires tournant en sens inverse et séparées par un point de rebroussement. Au cours de la métamorphose il diminue de longueur et de diamètre et se déspiralise. L'épithélium larvaire dégénère avec l'apparition de nombreux lysosomes de deux types : des vacuoles autophagiques séquestrant des organites (mitochondries, ribosomes ...) en cours d'altération et des corps résiduels, termes de l'évolution des précédentes voies d'altération. Il est remplacé par un épithélium intestinal adulte. Les débris des épithéliocytes primaires sont libérés dans la lumière intestinale après ouverture de la membrane plasmique apicale.

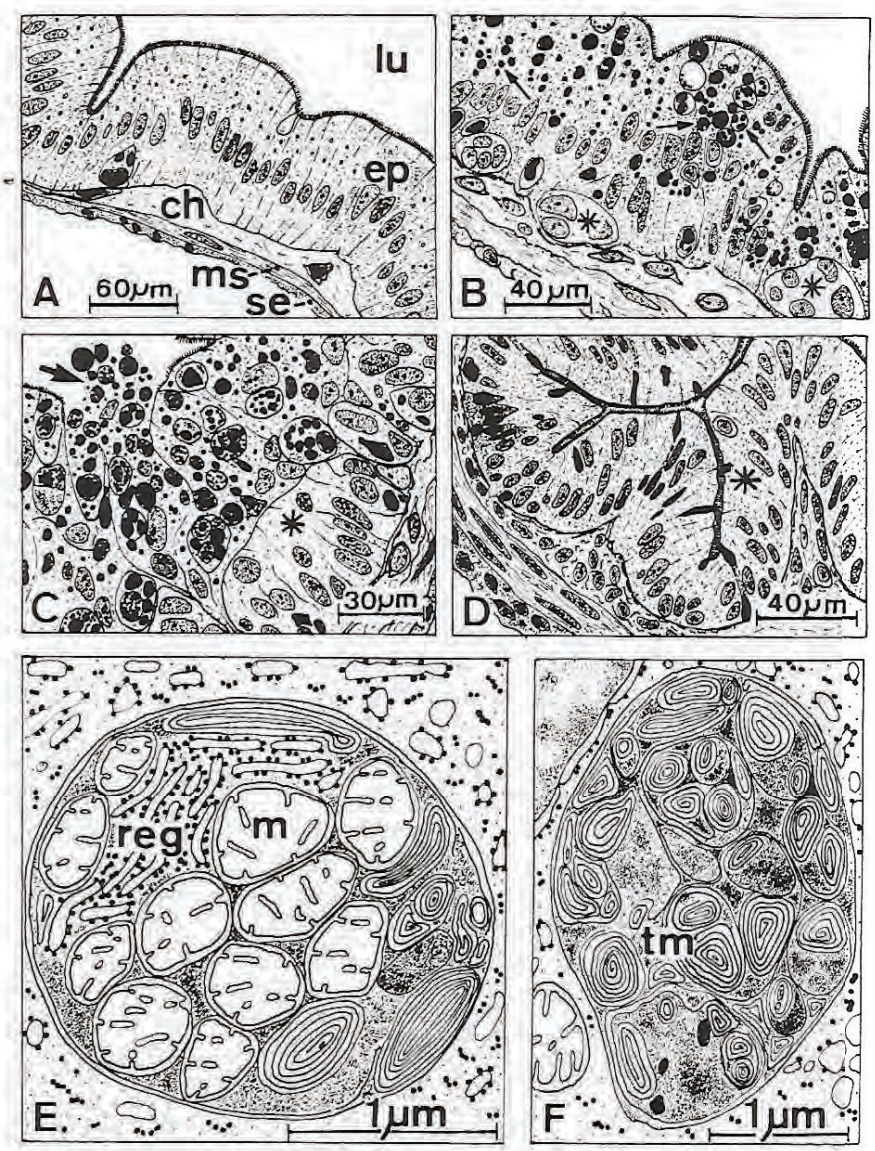


Figure 12. Intestin de têtards de *Discoglossus pictus*. A-D. Micrographies photoniques. A. Prémétamorphose. B. Début du climax. Des lysosomes (flèches) apparaissent dans l'épithélium primaire, sous lequel des cellules embryonnaires se multiplient (astérisques). C. Milieu du climax. L'épithélium primaire en dégénérescence est évacué dans la mulière intestinale (flèche), cependant que les cellules des ilôts sous-épithéliaux prolifèrent (astérisque). D. Fin du climax. Epithélium secondaire villeux (astérisque). E et F. Micrographies électroniques. E. Début du climax. Vacuole autophagique de l'épithélium primaire. F. Début du climax. Corps résiduel présent dans lce même épithélium. ch, chorion; rp, épithélium primaire; lu, lumière intestinale; m, mitochondrie; ms, musculeuse; reg, réticulum endoplasmique granulaire; se, séreuse; tm, tourbillon membranaire. (D'après des micrographies de J. HOURDRY, 1971a et b).



Figure 13. Epithélium intestinal primaire de têtard de *Discoglossus pictus*, lors du climax. Parmi les organites ségrégés dans cette grande vacuole autophagique, on reconnaît plusieurs corps résiduels issus du cytoplasme voisin (1-6). m, mitochondrie; tm, tourbillon membranaire ; (D'après une micrographie électronique de J. HOURDRY, 1971b).

Le pancréas larvaire subit une importante diminution de taille de l'ordre de 80% à la métamorphose, imputable à une dégénérescence qui affecte une grande partie du tissu exocrine. L'altération des cellules se fait soit par autophagie, soit par **apoptose** (fragmentation en éléments de taille variée sans que les organites perdent apparemment leur intégrité) et sans intervention de lysosomes.

Les cellules altérées sont éliminées selon trois grandes modalités :

- rejet dans la lumière des canaux pancréatiques après fragmentation ou non,
- rejet dans les capillaires sanguins où elles seront phagocytées,
- enfin la plupart sont phagocytées sur place. Les unes par des cellules voisines non spécialisées qui déversent le contenu de leurs volumineuses vacuoles hétérophagiques dans les canaux pancréatiques. Les autres par des cellules spécialisées qui paraissent constituer une population hétérogène de macrophages vrais issus de monocytes du sang et de cellules mésenchymateuses ayant acquis secondairement leur fonction phagocytaire.

6. Le système nerveux central (encéphale et moelle épinière)

Il est peu modifié au cours de la métamorphose. Deux types de neurones géants larvaires disparaissent car ils contrôlent la nage. La paire de **neurones de Mauthner** a son corps cellulaire situé dans le cerveau postérieur (métencéphale). Leurs axones, longs et de grand diamètre, empruntent le trajet de la moelle épinière puis s'arborisent dans la musculature du tronc et de la queue. A la métamorphose ils disparaissent avec la queue. Chez les Urodèles dont la queue persiste après la métamorphose, aucun signe de dégénérescence n'est remarqué dans ces neurones. **Les neurones de Rohon-Beard** (250 environ) sont situés dans la moelle épinière. Ils interviennent dans la nage et la sensibilité tactile du tronc. Ils commencent à dégénérer peu avant la métamorphose et ont pratiquement disparu au climax.

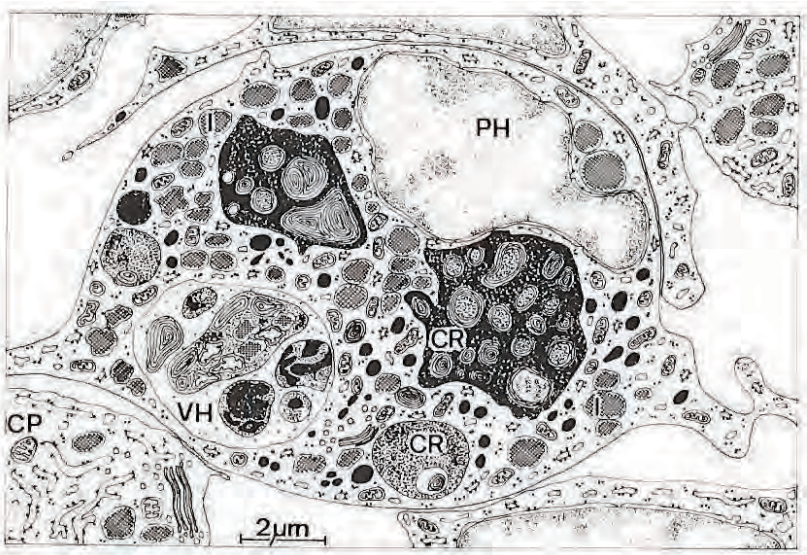


Figure 14. Dégénérescence partielle du pancréas d'*Alytes obstetricans* au cours de la métamorphose : phagovyte (PH) d'origine mésenchymateuse contenant une volumineuse vacuole hétérophagique (VH) et des formes résiduelles denses et/ou riches en tourbillons membranaires (CR). CP, cellules pancréatique ; L, gouttelette mipidique (D'après une micrographie électronique inédite de A. BEAUMONT).

7. Le système latéral

Caractéristique des Vertébrés inférieurs aquatiques, il est constitué par un ensemble de récepteurs cutanés, les **neuromastes**. Chez les Amphibiens, son existence et son développement sont liés au degré de dépendance vis à vis du milieu aquatique. Il est présent chez toutes les larves. Les neuromastes sont alors superficiels et ne se localisent jamais dans des canaux épidermiques comme chez les Poissons. Ils disparaissent à la métamorphose si l'espèce gagne le milieu terrestre (cas général) mais persistent si l'adulte reste en milieu aquatique (Xénope).

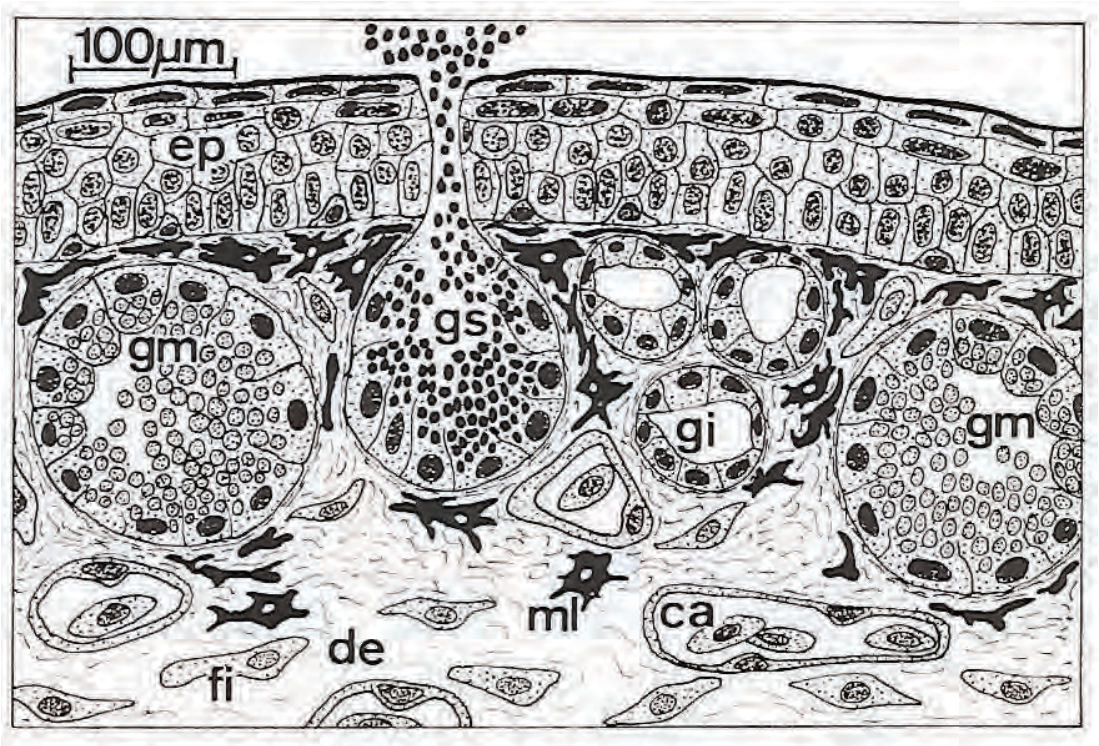


Figure 15. Tégument d'*Alytes obstetricans* en fin de climax. ca, capillaire sanguin ; de, derme ; ep, épiderme ; fi, fibroblaste ; gi, glande immature ; gm, glande muqueuse ; gs, glande séreuse ; ml, mélaninophore. (D'après une micrographie photonique inéfite de G. VOLLE).

8. La peau

L'épiderme larvaire des Anoures comprend 2 à 3 couches de cellules cubiques entre lesquelles s'intercalent quelques cellules à mucus. A la métamorphose, l'épiderme droit du repli operculaire se perce par autolyse par l'activité d'hydrolases lysosomiques au niveau de l'émergence du membre antérieur droit. Les débris sont ensuite absorbés par des phagocytes (fibroblastes différenciés). Le membre antérieur gauche traverse l 'ouverture du spiracle, les cellules épidermiques à mucus dégénèrent.

9. Gonades

Le blastème gonadique est à l'origine des cellules somatiques des gonades (cellules de Sertoli du testicule, cellules folliculaires de l'ovaire). Son origine n'est toujours pas résolue. Une hypothèse a pris naissance dans la seconde moitié du XXème siècle après que Witschi (1931) eût formulé sa conception dualiste de la structure de l'ébauche des gonades chez les Amphibiens et ait proposé une interprétation simple et attrayante de sa différenciation. Les gonades seraient composées de deux tissus juxtaposés : le **cortex** dérivé de l'épithélium coelomique et la **médulla** issue du blastème du mésonéphros. Chez le **mâle** le cortex régresse et disparaît et la médulla colonisée par les cellules germinales se différencie en testicule. Chez la **femelle** le cortex conserve les cellules germinales et se différencie en ovaire tandis que la médulla régresse et disparaît.

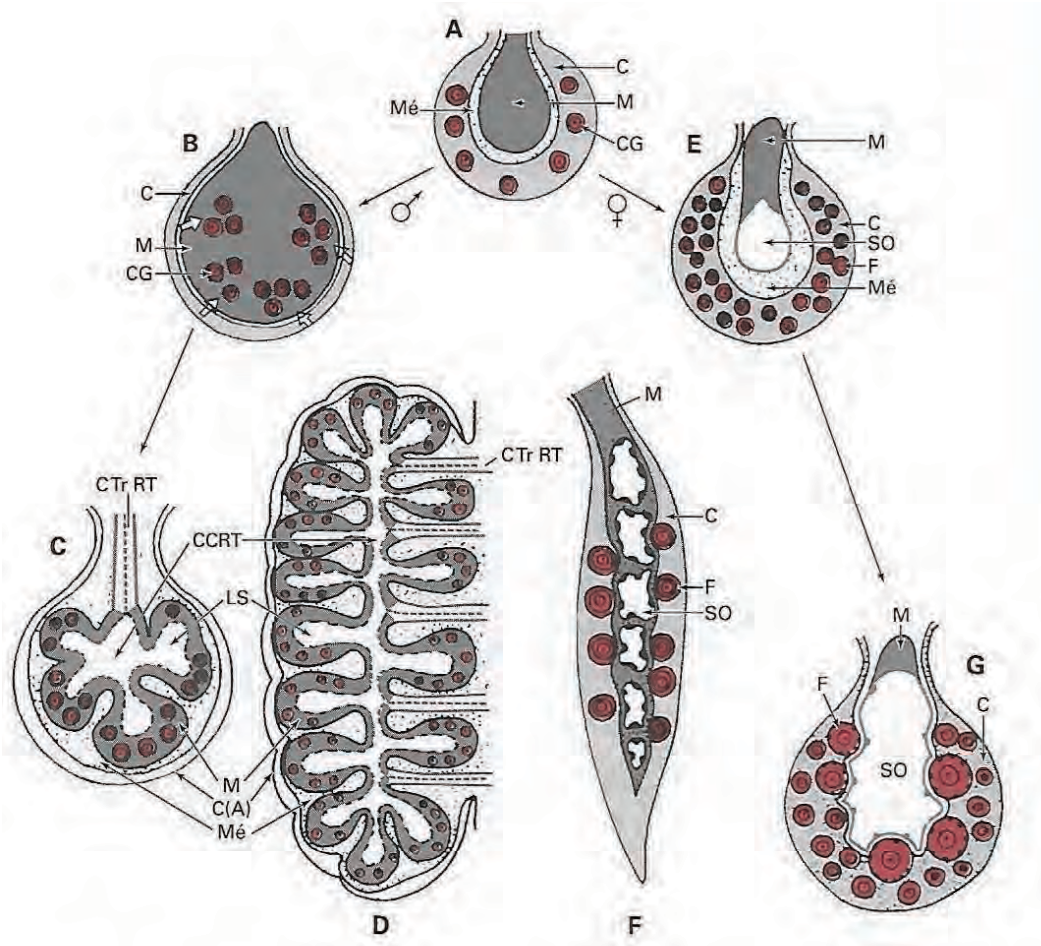


Figure 16. La différenciation gonadique (Amphibiens : *Rana sylvatica*) : blastème d'origine mixte sécrégé en cortex et médulla (d 'après WITSCHI). A : ébauche indifférenciée. B-D : Différenciation testiculaire (testicule cystique). E-G : Différenciation ovarienne (ovaire creux). A, B, C, E, G : coupes transversales ; D, F : coupes longitudinales. A : albiginée ; C : Cortex ; CCRT, C Tr RT : canal central, canal transversal du *rete testis* ; CG : cellule germinale (en rouge) ; F : Follicule ; LS : Lobule séminifère ; M : Médulla ; Mé : Mésenchyme ; SO : Sac ovarien.

10. Pigments visuels

Chez les Amphibiens, deux pigments visuels sont présents dans les segments externes des bâtonnets : la rhodopsine (pourpre rétinien) et la porphyropsine. Ces deux pigments possèdent la même apoprotéine mais diffèrent par leur groupement prosthétique. Leur distribution est modifiée à la métamorphose au moment du changement d'habitat. Les bâtonnets des têtards d'Anoures contiennent plutôt de la porphyrhopsine. La rhodopsine est absente chez *Rana pipiens* mais son pourcentage atteint 25% chez *Rana catesbeiana* et 40% chez *Rana temporaria.* Elle constitue même le seul pigment chez *Bufo boreas* Après la métamorphose et le passage au milieu terrestre, la rhodopsine est le pigment visuel exclusif ou presque des bâtonnets de nombreuses espèces d'Anoures. *Xenopus* est l'une des rares exceptions, puisque les bâtonnets des animaux métamorphosés contiennent seulement de la porphyropsine. Cette observation est à rapprocher du fait que le Xénope peut vivre en milieu aquatique après la métamorphose.

On sait depuis GUDERNACHT (1912) que la métamorphose des Amphibiens est provoquée par une élévation de la concentration des hormones thyroïdiennes circulantes, imputables à un accroissement d'activité de la thyroïde.

B. **Les deux métamorphoses des Anguilles**

Les Anguilles sont des Poissons osseux du grand groupe des Téléostéens. On en connait une vingtaine d'espèces réparties, dans tous les océans du globe. L'Océan atlantique se distingue par la présence de seulement deux espèces : l'Anguille européenne (*Anguilla anguilla*) et l'Anguille américaine (*Anguilla rostrata)* dont les aires de ponte sont situées dans la mer des Sargasses (NE des Antilles, des Açores à l'Est aux Bahamas à l'ouest, en gros le triangle des Bermudes), une mer pratiquement sans plancton mais recouverte d'îlots d'algues rouges. Ces aires de ponte sont très proches, voire même superposées. Nous prendrons comme exemple l'Anguille européenne *Anguilla anguilla.* Elle a une aire de naissance dans la mer des Sargasses, et une aire d'engraissement dans les eaux douces continentales atlantiques européennes (lacs, étangs, petits fleuves côtiers, vasières …). Puis elle retourne à la zone de naissance pour une nouvelle reproduction soit un parcours de 2 fois 6 000 km, aller et retour. Son activité est nocturne. La biologie et la physiologie des larves sont surprenantes et demeurent une énigme pour les biologistes. Leur mode de vie pélagique, leur alimentation sujette à discussion, parce que mal connue, et leurs métamorphoses ne cessent d'intriguer les biologistes. D'autre part les différences morphologiques entre la larve et l'adulte sont telles que certaines espèces n'ont pas encore d'adulte reconnu. L'anguille a sans doute été appréciée de tout temps pour la qualité de sa chair et la relative facilité de sa pêche. Aujourd'hui encore elle est associée à une fête gastronomique. Deux espèces font l'objet d'une exploitation importante : l'anguille européenne et l'anguille japonaise. Au début des années 1990 la consommation annuelle mondiale était d'environ 150 000 tonnes, et au début du siècle elle était de 230 000 tonnes. La pêche étant nettement insuffisante pour couvrir les besoins d'une consommation croissante, il devint nécessaire d'envisager la domestication des élevages surveillés (que les animaux y viennent naturellement ou qu'ils y soient transportés après la pêche) pour éviter les aléas de celle-ci. Il est en effet facile de conserver des anguilles ou des civelles dans des plans d'eau. Elles s'y nourrissent et y grandissent.

Si l'anguille est connue depuis Aristote (350 ans avant J.C.) sa forme larvaire, le leptocéphale, ne l'est que depuis 1905, et on a découvert récemment qu'il était précédé par un ***préleptocéphale*** jamais pêché en mer des Sargasses mais observé plus récemment et uniquement dans les élevages artificiels. Il possède déjà le corps en feuille de saule du leptocéphale et sa transparence qui, en laboratoire à 20°C, se produit quelques deux semaines après la naissance. On ne connait guère que les changements de forme et de structure : la tendance à la disparition du sac vitellin et la pigmentation des yeux et de la nageoire caudale.

1. Première métamorphose: du leptocéphale en civelle

Pêchés en plein océan, et non sur les côtes, et très fragiles, il est très difficile de conserver les leptocéphales en aquarium. On ne dispose donc que d'un laps de temps relativement court après la

pêche pour les étudier. La plus grande partie des observations a donc été faite sur des animaux morts et conservés.

La métamorphose se fait à des distances très variables des côtes (jusque 300 km) ce qui fait qu'arrivent sur les côtes de jeunes civelles ou des leptocéphales âgés.

La taille moyenne la plus commune varie entre 50 et 100 mm pour un poids de1 kg. La progression des animaux se fait selon un long cordon pouvant atteindre 1 km. Cette arrivée massive sur les côtes atlantiques fait la fortune des pêcheurs et des restaurateurs des Féroe à la Méditerranée et le Maroc étant donné le prix des civelles (jusqu'à 5000 euros le kg au Japon, le plus gros consommateur au monde). Les déplacements des civelles se font soit par entrainement par le courant du Gulf Stream, soit par les nageoires dorsale, caudale et anale en continuité. Les leptocéphales n'ont ni hématies ni hémoglobine. L'organisation structurale des yeux est remarquable et en relation avec le mode de vie pélagique de ces larves. La couche photoréceptrice de la rétine est entièrement constituée de bâtonnets riches en chrysopsine. On en déduit que la vision est essentiellement nocturne. La denture est typique et comporte des dents longues et pointues au nombre de 1 à 3 par demi-mâchoire. Celles-ci peuvent se désolidariser partiellement, provoquant une large ouverture buccale qui permet l'ingestion de proies de grande taille. Une fois la métamorphose amorcée, les dents régressent. La stratégie de croissance des larves est différente de celle des autres Téléostéens. Elle consiste en une phase de croissance larvaire de prémétamorphose longue, suivie d'une rapide métamorphose (4 semaines) pendant laquelle la larve rétrécit et perd beaucoup de poids.

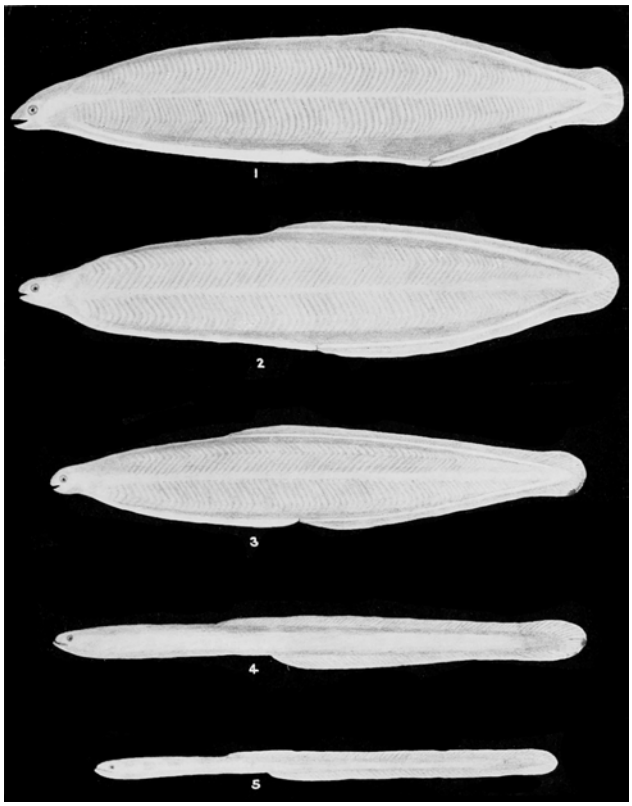


Figure 17. Du leptocéphale à la civelle (Source Wikipédia).

La métamorphose porte aussi sur la composition ionique et biochimique des larves, leur tolérance à la salinité, leur consommation d'oxygène et leur métabolisme général va changer radicalement. Elles abandonnent une forme pour en acquérir une définive, celle cylindrique de l'adulte. C'est un processus complexe concentré sur une période courte, contrôlé par des facteurs internes et ordonnancé par des facteurs environnementaux. La larve diminue de taille (-2 à -6,4 %) et surtout perd du poids (-32 à -64%) par perte d'eau. Au niveau des yeux les cônes apparaissent et les

pigments rétiniens changent. La chrysopsine est remplacée par de la rhodopsine associée à de la porphyropsine. Ces changements montrent le passage à un nouveau mode de vie : de pélagique à benthique. La vessie gazeuse apparait au terme de la migration de colonisation des eaux continentales. Les dents larvaires fines et pointues disparaissent au profit de «bourgeons» correspondant aux dents adultes. Selon certains auteurs, la métamorphose est accompagnée d'un jeûne prolongé pendant lequel le tube digestif est particulièrement remanié. En effet le leptocéphale devient une civelle carnivore se nourissant de proies benthiques. La durée de cette migration supposée durer 3 ans ne serait que de 1 an selon des études récentes.

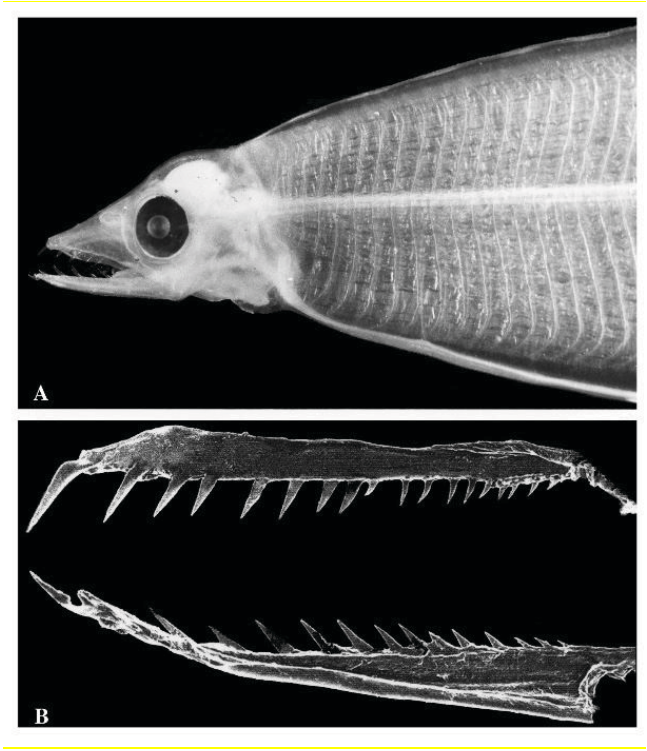


Figure 18. Larve leptocéphale d'*Anguilla anguilla*. A : Région antérieure. La transparence laisse entrevoir l'anatomie (encéphale, corde en position centrale et tube digestif en position ventrale) ; B : détails de la denture – dents longues et pointues. (Photos R. LECOMTE-FINIGER).

2. 2ème métamorphose : des Anguilles jaunes aux Anguilles argentées

Quelle brutale transformation pour ces civelles (qui ont traversé l'Atlantique, ont bravé tant de dangers, perdu en route tant de congénères) que de se trouver dans un milieu comparativement si tranquille consacré à à manger et à grandir, pendant quelques 7 ans pour les mâles et 12 ans pour les femelles, avec de grandes variations individuelles. Ce sont les seuls moments sédentaires de leur vie entre deux aventures océaniques extraordinaires.

La métamorphose consiste en une série de modifications qui se mettent en place progressivement au cours des derniers mois de la vie continentale et ont pour formalité une préparation adaptative à la vie marine au cours de la migration transatlantique de retour vers l'aire de ponte. Ces transformations organiques dépendent plus de la taille que de l'âge absolu des Anguilles. Il existe un dimorphisme sexuel, les mâles devenant argentés à des tailles de 35 à 42 cm et les femelles entre 45 et 55 cm. Ces tailles correspondent à des âges très variés, de l'ordre de 2,5 à 5 ans pour les mâles et 3 à 12 ans pour les femelles qui atteignent une taille de 1 m. Ces transformations peuvent être interprétées comme des caractères sexuels secondaires. Le mucus cutané contient une phéromone et une grande quantité d'acides aminés susceptibles d'exercer un rôle attractif pour les mâles lors de la reproduction. Enfin on assiste à un **changement de pigmentation** : acquisition d'une livrée argentée. Le dos s'assombrit par concentration et la région ventrale prend une teinte argentée par disparition des xanthophores et développement des guanophores riches en purines distribués dans la couche externe du derme.

Le volume de la **musculature** s'accroit de 5 % (Anguilles jaunes) à 13% (Anguilles argentées). Par ailleurs diverses modifications métaboliques se produisent parallèlement : augmentation des réserves énergétiques par accumulation de graisses de l'ordre de 27 à 29% localisées dans l'hypoderme et surtout dans la musculature. Ces transformations à la fois structurales (potentiel musculaire) et métaboliques (réserves énergétiques) sont corrélées à un accroissement de l'activité natatoire lors de la migration catadrome et du voyage transatlantique (de l'ordre de 6000 km).

Les modifications de l'**appareil digestif** sont considérables. En effet l'Anguille argentée cesse de se nourrir en fin de vie continentale et demeure soumise à un jeûne strict durant toute la migration. En 12 semaines environ, l'intestin se raccourcit et subit une atrophie. Cette dégénérescence ne semble toutefois pas définitive. Le foie subit de profondes modifications structurales et métaboliques. Le taux de lipides augmente considérablement chez les Anguilles argentées alors que le glycogène constitue la forme de stockage de l'énergie chez les Anguilles jaunes. L'accumulation intra hépatique de réserves lipidiques chez les Anguilles argentées peut être considérée comme préparatoire à l'acquisition de la maturation gonadique et en particulier de la vitellogenèse des femelles.

La **vessie gazeuse** subit d'importants remaniements structuraux. Le réseau capillaire (*rete mirabile*) se développe par augmentation du nombre (x2,5) et du diamètre (x1,5) des capillaires sanguins. L'efficacité du système vasculaire à contre-courant favorise une intensification des échanges gazeux (x3,4). Parallèlement d'ailleurs, la quantité de guanine tapissant la paroi viscérale de la vessie s'accroit considérablement (x5) conduisant à une réduction des pertes par diffusion gazeuse. De telles conditions permettent le maintien d'une pression hydrostatique constante chez les Anguilles argentées et correspondent donc à une adaptation à la vie marine à assez grande profondeur (600 à 700 m) ce qui est la valeur estimée par les spécialistes.

Le passage de l'eau douce à l'eau de mer correspond à un rééquilibrage osmotique progressif qui débute en milieu continental. Il consiste en une perte d'eau par voie **branchiale** compensée par une augmentation de la perméabilité intestinale. La quantité d'ions Cl^- dans le sang s'accroit parallèlement à l'augmentation (x2) du nombre des cellules à chlorures (ionocytes) des branchies. Ces cellules interviennent dans l'élimination des ions Cl^- en milieu marin et leur mise en place en eau douce traduit une vérirable préadaptation au changement de milieu (osmorégulation). L'adaptation à l'eau de mer s'accompagne également d'une activation endocrine à la fois hypophysaire (ACTH et prolactine), thyroïdienne (T3 et T4) et interrénale (cortico-stéroïdes). Ces modifications auraient une fonction « dynamogène » au niveau de la mobilisation énergétique (T3, T4), de l'osmorégulation branchiale et intestinale et de la défense contre la déminéralisation (cortisol).

On observe un accroissement général des **organes sensoriels**. La ligne latérale devient plus visible en relation avec un accroissement de l'activité natatoire en profondeur. Les yeux sont profonds. Le nombre de cellules à bâtonnets double tandis que celui des cônes diminue. Un changement de nature des pigments rétiniens (porphyropsine et rhodopsine chez les Anguilles jaunes et cyanopsine chez les Anguilles argentées) va permettre à l'Anguille argentée d'adapter sa vision à la faible obscurité des grandes profondeurs. Si l'épithélium olfactif présente des zones en dégénérescence, celles-ci ne concerneraient que les récepteurs liés à la détection de la nourriture, ceux relatifs à l'orientation et à la reconnaissance intraspécifique étant conservés.

Les changements au niveau des **gonades** sont limités, l'Anguille demeurant sexuellement immature. Le déblocage du développement des gonades et le déclenchement de la puberté sont favorisés par une immersion à grande profondeur (450 m). L'élévation de la pression hydrostatique provoquerait une libération de gonadolibérine'(GnRH), une libération d'hormone gonadotrope hypophysaire (GTH) dans le sérum et par suite l'augmentation du rapport gonadosomatique (RGS) de 1,56 à 2,8.

De nombreux **facteurs externes** (température, débit de l'eau, phases de la lune) exercent un rôle dans le déclenchement de la migration catadrome de l'Anguille argentée. C'est au cours de l'automne que les Anguilles argentées quittent les eaux continentales pour rejoindre la mer, les mâles quelques semaines avant les femelles.

L'influence des phases de la lune, de la pression atmosphérique, la nébulosité, la force et la direction des vents, les précipitations sont discutées mais ne permettent pas de dégager un concept d'un seul stimulus essentiel capable d'influencer la migration catadrome dans les eaux continentales.

3. Retour en mer des Sargasses : migration catadrome

L'orientation, la direction et la profondeur des migrations des Anguilles argentées sur le plateau continental ont fait l'objet d'études récentes. Les expériences sont cependant réduites en nombre et montrent des variations individuelles de comportement qui peuvent s'expliquer par des phénomènes de stress. De plus, le suivi est limité à quelques jours, les signaux acoustiques n'étant plus détectés dès que les Anguilles gagnent les profondeurs. Dans le golfe de Gascogne, les Anguilles prennent une direction Ouest (288°W) proche de la direction de la mer des Sargasses (250°W). Ces Anguilles nagent à une vitesse de 0,6 m/s et à plus grande profondeur le jour (344 m) que la nuit (196 m). Leur activité motrice s'accroit juste après le coucher du soleil et ralentit à l'aube. Compte tenu de la très grande rareté des captures d'Anguilles argentées en mer, de nombeuses questions restent sans réponse, en particulier celles relatives à la nature et au rôle des facteurs contrôlant la navigation transatlantique. L'existence de récepteurs sensibles à la pression hydrostatique, de magnétorécepteurs et de thermorécepteurs a été avancée. La durée du voyage transatlantique est estimée à 5-6 mois, temps nécessaire pour effectuer le trajet jusqu'à la mer des Sargasses et aussi pour obtenir le dévelopement complet des gonades.

Une fois revenues dans leur aire de reproduction de la mer des Sargasses, que deviennent les Anguilles ? Mystère... Vraisemblablement pour s'y reproduire. et assurer la pérennité de l'espèce. Mais alors pourquoi n'avoir jamais observé ou pêché d'anguilles sexuellement mûres dans l'aire de ponte des Sargasses ? Mystère....

II. MORT CELLULAIRE DANS UN ORGANE AU COURS DE L'ORGANOGENÈSE D'UN VERTÉBRÉ

A. Le rein

Contrairement à tous les autres organes qui, chez les Vertébrés à développement direct, sont mis en place définitivement au cours de l'organogenèse et assurent leurs fonctions pendant toute la vie de l'animal (intestin, foie, pancréas, poumons, ...), le rein constitue une remarquable exception. La néphrogenèse ne s'y fait pas de façon continue, mais par étapes successives dans le temps et dans l'espace, de telle sorte que 2 (Anamniotes) ou 3 structures rénales (Amniotes) se succèdent avec disparition de la structure précédente.

1. Un premier rein antérieur (région cardiaque), le **pronéphros** est présent chez tous les Vertébrés mais n'est totalement différencié et fonctionnel que chez les larves d'Anamniotes qui ont une vie libre en début de développement (Lamproie et certains Poissons, Amphibiens). Il est donc absent chez les Vertébrés adultes qui utilisent soit un mésonéphros (Anamniotes), soit un mésonéphros puis un métanéphros (Amniotes). Composé d'un petit nombre de néphrons (1 à 5) son uretère est le canal de Wolff, uretère du pronéphros. Chez la plupart des Vertébrés le pronéphros dégénère et disparaît chez l'adulte (au bout de 2 ans chez la Lamproie, 11 semaines chez la truite et à la fin de la vie larvaire chez les Amphibiens).

2. La néphrogenèse reprend après une pause en arrière du pronéphros chez tous les Vertébrés et édifie un second rein ou **mésonéphros** qui est le rein définitif des Anamniotes. Chez les Amniotes femelles, il disparaît à peu près totalement à la naissance ainsi que son uretère, le canal de Wolff. Chez les mâles subsistent quelques mésonéphrons entrés en connexion précoce avec le testicule par les canaux du rete .

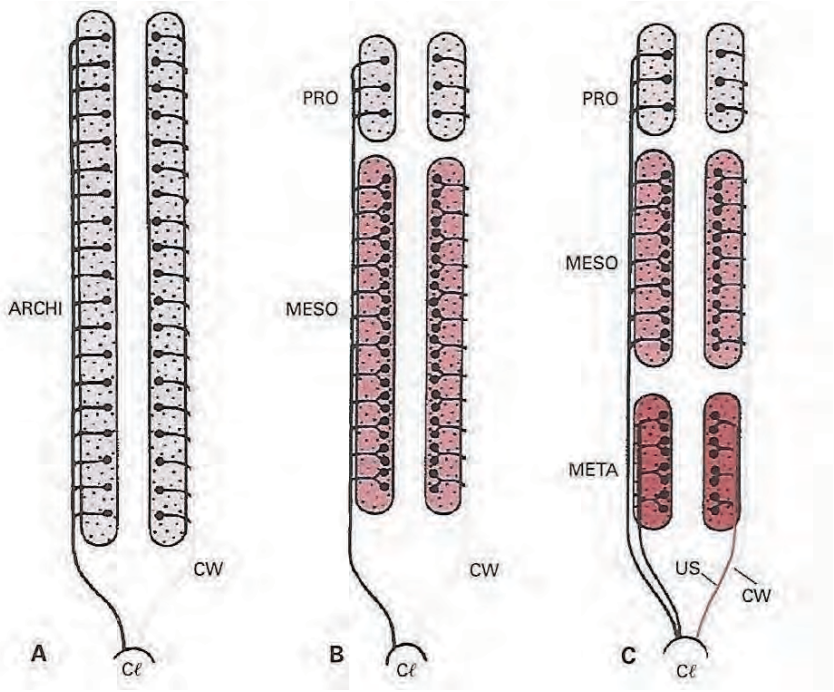


Figure 19. Les structures rénales successives. A : Archinéphros théorique (ARCHI) à néphrons segmentaires collectés par le canal de Wolff (CW). B. Néphrogenèse en deux étapes (Anamniotes) : pronéphros éphémère antérieur (PRO) séparé du mésonéphros définitif (MESO) par une région dianéphrétique sans néphrons. C. Néphrogenèse en trois étapes (Amniotes) : au mésonéphros transitoire succède un metanéphros définitif (META) dont le canal collecteur est un uretère secondaire (US) distinct du canal de Wolff. Cl : cloaque.

3. Le **métanéphros** ne se différencie que chez les Amniotes (il est donc absent chez les Amphibiens) où il succède au mésonéphros et constitue le rein fonctionnel de l'adulte. Son activité commence toujours avant la naissance (entre les neuvième et douzième semaines de gestation chez l'homme). Il ne subit pas de mort cellulaire.

B. Cellules germinales

1. Mâles

Chez le Rat, 1/3 des gonocytes meurent dans les 4 premiers jours après la naissance, la moitié à la fin de la première semaine.

2. Femelles

Grande fragilité des ovocytes en méiose : 60% meurent pendant les 4 derniers mois de la gestation chez la femme. Leur nombre passe de 78.000 chez le Rat dix sept jours et demi après la fécondation à 27.000 deux jours après la naissance. Trois vagues de nécrose au cours de la prophase de la méïose : stade leptotène (17,5 jours après la fécondation), stade pachytène (20,5 jours - 2 jours post partum), stade diplotène (2 jours post partum).

C. Système nerveux

1. Encéphale

a. Noyaux moteurs

Le noyau trochléaire a été spécialement étudié chez l'embryon de Poulet et de Hamster. Chez l'embryon de Poulet, le nombre de neurones passe de 1.400 par ganglion au 9ème jour d'incubation à 700 au 17ème jour et à 5.600 à l'éclosion. Chez le Hamster il passe de 2 260 au 10éme jour de gestation à 3.000 au 12éme jour, 2.100 au 15éme et 1.700 à la naissance.

b. Noyaux viscéraux

Entre 3,5 jours et 4,5 jours d'incubation d'embryon de Poulet, au moins les 2/3 dégénèrent. La même régression est observée dans les noyaux viscéro-moteurs cervicaux de l'embryon de Poulet.

2. Moelle épiniére

a. Motoneurones

Chez les Amphibiens (Xénope) le nombre de neurones par corne ventrale régresse de 34.000 chez une larve à mi-vie à 1.200 à la métamorphose. Chez l'embryon de Poulet, il passe de 20.000 dans un cordon moteur latéral à 12.000.

b. Ganglions spinaux

Les 2/3 des neurones meurent à la métamorphose.

c. Noyaux viscéraux

Entre 3,5 jours et 4,5 jours d'incubation au moins les 2/3 de la population neuronale dégénèrent en 24 heures, soit entre 20 000 et 40 000.

La signification de la mort de ces neurones cérébraux et médullaires n'est pas connue. Elle pourrait, chez les Amphibiens, réguler le nombre de neurones en éliminant ceux dont les fibres n'établissent pas de connexions périphériques.

D. Creusement de cavités ou de lumières

1. Creusement articulaire des diarthroses

Au début de leur développement les articulations embryonnaires ne possèdent pas de cavité articulaire. Les segments squelettiques sont réunis au niveau des jointures par un tissu plein. Elles ont donc les caractères de véritables synarthroses comme les articulations des os du crâne. Les escavités articulaires apparaissent progressivement au cours du développement embryonnaire (Homme : 8-9ème semaine de gestation, Poulet: 9ème jour d'incubation) d'abord dans les grosses diarthroses siégeant près de la racine des membres puis dans celles situées plus distalement, les dernières à apparaître étant celles des jonctions inter-phalangeaires distales. Elles ne se forment pas par déhiscence comme on l'avait longtemps pensé, mais par dégénérescence de cellules conjonctives, formation des microfentes (soit par phagocytose des cellules à 8 jours d'incubation, soit par abaissement de la cohésion cellulaire) qui confluent en la fente articulaire. Toutefois les facteurs mécaniques ne sont pas nécessaires pour la formation de la fente articulaire, ils sont indispensables à son maintien.

2. Oesophage de Poulet

Au cours de son développement, il s'oblitère pendant une courte période (5 jours à 7,5 jours d'incubation) puis une dégénérescence cellulaire produit une réouverture (7,5 jours à 8 jours d'incubation).

3. Canaux semi-circulaires de l'oreille interne

De l'utricule bourgeonnent, à la 6 ème semaine de gestation chez l'homme, trois diverticules lamellaires situés dans trois plans d'un trièdre rectangle. Leurs parois centrales se rapprochent, entrent en contact, fusionnent et disparaissent, laissant à la périphérie de chaque diverticule un canal semi-circulaire.

E. Gonoductes

Chez la plupart des Vertébrés (à l'exception des Cyclostomes et des Poissons Téléostéens), un double système de voies génitales se met en place chez l'embryon en rapport avec la bipotentialité de la gonade indifférenciée : un système médulowolffien qui utilise le canal de Wolff du mésonéphros pour l'évacuation du sperme (et de l'urine) et un systéme mullérien formé par une paire de canaux de Muller exclusivement génitaux pour l'évacuation des ovules. Selon le sens de la différenciation gonadique, l'un de ces systèmes se différencie tandis que l'autre régresse et généralement disparaît (voir figure 22).

Chez le **mâle**, les canaux de Muller régressent et généralement disparaissent. Le système connecteur médulo-wolffien se développe et permet l'évacuation des spermatozoïdes par les canaux de Wolff (spermiductes).

Chez la **femelle**, le rete (*rete ovarii)* régresse rapidement et disparaît généralement ainsi que le mésonéphros et les canaux de Wolff s'ils n'ont pas de fonction urinaire (Amniotes). Inversement les canaux de Muller se différencient et assurent l'évacuation des ovules.

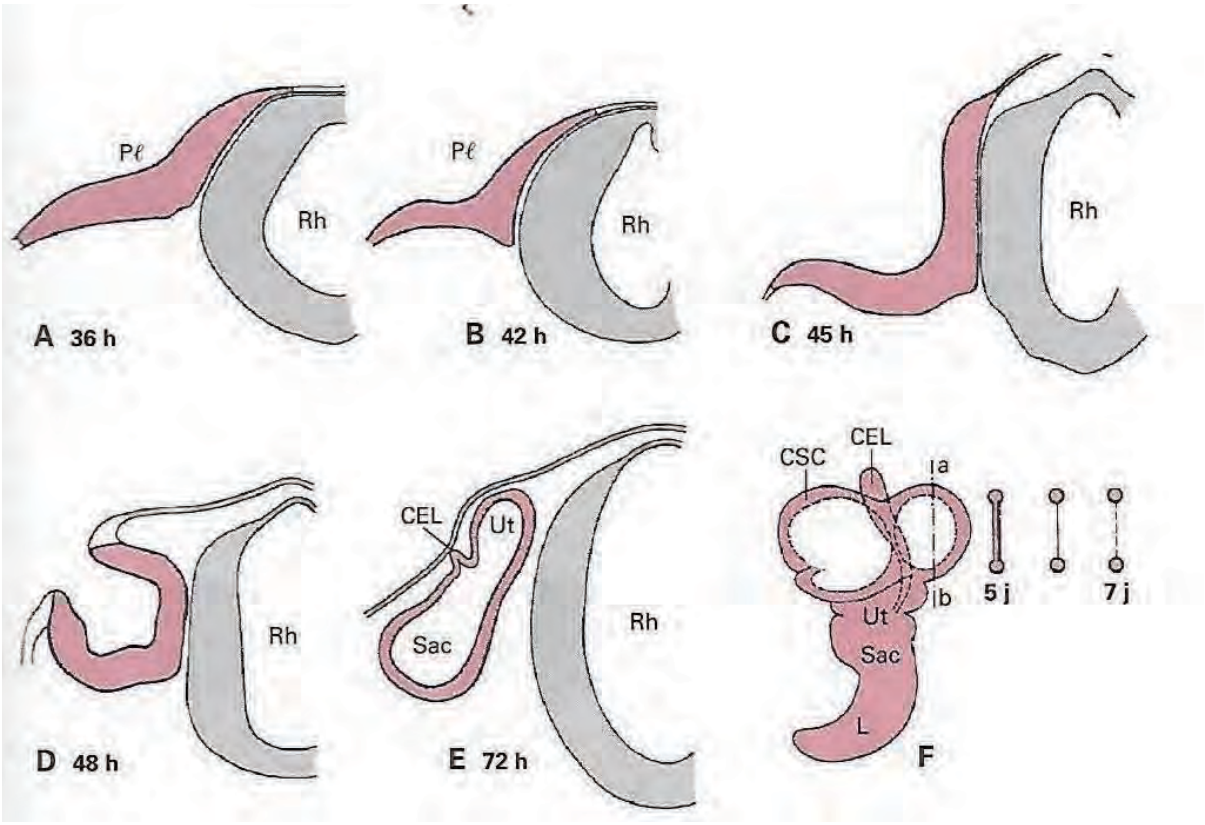


Figure 20. Organogenèse de l'oreille interne (poulet). CEL : Canal endolymphatique ; CSC : Canal semi-circulaire ; L : Lagena ; Pl : Placode stato-acoustique ; Rh : Rhombencéphale ; Sac : Saccule ; Ut : Utricule . En F, les trois sections transversales selon a-b montrent la formation d'un canal semi-circulaire.

F. Arcs aortiques

Par rapport aux Amphibiens vus plus haut, on observe chez les Amniotes les différences suivantes. Les deux crosses aortiques des Amphibiens subsistent chez les **Reptiles**, mais elles sont dissymétriques : la gauche est systémique, la droite est systémo-carotidienne. Elles partent toutes deux de la même région du ventricule. Les deux crosses des **Crocodiliens**, issues l'une du ventricule gauche, l'autre du ventricule droit communiquent à leur départ au niveau des valvules sigmoïdes par un petit orifice, le foramen de Panizza. Les embryons d'**Oiseaux** et de **Mammifères** différencient temporairement les deux crosses reptiliennes, mais elles sont issues toutes deux du même ventricule gauche par un court tronc systémo-carotidien commun. La crosse gauche des **Oiseaux** s'oblitère, dégénère et disparaît. La crosse droite des **Mammifères** est conservée jusqu'au départ de la 7ème artère intersegmentaire qui deviendra l'artère sous-clavière droite. Elle dégénère à partir du 50ème jour de gestation chez l'Homme et disparaît totalement au delà.

G. Percement des membranes anale et urogénitale

Au stade d'indifférenciation sexuelle, un cloaque embryonnaire, où confluent la voie digestive (intestin primitif) et les voies urogénitales (diverticule allantoïdien), est fermé par la membrane cloacale. Une lame mésoblastique, l'éperon périnéal qui sépare l'intestin postérieur du pédicule allantoïdien, s'allonge jusqu'à la membrane cloacale et cloisonne le cloaque en deux compartiments : le compartiment dorsal prolonge l'intestin primitif et constitue le rectum. Il est fermé par la membrane anale. Le compartiment ventral prolonge le pédicule allantoïdien et constitue l'ébauche de la vessie et le sinus urogénital. Il est fermé par la membrane urogénitale. Il reçoit sur ses bords latéraux les uretères secondaires et les gonoductes (canaux de Wolff et de Muller). Les deux membranes anale et urogénitale sont séparées par le périnée contre lequel est venu buter l'éperon périnéal. Après rupture des membranes anale et urogénitale, le rectum et le sinus urogénital débouchent dans le proctodéum peu différent dans les deux sexes.

H. Individualisation des doigts des mains et des pieds des Tétrapodes terrestres

L' ébauche d'une main ou d'un pied est une palette dont le squelette des doigts est inclus dans un mésenchyme commun. La destruction de ce mésenchyme interdigital libère les doigts qui deviennent libres jusqu'à leurs racines.

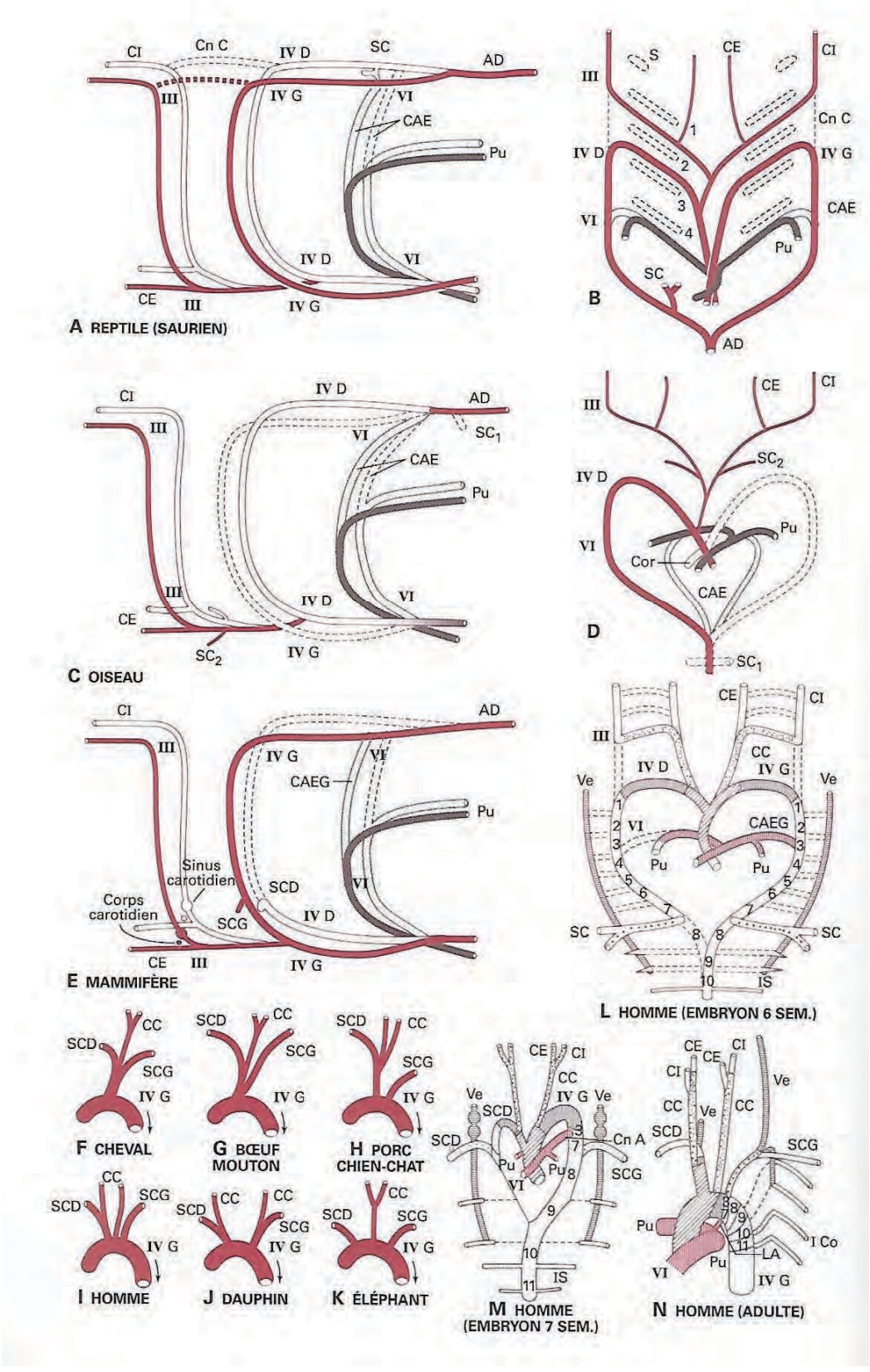


Figure 21. Arcs aortiques des Amniotes : Reptiles (A-B), Oiseaux (C-D, et Mammifères (E-N). A, C, E : vues latérales gauches. B, D, F à N : vues ventrale schématiques (L-N d'après BARRY).

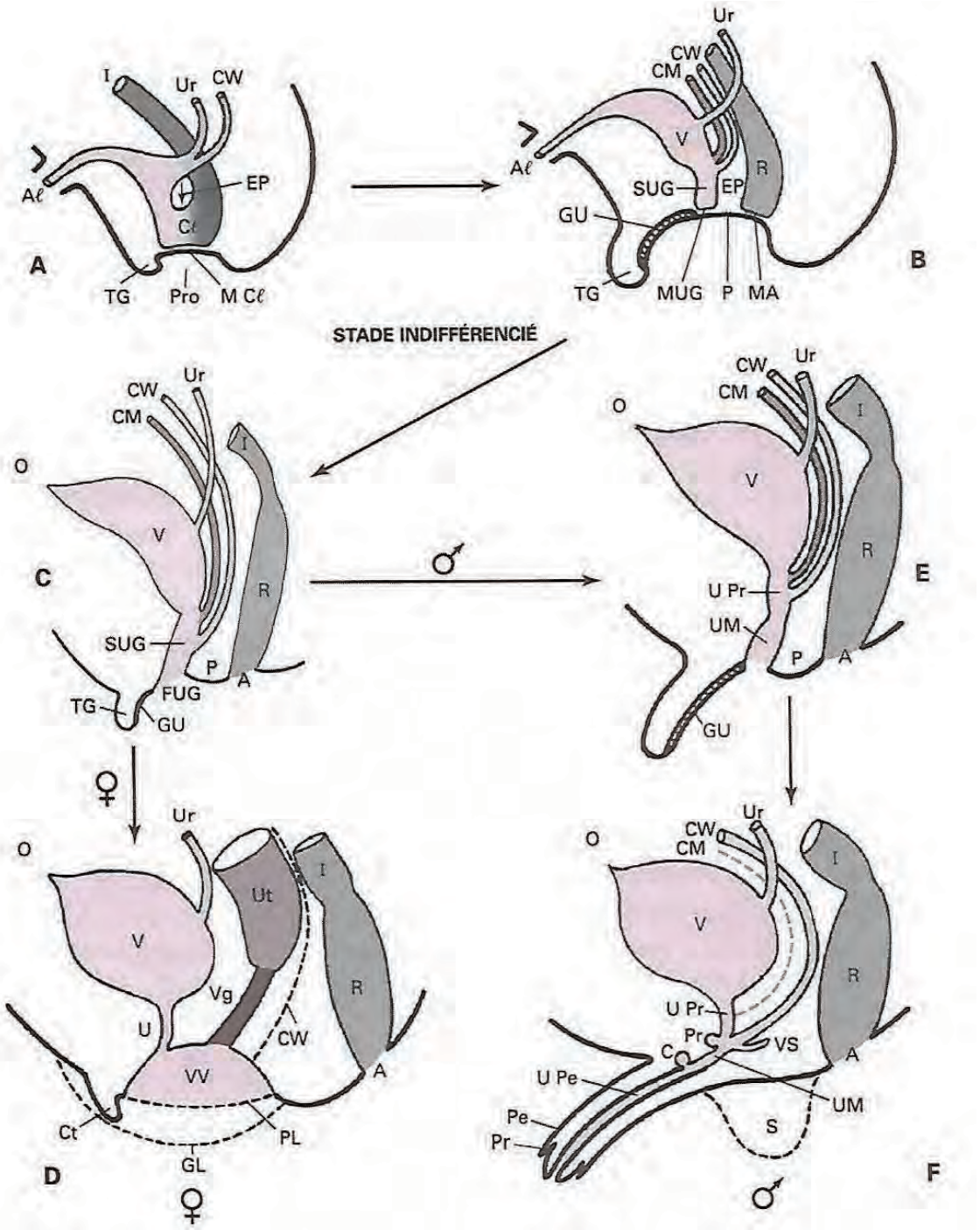


Figure 22. Evolution de la région cloacale des Mammifères Euthériens. Vues latérales. L'épiblaste et les formations épiblastiques sont figurés en traits gras (modifié d'après ROMER). A : Anus ; Al : Allantoïde ; C : Glandes de Cowper ; Cl : Cloaque ; CM, CW : Canaux de Müller, de Wolff ; Ct : Clitoris ; EP : Eperon périrénal ; FUG : fente uro-génitale ; GL : Grandes lèvres ; GU : gouttière urètérale ; I : Intestin ; MA, M Cl, MUG : membranes anale, cloacale, uro-génitale ; O : Ouraque ; P : Périnée ; Pe : Pénis ; PL : Petites lèvres ; Pp : Prépuce ; Pr : Prostate ; Pro : Proctodéum ; R : Rectum : S : Scrotum ; SUG : Sinus uro-génital ; TG : Tubercule génital ; U, UM, UPe, UPr : Urètre féminin, membraneux, pénien, prostatique ; Ur : Uretère secondaire ; Ut : Utérus ; V : Vessie ; Vg : Vagin müllérien ; VC : Vésicule séminale ; VV : vestibule vaginal.

I. Dégénérescences

Elles se produisent chez de nombreux mutants caractérisés par le non développement de certaines structures présentes chez l'animal sauvage ou de la régression de structures normalement développées, ayant même atteint parfois un degré de différenciation histologique proche de la maturité.

1. Dégénérescence précoce d'ébauches normales

a. Ailes du mutant wingless du Poulet

Normalement 4 zones nécrotiques sont connues dans le bourgeon alaire. Chez le mutant wingless apparaissent précocement des morts cellulaires dans la zone nécrotique antérieure (à 3 jours d'incubation) qui s'étend progressivement au delà de son aire normale. La mort des cellules mésenchymateuses entraine l'absence de la crête apicale qui joue un rôle essentiel dans l'induction de la croissance du bourgeon alaire.

b. Queue du mutant tailess de la Souris

Les embryons sont normaux jusqu'au début du 11ème jour après la naissance mais n'ont pas de corde. Puis une constriction sépare la queue du tronc, la queue se résorbe et se réduit à un petit filament au 14 ème jour.

2. Dégénérescence tardive d'organes différenciés

a. Oeil de nombreux animaux troglobies

À l'exception des Insectes cavernicoles chez lesquels l'anophtalmie résulte d'un arrêt de développement, dans la plupart des autres cas les yeux commencent à se développer normalement puis régressent et disparaissent totalement en 3 semaines.

b. Cas du Protée.

La différenciation maximale de l'oeil est atteinte un mois et demi après la naissance (taille: 20 - 25 mm). Puis apparaissent 3 caractères originaux :

ralentissement de la croissance, en particulier de la différenciation de la rétine,

migration en profondeur et rotro-caudale,

enfin involution (opacification de la cornée, lyse et régression du cristallin, légère dégénérescence de la rétine).

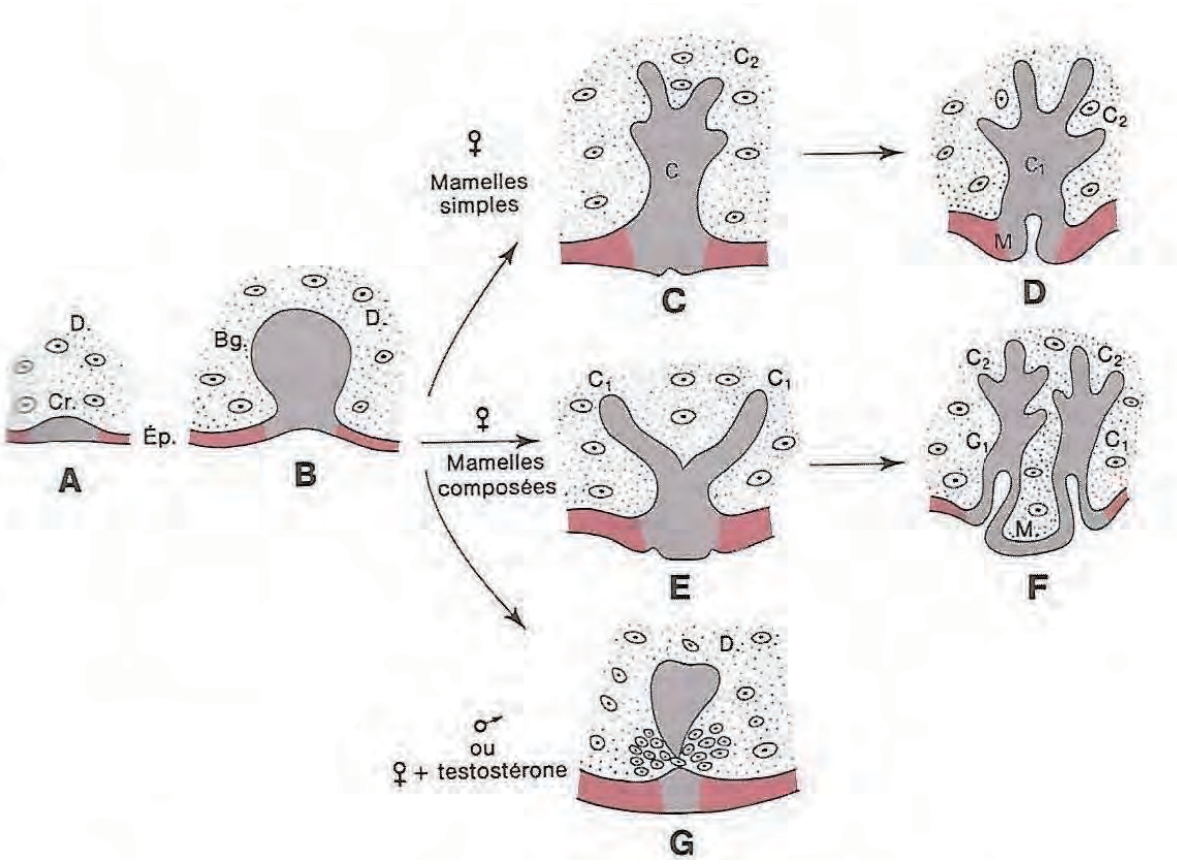


Figure 23. Glandes mammaires. A-G : Développement de l'ébauche mammaire fœtale (souris).

c. Oreille interne des Souris « valseuses » (« trembleuses »)

Six gènes sont responsables de la dégénérescence du labyrinthe, normal à la naissance. Il poursuit sa différenciation histologique jusqu'à sa maturité 12 jours après la naissance. Puis dégénérescence de l'organe de Corti, de la macula sacculaire, des ganglions vestibulaire et de Corti.

d. Pigmentation du mutant transparent de *Carassius auratus*

Il différencie tous ses chromatophores (mélanophore*s,* xantophores, guanophores) puis ils commencent à dégénérer 10 jours après l'éclosion. Ils disparaissent totalement en 3 semaines

J. Glandes mammaires

Ce sont des glandes tubulo-acineuses qui ne font défaut chez aucun Mammifère. Elles sont groupées en mamelles disposées en des régions déterminées de deux lignes mammaires de la face ventrale du tronc et de l'abdomen. Au 40ème jour de gestation chez la femme, l'épiderme des lignes mammaires s'épaissit en deux **crêtes mammaires** de la racine du membre antérieur à celle du membre postérieur. Cet épithélium prolifère localement en un certain nombre de **bourgeons mammaires** au nombre maximum de 8 par mamelon. Le développement du (des) bourgeon(s) mammaire(s) du foetus mâle est identique à celui du fœtus femelle jusque vers la moitié de la gestation. Puis sous l'influene de la testostérone des testicules embryonnaires, le mésenchyme dermique qui entoure la base des ébauches de cordons mammaires du mâle induit la dégénérescence des cellules du cordon à leur contact. Ce qui isole la partie profonde du cordon et stoppe définitivement son développement. Seul subsiste à l'extrémité du canal excréteur commun de la glande mammaire le mamelon plus ou moins réduit.

Au tout début de la gestation (3 premiéres semaines chez la femme) une nouvelle multiplication des canaux galactophores se produit sous l'influence de la progestérone ovarienne. Puis dans le dernier tiers de la gestation, sous l'action des oestrogènes et de la progestérone placentaires, les glandes mammaires achèvent leur différenciation morphologique (en bourgeonnant des acini mammaires glandulaires à l'extrémité des canaux galactophres) et fonctionnelle (en commençant à synthétiser les constituants du lait) sous l'influence de la prolacine hypophysaire. Dans les jours précédant la naissance les cellules épithéliales des bourgeons du fœtus femelle prolifèrent en un cordon épithélial plein qui commence à se brancher. Le développement cesse jusqu'à la puberté. Sous l'influence des stéroïdes ovariens (oestrogènes et progestérone), de l'hormone de croissance, et de facteurs de croissance (EGF : epidermal growth factor), les cordons mammaires femelles s'étendent et se ramifient en **canaux galactophores** mais sans différencier d 'acini secréteurs (ceux-ci ne se différencient qu'après section du cordon ombilical). Puis, dans les 3 premières semaines après la naissance, chez la femme, sous l'influence des oestrogènes et de la progestérone placentaires les glandes mammaires achèvent leur différenciation morphologique (en bourgeonnant des **acini mammaires** glandulaires à l'extrémité des canaux galactophores) et fonctionnelle (en commençant à synthétiser les constituants du lait) sous l'influence de la prolactine hypophysaire.

K. Rudimentation des membres

Chez les Serpents actuels, des vestiges de membres postérieurs ne subsistent que chez les Boas, les Pythons et les Typhlops sous forme d'un fémur rudimentaire flottant (articulé chez lesTyphlos à un bassin vestigial non relié à la colonne vertébrale) et d'un ergot externe qui serait une phalange modifiée utilisée pour exciter la femelle. Toutefois des fossiles du Crétacé d'Israël possèdent des membres plus complets (avec métatarse et tarse) reliés à un bassin flottant (non relié à la colonne vertébrale). *Najax,* du Crétacé de Patagonie, est la seule espèce connue à ce jour dont les membres postérieurs sont reliés par un bassin aux vertèbres sacrées. Les Amphibiens Apodes et l'Orvet (Saurien) sont totalement dépourvus de membres.

L. Confluences d'ébauches paires

Elles entrainent des morts cellulaires au niveau de la zone de fusion. Fusion des deux processus palatins (prémaxillaire et maxillaire des bords du toit dermique et palatins du palais primaire des

Crocodiliens et des Mammifères) et formation du palais osseux secondaire qui double le palais primaire lequel régresse et est souvent réduit au seul vomer.

Fusion des deux canaux de Muller dans leur partie vaginale et formation du vagin mullérien impair (figure22) de la Souris (la fusion des parties utérines est plus ou moins prononcée). Fusion des deux ébauches sternales de l'embryon de Poulet. Fusion des cartilages ptéygo-carrés de la mâchoire supérieure et fusion des deux cartilages de Meckel de la mandibule.

III. PROBLÈMES BIOLOGIQUES LIÉS A LA MORT CELLULAIRE

A. Mécanismes cytologiques de la mort cellulaire

Elle met en œuvre un petit nombre de mécanismes dont les deux principaux sont l'apoptose et surtout l'autophagie

1. Autophagie

C'est un processus relativement banal de la vie d'une cellule par lequel celle-ci assure l'élimination de certains de ses organites usés arrivés au terme de leur vie (mitochondries, réticulum, ribosomes). Cette élimination se fait par la séquestration de ces constituants cytoplasmiques à l'intérieur de vésicules limitées par une membrane, les **vacuoles autophagiques** (de Duve, 1963). Des études cytochimiques ont révélé que la plupart de ces structures contiennent de la phosphatase acide, ce qui traduit leur **nature lysosomiqu**e (cytosome). Elles sont en effet le siège d'une digestion qui dégrade les organites séquestrés au point de les rendre méconnaissables. Le cytosome devient ainsi un **corps dense** ou **corps résiduel** dans lequel ne persistent que les résidus non hydrolysables, généralement des lipoprotéines disposées en tourbillons ou **corps myéliniques**. Cette activité autophagique d'une cellule normale traduit donc la destruction permanente de ses constituants chimiques puisqu'ils peuvent êtré réintroduits dans l'économie cellulaire. L'autophagie ne se limite d'ailleurs pas à l'élimination d'organites cellulaires. Elle peut aussi réaliser la séquestration de territoires cytoplasmiques (microtubules), voire de substances de réserve stockées au sein du hyaloplasme comme le glycogène. Elle peut enfin, dans certaines conditions physiologiques ou pathologiques, aboutir à la mort de la cellule par multiplication des foyers d'autolyse visualisés par autant de vacuoles autophagiques dont certaines, dites secondaires, peuvent séquestrer des territoires cytoplasmiques incluant déjà des vacuoles autophagiques primaires.

2. Apoptose (ou shrinkage necrosis)

Ce terme a été créé par Kerr (1971) pour désigner un procédé de mort cellulaire très différent du précédent en ce qu'**il ne met pas en jeu des lysosomes et des phosphatases acides**. Il débute par l'isolement de la cellule qui se sépare de ses voisines, probablement à la suite d'une modification des propriétés de la membrane plasmique. Puis le cytoplasme se contracte comme s'il se déshydratait. Le noyau se fragmente en masses denses non toujours entourées par une membrane ou bien la chromatine se condense contre la membrane nucléaire. Puis bourgeonnement cytoplasmique assez anarchique qui le fragmente en masses de taille variée dont les plus petites sont inférieures à une mitochondrie. Ces masses sont probablement entourées par une membrane plasmique fragile. À ce stade ces fragments cellulaires sont encore capables d'une activité métabolique limitée. Toutefois leur évolution est irréversible et aboutit à leur dégradation, soit au sein de cellules phagocytaires de type macrophages, soit au sein de cellules voisines.

B. Sort des cellules altérées

Elles sont éliminées selon des modalités variées :

soit rejetées dans le milieu extérieur ou dans la lumière de cavités naturelles en relation avec le milieu extérieur,

soit phagocytées sur place par des cellules phagocytaires spécialisées, de type macrophage, ou par des cellules phagocytaires spécialisées différenciées à partir de cellules mésenchymateuses,

soit rejetées dans le milieu intérieur et phagocytées par des macrophages,

soit phagocytées par des cellules voisines non spécialisées.

C. Réutilisation éventuelle des produits de la lyse cellulaire

Dans toute cellule normale, non appelée à dégénérer prématurément, une activité autophagique limitée traduit une destruction permanente de certains organites cytoplasmiques usés qui sont éliminés sans perte de constituants chimiques puisqu'ils peuvent être réutilisés dans l'économie cellulaire. Ainsi la durée de vie d'une mitochondrie hépatique serait d'environ 20 jours, c'est à dire que un milliard de mitochondries sont détruites par gramme de tissu hépatique et par heure, soit une **mitochondrie** par cellule toutes les 15 minutes. Il en est probablement de même pour les cellules dégénérescentes, qu'elles soient éliminées dans la lumière du tube digestif par exemple ou phagocytées. Les produits de leur lyse (acides nucléiques, peptides, oses) sont certainement récupérés par l'organisme et réutilisés dans l'édification de nouvelles structures. La preuve d'une telle économie de substances organiques a été apportée par Bartel (1972). Au moment de l'implantation du blastocyste de Souris dans la muqueuse utérine, les cellules déciduales utérines autolysées sont phagocytées par les cellules trophoblastiques embryonnaires puis les produits de la digestion des cellules déciduales pénètrent dans la cavité du lécithocoele et sont absorbés par pinocytose par les cellules entoblastiques du bouton embryonnaire.

D. Signification de la mort cellulaire au cours de l'embryogenèse

1. Evidente dans le cas où elle correspond à la dégénérescence et à la disparition de structures ou d'organe transitoires (rein embryonnaire, canaux de Muller du mâle, métamorphose....), ou fusion de deux ébauches.

2. Compréhensible quand elle permet la réalisation de certains mouvements d'invagination ou participe au modelage de la forme définitive d'un organe.

3. Plus problématique quand elle survient au cours de l'histogenèse d'un tissu ou d'un organe et aboutit, comme dans le cas du système nerveux de la larve du Xénope, à la disparition des 3/4 des neuroblastes des ébauches de ganglions rachidiens ou des 9/10 des neuroblastes des cornes ventrales de la moelle épinière lombaire .

Deux interprétations différentes à ces résultats :

- la compensation de la surproduction cellulaire liée à des erreurs dans le nombre de divisions des cellules embryonnaires,
- la notion de mort programmée génétiquement déterminée d'un certain pourcentage de cellules embryonnaires indifférenciées. En d'autres termes, la mort cellulaire chez un embryon ne serait qu'un aspect morphogénétique particulier de différenciation cellulaire aboutissant non pas à la production de cellules morphologiquement et fonctionnellement différenciées, mais à leur destruction.

E. Contrôle de la mort cellulaire

Deux facteurs au moins exercent un contrôle sur la mort cellulaire au cours de l'ontogenèse : des hormones et l'environnement.

1. Hormones

La dégénérescence de certaines structures larvaires des Amphibiens est contrôlée par un mécanisme hormonal qui suit les mêmes principes généraux que ceux de la régulation hormonale de la croissance et de la différenciation. Les hormones qui déclenchent la mort cellulaire et celles qui stimulent la croissance et la différenciation sont les mêmes, la sélection de leur action étant la propriété de l'organe effecteur. Ainsi les hormones thyroïdiennes stimulent la croissance des bourgeons de membres, le développement et la différenciation de l'encéphale mais provoquent aussi la dégénérescence de la queue, de l'épithélium intestinal, des branchies. En l'absence d'hormone thyroïdienne la lyse est empêchée. L'hypophysectomie et la thyroïdecto-mie donnent les mêmes résultats.

2. Environnement

Normalement, la zone nécrotique postérieure du bourgeon alaire d'embryon de Poulet faite de mésenchyme, située à la jonction du bourgeon alaire et du tronc, se nécrose au 4ème jour d'incubation. Si elle est transplantée avant le 4ème jour dans une région de somites d'un embryon d'âge quelconque, les cellules meurent quand l'embryon donneur atteint le 4ème jour. Si elle est transplantée sur la face dorsale du bourgeon alaire, elle se différencie en cartilage

Ainsi, la sentence de mort n'est pas irrévocable et peut être annulée en modifiant l'environnement cellulaire.

Conclusion

La mort cellulaire est un phénomène très général qui survient à tout moment de la vie d'un organisme. Elle met en jeu un petit nombre de mécanismes qui, dans les cas les plus fréquents, sont l'apoptose et surtout la mort par autolyse lysosomique (autophagie) qui n'est que l'exagération d'un processus classique par lequel une cellule peut éliminer des organites usagés et réutiliser les constituants chimiques dans l'économie cellulaire. Ce n'est pas l'attribut exclusif d'une seule catégorie de cellules spécialisées comme le montrent la phagocytose par des cellules-sœurs voisines non spécialisées ou la phagocytose des spermatozoïdes surnuméraires au stade 2 blastomères après la fécondation *in vitro* de l'œuf de Souris. L'association organogenèse et mort cellulaire peut paraître curieuse a priori, ces deux notions paraissant antagonistes. Toutefois il faut remarquer que la mort cellulaire joue un rôle important dans certains cas particuliers d'organogénèse. Ainsi elle est primordiale dans la métamorphose des Amphibiens où presque tous les organes larvaires sont ou détruits ou modifiés. Il en est de même pour les arcs aortiques où les deux premières paires dégénèrent précocement et disparaissent chez tous les Vertébrés adultes. C'est aussi le cas du pronéphros qui subit le même sort et ne subsiste aussi chez aucun Vertébré adulte. Mais elle touche aussi, plus ponctuellement, toutes les grandes fonctions de l'organisme. C'est dire son importance dans l'organogenèse.

Références

BEAUMONT, A. (1977).- In : Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés, pp. 113-124. Éditions du CNRS, Paris.

BEAUMONT, A. & CASSIER, P. (2009).- Biologie animale. Les Cordés. Anatomie comparée des Vertébrés, Dunod, Paris, 9ème édition.

BEAUMONT, A. & HOURDRY, J. (1997).- Mécanismes de la rudimentation chez les embryons de Vertébrés. In : Traité de Zoologie, t. XIV, B (dir. P.P. Grassé), Masson, Paris.

BOGORAZE, D. (1968).- Recherches sur le système nerveux bulbo-spino-caudal du têtard d'*Alytes obstetricans* Laurenti. Éditions du C.N.R.S., Paris.

DEJOURS, P. (1981).- Principles of comparative respiratory physiology. Elsevier/NorthHolland, Amsterdam.

FONTAINE, Y.-A. (2001).- Les anguilles et les hommes, Ed. Odile Jacob, Paris.

FOX, H. (1974).- The degeneration in anuran larvae. *Brit. J. Herpetol.,* **5** (2), 397-404.

HOURDRY, J. (1974).- Etude des branchies « internes » puis de leur régression au moment de la métamorphose, chez la larve de *Discoglossus pictus* (OTTH), Amphibien Anoure. *J. Microscopie*, **20**, 165-182.

HOURDRY, J. & BEAUMONT, A. (1985).- Les métamorphoses des Amphibiens, Fondation Singer Polignac, Masson ed., Paris.

LIPSON, M.J., CERSKUS, R.A. & SILBERT, J.E. (1971).- Glycosaminoglycans and glycosaminoglycan-degrading enzymes of *Rana catesbeiana* black skin during late stages of metamorphosis. *Develop. Biology*, **25**, 198-208.

SULLIVAN, B. (1974).- Amphibian hemoglobins. In : *Chemical zoology* (M. Florkin & B.T. Scheer, éds) **9**, 77-122. Academic Press, New York.

TAYLOR, A.C. & KOLLROS, J.J. (1946).- Stages in the normal development of *Rana pipiens* larvae. *Anatomical Record*, 94, 7-33.

YVROUD, M. (1995).- Métamorphoses des Amphibiens. In : Traité de Zoologie, t. XIV (dir. P.-P. Grassé), Masson, Paris.

Table des matières

Avant-Propos 1

Partie 1 – Quelques aspects de la Société zoologique de France 5

Bref aperçu de la zoologie française lors de la fondation de la Société Zoologique de France 7
La Société zoologique de France durant le troisième demi-siècle de son histoire 13
Les Présidents de la Société zoologique de France depuis un demi-siècle 31
En marge d'un demi-siècle de journées annuelles de la Société Zoologique de France 37
Liste alphabétique des Membres du Conseil d'Administration de la Société zoologique de France depuis l'origine 41
Les deux-cents (et quelques…) plus illustres zoologistes de l'histoire 47
Considérations de fin de carrière : les valeurs du Zoologiste 75
A propos des vocations des sociétaires de la Société zoologique de France 79
Les chercheurs du Muséum National d'Histoire Naturelle ayant marqué l'histoire de la Société zoologique de France depuis la fin de la deuxième guerre mondiale 87

Partie 2 – Quelques exemples de recherche zoologique 95

Apports des données moléculaires à la taxonomie des Scléractiniaires 97
Les recherches sur les Bryozoaires actuels depuis la fondation de l'International Bryozoology Association 109
Considérations sur la position des Bryozoaires dans la phylogénie animale depuis un demi-siècle (1975-2025) 121
Réflexions diverses sur les métamorphoses animales et particulièrement sur celle des Bryozoaires 131
La difficulté du Droit français à définir les animaux domestiques et ses conséquences 137
Les rorquals et autres Cétacés en fin de vie en Méditerranée Occidentale 149
De l'opportunité d'un cœlome chez les Bryozoaires et les Brachiopodes 165
Participation Française à l'étude des Gastrotriches 179

Partie 3 – Deux exemples d 'enseignement zoologique 183

Les réserves chez les animaux 185
Organogenèse et mort cellulaire chez les Vertébrés 207

Achevé d’imprimer 3ème trimestre 2026
ISBN 978-2-8544534-7-7