

Coévolution

ÉVOLUTION DE LA FONCTION SUDORIPARE CHEZ LES CÉTACÉS : DE LA DISPARITION SUPPOSÉE À L'HYPERTROPHIE DÉMONTRÉE ?

par

Denise VIALE

et Anne-Claire VIALE-MASSON¹

Les apports récents à la connaissance de la génétique évolutive facilitent la compréhension de l'évolution des cétacés ; leur adaptation précise au milieu marin implique un facteur épigénétique fort. En effet, « L'hérédité des caractères acquis à l'épigénèse » (de PUYTORAC, 2009) démontrée par AMEISEN (2009) permet de commencer à comprendre comment s'oriente la co-évolution nécessaire de plusieurs systèmes (peau, rein, vaisseaux sanguins, locomotion, etc.) qui conduit les cétacés à pouvoir utiliser la « sueur » comme évacuation du sel en excès de leur bol alimentaire ; cette excrétion de sel cristallisé permet de récupérer de l'eau en provenance de la sueur.

La fonction sudoripare semblait suspendue chez les Cétacés et leurs glandes sudoripares atrophiées : elles sont invisibles en effet dans des coupes histologiques de leur peau, selon la littérature. L'étude ultrastructurale de biopsies de peau de diverses espèces de dauphins révèle des aspects déchiquetés de grandes vacuoles de l'épiderme superficiel qui ont été interprétées, par leurs auteurs, comme des altérations du tissu. Nos électrographies montrent ici qu'il s'agit de vacuoles de solutions salées très concentrées, présentes dans de très nombreuses cellules dispersées dans l'épiderme, sursaturées dans les strates superficielles de la peau.

Nous avons eu l'opportunité de constater de visu sur des cadavres très frais de Baleine à bec (*Ziphius cavirostris*) et de dauphin de Risso (*Grampus griseus*) que leur épiderme, dans la partie céphalique, est couvert de cristaux de sel marin, évacués et renouvelés par l'exfoliation des squames épidermiques. Ainsi la fonction sudoripare n'a pas disparu ; elle est hypertrophiée et poussée jusqu'à la cristallisation du sel marin pour assurer l'équilibre hydrominéral : excréter l'excès de sel sous forme cristallisée et récupérer l'eau douce de la

1. Laboratoire d'écologie de Pirio, Réserve internationale « Man And Biosphère » du Fangu en Haute Corse, 20245 Manso. E-mail : deniseviale@free.fr ou acviale@free.fr.

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

sueur liquide qui provient de leur seule source d'eau, leur alimentation. Pourtant, celle-ci est fortement hyperosmotique quand il s'agit de plancton et céphalopodes.

Parallèlement, nous montrons l'existence de la sécrétion sébacée de la peau, non disparue mais hyper-développée, dont la fonction est « orientée » par une évolution qui ne peut être « qu'épigénétique » vers l'amélioration hydrodynamique des qualités de la peau.

Nous avons généralisé nos observations sur tous les Cétacés communs de nos mers : la fonction sudoripare est hypertrophiée et dédiée à une fonction vitale de ces mammifères devenus marins, séparer l'eau douce du sel de leurs aliments hypersalés (35 g de sel par kg).

Mots clés : Évolution, glandes sudoripares, excrétion de sel, sueur, équilibre hydrominéral, cétacés.

Evolution of the sweat function of the cetaceans: from the supposed disappearance to the demonstrated hypertrophy?

Recent developments in evolutionary genetics have aided our understanding of the evolution of whales: their precise adaptation to the marine environment implies a strong epigenetic action. Indeed, the 'inheritance of characters acquired in epigenesis' (de PUYTORAC, 2009), demonstrated by AMEISEN (2009), allows us to begin to understand the origin of the necessary coevolution of several systems (skin, kidney, blood vessels, locomotion, etc.) that led to whales being able to use 'sweat' to eliminate salt excess from their food bolus. This excretion of crystallized salt thus allows the recovery of water from the sweat.

The sweat function seemed to have been halted in whales and their sudoriferous glands atrophied: indeed they are not visible in histological skin sections illustrated in the literature. The ultrastructural study of skin biopsies from various species of dolphins reveals a shredded appearance of large vacuoles of the superficial epidermis that have been interpreted by previous authors as alterations in the tissue. The electrographs we give here show that these are vacuoles containing high salt concentrations, present in abundant cells dispersed in the epidermis, hypersaturated in the superficial layers of the skin.

We have had the opportunity to observe freshly-killed specimens of beaked whale (*Ziphius cavirostris*) and Risso's dolphin (*Grampus griseus*), in which the epidermis of the head was covered in crystals of sea-salt, eliminated and renewed by the exfoliation of skin cells. Hence the sweat function has not disappeared: it is hypertrophied and pushed as far as the crystallization of sea-salt to maintain the hydromineral balance, excreting excess salt in crystalline form and recovering the water from the liquid sweat that is derived from their sole source of water – their food – which is hyperosmotic when it consists of plankton and cephalopods.

At the same time we show the existence of sebaceous secretion by the skin; which is hyperdeveloped rather than lost, the function of which is 'orientated' by an evolution that can only be 'epigenetic' towards an improvement in the hydrodynamic properties of the skin.

We have generalized our observations to all common cetaceans in French waters: the sweat function is hypertrophied and dedicated to a vital function in these mammals which have become marine—the separation of freshwater from salt in their hypersaline diet (35 g salt per kg).

Key words: Evolution, sudoriferous glands, salt excretion, sweat function, hydromineral balance, cetaceans.

Cétacés et fonction sudoripare

Introduction

Il paraissait logique de penser que les baleines et les dauphins ne suent pas (BOURDELLE & GRASSÉ, 1955 ; SPEARMAN, 1973) avec comme conséquence, une atrophie de l'organe ne fonctionnant plus, ce que LAMARCK appelait « l'effet de la désuétude ». En effet, les auteurs d'études histologiques de la peau de cétacés (BOURDELLE & GRASSÉ, 1955 ; SOKOLOV, 1960 ; GIACOMETTI, 1967 ; LING, 1972 ; HARRISON, 1972 ; HARRISON & THURLEY, 1972) :

- ne mentionnent pas de glandes sudoripares individualisées, exocrines se déversant à la surface de la peau, ou apocrines comme celles décrites chez les mammifères terrestres dont l'homme (GARTNER & HIATT, 1997 ; AMAR COSTESECC, 1992 ; BOUAZIZ-AZZOUNA, 2005) ;
- ne font pas référence à des glandes sébacées.

SOKOLOV & KALASHNIKOVA (1971) mentionnent dans leur étude ultrastructurale de la peau du marsouin (*Phocaena*), la présence de « granules lipidiques dans les cellules de toutes les couches de l'épiderme (et qui sont absents chez l'homme) » dont ils disent ignorer la fonction ; ils notent également que « la fonction de grandes vacuoles observées dans les cellules des couches superficielles vivantes et pseudo cornées mériterait d'être élucidée ». HARRISON & THURLEY (1972) étudient l'ultrastructure de biopsies de peau de *Tursiops*, *Delphinus*, *Orcinus* et *Phocaena* et (bien que leurs échantillons soient en excellent état puisque prélevés sur des animaux vivants) déduisent de l'aspect des vacuoles des figures d'altération.

Nous avons eu l'opportunité de montrer chez un Odontocète *Ziphius cavirostris*, que les cellules glandulaires sudoripares sont bien présentes, nombreuses, dispersées dans toute l'épaisseur de l'épiderme et plus denses dans toute la région antérieure (VIALE, 1977 b, 1979, 1984). Elles rejettent par exocytose une sueur (sursaturée à la température du corps du cétacé) dans les espaces intercellulaires épidermiques où elle cristallise quand les couches cellulaires se refroidissent en devenant les plus périphériques (sous la poussée sous-jacente des couches nouvelles engendrées par le renouvellement permanent de la base de l'épiderme). Une desquamation régulière des couches cellulaires les plus externes de l'épiderme (par érosion due au frottement de l'eau de mer au cours de la nage) évacue le sel et met à jour de nouvelles couches de cellules et de cristaux de sel marin.

Matériel étudié

D. VIALE met en évidence l'existence de ces cristaux de sel, directement à l'œil nu sur un odontocète échoué en 1968, en Corse. Il s'agissait d'une Baleine à Bec de Cuvier, Beaked Whale (*Ziphius cavirostris*).

Cette découverte n'est pas fortuite : elle répond à une question posée dès 1962 par l'échouage d'un cétacé semblable mais qui, malheureusement, s'est avéré dans nos observations ultérieures être d'une espèce assez rare parmi les échouages recensés (CAZIOT, 1913 ; VIALE, 1973, 1974).

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

Ce premier spécimen est tout noir alors que la description de *Ziphius* dans le seul manuel disponible alors (NORMAN & FRASER, 1949) le donne comme noir et blanc ; dès lors, il est déterminé comme étant un *Hyperoodon*, spécimen noir d'une espèce australe « qui se serait égaré » en Méditerranée ! Mais Paul BUDKER, cétologue du Muséum national d'Histoire naturelle, corrige l'erreur et fait confirmer par F.C. FRAZER (du British Museum) qu'il s'agit bien d'un *Ziphius cavirostris*. Cette espèce peut donc être blanche et noire ou toute noire « suivant l'état physiologique ou l'âge ou le territoire », dit Frazer. Une énigme zoologique est donc posée. Pourquoi ce changement de couleur incompatible avec le concept de « pattern » génétique de coloration de la peau ?

Pour étudier l'histologie de la peau de *Ziphius cavirostris*, P. BUDKER nous procure des échantillons venant du Japon (Institute of Whales, Tokyo).

Un deuxième spécimen s'échoue, encore vivant, en 1968 : il est blanc dans sa partie antérieure couverte de cristallisations comme les cristaux de glace sur un aliment congelé, un fruit givré. Ce « givre » est prélevé par grattage à sec de la partie antérieure du corps, goûté et conservé à sec en flacon stérile (Planche I). Le lendemain, ce second spécimen est tout noir !

Un troisième spécimen s'échoue en 1974 et nous permet de confirmer nos observations.

Entre temps, ayant pressenti le mécanisme évolutif général en cause, nous avons étudié le dauphin de Risso (*Grampus griseus*) commun en Méditerranée et qui a le même régime alimentaire que *Ziphius*.

De nombreuses missions en mer, sur les navires océanographiques du CNRS, ont été nécessaires pour rechercher ces animaux vivants (cf. Planche III) et connaître leur comportement alimentaire (VIALE, 1973, 1977 a et b). Une mission sur le navire océanographique de l'ORSTOM à Pointe Noire (Congo) a permis la seule capture autorisée et réalisée pour notre travail : un Dauphin commun *Delphinus delphis* capturé loin de la Méditerranée, afin de servir de témoin pour le dosage de divers polluants et la comparaison avec des altérations anatomiques constatées dans les dauphins de Méditerranée. Des échantillons de peau et autres tissus ont pu être fixés dans les conditions de fraîcheur requises pour la microscopie électronique à transmission (cf. Planche II, photo 4).

Enfin il a fallu recourir au Delphinarium d'Antibes et à celui d'Anvers pour recueillir des échantillons de desquamations épidermiques sur le Grand Dauphin (*Tursiops truncatus*).

Nous avons voulu généraliser notre explication et avons alors émis l'hypothèse que le Bélouga (*Delphinapterus leucas*), qui n'est pas en Méditerranée, mais que nous avons observé, blanc, dans les eaux du Saint Laurent (Québec), est blanc comme son nom l'indique parce que couvert de « givre salé ». Pour se procurer des desquamations épidermiques sur le Bélouga, nous avons utilisé un spécimen du Delphinarium du Zoo de Duisburg (Allemagne) en jouant avec lui et grâce à l'amabilité de son directeur, W. Gewalt. Au Symposium de l'European Association for Aquatic Mammals (EAAM), il nous avait confié sa perplexité devant le changement de couleur du Bélouga qu'il venait de transférer du Québec à Duisburg et qui avait temporairement perdu sa couleur blanche (Com. pers. 1976 et GEWALT, 1977).

Cétacés et fonction sudoripare

Méthodes utilisées

La connaissance de la peau des cétacés les plus communs implique leur histologie comparée et la cytologie de l'épiderme en microscopie électronique en transmission – MET – (Service MET, Pr Couteaux, Faculté des Sciences Paris-VI et Pr Cachon, Station marine de Villefranche-sur-mer). Mais ces techniques nécessitent l'intervention de fixateurs et colorants en solution aqueuse qui dissolvent le sel ; même dans l'alcool absolu, les cristaux disparaissent sauf des sphérolithes en forme de gros oursins ou de petites sphères accrochées aux microvillosités des cellules épidermiques (photos in VIALE, 1979).

Le microscope électronique à balayage – MEB – (Service de microscopie du CNRS, Mme Guillaumin, Laboratoire des êtres organisés, Paris-VI) a été précieux car il permet d'observer directement, à sec, des échantillons de la couche superficielle de l'épiderme prélevés à sec par scarification tangentielle ; cette loupe stéréoscopique qui autorise des grossissements identiques à ceux du MET, mais sans la médiation de liquides dissolvant le sel, nous a permis de montrer le sel cristallisé situé entre les cellules épidermiques (cf. Planche I) (VIALE, 1978b).

La sonde de Castaing a été utilisée sur des coupes histologiques épaisses (CHU Créteil, collab. R. Martoja) ; le MEB avec sonde EDAX pour l'analyse des cristaux (Lab. de géologie, université de Nice).

Parallèlement ont été nécessaires :

- des autopsies des cétacés échoués, systématiques quand matériellement possibles (VIALE, 1973 à 1989) ;
- des études d'anatomie comparée du rein des mammifères, la comparaison en histologie et cytologie du rein des cétacés ;
- la bibliographie sur les mécanismes excréteurs de sel, de la branchie de poisson (collab. J. Maetz, CNRS, Villefranche-sur-Mer ; MAETZ, 1974) à la glande à sel des lézards ou des oiseaux marins (SCHMIDT-NIELSEN, 1965 a et b).

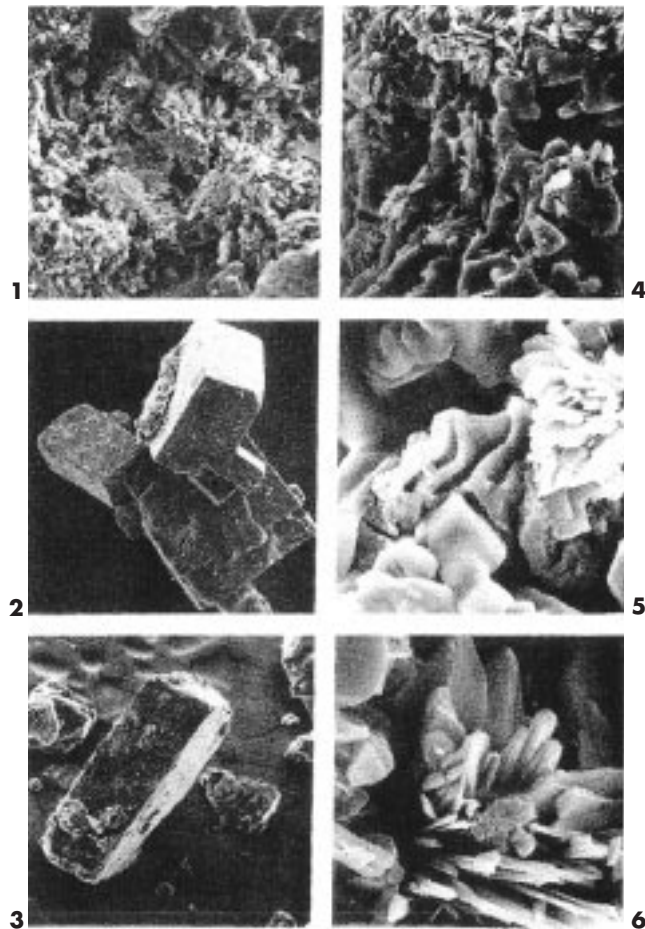
Résultats

• Ils ont été rapportés régulièrement auprès des organismes de contrôle scientifique des cétacés, soit :

- la Commission baleinière internationale IWC (VIALE, 1973, 1974) ;
- la FAO (VIALE, 1976, 1978 a) et (1982) ;
- la Commission internationale pour l'exploration scientifique mer Méditerranée (1983) ;
- le service d'Inventaire annuel des échouages de cétacés sur les côtes de France (VIALE, 1973 à 1989 in DUGUY R., *Mammalia*, 1973 à 1977 ; puis *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente maritime*, 1978 à 1989).

• Ils ont été utilisés dans une thèse d'État (Université Pierre et Marie Curie – Paris-VI – VIALE, 1977b) publiée en 100 exemplaires et dans quelques revues (VIALE *et al.*, 1973 ; VIALE, 1977a ; VIALE, 1978b, 1979, 1984). Une synthèse de cette évolution des fonctions de la peau des cétacés est en préparation.

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

**Planche I (extraite et modifiée de VIALE, 1979)**

Observations au MEB d'épiderme de *Ziphium cavirostris*
(Zc3/68 A de VIALE, 1977) prélevé sur la joue et conservé à sec.

Fig. 1. Pellicule superficielle (x 400) prélevée par grattage léger : elle est recouverte d'une poudre cristalline formant le revêtement blanc qui scintillait au soleil sur l'animal frais.

Fig. 2. Cristaux isolés sous stéréomicroscope dans la poudre blanche qui a été prélevée : cristaux cubiques maclés de NaCl. (x 75).

Fig. 3. Comme pour la Fig. 2, cristaux en prisme droit plus ou moins érodés de NaCl.

Fig. 4. Comme pour la Fig. 1, mais échantillon incliné à 30° au MEB qui montre ainsi l'épaisseur de la pellicule formée par un empilement de cellules aplaties multilobées avec lits de cristaux intercalés (x 800).

Fig. 5. Comme pour la fig. 4 (mais x 1 600) : cristaux cubiques et en lames situés entre des cellules superficielles du stratum pseudo-corné, dont on voit ici trois cellules régulièrement empilées (ces cellules ont, à ce niveau de la peau, la forme d'une crêpe d'un micron d'épaisseur pour un diamètre de l'ordre de 80 microns ; les lobes, bien visibles en haut de la figure, sont les anciens prolongements radiaires de la cellule au stade antérieur de cellule épineuse du stratum spinosum).

Fig. 6. Détail de la figure précédente : cristaux en lames et prismes (x 4 000)

Cétacés et fonction sudoripare

- Ces résultats sont illustrés ici par les électrographies des planches I et II et les photographies, planche III, dont nous proposons un commentaire argumenté.

- Ils établissent que la peau des cétacés est majoritairement noire parce que contenant de la mélanine dans des mélanosomes présents dans de nombreuses cellules de l'épiderme (Planche II, photos 2, 3, 4). Certains cétacés ont le ventre et la gorge blancs comme le Rorqual (*Balaenoptera physalus*) représenté sur la Planche III, photo 1 : l'épiderme de telles parties du corps blanches est totalement dépourvu de mélanosomes ; c'est une coloration blanche stable, déterminée génétiquement, comme dans un cas d'albinisme. En revanche, des cétacés noirs comme le Belouga dit blanc *Delphinapterus leucas* ou *Grampus griseus* dit gris sont génétiquement noirs (Planche III, photo 4), mais peuvent apparaître blancs (Planche III, photos 2 et 3), sous l'effet d'un « givre blanc » de cristaux de sel marin dû à une excrétion cutanée de « sueur » cristallisée telle que nous l'avons découverte sur une Baleine à bec de Cuvier, *Ziphius cavirostris*, et le rapportons ici sur la Planche I.

La planche I (extraite et modifiée de VIALE, 1979) montre la constitution de la couche cristallisée qui recouvrait la région antérieure de la baleine à bec échouée en 1968 (répertoriée Zc 3/68). C'est la photographie au MEB d'une pellicule d'épiderme gratté. La photo 1 montre l'aspect général cristallisé ; à plus fort grossissement apparaît le détail des cristaux en cubes, prismes ou lames, ou des concrétions plus ou moins sphériques plurilamellaires et des sphérolithes en oursin (photos 4, 5 et 6) ; certains gros cristaux cubiques (photos 2 et 3 ; x 75) ont pu être isolés sous stéréomicroscope et analysés en solution par spectrophotométrie de flamme : il s'agit de chlorure de sodium pur. Les photos 4 et 5, prises en inclinant à 30° la pellicule de peau, montrent les cristaux dans les espaces entre les cellules épidermiques de la strate la plus externe de la peau (photo 4, x 800) ; les trois fragments de cellules superposées, visibles au centre de la photo 5 (x 1600), montrent un cristal cubique et des cristaux en lames indentés dans leurs lobes. Ces cellules qui sont les plus externes, prêtes à être exfoliées, ont à ce stade la forme d'une crêpe de l'ordre d'un micron d'épaisseur sur 60 à 80 microns de diamètre.

Plate I (excerpted and modified from VIALE, 1979)

Epidermis of *Ziphius cavirostris* (Zc3/68A from VIALE 1977) sampled on the white part of the head, dried preserved, observed here with scanning microscope (MEB).

Fig. 1. Superficial thin layer obtained by way of a light scraping of the epidermis on the cheek (x 400): it is covered with a crystalised powder that made up the white coating observed on the fresh beached animal, sparkling at sun.

Fig. 2. Some cubic big crystals isolated under stéréomicroscope from the white powder scraped, dried preserved: macles of pure NaCl. (x 75).

Fig. 3. As the Fig. 2: eroded prismatic crystal of NaCl. (x 75).

Fig. 4. As the Fig. 1, but the sample was tipped up at 30° under the MEB that allows to see the thickness of this thin layer, formed by five flat cells stacked up showing crystals inserted between them (x 800).

Fig. 5. Other detail of the Fig. 1 (x 1600): many various tiny crystals are cubic or very thin layered, located between the lobes of the cells of the stratum pseudo-corneum; we can see here three lobes of cells stacked up; (such cells have, at this level of the skin, the shape of a pancake, one micron thick with a 80 microns large diameter; the lobes which are visible at the top of the figure, are the ancient radial spines of the previous state of the cell named spinocyte as constitutive cells of the *stratum spinosum*).

Fig. 6. Detail from the Fig. 5: very tiny crystals of prismatic shape (NaCl) or very thin layers (x 4 000).

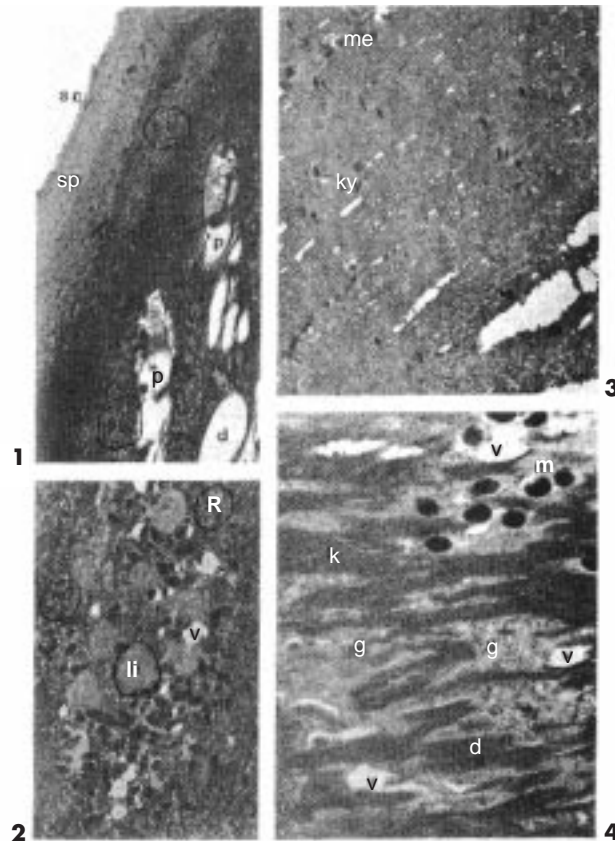


Planche II (extraite et modifiée de VIALE, 1979)

Fig. 1. Coupe histologique semi-fine de peau de *Ziphius cavirostris* prélevée sur la joue, coloration Azan ($\times 20$) : **d**, derme ; **p**, papille dermique ; **sc**, surface cutanée ; **sg**, *stratum germinativum*, base de l'épiderme au contact du derme (au centre du bord inférieur de la photo) ; **sp**, *stratum pseudocorneum* ; dans les deux papilles sont visibles des fragments du réseau de capillaires ; **ss**, *stratum spinosum*.

Fig. 2. Épiderme de *Ziphius cavirostris* Zc/68, ($\times 9\ 100$) : détail du plasme périnucléaire d'un mélanocyte du *stratum germinativum* ; **R**, ribosomes ; **m**, mélanosomes ; **li**, globules lipidiques ; **v**, vacuole dont le contenu a été dissous dans les liquides de fixation.

Fig. 3. Coupe au MET des couches superficielles du *stratum pseudo-corneum* de l'épiderme de *Balaenoptera physalus*, nouveau-né (Bp1/75) ($\times 450$) : **ky**, keratocyte, aplatis en forme de crêpe de 0,5 à 1 micron d'épaisseur, quelquefois porteur de mélanosomes ; **me**, mélanocyte, cellule plus grosse groupant de nombreux mélanosomes ; les vacuoles vidées sont nombreuses liées aux espaces intercellulaires qui sont très larges et vidés ; certaines cellules sont chargées de globules lipidiques nombreux (marqués par des flèches noires) de grosse taille dont certains coalescents en lacune lipidique (au centre de la photo et en haut à gauche) probablement dans les espaces intercellulaires. L'abondance des lipides dans cette photo donne une idée du développement important de la fonction « sébacée » telle qu'elle est réutilisée chez certains cétacés.

Fig. 4. Détail au MET de *stratum spinosum* de *Delphinus delphis* capturé ($\times 19\ 000$) : de longs desmosomes (**d**) attachent les uns aux autres, les longs prolongements cytoplasmiques radiaires des cellules étoilées (dites spinocytes), intriquées ; **g**, complexe d'ampoules golgiennes ; **m**, mélanosomes ; **v**, vacuoles vidées de leur contenu par dissolution dans les liquides fixateurs ; **k**, fibres de kératine avec de nombreux grains, probablement de kératohyaline, ou bien fibres coupées transversalement.

Cétacés et fonction sudoripare

La planche II (extraite et modifiée de VIALE, 1979) montre la structure de l'épiderme et son rapport avec le derme. En outre, elle situe les différentes étapes de la fabrication de la sueur et de sa concentration tout au long de la trajectoire d'expulsion des cellules épidermiques (productrices de sueur) vers la périphérie, durant leur courte durée de vie (de l'ordre de 15 jours).

La photo 1 (pl. II) permet de voir que le derme (d) envoie des digitations (p) ou papilles, dans l'épaisseur de l'épiderme, ici obliques par rapport à la surface cutanée (sc) (épiderme très mince dans la région de la joue du *Ziphius Zc12/74*) alors qu'elles sont en général orthogonales à la surface cutanée (l'épiderme est alors 3 fois plus épais). Cette coupe histologique photographiée au microscope optique (x20) montre les trois strates de l'épiderme :

- *stratum germinativum* (sg) lié au derme par une lame basale, assure les mitoses permanentes des cellules germinales qui renouvellent ainsi l'épiderme et qui se chargent en sels et lipides au contact des nombreux capillaires afférents des papilles dermiques ; les capillaires sortant de la papille remportent du sang moins salé, par perte de sel en montant dans la papille et gain d'eau en redescendant ;

- *stratum spinosum* (ss) doit son nom aux cellules devenues « épineuses », c'est-à-dire hérissées de prolongements radiaires solidement attachés à ceux des cellules voisines par des desmosomes particulièrement longs et abondants décrits sur la photo 4 ; ils assurent la solidité du tégument, devant résister à la pression d'écrasement lors des plongées ;

- *stratum pseudo-corneum* (BOURDELLE & GRASSE, 1955) ou *externum* (HARRISON & THURLEY, 1972) où les spinocytes sont aplatis et les desmosomes peu à peu dés-

Plate II (excerpted and modified from VIALE, 1979)

Fig. 1. Histological semi-thin slice of the skin of *Ziphius cavirostris* Zc3/68 sampled on the cheek, coloured with Azan (x20): **d**, dermis; **p**, dermical papilla; **sc**, External cutaneous surface; **sg**, *stratum germinativum* (visible at the bottom of the photo, close to the dermis into **p**, papilla at the center); **sp**, *stratum pseudocorneum* ou *externum*; **ss**, *stratum spinosum*; in the two papilla **p** can be seen some fragments of capillary network.

Fig. 2. Electrography under MET: Epidermis of *Ziphius cavirostris* Zc 3/68 (x9100): détail of périnuclear cytoplasm of a melanocyte from *stratum germinativum* with melanine located in numerous melanosomes (**m**). They prove that the part of the head sampled, observed white before, when the whale was observed freshly beached, was indeed a black epidermis. **R**, ribosomes; **m**, melanosomes; **li**, lipidic granules; **v**, vacuola whose content was dissolved by the fixative solvents.

Fig. 3. Electrography under MET: superficial layers of the *stratum pseudo-corneum* of a new born *Balaenoptera physalus* (Bp1/75) (x 450) : **ky**, cell with keratine named « keratocyte », flattened as a pancake of 0,5 to 1 micron thick, sometimes containing melanosomes; melanocyte (**me**), larger cell with many melanosomes; numerous vacuoles appear as holes of the tissu, because empty from their salted content; they are close to the large (artefact due to the fixative technics) intercellular spaces empty too; some cells are loaded with many lipidic granules (tagged here with black arrows), some of them can be coalescent and lead to a lipidic droplet (see at the center on the bottom of the photo and at the top, left corner) likely out of the cells. The abundance of lipids, in this photo, puts in light the important development of the « sebaceous » function as it can be reused in the cetaceans.

Fig. 4. Detail of MET electrography of *stratum spinosum* of a caught common dolphin *Delphinus delphis* (x 19000): large desmosomes (**d**) are linking ones against others, the radial large cytoplasmic spines of the spiny cells named « spinocytes »; (**g**), Golgi complex; (**m**), melanosomes; (**v**), vacuole empty from their content dissolved in the fixative solvents; (**k**), fibers of keratine with numerous granules that can be « keratohyaline » as described by some authors (PARRAKAL & ALEXANDER, 1972), or more likely being the same fibers of keratine, here transversally cut.

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)



Planche III (extraite et modifiée de VIALE, 1984)

Photographies prises en mer, au cours de nos campagnes océanographiques en Méditerranée, sur divers bateaux puis sur les navires océanographiques du CNRS (Korotneff 1980,1981,1983) (clichés PALAZZOLI, TERRIS - Missions VIALE).

Fig. 1. Tête d'un Rorqual (*Balaenoptera physalus*) à l'instant de son émergence, dans un liseré d'écume blanche ; on voit cependant au centre supérieur de la photo, la peau blanche de la mâchoire inférieure du côté droit ; toute la partie ventrale de l'animal est blanche, l'épiderme ventral étant dépourvu de mélanocytes ; cette blancheur est stable, déterminée génétiquement et se conserve après la mort et l'éventuel échouage.

Fig. 2. Un Dauphin de Risso (*Grampus griseus*) photographié au large de la Corse, présentant sur son flanc droit, un revêtement blanc, ici disloqué, griffé tandis qu'on le voit continu, sur un individu de la photo 3 ; il faut rappeler que ces dauphins se nourrissent en capturant des calmars, souvent de taille respectable (à en juger par leurs becs cornés retrouvés accumulés dans l'estomac des *Grampus* échoués et autopsiés).

Fig. 3. Trois Dauphins de Risso (*Grampus griseus*) émergeant ensemble, photographiés au large de la Corse : deux individus sont blancs, le troisième est noir dans sa partie dorsale autour de l'aileron, seule visible ; il est, en fait, probablement comme sur la photo 2, c'est-à-dire présentant, sur les flancs, des restes du revêtement blanc disloqué par des griffures. Ce Dauphin est souvent représenté, dessiné sous cet aspect noir balafré de traces blanches dans les *Guides de reconnaissance des cétacés* : FRASER, 1966 ; VAN DEN BRINK & BARRUEL, 1967 ; DUGUY & ROBINEAU, 1973 ; WURTZ, 1991. FRASER écrit que les plus vieux individus sont habituellement marqués de longues escarres étroites. La photo Fig. 4 montre que ces marques sont fugaces, labiles, disparaissant avec l'exfoliation de la peau et sont invisibles sur le cadavre.

Fig. 4. Dauphins de Risso (*Grampus griseus*), jeune mâle échoué sur la côte Nord-Ouest de la Corse ; photographie prise deux jours après l'échouage : le cétacé est devenu totalement noir. À comparer avec les Fig. 2 et 3 de dauphins vivants (cliché VIALE).

Cétacés et fonction sudoripare

lidarisés ; cette couche fixe fortement les colorants (AZAN) et devient inintelligible au microscope ; il faut avoir recours au M.E.T. (photos 2, 3, 4).

La photo 2 (pl. II) est un détail du cytoplasme périnucléaire d'une cellule germinale de Zc 12/74 dans laquelle on distingue les principaux organites cellulaires qui interviennent dans la fonction « sudoripare » et la fonction sébacée : vacuoles vidées (v), donc probablement porteuses de solution salée, gouttes lipidiques (li), ribosomes (R) ; les mélanosomes (m) (pas dans toutes les cellules), les fibres de kératine et les vésicules golgiennes sont bien visibles sur la photo 4.

La photo 3 (pl. II) montre un fragment de *stratum externum* d'un Rorqual nouveau-né (*Balaenoptera physalus*) : les cellules dites kératocytes (ky) laminées en forme de crêpes contiennent de nombreuses vacuoles vidées plaquées contre les membranes ; les espaces intercellulaires sont élargis (peut-être ici par artefact lié à la technique) ; des gouttelettes lipidiques (li) sont dispersées dans tout le tissu, indiquées sur la photo par des petites flèches noires. L'abondance des lipides dans cette photo donne une idée du développement important de la fonction « sébacée » utilisée chez les cétacés (VIALE, 1977 b).

La photo 4 (pl. II) est un détail de *stratum spinosum* du Dauphin commun *Delphinus delphis* capturé en Afrique de l'Ouest et fixé dans les heures suivantes. À ce grossissement (x 19000) apparaissent sur la diagonale (NW-SE) de la photo, l'intercalation des prolongements épineux de deux cellules épineuses (l'une en haut à droite contenant de la mélanine, l'autre en bas à gauche), attachés par des desmosomes (d). Des faisceaux de kératine (k) soutiennent ces cellules et leurs desmosomes. Même dans cette partie de l'épiderme qui apparaît entièrement dévolu au rôle de résistance à la pression externe marine, vacuoles vidées (v), donc porteuses de solution salée, des ribosomes, des vésicules golgiennes (g) bien visibles, organites caractéristiques des activités sécrétoires.

Plate III (excerpted and modified from VIALE, 1984)

Live cetaceans photographed at sea, during our oceanographic campaigns in Mediterranean Sea, with the CNRS oceanographic ship (Korotneff) (1980, 81, 83) (clichés PALAZZOLI, TERRIS - Missions VIALE).

Fig. 1. A Baleen Whale surfacing (*Balaenoptera physalus*): despite the white foam surrounding the head of the whale, its white lower jaw can be seen at the central top of the picture; effectively, all the ventral part of this whale is white, due to a lack of melanine in the epidermis; such whiteness is permanent and kept after death, on the beached animal.

Fig. 2. A Risso's dolphin (*Grampus griseus*), photographed off corsican coasts, shows on its right side, a white coating, dislocated by several scratches, while the same coating is regularly white on the 2 individuals at right of the Fig. 3 ; such scratches are transient and come from the fighting behaviour of this whale with large size squids, for feeding on.

Fig. 3. Three Risso's dolphins (*Grampus griseus*) photographed off corsican coasts, surfacing together: two individuals are white, the third one, is black, at least, on the dorsal part surrounding the fin, only visible part; this white colour comes from a salt crystalline coating whose regular thickness depends on the quantity of squids in the diet of the dolphin during at least the two weeks before. This species of dolphin is often depicted under this shape black with white scratches in the *Guides of identification of Whales*: FRASER, 1966; VAN DER BRINK & BARRUEL, 1967; DUGUY & ROBINEAU, 1973 ; WURTZ, 1991. After FRASER, the oldest individuals are habitually covered in white large marks like narrow bedsores. The picture Fig. 4 shows that such marks are fleeting and became invisible on the dead animal.

Fig. 4. Risso' dolphin (*Grampus griseus*), young mâle beached on the North-West coast of Corsica, photographed two days after its beaching: the dolphin became totally black without marks of scratches as the ones visible on Fig. 2 et Fig. 3 (cliché VIALE).

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

La planche III (extraite de VIALE, 1984) montre la différence de coloration d'un Dauphin de Risso d'après des photos prises soit en mer sur le vivant (photo 3) où il apparaît blanc, soit à terre, sur le cadavre (photo 4), où il est entièrement noir. Il apparaît souvent taché, griffé de traces blanches en balafres comme sur la photo 2, aspect « caractéristique » (pourtant particulièrement éphémère, parce que lié à la quantité variable de sel excrété), que lui donnent la plupart des guides de détermination (FRASER, 1966 ; DUGUY & ROBINEAU, 1973 ; WURZ, 1991). La photo 1, en revanche, montre la coloration blanche stable de la partie ventrale céphalique d'un Baleinoptère (*Balaenoptera physalus*) vivant, photographié au cours de nos missions en Méditerranée ; toute la partie ventrale chez cette espèce est blanche et reste blanche sur le cadavre. L'histologie a montré l'absence de mélanine dans l'épiderme ventral (VIALE, 1977 b).

*

Au total, les résultats commentés ici montrent le fonctionnement des cellules germinales au cours de leur durée de vie d'une quinzaine de jours, pendant leur expulsion vers la périphérie de l'animal, le long d'un trajet correspondant à 6 000 fois la taille d'origine de la cellule pour les épidermes les plus fins et à 12 000 fois dans le cas plus général. De forme ovoïde à l'origine, les cellules germinales ont un très gros noyau actif, et tout l'arsenal des organites nécessaires à la sécrétion, l'excrétion, l'endo et l'exocytose. Ces cellules germinales :

- fabriquent de la mélanine, de la kératine et d'autres protéines qui seront déversées dans l'espace intercellulaire et serviront, d'après MATOLSTY & PARAKKAL (1965), PARAKKAL & ALEXANDER (1972) à hydrolyser les desmosomes du *stratum externum* ;
- fabriquent et transportent des lipides, peut-être pris en charge à partir du derme papillaire ;
- se chargent d'une solution saline qu'elles concentrent le long du trajet vers la périphérie qui est, en fait, un très fort gradient croissant de concentration en sel et un gradient inverse de température ;
- grandissent (x 6 ; x 2,5 pour HARRISON & THURLEY) en changeant de forme, acquièrent des prolongements radiaires équipés en épines, indentées et solidarisées avec celles des cellules voisines, par de nombreux desmosomes ;
- s'aplatissent dans les couches superficielles de l'épiderme, écrasées entre la pression de l'eau de mer et la poussée interne du renouvellement permanent de l'épiderme ;
- sont desséchées par la concentration en sel de leurs vacuoles ; un réseau de fibres de kératine procure une sorte d'endosquelette résistant ; les vacuoles sont alors vidées dans les espaces entre cellules, par exocytose (VIALE, 1977 b).

Les desmosomes, qui assuraient la cohésion des cellules de la majeure partie de l'épiderme, au moment où elles étaient épineuses, sont hydrolysés et les cellules aplaties se désolidarisent, préparées ainsi à une exfoliation fine sans ruptures ; les épines sont écrasées en lobes. La solution saline rejetée est hyperconcentrée à 37°, voire souvent 39 à 40° (température du corps du cétacé après un effort musculaire). Elle est sursaturée quand elle parvient à la température de l'eau de mer en plongée 13 à 10° : dès lors la sueur cristallise, dévoilée, mise à nu par l'exfoliation des cellules épidermiques. C'est la « prunie blanche », ce givre cristallisé qui recouvre tout ou partie du corps de certains cétacés odontocètes teutophages. Cette excrétion saline a également été trouvée chez les mysticètes et les odontocètes ichtyophages (VIALE, 1977 b) où elle est plus discrète (VIALE,

Cétacés et fonction sudoripare

1984). De plus, des gouttelettes lipidiques vont huiler la surface cutanée et imprégner les couches de cristaux externes dans les parties du corps couvertes de « pruine » cristallisée, ce qui explique le contact lisse et huilé quand on touche la peau noire d'un cétacé.

Discussion et conclusion

Quels mécanismes rendent possibles de tels processus évolutifs ? La fonction sudoripare est donc ici réemployée pour une excrétion minérale, hypertrophiée sous la nécessité d'excréter des quantités importantes de sel absorbé dans l'alimentation, tout en économisant l'eau.

La « sueur » en tant que solution saline est collectée par les cellules germinales au contact des capillaires des papilles dermiques, par endocytose, transportée dans des vacuoles et concentrée (au cours du trajet d'expulsion de la cellule « sudoripare » vers la périphérie du cétacé), en fonction du gradient centrifuge de concentration en sel, le long des digitations dermiques. Celles-ci fonctionnent comme les anses de Henlé dans le rein des mammifères, elles permettent de réabsorber l'eau : les capillaires montants dans le doigt de gant perdent du sel pris par les cellules germinales appropriées et s'enrichissent en eau en descendant. Ce fonctionnement est permanent sur toute l'immense surface de contact avec le derme ; cette surface est pliée en lames formées de dièdres parallèles serrées comme un accordéon presque fermé ; ces lames sont plus ou moins hautes suivant la région du corps du cétacé et peuvent atteindre dix fois la hauteur des papilles qui les surmontent. Ces digitations ou papilles, parallèles, orthogonales à la surface cutanée, s'enfoncent dans l'épiderme sur les deux tiers de sa hauteur.

L'hypertrophie de la fonction est donc due à deux amplifications :

- d'une part, les cellules productrices de sueur chez tous les mammifères terrestres sont, chez les mammifères marins cétacés, beaucoup plus abondantes (si abondantes sur les documents photographiés rapportés ici qu'on se demande s'il reste des cellules de l'épiderme qui ne participent pas à cette excrétion de sel cristallisé) ;
- d'autre part, le développement énorme de la surface de contact entre derme et épiderme rappelle l'amplification fractale démontrée par MANDELBROT (1975) comme « solution » très fréquente dans la nature ; elle augmente le volume et la vitesse des échanges entre milieux ou entre écosystèmes en contact (FRONTIER, 1978 ; FRONTIER, PICHOD-VIALE *et al.*, 2008).

Pour le Professeur COUTEAUX (Directeur du Laboratoire de Cytologie, Université de Paris-VI) qui a suivi nos travaux, « l'évolution se fait souvent par des modifications quantitatives et non qualitatives ; les cellules mises en jeu restent les mêmes, font le même travail, mais leur nombre augmente » (1977, com. pers., jury de thèse). DOBZHANSKY (1972) fait également référence à cet aspect quantitatif des modifications en Évolution.

Et cependant, les cellules « sudoripares » même nombreuses ne pourraient pas, seules, assurer l'excrétion de sel cristallisé. La récupération de l'eau est poussée à l'extrême dans la sueur des cétacés grâce à l'architecture remarquable de la peau qui détermine une amplification colossale de la surface de contact entre la nappe vasculaire du

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

derme et les couches basales de l'épiderme, démultipliant à l'extrême le volume et les rythmes des processus d'échanges de sel et d'eau, par osmolarité et endocytose.

Parallèlement, dans le rein des cétacés, l'allongement des anses de Henlé des tubes urinaires (comme chez les mammifères désertiques) indique un effort pour réabsorber l'eau. Ainsi la même pression sélective de l'environnement, à savoir le manque d'eau douce, s'applique aux mammifères marins cétacés comme à ceux des milieux xériques. Il faut noter également que le rein est devenu une grappe énorme d'une centaine de petits rénicules à une seule pyramide créant une amplification de la surface de contact assurant la filtration glomérulaire (dessin pour *Ziphius in* VIALE, 1977 b). Le rein des cétacés est dit pluripyramidaire en grappe (BEAUMONT & CASSIER, 1982 ; BOUAZIZ-AZZOUNA, 2005).

Il apparaît donc une évolution concordante, une co-évolution, comme « concertée », de plusieurs systèmes anatomiques en même temps (rénal, cardio-vasculaire, cutané, digestif) et même une co-évolution des comportements alimentaire, de pêche et donc de plongée. Ceci est important car le frottement de l'eau de mer sur la peau du cétacé détermine la vitesse d'exfoliation des cellules épidermiques, en fonction de la forme hydrodynamique du cétacé et de la rugosité de sa peau. Il y a excrétion de sel marin exsudé des cellules, mais également de cellules hypersalées (excrétion mérocrine).

C'est là que le concept néodarwinien d'une mutation d'un gène au hasard, non létale et transmissible verticalement d'un parent à son descendant, cumulée à d'autres microvariations semblables grâce à la pression sélective de la nécessité environnementale, apparaît très restreint, particulièrement chez des animaux à faible taux de reproduction. Cette explication nécessiterait d'avoir recours à un « facteur temps » désespérément long.

Les progrès récents de la génétique évolutive révèlent l'existence de processus qui diminuent ce facteur temps et fournissent un début d'explication à la co-évolution entre divers systèmes de l'organisme.

SEAN, PRUD'HOMME & GOMPEL (2007, 2009) montrent que « les changements de morphologie et d'anatomie des organismes résultent plus souvent de modifications des éléments régulateurs des gènes que de mutations dans les séquences codantes de ces gènes ».

D'autre part, des transmissions « horizontales » de fragments d'ADN sont possibles, d'un organisme à un autre, par le jeu des transposons et des virus ; un flux continu de transferts génétiques peut ainsi déterminer des discontinuités, des sauts dans la progression évolutive qui devient plus rapide et mieux « coordonnée » que « l'accumulation graduelle de petites modifications de la théorie darwinienne » (*ibid.*).

Le rôle de la forte pression sélective de l'environnement marin sur l'évolution des cétacés est éclairé par les apports récents de l'Épigénétique qui révèle que « l'extérieur compte autant que l'intérieur, l'environnement autant que les gènes, l'acquis autant que l'inné » (AMEISEN, 2009a). Cet auteur fournit un exemple : « L'environnement interagit avec les cellules ; par exemple les rayons du soleil déclenchent l'utilisation de certains gènes par les cellules de la peau, ce qui aboutit à la synthèse de différentes protéines. Ces dernières contrôlent l'utilisation des gènes dans les cellules où elles sont produites, mais aussi dans les cellules voisines. Un vaste réseau de connexions et de rétroactions relie gènes et environnement ».

Cétacés et fonction sudoripare

Une certaine transmission de l'acquis d'un parent à son descendant, tant décriée dans le « Transformisme » de Lamarck (de PUYTORAC, 2009), est aujourd'hui considérée possible par des micro-ARN du cytoplasme des gamètes. Enfin, des modifications orientées par l'environnement peuvent se faire au cours du développement de l'embryon (AMEISEN, 2009 b) ; cette phase, particulièrement longue chez les Cétacés, offre ainsi une probabilité supérieure qu'elles se réalisent.

En conclusion, cette nouvelle orientation de recherche sur l'évolution qu'on désigne par « l'Évo-dévo » fournira peut-être des possibilités d'explications complémentaires qui, ajoutées à toutes celles de l'Épigénétique et des autres disciplines récentes de la génétique évolutive, permettront peut-être d'éclairer la cohérence de la co-évolution des différents organes et fonctions des cétacés, pour « remporter » cette « gageure » : pallier à l'hyperosmolarité de leur nourriture marine et se procurer de l'eau douce dans un environnement marin.

Le réemploi de la fonction sudoripare des mammifères terrestres en excrétion minérale chez les cétacés illustre bien la célèbre phrase de DOBZHANSKY : « Rien en biologie n'a de sens si ce n'est à la lumière de l'évolution » (1972).

RÉFÉRENCES

- AMAR-COSTESECC, A. (1992).- Atlas d'Histologie, édit. De Boek Université.
- AMEISEN, J.C. (2009a).- Dans l'oubli de nos métamorphoses. *Pour la Science*, **63**, avril-juin, dossier spécial en hommage à Darwin, 4-10.
- AMEISEN, J.C. (2009b).- Entre gènes et environnements. *Pour la Science*, **63**, avril-juin, dossier spécial en hommage à Darwin, 88-94.
- BEAUMONT, A. & CASSIER, P. (1982).- *Biologie animale : les Cordés, Anatomie comparée des Vertébrés*, Dunod Université.
- BOUAZIZ-AZZOUNA, A. (2005).- *Anatomie comparée des Vertébrés*. Centre de publication universitaire, Tunis, 188 p.
- BOURDELLE, E. & GRASSÉ, P.P. (1955).- Ordre des Cétacés. In *Traité de zoologie, Mammifères, les ordres*. Fasc. 1. Grassé P.P., Éd. Masson, Paris, 341-450.
- CAZIOT, M. (1913).- Liste des cétacés observés dans la mer de Nice, avec indication des caractères qui permettent de les déterminer. *Bull. Assoc. Nat. Nice Alpes Mar.*, **2**, 1-15.
- DOBZHANSKY, T. (1972).- Rien en biologie n'a de sens si ce n'est à la lumière de l'évolution. *Conférence inaugurale au Congrès de l'Association nationale des professeurs de biologie*. Paris. Traduction française, 10 p.
- DUGUY, R. & ROBINEAU, D. (1982).- Guide des MAMM, 200 p.
- FRASER, F.C. (1966).- British whales, dolphins and porpoises. *Trustees of the British Museum (Nat. Hist.)*, 34 p.
- FRONTIER, S. (1998).- Théorie des fractals en Écologie. In Frontier, S. & Pichod-Viale, D., *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*, 2^e édit., Dunod, 383-407. Également en ligne : année A de la 4^e édition sur <http://www.dunod.com>.
- GARTNER, L. & HIATT, J.L. (1997).- Atlas en couleur d'histologie, Éd. Pradel.
- GEWALT, W. (1977).- Some remarks about capturing the third Beluga (*Delphinapterus leucas*) for the Duisburg Zoo. *Comm. Th. Symp. for aquatic mammals, EAAM Monaco*.
- GIACOMETTI, L. (1967).- The skin of the whales (*Balaenoptera physalus*). *Anat. Rec.*, **159**, 69-76.

Bulletin de la Société zoologique de France 135 (1-2)

- HARRISON, R.J. (1972).- *Functional anatomy of marine mammals*. Ed. Acad. Press London, 2 volumes of 439, 253 p.
- HARRISON, R.J. & THURLEY, W. (1972).- Structure of the epidermis in Tursiops, Delphinus, Orcinus and Phocaena. In *Harrison R.J., Functional anatomy of marine mammals*. Acad. Press, London, vol. 1, 1-44.
- LING, J.K. (1972).- The integument of marine mammals. In *Harrison R.J., Functional anatomy of marine mammals*. Acad. Press, London, vol. 1, 45-72.
- MAETZ, J. (1974).- Aspects of adaptation to hypoosmotic and hyperosmotic environments. In *Biological and biophysical perspectives in marine Biology*. Malins & Sargent Ed., 1, 1-153.
- MATOLSTY, A.D. & PARAKKAL, P.F. (1965).- Membrane coating granules of keratinizing epithelia. *J. Cell. Biol.*, **24**, 297-307.
- MANDELBROT, B. (1975).- *Les objets fractals*. Paris, Flammarion, 203 p.
- NORMAN, J.R. & FRASER, F.C. (1949).- *Field book of giant fishes; Whales and dolphins*. New York, 203-360.
- PARRAKAL, P.F. & ALEXANDER, N.J. (1972).- *Keratinization: a survey of vertebrate epithelia*. Acad. Press, London, 59 p.
- PUYTORAC, P. de (2009).- Par l'épigénétique Lamarck reconsideré ? *Bull. Soc. zool. Fr.*, 2009, **134** (3-4), 299-311.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1965 a).- Extrarenal salt excretion in birds. *J. Physiol.*, **193**, 101-107.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1965 b).- Physiology of Salt glands. In *Sekretion and Ecretion*, edit. by K. Schmidt-Nielsen, Springer-Verlag, Berlin, 239-282.
- SEAN, C., PRUD'HOMME, B. & GOMPEL, N. (2009).- La régulation des gènes, moteur de l'évolution. *Pour la Science*, **63**, avril-juin, dossier spécial en hommage à Darwin, 52-60.
- SOKOLOV, V.E. (1960).- Some similarities and dissimilarities in the structure of the skin among the members of the Odontoceti and Mysticeti (Cetacea). *Nature*, **185**, 745-747.
- SOKOLOV, V.E. & KALASHNIKOVA, M. (1971).- The ultrastructure of epidermal cells in *Phocaena phocaena*. *Inv. Cetacea*, **3**, 194-202.
- SPEARMAN, R.I.C. (1973).- *The integument. A textbook of skin biology*. Cambridge University Press (Coll. Biological structure and function, n°3), 207.
- VIALE, D. (1973).- Sightings and strandings of cetacea around Corsica. *Comm. Baleinière Internationale*, Doc. IWC Sc/25/31, 8 p.
- VIALE, D. (1973-1989).- Participation à l'Inventaire annuel des cétacés échoués sur les côtes de France. In *Duguay, R., Mammalia (73-77)* puis *Ann. Soc. Sci. nat., Charente Maritime*.
- VIALE, D. (1974).- Odontoceta around Corsica. *26^e congrès Comm. Baleinière Internationale*, Doc. IWC multigr., 10 p.
- VIALE, D. (1976).- Étude des cétacés en Méditerranée occidentale. *Consultation Scientifique Internationale de la FAO sur les Mammifères marins*, Bergen. Doc. FAO ACMRR/MM/SC 122, 15 p.
- VIALE, D. (1977a).- Contribution à l'étude des grands cétacés en Méditerranée et sur les côtes atlantiques d'Espagne. *Mammalia*, **41** (2), 197-206.
- VIALE, D. (1977b).- *Écologie des cétacés en Méditerranée Nord-Occidentale : leur place dans l'écosystème, leur réaction à la pollution marine par les métaux*. Thèse doctorat Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI), 312 p., 17 pl.
- VIALE, D. (1978a).- Contrib. Working Party on Marine Mammals. *Mammals in the sea, vol. 1. Cetaceans*, Doc. FAO ACMRR, 264 p.
- VIALE, D. (1978b).- Étude au MEB de concrétions rencontrées dans les tissus de cétacés échoués. Microscope électronique à balayage. *Méthodes d'exploration en biologie*. Éd. D. Guillaumin, Arnette, Paris, 150 p.

Cétacés et fonction sudoripare

- VIALE, D. (1979).- Mise en évidence d'une fonction excrétrice de la peau chez certains cétacés Odontocètes et Mysticètes. *J. exp. mar. Biol. Écol.*, **40**, 201-221.
- VIALE, D. (1984).- The salt-excretive function of the skin and changing coloration in cetacea. *Ann. Instit. Oceanog.*, **60** (1), 87-93. Éd. Masson, Paris.
- VIALE, D., KOECHLIN, N. & MARTOJA, R. (1973).- Étude des lésions tégumentaires d'un cétacé tué près de la zone de déversement des « boues rouges ». Détection à la microsonde électronique d'accumulations métalliques anormales. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, Sér. D, vol. 227, 1385-1388.
- WURTZ, M. (1991).- Baleines et Dauphins de Méditerranée. Éd. Musée océanographique, Monaco, 32 p.

(reçu le 13/12/09 ; accepté le 12/12/10)

