

La performance exceptionnelle des Cétacés en plongée est l'œuvre de leur peau : explication

Noémie KOEHLIN-LANGEVIN^{1,2} & Denise PICHOD-VIALE^{1,2,3}

1. Ex-Laboratoires de Zoologie de la Sorbonne (Pr. Prenant, Pr. Teissier, Pr Drach)
2. APEEM. Laboratoire d'écologie de Manzu, 20250 Corte, Corse, Réserve Internationale M.A.B.
3. Ex-Laboratoire des Cétacés du CNRS-Univ. de Corse et laboratoire de Villefranche-sur-mer

Contact : Mme VIALE, 2462 route de Poretto, 20222 BRANDO, vialedenise@gmail.com

Manuscrit reçu le 09/06/2025 ; accepté le 18/09/2025 ; mis en ligne le : 30/10/2025 ; DOI : <https://doi.org/10.60881/bszf150-3-1>

Résumé L'épiderme de baleine (Bp 07.72) contient des cellules dont le noyau a fabriqué un lipide huileux prêt à s'écouler par les pores nucléaires dans le cytoplasme, où il formera des vésicules sphériques du fait de son imperméabilité aux solutions aqueuses ; de même, des noyaux de la strate pseudo-cornée produisent aussi des gouttelettes lipidiques, qui sont prises en charge par des transporteurs, les adipocytes. D'autres noyaux montrent des constituants solides non identifiés (polysaccharides ou protéides ?) et de la kératine en quantité ; tous ces ingrédients constituent une combinaison de plongée exceptionnelle, permettant d'extraordinaires performances sous-marines. Une assise germinative fabrique en permanence des cellules poussées vers la surface au contact de la mer qui les détruit, en un cycle de 3 semaines : cet **épiderme** produit donc tous les constituants, et en particulier une masse énorme de lipides qui migrent vers une couche inférieure, l'**hypoderme**, où se constitue ce tissu performant, le **lard**, chargé de fibres de kératine pour assurer sa solidité ; le **derme** assure le transport du sang apportant l'eau et les métabolites issus de la digestion, et remportant du sang enrichi en eau dessalée. Le lard est entretenu régulièrement durant toute la vie du cétacé, qui doit donc se procurer une masse importante de nourriture marine, en concurrence avec l'homme. La vie du cétacé tient à sa combinaison de plongée, très/trop chère en éléments nutritifs dans notre écosystème planétaire actuel surexploité par l'homme (cf. Viale *et al.*, sous presse).

Mots-clés Cétacés, baleines, performance de plongée, épiderme, derme

The exceptional diving performance of cetaceans is the work of their skin: explanation

Abstract Whale epidermis (Bp 07.72) contains cells whose nuclei have produced an oily lipid ready to flow through nuclear pores into the cytoplasm, where it will form spherical vesicles due to its impermeability to aqueous solutions; similarly, nuclei in the pseudocorneal stratum also produce lipid droplets, which are taken up by transporters, the adipocytes. Other nuclei show unidentified solid constituents (polysaccharides or proteins?) and keratin in quantity; all these ingredients constitute an exceptional diving suit, allowing extraordinary underwater performances. A germinative base constantly produces cells pushed towards the surface in contact with the sea which destroys them, in a 3-week cycle: this epidermis therefore produces all the constituents, and in particular an enormous quantity of lipids which migrate towards a lower layer, the hypodermis, where this high-performance tissue is formed, the blubber, loaded with keratin fibers to ensure its solidity; the dermis ensures the transport of blood bringing water and metabolites from digestion, and taking away blood enriched with desalinated water. The blubber is maintained regularly throughout the life of the cetacean, which must therefore obtain a large mass of marine food, in competition with man. The life of the cetacean depends on its diving suit, very/too expensive in nutrients in our current planetary ecosystem overexploited by man (see Viale *et al.*, in the press).

Keywords Cetaceans, whales, diving performance, epidermis, dermis

INTRODUCTION

Les Cétacés sont des mammifères aériens à respiration par poumons qui se sont secondairement adaptés à la vie aquatique marine, c'est-à-dire constamment dans l'eau, en adoptant une alimentation entièrement marine.

Ils parviennent à équilibrer la pression osmotique de leur milieu intérieur (équivalente à 7 à 8 grammes de sel par litre), à partir de l'eau de mer ingurgitée dans leur bol alimentaire (35 à 38 g de sel par litre); nous avons montré qu'ils rejettent l'excédent de sel ingurgité en se nourrissant, par exsudation de solutions hyper salées qui cristallisent dès le premier contact avec l'eau de mer dans la strate la plus externe de la peau, en gardant l'eau moins salée (VIALE, 1997, 1999); leur hydratation provient donc de leur nutrition impérative, totalement marine et en concurrence avec l'Homme.

Notons que toute leur adaptation évolutive secondaire a consisté à sortir de cette concurrence en spécialisant leur niche écologique afin de pouvoir se nourrir là où l'homme ne prélève pas, en particulier hors de la zone euphotique surpeuplée : cette stratégie est une loi générale dans le fonctionnement de l'écosystème de notre planète (FRONTIER & VIALE, 1991; BARITEAU *et al.*, 1995). Ils ont changé la dimension de leurs zones d'usage : zone océane, plongée profonde, déplacements à grande distance, vitesse de nage.

Ils plongent plus ou moins profondément et nagent très vite grâce à la rigidité totale de leur corps qui permet leur hydrodynamisme. Le maintien d'une qualité lisse de l'épiderme qui reste vivant et ne se desquame qu'en lamelles très fines, conforte remarquablement leurs qualités hydrodynamiques. En somme, ils sont comme des coques métalliques de navire, bien lisses, bien entretenues, mais des navires sans port d'attache, ni pour faire le plein d'eau ou de gazole, ni pour dormir.

Nous appelons **autonomie de survie** le fait qu'ils n'aient besoin d'aucune attache portuaire. Mais leurs ressources énergétiques sont tirées de leur nourriture marine et de leur respiration, leur moteur est la contraction musculaire, à la condition de pouvoir se déplacer rapidement et plonger plus ou moins profondément. En fait, ce terme autonomie des Cétacés ne convient pas, car ceux-ci ont besoin d'une alimentation massive, par essais volumineux de krill pour les baleinoptères ou par gros calmars ou pieuvres pour les ziphius et cachalots. Cette nourriture utilise les fonds marins pour se mettre à l'abri de la concurrence forte de la faune dans la zone euphotique; le krill s'y nourrit également par remontée migratoire nycthémeraie. Pour pouvoir l'utiliser, il a fallu aux Cétacés une différenciation de leur évolution, une coévolution avec le milieu et une finalité orientée par le besoin de nourriture : évolution épigénétique.

Le résultat de cette adaptation des Cétacés est l'obtention évolutive d'un « super-équipement »

permettant leurs performances exceptionnelles en plongée et en motricité : grâce à une combinaison de plongée adéquate inégalable. Comment est-elle construite ? D'où vient-elle ?

Nous montrons ici que **la PEAU fabrique cette sorte de scaphandre individuel** ou combinaison de plongée protégeant en continu tout le corps des pressions externes et internes, le **rendant rigide** et totalement et remarquablement **lisse**, donc hydrodynamique. Comme chez tous les Mammifères dont l'Homme, la peau des Cétacés comporte trois niveaux, l'**épiderme**, le **derme** et l'**hypoderme**, mais ici le derme est entremêlé à l'épiderme par le plissement de la **strate germinative**, et c'est dans l'hypoderme qu'est accumulé et structuré le lard, une couche continue d'une épaisseur allant de 6 à 10 centimètres, voire davantage au niveau du dos thoracique d'un animal et de 5 à 6 centimètres au cou, mais très mince sur les nageoires correspondant aux bras, pour leur rôle tactile.

Présentation de la structure de la peau de Cétacé par des prélèvements sur un animal encore frais, mort accidentellement : une baleine (*Balaenoptera physalus*) (Bp 07.72).

Celle-ci a été victime d'un déversement brutal par bateau, en mer, de l'ordre de 3000 tonnes par jour d'effluents très chauds et très acides (pH 0,3) déversés par l'usine de la Société Montedison, fabriquant de la peinture blanche au titane. La baleine, attirée par le remue-ménage, a été douchée et donc brûlée gravement en particulier sur la tête et le cou. C'est l'affaire des « Boues Rouges ». (GAUTHIER, 1974; PICHOD-VIALE, 1974; VIALE *et al.*, 1973; COUSTAL, 1977).

Après sa mort, le corps de la Baleine a divagué vers le sud. Elle a été éperonnée dans le Canal de Corse à quelques milles de Bastia par un navire de ligne qui l'a ainsi amenée au port; elle a été vite écartée en mer, sur ordre, par les artificiers chargés de la détruire; nous avons obtenu de leur patience l'autorisation de faire, sur l'énorme cadavre, en mer, une autopsie partielle, moyennant le dépôt des charges par nous mêmes, dans les ouvertures du cadavre les mieux disposées. Les prélèvements réalisés ont beaucoup servi au procès des « Boues Rouges ». Quand je les ai amenés au juge, au nom de la Municipalité de Bastia qui m'en avait chargée, accompagnée de notre avocat, le célèbre Maître Christian Huglo, notre avocat italien a immédiatement abandonné notre défense et rejoint la Société Montedison ! Le procès a été gagné, puis perdu en appel, car la loi italienne sur l'eau, dont nous n'avions pas d'équivalent en France, a été modifiée.

La peau se détachait donc par plaques au-dessus de l'hypoderme par rupture des vaisseaux fragiles du derme. De l'épiderme a donc été prélevé sur la baleine de 20 m : des plaques se desquamaient sous le doigt par l'effet de l'effluent chaud déversé; la peau était intacte dans d'autres zones, ce qui a fourni des échantillons témoins de bonne qualité aptes à la

microscopie électronique ; tous les conservateurs possibles ont été utilisés. Des blocs prismatiques de peau épais de 5 à 6 cm se détachaient du lard (ex : la

Figure 1A) suite à la brûlure plus ou moins profonde comme le montrent la photo de la figure 1B et les photos 5 et 6 de la figure 2.



Figure 1A Photo d'un fragment de Peau d'une baleine *Balaenoptera physalus*, prélevée par nous en mer, quelques dizaines d'heures après sa mort (Bp 07.72). Cette vue supérieure de la peau dévoile une détérioration par hydrolyse acide plus ou moins profonde, suggérant une brûlure à différents niveaux de l'épiderme, comme l'explique la Figure 1B (extrait de VIALE *et al.*, 1973).

Figure 1A Photo of a skin fragment from a *Balaenoptera physalus* whale, collected by us at sea, a few dozen hours after its death (Bp 07.72). This upper view of the skin reveals deterioration by acid hydrolysis of varying depth, suggesting a burn at different levels of the epidermis, as explained in Figure 1B (from VIALE *et al.*, 1973).

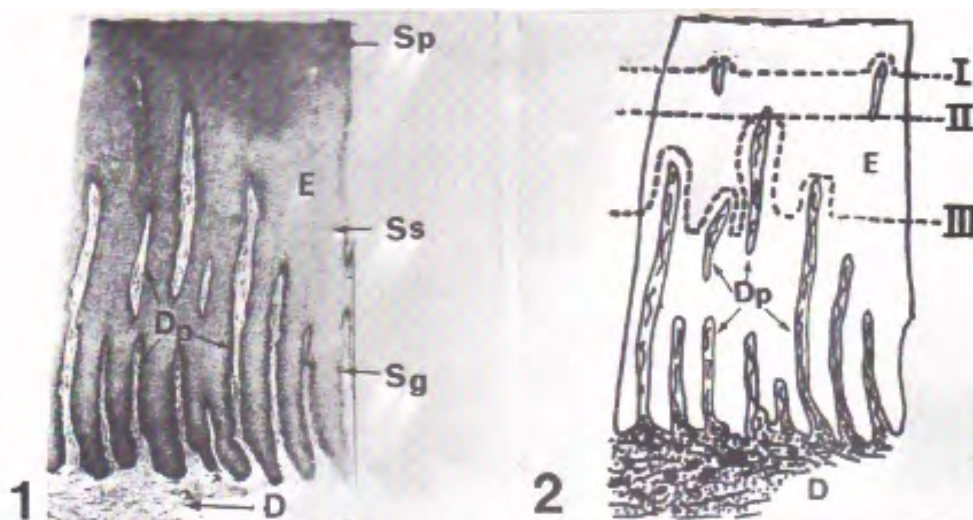


Figure 1B : 1) Photo au microscope MET d'une coupe de peau de baleine (Bp 07.72) perpendiculaire à la surface ; 2) Schéma de la coupe d'après VIALE *et al.*, 1973, modifié). L'épiderme est mêlé au derme : au dessus du niveau I ; Stratum pseudocorneum Sp ; entre I et II : la couche des papilles dermiques visibles en relief en Figure 3 ; entre les niveaux II et III Stratum spinosum, l'épiderme épineux Ss ; en dessous de III se mêlent l'épiderme par le Stratum germinativum Sg ou assise germinative génératrice de la peau et le derme proprement dit, qui emplit l'espace entre les lames plissées de Sg visibles en relief à la Figure 2 ; ces lames donnent en coupe une allure de papilles dermiques Dp.

Figure 1B: 1) TEM microscope photo of a section of whale skin (Bp 07.72) perpendicular to the surface; 2) Diagram of the section after VIALE *et al.*, 1973, modified). The epidermis is mixed with the dermis: above level I; Stratum pseudocorneum Sp; between I and II: the layer of dermal papillae visible in relief in Figure 3; between levels II and III Stratum spinosum, the spinous epidermis Ss; below III the epidermis is mixed by the Stratum germinativum Sg or germinative layer generating the skin and the dermis itself, which fills the space between the pleated laminae of Sg visible in relief in Figure 2; these laminae give in section the appearance of dermal papillae Dp.

En fait, il faut l'utilisation du microscope électronique à balayage (M.E.B.) pour comprendre le plissement de la strate germinative en lames serrées parallèles qui donnent en coupe l'impression de papilles très hautes, alors que les seules papilles

dermiques décrites sont très courtes (Figure 2, photos 5 et 6).

La Figure 2 permet de découvrir l'accroissement énorme de la surface de l'assise germinative chez le Cétacé, qui se fait par plissement en lames verticales ;

des sortes de murs parallèles d'assise germinative continue la séparent au dessus du tissu épidermique et, au dessous, du derme, c'est-à-dire d'un tissu conjonctif lâche avec des fibres de kératine et de

collagène dans lequel se font les transports des adipocytes et des cellules lymphoïdes, leucocytes, macrophages, etc. et le réseau sanguin centripète et centrifuge.

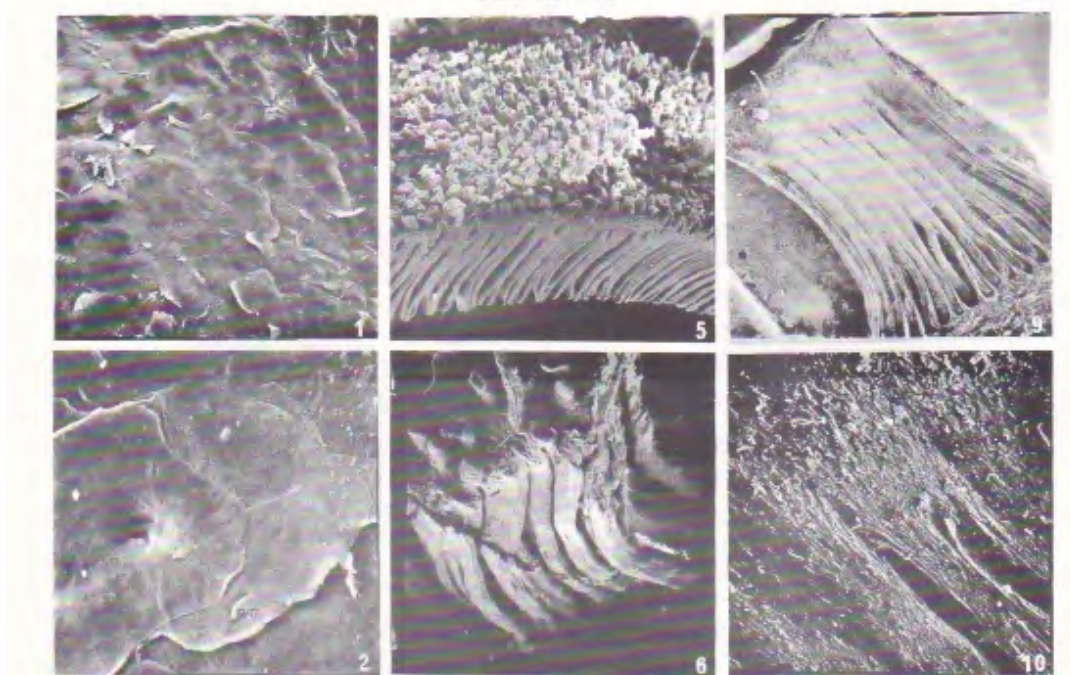


Figure 2. Micrographies MEB de fragments d'épiderme de baleine (Bp 07.72) ; photos 5, 6, 10 : fragments altérés par l'hydrolyse acide ; photo 9 : échantillon témoin de peau saine et complète prélevée sur le même animal, à comparer avec les photos 5, 6, 10 et la photo de la figure 1B ; en photo 5 : l'assise germinative est donc plissée, formant un bloc surmonté de papilles dermiques courtes ici mises à nu, desquamées des couches supérieures de la peau, par la brûlure de l'acide ; le bloc est incliné et grossi en photo 6 avec les papilles à nu, alors que la photo 10 montre l'espace de la strate supérieure pseudo-cornée qui les englobait dans une peau saine.

Figure 2. SEM micrographs of fragments of whale epidermis (Bp 07.72); photos 5, 6, 10: fragments altered by acid hydrolysis; photo 9: control sample of healthy and complete skin taken from the same animal, to be compared with photos 5, 6, 10 and the photo in figure 1B; in photo 5: the germinal layer is therefore folded, forming a block surmounted by short dermal papillae here exposed, peeled from the upper layers of the skin, by the acid burn; the block is tilted and enlarged in photo 6 with the papillae exposed, while photo 10 shows the space of the upper pseudo-corneal stratum which enclosed them in healthy skin.

Les photos 1 et 2 (x150 et x600) montrent les cellules superficielles de la peau d'un baleinoptère nouveau-né (Bp. 1.75). La surface lisse formée par des cellules aplaties en grandes mais fines crêpes, désolidarisées par l'action d'une hydrolase naturelle rejetée par la strate supérieure pseudo-cornée dans l'espace intercellulaire ; l'érosion par la mer détache des pellicules, d'où la finesse du lissage au contact de la peau d'un Cétacé.

La croissance de la surface de la peau se fait en continu en augmentant la hauteur des lames de ses plissements verticaux Cette croissance de la surface de l'assise germinative de la peau par la hauteur des plis verticaux réalise une adéquation aux besoins quantitatifs en fonction de l'âge du Bp, de la région de migration, par exemple en eau désalinisée : une régulation en migration de la zone d'eau océanique à l'eau méditerranéenne plus salée.

A- Structure et fonctions de la peau

Le fonctionnement de la peau apparaît celui d'une machine à produire complexe, évoluant en un

temps long (toute la vie du Cétacé) par des cycles courts de trois semaines, sur des temps de production très variables, à des rythmes divers ; elle produit en sécrétant, excrète en exsudant, hydrolyse les contacts solidement kératinisés des cellules épidermiques en oursins en préparant leur exuviation en douceur permettant un lissage remarquable de la surface du Cétacé. Elle localise les transports d'eau et de métabolites, et en particulier des lipides qui constitueront les graisses du lard.

Le fonctionnement débute dans les cellules de l'assise germinative et se différencie selon que la cellule est poussée par les jeunes cellules suivantes, vers la périphérie du corps dans l'espace qui devient l'**épiderme** ou vers l'intérieur du corps du Cétacé et forme l'**hypoderme** ; le derme emplit l'espace énorme qui baigne la **strate germinative**.

La peau est engendrée par une multiplication permanente des cellules d'une membrane dite basale dont les cellules, en mitose continue, forment l'**assise germinative** et poussent, sous la pression des nouvelles cellules, les cellules néoformées vers la

périphérie du corps ; ce mécanisme entasse donc de nombreuses couches de cellules qui se différencient au cours de leur cycle jusqu'à exclusion ; elles assurent diverses fonctions tour à tour qui confèrent à la peau la complexité de son action en particulier le rôle protecteur du corps contre l'agression de l'environnement. La mer est agressive ; elle use, dissout les sels, décolle les couches de cellules qui s'exfolient régulièrement. Ainsi, il faut imaginer la peau comme un moteur qui crée en permanence, par cycles de 15 à 20 jours, ce que le Cétacé utilise pour vivre et ce que l'environnement lui prélève, et ceci jusqu'à sa mort.

La méthode pour comprendre l'action et l'activité productrice de la peau est de montrer sa structure histologique et le travail de production de ses cellules, en montrant la matière produite par la cellule. Il faut donc de très bonnes micrographies. Nous avons bénéficié du fort développement de l'Histologie et la Cytologie dans les laboratoires de la Sorbonne (Pr M. Prenant, G. Teissier, P. Drach et Dr R. Martoja), de la cytologie en certificat de 3^{ème} cycle (Pr M. Couteaux) et de l'accès à des M.E.T. du CNRS (Pr P. Cassier) et ensuite du M.E.B. de Mme Delhi Guillaumin CNRS puis à Villefranche sur Mer (Pr M. Bougis), puis généralement des M.E.T. du CNRS.

De plus, dans les décennies 70 à 90, les échantillons traités ont été de relative bonne qualité

(en dehors de la pollution), permettant les traitements spécifiques à la cytologie (post-osmisation et fixation au cacodylate ajouté à la glutaraldéhyde, etc.), grâce à de nombreux stages de perfectionnement (Universités de Lyon, Paris, Villefranche, Nice, etc.), qui accueillaient des chercheurs en diaspora.

Les résultats ont été très variables en fonction de l'aide obtenue dans le traitement préalable du matériel à observer ou de la manipulation de l'appareil pour les réglages pour l'observation et pour les photos ; quand les photos sont bonnes, elles répondent aux questions posées, elles apportent découverte, compréhension, démonstration.

Voici la sélection de nos photos qui montrent les diverses productions de la peau.

Des cellules sur nos photos montrent leur fabrication de kératine, de mélanine et la synthèse de gouttes de lipides et de granules non lipidiques au sein du noyau de la cellule épidermique, et le mécanisme se poursuit jusqu'au *stratum pseudocorneum*.

La production des cellules dans l'assise germinative

La Figure 3.1 montre trois cellules de l'assise germinative agrandies ; la lame basale est la couche inférieure de l'assise germinative au contact avec le derme. Ces cellules sont en mitose constante.

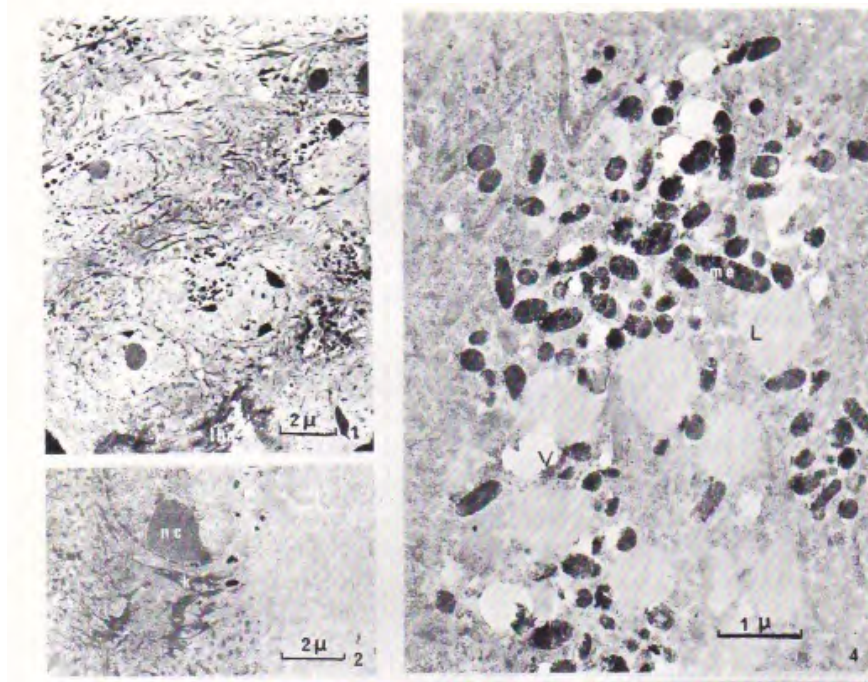


Figure 3. 1- Trois cellules germinatives : le noyau est volumineux, indication d'une cellule jeune. Le noyau de la figure 3.2 a été très agrandi et montre les pores de sa membrane nucléaire qui sont ouverts. Le nucléole est près des pores et les premières fibres de kératine produite sont visibles. La cellule germinative est en mitose permanente. La figure 3.4 est une portion de cytoplasme d'une cellule épineuse qui produit des mélanosomes porteurs de mélanine, on voit que cette cellule produit aussi des fibres de kératine, des vacuoles salées (V) et des gouttelettes lipidiques (L).

Figure 3.1- Three germ cells: the nucleus is large, indicating a young cell. The nucleus in Figure 3.2 has been greatly enlarged and shows the pores of its nuclear membrane which are open. The nucleolus is near the pores and the first fibers of keratin produced are visible. The germ cell is in permanent mitosis. Figure 3.4 is a portion of cytoplasm of a spiny cell which produces melanosomes bearing melanin, we see that this cell also produces keratin fibers, salt vacuoles (V) and lipid droplets (L).

La production de matières dans la couche de cellules épineuses

Si la Figure 4 est éloquent pour démontrer la mécanique de production d'une cellule de la strate épineuse, c'est grâce à une fixation et un traitement spécifiques d'un épiderme relativement frais de *Ziphius cavirostris* Zc1968 (extrait modifié de la Planche 15 de PICHOD-VIALE, 1977). Elle montre le quart d'un noyau en action de production : le nucléole est proche des pores de la membrane nucléaire qui

sont ouverts ; la goutte de lipides L est en formation près des pores ; les vésicules de Golgi marquées d'une flèche sont présentes dans le cytoplasme périnucléaire, en tant qu'organites-clefs de la sécrétion, et de même une mitochondrie (marquée par 2 flèches) à barres transverses comme les ont décrites SOKOLOV & KALANISHKOVA (1971) ; cette cellule a déjà produit des fibres de kératine visibles dans le cytoplasme périnucléaire.

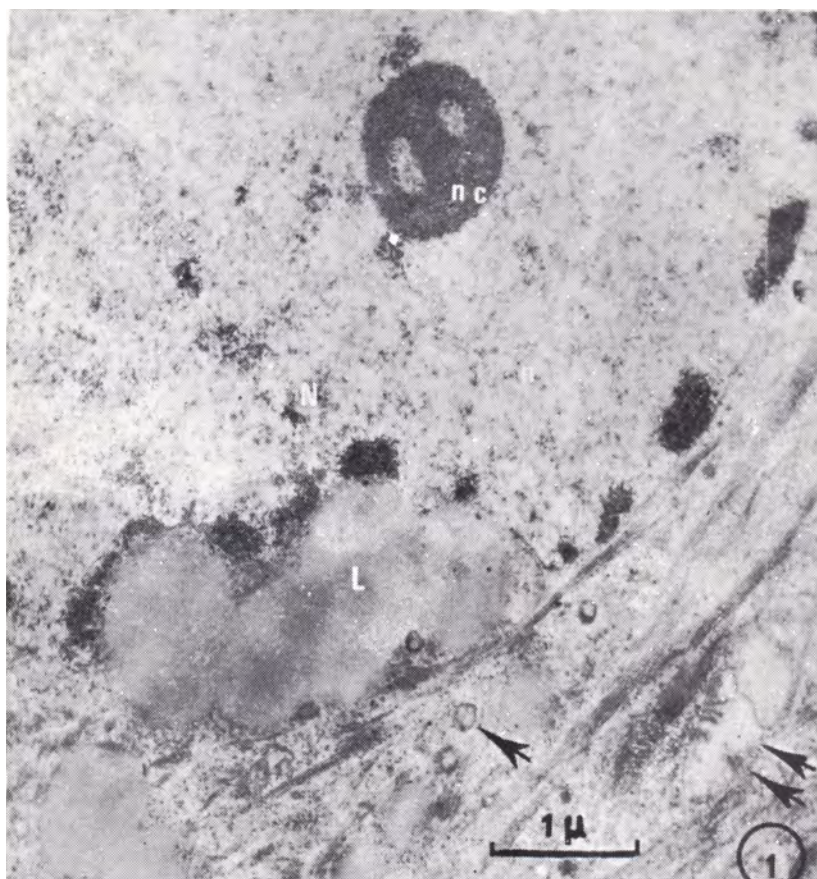


Figure 4A. Elle montre le quart d'un noyau dont les pores sont ouverts et qui fabrique une gouttelette lipidique. On observe déjà quelques fibres de kératine et, à l'angle L, une mitochondrie telle que décrite par SOKOLOV & KALANISHKOVA (1971), marquée par 2 flèches. Des vésicules de Golgi sont présentes (une flèche) près des pores nucléaires, indice caractéristique d'une activité sécrétrice. La présence d'une mitochondrie est importante pour montrer l'apport énergétique nécessaire dans une action de production. Les vésicules de Golgi gouvernent la sécrétion et la fabrication des fibres de kératine déjà visibles. (Cliché extrait de PICHOD-VIALE, 1977).

Figure 4A. It shows a quarter of a nucleus with open pores that is producing a lipid droplet. We can already see some keratin fibers and, at the L angle, a mitochondrion as described by SOKOLOV & KALANISHKOVA (1971), marked by two arrows. Golgi vesicles are present (one arrow) near the nuclear pores, a characteristic indicator of secretory activity. The presence of a mitochondrion is important to show the energy input required for a production action. Golgi vesicles govern the secretion and production of the already visible keratin fibers. (Photo taken from PICHOD-VIALE, 1977).

La fabrication de kératine ne semble pas être la prérogative de certaines cellules, comme le montrent nombre de nos photographies à tous les stades de la vie cellulaire épidermique. De même pour la fabrication de lipides, qui pourrait justifier le terme de « lipokératinocyte » (MENON *et al.*, 2022).

La Figure 4B montre un noyau en cours de fabrication d'un corpuscule non lipidique, protéique

ou polysaccharidique (?). Ce noyau d'une cellule épidermique jeune a aussi produit des fibres de kératine K, de la mélanine en grains noirs visibles au centre supérieur de la photo, une goutte de lipides, et il engendre un gros granule G coiffé d'une mitochondrie, probablement polysaccharidique ou protéique (?).

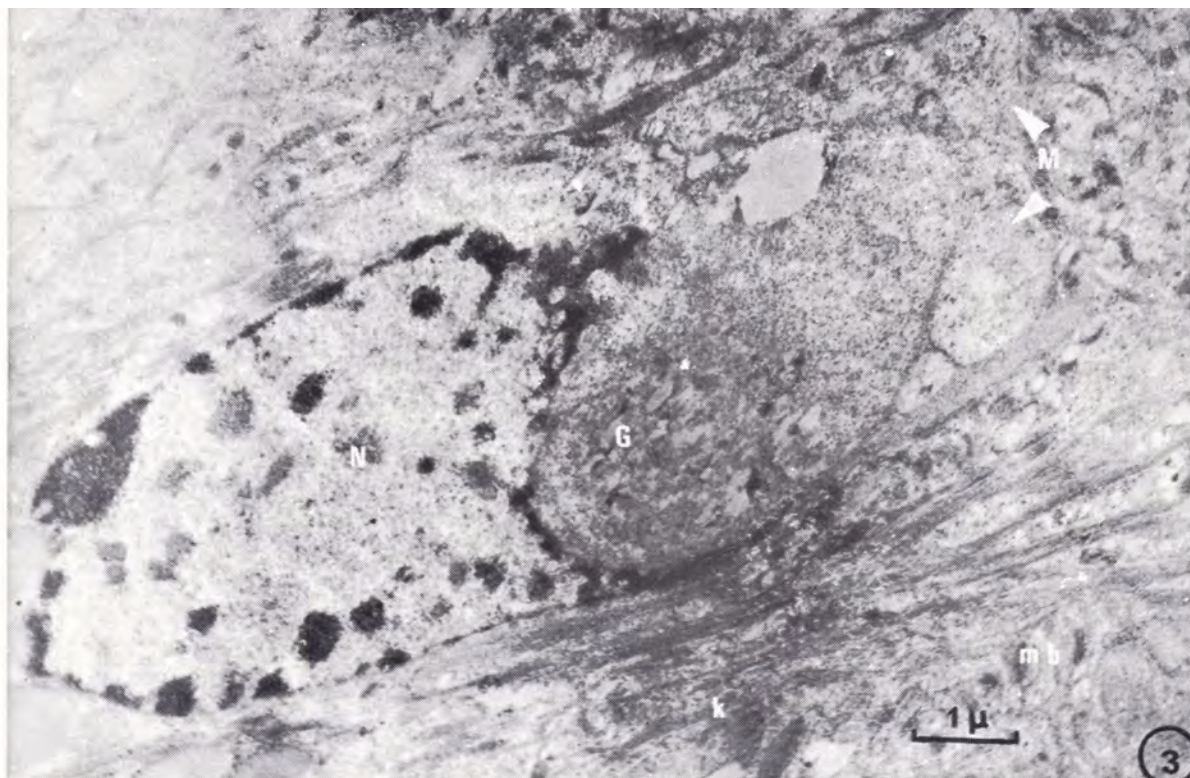


Figure 4B. Elle montre un noyau dont les pores sont ouverts et qui fabrique un granule non lipidique ; on observe déjà quelques fibres de kératine k, de la mélanine et une mitochondrie qui coiffe le Granule G marqué par des flèches blanches. Des vésicules de Golgi sont présentes près des pores nucléaires, organites référentiels d'une sécrétion; une goutte lipidique petite est produite, plaquée contre le granule, qui est du même ordre de grandeur que la bulle lipidique de la figure précédente (Cliché extrait de PICHOD-VIALE, 1977).

Figure 4B. It shows a nucleus with open pores that produces a non-lipid granule; we can already see some keratin k fibers, melanin, and a mitochondrion covering the G Granule marked by white arrows. Golgi vesicles are present near the nuclear pores, organelles that are the reference for secretion; a small lipid drop is produced, pressed against the granule, which is of the same order of magnitude as the lipid bubble in the previous figure (Photo taken from PICHOD-VIALE, 1977).

De telles cellules se différencient vite au cours des 2 à 3 semaines de leur cycle dans l'épiderme, en devenant des cellules à épines d'oursin (spinocytes). Le rôle essentiel de l'épiderme est en effet l'hyper-solidité des attaches de ses cellules en forme d'oursin. La fabrication des pointes en épines, les attaches des épines entre elles par des boutons-pression en kératine (desmosomes) exigent une quantité énorme de kératine. Le cytoplasme est bourré de fibres de kératine dans plusieurs directions; quand celles-ci sont coupées transversalement, elles apparaissent sous forme de granules omniprésents.

La Figure 5A représente deux fragments de cellules épineuses: l'une active, dont les prolongements en épines sont soigneusement accrochés à ceux des cellules voisines par des boutons-pression rectilignes, les desmosomes, qui sont remplis de kératine; cette cellule a fabriqué aussi de la mélanine et des vacuoles salées qui participent à la gestion hydrominérale du Cétacé.

La photo 5B montre un **fragment de la membrane** d'une cellule jeune dont les lobes, déjà charpentés par beaucoup de kératine, sont en train de

devenir des prolongements épineux; cette cellule deviendra « épineuse » (cellule en oursin).

Production de matière dans la couche de cellules de la strate pseudo-cornée :

La Figure 6 est un fragment prélevé sous la surface cutanée qui est oblique sur cette photo et apparaît à l'angle supérieur gauche incliné en diagonale SW-NE; la cellule aplatie montre un noyau encore productif.

Notons sur la figure l'abondance des vacuoles salées qui sont polygonales le long des membranes; les bulles sphériques sont lipidiques et certaines sont entourées d'une membrane cellulaire d'adipocyte; le transport des lipides dans la strate pseudocornée a donc commencé là avec des adipocytes dans le but de stockage dans l'hypoderme. Ces adipocytes apparaissent petits, serrés, dans la figure 6, évoquant un rôle de récupération de tous les lipides produits, même les dernières gouttes avant l'exuviation des dernières couches cellulaires. Les vacuoles salées à ce niveau de la peau sont petites, rétrécies par la perte d'eau moins salée; elles contiennent alors une

solution de sel sursaturée possible grâce à la forte température du Cétacé - au moins 37°, et grâce à l'imperméabilité de la peau. Certaines vacuoles qui n'ont pas été vidées par la technique montrent encore un contenu (flèches); il s'agit de l'excrétion de sel par la peau découverte sur *Ziphius cavirostris* dès 1962, et démontrée en 1968 (VIALE, 1979).

Dans les dernières couches les plus externes, le frottement de l'eau de mer viendra décoller les lames de peau très fines et dissoudre les cristaux de sel.

L'observation de la peau par un examen au MEB nous a permis de montrer les raisons de l'hydrodynamisme d'une baleine : se reporter à la figure 2. L'observation au MEB d'un fragment de peau de baleine étudiée au premier paragraphe permet de montrer la qualité de glisse de la peau (voir Figure 2,

photos 1 et 2). La photo 1 montre l'aspect extérieur de la surface d'un baleineau quelques heures après sa mort à un grossissement autour de 150. Les cellules sont plates en fines crêpes dont les bords se soulèvent et suggèrent une desquamation par la pression marine en pellicules fines.

La photo 2 avec un grossissement d'environ 600 montre la dimension importante de chaque cellule, sa qualité souple et non cornée. C'est là une caractéristique de la peau des Cétacés qui permet leurs performances : une peau lisse est hydrodynamique, permettant l'augmentation de la vitesse de nage en plongée. Ainsi la dernière couche de la peau la plus vieille participe, avant d'être exfoliée, à l'excellence de l'hydrodynamisme des Cétacés.

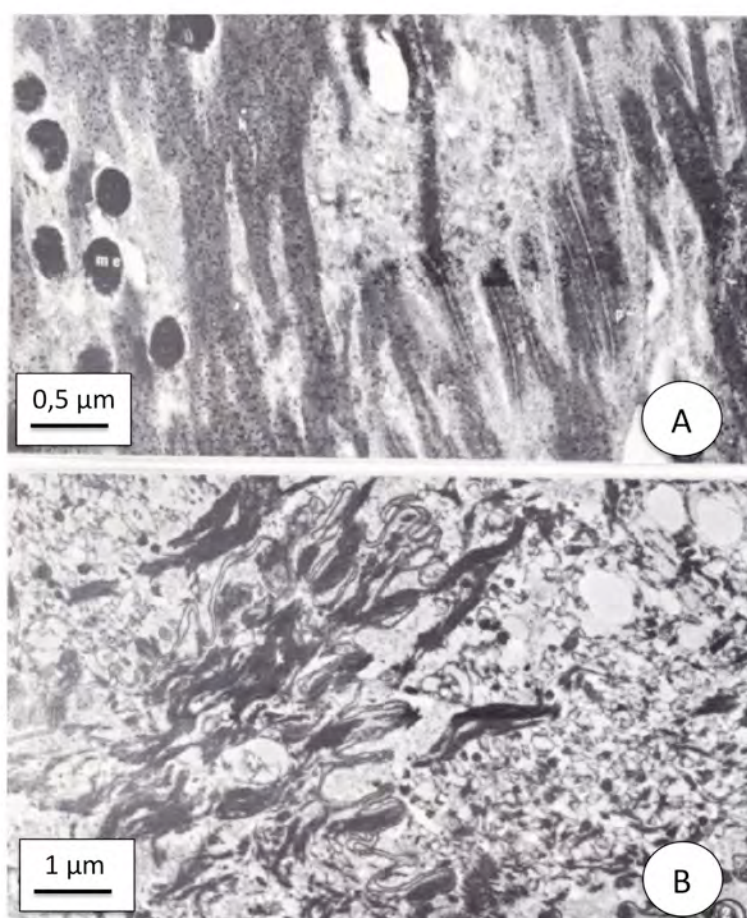


Figure 5. A. Détail d'une cellule dite épineuse du stratum spinosum : fibres de kératine dense criblée de granules dits non identifiés dans la littérature alors que ce sont des coupes transverses de kératine; de la mélanine dans des mélanosomes . Le cytoplasme présente peu d'organites identifiables (peut-être des vésicules golgiennes). B. Extrémité d'une cellule épineuse jeune montrant des prolongements en épines perpendiculaires à la surface cellulaire, en forme de pseudopodes radiaires sous-tendus par des fibres de kératine qui relient des desmosomes. Détail du cytoplasme avec de nombreux organites : granules pigmentés, des vésicules golgiennes, des vacuoles salées polygonales vidées, des gouttes lipidiques petites. (Cliché extrait de PICHOD-VIALE, 1977).

Figure 5. A. Detail of a so-called spiny cell of the stratum spinosum: dense keratin fibers riddled with granules said to be unidentified in the literature while these are transverse sections of keratin; melanin in melanosomes. The cytoplasm presents few identifiable organelles (perhaps Golgi vesicles). B. Tip of a young spiny cell showing spine-like extensions perpendicular to the cell surface, in the form of radial pseudopods subtended by keratin fibers which connect desmosomes. Detail of the cytoplasm with numerous organelles: pigmented granules, Golgi vesicles, emptied polygonal salt vacuoles, small lipid drops. (Photo taken from PICHOD-VIALE, 1977).

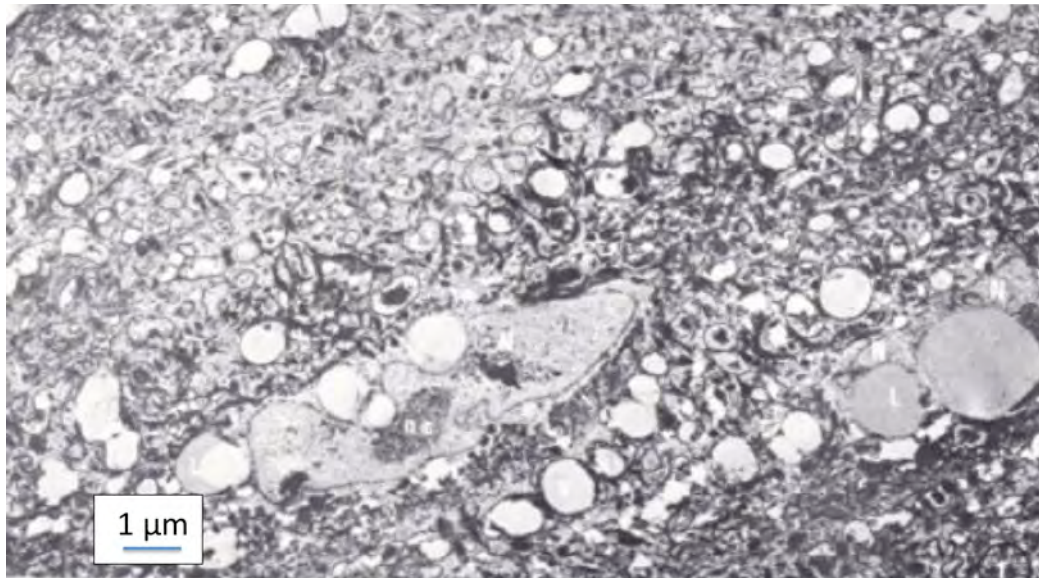


Figure 6. Fragment de peau de la strate pseudo-cornée montrant des cellules losangiques aplaties parallèles à la surface cutanée visible à l'angle supérieur gauche de la figure, et qui est oblique (du bas à gauche vers le haut à droite sur la figure). Le noyau visible est fonctionnel, avec des gouttelettes lipidiques fabriquées entre ses lobes. A l'angle inférieur droit, deux grosses gouttelettes lipidiques sont étrangères à la coupe. Notons tout le long des membranes en feston, l'abondance des vacuoles à sel chargées de l'excréter. Certaines sont indiquées par des flèches et montrent encore des substances intérieures, les autres ont probablement été lessivées de leur sel par les liquides conservateurs. Beaucoup de grains noirs correspondent à des coupes transversales de petits faisceaux de kératine. Les gouttelettes lipidiques sont sphériques et les trois premières au centre inférieur de la photo montrent qu'elles sont entourées d'une membrane : il s'agit d'adipocytes, cellules transporteurs des lipides. (Extrait et modifié de PICHOD-VIALE, 1977).

Figure 6. Skin fragment of the pseudocorneal stratum showing flattened diamond-shaped cells parallel to the skin surface visible in the upper left corner of the figure, and which is oblique (from bottom left to top right in the figure). The visible nucleus is functional, with lipid droplets produced between its lobes. In the lower right corner, two large lipid droplets are foreign to the section. Note the abundance of salt vacuoles responsible for excreting salt along the festooned membranes. Some are indicated by arrows and still show internal substances; the others have probably been leached of their salt by the preserving liquids. Many black grains correspond to cross-sections of small bundles of keratin. The lipid droplets are spherical, and the first three in the lower center of the photo show that they are surrounded by a membrane: these are adipocytes, lipid-transporting cells. (Extracted and modified from PICHOD-VIALE, 1977).

En conclusion de l'étude de l'épiderme, une partie seulement de son rôle est liée à sa couche épaisse par la kératine, qui organise la solidité de la peau à la pression et l'écrasement, mais en fait il est toujours associé au derme et à l'hypoderme : l'assise germinative est le fondement des trois couches.

B- Structure et fonctions du derme

Cette partie de la peau est la moins connue : elle n'apparaît dans les figures de coupes histologiques que sous la forme de fragments, avec la mention « partie accolée à la base de l'assise germinative de l'épiderme » comme dans la figure 1, ou « accolée à la superficie de l'hypoderme ». Le derme est toujours difficile à décrire sur les coupes histologiques, de même que sur les micrographies ; il est le système vasculaire qui irrigue toute la peau ; il semble avoir peu de volume sur les photos de la figure 1 par exemple, mais il s'inscrit dans les espaces définis par les lames de l'assise germinative plissée vues au M.E.T. de la figure 7.

La Figure 7 montre une coupe sagittale de 4 lames ou plis de l'assise germinative ; l'assise

germinative AG est le liseré noir de 2 à 3 mm qui dessine les lames ; à l'intérieur des plis, on voit des vaisseaux sanguins bien appliqués contre l'AG – un contact intime parfait justifiant des échanges permanents. Dans les plis, le derme contient l'ensemble des vaisseaux sanguins de tout calibre qui amènent le sang depuis les artères cutanées venant de l'aorte et ceux qui le renvoient au cœur par les 2 veines caves ; et ceci dans la peau de toute la surface corporelle. Il ramène le sang qui a irrigué l'épiderme épineux par les capillaires collés aux cellules de l'assise germinative dans un contact intime parfait, nécessaire pour expliquer l'exocytose de l'un et l'endocytose de l'autre.

L'espace supérieur entre et au-dessus des lames est l'épiderme de la strate épaisse (*Stratum spinosum*, SS) qui assure la solidité de la peau par des cellules à épines attachées les unes aux autres par des agrafes de kératine dites « desmosomes » de la Figure 6. Ici, à faible grossissement, ces desmosomes forment les petits segments verticaux tous orientés de la même façon que l'on peut voir dans le troisième espace d'épiderme de la figure ; c'est un système

complexe de Kératine pour lutter contre l'étirement de la peau de gauche à droite et inversement (X 10).

L'espace entre les 4 lames emplies de vaisseaux sanguins, c'est l'épiderme dans sa partie épineuse consacrée à son rôle de solidité de la peau, résistance à la pression écrasante en plongée et à la remontée. La Figure 7 montre le tiers central de la hauteur des plis épidermiques ; le tiers supérieur atteint le haut de la strate pseudo-cornée particulièrement salée ; le tiers inférieur montre le dessous des lames, dans le derme et l'hypoderme : c'est la Figure 8.



Figure 7. Fragment d'épiderme montrant 4 lames ou plis de l'AG. (Bp 07.72.M.E.T., photo 40). Micrographie à faible grossissement d'épiderme de Bp frais, traité au glutaraldéhyde-cacodylate ; coupe sagittale de 4 lames ou plis de l'assise germinative plissée AG ; l'espace interne des lames apparaît bourré de vaisseaux sanguins appliqués fortement contre les cellules de l'assise germinative qui dessine ce liseré noir de 2 à 3 mm qui forme la lame : les échanges permanents entre le sang et l'épiderme sont garantis !
Figure 7. Fragment of epidermis showing 4 blades or folds of the AG. (Bp 07.72.M.E.T., photo 40). Low magnification micrograph of fresh Bp epidermis, treated with glutaraldehyde-cacodylate; sagittal section of 4 blades or folds of the pleated germinal base AG; the internal space of the blades appears packed with blood vessels pressed tightly against the cells of the germinal base which draws this black border of 2 to 3 mm which forms the blade: permanent exchanges between the blood and the epidermis are guaranteed!

C- Le Derme sous la base des lames

La Figure 8 représente la partie de la peau sous 8 lames ou plis de l'assise germinative AG. Cette figure révèle l'importance de l'espace occupé par le derme, c'est-à-dire nécessaire donc au transit vasculaire: la place occupée par le volume des vaisseaux sanguins toujours pleins entrant et sortant de la peau, (c'est-à-dire la quantité d'espace nécessaire au trafic

vasculaire en fonctionnement) est toujours ignorée, mal mesurée, parce qu'on observe le plus souvent des tissus vidés en grande partie de leurs contenus vasculaires. C'est le problème des autopsies des Cétacés.

Les vaisseaux montent dans les colonnes blanches qui sont l'intérieur des plis jusqu'au stratum pseudo corné qui est très chargé en vacuoles salées concentrées ; les vaisseaux afférents amènent du sang enrichi en sel par l'effet de l'absorption digestive : mais cette concentration en sel marin est très inférieure à celle de l'épiderme qui cumule dans les vacuoles salées, et qui va attirer de l'eau salée vasculaire le long de la montée dans la colonne , il va donc passer une partie de sel dans l'épiderme et cet échange est constant, puisque le sang circule sans cesse. Les vaisseaux efférents de la peau renvoient donc au coeur un plasma bien moins salé que le plasma des vaisseaux afférents qui arrivent chargés d'un surplus de sel surtout après un repas d'Euphausiacés chargés à 35g de sel par litre (38 en Méditerranée!).

Dans la Figure 8, le derme apparaît bien comme le système vasculaire, qui s'implique dans l'hypoderme par des milliards de vaisseaux qui l'irriguent et en particulier lui apportent les lipides fabriqués dans l'épiderme. Les « bulles » d'huile visibles sont prises en charge par des cellules - transporteurs « les **adipocytes** ». La prise en charge des « corpuscules lipidiques » doit se faire dans tout l'épiderme comme nous l'avons montré à la Figure 6, où ils sont fabriqués par le noyau encore fonctionnel d'une cellule pseudo-cornée. Les 6 bulles précédentes formées sont visibles au centre du bord inférieur de la photo où les trois plus grosses sont déjà équipées d'adipocytes et grains de kératine et les trois autres semblent en cours d'équipement de kératine. Les adipocytes transportent les bulles grasses jusque sous les lames dans le derme mêlé à l'hypoderme.

D- L'hypoderme

Il apparaît dans la continuité du derme de la Figure 8 par la présence de vacuoles salées, ici vidées de leur contenu mais identifiées par leur forme polygonale et de gouttes lipidiques sphériques; mais apparaissent des petits blocs blancs polygonaux qui annoncent la formation du gras solide le « LARD », cette couche grasse très solide qui deviendra la charpente externe du Cétacé.

La Figure 8 se situe sous la base des plis ou lames de l'assise germinative où se rangent des vaisseaux afférents et efférents du derme ; l'hypoderme dans la continuité se distingue par les vacuoles et blocs de gras blancs (car vidés par les liquides de montage technique (PICHOD-VIALE, 1977) ; des bulles lipidiques sont au contraire transportées par des transporteurs, « les adipocytes » depuis l'épiderme.



Figure 8. Coupe sagittale de 8 lames épidermiques de l'AG ; Traitement idem figure 7. Bp 07.72; MET. L'assise germinative AG est le feston noir qui dessine les plis ; c'est la couche de cellules génératrices des cellules de l'épiderme ; l'épiderme remplit les espaces de la figure compris entre les colonnes claires dans lesquelles se trouve le derme remplissant tout l'espace du pli ; le sommet des plis atteint la couche supérieure, dite pseudo-cornée, de l'épiderme.

Figure 8. Sagittal section of 8 epidermal slides of the AG; Treatment same as figure 7. Bp 07.72; MET. The AG germinative base is the black festoon which draws the folds; it is the layer of cells generating the cells of the epidermis; the epidermis fills the spaces of the figure included between the clear columns in which the dermis is located filling all the space of the fold; the top of the folds reaches the upper layer, called pseudo-cornea, of the epidermis.

La prise en charge des « corpuscules lipidiques » doit se faire dans l'épiderme comme nous l'avons montré à la Figure 4, où ils sont fabriqués par les noyaux des cellules épineuses et même une pseudo-cornée de la Figure 6 et pris en charge, transportés et apportés sous les lames épidermiques

Mais, alors que la Figure 8 donne l'impression d'une mise en continuité des couches épidermiques avec l'hypoderme, c'est au contraire ici une immense rupture, car on passe de l'épiderme à un tissu de type conjonctif, et non plus de type épithélial comme les épidermes.

La structuration du lard

Aucun recours à la cytologie de l'hypoderme pour en avoir une idée. En effet, la synthèse et l'architecture de la partie grasse de la peau dite le lard se font sous les lames plissées de l'assise germinative par l'action de cellules « conjonctives » dispersées dans le tissu conjonctif qui forment l'hypoderme.

Le lard est un système très compliqué de fibres solides, de kératine et d'autres fibres élastiques ou résistantes ; il est incompressible. Les lipides forment le liant conjonctif « amorphe » de ce tissu conjonctif. Nous ne savons rien sur la construction ni la

physiologie du Lard ! Le Lard est probablement en perpétuel remaniement de perte et d'apport par les **adipocytes, qui sont les porteurs fondamentaux des gouttelettes lipidiques formées dans l'épiderme**. Des adipocytes apparaissent petits dans nos figures et nécessitent une micrographie.

La figure 9 montre un agrandissement au M.E.T. de 3 adipocytes provenant d'un fragment d'hypoderme réalisé sur une coupe de peau de Baleine de Cuvier ou *Ziphius cavirostris*. (Zc ; 1968). Rappelons que ces adipocytes vont participer à la construction de l'énormité du lard d'une baleine. Il semble qu'il y ait des étapes de la construction qui nous échappent, une sorte de hiatus dans les échelles de fabrication.

Cet odontocète sans dents a donc été appelé Baleine par Cuvier ; notre spécimen (Figure 10) est venu s'échouer en 1968 sur une belle plage de la côte orientale corse, en pente douce, qu'il a choisie d'après la description de Paul Budker, qui nous a expliqué pourquoi et comment ; en effet, par son système d'écholocation, elle a choisi un arrière pays plat et un rivage sans rochers : elle est venue mourir de sa belle mort de vieillesse comme l'a montré son autopsie, par des artères durcies en « tuyau de pipe » et des traces de plusieurs parturitions sur une corne utérine, indices jamais retrouvés par la suite.

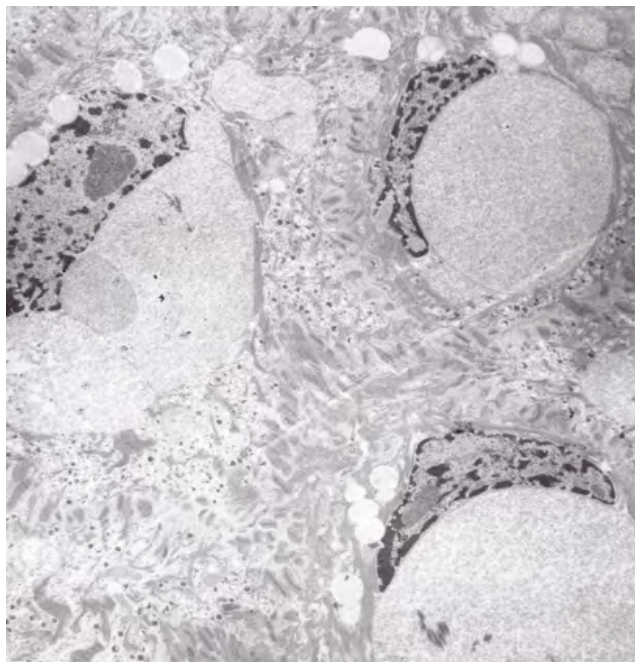


Figure 9. Fragment de peau de *Ziphius cavirostris* (photo MET 36 de Zc 1968). Technique de conservation spécifique au cacodylate et glutaraldehyde. La bulle de lipides est coiffée par une cellule dont on voit la membrane, très peu de cytoplasme et le noyau bien visible à ce grossissement. A comparer avec les adipocytes qui sont représentés petits à l'échelle de la figure 6.

Figure 9. Skin fragment of Ziphius cavirostris (photo MET 36 of Zc 1968). Specific preservation technique using cacodylate and glutaraldehyde. The lipid bubble is capped by a cell whose membrane, very little cytoplasm and the nucleus are clearly visible at this magnification. Compare with the adipocytes which are shown small to scale in Figure 6.



Figure 10. Échouage d'une Baleine à bec de Cuvier. (ZC.6.3.1968) à Ghizonaccia.

Figure 10. Stailing a real whale with Cuvier's beak. (ZC.6.3.1968) at Ghizonaccia.

Ce système reproducteur avait été envoyé à la Société Zoologique de France à Paris pour une des

démonstrations prévues à son Congrès du Cinquantenaire ... mais il n'est pas arrivé ! C'était en mai 1968.

Cette Baleine était attendue depuis 1962 pour confirmer que *Ziphius* est noir, sauf dans la partie céphalique blanc-gris par une couche de cristaux de sel qui disparaît rapidement (PICHOD-VIALE, 1977 ; VIALE & MASSON-VIALE, 2010).

DISCUSSION

La performance exceptionnelle des baleines en plongée est donc liée à leur peau. La peau construit les matériaux nécessaires pour faire une coque rigide à partir de ses fonctions sudoripare et sébacée. LOPEZ-MARQUES *et al.* (2019) montrent la complète inactivation des gènes codant les glandes fabriquant le sébum en accord total avec la perte des glandes sébacées chez les cétacés. Mais PICHOD-VIALE (1977) et VIALE & MASSON-VIALE (2010) ont montré que la fonction sudoripare, annoncée comme disparue chez les Cétacés (GRASSÉ, 1955), n'est effectivement plus représentée par des glandes, mais par des milliers de cellules dispersées qui font le même travail évacuant de l'eau concentrée en sel (VIALE, 1979). Un débat au cours de ma thèse a rassemblé plusieurs spécialistes de l'évolution et le professeur Couteaux nous a expliqué que l'évolution se fait souvent par augmentation du nombre de cellules consacrées à la même tâche. Effectivement, nous avons montré le travail des vacuoles salées, prolongement évolutif de la fonction des glandes sudoripares. Nous apprécions le travail de LOPEZ-MARQUES *et al.* (2019), l'inactivation de gènes codant les glandes du sébum en tant que glandes, mais peut être pas la négation d'une multiplication des cellules correspondantes.

Autrement dit, **la peau crée un hypoderme hypertrophié rigide résistant aux pressions externes et internes subies en plongée et l'entretient durant toute la vie du Cétacé, autorisant ses performances exceptionnelles en plongée.**

La peau produit les matériaux nécessaires pour construire par la strate germinative (SG) qui s'accroît sans cesse par divisions mitotiques et doit donc se plisser en lames parallèles sous la surface de la peau. La nécessité du plissement colossal de cette strate germinative pour obtenir la quantité adéquate de lard indique le coût énergétique de cette combinaison de plongée ; nos photos montrent que le travail de production des matériaux est réalisé à tous les stades des cellules germinales, épineuses et même pseudo-cornées : ce qui nous paraît ne pas nécessiter le terme spécifique de « lipokératinocyte » donné par MENON *et al.* (1986, 2022) à certaines cellules. Dans nos tissus étudiés, la kératine est présente partout dans l'épiderme épineux.

Une large mobilisation de toute l'énergie de la Baleine est donc nécessaire. Est elle suffisante ? Oui, si la nourriture est abondante.

En fait, en commençant nos recherches en 1962 en Méditerranée Occidentale le drame avait déjà commencé, indiqué par la faiblesse de la population de cachalots, de l'exode des marsouins vers la Mer Noire et rapidement repéré l'exode de *Delphinus delphis* ; mais il sera remplacé par *Stenella coeruleoalba*. Un amaigrissement progressif du lard nous est apparu en Méditerranée dans les années 1980, sur des dauphins rayés bleu et blanc, entraînant l'écrasement des lobes pulmonaires contre un cœur hypertonique, par la pression marine lors des plongées (VIALE, 1980 ; VIALE *et al.*, 2011). Il est interprété d'abord comme dégradation sanitaire liée aux fortes teneurs en polluants (Pb, Hg, Cd) que toutes nos équipes ont cherché à mesurer dans les organes des Cétacés échoués. Un bilan récapitule les résultats des travaux de nos équipes avec nos collaborateurs de 1962 à 2010 : (voir par exemples les photos des Bps mort-nés : rigide en 1975 (VIALE, 1987), et flasque en 1995 (FRODELLO, 1999) ; celles de *Stenella Sc* 1982 (ISETTI *et al.*, 1981 ; VIALE *et al.*, 2011 ; Collectif, 1995-96).

Ce bilan démontre l'affaîsissement progressif de l'épaisseur du lard et sa perte des qualités de résistance. Cet amaigrissement de l'Hypoderme gras apparaît déterminé par le manque de nourriture (PICHOD-VIALE *et al.*, 2025), car nous avons démontré qu'une baleine suivie heure par heure a faim, une très grosse faim.

CONCLUSION

Cette combinaison de plongée des Cétacés était un miracle de performance, mais aussi un luxe somptueux effectivement inimitable et peu souhaitable, car fabriquée à base de nourriture marine sur une planète déjà très appauvrie.

Cette belle performance des Cétacés ne semble plus s'accommoder de l'exiguïté des ressources marines largement pillées par 7 milliards d'humains ; le déclin actuel de ces grands mangeurs est une élimination progressive de l'écosystème planétaire face également à un rétrécissement des ressources alimentaires imposées par le changement climatique.

On peut se demander quelle modification se fera aussi dans l'espèce humaine ? Peut-être que la perte de fécondité des femmes et des hommes observée et suivie depuis les années 1960, est une réponse évolutive de notre écosystème, comme nécessité d'un réajustement du partage des ressources alimentaires face au changement climatique imposé par l'augmentation de la température et une pluviosité chaotique.

Remerciements

Au delà de nos remerciements pour le financement de ces travaux, notre gratitude va aux

enseignants qui nous ont encadrées et aux Professeurs qui ont bien voulu nous initier aux nouvelles techniques et ont suivi les résultats de nos recherches et de nos hypothèses. Nous exprimons notre profonde gratitude envers Jean-Loup D'Hondt, Président de la Société Zoologique de France et René Lafont, Directeur de publication, pour leur immense disponibilité et leur aide dans nos publications.

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.
- COLLECTIF Suivi de l'état sanitaire des cétacés échoués sur les côtes de Corse (1995-96).- 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. In Archives du Parc National de Port Cros - Sanctuaire des cétacés de Méditerranée.
- COUSTAL, S. (1977).- Les Boues Rouges et la commission d'enquête parlementaire sur la pollution en Méditerranée ; SOS Vie-Nature ; Bul.URVN, n°spécial 24 « Méditerranée ».
- 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
- FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D. (1991).- Ecosystèmes. Structure. Fonctionnement. Evolution. Collection d'écologie 21. Editeur MASSON Paris, 387 p.
- GAUTHIER, A. (1974).- Calcul de la quantité de métaux déversée pendant un an au large du Cap Corse par la Société Montedison. *Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de Corse*, Fasc. **612**, 38-40.
- HARRISON, R.J. (1972).- *Functional anatomy of marine mammals*, vol. 1, R.J. Harrison Ed., Academic Press, London, 451 p.
- ISETTI, A.M. (1992).- *Contribution à l'étude de la mortalité du dauphin rayé blanc et bleu Stenella coeruleoalba : étude des aspects anatomohistopathologiques*. Mémoire de Diplôme d'Enseignement Supérieur Spécialisé, Laboratoire d'Ecologie méditerranéenne, CEVAREN ; Université de Corse, 90 p.
- LOPES-MARQUES, M., MACHADO, A.M., ALVES, L.Q., FONSECA, M.M., BARBOSA, S., SINDING, M.-H.S., RASMUSSEN, M.H., IVERSEN, M.R., BERTELSEN, M.F., CAMPOS, P.F., DA FONSECA, R., RUIVO, R. &

- CASTRO, L.F.C. (2019).- Complete inactivation of sebum-producing genes parallels the loss of sebaceous glands in Cetacea. *Molecular Biology and Evolution*, **36** (6), 1270-1280.
- MARTINEZ-LEVASSEUR, L.M., GENDRON, D., KNELL, R.J., O'TOOLE, E.A., SINGH, M. & ACEVEDO-WHITEHOUSE, K. (2011).- Acute sun damage and photoprotective responses in whales. *Proceedings of the Biological Sciences*, **278** (1711), 1581-1586.
- MENON, G.K., GRAYSON, S., BROWN, B.E. & ELIAS, P.M. (1986).- Lipokeratinocytes of the epidermis of a cetacean (*Phocena phocena*). Histochemistry, ultrastructure, and lipid composition. *Cell and Tissue Research*, **244** (2), 385-394.
- MENON, G.K., ELIAS, P.M., WAKEFIELD, J.S. & CRUMRINE, D. (2022).- Cetacean epidermal specialization : A review. *Anat. Histol. Embryol.* **51** (5), 563-575.
- MOUILLOT, D. & VIALE, D. (2001).- Satellite tracking of a fin whale (*Balaenoptera physalus*) in the north-western Mediterranean Sea and fractal analysis of its trajectory, *Hydrobiologia*, **452** (1), 163-171.
- PICHOD-VIALE, D. (1974).- Etude histologique et analyse d'un cétacé tué près de la zone de déversement des Boues Rouges. *Bull. Soc. Sci. His. Nat de Corse*, Fasc. **612**, 21-37.
- PICHOD-VIALE, D. (1974).- Les arguments scientifiques du Procès des Boues Rouges; Document 4 p, distribué aux congressistes corses et toscans, au juge et à Bruxelles 1977.
- PICHOD-VIALE, D. (1977).- *Cétacés de Méditerranée N-Occid : leur place, leur réaction à la pollution par les métaux toxiques*. Thèse de doctorat d'Etat, Université de Paris VI, 312 p, 18 planches.
- PICHOD-VIALE, D., VIALE, G., VIALE, J., KOECHLIN, L., KOECHLIN, N., MASSON-VIALE, A. & MASSON-VIALE, L. (2025).- Fin de vie des grands cétacés en Méditerranée Occidentale. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **150**, sous presse.
- SOKOLOV, V.J. & KALANISHKOVA, M. (1971).- The ultrastructure of epidermal cells in *Phocoena phocoena*. *Investigations on Cetacea*, vol III, 194-202.
- VIALE, D. (1981).- Lung pathology in stranded Cetaceans on Mediterranean coasts. Comm. 9th Symp. EA.A.M. Riccione, Mars 1980 et *Aquatic Mammals*, **8** (3), 96-100.
- VIALE, D. (1994).- Cetaceans as indicator of a progressive degradation of Mediterranean water quality. *Intern. J. Environmental Studies*, **45**, 183-198.
- 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., KOECHLIN, N. & MARTOJA, R. (1973).- Etude des lésions tégumentaires d'un cétacé éperonné près de la zone de déversement des Boues Rouges ; détection à la microsonde électronique d'accumulations métalliques anormales. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **277**, 1385-1388.
- ZHOU, H., ZHANG, C., TANG, B., ZHANG, H., ZHENG, J., WANG, K., HE, D. & HAO, Y. (2025).- Structural characteristics of the epidermis in marine and freshwater finless porpoises adapted to distinct osmotic environments. *Current Zoology*, **71**, 304-319.