HAL
open science

Le vase et le microscope : origine et développement d'une connaissance scientifique du corail rouge de Méditerranée (XVIe-XXIe s.)

Daniel Faget, Daniel Vielzeuf

▶ **To cite this version:**

Daniel Faget, Daniel Vielzeuf. Le vase et le microscope : origine et développement d'une connaissance scientifique du corail rouge de Méditerranée (XVIe-XXIe s.). Rives Méditérranéennes, 2018, Autour du corail rouge de Méditerranée, 57, pp.157-180. 10.4000/rives.5794 . hal-01991950

HAL Id: hal-01991950

https://amu.hal.science/hal-01991950v1

Submitted on 5 Apr 2019

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

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

Le vase et le microscope : origines et développement d'une connaissance scientifique du corail rouge de Méditerranée (XVIe-XXIe siècle)

Daniel Faget
AMU, CNRS, TELEMMe, Aix-en-Provence, France

Daniel Vielzeuf
AMU, CNRS, CINAM, Marseille, France

Résumé : Produit emblématique de la Méditerranée, le corail rouge intéresse naturalistes et savants depuis l'Antiquité. Longtemps rangé dans le monde minéral, *Corallium rubrum* a intégré tardivement le monde du vivant sous l'impulsion des recherches de Ferdinando di Marsigli et de Jean-André Peyssonnel au XVIIIe siècle. En livrant en 1864 à la communauté scientifique son ouvrage *Histoire naturelle du corail*, Henri de Lacaze-Duthiers a permis une avancée importante des connaissances de la physiologie de ce cnidaire. Cette étude, après avoir retracé la longue gestation d'une connaissance scientifique du corail rouge, propose une relecture de l'œuvre de ce biologiste français du XIXe siècle, en mettant ses apports en écho avec les avancées de la recherche contemporaine.

Abstract: Red coral, an emblematic product of the Mediterranean, has been studied by naturalists and scientists since antiquity. Previously classified in the mineral world, *Corallium rubrum* integrated the world of life at the initiative of Ferdinando di Marsigli and Jean-André Peyssonnel during the eighteenth century. In 1864, Henri de Lacaze-Duthiers published a Natural History of Coral, a major contribution to the physiology of this cnidarian. After tracing the emergence of scientific knowledge concerning the red coral, this study proposes a critical analysis of the work of Henri de Lacaze-Duthiers by bringing its contributions into line with contemporary research.

Mots-clés : Corail, histoire des sciences, biologie, Marsigli, Peyssonnel, Lacaze-Duthiers.
Keywords: Coral, history of sciences, biology, Marsigli, Peyssonnel, Lacaze-Duthiers.

Objet de spéculations depuis l'Antiquité, le corail rouge a suscité de nombreuses études depuis le XVIe siècle. Les rythmes de l'avancée des connaissances scientifiques de ce cnidaire apparaissent comme inégaux au cours des 500 dernières années. Le regain des études actuelles ne doit pas masquer l'existence de temps d'accélération de la connaissance, suivis de phases de relatif désintérêt des naturalistes et biologistes à l'égard de cette formation marine. La réflexion proposée dans cette étude vise à mettre en relief ces temps de la recherche, depuis les études de cabinets du XVIe siècle jusqu'aux observations rigoureuses de Luigi Ferdinando Marsigli, Jean-André Peyssonnel et Henri de Lacaze-Duthiers. Elle a aussi pour objectif de souligner à quel point la recherche sur le corail rouge est une aventure scientifique encore en cours, le regain des recherches sur cet objet depuis 30 ans témoignant des incertitudes qui demeurent sur la physiologie de *Corallium rubrum*.

Les temps modernes, ou la métamorphose du corail rouge

Imprégnés par l'apport des textes de l'Antiquité, les naturalistes des premiers siècles de l'époque moderne classent habituellement le corail rouge dans le règne minéral. Un temps hésitant au XVIe siècle alors qu'est redécouverte, traduite et diffusée la pensée des Anciens, cette affirmation se cristallise au XVIIe siècle lorsque se croisent les productions littéraires des nombreux botanistes, géologues et médecins qui mentionnent de façon plus ou moins directe le statut de *Corallium rubrum*. Si le XVIIIe siècle incarne à n'en point douter un temps essentiel dans les progrès des connaissances scientifiques sur cette espèce, on se gardera néanmoins d'opposer de manière trop systématique le siècle des Lumières aux décennies antérieures. Les découvertes fondamentales de Luigi Ferdinando Marsili et de Jean-André Peyssonnel marquent il est vrai l'accomplissement d'un pas décisif dans la connaissance de ce cnidaire. La genèse de ces découvertes n'emprunte-t-elle pas cependant largement aux observations des savants des périodes précédentes, souvent peu prises en compte dans les études contemporaines ?

Une imprégnation de la science moderne par les savoirs de l'Antiquité

À l'image de tous les domaines de la science au début de l'époque moderne, la réflexion sur la nature du corail rouge reste profondément marquée à la Renaissance par les travaux des Anciens. Les traductions importantes de textes antiques, et leur diffusion encouragée par l'essor de l'imprimerie, permettent de réactiver dès la fin du Moyen Âge les théories des savants des mondes grec et romain. Un corpus d'œuvres identiques alimente désormais la réflexion des lettrés de toute l'Europe occidentale, qui tentent invariablement d'interpréter la nature du corail au prisme de la pensée de leurs devanciers. Pour analyser l'importance

de ces héritages, mais aussi les ambiguïtés dont ils sont porteurs, il convient de revenir brièvement sur les principaux savoirs à disposition des érudits de la première modernité. Bien qu'issus d'une culture judéo-chrétienne, ces savants n'ignorent rien du récit des exploits du Grec Persée, tels qu'ils sont relatés dans l'œuvre d'Ovide. On se souvient que ce héros grec, après avoir terrassé Méduse, déposa sa tête tranchée sur un lit d'algues, qui pétrifiées par le sang de la gorgone, donna naissance au corail rouge [1]. Ce n'est pourtant pas ce texte classique, redécouvert en Occident au XIVe siècle par l'intermédiaire de l'*Ovide moralisé*, une traduction anonyme et augmentée de l'œuvre antique [2], qui sert de base aux spéculations des naturalistes modernes, mais plutôt la lecture de ces trois savants de l'Antiquité que sont Théophraste, Dioscoride et Pline l'Ancien [3].

Œuvre du IVe siècle av. J.-C., le *De Lapidibus* du philosophe grec Théophraste (371 av. J.-C. 288 av. J.-C.) ne consacre que quelques lignes au corail rouge. Leur insertion dans un ouvrage consacré à la minéralogie, comme la teneur des propos laconiques de l'auteur, vont cependant peser d'un grand poids dans la conviction exprimée au cours de la Renaissance d'une nature minérale de ce produit précieux :

> « Puis [vient] le corail (car il ressemble à une pierre), de couleur rouge, rond comme une racine. Il se forme dans la mer. [4] »

La substance de la pensée de Théophraste se retrouve dans les écrits d'un botaniste plus tardif, le Grec Dioscoride (20-90). Bien plus prolixe que le penseur de la période hellénistique, Dioscoride introduit toutefois, par le vocabulaire qu'il utilise, un doute sur la nature réelle du corail rouge. Ce dernier, nous dit-il, « semble être une plante marine qui durcit quand elle est tirée hors des profondeurs. »

Caractéristique notable, le corail, dit-il, « est facile à marteler », et présente une « odeur moussue comme celle des algues, et avec beaucoup de branches, [il imite] la cannelle sous forme de petits arbustes [5] ».

---

1 Ovide, *Les métamorphoses*, Livre IV, 604-803, traduction Danièle Robert, Arles, Actes-Sud, collection Thesaurus, 2001, 700 p.

2 Marylène Possamaï-Pérez, *L'Ovide moralisé : essai d'interprétation*, Paris, Honoré Champion, n° 78, 2006, 931 p.

3 Jan Vandermissen, « Le débat sur la véritable nature du corail au XVIIIe siècle », *Neuvième Congrès de l'Association des Cercles Francophones d'histoire et d'Archéologie de Belgique-LVIe Congrès de la fédération des Cercles d'Archéologie et d'Histoire de Belgique, Liège*, 23-26 août 2012, 6e section. *Histoire des savoirs et histoire culturelle*, p. 1-9, http://hdl.handle.net/net2268/16

4 Théophraste, *De Lapidibus*, 47, *Les lapidaires de l'Antiquité et du Moyen Âge,* T. III, fasc 1, *Les Lapidaires grecs*, traduction Fernand de Mély, Paris, Ernest Leroux, 1902.

5 Dioscoride, *De Materia Medica*, Livre V-139, Traduction anglaise de Tess Anne Osbaldeston, Johannesburg, Ibidiss Press, 2000, p. 815.

Son contemporain, le Latin Pline l'Ancien (23-79), ajoute d'une certaine manière à l'incertitude en présentant que « les baies qu'il porte sont blanches et molles sous l'eau ; au dehors elles deviennent aussitôt dures et rouges, et ont l'apparence et le volume des cornouilles. On dit qu'il suffit de le toucher pendant qu'il est encore vivant pour le pétrifier, et que pour cette raison on cherche à le prévenir, l'arrachant avec un filet ou le coupant avec un fer bien aiguisé : c'est cette espèce de tonte qui lui a fait, ajoute-t-on, donner le nom de corail (κουρά, tonte) [6] ».

L'une des plus anciennes représentations iconographiques du corail, une planche insérée dans le *Dioscoride de Vienne* du VIe siècle [7], se fait l'écho de la pensée hésitante qui prévaut chez les savants de l'Antiquité. La figuration de cette espèce y rappelle plus une gorgone qu'une représentation de *Corallium rubrum*. Mais l'analogie de ce dernier avec un petit arbrisseau y apparaît clairement. Les branches du corail portent des boutons ou des baies, le propos de l'illustrateur anonyme synthétisant d'une certaine manière le savoir de Dioscoride et les affirmations de Pline l'Ancien.

Face à ces incertitudes, les traductions augmentées de la Renaissance se contentent prudemment, en guise de commentaire, de compiler les témoignages des Grecs et des Latins. Le médecin et botaniste de Sienne Pietro Andrea Mattioli ajoute ainsi, dans la traduction qu'il livre de Dioscoride en 1544, des passages intégralement puisés dans Pline l'Ancien [8].

Paradoxes du XVIIe siècle

Si les naturalistes du XVIIe siècle reprennent avec régularité l'ensemble des textes mis à disposition un siècle plus tôt, on constate qu'ils s'en détachent cependant de plusieurs manières. L'affirmation de la nature minérale du corail devient d'une part sous leur plume une vérité presque unanimement partagée. Le naturaliste provençal Nicolas Claude Fabri de Peiresc (1580-1637), né au XVIe siècle mais dont l'œuvre trouve son plein épanouissement dans les trois premières décennies du XVIIe siècle, apparaît à ce titre comme l'un des derniers représentants de la pensée relativement nuancée de la Renaissance. Regardant le corail comme relevant du végétal [9], l'érudit de Belgentier se trouve cependant bien isolé dans la production scientifique du temps. Son intérêt pour le corail rouge est masqué par l'apport

6 Pline l'Ancien, *Historia Naturalis*, Livre 32-12, traduction Émile Littré, Paris, Firmin Didot, 1877, p. 874.

7 *Dioscoride de Vienne*, Bibliothèque Nationale d'Autriche, Cod.Med. Gr. 1, folio 148 v.

8 Pietro Andrea Mattioli, *Commentaires sur les six livres de Pedacius Discoride*, Traduit en français par Jean des Moulins, Lyon, Guillaume Roville, 1572.

9 Charles Joret, *Fabri de Peiresc. Humaniste, archéologue, naturaliste*, Aix, Remondet-Aubin, 1894, p. 64.

majeur, durant le même siècle, des écrits de Paolo Silvio Boccone (1633-1704). Publiant en 1674 ses *Recherches et observations naturelles*, le botaniste palermitain ne consacre pas moins de 44 pages à la nature du corail, déclinées sous la forme de lettres échangées par le savant avec divers correspondants en Europe [10]. Il y présente un argumentaire soutenu tendant à rattacher définitivement le corail au monde des pierres :

L'on trouve bien à la vérité dans l'un et dans l'autre Corail [le rouge et le blanc, décrits par Dioscoride] un humeur, et des pores étoillées, et dans la surface de l'un et de l'autre corail un tartre, ou crouste délicate, comme du vermillon qui tien la place d'un écorce *;* Mais avec tout cela sa dureté, son poids, son deffaut de racine, de semence et de plusieurs autres parties qui sont l'essence de la plante parfaite […] disent assez qu'il ne peut estre mis sous aucun autre genre que celui de la pierre [11].

S'il dénie au corail rouge tout élément le rattachant au monde du vivant, Boccone, en observateur exigeant, ajoute d'autre part à l'état du savoir une explication de la genèse de ce produit de la mer. Celle-ci est liée par le botaniste à un processus qu'il qualifie de « juxtaposition ». Il désigne par ce mot l'agglomération d'un sel minéral marin, le « tartre corallin », autour d'un élément souche, présenté comme une « matière glutineuse semblable de la cire fondue [12] ».

10 Paolo Silvio Boccone, Recherches et observations naturelles, Amsterdam, Jean Jansson, 1674, 380 p.

11 *Idem*, Lettre I, à M. Grisony, médecin à Avignon, touchant le corail, 8 août 1670, p. 3.

12 *Ibid.*, Lettre VI à la Société Royale de Londres, 23 octobre 1673, p. 37.

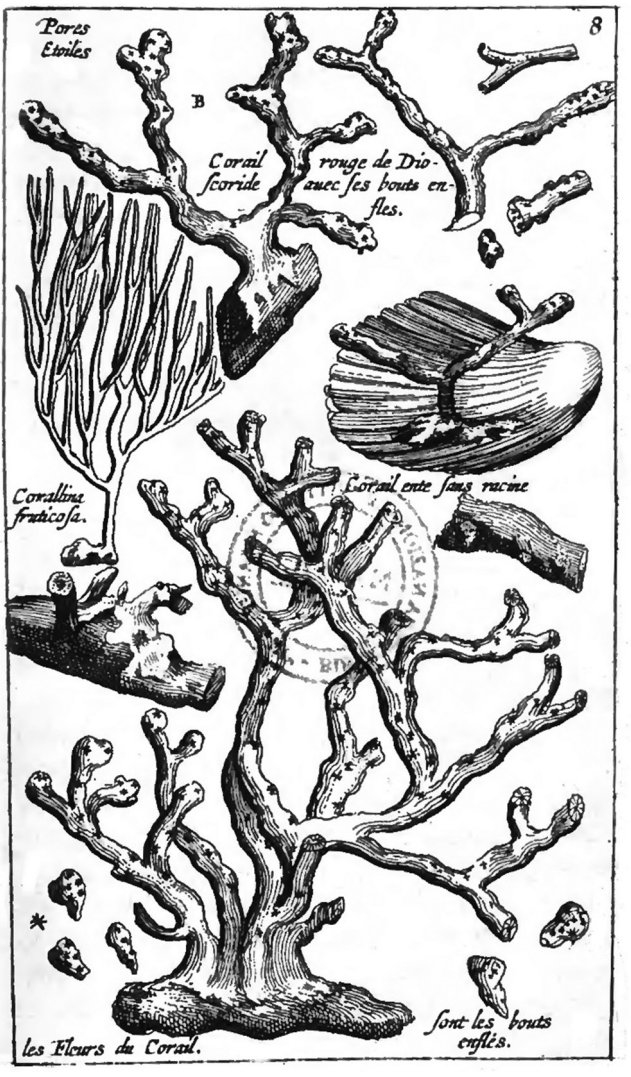

Planche 1: Représentations de *Corallium rubrum*
Paolo Silvio Boccone, *Recherches et observations naturelles*, 1674.

Cette application au corail d'un mode de croissance qui rappelle celui des concrétions de calcite dans les cavités souterraines se démarque quelque peu de celui mis à l'honneur à la même période par les savants de la Royal Society de Londres, qui expliquent la morphologie végétale des branches de corail par un dépôt minéral encroûtant progressivement une structure de bois ou une plante marine. Boccone, qui comme ses contemporains a pu admirer les riches collections présentées dans les cabinets de curiosités européens, a constaté que des branches de corail pouvaient croître séparément d'un support organique, et qu'on les retrouvait

parfois fixées sur des objets isolés, comme des fragments de poteries, des coquillages ou des cailloux [13], ou encore ce crâne humain admiré à Pise par Fabri de Peiresc lors de ses voyages en Italie [14]. Malgré sa mauvaise interprétation de la nature réelle du corail rouge, le savant italien applique donc à cet objet naturel une approche scientifique. Les gravures dont il orne ses *Observations* sont d'une extrême précision (cf. Planche 1), et si Boccone n'a pas l'intuition de plonger du corail fraîchement pêché dans un vase rempli d'eau de mer, il représente tout de même précisément les « pores étoillées » (les loges) par où se déploient les huit tentacules tactiles des polypes du corail rouge.

Comme l'avait fait avant lui Fabri de Peiresc, qui en 1624 avait accompagné en mer des pêcheurs de corail au large de Toulon [15], Boccone a participé à une collecte dans le canal de Sicile, au droit du phare de Messine. Cette sortie en mer lui permet de ruiner définitivement l'idée fausse et ancienne d'un corail ne se pétrifiant qu'au contact de l'air :

Quant à la question que l'on sait, scavoir si le Corail est tendre dans l'eau, avant que les pescheurs ayent tiré au-dessus de l'eau les filets, je mis ma main et le bras dans la mer pour éprouver s'il était tendre dessous l'eau avant qu'il fut venu à l'air ; mais je le trouvay tout à fait dur […] [16].

Parallèlement à la pensée de Boccone ou immédiatement dans son sillage, plusieurs auteurs contribuent à conforter au cours du siècle la théorie de la nature minérale du corail ou encore celle de la « juxtaposition ». La première est clairement exposée dans le *Nouveau traité des pierres précieuses* du joaillier Robert de Berquen [17], tandis qu'au tout début du XVIIIe siècle, le médecin français Nicolas Venette (1633- 1698) présente que « la matière Coralline qui est toujours liquide fait d'abord une croûte mollette sur sa superficie, et puis ajoutant couche sur couche et matière sur matière, il se forme un Arbre-pierre que l'on nomme Coral par la vertu de l'esprit pétrifique [18] ».

Si le sujet ne semble plus prêter à discussion, il n'est pas certain cependant que des voix minoritaires, parfois difficiles à identifier, ne se soient pas exprimées pour contester la vulgate diffusée par les savants du XVIIe siècle. Une allusion de Boccone semble indiquer à ce propos que l'observation des « fleurs » du corail, c'est-à-dire des polypes vivants qui constituent les colonies de ce cnidaire, a peut-être précédé de plusieurs décennies la découverte de Luigi Ferdinando Marsigli :

13 *Ibid.*, p. 36.
14 Elie-Catherine Fréron, *L'Année littéraire*, 1770, 3, p. 49.
15 Charles Joret, F*abri de Peiresc*…, *op. cit.*, p. 64.
16 Paolo Silvio Boccone, *Recherches*…, *op. cit.*, Lettre II à Alexander Marchetti, professeur de mathématiques à Pise, 24 décembre 1670.
17 Robert de Berquen, *Nouveau traité des pierres précieuses et perles*, Paris, lambin, 1661, p. 79.
18 Nicolas Venette, *Traité des pierres*, Amsterdam, Gilles Janssons, 1701, p. 159.

> « Car quoi que veuillent dire les Apoticaires de Marseille de leur fleur de corail, ce ne sont selon ma pensée et mon observation, que les extremitez de cette Pierre qui sont arrondies […] [19] ».

Période pendant laquelle les naturalistes commencent à s'affranchir de l'espace clos de leur cabinet, le XVIIe siècle lègue aux savants des Lumières un ensemble de descriptions et d'observations non négligeables. Porteur de ce premier socle de savoirs, les naturalistes du XVIIIe siècle vont franchir une étape décisive pour la connaissance de cette espèce marine en appliquant à cet objet d'étude une pratique expérimentale systématique.

Corail rouge et naissance d'une océanographie expérimentale (XVIIIe siècle)

Mieux étudiés que leurs prédécesseurs du Grand Siècle, les noms de Luigi Ferdinando Marsigli (1658-1730) et de Jean-André Peyssonnel (1694-1759) sont incontournables dans l'histoire des découvertes scientifiques liées au corail rouge. Le premier, ancien officier de l'Empereur d'Autriche et passionné de sciences naturelles, entreprend en juin 1706 sur les côtes provençales une vaste collecte de spécimens d'origine marine. Convaincu à l'image des autres savants européens de la nature minérale du corail, il présente les échantillons rassemblés aux membres de la Société Royale des Sciences de Montpellier lors des séances des 12 et 19 août 1706 [20]. L'adhésion de la communauté savante à la thèse minérale n'est cependant pas totale. Marsigli se voit ainsi objecter par le botaniste Pierre Magnol (1638-1715) que le corail rouge relève bel et bien du monde des plantes. C'est pour étayer son point de vue que Marsigli décide donc de repartir en Provence. Arrivé à Marseille à l'automne 1707, il y demeurera jusqu'au printemps suivant, mettant ses mois de résidence au service de nouvelles investigations. Nanti d'un laboratoire de fortune installé à Cassis, le noble de Bologne aborde ses recherches sans dogmatisme, animé par l'exigence de toujours faire primer dans ses conclusions les enseignements de ses démarches empiriques. Il s'appuie dans sa pratique sur les savoirs des pêcheurs locaux, avec lesquels il va tisser une relation d'amitié non feinte, qui se poursuivra toute son existence [21]. C'est au cours de ces sorties en mer, le 7 décembre 1706 [22], à 6 milles de Cassis, sur un sec appelé par les

19 Paolo Silvio Boccone, *Recherches…*, *op. cit.*, Lettre I, 8 août 1670, p. 3.

20 Jacqueline Carpine-Lancre, Anita Mac Connell, *« Le comte L.-F. Marsigli et la Société royale des Sciences de Montpellier », Actes du 110e congrès national des Sociétés savantes, Montpellier, 1er-5 avril 1985*, Paris, CTHS, 1985, p. 33-45. AD Hérault, D 116, Registres de la Société royale des Sciences, 1706, p. 70-71.

21 Daniel Faget, *Marseille et la mer. Hommes et environnement marin (XVIIIe-XIXe siècle)*, Rennes/Aix-en-Provence, PUR/PUP, 2011, p. 156-158.

22 L'année indiquée dans l'ouvrage de Marsigli Histoire Physique de la Mer est erronée. Elle se retrouve pourtant dans la plupart des ouvrages actuels présentant ce sujet. Marsili informe en effet de sa découverte l'abbé Bignon, bibliothécaire de l'Académie royale des

pêcheurs « la grand Candelle », que Marsigli va attacher définitivement son nom à l'histoire du corail rouge. Ayant immergé des branches fraîchement pêchées dans des « vaisseaux de verre » embarqués sur le pont du bâtiment de pêche, il remarque au bout d'une nuit que celles-ci sont « couvertes de fleurs blanches, de la longueur d'une ligne et demie, soutenues d'un calice blanc, d'où partaient huit rayons de même couleur, également longs […] lesquels formaient une très belle étoile […] [23] ».

Immédiatement communiquée par Marsigli à ses correspondants, l'annonce de la nature vivante du corail marque un progrès essentiel dans la connaissance du milieu marin. Son classement dans le règne végétal, qui signe un retour vers certains textes de l'Antiquité, précipite les savants européens dans une erreur dont ils mettront des décennies à s'extraire. Cette découverte importante a parfois fait oublier ce qui constitue le deuxième apport majeur de Marsigli à la connaissance de l'espèce. Le naturaliste italien parvient en effet, pour la première fois, à décrire précisément l'habitat et l'environnement de *Corallium rubrum*. On trouve un aperçu synthétique de cette description, par ailleurs bien explicitée dans cet ouvrage, dans l'extraordinaire frontispice qui orne la première édition de l'*Histoire Physique de la Mer*. On y aperçoit, à proximité d'un Neptune subjugué par les richesses de la mer, une grotte sous-marine ornée de branches de corail, illustration précise du caractère sciaphile de l'espèce [24].

Sciences à Paris dès le mois de décembre 1706 (lettre publiée dans le *Journal des Savants* de février 1707, p. 59-66).

23 Luigi Ferdinando Marsigli, *Histoire Physique de la Mer*, Amsterdam, 1725, p. 170-171.

24 *Idem*, p. 109-110. On qualifie de sciaphiles les espèces qui exigent ou tolèrent un éclairement faible et altéré dans sa composition spectrale.

Planche 2 :*Neptune laissant tomber son trident devant tant de merveilles et de mystères dévoilés*.
Frontispice de L'Histoire Physique de la mer de Luigi Ferdinando Marsigli, 1725.

C'est à un contemporain de Marsili que l'on doit le classement définitif du corail rouge dans le monde animal. Issu d'une longue lignée de médecins marseillais, pensionné par le roi pour avoir assuré des soins aux pestiférés durant l'épidémie de 1720 [25], Jean-André Peyssonnel ne limite pas ses passions à l'exercice habituel de sa profession. Sa passion naturaliste, entretenue par des voyages lointains entrepris dès sa prime jeunesse, le porte naturellement à s'intéresser aux sciences de la mer. Le corail rouge figure indéniablement parmi ses centres d'intérêt, et il répète en 1723 l'expérience de Marsigli afin de vérifier l'existence des « fleurs blanches » décrites par le savant italien. Il tire cependant de ses observations renouvelées à plusieurs reprises des conclusions opposées à celles du botaniste de Bologne, jugeant que ce que « le Comte de Marsigli avait pris pour des fleurs, étaient de véritables insectes [26] ».

Moins précis que le savant italien dans la description de l'habitat du corail, puisqu'il affirme que ce dernier peut pousser comme une plante en direction des

25 Georges Reynaud, « Trois berceaux de l'Académie de Marseille », *Marseille*, n° 152, novembre 1988.

26 George Watson, *Compte-rendu du Traité sur le corail, contenant les nouvelles découvertes qu'on a faites sur le corail […] de Jean-André Peyssonnel, présenté devant la Société royale des Sciences de Londres le 7 mai 1752,* extrait des *Transactions philosophiques de la Royal Society de Londres* pour les années 1751-1755, Paris, 1756, p. 54.

rayons du soleil, Peyssonnel donne une description rigoureuse de la physiologie du corail et de son organisation interne. Décrivant les trous étoilés jadis mentionnés par Boccone, il réalise que « ces cavités sont les niches que l'insecte habite […] Lorsqu'il pressait cette petite élévation avec les ongles, les intestins et tout le corps de l'animal sortaient ensemble […] [27] ».

Réfutées dans un premier temps par l'influent Réaumur, les découvertes de Peyssonnel seront finalement reconnues par Bernard de Jussieu en 1742. En moins de 20 années, le golfe de Marseille est donc le théâtre d'une accélération des connaissances scientifiques sur le corail rouge. En posant les bases d'une meilleure compréhension de la physiologie de l'espèce, Marsigli et Peyssonnel ouvrent la voie à des recherches ultérieures. Les plus importantes se déroulent dans un autre golfe de Méditerranée, le golfe de Naples. Rendant hommage dans ses *Memorie per servire alla storia de' polipi marini* [28] à ses deux prédécesseurs ayant opéré sur les côtes provençales, Filippo Cavolini emprunte le chemin qu'ils ont tracé. Le professeur de l'Université de Naples, premier détenteur en Europe d'une chaire consacrée aux « théories générales d'histoire naturelle démontrées grâce aux observations [29] », sillonne inlassablement les eaux du golfe à bord des barques de pêche, afin de profiter au mieux de la fraîcheur des échantillons récoltés. Il y laissera la vie en 1810. Son ouvrage, qui aborde la physiologie des polypes du corail, et les modes de production des squelettes qui structurent les colonies, présente un questionnement d'une foisonnante richesse. Ayant observé en août 1784 des larves expulsées par les polypes, à une saison estivale aujourd'hui identifiée comme celle de la reproduction de l'espèce, il en décrit précisément le futur mode de fixation à proximité de la colonie-mère.

Au début du XIXe siècle, la biologie européenne dispose donc d'un socle de connaissances déjà conséquent, patiemment enrichi au cours des siècles précédents. C'est sur cet héritage que vont s'appuyer les découvertes contemporaines.

De Lacaze-Duthiers aux connaissances actuelles

Henri de Lacaze-Duthiers est un des rares auteurs antérieurs à 1950 (sinon le seul) dont les travaux sur l'écologie, la reproduction ou la formation du squelette du corail rouge de Méditerranée soient encore cités dans les publications actuelles. Il peut être considéré comme le fondateur de la science moderne sur les coraux précieux du genre *Corallium*, pour les résultats obtenus mais aussi la rigueur de la méthode utilisée.

27 *Idem*, p. 35.

28 Filippo Cavolini, *Memorie per servire alla storia de' polipi marini*, Naples, 1785, 307 p.

29 Giovanni Fulvio Russo, « Aspetti ecologici del golfo di Napoli e aree marine protetette », *Forum di biologia marina ed ecologia Filippo Cavolini*, Unitre-Università delle tre età della penisola sorrentina, 9 novembre 2012, Vico Equense, p. 37.

Henri de Lacaze-Duthiers et son temps

C'est dans le but économique et politique de « ramener la pêche entre les mains des Français [30] » que H. de Lacaze-Duthiers se voit confier en 1860 une mission d'étude sur le corail par Prosper de Chasseloup-Laubat, Ministre de la Marine et des Colonies, sur les recommandations de Louis Armand de Quatrefages, alors titulaire d'une chaire au Muséum national d'histoire naturelle de Paris. Cette mission est basée sur le constat qu'une « législation sur une pêche, quelle qu'en soit d'ailleurs la nature, pour être sérieuse, doit être basée sur les données scientifiques, surtout sur celles qui sont relatives à la reproduction [31] ». L'objectif scientifique précis assigné à Henri de Lacaze-Duthiers est d'établir « l'époque, le mode de reproduction et les conditions favorables ou nuisibles à la pêche du Corail » pour fournir « des données sérieuses aux administrateurs chargés de faire les règlements qui doivent s'opposer à l'épuisement des bancs [32] ».

La mission de Lacaze-Duthiers est en ce sens bien représentative de l'influence de la pensée saint-simonienne au sein des premiers cercles du pouvoir. Soutenue par Napoléon III lui-même, l'idée que le progrès économique et social découle des avancées de la connaissance scientifique et du savoir technologique détermine le soutien du régime au monde de la recherche [33]. Confortée par l'influence de la pensée d'Auguste Comte et du positivisme, la quête de la compréhension des grands mécanismes du vivant explique l'appui dont a bénéficié peu d'années auparavant un autre grand naturaliste français, Victor Coste, qui expérimente dès 1852 les techniques de reproduction et d'élevage de coquillages sur l'Atlantique et les côtes méditerranéennes [34]. L'épanouissement de l'entreprise coloniale algérienne explique par ailleurs l'intérêt des autorités pour la mise en valeur nationale d'un espace alors exploité pour l'essentiel par des pêcheurs de flottilles étrangères [35]. Bénéficiant d'une mode alimentée par la production de bijoux des ateliers de Torre Del Greco, le corail incarne bien, aux yeux du gouvernement français, une ressource susceptible de développer l'économie nationale.

La mission en Algérie confiée à Henri de Lacaze-Duthiers débute le 1er octobre 1860 et doit se terminer le 1er octobre 1861. Très vite l'intéressé réalise que ce temps

30 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle du corail – Organisation – Reproduction – Pêche en Algérie – Industrie et commerce*, Paris, Baillière et Fils, 1864, p. XIV.

31 *Idem.*

32 *Ibid.*, p. XVIII.

33 Daniel Faget, *Marseille et la mer. Hommes et environnement marin (XVIIIe-XXe s.)*, Rennes/Aix-en-Provence, PUR/PUP, 2011, p. 235-244.

34 Daniel Faget, « Cultiver la mer : biodiversité marine et développement de l'ostréiculture dans le Midi méditerranéen français au XIXe s. », *Annales du Midi*, Tome 119, n° 258, avril-juin 2007, p. 207-226.

35 Hugo Vermeren, *Les Italiens à Bône (1865-1940). Migrations méditerranéennes et colonisation de peuplement en Algérie*, Rome, École Française de Rome, 2017, p. 23-45.

est trop court pour répondre aux questions posées. Aussi décide-t-il de prolonger la durée de son intervention en demandant un congé à ses frais. Il retourne en Algérie durant le printemps, l'été et l'automne de 1862. Les résultats de ses trois campagnes de terrain sont consignés dans un ouvrage exceptionnel de 371 pages paru en 1864, contenant une vingtaine de planches couleurs (voir Planche 3) et intitulé Histoire Naturelle du Corail – Organisation – Reproduction – Pêche en Algérie – Industrie et commerce [36].

Le regain contemporain d'un intérêt scientifique pour le corail rouge

Le Corail rouge de Méditerranée (*Corallium rubrum*) fait l'objet d'une recrudescence de publications scientifiques depuis 2000. Avant cette date, on compte moins d'une publication par an, alors que 25 publications lui sont consacrées pour la seule année 2016, avec une nette tendance à l'augmentation [37]. Cet engouement tient à la place que le corail rouge occupe encore en bijouterie, mais aussi à son intérêt dans les domaines de l'écologie marine, de la biologie, de l'environnement ou des sciences des matériaux. Concernant l'environnement, le corail rouge croît lentement et ses anneaux de croissance peuvent contenir des informations sur les conditions environnementales passées. Sur le plan des sciences des matériaux, le corail rouge, comme de nombreux autres organismes vivants, fabrique des structures minérales (les biominéraux) qui assurent des fonctions essentielles (support, protection, etc.). Ces matériaux aux propriétés mécaniques souvent remarquables sont fabriqués à partir de matériaux peu onéreux (ici le carbonate de calcium), dans des conditions de chimie douce. Ils peuvent servir de modèles pour la fabrication de matériaux nouveaux à faible coût énergétique. Notre article portant sur le développement de la connaissance scientifique sur le Corail rouge, il est intéressant de faire un relevé des résultats d'Henri de Lacaze-Duthiers, d'identifier les points où il a pu se tromper, et les nombreux autres points où ses observations se sont révélées exactes et fécondes. Malgré la relativement courte durée de ses missions (moins de deux ans) et la publication rapide de sa monographie (moins de 4 ans après le lancement de sa mission), Henri de Lacaze-Duthiers a abordé de nombreuses questions : historique des connaissances, anatomie, formation du squelette, vitesse de croissance, reproduction, position zoologique, méthodes de pêche, règlementation. Ici nous n'aborderons que les aspects de la formation du squelette et de sa vitesse de croissance. Il est assez curieux de constater à quel point Lacaze-Duthiers était sensible aux controverses scientifiques et dénonçait « l'habitude qu'ont les hommes

36 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle du corail, op. cit.*

37 Source : ISI Web of Knowledge : http://apps.webofknowledge.com/CitationReport.do?product=WOS&search_mode=CitationReport&SID=D2urRebjM2FYXRk8G2F&page=1&cr_pqid=1&viewType=summary&colName=WOS

de répéter les choses sans en vérifier par eux-mêmes l'exactitude [38] ». Cela s'appliquera à son travail dont certains résultats sont quelquefois rapportés de façon erronée ou incomplète en particulier dans la littérature anglo-saxonne. Nous nous attacherons dans les pages qui suivent à clarifier les points litigieux et à démontrer la richesse des observations de Lacaze-Duthiers.

Les découvertes de Lacaze-Duthiers au miroir des connaissances actuelles

Les chercheurs qui se sont penchés sur l'anatomie du corail ont dès le XVIIe siècle observé deux structures minérales dans le corail : un axe central, support de la colonie (et utile en bijouterie) et des petits grains de la même matière (calcite magnésienne) contenus dans les tissus vivants du corail : les sclérites (ou spicules). Les mêmes auteurs se sont posé la question de la formation du squelette du corail. Parmi ceux-là, Jan Swammerdam [39] et René-Antoine Ferchault de Réaumur [40] ont été parmi les premiers à proposer que le squelette était formé par simple agrégation de sclérites.

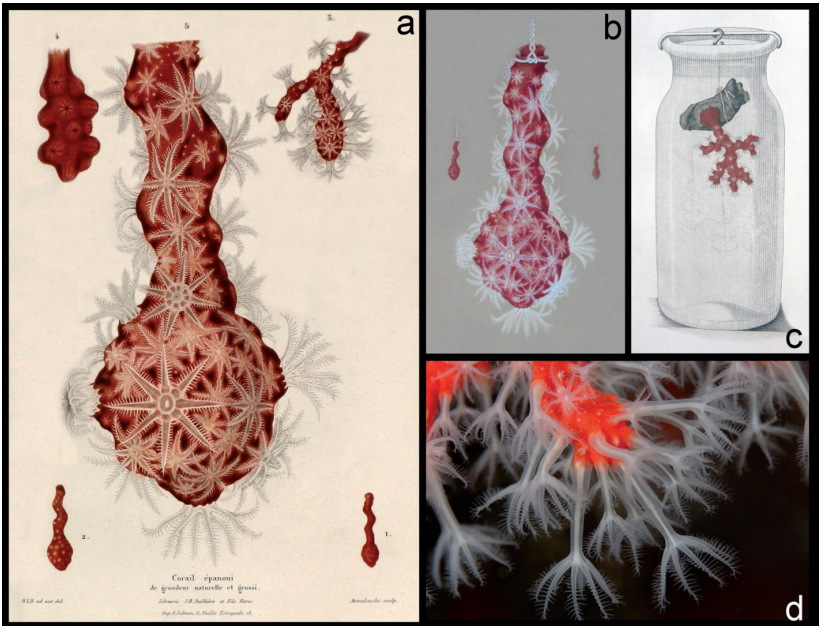

Planche 3 - a - Reproduction de la planche I de la monographie d'Henri Lacaze-Duthiers. Elle montre des pointes de branches de corail avec les polypes plus ou moins épanouis.

38 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle*…, *op. cit.*, p. 4.

39 Cité dans Paolo Silvio Boccone, Recherches…, *op. cit.*, Lettre XIX de Jan Swammerdam, médecin et anatomiste à Amsterdam, p. 154.

40 René-Antoine Ferchault de Réaumur, « Observations sur la formation du corail et autres productions appellées plantes pierreuses », Mémoires de l'Académie Royale des Sciences, Paris, Imprimerie Royale, 1727, p. 269-281.

b - original de la planche provenant de la station marine de Banyuls. Cette aquarelle montre la chaînette par laquelle la branche de corail était suspendue dans un bocal en verre (c). C'est avec ce dispositif et un microscope horizontal que Lacaze-Duthiers faisait ses observations en laboratoire ; l'observation sur site étant alors impossible. d - Branche de Corail avec ses polypes déployés photographiée sur site par R. Graille.

Dans la littérature récente, cette hypothèse est souvent attribuée à Lacaze-Duthiers. On peut citer le passage suivant (traduction libre) : « la squelettogenèse du Corail rouge a tout d'abord été étudiée par Lacaze-Duthiers en 1864, qui suggéra que l'axe était entièrement le produit de sclérites fusionnés dans un ciment calcaire [41] », ou encore « la conclusion de Lacaze-Duthiers est que le squelette calcaire de *Corallium rubrum* est composé de sclérites cimentées de façon inséparable pour former un axe continu et non segmenté [42]». De nombreux autres auteurs ont rapporté cette hypothèse en des termes identiques [43]. En réalité, une lecture approfondie de l'ouvrage de Lacaze-Duthiers indique que ses conclusions sont plus subtiles et méritent d'être examinées de plus près.

Pour comprendre la structure du squelette du corail, Lacaze-Duthiers a suivi les premiers stades de développement d'une colonie à partir d'une larve (planula avec un seul polype) et observé que la forme complexe du proto-squelette était faite « de noyaux de substance pierreuse qui, tous mamelonnés, rappellent, par leur forme, une agglomération de spicules. La première impression qu'on éprouve en les voyant est qu'ils sont formés de spicules réunis et agglutinés [44] ». Puis Lacaze-Duthiers étudie la pointe d'une branche de corail d'une colonie

41 Marie-Christine Grillo, Walter M. Goldberg, Denis Allemand, « Skeleton and sclerite formation in the precious red coral, *Corallium rubrum* », *Marine Biology*, 117, 1993, p. 119-128.

42 Frederik M. Bayer, «Three new species of precious coral (Anthozoa: Gorgonacea, genus *Corallium*) from Pacific waters », *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 1996, 109, p. 205 - 228.

43 Denis Allemand, Sylvie Bénazet-Tambutté, « Dynamics of calcification in the Mediterranean red coral, *Corallium rubrum* (Linnaeus) (Cnidaria, Octocorallia) », *Journal of Experimental Zoology*, 276, 1996, p. 270-278. Frederik M. Bayer, D. Cairns Stephen, «A new genus of the scleraxonian family Coralliidae (Octocorallia: Gorgonacea) », *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116, 2003, p. 222 - 228. Jean-Pierre Cuif, Yannicke Dauphin, James E. Sorauf, 2011. *Biominerals and Fossils through Time*, Cambridge, Cambridge University Press, 2011. Julien Debreuil, Éric Tambutté, Didier Zoccola, Émeline Deleury, Jean-Marie Guigonis, Michel Samson, Denis Allemand, Sylvie Tambutté, «Molecular Cloning and Characterization of First Organic Matrix Protein from Sclerites of Red Coral, *Corallium rubrum*», *J Biol Chem*, 2012, 287, 19367-19376. Steven Weinberg, 1976. «Revision of the common octocorallia of the Mediterranean circalittoral. I. Gorgonacea », Beaufortia, 24, 1976, p. 63-104. Daniel Vielzeuf, Joaquim Garrabou, Alain Baronnet, Olivier Grauby, Christian Marschal, « Nano to macroscale biomineral architecture of red coral (*Corallium rubrum*) », *American Mineralogist,* 93, 2008, p. 1799-1815.

44 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle*…, *op. cit.*, p. 183-184.

mature, considérant que ce qui était observé dans le proto-squelette devrait être aussi observé en pointe de branche [45]. Lacaze-Duthiers y observe « des spicules (sclérites) entiers parfaitement réguliers, soudés par un de leurs côtés [46] » (voir Planche 5). L'auteur reconnait ne pas être le premier à observer cette agglomération de sclérites et cite profusément les observations de Swammerdam [47], Réaumur [48] et Cavolini (1785) [49]. Mais l'originalité des observations de Lacaze-Duthiers réside dans le fait qu'il conclue que la pointe formée de sclérites agrégés devient la zone médullaire d'une branche mature du squelette. Il explique ainsi la forme contournée de cette zone médullaire que l'on retrouve toujours dans une branche de corail et qui diffère de la zone périphérique faite d'anneaux plus ou moins concentriques [50]. Il faut mettre l'accent sur le fait que Lacaze-Duthiers établit en permanence une différence entre croissance apicale et diamétrale et considère que « l'accroissement (latéral) de la tige se fait par le dépôt de couches concentriques régulièrement moulées les unes sur les autres [51] ». Autre passage important « si l'on admet que les spicules (sclérites) par leur agglutination s'ajoutent au polypier (squelette) et contribuent à son accroissement, on est bien forcé de reconnaitre que celui-ci se compose de deux parties : l'une, constituée des spicules, est prise aux tissus environnants ; l'autre doit être considérée comme un ciment, elle est déposée par la sécrétion qui s'effectue sous le réseau de vaisseaux parallèles […] le ciment se dépose en plus grande quantité sur le corps qu'aux extrémités des zoanthodèmes (colonies). C'est lui qui lie les noyaux de spicules formés çà et là dans le sarcosome (tissus vivants entourant le squelette) [52] ». Tous les points qui précèdent seront validés par les travaux ultérieurs [53] .

45 *Idem*, p. 186-187.

46 *Ibid.*, p. 188.

47 Paolo Silvio Boccone, *Recherches…*, *op. cit.*, Lettre XIX de Iean Swammerdam, médecin et anatomiste à Amsterdam, p. 154.

48 René-Antoine Ferchault de Réaumur, « Observations sur la formation du corail et autres productions appellées plantes pierreuses », *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences*, Paris, Imprimerie Royale, 1727, p. 269-281.

49 Filippo Cavolini, *Memorie per servire alla storia de'polypi marini*, Napoli, 1785.

50 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle…*, *op. cit.*, p. 122.

51 *Idem* p. 112.

52 *Ibidem* p. 122

53 Denis Allemand, «The Biology and Skeletogenesis of the Mediterranean Red Coral - A Review», *Precious Corals & Octocoral Research*, 1993, p.19-39. Denis Allemand, Marie-Christine Grillo, «Biocalcification mechanism in gorgonians: ^{45}Ca uptake and deposition by the Mediterranean red coral *Corallium rubrum*», *Journal of Experimental Zoology*, 262, 1992, p.237-246. Marie-Christine Grillo, Walter M. Goldberg, Denis Allemand, 1993. «Skeleton and sclerite formation in the precious red coral, *Corallium rubrum*», *Marine Biology*, 117, 1993, p. 119-128. Jonathan Perrin, Daniel Vielzeuf, Angèle Ricolleau, Hervé Dallaporta, Solène Valton, Nicole Floquet, «Block-by-block

Venons-en à quelques observations correctes mais vraisemblablement mal interprétées par Henri Lacaze-Duthiers. Elles concernent l'implication des sclérites dans la croissance radiale du corail, celle de la zone annulaire par opposition à la croissance axiale de la zone médullaire. Dans des coupes minces perpendiculaires à l'axe du squelette, Lacaze-Duthiers observe des bandes radiales colorées, perpendiculaires aux anneaux de croissance eux-aussi colorés [54] (voir Planche 4). L'auteur attribue la couleur de ces bandes radiales à l'incorporation de sclérites préférentiellement le long des crêtes des cannelures [55]. Pour Lacaze-Duthiers, les sclérites jouent donc un rôle dans l'accroissement radial du corail, même si ce rôle est moindre qu'à l'apex. Il arrive encore à cette conclusion en réalisant une lame mince parallèle à l'axe de la branche, à proximité de la surface du squelette [56]. Sur cette lame (qui consiste à regarder la surface du corail par transparence depuis l'intérieur de la branche), Lacaze-Duthiers observe des *« paquets épineux* [57] *»* qui selon lui sont identiques aux sclérites. Il y a de bonnes raisons de penser qu'ici Lacaze-Duthiers confond les microprotubérances qui ponctuent la surface du corail et les sclérites. C'est une confusion que reproduira plus tard Weinberg [58] dans son beau travail sur les sclérites de Gorgonacées. Il est curieux que dans sa rigueur habituelle, Lacaze-Duthiers n'ait pas tout simplement observé la surface des branches de corail après enlèvement des tissus. Son œil averti aurait sûrement fait la différence entre la morphologie des sclérites et celle des microprotubérances qui tapissent la surface du corail, même si ces différences sont subtiles. C'est d'autant plus curieux qu'en observant la pointe des branches, Lacaze-Duthiers observe « de gros nodules ou paquets de teinte rouge plus foncée d'une forme à peu près sphéroïdale […] ces nodules ont la surface toute couverte de spinules, de points ou d'aspérités [59] ».

---

and layer-by-layer growth modes in coral skeletons », *American Mineralogist*, 100, 2015, 681-695.

54 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle*…, *op. cit.*, planche VIII, Figs 37 et 37bis.

55 *Idem* p. 189.

56 *Ibidem* planche VIII, Fig. 38.

57 *Ibidem* p. 189.

58 Steven Weinberg, «Revision of the common octocorallia of the Mediterranean circalittoral », I. *Gorgonacea. Beaufortia*, 24, 1976, p. 63-104. (Planche 20).

59 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle*…, *op. cit.*, page 121 et Fig. 36.

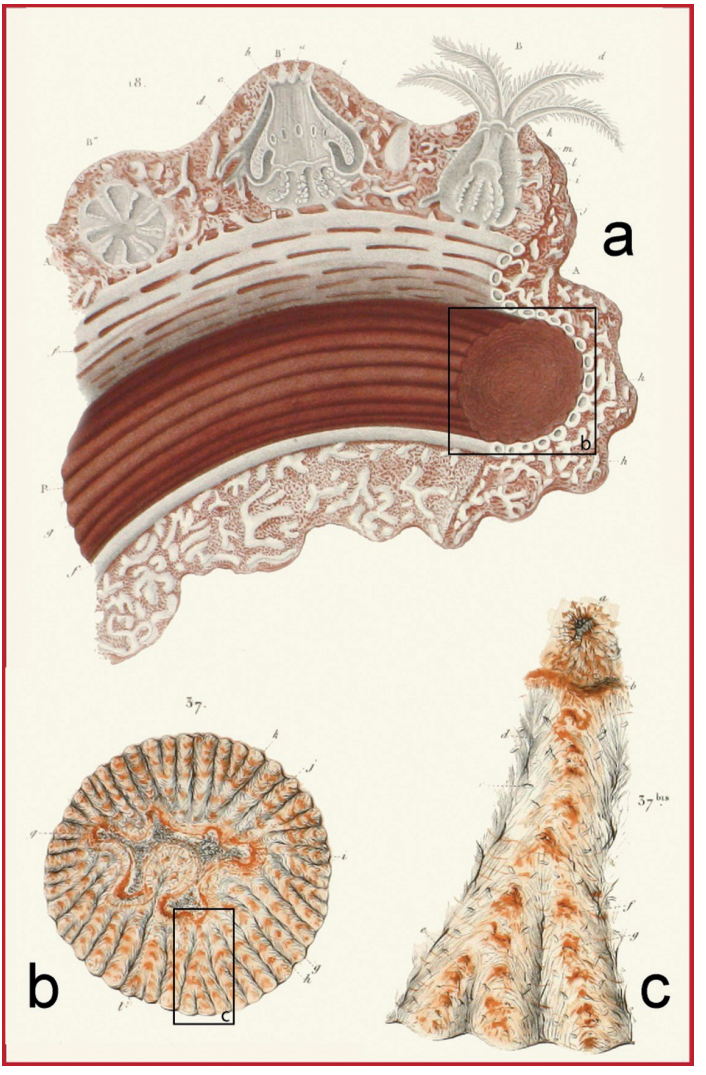

Planche 4 : a - Extrait de la planche IV de Lacaze-Duthiers montrant la structure des tissus entourant le squelette, et le réseau organisé de canaux profonds. b - Section de squelette perpendiculaire à l'axe de la branche vue en lame mince. On observe une zone médullaire différente de la zone annulaire qui l'entoure. c - agrandissement de b. Pour Lacaze-Duthiers, les rayons colorés sont dus à la présence de sclérites, ce qui s'est révélé une hypothèse erronée.

Il sépare donc bien « spinules » (microprotubérances) de « nodules » qui correspondent vraisemblablement à des sclérites ou agrégats de sclérites recouverts de couches de calcite hérissées de microprotubérances [60] . La présence de sclérites

60 Jonathan Perrin, Daniel Vielzeuf, Angèle Ricolleau, Hervé Dallaporta, Solène Valton, Nicole Floquet, «Block-by-block and layer-by-layer growth modes in coral skeletons»,

dans la zone annulaire postulée par Lacaze-Duthiers a d'abord été mise en doute par Dantan (1928) qui, sans vrai démonstration, considère que « s'il est possible en effet que la région centrale soit produite, presque toujours, par l'agglomération de spicules, dans le reste du polypier le calcaire a, vraisemblablement, été secrété d'emblée sous la forme lamelleuse que montrent les préparations [61] ».

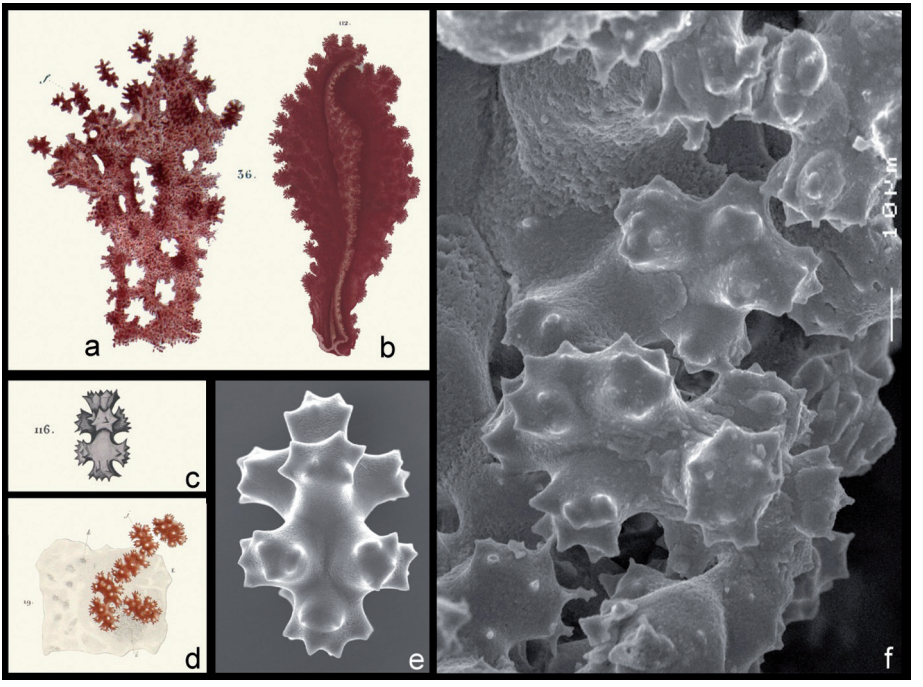

Planche 5 - a - Extrait de la planche VIII de Lacaze-Duthiers montrant le polypier (squelette) en voie de formation. b - Extrait de la planche XX de Lacaze-Duthiers montrant le squelette en bout de branche (branche de la Planche 3a). Ces pointes sont faites des sclérites agrégés. c - Extrait de la planche XX de Lacaze-Duthiers montrant un sclérite. d - Extrait de la planche IV de Lacaze Duthiers montrant les sclérites dans les tissus. e - un sclérite observé au microscope électronique à balayage (comparer à c). f - Image prise au microscope électronique à balayage montrant les sclérites agrégés et cimentés en pointe de branche.

Cette hypothèse et surtout le fait que la croissance de la zone annulaire n'implique pas de sclérites est démontrée plus tard par Allemand et Grillo (1992) du Centre Scientifique de Monaco sur la base d'expériences de cinétique de biocalcification qui indiquent qu'il n'y a pas de délai entre la calcification des sclérites et du

American Mineralogist, 100, 2015, p. 681-695.

61 J.-L. Dantan, « Recherches sur la croissance du corail rouge (*Corallium rubrum Lamarck*) », *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 53, 1928, p. 43.

squelette annulaire, ce qui devrait être le cas si le squelette résultait de l'agrégation de sclérites [62].

Si les sclérites ont *de facto* été observés en pointe de branche depuis des siècles, leur observation dans la zone médullaire, à l'intérieur même d'une branche adulte de corail, n'est que récente. Debreuil et al. (2011a) ont mis en évidence ces sclérites par immuno-marquage de la matière organique dans les zones médullaires du corail rouge [63]. Par la suite, Perrin et al. (2015) utilisent le fait que les sclérites ont une composition chimique en magnésium et en soufre différente de la calcite qui les entoure pour les identifier de façon non ambiguë dans la zone médullaire [64]. En utilisant cette méthode d'identification, ces mêmes auteurs identifient aussi quelques rares sclérites dans la zone annulaire, sans disposition spatiale particulière. Cette observation souligne que l'hypothèse de Lacaze-Duthiers concernant la présence de sclérites dans la zone annulaire sans être exacte n'était pas non plus complètement fausse.

Le point de vue actuel sur la squelettogenèse du corail rouge

Les derniers travaux portant sur la squelettogenèse du corail rouge confirment les points notés ci-dessus : la croissance de la pointe d'une branche passe bien par l'agrégation de sclérites, un mécanisme que l'on peut qualifier de « bloc par bloc ». Au passage, ces travaux confirment certaines observations de Lacaze-Duthiers, oubliées dans les modèles postérieurs à 1864, qui concernent le fait que souvent avant de se souder au squelette, les sclérites s'agrègent dans les tissus pour former des noyaux qui s'entourent de calcite ; les sclérites forment ainsi des blocs indépendants qui progressivement se soudent entre eux, puis à la pointe du squelette [65]. Cette progressivité dans la formation en pointe du squelette explique une singularité longtemps incomprise du Corail rouge rapportée par des armateurs et consignées par Lacaze-Duthiers, à savoir que « l'on pêche quelquefois des tiges allongées de Corail, ayant jusqu'à un décimètre de hauteur, et dont

62 Denis Allemand, Marie-Christine Grillo, « Biocalcification mechanism in gorgonians: ^{45}Ca uptake and deposition by the Mediterranean red coral *Corallium rubrum*», *Journal of Experimental Zoology*, 262, 1992, p. 237-246. Denis Allemand, «The Biology and Skeletogenesis of the Mediterranean Red Coral - A Review», *Precious Corals & Octocoral Research*, 1993, p. 19-39.

63 Julien Debreuil, Sylvie Tambutté, Didier Zoccola, Natacha Segonds, Nathalie Techer, Denis Allemand, Éric Tambutté, «Comparative analysis of the soluble organic matrix of axial skeleton and sclerites of *Corallium rubrum*: Insights for biomineralization», *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology,* 159, 2011, p. 40-48.

64 Jonathan Perrin, Daniel Vielzeuf, Angèle Ricolleau, Hervé Dallaporta, Valton Solène, Nicole Floquet, « Block-by-block and layer-by-layer growth modes in coral skeletons», A*merican Mineralogist*, 100, 2015, p. 681-695.

65 *Idem.*

le polypier est si grêle, qu'on pourrait supposer qu'il n'existe pas. Chez elles, tout est pour ainsi dire écorce (tissus vivants), tant l'activité du bourgeonnement (développement des polypes) a été rapide [66] ». Perrin et al. (2015) généralisent le mode de croissance en pointe de type « bloc par bloc » à l'ensemble des espèces du genre *Corallium*, en particulier à deux espèces (*C. johnsoni* et *C. japonicum*) pour lesquelles il était admis que les sclérites ne participaient en rien à la croissance du squelette [67]. Par exemple, pour *C. johnsoni*, Lawniczak (1987) notait « il apparaît donc impossible de retenir plus longtemps la théorie de Lacaze-Duthiers (1864) selon laquelle des éléments originaires des tissus corticaux migreraient et fusionneraient au cœur de rameau par cimentation calcaire additionnelle [68] ». Pour *C. japonicum*, Bayer et Cairns (2003) ont écrit « qu'il est probable que les sclérites ont un rôle insignifiant ou même inexistant dans la formation de l'axe des *Paracorallium* (dont *C. japonicum* ferait partie) [69], [70] ».

Concernant le domaine annulaire et la croissance radiale, Perrin et al. (2015) ont confirmé les observations des auteurs antérieurs concluant à un mode de croissance essentiellement « couche par couche ». Comme indiqué ci-dessus, Perrin et al. ont aussi noté que de rares sclérites isolées étaient présentes, bien qu'en moins grand nombre que ne le pensait Lacaze-Duthiers [71]. Ces incorporations peuvent sembler anecdotiques, mais des sclérites incorporées à la surface du squelette sub-apical pourraient permettre des départs de croissance pour des branches secondaires. De telles branches ont été observées sur des colonies dont la croissance a été suivie sur de longues périodes [72].

Cette dualité de mécanismes « bloc par bloc » et « couche par couche » pose deux types de questions, d'une part celle de la vitesse de croissance des colonies que Lacaze-Duthiers reconnait ne pas avoir déterminée [73] et d'autre part les modalités de passage d'un mode de croissance à un autre.

La vitesse de croissance diamétrale du corail a été estimée autour de 0,1 à 0,4 mm par an en utilisant deux méthodes : d'une part en observant des colonies

66 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle…*, *op. cit.*, page 66.

67 Perrin et al. (2015), *op. cit.*

68 Aniece Lawniczak, « Les modalités de croissance de l'axe calcaire chez *Corallium johnsoni* », *Senckenb. Marit.*, 1987, p.149-161.

69 Frederik M. Bayer, Stephen D. Cairns, «A new genus of the scleraxonian family Coralliidae (Octocorallia: Gorgonacea) », *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116, 2003, p. 222 - 228.

70 Il est à noter que la division dans la famille des Coralliidae entre *Corallium* et *Paracorallium* introduite par Bayer et Cairns (2003) sur la base de critères morphologiques apparait de plus en plus comme infondée.

71 Jonathan Perrin *et al.*, «Block-by-block…», *op. cit.*

72 Joaquim Garrabou, communication personnelle.

73 Henri de Lacaze-Duthiers, *Histoire naturelle…*, *op. cit.*, p. 201.

sur des périodes supérieures à vingt ans [74] et d'autre part en dénombrant le nombre d'anneaux de croissance dont on a pu déterminer qu'ils étaient annuels [75]. La croissance axiale est environ dix fois plus rapide et a été estimée aux environs de 2 ± 1 mm par an[42].

Le passage d'un mode de croissance à l'autre nous ramène à des observations essentielles de Lacaze-Duthiers qui notait l'existence de deux types de canaux circulatoires distincts bien qu'interconnectés dans les tissus du corail rouge : un réseau superficiel fait de petits canaux entrelacés, et un réseau profond avec des canaux plus gros (~0,2 mm) logés dans les cannelures du corail (voir Planche 4a). Le réseau superficiel est présent partout (en pointe et le long des branches) tandis que le réseau profond n'est présent que le long des branches où les cannelures sont observées. A partir de ce constat, il est tentant de penser que le réseau profond agit comme une barrière entre la zone où se forment les sclérites et le squelette, empêchant l'incorporation de sclérites à la surface du squelette [76]. Le changement de mécanismes de croissance du squelette serait donc contrôlé par l'anatomie et la physiologie de l'organisme et plus spécifiquement la présence ou l'absence du réseau de canaux profonds [77]. Il est intéressant de noter ici que Lacaze-Duthiers avait évoqué ce rôle d'écran des canaux profonds mais dans une perspective différente. Selon Lacaze-Duthiers, les canaux placés dans les cannelures empêcheraient l'agrégation des sclérites, à cet endroit précis du squelette. Par contre, entre deux canaux, c'est-à-dire le long des crêtes des cannelures, les sclérites seraient plus directement en contact avec le squelette (voir Planche 4a). Pour Lacaze-Duthiers, c'est au niveau de ces crêtes que l'incorporation de sclérites aurait lieu. Nous avons vu plus haut que cette hypothèse n'était pas validée par les observations récentes. Il n'en reste pas moins que le rôle d'écran joué par les canaux avait bien été pressenti par Lacaze-Duthiers.

Comme Lacaze-Duthiers l'avait fait avant nous, on notera que la morphologie de surface d'une branche dans la zone sub-apicale est à mettre en relation avec la présence des canaux profonds positionnés en fond de cannelures. La morphologie complexe d'une pointe de branche est quant à elle associée à la présence de nombreux polypes. On constate donc une influence de l'anatomie sur la morphologie du squelette. En poursuivant le raisonnement, on pourrait imaginer que les microprotubérances à la surface du corail soient dues à la présence de

74 Joaquim Garrabou, Jean-Georges Harmelin, «A 20-year study on life-history traits of a harvested long-lived temperate coral in the NW Mediterranean: insights into conservation and management needs», *Journal of Animal Ecology*, 71, 2002, p. 966-978.

75 Christian Marschal, Joaquim Garrabou, Jean-Georges Harmelin, Michel Pichon, «A new method for measuring growth and age in the precious red coral *Corallium rubrum* (L.) », *Coral Reefs*, 23, 2004, p. 423-432.

76 Jonathan Perrin et alii, «Block-by-block…», *op. cit.*

77 *Idem.*

cellules ou vacuoles d'un épithelium squelettogénique [78]. En tous points de la branche et à différentes échelles, la morphologie serait donc dictée par l'anatomie de l'organisme. Ces points ne sont pas sans rappeler quelques passages du travail de Lacaze-Duthiers qui « admet que les cannelures sont la conséquence de la présence des canaux [79] » ou qui parle de la capacité des vaisseaux (canaux) « d'imprimer leur forme à la partie sur laquelle ils reposent [80] ». Cette notion de moule peut paraître naïve. En fait, il pourrait s'agir d'une remarquable intuition phénoménologique puisque l'idée du confinement des dépôts cristallins dans des tissus organiques est en accord avec la théorie sur la croissance et la forme des biominéraux développée par Mann qui considère que ces formes pourraient être des « empreintes » d'une matrice organique qui aurait fonction de « moule [81] ».

Engagée dès l'Antiquité, l'étude du corail rouge constitue un champ toujours actif de la recherche scientifique. Les caractéristiques diversifiées de cette espèce ont renouvelé depuis vingt ans l'intérêt des chercheurs à son égard. On redécouvre dans le même temps la richesse de l'apport d'Henri de Lacaze-Duthiers à notre connaissance de ce cnidaire, tant l'œuvre du savant du XIXe siècle a joué un rôle essentiel dans l'avancée de nos connaissances.

Sans parler de la reproduction du corail, non examinée dans cette étude, de nombreux autres aspects du travail de Lacaze-Duthiers auraient mérité d'être confrontés aux découvertes actuelles. Nous aurions ainsi pu aborder les problèmes de durée de vie des polypes, de forme des sclérites, de cristallographie, de composition chimique ou encore de couleur du squelette. Les contraintes d'espace nous obligent à délaisser ces aspects. Néanmoins, nul doute que les lignes qui précèdent œuvreront à renforcer l'idée que le travail de Lacaze-Duthiers sur le corail rouge a été non seulement remarquable en son temps, mais peut encore être source d'inspiration pour des études sur un organisme dont Lacaze-Duthiers disait « rien n'est joli et délicat comme ces petits êtres… [82] » pour parler des polypes épanouis sur une branche de Corail.

Remerciements :

- Les numérisations des planches de l'ouvrage d'Henri Lacaze-Duthiers reproduites dans les planches 3 à 5 ont été effectuées par SCD Aix-Marseille Université - Département Santé. Bibliothèque de Médecine-Odontologie Timone - Réserve P153. Nous remercions Sophie Astier pour son aide précieuse.

78 *Ibidem.*

79 Henri de Lacaze-Duthiers, Histoire naturelle…, *op. cit.*, p. 107.

80 *Idem*, p. 103.

81 Stephen Mann, «The chemistry of form » *Angewandte Chemie - International Edition* 39, 2000, 3393-3406.

82 Lacaze-Duthiers Henri de, Histoire naturelle…, *op. cit.*, p. 176.

- Nous remercions la Bibliothèque du laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (Sorbonne Université) de nous en avoir accordé un droit de reproduction de la figure III 3b, planche originale du Professeur Henri Lacaze-Duthiers, conservée dans son fonds patrimonial.

- La photographie de la planche 3 a été réalisée par le plongeur professionnel Roland Graille, de l'Institut Méditerranéen d'Océanologie.