



HAL
open science

Les méduses : histoire de leur classification, de leurs moyens d'étude et de leur représentation, de l'Antiquité à la fin du XIXème siècle

Danièle Vial

► To cite this version:

Danièle Vial. Les méduses : histoire de leur classification, de leurs moyens d'étude et de leur représentation, de l'Antiquité à la fin du XIXème siècle. Education. Université de Lyon, 2018. Français. NNT : 2018LYSE1235 . tel-02073899

HAL Id: tel-02073899

<https://theses.hal.science/tel-02073899>

Submitted on 20 Mar 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.



N°d'ordre NNT : xxx

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° 485
EPIC (Education, Psychologie, Information et Communication)

Spécialité de doctorat : Histoire des sciences

Soutenue publiquement le 09/11/2018, par :
Danièle Vial

**Les méduses : histoire de leur
classification, de leurs moyens d'étude
et de leur représentation, de
l'Antiquité à la fin du XIX^e siècle.**

Devant le jury composé de :

DUPONT, Jean-Claude PR Université de Picardie, Rapporteur
PEYRIERAS, Nadine DR équivalent, PR Rapportrice
CHERICI, Céline MC Université de Picardie, Examinatrice
CREMIERE, Cédric Directeur Musée d'histoire naturelle du Havre,
Examineur
PERRU, Olivier PR Université Lyon 1, Examineur
THOMAS, Marion MC Université de Strasbourg, Examinatrice

JAUSSAUD, Philippe PR Université Lyon 1, Directeur de thèse
SCHMITT, Stéphane DR Université Paris 7, Co-directeur de thèse

GOY, Jacqueline, Invitée

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

Président du Conseil Académique

Vice-président du Conseil d'Administration

Vice-président du Conseil Formation et Vie Universitaire

Vice-président de la Commission Recherche

Directrice Générale des Services

M. le Professeur Frédéric FLEURY

M. le Professeur Hamda BEN HADID

M. le Professeur Didier REVEL

M. le Professeur Philippe CHEVALIER

M. Fabrice VALLÉE

Mme Dominique MARCHAND

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard

Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux

Faculté d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation

Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine

Directeur : M. le Professeur G. RODE

Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON

Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS

Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA

Directeur : M. X. PERROT

Directeur : Mme la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies

Département Biologie

Département Chimie Biochimie

Département GEP

Département Informatique

Département Mathématiques

Département Mécanique

Département Physique

UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon

Polytech Lyon

Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique

Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1

Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : M. F. DE MARCHI

Directeur : M. le Professeur F. THEVENARD

Directeur : Mme C. FELIX

Directeur : M. Hassan HAMMOURI

Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE

Directeur : M. le Professeur G. TOMANOV

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Directeur : M. le Professeur J-C PLENET

Directeur : M. Y.VANPOULLE

Directeur : M. B. GUIDERDONI

Directeur : M. le Professeur E.PERRIN

Directeur : M. G. PIGNAULT

Directeur : M. le Professeur C. VITON

Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE

Directeur : M. N. LEBOISNE

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier vivement Philippe Jaussaud et Stéphane Schmitt pour avoir accepté de codiriger ma thèse. Leur disponibilité, leur savoir et leur relecture furent indispensables pour ce travail.

J'adresse mes remerciements à l'école doctorale EPIC pour m'avoir offert un cadre pour cette thèse. Je remercie également le département de Biologie et la Faculté des Sciences et Technologies, à travers leurs directeurs, pour leur soutien et l'octroi des décharges dans mon service d'enseignante. Sans eux, cette thèse n'aurait été.

En outre, j'adresse mes remerciements à Céline Cheric, Cédric Cremière, Jean-Claude Dupont, Jacqueline Goy, Olivier Perru, Nadine Peyrieras et Marion Thomas pour tout le temps consacré à l'analyse de mon travail et pour leur expertise.

Je remercie bien évidemment l'ensemble des membres du laboratoire S2HEP, Sciences, Société, Historicité, Education et Pratiques, pour leur accueil dès ma première année de master. Parmi eux, je remercie plus particulièrement : l'ensemble des doctorants ou maintenant jeunes docteurs que j'ai croisés au cours de ces années et dont les échanges interdisciplinaires furent toujours instructifs ; Hugues Chabot pour toutes les lectures qu'il m'a proposées et qui m'ont orientées tout au long de ce travail ; Joëlle Forest et Marie-Line Gardes qui m'ont données l'occasion de travailler en équipe sur l'innovation.

Au-delà du S2HEP, je suis reconnaissante envers les organisateurs des colloques qui m'ont accueillie et plus particulièrement les membres de la Société d'Histoire et d'Epistémologie des Sciences de la Vie (SHESVIE), qui m'a permis d'organiser un colloque sur « Images et Classifications du vivant ». En outre, je tiens à remercier le muséum d'histoire naturelle du Havre et plus particulièrement sa conservatrice, Gabrielle Baglione pour l'accueil qu'elle a pu me faire et le temps qu'elle m'a accordé pour étudier une partie des vélins de méduses du fond Lesueur. Par ailleurs, je remercie chaleureusement Jacqueline Goy, pour son aide tout au long de mon travail. Ma rencontre, avec la spécialiste française des méduses a été brève, j'ai pourtant eu l'impression de cheminer bien souvent à ses côtés à travers son immense travail.

Je remercie tous mes collègues de travail du département de biologie pour leur soutien et plus particulièrement Marie-Hélène Segretain pour sa relecture minutieuse.

Enfin, je remercie mes amis, ma famille, surtout mon mari et mes enfants pour leur soutien, leur patience et leur confiance. Ils ont bien voulu accepter la priorité de ce travail sur le temps passé avec eux.

Abstract

Perceived until the 19th century as gelatinous masses with stinging properties, jellyfish were classified in the group of zoophytes, intermediate organisms between animals and plants. Scientists then used it to demonstrate continuity between plant and animal living beings and became essential arguments in establishing the scale of beings. From the nineteenth century, we discover, particularly through microscopy, the complexity of their anatomy, which finally allows to characterize them positively. In the mid-nineteenth century, we highlight the different phases of their life cycle and the colony organization of some jellyfish. Jellyfish become one of the main interests of zoologists and embryologists who seek to find the evolutionary significance of the different stages of their development. The term jellyfish then appears to designate one of their life stages. In parallel with this conceptual history, the various stages of this classification were marked by study difficulties which made jellyfish one of the few groups not defined by positive characters at the end of the eighteenth century. Indeed, if the scientific expeditions allowed to recover many samples, quickly the problem of their conservation was posed. Faced with the difficulties of maintaining their morphology and their colors after their collection, the naturalistic images of jellyfish have thus become essential objects of study in the knowledge and classification of these organisms. These images give a reflection of the conceptual and technical evolution, which accompanied the classification of jellyfish.

Keywords : jellyfish, zoophytes, intermediate species, scale of Beings, Radiated, alternation of generations, colony, individual, life cycle, morphology, scientific expeditions, conservation, representation, learned figures.

Résumé

Perçues jusqu'au XIX^e siècle comme des masses gélatineuses aux propriétés urticantes, les méduses ont été classées dans le groupe des zoophytes, organismes intermédiaires entre les animaux et les végétaux. Les savants s'en sont alors servis pour démontrer la continuité entre les êtres vivants végétaux et animaux et elles sont devenues des arguments essentiels dans l'établissement de l'échelle des êtres. A partir du XIX^e siècle, on découvre, en particulier grâce à la microscopie, la complexité de leur anatomie, ce qui permet enfin de les caractériser de manière positive. Au milieu du XIX^e siècle, on met en évidence les différentes phases de leur cycle de vie et l'organisation en colonie de certaines méduses. Les méduses deviennent alors l'un des principaux centres d'intérêt des zoologistes et des embryologistes qui cherchent à trouver la signification évolutive des différentes étapes de leur développement. Le terme de méduse apparaît alors pour désigner un de leurs stades de vie. En parallèle de cette histoire conceptuelle, les différentes étapes de cette classification ont été marquées par des difficultés d'étude qui ont fait que les méduses constituaient un des rares groupes non définis par des caractères positifs à la fin du XVIII^e siècle. En effet, si les expéditions scientifiques ont permis de récupérer de nombreux échantillons, bien vite s'est posé le problème de leur conservation. Face aux difficultés de maintenir leur morphologie et leurs couleurs après leur prélèvement, les images naturalistes de méduses sont donc devenues des objets d'étude essentiels dans la connaissance et la classification de ces organismes. Ces images donnent un reflet de l'évolution conceptuelle et technique, qui a accompagnée la classification des méduses.

Mots –clés : méduse, zoophytes, espèces intermédiaires, échelle des Êtres, Radiés, alternance des générations, colonie, individu, cycle de vie, morphologie, expéditions scientifiques, conservation, représentation, figures savantes.

Table des matières

| | |
|--|-----|
| Remerciements | 5 |
| Abstract | 7 |
| Résumé | 8 |
| Table des illustrations | 11 |
| Introduction : | 17 |
| Première partie | 25 |
| Histoire de la classification des méduses | 25 |
| 1. Les méduses, un argument dans l'établissement des séries animales | 26 |
| 1.1. <u>L'idée d'espèce intermédiaire chez Aristote</u> | 26 |
| 1.2. <u>La définition de « zoophyte »</u> | 30 |
| 1.3. <u>La place des zoophytes dans l'échelle des êtres</u> | 31 |
| 1.4. <u>L'idée de série et la recherche d'une « méthode naturelle » de classification au XVIII^e siècle</u> .46 | |
| 1.5. <u>Lamarck et la série unique</u> | 52 |
| 1.6. <u>Bilan du rôle des méduses dans le développement de l'idée de série animale</u> | 68 |
| 2. L'anatomie comparée et la création de l'embranchement des Radiés par Cuvier en 1812 | 69 |
| 2.1. <u>L'étude et la hiérarchisation des caractères physiologiques des méduses</u> | 69 |
| 2.2. <u>La création de l'embranchement des Radiés par Cuvier (1812)</u> | 79 |
| 2.3. <u>La précision de l'embranchement des Radiés par Baer (1826)</u> | 82 |
| 2.4. <u>Le débat de Cuvier et de Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de plan de composition (1830)</u> | 85 |
| 3. La découverte de l'organisation interne des méduses et le rejet de leur simplicité | 89 |
| 3.1. <u>Les études microscopiques des méduses réalisées par Ehrenberg (1836)</u> | 90 |
| 3.1.1. <u>Les études microscopiques au XIX^e siècle</u> | 90 |
| 3.1.2. <u>Les études des organismes inférieurs par Ehrenberg (1836)</u> | 92 |
| 3.1.3. <u>Le microscope et les représentations des structures internes de <i>Medusa aurita</i></u> | 93 |
| 3.1.4. <u>L'apport d'Ehrenberg à la classification des Radiés</u> | 99 |
| 3.2. <u>La découverte de la reproduction des méduses : Wagner et Siebold</u> | 101 |
| 4. La vie coloniale et l'alternance des générations dans le cas des méduses | 103 |
| 4.1. <u>L'alternance des générations</u> | 104 |
| 4.2. <u>L'étude des colonies de Siphonophores</u> | 112 |
| 4.3. <u>La « conformité organique » et la définition des zoonites</u> | 116 |
| 4.4. <u>Les colonies de méduses : division du travail et polymorphisme</u> | 123 |
| 4.5. <u>La définition de l'individualité organique par Haeckel</u> | 130 |
| 5. <u>Conclusion de cette étude historique de la classification des méduses</u> | 136 |
| Deuxième partie | 139 |
| L'évolution des méthodes d'étude des méduses : des explorations scientifiques du XVIII^e siècle à la zoologie expérimentale du XIX^e siècle | 139 |
| 1. La récolte des échantillons de méduses à travers les explorations scientifiques (1700-1850) | 140 |
| 1.1. <u>La collecte d'échantillons de méduses : de l'état de curiosité à celui d'élément d'inventaire</u> | 141 |
| 1.2. <u>La découverte de la diversité des méduses : l'exploration Baudin (1800-1804)</u> | 147 |
| 1.2.1. <u>Le projet et la décision de l'expédition Baudin</u> | 148 |

| | | |
|--|---|------------|
| 1.2.2. | <u>Les savants et les peintres présents lors de l'expédition Baudin.....</u> | 150 |
| 1.2.3. | <u>Les instructions de voyage et l'intérêt pour l'étude des méduses.....</u> | 157 |
| 1.2.4. | <u>Bilan de l'expédition aux Terres Australes.....</u> | 161 |
| 1.2.5. | <u>Les descriptions des méduses dans les carnets journaliers de Péron.....</u> | 169 |
| 1.2.6. | <u>La première classification zoologique des méduses.....</u> | 173 |
| 1.2.7. | <u>Bilan et réception des travaux de Péron et Lesueur.....</u> | 181 |
| 1.3. | <u>L'océanographie et l'étude scientifique des océans après 1850.....</u> | 185 |
| 2. | <u>La conservation des échantillons de méduses.....</u> | 190 |
| 2.1. | <u>Histoire des débuts de la conservation en fluide.....</u> | 191 |
| 2.2. | <u>Les techniques de conservation en fluide de Péron et Lesueur.....</u> | 194 |
| 2.3. | <u>La conservation des méduses vivantes dans les aquariums.....</u> | 197 |
| 2.4. | <u>Le rôle des stations biologiques et la zoologie expérimentale.....</u> | 198 |
| 3. | <u>Conclusion sur les moyens d'étude et de conservation des méduses.....</u> | 201 |
| Troisième partie | | 203 |
| Le rôle des images de méduses dans la construction des savoirs..... | | 203 |
| 1. | <u>L'apparition des premières images de méduses (1530- 1600).....</u> | 204 |
| 1.1. | <u>Les premiers ouvrages imprimés d'histoire naturelle illustrés.....</u> | 204 |
| 1.2. | <u>Les compilations, encyclopédies et commentaires de l'Antiquité.....</u> | 205 |
| 1.3. | <u>Les premières monographies naturalistes.....</u> | 212 |
| 2. | <u>Les XVII^e- XVIII^e siècles : la constitution des « images spécimens» et des « images savantes ».....</u> | 217 |
| 2.1. | <u>Les catalogues des cabinets de curiosités.....</u> | 217 |
| 2.2. | <u>Les voyageurs et le début de la constitution des images savantes.....</u> | 222 |
| 2.3. | <u>Le XVIII^e siècle et le développement des images savantes.....</u> | 227 |
| 2.4. | <u>Les images des atlas zoologiques.....</u> | 233 |
| 3. | <u>Les illustrations de méduses de Charles-Alexandre Lesueur.....</u> | 254 |
| 3.1. | <u>Le contexte scientifique des illustrations.....</u> | 254 |
| 3.2. | <u>La collection des dessins de C.-A. Lesueur.....</u> | 255 |
| 3.3. | <u>Descriptions des dessins sur vélin de C.-A. Lesueur.....</u> | 259 |
| 3.4. | <u>L'importance de la couleur dans les dessins et les descriptions des méduses.....</u> | 265 |
| 3.5. | <u>L'apport des dessins de Lesueur par rapport au texte de Péron.....</u> | 270 |
| 3.6. | <u>Les conditions de production des vélin de C.- A. Lesueur.....</u> | 274 |
| 3.7. | <u>La « vision à quatre yeux ».....</u> | 280 |
| 3.8. | <u>Le devenir des vélin de Lesueur.....</u> | 281 |
| 4. | <u>La multiplication des illustrations du monde marin au XIX^e siècle.....</u> | 284 |
| 4.1. | <u>Le développement de la lithographie et les nouvelles possibilités de coloration des dessins de méduses.....</u> | 284 |
| 4.2. | <u>Le nouvel intérêt pour la « vie en profondeur ».....</u> | 288 |
| 5. | <u>Les illustrations de méduses réalisées par Haeckel.....</u> | 291 |
| 5.1. | <u>La représentation des formes fondamentales ou primitives (Grundformen ou Promophen).....</u> | 292 |
| 5.2. | <u>La représentation des niveaux d'individualité (la tectologie).....</u> | 296 |
| 5.3. | <u>La représentation colorée des tissus.....</u> | 299 |
| 5.4. | <u>L'éloge des formes de la nature : die Kunstformen der Natur.....</u> | 301 |
| 5.5. | <u>Les modèles de verre des Blaschka.....</u> | 313 |
| 5.6. | <u>Conclusion.....</u> | 325 |
| Conclusion générale | | 327 |
| Lexique..... | | 335 |
| Bibliographie | | 337 |

Table des illustrations

| | |
|--|-----|
| Figure 1 - Représentation de la chaîne des êtres selon Bonnet (1781), <i>Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie</i> , Neuchâtel, vol.1..... | 38 |
| Figure 2 - Détail de l'échelle des êtres de Bonnet (1781), <i>Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie</i> , Neuchâtel, vol.1..... | 39 |
| Figure 3 - L'Arbor corporum organicum de Pallas (1776). Extrait de G.Balsanti (1992). <i>Buffon et l'image de la nature : de l'échelle des êtres à la carte géographique et à l'arbre généalogique</i> . Buffon 88, p.286..... | 45 |
| Figure 4 - Représentation de la « Mappa, Tabula genealogico-geographica affinitatum plantarum » par Giseke (1789-1792), <i>Praelectiones in ordines naturales plantarum</i> , Hamburg, Hoffmani, p.623..... | 52 |
| Figure 5 - Comparaison des classifications des Vers chez Bruguière (1792) et Cuvier (1795) extrait de Winsor, (1976). <i>Starfish, jellyfish, and the order of life. Issues in nineteenth-century science</i> , p. 11..... | 59 |
| Figure 6 - Classification des Radiaires de Jean-Baptiste Lamarck (1801), <i>Système des animaux sans vertèbre</i> , p.341. | 60 |
| Figure 7 - Ordre présumé de la formation des animaux offrant deux séries séparées, subrameuse. Extrait de J.-B. Lamarck, (1835), <i>Histoire naturelle des animaux sans vertèbre</i> , p.113 | 67 |
| Figure 8 - Répartition des classes des Invertébrés selon Cuvier en fonction des caractères de la circulation et de l'organisation du système nerveux. D'après Mary P. Winsor (1876), <i>Starfish, jellyfish and the order of life</i> , p.9. | 73 |
| Figure 9 - Dessin du rhizostome injecté de lait coagulé de Cuvier, (1799), <i>Mémoire sur l'organisation de la méduse, lu à l'Institut, en Brumaire de l'an 8</i> , Journal de physique, tom. XLIX, p.468. | 75 |
| Figure 10 - Le quatrième embranchement défini par Cuvier : les animaux zoophytes ou Radiata. G. Cuvier (1812), <i>Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal</i> | 81 |
| Figure 11 - Observation microscopique de <i>Medusa aurita</i> . Coupe verticale passant par le milieu de la méduse. C. G. Ehrenberg, (1836), <i>Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee</i> , Planche III, figure 1. | 93 |
| Figure 12 - Observation microscopique de <i>Medusa aurita</i> . Echantillon laissé pendant 24h dans le colorant indigo. Coupe verticale passant par le milieu de la méduse. C. G. Ehrenberg, (1836), <i>Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee</i> , Planche III, figure 2..... | 94 |
| Figure 13 - Observation microscopique de <i>Medusa aurita</i> . Détails de la capsule de la protection de « l'œil ». C. G. Ehrenberg, (1836), <i>Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee</i> , Planche V, figure 1..... | 95 |
| Figure 14 - Observation microscopique de <i>Medusa aurita</i> . Détails de la capsule de la protection de « l'œil ». C. G. Ehrenberg, (1836), <i>Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee</i> , Planche V, figures II à VII. | 96 |
| Figure 15 - Observation microscopique de <i>Medusa aurita</i> . Détails de l'appareil reproducteur, des œufs et du couvain. C. G. Ehrenberg, (1836), <i>Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee</i> , Planche VII..... | 98 |
| Figure 16 - Comparaison des classifications de l'embranchement des Radiés entre celle de Cuvier 1817 et celle d'Ehrenberg de 1835. | 100 |
| Figure 17 - Dessins de Scyphistoma, Strobila, et Ephyra. M. Sars (1835), <i>Beskrivelser og Iagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr af Polypernes, Acalephernes, Radiaternes, Annalidernes, og Molluskernes Classer. Med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren... fundne Arter...</i> , Planche III. | 105 |
| Figure 18 - Observation réalisée par Sars du développement de <i>Medusa</i> et <i>Cyanea</i> . Planche I, explications de la planche, pp. 30-33. Michael Sars, (1841), <i>Ueber die Entwicklund der Medusa Aurélia aurita und der Cyanea capillata</i> , pp.9-34. | 107 |
| Figure 19 - Le développement complet de <i>Medusa aurita</i> (<i>Aurelia aurita</i>), vue latérale. Avec ses quatre bras oraux descendants et totalement divisés et de nombreux tentacules étendus périphériques. Planche IV, fig. 61, explication de la planche, p.34. M. Sars, (1841), <i>Ueber die Entwicklund der Medusa Aurélia aurita und der Cyanea capillata</i> , pp.9-34..... | 108 |
| Figure 20 - Cycle de vie des méduses scyphozoaires. M.J. Schleiden, (1869), <i>Die Entwicklung der Meduse</i> dans <i>Das Meer</i> | 109 |
| Figure 21 - Différents stades de développement de <i>Medusa aurita</i> par Johannes Japetus Steestrup (1842), <i>On the Propagation and Development of Animals Through Alternate Generations</i> , Extrait de la Planche 1. | 111 |
| Figure 22 - Mollusques et Zoophytes. 1 – <i>Physalia</i> , 2- <i>Glaucus</i> , 3- <i>Rhizophysa</i> , 4- <i>Physophora</i> , 5- <i>Stéphanonia</i> . Extrait de C.-A. Lesueur et N.-M. Petit (1807), <i>Voyages de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur</i> . Atlas, p.96, planche XXIX..... | 113 |

| | |
|---|------------|
| Figure 23 - Dessin de <i>Physalia</i> , réalisé par Lesueur, extrait de C.-A. Lesueur et N.-M. Petit (1807), <i>Voyages de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur</i> . Atlas, p.96, planche XXIX. | 114 |
| Figure 24 - Dessin de Diphyes figure de MM. Quoy et Gaimard, (1827), <i>Annales des sciences naturelles (...)</i> , atlas du tome 10, planche 1. | 120 |
| Figure 25 - Dessin de Siphonophore (<i>Physophora</i>). Extrait de E.Haeckel, (1878), <i>Ueber Arbeitstheilung in Natur- und Menschenleben</i> , p. 120. | 128 |
| Figure 26 - Dessin de Physale réalisé par La Martinière lors de l'expédition de La Pérouse (1785-1788). Millet - Mureau (1797), <i>Atlas de voyage de La Pérouse</i> , extrait de la planche XX. | 146 |
| Figure 27 - En-tête du papier officiel de l'expédition aux Terres Australes, (Muséum d'histoire naturelle du Havre, inventaire 13/039-1). | 151 |
| Figure 28 - Portrait de François Péron (1806) réalisé par Jean Henri Cless (peintre) et Konrad Westermayr (graveur). | 153 |
| Figure 29 - Portrait de C.-A. Lesueur par V. Gribayedoff, d'après la peinture à l'huile de Charles Willson Peale. Muséum d'histoire naturelle du Havre (référence 64/0622). | 155 |
| Figure 30 - En haut, première partie de l'expédition Baudin. En bas, deuxième partie de l'expédition. Extrait de J. Goy, (1995), <i>Les méduses de Péron et Lesueur, un autre regard sur l'expédition Baudin</i> , pp.383-384. | 157 |
| Figure 31 - « Vue de Nice prise quand nous faisons la pêche des mollusques et que nous allions retirer le thermomètre indiqué par la bouée », mars 1809. (Muséum d'histoire naturelle du Havre, n°inventaire 35/217). | 163 |
| Figure 32 - François Péron pêchant les méduses et les physalies, Nouvelle-Hollande, dessin de C.-A. Lesueur. (Muséum d'histoire naturelle du Havre, n° inventaire Ms 1737). | 163 |
| Figure 33 - Dessin de <i>Cuvieria carisochroma</i> , figure 2, planche XXIX. C.-A. Lesueur et N.-M. Petit, (1807), <i>Voyage de découverte en Terres australes exécuté par ordre de S.M.L'Empereur</i> . Atlas. | 165 |
| Figure 34 - Dessin sur vélin de <i>Medusa panopyra</i> . Figure 2, planche XXX. C.-A. Lesueur et N.-M. Petit, (1807), <i>Voyage de découverte en Terres australes exécuté par ordre de S.M.L'Empereur</i> . Atlas. | 166 |
| Figure 35 - Tableau des Méduses dans les carnets de F.Péron, (archives du Muséum d'histoire naturelle du Havre, inventaire 21/003-1). | 168 |
| Figure 36 - Vélin de <i>Cetosie bonnet</i> (<i>Océania bonnet</i> ou <i>Oceania pileata</i> ou <i>Leukartiara octona</i>) montrant en haut: trois vues latérales ; au centre : vue apicale ; en bas de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules (avec la présence des ocelles) référence 70/019, dessin 68/500. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle de Havre. | 176 |
| Figure 37 - Détail du vélin de <i>Cetosie bonnet</i> montrant de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules (avec la présence des ocelles), référence 70/019. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle de Havre. | 177 |
| Figure 38 - Technique de pêche avec le filet de ganguin. Extrait Duhamel du Monceau (1769), <i>Traité Général des Pesche, et Histoire des Poissons</i> , planche XLIV, figure 1. | 187 |
| Figure 39 - La première drague naturaliste de O.T.Müller. Thomson C.W., (1873), <i>The depths of the sea</i> , p. 239. | 189 |
| Figure 40 - Modalités de fermeture et formes des bocaux de conservation dans un fluide présentées par Daubenton pour éviter l'évaporation du liquide et disposer au mieux les échantillons. G.-L.L C de Buffon, L.J.-M. Daubenton, (1749), <i>Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi</i> , tome II, Paris, planche 5, pp. 193 et suivantes. | 193 |
| Figure 41 - Illustrations et commentaires de <i>Urtica quinta species Rondeletii</i> et <i>Urtica sexta Rondeletii</i> . Extrait de U. Aldrovandi (1606), <i>De reliquis animalibus exanguibus</i> , p.574. | 208 |
| Figure 42 - Illustration de <i>Pulmo marinus Matthiole</i> . En haut, extrait de U. Aldrovandi, (1606), <i>De reliquis animalibus exanguibus</i> , p.575. En bas, illustration de Matthioli (1574), <i>Commentarii in VI Libros Pedacii Discoridis Anazarbeoi de Medica materia</i> , p. 278. | 209 |
| Figure 43 - <i>Potta marina vulgo prona & supina</i> parte. Extrait de U. Aldrovandi (1606), <i>De reliquis animalibus exanguibus</i> , p.576. | 210 |
| Figure 44 - Illustrations et commentaire de deux méduses : <i>Urtica quinta</i> et <i>Urtica soluta</i> d'après C.Gesner (1604), <i>Historiae animalium</i> , livre IV, p. 1040. | 211 |
| Figure 45 - Dessin de <i>Urtica quinta</i> . Extrait de Rondelet (1554), <i>Libri de Piscibus Marinis</i> , p. 532. | 213 |
| Figure 46 - Dessin de <i>Urtica foluta</i> . Extrait de Rondelet (1554), <i>Libri de Piscibus Marinis</i> , p. 533. | 215 |
| Figure 47 - Dessin de <i>Urtica explicata</i> . Extrait de P.Belon (1553), <i>De Aquatibus</i> , p. 342. | 216 |
| Figure 48 - Albert Seba dans son cabinet de curiosité. Extrait de A.Seba (1735), <i>Locupletissimi</i> , p.1. | 219 |
| Figure 49 - Image de "Champignon de mer" figure I, II et II, par A.Seba. Extrait du catalogue du cabinet des curiosités. Planche I. (1758), tome 3. | 221 |
| Figure 50 - Dessins de C.Plumier, non publié, Collection du MNHN. Inventaire n°42. | 224 |
| Figure 51 - Dessin de Physale (?) de Charles Plumier. Non publié. Collection du MNHN. N° 41. | 225 |

| | |
|--|------------|
| Figure 52 - Image de méduses extraite de Borlase (1758), <i>The natural history of Cornwall</i> , planche XXV, p. 254..... | 228 |
| Figure 53 - Planche V : <i>Medusa capillata</i> (figure I) et deux espèces de méduses non identifiées (figures II et III). D'après Baster, (1765), <i>Opuscula subseciva</i> , dessin de J.Rhodijs..... | 231 |
| Figure 54 - Planche VII : dessin d'une espèce de méduse non identifiée (figure V). D'après Baster, (1765), <i>Opuscula subseciva</i> , dessin de J.Rhodijs. | 231 |
| Figure 55 - Planche XIV : figures III et IV : dessin d' <i>Aurelia aurita</i> . D'après Baster, (1765), <i>Opuscula subseciva</i> , dessin de J.Rhodijs. | 233 |
| Figure 56 - Image de méduse non décrite par le texte, extrait de P. Forsskål, (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXVIII. | 236 |
| Figure 57 - Détail de la figure précédente. Image de méduse non décrite par le texte, extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXVIII..... | 237 |
| Figure 58 - Image de <i>Medusa cephea</i> , extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXIX. | 237 |
| Figure 59 - Image de <i>Medusa octostyla</i> , extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXX..... | 239 |
| Figure 60 - Image de <i>Medusa andromeda</i> , extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXXI. | 240 |
| Figure 61 - Image de <i>Medusa aequora</i> extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXXII. | 241 |
| Figure 62 - Image de <i>Medusa cruciata</i> , extrait de P. Forsskål (1776), <i>Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi</i> , planche XXXIII. | 242 |
| Figure 63 - <i>Medusa hemisphaera</i> , planche VII. O.F.Müller, <i>Zoologica Danicae</i> , (1788). | 244 |
| Figure 64 - <i>Medusa aurita</i> , planche LXXVI. O.F.Müller, (1788), <i>Zoologica Danicae</i> | 245 |
| Figure 65 - Planche LXXVII dans deux ouvrages différents permettant de voir les variations de la coloration. O.F.Müller (1788), <i>Zoologica Danicae</i> | 247 |
| Figure 66 - Détail de la planche LXXVII. O.F.Müller, (1788), <i>Zoologica Danicae</i> | 248 |
| Figure 67 - Planche 92 de J-G. Bruguière, (1827), <i>Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature</i> . Sur les figures 3 et 4, on reconnaît les desssins de Forsskål..... | 249 |
| Figure 68 - Planche 91 de J-G. Bruguière, (1827), <i>Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature</i> . On reconnaît les desssins de Forsskål. | 250 |
| Figure 69 - Planche 93 de J-G. Bruguière, (1827), <i>Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature</i> . Sur les figures 8 et 11, on reconnaît les desssins de Müller et de Shaw sur les figures 2 et 6. | 251 |
| Figure 70 - Planche n°94 de J-G. Bruguière, (1827), <i>Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature</i> . Sur les figures 1 et 3, on reconnaît les desssins de Müller à partir d'échantillons altérés..... | 252 |
| Figure 71 - Planche 95 de J-G. Bruguière, (1827), <i>Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature</i> . On reconnaît les desssins de Forsskål. | 253 |
| Figure 72 - <i>Chrysaore Lesueur</i> , vue latérale, référence du vélin, 70/060, collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre. | 257 |
| Figure 73 - A gauche : observation des ombrages et de la transparence des tissus chez <i>Chrysaore pleurophore</i> , vélin 70/061, vue latérale, à droite <i>Aurelie campanule</i> ou <i>Aurelia aurita</i> , Vélin 70/053, vue latérale, collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre..... | 258 |
| Figure 74 - A gauche technique de quadrillage utilisée par Lesueur. Croquis préparatoire <i>Rhizostome</i> référence 68/ 691. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre. A droite, vélin de Lesueur, <i>Rhizostome aldrovande</i> , référence 70/057, méduse nageante..... | 259 |
| Figure 75 - <i>Cyanée Lamarck</i> vue de profit. Vélin référence 70/058. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. | 260 |
| Figure 76 - <i>Cassiopée Forskaël</i> ou <i>Cassiopea Forskalea</i> ou <i>Cassiopea andromeda</i> ,vélin 70/051. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Au centre vue orale, en haut : détails des bras oraux, en bas, portion du bord ombrellaire et à droite : partie proximale des quatre bras oraux..... | 261 |
| Figure 77 - <i>Cassiopée Forskaël</i> ou <i>Cassiopea Forskalea</i> ou <i>Cassiopea andromeda</i> , vélin 70/051. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Au centre vue orale, en haut : détails de la portion du bord ombrellaire. | 261 |
| Figure 78 - <i>Rhizostome aldrovande</i> , vélin 70/057. En haut, vue latérale montrant la disposition des orifices génitaux et la complexité des bras oraux, au centre: vue apicale, en bas vue latérale, collection Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre..... | 263 |
| Figure 79 - <i>Rhizostome Cuvier</i> , coupe longitudinale montrant des canaux oraux. Référence Vélin 70/056. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre. | 264 |

| | |
|---|------------|
| Figure 80 - <i>Cétosie bonnet</i> , détails du vélin montrant de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules . Référence 70/019. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre. | 264 |
| Figure 81 - A gauche, dessin de <i>Pelagia panopyra</i> Vélin de C.-A. Lesueur (référence n° 70/048, muséum d'histoire naturelle du Havre) et à droite gravure du même organisme représenté dans C.Lesueur, N.Petit, (1807), <i>Voyage de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S. M. L'Empereur. Atlas</i> , Planche XXXI. | 269 |
| Figure 82 - <i>Cuviérie euchrome</i> ou <i>Cuvieria carisochroma</i> ou <i>Berenix euchroma</i> . Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/021, vue apicale et vue latérale..... | 271 |
| Figure 83 - Détail du vélin d' <i>Océanie linéolée</i> ou <i>Ocenaiia lineolata</i> ou <i>Laeodicea undulata</i> . Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/037, vue latérale. | 272 |
| Figure 84 - <i>Océanie flavidule</i> ou <i>Océania flavidula</i> ou <i>Laodicea undulata</i> . Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre .Vélin 70/038, au centre : détail du manubrium et des lèvres, en haut,vue orale et en bas, vue latérale. | 272 |
| Figure 85 - <i>Aglauré hémistome</i> ou <i>Aglaura hemistoma</i> . Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/043. Au centre trois vues latérales, à droite : coupe longitudinale, à gauche : vue apicale. Dessin préparatoire du 24 mars 1809 (référence 68/545 (B))..... | 273 |
| Figure 86 - <i>Cassiopea borlase</i> (référence 69 029). Extrait de Baglione, (2014), <i>Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur</i> , page 128..... | 276 |
| Figure 87 - Dessin bibliographique réalisé par C.-A. Lesueur. Extrait de G.Baglione (2014), <i>Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur</i> , p. 106, copie de Schwartz..... | 277 |
| Figure 88 - Dessin bibliographique réalisé par C.-A. Lesueur. Extrait de G.Baglione (2014). <i>Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur</i> , p.131, copie de Pallas. | 278 |
| Figure 89 - <i>Eudore onduleuse</i> . Planche XXX. Blainville (1834), <i>Manuel d'actinologie, ou de zoophytologie</i> | 283 |
| Figure 90 - Les Acalèphes, F.-E. Guérin-Méneville, (1833), Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature, Vol. 1, planche 2 bis. | 286 |
| Figure 91 - Planche de Zoophytes. C. d'Orbigny, (1849), Dictionnaire universel d'histoire naturelle, planche 4, zoophytes..... | 287 |
| Figure 92 - Le rhizostome d'Aldrovandi, R. P. Lesson, (1843), <i>Histoire naturelle des zoophytes</i> , planche 8.. | 289 |
| Figure 93 - Développement d'une méduse, A. Fredol (1866), <i>Le monde de la mer</i> , planche XIII..... | 290 |
| Figure 94 – Dessin de <i>Pegantha pantheon</i> . E. Haeckel, (1881), <i>Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise</i> , Organismus der Medusen, Atlas. Planche XII, p.25. | 293 |
| Figure 95 - <i>Charybdea Murrayana</i> . E. Haeckel, (1881), <i>Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise</i> , Organismus der Medusen, Atlas. Planche XXVI, p.53. | 294 |
| Figure 96 - <i>Periphylla mirabilis</i> . E. Haeckel, (1881), <i>Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise</i> , Organismus der Medusen, Atlas. Planche XXI, p.43. | 295 |
| Figure 97 - <i>Thamnostylus dinema</i> , E. Haeckel, (1881), <i>Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise</i> , Organismus der Medusen, Atlas. Planche I, p.3..... | 297 |
| Figure 98 - <i>Terresrantha connectens</i> . E. Haeckel, (1881), <i>Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise</i> , Organismus der Medusen, Atlas. Planche XV, p.31..... | 298 |
| Figure 99 - Extrait de cahier de notes prises par Haeckel pendant les enseignements de Kolliker. 185. | 299 |
| Figure 100 - Oken (1843), <i>Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände</i> . Planche V..... | 303 |
| Figure 101 - Oken (1843), <i>Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände</i> . Planche III..... | 304 |
| Figure 102 - En haut <i>Desmonema</i> , E. Haeckel, (1879), <i>Das System der Medusen, Erster Theil Eiener Monographie der Medusen, atlas</i> , planche XXX, p.60. En bas <i>Desmonema</i> , E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 8. | 306 |
| Figure 103 - <i>Peromedusae</i> . E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 38..... | 307 |
| Figure 104 - <i>Anthomedusae</i> . E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 46..... | 308 |
| Figure 105 - <i>Discomedusae</i> . E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 98. | 309 |
| Figure 106 - <i>Discomedusae</i> . E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 28. | 310 |
| Figure 107 - E. Gallé (1889), Vase, Les fonds de la mer, modèle créé en 1889, réédité en 1892 puis de 1900 à 1903. Musée de l'école de Nancy. Cliché C. Philippot. | 311 |
| Figure 108 - En haut, planche de Haeckel d'une Discoméduse, E. Haeckel (1899), <i>Kunstsformen der Natur</i> , planche 88 et en bas, lustre de verre réalisé par Constant Roux (1865-1942), Musée Océanographique de Monaco. | 313 |
| Figure 109 - Leopold et Eudolf Blaschka à Dresden en 1895, (image issue des collections du Musée de Botanique de l'Université de Havard Cambridge). | 314 |
| Figure 110 - <i>Chrysaora hysoscella</i> réalisé par Blaschka. Muséum de Genève. Photo de P.Wagneur. | 314 |

| | |
|---|------------|
| Figure 111 - <i>Porpita porpita</i> . Modèle de verre réalisé par Blaschka. Muséum de Genève. Photo de P. Wagneur. | 315 |
| Figure 112 – <i>Chrysophora</i> , planche XXVII, extrait de P.H.Gosse, (1853), <i>A naturalist' rambles on the Devonshire coast</i> | 317 |
| Figure 113 - <i>Aequorea vitrina</i> . Extrait de P.H.Gosse, (1853), <i>A naturalist' rambles on the Devonshire coast</i> , p. 343. | 318 |
| Figure 114 - <i>Aequorea forbesiana</i> . Extrait de P.H.Gosse, (1853), <i>A naturalist' rambles on the Devonshire coast</i> , p. 347. | 319 |
| Figure 115 - <i>Thaumatia corynereis</i> . Extrait de P.H.Gosse, (1853), <i>A naturalist' rambles on the Devonshire coast</i> , p. 408. | 320 |
| Figure 116 - <i>Pelagia noctiluca</i> réalisée par les Blaschka. Muséum de l'Université de Utrecht. | 322 |
| Figure 117 - <i>Aurelia aurita</i> , modèle de verre réalisé par les Blaschka. National Museum Wales. | 323 |
| Figure 118 - <i>Rhizostoma cuvierii</i> , modèle de verre réalisé par les Blaschka. National Museum Wales. | 324 |

Introduction :

Les méduses ont bien souvent été seulement perçues comme des corps « transparents, friables et gélatineux¹ » dotées de propriétés urticantes. C'est pour cette raison que Réaumur les désigne en 1710, sous le terme de « gelée des mers » :

« Elles sont d'une substance très molle, qui a ordinairement la couleur & toujours la consistance d'une vraie gelée : si on en prend un morceau avec les doigts, la chaleur seule de la main suffit pour dissoudre cette substance, comme une gelée de bouillon qu'on mettrait sur le feu. Ces gelées sont de vrais animaux dont il y a plusieurs espèces très différentes les unes des autres par leur conformation. Les individus de la même espèce ont exactement la même figure : il y a de ces gelées qui sont d'une couleur verdâtre, semblable à celle de la mer ; d'autres ont tout au tour de leur circonférence une bande de deux ou trois lignes de largeur & de couleur de pourpre; enfin on en voit aussi qui sont verdâtres, & qui ont des tâches brunes éparses ²».

Mystérieuses par leur nature et fascinantes par la diversité de leurs couleurs et leur nage, elles n'ont pourtant pas été prioritaires dans les préoccupations des savants avant la fin du XVIII^e siècle.

Mais tout à coup, au début XIX^e siècle, les études les concernant se multiplient et les méduses se retrouvent au centre des études zoologiques entre 1830 et 1870. En effet, ces masses gélatineuses révèlent un cycle de développement complexe et peuvent s'associer en colonie. Elles vont alors interroger la notion d'individu et on cherchera à trouver une signification évolutive aux différentes étapes de leur développement. Dès lors, les zoologistes les plus éminents vont être amenés à les étudier et à se positionner quand à leur classification et leur nomination.

Dans la classification actuelle³, on appelle méduses « vraies » seulement les organismes de la classe des scyphozoa - ordre des rhizostomeae, ordre des remaeostomeae, ordre des

¹ Carl von LINNÉ, *Fauna Suecica*, Lugduni Batavorum, C. and G.J. Wischoff, 1746, p.368.

² René-Antoine Ferchault de REAUMUR, « Du mouvement progressif, Et de quelques autres mouvements de diverses espèces de Coquillages, Orties & Etoiles de mer », *Histoire de l'Académie royale des Sciences*, 1710, vol. 21, pp. 809-877.

³ D'après le Word Register of Marine Species consulté le 17 août 2018.

coronatae -. La plupart des méduses de cette classe passent par deux stades : polype et méduse, avec une prédominance du stade méduse. Les stades méduses sont des animaux plutôt solitaires, se déplaçant librement dans l'eau, au grès des courants ; ils mènent une vie pélagique - la plus souvent planctonique -. Ils sont généralement composés d'une ombrelle, de filaments qui tombent des bords de celle-ci que l'on appelle les tentacules, et d'un axe vertical à l'extrémité duquel se trouve la cavité buccale parfois bordée d'appendices - les bras buccaux ou bras oraux -. Les polypes eux vivent souvent en colonie, fixés à un support et ils mènent une vie benthique. Ils ont une forme typique cylindrique, avec une bouche dirigée vers le haut. Comme on le voit donc, le terme de méduse présente une ambiguïté : il distingue à la fois un animal et un stade de développement dans un cycle de vie ; cycle de vie qui peut se référer à de nombreux cnidaires tels que les siphonophores, les cuboméduses, etc. Donc jusqu'à la découverte de leur cycle de vie, au milieu du XIX^e siècle, le terme de méduse désigne seulement la forme libre de différents cnidaires - appartenant à la classe des scyphozoa actuelle mais également à d'autres ordres tel que celui des siphonophorae ou siphonophore -. Nous utiliserons dans notre texte le terme de « méduse au sens large » pour désigner cet ensemble hétérogène de cnidaires.

Le terme de *Medusa*⁴ a été attribué par Linné en 1746, qui le premier donne ce nom en référence à la Gorgone de la mythologie grecque qui possédait des cheveux de serpents - par analogie certainement à leurs nombreux tentacules ou bras flottants - et le pouvoir de pétrifier ceux qui la regardaient. Mais les méduses sont évoquées bien avant cette désignation. Par exemple, Aristote les nomme « orties de mer » à cause de leur propriété urticante et dès l'Antiquité se pose la question de leur nature animale ou végétale. Considérées dans un premier temps comme des intermédiaires entre les végétaux et les animaux, les savants les ont classées dans un groupe, sans véritable caractère positif, les zoophytes et ceci jusqu'à la fin du XVIII^e siècle. Puis au cours du XIX^e siècle, l'histologie permet de révéler leur complexité et de préciser leur anatomie et on met en évidence les différentes fonctions qui les animent. Enfin, l'embryologie et la zoologie expérimentale permettent de connaître leur développement et leur cycle de vie. Les critères de classification s'enrichissent alors de ces nouvelles données.

⁴ Carl von LINNÉ, *Fauna Suecica*, Lugduni Batavorum, C. and G.J. Wischoff, 1746, pp.368-369.

L'objectif de notre travail n'a pas été de produire une histoire de classification, dans le sens d'une chronique d'une identification changeante et de l'arrangement d'espèces. Mary P. Winsor⁵ a réalisé ce travail dans son ouvrage *Starfish Jellyfish and the order of life* en se centrant sur la période de 1800 à 1850. Elle a ainsi pu montrer comment la taxonomie de ces groupes s'est constituée à travers le travail et les interactions des savants du XIX^e siècle. De notre côté, il s'agissait de retrouver les problématiques et les concepts qui ont accompagnés les étapes de la classification de ces méduses, de les relier entre eux et de les expliquer au regard de l'évolution des différentes méthodes et objets d'investigation.

Mais pourquoi s'intéresser aux méduses, organismes actuellement bien identifiés et classés selon des caractères phylogénétiques précis ? Pourquoi retracer les étapes de leur classification et ne pas se satisfaire des résultats actuels, fruit de toute cette histoire ? Plus largement, que peuvent apporter des études historiques en terme de supplément d'intelligibilité⁶ sur des concepts ? De nombreux auteurs ont déjà répondu brillamment à cette dernière question. Georges Canguilhem⁷ a par exemple, souligné le lien étroit entre philosophie d'un concept et histoire conceptuelle : si la première donne du sens à la seconde, elle ne peut se passer des matériaux que celle-ci lui fournit. Partant du postulat que les théories, les faits et les concepts qui constituent la connaissance d'une époque donnée sont le résultat de développements historiques, une épistémologie historique peut permettre de donner une meilleure compréhension des constructions scientifiques actuelles et futures. Ainsi, lorsque nous avons souhaité exposer les conditions dans lesquelles vont émerger les différentes classifications des méduses, il s'agissait de mettre dans une perspective historique les concepts constitutifs ou architectoniques de notre discours sur la connaissance, tels que les concepts d'échelle des êtres, de type ou d'individualité.

Après avoir établi l'intérêt de cette étude, reste à définir quel type d'histoire écrire. De part notre formation de biologiste, et nos inclinaisons personnelles, c'est vers une histoire intellectuelle que notre choix s'est porté dans un premier temps. Dans notre étude, il s'agit également de se préoccuper des multiples liens qui rattachent la science à d'autres aspects de la civilisation. En premier lieu, on traitera de la technique qui a largement influencé la

⁵ Mary P. WINSOR, *Starfish, jellyfish, and the order of life*, s.l., 1976, 202 p.

⁶ Claude DEBRU, *L'esprit des protéines. Histoire et philosophie biochimiques*, Paris, Hermann, 1987, p.ix.

⁷ Georges CANGUILHEM, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, Paris, Vrin, 1968, 395 p.

science en lui suggérant des problèmes et en lui fournissant des instruments. Nous regarderons ce lien entre l'histoire de la classification des méduses et l'évolution de la technique avec les moyens d'étude de ces organismes. Enfin, nous aborderons le domaine de l'illustration scientifique en nous intéressant aux images de méduses et à leur rôle dans la constitution de la connaissance scientifique. L'idéal aurait été de faire une histoire globale ou totale prenant en compte d'autres approches comme l'histoire institutionnelle - avec par exemple le rôle des institutions dans le développement des stations biologiques - . Mais l'envergure et la difficulté de la tâche, nous ont amené à faire des choix plus raisonnables tout en étant conscients des limites de notre travail.

Il s'agissait ensuite de faire un choix entre une histoire des sciences qui met en évidence des continuités ou au contraire les points de rupture - au sens de la notion kuhnienne⁸ des révolutions scientifiques -. Ces deux démarches ont été tour à tour privilégiées en histoire des sciences. Au fil de notre travail, il nous est apparu que l'étude de la classification des méduses correspondait plus à la vision de Pierre Duhem qui déclare que la Science, en sa marche progressive, ne connaît pas de brusques changements mais qu'elle croit par degrés, qu'elle avance pas à pas et qu'elle est la résultante d'une foule d'imperceptibles efforts et le concours d'une infinité d'obscures tendances⁹. Les conceptions apparues autour de la classification des méduses permettaient de privilégier, par la constance de son objet d'étude et par la période étudiée, la continuité et la complexité d'une pensée biologique. Mais comme ces deux démarches ne s'excluent pas mutuellement, il nous est arrivé également de mettre en évidence des points de rupture comme par exemple le débat entre Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de composition.

Nous avons également fait le choix d'une longue période d'étude envisagée : de l'Antiquité jusqu'au début du XX^e siècle. Si cette démarche ne correspond pas aux tendances actuelles de l'historiographie, qui recommande volontiers des périodes plus réduites, il nous ait apparu nécessaire de commencer par Aristote, de qui procèdent principalement les notions que l'histoire naturelle a mise en œuvre à partir de la Renaissance - par exemple la notion de série animale - et de clore notre travail au moment où le terme de méduse prend une

⁸ Thomas KUHN, *La structure des révolutions scientifiques*, Paris, Flammarion, 1983, 284 p.

⁹ Jean-François BRAUSTEIN, *L'histoire des sciences. Méthodes, styles et controverses*, Paris, Vrin, 2008, p.107.

signification ontogénique et correspond à sa définition actuelle. Cette large amplitude de l'échelle de temps correspond à notre objectif de montrer la continuité des concepts liés à l'histoire de la classification des méduses. Elle permettra par ailleurs de montrer les principaux courants de la pensée morphologique qui expliquent en grande partie le développement des différents concepts évoqués. En effet, face au problème de la classification, la morphologie ou l'étude de la forme a bien souvent été la principale réponse aux questions suivantes : Y a-t-il un ou plusieurs plans d'organisation de base auxquels tous les animaux se sont conformés et étaient-ils distincts les uns des autres ou se sont-ils fusionnés ? De quelle manière l'organisation est-elle le reflet de l'essence de la vie d'un animal ? Quelle est la relation entre la forme d'un organisme adulte et les premiers stades de développement ? Quelle est la relation entre l'animal et son mode de vie ? Edward Stuart Russel¹⁰, dans son ouvrage : *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, distingue trois courants principaux de la morphologie¹¹ qu'il qualifie de « fonctionnel ou synthétique », « formel ou transcendant » et de « matérialiste ou désintégratif ». Le premier est associé aux noms de Cuvier et von Baer et conduit au vitalisme de Lamarck. La seconde attitude est inspirée par Wolfgang von Goethe et Etienne Geoffroy de Saint Hilaire qui a grandement influencé le développement de la morphologie évolutive. Enfin l'attitude matérialiste qui a vu son triomphe au XIX^e siècle, remonterait aux atomistes grecs et serait apparenté au côté formaliste de la morphologie. Le principal champ de bataille des deux premières tendances opposées est le problème de la relation de la fonction à la forme : la fonction est-elle le résultat mécanique de la forme ou la forme est-elle simplement la manifestation de la fonction ou de l'activité ? Tout au long de la longue période d'étude envisagée, nous constaterons la prégnance du problème de la forme et de la fonction dans l'histoire de la classification des méduses. Une période de quelques décennies n'aurait pas permis de mettre en évidence la continuité des questions liées à la morphologie.

Enfin nous avons dû faire un dernier choix sur les objets d'étude de notre travail. Notre exposé est fondé essentiellement sur l'examen de textes publiés, dont nous avons fait

¹⁰ Edward Stuart RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, London, EP. Dutton, 1917, p. v.

¹¹ Cette distinction en trois courants a été critiquée à diverses reprises par les historiens de la biologie par exemple par Toby Appel et Lynn Nyhart. Toby A. APPEL, *The Cuvier-Geoffroy Debate. french Biology in the Decades before Darwin.*, New York Oxford, Oxford University Press, 1987, pp. 5, 235, 237. Lynn K NYHART, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*, Chicago, University of Chicago Press, 1995, 414 p.

l'inventaire - annexe 1- au départ de notre travail. Un certain nombre de courants de l'historiographie actuelle préfèrent travailler à partir de sources dites « brutes » : des correspondances, des carnets de bord, etc. Il nous est apparu que, contenu du sujet abordé, il serait plus intéressant de voir le résultat final du travail du savant, obtenu après des mois ou des années de recherches. En effet, c'est l'aboutissement de son étude qui a pu diffuser à une certaine époque. Nous avons également souhaité partir de l'analyse d'illustrations scientifiques des méduses qui figuraient dans les ouvrages scientifiques publiés et donc qui ont pu diffuser dans la communauté scientifique. En effet, l'étude des méduses a souffert de la difficulté de préservation des échantillons et c'est donc bien souvent l'image qui a permis de rendre compte d'une réalité observée. Seules quelques illustrations de méduses correspondent à des œuvres non publiées et donc non diffusées, à l'époque de leur réalisation - par exemple les vélins de méduses réalisés par Lesueur entre 1804 et 1810 et publiés en 1995 par Jacqueline Goy -. La liste des illustrations auxquelles nous avons eu recours dans notre travail se trouve en annexe 2.

A partir de ces sources publiées, notre objectif a été d'apercevoir quelle a été, dans la réalisation de la classification des méduses, la part respective des conceptions théoriques et celle des facteurs techniques. Comment concepts et moyens d'étude se sont combinés ou se sont limités tour à tour ?

Pour répondre cette problématique, nous avons choisi un plan en trois parties. Nous examinerons dans un premier temps les étapes de l'histoire de la classification des méduses. Le travail de la classification scientifique va être de tirer de l'observation des motifs suffisants pour séparer les méduses des autres organismes selon des propriétés intrinsèques. Mais dans le même temps, classer tend à constituer, « au-dessus de toutes les liaisons diverses qui résultent de la pluralité de leurs caractères, un tableau unique et complet de leurs « rapports » réels- tableau dans lequel chacun des organismes doit se voir assigner une position et une seule¹² ». Il s'agit alors d'établir des « affinités ». Nous verrons que face à la difficulté de définir les méduses avec des critères positifs, elles sont restées jusqu'à la fin du XVIII^e siècle, des organismes intermédiaires entre les végétaux et les animaux et ont alors constitué des arguments dans l'établissement d'une série unique pour les savants. La précision de leur structure et de leur physiologie a permis ensuite de préciser leur

¹² Henri DAUDIN, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790))*, Paris, Editions des archives contemporaines, 1983, p.5.

classification et les regrouper dans le groupe des Radiaires au début du XIX^e siècle. Enfin, moment culminant dans l'étude des méduses, le milieu du XIX^e siècle permit de montrer la complexité de leur mode et de leur cycle de vie - avec la définition de l'alternance des générations -. Les méduses sont alors centre du concept d'individu et de colonie. Le terme de méduse apparaît alors pour définir un stade de développement et grâce aux études embryologiques, la classification des méduses devient ontogénétique.

Nous verrons dans une seconde partie, que cette classification des méduses a été fortement contrainte par la récolte et l'étude des échantillons. Si les expéditions scientifiques, et plus particulièrement celle de Nicolas Baudin entre 1800 et 1804 ont permis de multiplier les échantillons de méduses et de montrer leur diversité, reste encore la difficulté de conserver les échantillons pêchés pour rendre compte des observations. Différents procédés ont été mis en place pour les conserver morts ou vivants avec plus ou moins de succès. Nous mettrons ensuite en évidence le rôle joué par l'émergence d'une nouvelle discipline, la biologie marine, dans l'étude des méduses.

Enfin, dans notre dernière partie, nous nous intéresserons aux images comme objet de travail. Toutes les sciences sont confrontées au problème de la sélection d'objets de travail. Dans le cas de l'étude des méduses, les objets naturels, c'est à dire les échantillons frais et conservés dans des liquides, ont difficilement pu être utilisés à cause de leur fragilité et des problèmes de conservation. Bien souvent seules les images - et les textes - ont donc constitué des objets de travail qui ont pu circuler et permettre aux savants de faire des comparaisons et des généralisations. Nous analyserons le mode de production de ces images, leurs relations au texte et leurs apports pour la connaissance des méduses.

Première partie

Histoire de la classification des méduses.

« Pour boucher et remplir tous les vides, la nature a fondé l'ordre des Zoophytes, intermédiaires entre les Plantes et les Animaux ¹³».

Si la recherche d'une classification « méthodique » des organismes vivants a constitué jusqu'au XIX^e siècle l'objectif principal des naturalistes, aussi bien en botanique qu'en zoologie, elle n'a pas eu comme seul enjeu de trouver des caractères précis et comparables pour arriver à une connaissance exacte des genres et des espèces. En effet, dès l'Antiquité, les naturalistes ont proposé d'établir des « rapports » ou des « affinités », afin de montrer et de reproduire le plus fidèlement possible l'ordre que la Nature a voulu instaurer entre les genres. Il s'agissait alors de représenter le monde vivant comme un ensemble de formes échelonnées, présentant une dégradation régulière et insensible entre le maximum et le minimum de perfectionnement. Dans ce projet d'établir une « série¹⁴ animale » et une « série végétale », se pose, dès le XVII^e siècle, la question des transitions d'une part entre les êtres inanimés et les plantes et d'autre part entre les plantes et les animaux. Il s'agit, en d'autres termes, du rattachement des formes intermédiaires à l'une ou l'autre des séries. Au cœur de ces débats sur les séries, apparaît un groupe intermédiaire, nommé au XVI^e siècle « zoophytes », dans lesquels seront placées pendant très longtemps les méduses. En effet, d'une part en raison de

¹³ Petrus Simon PALLAS, *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum... descriptiones etc.*, La Haye, Varrentrapp, 1766, p.5.

¹⁴ Nous définirons la série comme une gradation continue des espèces, liées les unes aux autres comme les maillons d'un chaîne, de sorte que la transition d'une espèce à une autre, d'un règne à un autre, s'effectue toujours en passant par des maillons intermédiaires possibles. Cette notion rejoint la notion de chaîne des êtres qui est en particulier développée par Arthur O. LOVEJOY, *The Great Chain of Being: A Study of the History of an Idea*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 1964, 382 p. Lovejoy définit la Chaîne des Êtres comme une logique immuable ou rigoureuse, résultant du principe de continuité, reliant de manière ordonnée des espèces les plus faibles, qui échappent à peine à la non existence, à travers chaque niveau possible jusqu'à la perfection, ou dans la version un peu plus orthodoxe, à la créature la plus élevée possible. Chacun niveau diffère de celui immédiatement supérieur et immédiatement en dessous, par le plus faible degré de différence (Arthur O. LOVEJOY, *The Great Chain of Being*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 2001, p.59). Il existe une très importante bibliographie sur ce sujet, on peut citer par exemple : William F. BYNUM, « The Great Chain of Being after forty years: An appraisal », *History of science*, 1975, vol. 13, n° 1, pp. 1-28 ou ROGER Jacques, *L'Histoire naturelle au XVIII^e siècle: de l'Echelle des Êtres à l'évolution*, Paris, Société Zoologique de France, 1990, vol. 115, n°3, pp. 245-254.

leurs caractères externes, et d'autre part en raison de leur difficulté d'étude, les méduses posent, jusqu'au XVIII^e siècle, la question de leur nature, animale ou végétale.

L'étude des zoophytes permet de saisir un large éventail des problèmes qui perdurent jusqu'à la fin du XVIII^e siècle, en particulier premièrement comment définir l'animal et le végétal et deuxièmement, est-ce qu'il existe un continuum entre ces deux ensembles ? Derrière ces questions, se dessinent deux réponses antagonistes. D'une part, la séparation des deux ensembles et le souhait d'une classification méthodique reposant sur la détermination de caractères afin de distribuer les organismes en fractions de plus en plus petites. D'autre part, l'idée d'une série « naturelle » reliant les êtres entre eux par une suite continue persiste.

Pour comprendre cet antagonisme, nous nous proposons, dans un premier temps, de nous pencher sur l'histoire de l'établissement des séries animales afin de montrer comment les zoophytes ont constitué un argument essentiel dans l'acceptation du concept de série animale. Dans un second temps, nous tenterons de cerner la place particulière occupée par les méduses, même si celles-ci sont très peu étudiées jusqu'au début du XIX^e siècle comme le montre la liste des études des méduses réalisées par les différents auteurs depuis Aristote jusqu'au milieu du XIX^e siècle qui se trouve dans l'annexe 1.

1. Les méduses, un argument dans l'établissement des séries animales.

1.1. L'idée d'espèce intermédiaire chez Aristote.

La conception selon laquelle certains êtres vivants constitueraient des intermédiaires entre les animaux et les végétaux, découle directement de la vision développée par Aristote (384-322 av. J.C.) percevant une continuité dans l'échelle des êtres. Pour établir celle-ci, le philosophe hiérarchise les organismes en les comparant. Aristote en fait état dans trois de ses principales oeuvres : *Histoire des animaux*¹⁵, *Les Parties des animaux*¹⁶ et *De la génération des animaux*¹⁷. Il s'intéresse plus particulièrement à la morphologie et à la position des parties chez différentes espèces. Mais il compare également le développement des diverses fonctions au sein des organismes (ce que l'on nommera plus tard analogie). Chez Aristote, les fonctions

¹⁵ ARISTOTE, *Histoire des animaux*. Texte établi et traduit par Pierre Louis, Paris, Les Belles Lettres, 2002, 369 p.

¹⁶ ARISTOTE, *Les Parties des animaux*. Texte établi et traduit par Pierre Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1957, 360 p.

¹⁷ ARISTOTE, *De la génération des animaux*. Texte établi et traduit par Pierre Louis, Paris, Les Belles Lettres, 1961, 440 p.

prévalent sur les structures, car la gradation des formes organiques est la conséquence, et non la cause, de la gradation observable des activités¹⁸. Hiérarchiser les formes de vie nécessite donc d'étudier l'aspect fonctionnel des êtres vivants. C'est ainsi qu'Aristote décompose l'âme en une pluralité de principes fonctionnels - « nutritif » et « génératif », « sensitif », « intellectif », etc. - qui commandent les actions des êtres vivants. En étudiant ces « principes », et donc les fonctions qui en dépendent chez différents animaux et en les comparant, Aristote constitue une hiérarchie¹⁹. Les « principes » n'étant pas présents chez tous les êtres vivants et le plus haut d'entre eux, « l'intellectif », étant propre à l'Homme, il est donc possible de classer les organismes dans un ordre croissant de perfection, à mesure que ceux-ci intègrent un nombre plus ou moins grand des « principes » fonctionnels concernés. A la base de cette hiérarchie des fonctions se situe la sensibilité : « Aussi les êtres qui ne sont pas doués de mouvement et qui ne changent pas de place, s'ils ont cependant la sensibilité, n'en sont pas moins appelés des animaux ; et nous ne disons pas simplement qu'ils vivent ²⁰ ».

A propos de la fonction de sensibilité, Aristote précise ensuite que le toucher est le seul sens indispensable pour définir la vie animale²¹. Assez rudimentaire chez Aristote, cette « hiérarchie » des principes fonctionnels ne correspond pas encore à une hiérarchie des modes d'organisation distinguant les animaux les uns des autres. Pour autant, le philosophe énonce une loi essentielle régissant ces séries, l'existence de formes intermédiaires :

« Ainsi la nature passe petit à petit des êtres inanimés aux êtres doués de vie, si bien que cette continuité empêche d'apercevoir la frontière qui les sépare, et qu'on ne sait auquel appartient la forme intermédiaire. En effet, après le genre des êtres inanimés se trouve d'abord celui des végétaux (...) D'autre part, le passage des végétaux aux animaux est continu, comme nous l'avons dit plus haut (dans les livres qui précèdent). En effet, pour certains êtres qui vivent dans la mer, on pourrait se demander s'ils appartiennent au règne animal ou au règne végétal²² ».

¹⁸ Edward Stuart RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, London, E.P. Dutton, 1917, p.15.

¹⁹ Henri DAUDIN, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790))*, Paris, Editions des archives contemporaines, 1983 (première édition en 1926), p.82.

²⁰ ARISTOTE, *Traité de l'âme, traduit et annoté par G.Rodier*, Paris, E. Leroux, 1900, vol.2, 413 a 4-5.

²¹ *Ibid.*, pp. 415 a 3-6 ; 434 a1 ; 435 b 4-7.

²² ARISTOTE, *Histoire des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis, op. cit.*, pp. 2-3.

Aristote donne ensuite deux raisons de rapprocher les végétaux de certains animaux « qui vivent dans la mer » : une vie fixée et un faible degré, voire une absence totale de sensibilité dans les deux cas. Ces deux distinctions s'appliquent à la plupart des Testacés²³, lesquels regroupent pour Aristote²⁴ :

- les ascidies²⁵ (= Thétyes) fixées au sol et dépourvues d'une véritable coquille,
- les knides (du grec ancien κνίδη, *knídai* (« orties de mer ») « = *qui piquent* ») incluant les actinies²⁶ comme l'anémone de mer et ce que l'on appellera plus tard les méduses²⁷,
- les étoiles de mer²⁸ auxquelles il associe les holothuries,
- les éponges²⁹.

Aristote place donc dans ce groupe d'êtres intermédiaires, les méduses, pour lesquelles il utilise le terme de Knide et d'acalèphes³⁰ du latin acalephe (« ortie »), et qu'il décrit ainsi : « différent peu des éponges si ce n'est le fait qu'elles ne sont pas attachées. Ces êtres n'ont aucune sensibilité et vivent comme des plantes détachées du sol ³¹». On voit donc ici que,

²³ Aristote distingue parmi les animaux : l'homme, les quadrupèdes vivipares, les quadrupèdes ovipares, les oiseaux, les poissons, les Cétacés, les Céphalopodes, les Malacostracés, les Insectes et les Testacés.

²⁴ Louis BOURGEY, *Observation et expérience chez Aristote*, Paris, Vrin, 1955, 139 p.

²⁵ Les ascidies sont actuellement une classe du sous-embanchement des tuniciers (Tunicata ou Urochordata).

²⁶ Les anémones de mer ou actinaires sont des animaux marins vivant fixés sur un support et formant l'ordre des cnidaires anthozoaires.

²⁷ Dans *l'Histoire des animaux* au livre IV, chap.6, Aristote écrit : « *Les orties de mer font un autre genre particulier. Ils s'attachent aux rochers comme quelques-uns des testacés, mais quelquefois aussi elle s'en détachent, etc.* ». Tout ce passage se rapporte aux anémones de mer ou actinies. Il n'en n'est pas de même lorsqu'Aristote parle d'une autre sorte « *d'ortie de mer qu'on ne sait à quel genre rapporter, ortie de mer qui se détache de son rocher pour manger ce qu'elle rencontre (oursin ou pétoncle) et qui ressemble à une plante* ». La confusion réapparaît au livre I, chap.1, avec le nom d'acalèphe, désignant « *des animaux aquatiques, tantôt fixes et tantôt errants, dans le genre de ceux qu'on appelle orties de mer, et parmi lesquels il en est qui se détachent la nuit pour aller chercher leur nourriture* ». En réalité, Aristote semble confondre sous le terme d'acalèphes ou knide des animaux de plusieurs natures. Il s'agit plus probablement de physales et de certaines méduses que d'actinies. La mention de leurs propriétés urticantes (comparée à celles de l'ortie végétale) est décrite au chapitre XXXVII du livre IX et corrobore cette interprétation.

²⁸ Les étoiles de mer forment actuellement une classe d'échinodermes.

²⁹ Les éponges constituent actuellement le taxon des Porifères.

³⁰ Aristote confond sous le nom d'acalèphes des êtres vivants dans la mer, et les plus caractéristiques pour lui sont les actinies (ou orties de mer) et les méduses.

³¹ ARISTOTE, *Les parties des animaux*, Paris, Les Belles Lettres, 2002, pp. 120-121.

sans que les méduses présentent pour autant le caractère de la vie fixée, Aristote les rapproche des plantes. Il place donc les méduses au bas de la série, au terme de la décroissance animale, comme des êtres intermédiaires entre les plantes et les animaux. Aristote donne peu de description précise des *Knidai* (= méduses) si ce n'est qu'il les différencie par leur propriété urticante et la réduction extrême des différentes fonctions et structures. Une telle simplicité anatomique et physiologique l'incite à les rapprocher des plantes. Mais il ne s'agit que d'un rapprochement, car Aristote ne remet pas en question la nature animale des méduses.

En résumé, les méduses sont pour Aristote des animaux intermédiaires entre les animaux plus complexes et les végétaux, sans que leur ressemblance avec les plantes n'intervienne dans un projet de classification qui est étranger au philosophe. Cependant le rapprochement avec les végétaux marque la « limite de la décroissance fonctionnelle de la vie animale elle-même ³² ». Le concept d'intermédiaire fourni par les méduses est étendu par Aristote à d'autres membres du « règne animal ». Ainsi les singes sont-ils intermédiaires entre l'homme et les quadrupèdes³³, les chauve-souris intermédiaires entre les animaux qui volent et les animaux qui marchent ³⁴, l'autruche intermédiaire entre les oiseaux et les quadrupèdes ³⁵ ... L'intermédiarité conduit Aristote à établir, comme l'indique Henri Daudin, non pas une :

« série progressive qui ordonne tous les animaux en tant qu'êtres concrets, il y a, assurément, nombre de séries fonctionnelles nettement marquées, dans lesquelles des genres de vivants sont rapprochés sous un aspect déterminé de leur conformation ou de leurs habitudes et rangés les uns à la suite des autres sous ce rapport ³⁶ ».

Ainsi, dès l'origine, apparaît le principe de l'existence de rapports entre les organismes, lequel permet de relier les animaux selon des affinités graduelles et donc de les ordonner

³² Henri DAUDIN, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome 1*, Paris, F. Alcan, 1926, p. 409 (notes).

³³ ARISTOTE, *Histoire des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis, op. cit.* Livre II, 8-9, 502 a 16-b26.

³⁴ ARISTOTE, *Les Parties des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis, op. cit.* Livre IV partie IV, 13, 697b 1-4, 7-13.

³⁵ *Ibid.* 697b 14-27.

³⁶ H. DAUDIN, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790)), op. cit.*, p.91.

selon des séries progressives. Bien qu'encore décrites avec peu de précision, les méduses, par la simplicité de leur organisation, prennent le statut de témoins observables de ces transitions. Nous ne retrouvons que peu de citations des orties de mer chez d'autres auteurs de l'Antiquité³⁷ si ce n'est chez Pline l'Ancien (23-79). Il définit les orties comme des « substances qui ne sont ni des animaux ni des plantes, mais en quelque sorte d'une troisième nature combinée des deux autres ³⁸». Il ne les pense pas non plus dépourvues de sentiments.

1.2. La définition de « zoophyte ».

La reprise et l'analyse ultérieure des écrits d'Aristote, au cours de la Renaissance, vont permettre d'introduire la notion d'organisme intermédiaire dans la biologie moderne. Dans un premier temps, une phase de compilation permet de dresser un inventaire complet de tous les types d'organismes précédemment décrits. Puis, cet inventaire érudit s'enrichit à partir du XVI^e siècle grâce à l'observation. Deux grandes questions vont se poser aux naturalistes de la Renaissance : celle de l'existence d'une hiérarchie entre les êtres et celle du passage d'un être à l'autre via des transitions insensibles et quasi continues³⁹.

Aristote n'emploie pas le terme de zoophyte pour désigner des êtres intermédiaires entre les végétaux et les animaux. C'est le médecin naturaliste anglais, Edward Wotton (1492-1553) qui reprenant le système aristotélicien⁴⁰, baptise en 1552, du nom de « zoophytes »⁴¹ des animaux-plantes. Plus précisément, Wotton regroupe sous ce terme des formes réduites de la vie animale⁴². Les zoophytes incluent les Testacés décrits par Aristote.

³⁷ Elien par exemple passe directement dans ses descriptions des animaux, des polypes aux araignées : ELIEN, *Histoires diverses, traduites du Grec, avec le texte en regard et des notes par M.Dacier*, Paris, A.Delalain, 1827, 511 p.

³⁸ Stéphane SCHMITT, *Pline l'Ancien. Histoire Naturelle*, Paris, Gallimard, « La Pléiade », 2013, livre IX Chapitre XLVIII.

³⁹ ARISTOTE, *Histoire des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis, op. cit.*, p.93.

⁴⁰ Le but du livre de Wotton, *De differentiis animalium* est de produire un recueil systématique basé sur la méthode de division d'Aristote.

⁴¹ Edward WOTTON, *De differentiis animalium libri decem*, Paris, Vasconsanum, 1552, pp. 217-219.

⁴² C'est semble-t-il Sextus Empiricus, philosophe sceptique et médecin de l'école de médecine antique dit « empirique », actif vers 190, qui emploie pour la première fois le terme de « zoophyte » mais il apparaît que ce n'est pas pour désigner les êtres intermédiaires cités par Aristote.

Par la suite, les naturalistes⁴³ utilisent avec plus ou moins d'exactitude le terme de zoophyte. Il en va ainsi de Rondelet (1507-1566), qui emploie en 1555, le mot de « zoophytis »⁴⁴ dans le même sens et pour désigner les mêmes organismes que Wotton. La dénomination de zoophyte est très largement répandue au XVIII^e siècle.

La nomenclature des méduses évolue entre l'Antiquité et la Renaissance. Rondelet⁴⁵, et après lui Ulysses Aldrovandi⁴⁶ (1522-1605), vont garder l'appellation donnée par Aristote en référence à la propriété urticante des méduses et ils vont les distinguer sous le nom d'*Urtica* ou orties de mer libres pour les différencier des Actinies dénommées orties de mer fixes. Notons ici qu'une référence à la botanique s'insinue alors dans la désignation et la description d'organismes « intermédiaires » entre les plantes et les animaux. Après la référence à la propriété urticante, Pline l'Ancien et, beaucoup plus tard, Conrad Gesner⁴⁷ (1516-1565) et Pierre Belon⁴⁸ (1517-1564) utilisent le terme de *Pulma marina*⁴⁹ (poumon marin) faisant ainsi référence aux mouvements de contraction et de dilatation de l'ombrelle des méduses.

1.3. La place des zoophytes dans l'échelle des êtres.

De la fin du XVI^e jusqu'à la fin du XVIII^e siècle, le projet de ranger les êtres vivants selon une hiérarchie prend une place très importante dans le travail des naturalistes. Les zoophytes réapparaissent alors au cœur du débat. En effet, leur étude pose de nouveau la question de la

⁴³ On rencontre ces organismes intermédiaires, c'est-à-dire les zoophytes chez GESNER (Conrad GESNER, *Historia animalium*, s.l., 1558, Tome IV, p. 1066.), CESALPIN (Andrea CESALPIN, *Libri XVI de plantis*, Florence, 1583, p.1583) et JOHNSTON (Jan JONSTON, *Historiae naturalis de quadrupedibus libri: cum aeneis figuris*, Amsterdam, J.Jacob, 1657, p.56.). Ces auteurs admettent tous un enchaînement des êtres naturels et notamment l'existence des « zoophytes ».

⁴⁴ Guillaume RONDELET, *Gulielmi Rondeletii, ... Universae aquatilium historiae pars altera: cum veris ipsorum imaginibus*, Lyon, 1555, 262 p.

⁴⁵ *Ibid.*, p.121.

⁴⁶ Ulysses ALDROVANDI, *De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem ejus editi, nempe de mollibus, crustaceis, testaceis et zoophytis*, Bologne, Baptista Bellagamba, 1606, p. 577.

⁴⁷ Conrad GESNER, *Historiae animalium liber IV: Qui est De Piscium & Aquatilium animantium natura: cum iconibus singulorum ad viuum expressis ferè omnibus*, Francofurti, Cambier, 1604, p.760.

⁴⁸ Pierre BELON, *De Aquatilibus, libri duo: cum conibus ad viuum effigiem, quoad eius fieri potuit, expressis*, Paris, Carolus Stephanus, 1553, p.438.

⁴⁹ S. SCHMITT, *Pline l'Ancien. Histoire Naturelle, op. cit.*, pp.1522-1525.

définition de l'animalité qui était fondée sur l'existence d'une certaine sensibilité et d'une mobilité. Cependant, ces deux propriétés ne semblent plus pouvoir départager les végétaux des animaux. Deux grandes tendances se dessinent alors : gommer toute limite entre les règnes pour montrer la continuité de la hiérarchie des êtres, ou bien donner des définitions spécifiques et exclusives des végétaux et des animaux, séparant ainsi le monde en deux séries distinctes.

La première option accompagne l'idée d'« échelle des êtres », laquelle est le plus souvent associée au nom du Genevois Charles Bonnet⁵⁰ (1720-1793). Son travail se base à la fois sur des observations et des lectures, en particulier celles des ouvrages⁵¹ de Gottfried Wilhelm Leibniz (1646-1716) exposant un principe de continuité et une croyance en l'existence de termes « moyens » dans la nature. Dans son ouvrage *Contemplation de la Nature*⁵² Bonnet cite d'ailleurs longuement Leibniz en reprenant sa *Note à Varignon* publiée en 1702⁵³ :

« Tous les Etres, disait-il, ne forment qu'une seule chaîne, dans laquelle les différentes classes, comme autant d'anneaux, tiennent si étroitement les unes aux autres, qu'il est impossible aux sens et à l'imaginaire de fixer précisément le point où quelqu'une commence ou finit : toutes les Espèces qui bordent ou qui occupent, pour ainsi dire, les régions d'inflexion et de rebroussement, devant être équivoques ; et douées de caractères qui peuvent se rapporter aux espèces voisines également. Ainsi, l'existence des Zoophytes ou de Plante- Animaux n'a rien de monstrueux ; mais il est même convenable à l'ordre de la Nature qu'il y en ait. Et telle est la force du principe de continuité chez moi, que non seulement je ne serais point étonné d'apprendre, qu'on est trouvé des Etres, qui par rapport à plusieurs propriétés, par exemple, celle de se nourrir ou de se multiplier, puissent passer pour des végétaux à aussi bon droit que pour des Animaux... j'en serai si peu étonné, dis-je, que même je suis convaincu qu'il doit y avoir de tels, que l'Histoire naturelle parviendra peut-être à connaître un jour,

⁵⁰ Pour les détails de sa vie, se référer à : Jacques MARX, *Charles Bonnet contre les Lumières, 1738-1850*, Banbury (Oxfordshire), Voltaire Foundation, 1976, 782 p.

⁵¹ Raymond SAVIOZ, *Mémoires autobiographiques de Charles Bonnet de Genève: thèse complémentaire pour le doctorat ès lettres*, J. Vrin, s.l., 1948.

⁵² Charles BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII*, Neuchatel, S.Fauche, 1781, 556 p.

⁵³ Artur BUCHENAU et Ernst CASSIREER, « G. W. Leibniz, « Lettre à Varignon sur le principe de continuité » (2 février 1702) », dans *Hauptschriften Zur Grundlegung der Philosophie. Übersetzt von A. Buchenau. Durchgesehen Und Mit Einleitungen Und Erläuterungen*, Leipzig, E.Cassirer, 1906, p. 558.

quand elle aura étudié davantage cette infinité d'êtres vivants, que leur petitesse dérobe aux observations communes et qui se trouvent cachés dans les entrailles de la terre et dans l'abîme des eaux...⁵⁴ ».

Bonnet affirme donc en se basant sur la loi de continuité⁵⁵ de Leibniz, l'existence de formes intermédiaires. Il s'agit plus particulièrement ici d'une transition entre les végétaux et les animaux, laquelle soulève la difficulté d'attribuer des propriétés spécifiques à chaque groupe. La « loi de continuité » est elle-même déduite du « principe général de raison » de Leibniz⁵⁶. Ce principe, dans son acceptation générale, affirme que l'existence de tout être est fondée « en raison » dans la sagesse de Dieu et donc résulte du choix du meilleur des mondes possibles. En conséquence, rien dans le monde n'est dû au hasard ou à l'arbitraire, mais résulte du calcul divin du meilleur. La création du monde par Dieu est donc perfection, d'où le « Principe de continuité », affirmant que la nature ne va pas « par saut » et n'admet aucune rupture dans l'ordre qu'elle suit. Ceci sous-entend l'existence de tous les maillons intermédiaires possibles⁵⁷. Leibniz applique dans un premier temps le principe de continuité en mathématiques puis en physique et dans les sciences de la nature. Il conçoit alors le développement de l'organisme individuel selon une séquence continue d'états. Appliqué à l'échelle interspécifique, le principe de continuité permet de prédire que toutes les espèces vivantes et tous les règnes de la nature s'échelonnent selon une série continue qui admet toutes les transitions possibles, même si celles-ci sont encore cachées et donc non perceptibles.

Bonnet adhère à cette loi de continuité et participe à la propagation des idées de Leibniz dans les pays de langue française⁵⁸.

⁵⁴ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII, op. cit.*, p. 177.

⁵⁵ Olivier RIEPPEL, « The reception of Leibniz's philosophy in the writings of Charles Bonnet (1720–1793) », *Journal of the History of Biology*, 1988, vol. 21, n° 1, pp. 119-145.

⁵⁶ Gottfried Wilhelm LEIBNIZ, « Ueber das Kontinuitätsprinzip » dans *Hauptschriften zur Grundlegung der Philosophie. E. Cassirer*, Hamburg, Felix Meiner, 1966, pp. 209-212.

⁵⁷ Pour les fondements métaphysiques de la chaîne des êtres chez Leibniz voir : François DUCHESNAU, « Leibniz et la grande chaîne des êtres » dans *Nature, Histoire, Société. Essais en hommage à Jacques Roger*, Montréal, Université de Montréal, Faculté des arts et des sciences, 1995, pp. 47-59.

⁵⁸ DUPREY Laure, « L'idée de chaîne des êtres, de Leibniz à Charles Bonnet », *Dix-huitième siècle*, 2011, vol. 1, n°43, pp. 617-637.

De plus, Bonnet utilise les deux termes de « chaîne des êtres » et « d'échelle de êtres » en traitant semble-t-il les deux notions de manière équivalente.

« Nous n'entrevoions encore de cette chaîne immense qu'un très petit nombre de chaînons. Nous ne les apercevons que mal liés, interrompus et dans un ordre qui diffère, sans doute, beaucoup de l'ordre naturel. La place où nous sommes, la faiblesse de notre vue, l'imperfection de nos instruments opposent à notre curiosité avide des obstacles qu'elle ne saurait franchir (...). Mais si nos connaissances sur l'échelle des êtres sont extrêmement bornées, elles suffisent au moins pour nous faire concevoir les plus grandes idées de cette magnifique gradation et de la prodigieuse variété qui règne dans l'univers⁵⁹ ».

Les deux images évoquées ont des portées très différentes : la chaîne est un modèle horizontal dont l'imbrication des maillons symbolise l'existence nécessaire d'intermédiaires pour permettre la cohérence. En revanche l'image verticale de l'échelle matérialise la notion de hiérarchie progressive des êtres selon un degré de perfectionnement croissant. Bonnet sous-entend bien ces deux aspects dans son « échelle des êtres ».

Bonnet élabore donc sa propre théorie de la chaîne des êtres mais en y ajoutant une nouvelle dimension qui est celle de l'observation et de l'expérimentation. C'est ainsi qu'il reprend les travaux de son concitoyen Abraham Trembley (1710-1784) sur la physiologie du « polype à bras »⁶⁰ (l'hydre d'eau douce actuelle *Hydra* sp.). Déjà étudié par Antoni van Leeuwenhoek (1632- 1723), l'animal concerné a été de nouveau décrit par Trembley en 1740. Il en résulte une des plus troublantes découvertes du monde naturaliste du XVIII^e siècle. En effet, Trembley observe au bord d'un bassin un petit organisme aquatique de quelques centimètres, d'apparence végétale mais animé de mouvements spontanés. Pour décider de sa nature - animale ou végétale-, il décide de faire une série d'expériences sur le corps de l'organisme⁶¹. En le coupant, il découvre des phénomènes très étonnants : lorsque l'on sectionne l'organisme en morceaux ou qu'on le retourne comme un gant, il continue à vivre et il est même capable de régénérer ses parties manquantes. Comme les végétaux, il est capable de se

⁵⁹ Charles BONNET, « Principes philosophiques » dans *Essai de psychologie et écrits divers*, Neuchâtel, S. Fauche, 1783, vol.8, p. 225.

⁶⁰ Abraham TREMBLEY, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes*, Leide, 1744, 406 p.

⁶¹ *Ibid.*

reproduire par bourgeonnement et si l'on divise de manière longitudinale un individu, chaque lanière devient un organisme nouveau. L'organisme est également doué de mouvement spontané et semble se nourrir par prédation, attrapant de minuscules « anguilles » qui flottent autour de lui et les ingurgitant grâce à une bouche située au centre de ses nombreux tentacules. De telles propriétés remettent en cause les frontières entre les règnes animaux et végétaux et les lois présumées de la génération⁶². Trembley fait part de ses travaux à Bonnet. Ce dernier les reprend et réalise une étude microscopique et expérimentale de l'hydre pour en déterminer la conformation, les fonctions vitales, les mouvements, la reproduction et les capacités de régénération. Il découvre alors la capacité de « ces animaux qui se multiplient par bouture et par rejetons ; ces animaux qu'on greffe et qu'on retourne⁶³ ». Dès lors, l'hydre devient pour Bonnet la preuve incontestable de la préformation des germes⁶⁴ et son étude permet de « nous montrer qu'il y a une gradation entre toutes les parties de cet univers : vérité sublime, et bien digne de devenir l'objet de nos médiations⁶⁵ ». Il s'agit également d'une redéfinition de l'animalité. En effet, l'hydre est immobile par son pied et se reproduit par bourgeonnement ; ce qui tend à l'exclure des animaux pour le rapprocher des végétaux. René-Antoine Ferchault de Réaumur (1683- 1757) prend connaissance des travaux de Trembley et les poursuit⁶⁶. En mars 1741, il fait même une découverte essentielle qu'il expose dans les *Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des insectes*⁶⁷.

« Nous avons observé M. Bernard de Jussieu & moi que les polypes d'eau douce à pennache, qui passent constamment & nécessairement leur vie dans un même lieu, ont

⁶² Sur les retombées de cette découverte du polype, voir l'article de : Nathalie VUILLEMAIN, « Hydres de Lerne et arbres animés: fantasmagories savantes autour du polype », *Dix-huitième siècle*, 2010, vol. 42, n° 1, pp. 321-338.

⁶³ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII, op. cit.*, p.48.

⁶⁴ Pour le développement des idées de C.Bonnet sur la préformation se rapporter à : Raymond SAVIOZ, *La philosophie de Charles Bonnet de Genève*, Paris, Vrin, 1948, 393 p.

⁶⁵ Charles BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Tome I. Traité d'insectologie.*, Neuchâtel, 1779, pp. xlv- xlv.

⁶⁶ Aram VARTANIAN, « Trembley's polyp, La Mettrie, and eighteenth-century French materialism », *Journal of the History of Ideas*, 1950, pp. 259-286.

⁶⁷ René-Antoine Ferchault de REAUMUR, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, Paris, Imprimerie royale, Sept tomes de 1734 à 1742 (tome VII postume).

une façon de se multiplier qui leur est commune avec un grand nombre d'autres animaux, ils pondent des œufs bruns, & un peu aplatis⁶⁸ ».

Cette oviparité rend donc difficile le rattachement des polypes aux végétaux. Dès lors Trembley et Réaumur, cherchent, chacun de leur côté, des arguments en faveur de leur appartenance à un règne ou à l'autre. Réaumur essaye en particulier d'établir un lien entre les polypes et les coraux⁶⁹. Ces deux organismes semblent échapper à la définition de l'animalité établie à l'époque sur la base des travaux de Herman Boerhaave (1668-1738)⁷⁰. Pour ce savant hollandais, les végétaux doivent être différenciés des animaux sur le critère de la nutrition effectuée grâce à des « racines extérieures », pour les végétaux et à des « racines intérieures » - c'est à dire des vaisseaux- pour les animaux. En corollaire à la définition de Boerhaave, est reconnue une capacité de prédation de l'animal. Les polypes placent donc Réaumur devant des animaux que tout rapproche du règne végétal en particulier leur immobilité et la présence d'une « tige solide qui soutient des cellules ». En juin 1743, il réalise des expériences sur des polypiers à panaches, lesquels sont constitués de petits tubes liés les uns aux autres par des nœuds de manière à former de belles structures arborescentes. Le 30 juin, Réaumur parvient à la conclusion suivante :

« Les polypes naissent de toutes les manières dont les plantes naissent. C'est une question à examiner si un polypier n'est point une espèce d'arbre, c'est à-dire si dans un polypier les polypes ne sont pas ce que sont dans un chêne, dans un pommier, toutes les branches ou tous leurs rameaux, ou pour prendre un terme de comparaison qui s'éloigne moins, un polypier est semblable à ces plantes rampantes dont la tige n'est pas sensiblement plus grande à son origine qu'à son extrémité. C'est, dis-je, une question si tous les polypes d'une plante ; si un polypier, n'est pas un arbre d'animaux, et pourquoi ne le serait-il pas⁷¹ ».

⁶⁸ *Ibid.*, t.VI, p. lxxvi.

⁶⁹ En 1726, Peyssonnel avait communiqué à Réaumur son travail sur le corail dans lequel il indiquait que les fleurs de cette production marine étaient en fait une multitude de minuscules animaux qui fabriquaient elles-mêmes des arborescences que l'on prenait pour des plantes pierreuses.

⁷⁰ Trembley utilise cette définition de Boerhaave dans son ouvrage sur les polypes : A. TREMBLEY, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes*, *op. cit.*

⁷¹ Les manuscrits témoignant des travaux de Réaumur sont conservés à l'Académie des Sciences de Paris : carton III, fonds Réaumur, « Insectes, dont polypes et polypiers, invertébrés, fossiles ». La citation provient de la partie « Germination des polypes », dans « Pousse des polypes », ch.9-10, f.6-7. L'inventaire de ce fond a été fait par Jean TORLAIS, « Inventaire de la correspondance et des papiers de Réaumur conservés aux Archives de l'Académie des Sciences de Paris », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1959, pp. 315-326.

L'analogie avec l'arbre révèle la similitude entre certaines productions animales et le règne végétal. Pourquoi les polypiers, qui sont immobiles, ne seraient-ils pas des arbres ? Réciproquement les arbres ne pourraient-ils pas être des animaux immobiles ? On voit donc apparaître dans l'esprit de Réaumur un effacement progressif de la frontière entre les règnes du vivant.

De son côté, Bonnet parvient aux mêmes conclusions. Il représente en 1745 la continuité entre les deux règnes dans une échelle des êtres qu'il expose en tête de son *Traité d'insectologie*⁷², et reprendra plus tard dans sa *Contemplation de la nature*⁷³. Une telle conception, le conduit à l'idée d'une gradation ascendante selon un ordre de perfection croissante, plaçant ainsi tout en bas les « pierres », au-dessus d'elles, les « plantes », puis plus haut les « insectes », les « coquillages », les « serpents », les « poissons », les « oiseaux », les « quadrupèdes », l'homme et les « séraphins ». La gradation est schématisée par le naturaliste sous la forme d'une échelle (figure 1).

⁷² C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Tome I. Traité d'insectologie, op. cit.*

⁷³ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII, op. cit.*

**IDE'E D'UNE ECHELLE
DES ETRES NATURELS.**

| | | |
|---------------------|------------------------|-----------------------|
| L'HOMME. | COQUILLAGES. | PIERRES. |
| Orang-Outang. | Vers à tuyau. | Pierres figurées. |
| Singe. | Terges. | Cryallisations. |
| QUADRUPÈDES. | INSECTES. | SELS. |
| Ecureuil volant. | Gallinées. | Vitrés. |
| Chauve-souris. | Tent, ou Solitaire. | METAUX. |
| Ameuche. | Polypes. | DEMI-METAUX. |
| OISEAUX. | Ombres de Mer. | SOUFRES. |
| Oiseaux aquatiques. | Sensure. | Bismar. |
| Oiseaux amphibies. | PLANTES. | TERRES. |
| Poisons volans. | Lichens. | Terre pure. |
| POISSONS. | Mouffures. | EAU. |
| Poisons rampans. | Champignons, Agarics. | AIR. |
| Anguilles. | Truffes. | FEU. |
| Serpens d'eau. | Coraux & Coralloides. | Mauvres plus fabules. |
| SERPENS. | Lithophytes. | |
| Limaces. | Amianche. | |
| Limaçons. | Talc, Gyps, Sélinites. | |
| COQUILLAGES. | Ardoises. | |

Figure 1 - Représentation de la chaîne des êtres selon Bonnet (1781), *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie*, vol.1.

Bonnet distingue dans sa gradation ascendante l'existence de « productions moyennes » :

« Il n'est point de sauts dans la Nature ; tout y est gradué, nuancé. Si entre deux Etres quelconques, il existait un vide, quelle serait la raison du passage de l'un à l'autre ? Il n'est donc point d'Etre au dessus ou au dessous duquel il n'y en ait qui s'en rapprochent par quelques caractères, et qui s'en éloignent par d'autres.

Entre ces caractères qui distinguent les Etres, nous en découvrons de plus ou de moins généraux. De là, nos Distributions en Classes, en Genres, en Espèces.

Ces Distributions ne sauraient trancher. Il est toujours entre deux Classes ou entre deux Genres voisins, des Productions moyennes, qui semblent n'appartenir pas plus à l'un qu'à l'autre, et les lier.

Le Polype enchaîne le Végétal à l'Animal. L'Ecureuil-volant unit l'Oiseau au Quadrupède. Le Singe touche au Quadrupède et à l'Homme⁷⁴ ».

⁷⁴ Charles BONNET, *Oeuvres d'histoire naturelle et de philosophie de Charles Bonnet: Contemplation de la nature. Tome IV*, Neuchâtel, S. Fauche, 1781, p.35.

Ce passage révèle une contestation par l'échelle des êtres de l'objectivité des classifications et pose le problème de la définition d'espèce. D'ailleurs, Bonnet ne fait figurer ni genre ni espèce dans sa représentation graphique (figure 1). L'échelle de Bonnet ne constitue donc pas une représentation de la hiérarchie des genres et des espèces mais une hiérarchie entre quelques exemples étudiés.

De plus, dans le texte cité, le polype semble être le seul intermédiaire entre le végétal et l'animal. Or dans la représentation que trace Bonnet de l'échelle des êtres, la sensitive, et l'ortie de mer – errantes c'est à dire les méduses et fixes c'est à dire les anémones de mer – précèdent les polypes.

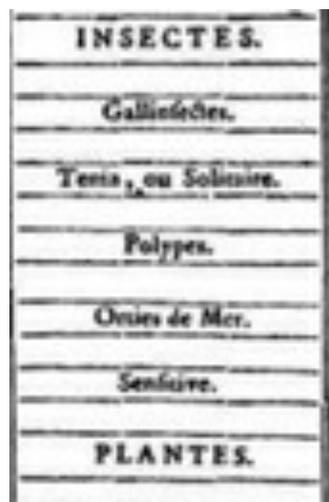


Figure 2 - Détail de l'échelle des êtres de Bonnet (1781), *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie*, vol.1.

Cette succession traduit probablement la volonté de Bonnet de rejeter les différentes distributions en genres et espèces prônées par Carl von Linné (1707-1778) ; doctrine généralement admise au XVIII^e siècle. En effet, la sensitive ne constitue un exemple ni de genre ni d'espèce. L'extrémité supérieure de l'échelle végétale présente les caractéristiques des animaux (la sensitive) et le degré inférieur de l'échelle animale se trouvant représenté par des organismes semblables à des plantes (l'ortie de mer), la limite entre les deux règnes s'estompe jusqu'à disparaître.

« La timide sensitive fuit la main qui l'approche ; elle se replie promptement sur elle-même ; et ce mouvement si ressemblant à ce qui se passe alors chez les Animaux, paroît faire de cette Plante un des liens qui unissent le Règne végétal au Règne animal.

Un peu au-dessus de la Sensitive, j'aperçois dans une espèce de calice, au fond de l'eau, un petit Corps tout semblable à une fleur⁷⁵ ».

Ce corps dont parle Bonnet correspond au polype, l'« animal-planté », appartenant avec l'ortie de mer aux zoophytes. Le naturaliste fait donc émerger un groupe intermédiaire qui lie le règne végétal au règne animal, tout en rejetant le terme de zoophyte :

« Je demande grâce pour cette expression barbare, qui n'est pas même philosophique... Des Animaux qui multiplient comme (les plantes) de bouture et par rejettons, des Animaux qu'on greffe, paroissent être de vrais Zoophytes ou des Animaux-plantes. Je sais bien que ce sont au fond de purs Animaux ; mais qui ont plus d'affinité avec les Plantes que n'en ont les Animaux plus généralement connus⁷⁶ ».

Bonnet estompe les catégories et ne cite que les exemples d'organismes qu'il a pu étudier : les sensibles, les orties de mer, les polypes, les Taenia et les Gallinsectes⁷⁷; témoignages disparates pour établir une « gradation » réelle. L'échelle des êtres ainsi présentée permet donc d'organiser ses connaissances empiriques et demande à être complétées par des études nouvelles.

L'exemple des orties de mer errantes (c'est à dire des méduses, par opposition aux « orties de mer fixes » qui sont les actinies) illustre bien cette position :

« Quittons ces rochers peuplés d'Orties, et portons nos pas vers cette petite anse où la Mer est fort tranquille. Penchez vous, et regardez la surface de l'eau. Qu'apercevez-vous ? Une espèce de Gelée verdâtre qui surnage. Sa forme insolite imite celle d'un champignon en parasol. Elle a près de deux pieds de diamètre. Prenez-en un morceau entre vos doigts ; maniez-le quelques moments : vous le voyez se résoudre en eau. La chaleur de votre main a suffi pour le fondre. Vous vient-il dans l'Esprit que cette Gelée est un véritable Animal, et même une espèce d'Ortie ? Elle a été nommée Ortie

⁷⁵ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII, op. cit.*, chapitre XII p.45 et chapitre XIII pp.68-69.

⁷⁶ BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Tome VII*, Neuchâtel, S. Fauche, 1782, Ch.IX, p. 316.

⁷⁷ Ce nom de Gallinsecte a été donné pour la première fois par Réaumur (R.-A.F. de REAUMUR, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, op. cit.*, Mémoire I Tome III) et étudié avec plus de précision par Bonnet (Charles BONNET, *Considérations sur les corps organisés, où l'on traite de leur origine, de leur développement, de leur reproduction, &c....*, Amsterdam, Marc Michel Rey, 1768, vol.1, p.297.). Il désigne des animaux qui se confondent avec les galles par la forme, et par leur immobilité. Actuellement, il s'agit d'une famille d'insectes hémiptères dont la femelle, lors de la ponte, prend l'aspect d'une galle.

errante, parce qu'elle ne se fixe point et qu'elle flotte de côté et d'autre. Sa surface convexe ne présente qu'une infinité de petits grains et mamelons. Mais sa surface inférieure, qui est concave, est très organisée. On y voit un grand nombre de canaux, disposés régulièrement et façonnés avec beaucoup d'art, les uns circulaires, les autres distribués comme les rayons d'une roue, et qui font pleins d'une liqueur aqueuse qui passe des uns aux autres⁷⁸ ».

Ainsi Bonnet se défend de classer les orties de mer errantes dans un règne ou un autre. Il les compare à des champignons par leur forme et s'interroge même sur leur ressemblance avec les orties fixes. Il va ensuite décrire leur mouvement :

« Cet étrange Animal erre dans la Mer. Il est spécifiquement plus pesant que l'eau. Il ne peut s'y soutenir qu'à l'aide d'un mouvement volontaire, qui mérite d'être observé et qu'on peut bien voir que dans les endroits où l'eau est calme. Elle l'est dans cette petite anse sur le bord de laquelle nous sommes assis. Fixez vos regards sur la surface de la Gelée qui s'offre à nous. Remarquez qu'elle se donne des mouvements que vous êtes tenté de comparer à des mouvements de systole et de diastole. Ils n'en sont pas néanmoins : ils n'ont pour fin que de faire surnager l'Ortie. Vous voyez que dans l'espèce de systole, la surface de l'Animal devient très convexe, et que la diastole, elle s'aplatit et s'élargit subitement. Telle est la manière de nager de notre Ortie gélatineuse⁷⁹ ».

Bonnet rejette la comparaison avec les mouvements de diastole et de systole, qui pourrait rattacher l'ortie au règne animal.

Dernière étape de son raisonnement, il examine la fonction reproductrice de l'organisme étudié :

« Séchée au Soleil, elle se réduit presque à rien. On s'imagine voir un petit morceau de parchemin ou de colle fort transparent. Il n'y a pas lieu de douter que cette espèce d'Ortie, se multiplie, comme les autres, de bouture ; mais je ne sache pas que l'expérience en ait été faite. Une Gelée doit avoir bien plus de facilité à se régénérer, que des Corps organisés de même genre, d'un tissu plus serré et plus ferme⁸⁰ ».

⁷⁸ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII, op. cit.* p.249.

⁷⁹ Charles BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome III,* Neuchâtel, S.Fauche, 1779, chapitre XII, p.249.

⁸⁰ *Ibid.*, chapitre XII, p.249.

La reproduction des orties de mer errantes semble donc se faire par bouturage, comme pour les plantes. Mais cet avis est émis sans vérification. Bonnet pense simplement que, comme l'ortie se présente sous forme d'une gelée, elle devrait pouvoir se régénérer encore plus facilement que des organismes plus complexes, tels que les animaux situés au-dessus dans l'échelle des êtres.

Quoiqu'il en soit, les orties de mer rendent la définition d'animalité problématique puisqu'elles partagent des propriétés réputées propres à l'animal et des propriétés propres au végétal.

Dans la dixième partie de sa *Contemplation de la nature*, intitulée *Parallèle des plantes et des animaux*, Bonnet réalise une comparaison entre les plantes et les animaux et là encore, il se propose d'estomper les caractères distinctifs de l'animalité pour gommer ainsi la coupure entre les deux règnes.

« On croit pouvoir distinguer les animaux des végétaux par leur faculté locomotrice, leur sensibilité, et la nutrition mais certaines plantes se déplacent, d'autres manifestent une certaine sensibilité ; certains animaux inférieurs, au contraire, sont fixés ou ne comportent pas d'appareils digestif et circulatoires semblables au animaux supérieurs⁸¹ ».

Bonnet émet alors l'hypothèse selon laquelle la propriété distinctive de l'animal serait l'irritabilité que l'on n'a point encore observée dans le règne végétal⁸². Mais il se défend de se prononcer définitivement sur le sujet « Une saine Logique veut que nous suspendions encore notre jugement, et que nous attendions la décision de l'expérience⁸³ ». Comme on le verra ultérieurement, Jean-Baptiste de Lamarck (1744- 1829) franchira le pas. Il définira le caractère d'irritabilité comme propre à l'animal et conclura alors à l'existence d'un hiatus entre les deux règnes.

Bonnet conclut ainsi :

« Retranchez de la notion du chat et de celle du rosier toutes propriétés qui constituent dans l'un et dans l'autre espèce, le genre, la classe, pour ne retenir que les propriétés

⁸¹ *Ibid.*, chapitres X, XXIX, XXX, XXXII.

⁸² *Ibid.*, chapitre XXXIII, p. 173.

⁸³ *Ibid.*, chapitre XXXIII, p. 174.

les plus générales, qui caractérisent l'animal ou la plante, et il ne vous restera aucune marque vraiment distinctive entre le chat et le rosier ⁸⁴».

Pour Bonnet, l'étude des organismes intermédiaires, tels que les orties de mer, constitue donc une expérience sensible qui permet la vérification simple de la gradation des formes vivantes. Cependant, l'échelle des êtres que le naturaliste représente se limite à quelques organismes bien particuliers, qu'il regroupe autour de quelques classes très vastes : les êtres « bruts ou inorganisés » ; les êtres « organisés et inanimés » (les végétaux) ; les êtres « organisés et animés » (les animaux) ; les êtres « organisés, animés et raisonnables » (l'homme). Ceci lui permet de maintenir une série mais non d'élaborer une classification. En effet, comme Leibniz, Bonnet réalise des études de cas particulier mais sans se livrer à un travail d'inventaire et de classement. Bonnet ne doute pas de l'existence de cette échelle mais il ne va en retenir qu'un seul aspect qui est « la continuité, au nom de laquelle il est à l'affût des passages et critique les classes, les genres et les espèces, c'est-à-dire les catégories qui posent dans la Nature des coupures qu'il juge artificielles ⁸⁵». Pour lui, comme pour Leibniz, la véritable échelle est composée d'autans d'échelons qu'il y a d'individus.

Telle est la tendance générale de cette deuxième moitié du XVIII^e siècle en zoologie. La définition des grands groupes d'animaux n'a pas encore connu les remaniements qui auront lieu à la fin du siècle, ceci à la différence de ce que l'on observe chez les végétaux.

Si le XVIII^e siècle est celui de « l'échelle des êtres », il s'agit également de la période de son démantèlement. Cette rupture avec le modèle de l'échelle des êtres, a été progressive. En effet, Jean Le Rond D'Alembert (1717-1783) avec déjà émis des doutes quant à sa continuité : « tous les êtres se tiennent par une chaîne dont nous apercevons quelques parties continues, quoique dans un plus grand nombre d'endroits la continuité nous échappe⁸⁶ ». Bonnet lui-même avait remis en cause sa forme linéaire⁸⁷.

Le démantèlement de l'échelle des êtres va s'opérer de deux manières : par démultiplication et par rupture. La démultiplication semble débiter avec l'Italien Vitalien Donati (1717-1762).

⁸⁴ BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII*, Neuchâtel, 1781, 556 p., Chapitre XXXIV, p. 510.

⁸⁵ Bernard BALAN, *L'ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIX^e siècle*, Paris, Vrin, 1979, p.50.

⁸⁶ Jean Le Rond D'ALEMBERT et Denis DIDEROT, « Cosmologie » dans *Encyclopédie ou Dictionnaire raisonné des Sciences, des Arts et des Métiers, par une Société de Gens de Lettres*, Paris, Briasson, 1754, vol.IV, pp. 294-297.

⁸⁷ C. BONNET, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome III, op. cit.*

Ce dernier réalise en 1750, une étude de la faune et de la flore marines. Se refusant à établir une classification des organismes vivants, reposant sur quelques caractères exclusifs, il remarque que leurs principaux organes peuvent permettre chacun d'établir des arrangements réguliers⁸⁸. Ces arrangements induisent ainsi des rapprochements spécifiques et définissent non plus une série unique mais un réseau de rapports réguliers. L'image de la série linéaire est alors remplacée par celle du réseau :

« L'observation de la nature, bien loin de me découvrir une chaîne ou progression, m'en découvre plusieurs, chacune desquelles est uniforme, perpétuelle, & constante⁸⁹ ».

« Dans tous ces ordres, dans toutes ces classes, la nature forme la série, & passe insensiblement d'un anneau de la chaîne à l'autre. De plus les anneaux d'une chaîne sont tellement entrelacés aux anneaux d'une autre chaîne, qu'on devrait comparer les progressions de la nature plutôt à un filet à réseau qu'à une chaîne. C'est un tissu de plusieurs fils, qui se communiquent, se rapportent, & s'unissent les uns aux autres⁹⁰ ». Mais « les variations sont renfermées entre des bornes déterminées & fixes, & qu'une plante ne peut point prendre la figure d'une autre en sorte que la première se confonde avec la seconde. Chacune conserve assez de ce qui lui appartient, pour qu'on puisse toujours la reconnaître & la distinguer de toute autre⁹¹ ».

Ainsi Donati, en maintenant la fixité des espèces, montre que chacune d'entre elles peut être déterminée par des caractères indépendants. Il définit alors plusieurs rapprochements possibles, donc plusieurs séries. L'échelle se morcelle en segments qui sont de plus en plus courts ou elle n'est pensée qu'en fonction de l'évolution d'un seul caractère. Elle va donc échouer pour représenter la totalité du système de la nature⁹².

⁸⁹ Vitaliano DONATI, *Essai sur l'histoire naturelle de la Mer Adriatique*, La Haye, Pierre de Hondt, 1758, p.18.

⁹⁰ *Ibid.*, p.20.

⁹¹ *Ibid.*, p.19.

⁹² Giulio BARSANTI, « Buffon et l'image de la nature: de l'échelle des êtres à la carte géographique et à l'arbre généalogique », *Buffon*, 1992, vol. 88, pp. 255-296.

Peter Simon Pallas (1741-1811) est également l'un des acteurs de cette démultiplication. En effet, pour lui les organismes vivants constituent des séries divergentes⁹³ se succédant des formes simples à des formes plus complexes : en conséquence on assiste à une complexification progressive de l'organisation. Pour Pallas la réalité naturelle est conçue comme un continuum. Il introduit ainsi l'image de l'arbre (figure 3), tout en rejetant le modèle de l'échelle et de la carte proposée par Linné -voir paragraphe suivant-, en affirmant : « les corps organiques ne suivent pas les corps bruts et ils n'ont avec ceux-ci aucune affinité, simplement ils s'appuient dessus, comme l'arbre sur le sol ⁹⁴». Le tableau des espèces apparaît alors comme un arbre ramifié avec deux troncs, dont l'un regroupe les animaux et le second les végétaux. Pallas maintient les Zoophytes dans un état d'êtres mixtes, dont la nature relève à la fois de la vie végétative et de la vie animale (« Animales et plantae simplicissimi ») et qui se situent à la base du tronc de l'arbre.

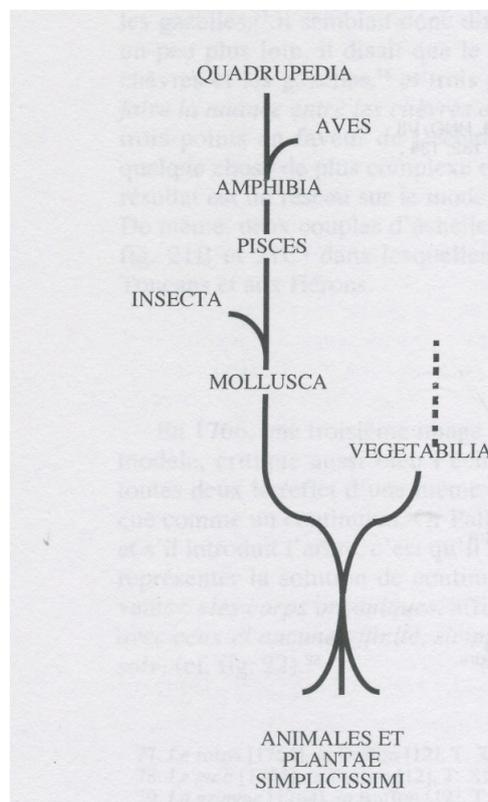


Figure 3 - L'Arbor corporum organicum de Pallas (1776). Extrait de G.Balsanti (1992). *Buffon et l'image de la nature : de l'échelle des êtres à la carte géographique et à l'arbre généalogique*. Buffon 88, p.286.

⁹³ P.S. PALLAS, *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones etc, op. cit.*, pp. 18-20, 21-23, 25 et suivantes.

⁹⁴ *Ibid.*, pp. 23-24.

Il en résulte alors un début de dissociation de l'idée de série linéaire, auquel va s'associer - c.f. infra-, une remise en cause des transitions.

Parallèlement à l'établissement d'une série à la fois hiérarchique et continue, se construit, à partir de 1740 ou 1750, un deuxième courant d'idées, apparemment en opposition à la construction sérielle. Celui-ci prône une détermination rigoureuse et une distribution méthodique des genres et des espèces. Comment alors combiner une vision d'une continuité, faite de transitions graduelles entre les organismes et la nécessité de distribuer, de classer les êtres vivants de manière « systématique » et « méthodique » dans des unités collectives qui s'emboîtent les unes dans les autres selon des règles intangibles, comme le souhaite alors Carl von Linné (1707-1778) ? Derrière cette question, se pose également le problème du devenir dans ces différents regroupements de l'ensemble des zoophytes et donc des méduses.

1.4. L'idée de série et la recherche d'une « méthode naturelle » de classification au XVIII^e siècle.

Comme nous l'avons vu précédemment, une partie de la zoologie vise à établir un tableau des rapports et des affinités pouvant exister entre les animaux pour montrer une continuité entre eux, reflet de l'ordre naturel. Mais dans le même temps, une autre tendance souhaite établir des caractères par la seule observation permettant de regrouper les animaux, afin d'aboutir à des notions génériques communes. Ces identifications deviennent particulièrement nécessaires au XVIII^e siècle. En effet, cette période est marquée par un afflux d'échantillons de végétaux et d'animaux récoltés par les voyageurs naturalistes. Ces spécimens imposent de réviser les classifications fondées sur une compilation érudite des auteurs anciens (voir document en annexe 1 pour l'inventaire des travaux sur les méduses). L'accroissement du nombre des « intermédiaires », des « passages » ou des « nuances » permet une vérification de plus en plus poussée de l'idée d'une série des organismes vivants. Mais l'accroissement spectaculaire des cas particuliers, oblige aussi les savants des Lumières à élaborer des « systèmes » et des « méthodes » pour déterminer et nommer les nombreuses nouvelles espèces. Au départ, ce travail avance beaucoup plus vite en botanique qu'en zoologie. En effet, ce n'est que trente ans après que la zoologie s'approprie les « systèmes » et les « méthodes ». Un tel décalage s'explique par les liens étroits unissant à l'époque la botanique et la médecine ; les plantes étaient donc davantage étudiées et valorisées que les animaux. La seconde raison du retard observé en zoologie est non moins importante : les collections de plantes étaient plus faciles à constituer et à conserver que celles d'animaux.

Le nom de Carl von Linné se trouve fortement associé à la recherche de méthodes en systématique. L'objectif de sa réflexion vise à définir des règles dont la stricte application puisse permettre aux scientifiques du monde entier la détermination spécifique des organismes rencontrés. Le principe linnéen se base implicitement sur la notion d'espèce fixe et immuable, mais c'est sur la fixité des genres qu'il va insister en indiquant que tout genre naturel est fondé dès son origine⁹⁵. Pour déterminer ces genres de manière méthodique, en premier lieu en botanique, Linné juge qu'il existe dans la nature autant de genres différents que de dispositions dans les « parties des fructifications », c'est-à-dire dans la fleur et dans le fruit⁹⁶. On parle donc de classification sexuelle. Dans chacun des genres caractérisés par une disposition des « fructifications », il regroupe les espèces, qui seront définies quant à elles par le « nombre », la « figure », les « proportions » et la « position » des parties des « fructifications ». Ces règles conçues pour la détermination permettent également d'établir la dénomination binomiale des espèces. En effet, Linné désigne chaque organisme par deux noms consécutifs :

- le premier (commençant par une majuscule), qui indique le genre,
- le deuxième (pouvant être un adjectif), qui évoque un trait caractéristique de l'espèce.

Linné élabore ainsi son « système » sexuel, dans lequel, il fixe à six le nombre des unités collectives superposées : le *règne*, la *classe*, l'*ordre*, le *genre*, l'*espèce* et la *variété*⁹⁷. Une fois les genres établis selon les règles précédemment énoncées, Linné utilise une méthode, qu'il revendique comme naturelle, de regroupement des genres en ordres et en classes : 24 classes sont définies chez les végétaux grâce à des caractères portant sur les étamines, puis divisées en ordres en prenant en compte par la morphologie du pistil et des étamines. Si cette méthode respecte les genres et les espèces naturels, en revanche la combinaison des genres entre eux reste totalement artificielle. Par ailleurs le système de Linné est complexe, ce qui explique qu'il sera supplanté par la classification dite « naturelle » de Bernard (1699-1777) et Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836). Concernant les animaux, Linné et son compatriote Peter Artedi (1705-1735) annoncent encore plus clairement qu'ils ne l'ont fait pour les

⁹⁵ Carl von LINNE, *Philosophia botanica in qua explicantur Fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rairiorum*, Stockholm, Kiesewetter, 1751, p.209.

⁹⁶ *Ibid.*, p. 159.

⁹⁷ Carl von LINNE, *Systema naturae. In quo proponuntur Naturae regna tria fecundum Classes, Ordines, Genera & Species*, Paris, Michaelis-Antonii, David, 1744, p.152 et p.165.

végétaux, la réalité naturelle des genres et des espèces⁹⁸. Mais, comme Artedi l'avoue rapidement⁹⁹, il semble qu'il n'existe pas de caractère suffisamment important pour permettre de distinguer tous les genres chez des animaux, comme la fructification a pu le faire pour les végétaux. Linné persévère malgré tout et pose comme principe général que les caractères permettant de définir les différents genres doivent être pris dans un même organe : la mamelle chez les quadrupèdes ; la langue chez les oiseaux ; la membrane branchiostège couvrant les branchies chez les poissons, la bouche chez les Insectes et la composition de leurs constructions chez les Vers zoophytes¹⁰⁰. Mais Linné, reconnaîtra lui-même que cette règle est difficile à appliquer et d'ailleurs selon les éditions de son *Systema Naturae*, les caractères définissant les genres vont changer. De semblables variations s'observent au sein des sections de la zoologie pour lesquelles les descriptions sont rares ou imprécises. Tel est le cas de la classe des « Vers ¹⁰¹ » où se trouvent les Zoophytes et les méduses. Il convient d'examiner de plus près ces deux cas en raison de leur intérêt pour notre étude.

Jusqu'à la neuvième édition du *Systema Natura* datant de 1756, les Zoophytes constituent selon Linné un ordre de la classe des Vers incluant tous les « Vers » à corps « nu » mais « pourvus de membres¹⁰² ». On peut remarquer que Linné se base sur des caractères liés à la morphologie extérieure des organismes et qu'il est relativement étranger à l'anatomie interne alors que l'étude de la « structure interne » commence à être reconnue en zoologie à cette époque. Parmi les genres que regroupent les Zoophytes, apparaissent les méduses. En effet, celles-ci possèdent un corps orbitoïde, convexe et lisse, gélatineux avec des tentacules sur la partie inférieure. Rappelons au passage que c'est Linné, qui, le premier, leur assigne le nom de *Medusa*, par ressemblance avec Méduse, la Gorgone aux cheveux de serpents. Le savant obéit à la mode de l'époque qui remet l'Antiquité au goût du jour après la découverte de

⁹⁸ Carl von LINNE, *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima tertia, ad editionem duodecimam reformatam Holmiensem*, Vienne, Trattner, 1767, p.13.

⁹⁹ Petrus ARTEDI, *Ichthyologia sive opera omnia de piscibus scilicet: bibliothecas ichthyologica, philosophia ichthyologica, genera piscium, synonymia specierum, descriptionea specierum (etc.)*, Leyde, Conradus Wishoff, 1738, p.63.

¹⁰⁰ C. von LINNE, *Systema naturæ. In quo proponuntur Naturæ regna tria fecundum Classes, Ordines, Genera & Species, op. cit.*, p. 106.

¹⁰¹ Carl von LINNE, *Systema Naturæ per Regna Tria Naturæ Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis Synonymis, Locis Tome I*, Vienne, Trattner, 1766, pp. 1071 et suiv.

¹⁰² Carl von LINNE, *Systema naturæ; sistens regna tria naturæ in classes et ordines, genera et species redacta, tabulisque aeneis illustrata. Accedunt vocabula gallica.*, Lugduni Batavorum, T. Haak, 1756, 227 p.

Pompéi. Mais l'innovation est importante car les noms vernaculaires d'ortie de mer ou de poumon marin sont ainsi remplacés par le terme de *Medusa*.

Dans un premier temps, en 1746, dans sa *Fauna Suecica*¹⁰³, Linné attribue des numéros aux différentes espèces : *Medusa 1286*, *Medusa 1287*, *Medusa 1288* en plus de la nomenclature binomiale. A partir de 1748, il leur attribue des noms doubles d'espèces : *Medusa Urtica marina*, *Medusa Pulmo marinus*, *Medusa Urtica crinita* et *Medusa Urtica astophyta*. C'est seulement dans les éditions suivantes qu'il introduit des « divisions naturelles » liées à la « structure interne » des animaux.

Dans la dixième édition du *Systema naturae*, datant de 1758, Linné expose sa classification réformée. Les Zoophytes appartiennent toujours à la classe des Vers, dont ils constituent l'un des cinq ordres¹⁰⁴ (avec les Vers intestinaux, les Mollusques, les Testacés et les Lithophytes¹⁰⁵). Mais le naturaliste élimine des Zoophytes tous les genres (l'hydre exceptée) qu'il plaçait dans l'ordre concerné avant sa réforme, en particulier le genre des méduses. Il attribue alors le nom de Zoophyte à tout un ensemble d'animaux « composés, efflorescents avec des actions végétantes ». Les Zoophytes sont donc considérés comme de « véritables plantes » donnant naissance à des « fleurs animées » (paradoxalement qualifiés de « véritables animalcules »¹⁰⁶). Linné classe alors les Zoophytes à la base du règne animal après les Lithophytes. Quant aux méduses, elles se retrouvent dans l'ordre des Mollusques, « animaux simples, nus et possédant des membres étendus, se déplaçant dans les mers et phosphorescents »¹⁰⁷. Linné décrit dans le genre *Medusa*, 11 espèces¹⁰⁸ avec exclusivement des caractères de la morphologie externe.

¹⁰³ Carl von LINNÉ, *Fauna Suecica*, Lugduni Batavorum, C. and G.J. Wischoff, 1746, p. 368.

¹⁰⁴ Carl von LINNÉ, *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.*, Stockholm, Salvius, 1758, vol.1, p.646.

¹⁰⁵ Les Lithophytes sont au départ pour Linné à la base du règne végétal et regroupent les coraux, les éponges et les madréporaires. Suite aux expériences de J.Ray sur les coraux puis de Peyssonnel qui remettent en cause la nature végétale de ces organismes, Linné les transporte dans le règne animal. Il distinguera alors les Lithophytes qui sont des produits de dépôt de matière minérale effectué par des « animalcules » et les Zoophytes qui sont pour lui de « véritables plantes » avec des « fleurs animales ».

¹⁰⁶ *Ibid.*, p.643, p. 646, p.799 et suiv.

¹⁰⁷ *Ibid.*, p. 641.

¹⁰⁸ Espèces citées : Porpita, Crucjata, Aequorea, Aurita, Capillata, Pilearis, Marsupialis, Pelagica, Brachiata, Beroe et Vellella. *Ibid.*, pp.659-660.

Linné ayant modifié plusieurs fois ses idées, comme on vient de le montrer, et sa classification des animaux étant certainement la partie la plus faible de son travail, la systématique proposée par le savant suédois est critiquée dès sa parution. En particulier, Georges-Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) ne ménage pas ses objections dans son *Histoire naturelle générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi*¹⁰⁹. Cependant ceci n'enlève rien au fait que le travail de Linné représente un modèle pour des générations de naturalistes désireux de faire de l'histoire naturelle une science rigoureuse. Comme le souligne Giulio Barsanti¹¹⁰, on a pu penser que la controverse entre Linné et Buffon avait pour principale origine le fait que le Suédois défendait la discontinuité et le Français la continuité de la nature. En réalité, deux courants théoriques cohabitent chez Linné. Le premier vise à établir une distinction des êtres vivants rassemblés en grands ensembles qui s'emboîtent : classe, ordre, genre, espèce et variété. Le second cherche à montrer la continuité faite de transitions graduelles unissant tous les êtres. Même si ces deux idées semblent en totale opposition, Linné cherche à les faire cohabiter. En effet, s'il introduit une distinction catégorique entre les genres et les espèces, il défend également l'idée que les êtres vivants sont liés les uns aux autres par des affinités multiples et étroites. Comme Henri Daudin, le souligne¹¹¹ : « Pour Linné, la « méthode naturelle » est l'art d'exprimer, en un tableau fidèle, l'ensemble des affinités ainsi conçues ». En réalité, Linné n'a jamais annoncé que la réalisation de quelques « fragments » de ce programme, à cause de l'existence de genres inconnus qui crée ainsi des vides dans la continuité d'une série animale et d'une série végétale. Linné ne se laisse pas abuser par ces lacunes, il maintient que :

« La Nature ne fait pas de sauts. Toutes les plantes montrent de l'affinité de part et d'autre, comme un territoire sur une carte géographique¹¹² ».

C'est également un problème méthodologique qui crée des divisions tranchées dans la hiérarchie des organismes. En effet, comment séparer dans des genres différents des espèces présentant des affinités et ainsi prendre le risque d'annuler des regroupements que les

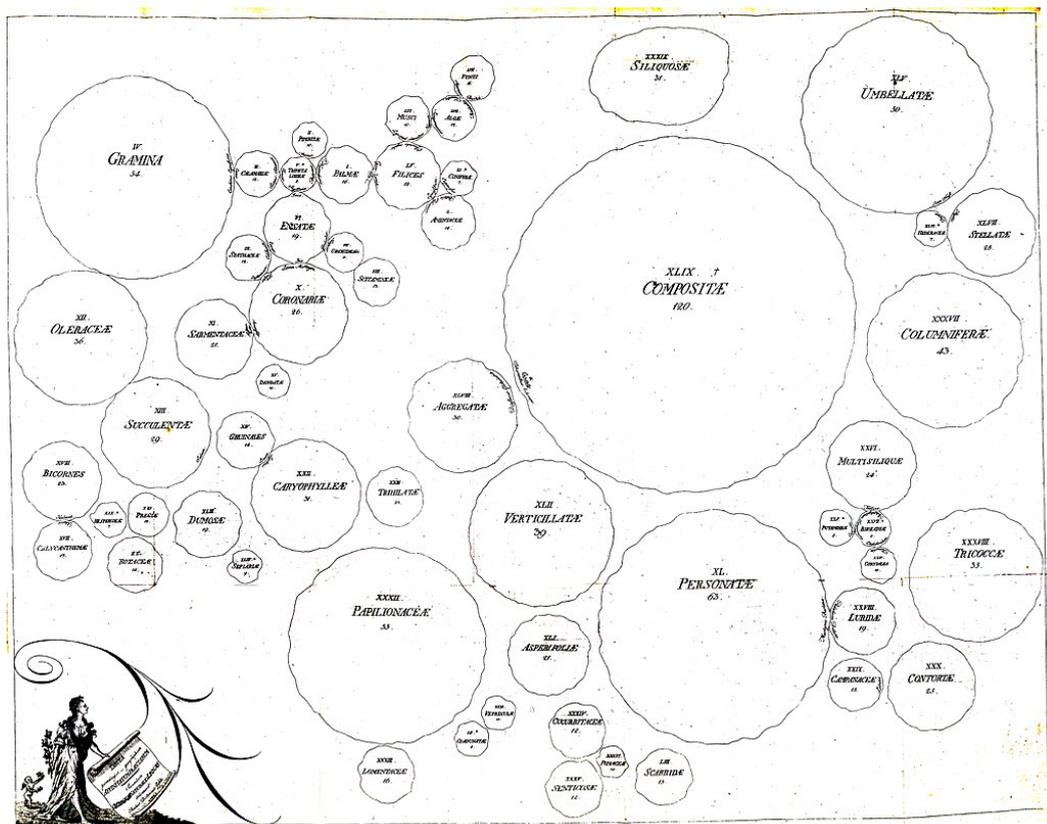
¹⁰⁹ Georges-Louis Leclerc Comte de BUFFON et Louis Jean Marie DAUBENTON, *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi. Tome III*, Paris, Imprimerie Royale, 1749.

¹¹⁰ Giulio BARSANTI, « Linné et Buffon » dans *Les fondements de la botanique. Linné et la classification des plantes. Sous la direction de Thierry Hoquet*, PARIS, Vuibert, 2005, pp. 103-130.

¹¹¹ DAUDIN Henri, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome I.*, Paris, F. Alcan, 1926, p.113.

¹¹² C. von LINNE, *Philosophia botanica in qua explicantur Fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rairiorum, op. cit.*, pp. 77-160-206-283.

ressemblances « naturelles » auraient pu établir ? Il n'y a donc pas de correspondance exacte entre la détermination méthodique des organismes et leur distribution linéaire dans l'esprit de Linné. En effet, l'image de l'échelle ou de la chaîne des êtres montre un enchaînement des formes de vie avec une perte progressive d'attributs depuis l'Homme (ou Dieu) jusqu'au forme les plus simples comme les méduses (caractérisées par leur absence de circulation sanguine, de système nerveux, etc.). C'est ainsi que vers la fin du XVIII^e siècle, l'idée d'une progression linéaire unique est manifestement impropre à représenter les affinités multiples. Il propose alors une représentation « topographique » des affinités entre les êtres sous la forme de « carte géographique » sur laquelle, il fait apparaître des affinités existant entre chaque corps et tous les corps qui lui sont contigus. Il suggère ainsi une image de la nature sur laquelle tout est lié. La classification scalariforme était de ce point de vue beaucoup plus pauvre, par rapport à cette image de la « carte géographique » (figure 4). Cette carte avait été conçue en 1751 par Linné mais elle ne sera dessinée que beaucoup plus tard en 1759 par Paul Dietrich Gieseke (1741- 1796)¹¹³ qui a suivi fidèlement les indications de Linné¹¹⁴.



¹¹³ Paul Dietrich GISEKE, *Praelectiones in ordines naturales plantarum...*, Hamburg, B.G.Hoffmani, 1792, p.623.

¹¹⁴ C. von LINNE, *Philosophia botanica in qua explicantur Fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rairiorum*, op. cit.

Figure 4 - Représentation de la « Mappa, Tabula genealogico-geographica affinitatum plantarum » par Giseke (1789-1792), *Praelectiones in ordines naturales plantarum*, Hamburg, Hoffmani, p.623.

Deux visions vont alors de dessiner : le rejet de l'idée de continuité avec comme tête de file, Georges Cuvier (1769- 1832) et d'autre part la croyance en des transitions graduées le long d'une série linéaire, reflet de plus en plus exact des ressemblances entre les organismes vivants et de la transformation des organismes. Les méduses, témoins observables de cette continuité restent donc au coeur du débat et il devient nécessaire de préciser leur étude pour argumenter les deux ponts de vue.

1.5. Lamarck et la série unique.

Parmi les auteurs qui sont restés fortement attachés à la conception sérielle du monde vivant, figure Jean-Baptiste-Pierre-Antoine de Monet de Lamarck (1744-1829). Tant en botanique qu'en zoologie, Lamarck attribue une place importante à l'étude des « rapports » en s'appuyant sur l'organisation des êtres et le développement de leurs « facultés ». Cependant cette vision a largement évolué par rapport à celle de Bonnet. En effet, Lamarck rejette l'existence d'une série unique, représentée sous la forme d'une échelle ou d'une chaîne des êtres, liant tous les organismes végétaux aux animaux. Au contraire, il sépare les animaux des végétaux en les incluant dans deux séries différentes. Ce clivage en deux grands ensembles est basé sur une redéfinition de l'animalité. Lamarck n'en défend pas moins l'existence d'une série animale unique, constamment ascendante¹¹⁵ et régulièrement graduée :

« Il est donc vrai de dire qu'il existe pour chaque règne des corps vivants une série unique et graduée dans la disposition des masses, conformément à la composition

¹¹⁵ Au début de son travail en 1779, Lamarck pense qu'il faut partir du plus complexe pour aller au plus simple et donc que l'on devrait partir des formes organiques les plus complexes pour arriver aux êtres les plus simples. Mais dans le même temps, il reconnaît la difficulté d'établir des critères naturels correspondants à une complexité structurelle et aux rapports existants entre les différents êtres vivants à classer et donc il a tendance, en premier lieu en botanique, à partir des plantes les plus simples pour remonter aux formes les plus complexes mais en indiquant bien que l'ordre naturel est inverse (Jean-Baptiste LAMARCK, *Flore française, ou description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposée selon une nouvelle méthode d'analyse à laquelle on a joint la citation de leurs vertus les moins équivoques en médecine, et de leur utilité dans*, Paris, 1779, 119 p.). Puis vers 1800, Lamarck va utiliser indifféremment les expressions telles que « diminution progressive » ou « complication insensible » de l'organisation. Dans le développement sa thèse transformisme, il insistera sur une tendance à la complexification qui est expliquée par la dynamique des fluides qui causent des modifications des tissus cellulaires.

croissante de l'organisation, en s'élevant, dans le règne animal, des animalcules les plus simples jusqu'aux animaux les plus parfaits¹¹⁶».

Pour développer sa thèse sur la gradation de la série animale, le naturaliste attribue une place essentielle aux « animaux les plus simples », donc ceux que les auteurs précédents ont classés dans le groupe des Zoophytes. Nous essaierons de cerner, dans ce qui suit, le rôle des Zoophytes et donc des méduses dans la définition de série et dans la théorie lamarckienne de l'origine de la vie.

Au préalable, il faut rappeler que le travail de Lamarck se situe au cœur d'une période de réformes :

- des réformes institutionnelles, en particulier avec la création du Muséum d'Histoire Naturelle le 10 juin 1793. La loi du 10 juin 1793, dote le nouvel établissement de douze chaires. Pour la première fois, est créée une chaire de zoologie dédiée à l'étude des Invertébrés : « Zoologie des insectes, des Vers, et des Animaux microscopiques ». Une seconde chaire de Zoologie réservée aux tétrapodes (Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Poissons) est attribuée à Etienne Geoffroy, dit Saint Hilaire (1772-1844)¹¹⁷ alors âgé de 21 ans. Lamarck, alors botaniste et collectionneur de coquillages, âgé de 49 ans est nommé directeur de la chaire des Invertébrés¹¹⁸. Il faut également souligner que Lamarck est l'ami de Jean-Guillaume Bruguière (1750-1799) qui est à l'époque un des meilleurs spécialistes parisiens des invertébrés vivants et fossiles et dont il reprit ses études en 1792 lorsque Bruguière partit en Orient¹¹⁹. Le travail de Lamarck sur les Invertébrés est donc lié en grande partie à sa nouvelle responsabilité. Cette réforme souligne l'importance d'un domaine encore à explorer : la zoologie des invertébrés.

- Une réforme des sciences naturelles qui se développent à la fin du XVIII^e siècle, accompagnée d'une réforme taxinomique. Georges Cuvier (1769-1832) et Geoffroy Saint-Hilaire souhaitent adopter une nouvelle démarche : la première étape consiste à identifier des

¹¹⁶ Jean-Baptiste LAMARCK, *Recherches sur l'organisation des corps vivans et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu...*, Paris, Maillard, 1802, 216 p.

¹¹⁷ Cette chaire sera vite dédoublée (avec l'accord de Geoffroy) pour intégrer Lacepède après la chute de Robespierre (chaire des Reptiles et Poissons). Voir Philippe JAUSSAUD et Édouard-Raoul BRYGOO, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Paris, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, 2004, 630 p.

¹¹⁸ Pietro CORSI, *Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme. 1770-1830.*, Paris, CNRS, 2001, p.27.

¹¹⁹ Jean-Guillaume BRUGUIÈRE, *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. Tome premier.*, Paris, Panckoucke, 1792, 429 p.

caractères puis, dans un second temps, il faut séparer ceux qui sont primaires de ceux qui sont secondaires (démarche similaire à celle de Félix Vicq d'Azyr (1748-1794), et en botanique, à celle de Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836) et de la subordination des caractères). Pour ceci, il faut juger de l'importance de chaque organe en faisant une analyse détaillée des espèces. Lamarck indique que ses propres déductions reposent en très grande partie sur cette nouvelle approche (faisant appel à l'anatomie comparée) et sur l'explication des structures en termes physiologiques:

« Relativement aux animaux, on est maintenant convaincu, avec raison, que c'est uniquement d'après leur organisation que les rapports naturels peuvent être déterminés parmi eux; conséquemment c'est principalement de l'anatomie comparée que la zoologie empruntera toutes les lumières qu'exige la détermination de ces rapports, et vous n'ignorez pas combien cette science importante pour l'avancement de l'histoire naturelle, a fait de progrès en Europe, et surtout en France depuis peu d'années¹²⁰ », comme a pu le développer Cuvier .

Grâce à l'anatomie comparée, à l'élaboration de laquelle Lamarck ne participe pas, mais dont il suit avec attention les résultats, il découvre la preuve positive de la gradation des animaux dans la composition croissante de leur organisation (un argument que Bonnet était auparavant bien incapable de fournir) : « Pour reconnaître la gradation singulière et bien étonnante qu'offre leur ensemble (les animaux) dans la composition ou la complication de leur organisation, dans le nombre et l'étendues de leurs facultés¹²¹... ». Ancrée dans cette période de réformes, la démonstration de la série animale unique repose avant tout sur l'opposition des définitions du végétal et de l'animal.

On peut retrouver le cheminement de la pensée de Lamarck sur la question de l'animalité et celle de la progression de l'organisation des animaux dans son *Discours d'ouverture de l'an VIII* (1800), publié comme préface au *Système des animaux sans vertèbres* (1801)¹²². Le Discours vise à la fois à montrer l'importance et l'utilité de l'étude des Invertébrés¹²³ et à

¹²⁰ Jean-Baptiste LAMARCK, « Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres, prononcé dans le Muséum d'Histoire naturelle, en mai 1806 », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, Paris*, 1806, n°40, p.114.

¹²¹ Jean-Baptiste LAMARCK, *Discours d'ouverture prononcé le 21 floréal an 8 (publié en introduction au système des animaux sans vertèbres)*, Paris, Détreville, 1801, p.6.

¹²² *Ibid.*, pp. 3-5.

¹²³ Dans son septième mémoire publié en 1797, Lamarck introduit la distinction entre les animaux vertébrés et les invertébrés.

initier les auditeurs à la connaissance des propriétés fondamentales des corps organisés. Le premier temps du discours porte sur le rejet de l'existence d'une seule série linéaire et présente « les grandes distinctions que la nature elle-même semble avoir établies parmi l'immense série de ses productions¹²⁴ ». En effet, Lamarck s'oppose à la conception d'une chaîne des êtres selon laquelle toutes les productions de la nature pourraient être placées, en fonction de leur degré de perfection croissante sur une seule ligne. Il les répartit au contraire sous la forme de deux grands ensembles : « les corps bruts » d'une part et les « corps organisés » d'autre part, séparés par « un hiatus immense qui ne permet pas de ranger sur une même ligne ces deux sortes de corps¹²⁵ ». Dans l'ensemble des corps organisés, Lamarck définit deux sous-groupes entre lesquels aucune forme de transition ne peut exister : les animaux et les végétaux. Il reprend ensuite dans son discours les arguments qu'il avait établis précédemment pour caractériser les animaux et les végétaux ainsi que la meilleure manière de classer méthodiquement les êtres vivants ; arguments qui sont présents dans sa révision des thèses sur la Vie, entre 1794 et 1799, et que nous exposerons par la suite. Pietro Corsi émet l'hypothèse que les nouvelles orientations de Lamarck ont été largement influencées par ses discussions¹²⁶ avec Jean-Claude Delamétherie (1743-1817). Ce dernier définit les végétaux et les animaux « comme des superbes machines hydrauliques, animées par différentes puissances motrices dont j'ai tâché de développer les mécanismes ¹²⁷». Puis dans sa deuxième édition de la *Théorie de la Terre* (1797) Delamétherie revient sur les causes de ces mouvements chez les animaux et les végétaux. Chez les végétaux, le mouvement est produit par :

- 1°. « L'action des tuyaux capillaires (...).
- 2°. L'électricité aide cette action des tuyaux capillaires.
- 3°. L'air contenu dans un tube est continuellement dilaté et condensé par l'action alternative du chaud et du froid, et il n'est jamais stationnaire, (...). Or, les végétaux contiennent beaucoup d'air qui s'introduit par leurs trachées.

¹²⁴ *Ibid.*, p.2.

¹²⁵ *Ibid.*, p.6.

¹²⁶ P. CORSI, *Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme. 1770-1830.*, op. cit., p.92.

¹²⁷ Jean-Claude DELAMÉTHÉRIE (ou De La Métherie), *Vues physiologiques sur l'organisation animale et végétale*, Amsterdam et Paris, Didot, 1780, p.XIX.

- 4°. L'élasticité de ces mêmes trachées : lorsqu'elles seront détendues soit par la dilatation de l'air, soit par l'ascension de l'eau, elles reviendront sur elles-mêmes. Il s'établira donc une espèce de mouvement de systole et de diastole. Les mêmes causes agiront chez l'insecte, qui a des trachées comme le végétal, et chez plusieurs animaux¹²⁸ ».

L'animal se différencie du végétal car il possède une cause supplémentaire de mouvement : « la contractilité et l'irritabilité de sa fibre, laquelle est toujours une suite du mouvement de différentes liqueurs¹²⁹ ». La vie est donc définie pour Delamétherie, aussi bien pour les végétaux que pour les animaux, par un mouvement de fluide dans une structure matérielle ou dans une disposition particulière des parties. Il est fort probable que Lamarck ait pu discuter avec Delamétherie et lire ses écrits. C'est ainsi qu'il propose à son tour une explication des mouvements chez les végétaux, mouvements permettant d'identifier le principe de la Vie :

« Je crois, par exemple, que dans les articulations de bien des plantes ou de certaines de leurs parties, il existe des vésicules particulières qui, sur-tout dans les temps chauds, se remplissent de vapeurs excrétoires, élastiques, et très subtiles. Ces vapeurs qui sont retenues et amassées jusqu'à un certain point dans ces vésicules, les gonflent et les font produire une extension dans les parties mobiles où elles sont placées mais au moindre ébranlement, au moindre choc, les vapeurs élastiques et subtiles qui remplissent ces vésicules, s'échappent s'exhalent dans l'air. Alors les vésicules vidées s'affaissent, et la partie végétale qui n'est plus maintenue dans son extension, s'abaisse et se replie dans l'articulation où est la vésicule¹³⁰».

Pour Lamarck, c'est donc ce mécanisme de remplissage alterné qui permettrait d'expliquer le mouvement de certains végétaux lorsqu'on les touche. Il en va ainsi de la sensitive ; sensitive placée par Bonnet dans la catégorie intermédiaire entre les végétaux et les animaux à cause de cette propriété de mouvement qu'il croyait similaire au mouvement des animaux. Or le mouvement se situe au cœur de la définition de l'animalité par Lamarck : « Les animaux sont des corps vivants doués de parties irritables, contractiles instantanément et itérativement sur

¹²⁸ Jean-Claude DELAMÉTHÉRIE (ou De La Métherie), *Théorie de la terre*, Paris, Maradan, 1797, pp.180-181.

¹²⁹ *Ibid.*, p.181.

¹³⁰ Jean-Baptiste LAMARCK, *Mémoires de physique et d'histoire naturelle, établis sur les bases de raisonnement, indépendantes de toute théorie ; avec l'explication de nouvelles considérations sur la cause générale des dissolutions ; sur la matière de feu ; sur la couleur des corps*, Paris, L'Auteur, 1797, p.288.

elles-mêmes, ce qui leur donne à tous la faculté d'agir, et à la plupart celle de se déplacer¹³¹». Les mouvements des plantes, quant à eux, ne sont autres que des effets mécaniques, sans commune mesure avec l'irritabilité des animaux, laquelle correspond à une propriété physiologique fondamentale. Cette définition lui permet alors de séparer les animaux d'avec des végétaux :

« Que l'on oppose maintenant ces caractères des animaux à ceux exposés ci-dessus qui appartiennent aux végétaux, l'on sera convaincu de la réalité de cette ligne de démarcation tranchée que la nature a établie entre les uns et les autres de ces corps vivans¹³² ».

Ainsi se justifie le rejet du groupe des zoophytes : « Conséquemment, les auteurs qui indiquent un passage insensible des animaux aux végétaux par les polypes et les infusoires qu'ils nomment zoophytes ou animaux-plantes, montrent qu'ils n'ont aucune idée juste de la nature animale, ni de la nature végétale ; et, abusés eux-mêmes, ils exposent à l'erreur tous ceux qui n'ont de ces objets que des connaissances superficielles¹³³».

Cette dernière phrase vise directement Cuvier qui, en 1812, propose de rassembler tous les animaux « rayonnés » dans un embranchement nommé « zoophyte » (qui ne correspond pas aux « zoophytes » de Linné). En résumé, la séparation très nette établie par Lamarck entre les animaux et les végétaux exclut l'existence de formes intermédiaires (les zoophytes) entre les deux groupes. Lamarck va plus loin et remet en cause les naturalistes qui n'ont pas su clairement définir ce qui permet de différencier les animaux des végétaux. Sa critique est sévère :

« Qui est ce qui pourrait croire que dans un siècle comme le nôtre où les sciences physiques ont fait tant de progrès, une définition de ce qui constitue l'animal ne soit pas encore solidement fixée ; que l'on ne sache pas assigner positivement la différence d'un animal à une plante ; et que l'on soit dans le doute à l'égard de cette question, savoir : si les animaux sont réellement distingués des végétaux par quelque caractère essentiel et exclusif ? C'est néanmoins un fait certain qu'aucun zoologiste n'en a encore présenté qui soit véritablement applicable à tous les animaux connus, et

¹³¹ Jean-Baptiste LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zool*, Paris, Verdière, 1815, vol.1., pp.124-125.

¹³² *Ibid.*, pp.124-125.

¹³³ *Ibid.*, pp.124-125.

qui distingue nettement des végétaux. De là, les vacillations perpétuelles entre les limites du règne animal et du règne végétal dans l'opinion des naturalistes ; de la même, l'idée erronée et presque générale que ces limites n'existent pas, et qu'il y a des animaux-plantes ou des plantes-animales¹³⁴».

Refuser la réalité de l'existence d'un groupe intermédiaire entre les végétaux et les animaux, n'empêche pas Lamarck de s'intéresser aux organismes qui constituent l'extrémité « inférieure du règne animal ». Il note que la simplification des organes s'accompagne « d'un appauvrissement graduellement excessif des facultés » et d'une difficulté croissante à localiser ces facultés : « en se dégradant de classe en classe, de manière que tous les organes essentiels après avoir subi divers changements, cessent peu à peu d'être particuliers à certaines parties du corps, s'étendant partout et disparaissent à la fin successivement et totalement¹³⁵ ».

Lamarck s'arrête très souvent sur les organismes situés à la base de la série animale, non seulement en raison de la vocation de sa chaire au Muséum mais aussi comme élément clé de sa démonstration.

« Il en résulte que vers l'extrémité du règne animal, les animaux infiniment petits que nous parvenons encore à observer, sont des corps vivants gélatineux et d'une organisation si simple, qu'ils offrent plus en quelque sorte que des ébauches d'animalité. Beaucoup d'entre eux néanmoins ne sont pas assez petits pour qu'un examen de leur organisation n'ait pu nous convaincre, qu'à l'exception d'une ébauche de canal intestinal, ils n'ont plus d'organe spéciaux et circonscrits pour aucune des fonctions animales¹³⁶ ».

Si on ne sait pas clairement à quels organismes Lamarck fait référence ici, on peut penser facilement que les méduses en font partie. En effet, leur organisation apparaît à l'époque se réduire à un canal digestif (le plus souvent décrit par Lamarck sous la seule forme d'une bouche entourée de tentacules) inclus dans une masse gélatineuse. Partant de la classification de Bruguière des méduses (figure 5) qui les range dans la classe des Vers Mollusques (Ordre III) et reprenant également la révision de Cuvier qui exclut les méduses des Mollusques (pour

¹³⁴ *Ibid.*, p.7.

¹³⁵ Jean-Baptiste LAMARCK, *Discours d'ouverture au 9 et au 10 suivi de : Mollusques. 2e leçon. Classe V. Les mollusques. Caractères généraux de ces animaux et de leur organisation*, s.l., <http://www.lamarck.cnrs.fr>, 1802, p.7.

¹³⁶ *Ibid.*, p.8.

les placer dans les Zoophytes), Lamarck crée une nouvelle classe : celle des Radiaires, caractérisée par leur symétrie rayonnée.

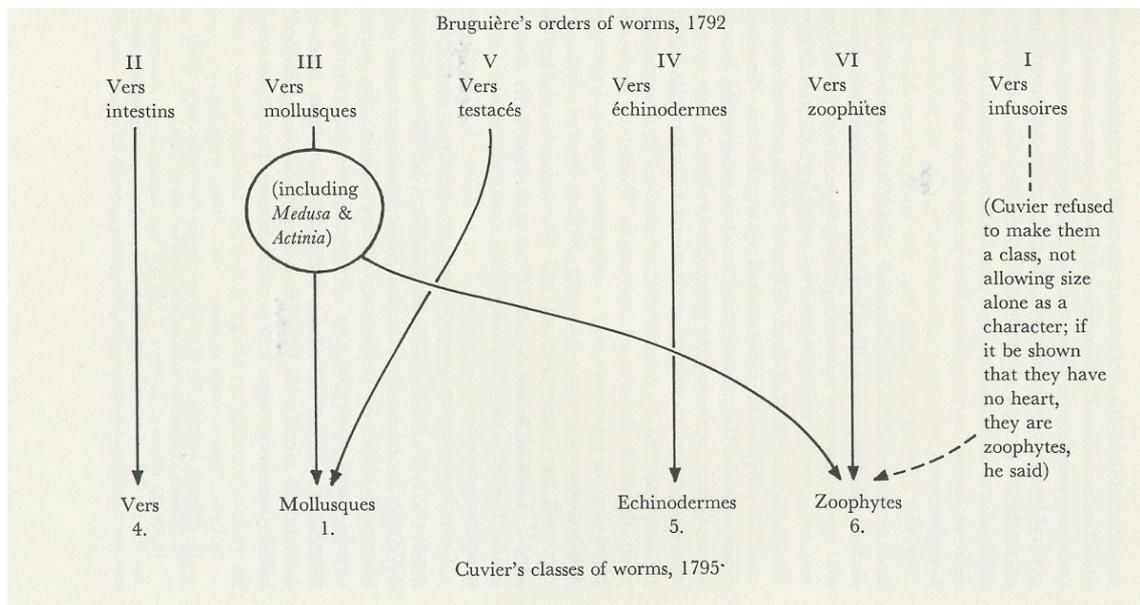


Figure 5 - Comparaison des classifications des Vers chez Bruguère (1792) et Cuvier (1795) extrait de Winsor, (1976). *Starfish, jellyfish, and the order of life. Issues in nineteenth-century science*, p. 11.

Dans cette classe des Radiaires, Lamarck inclut les Echinodermes ainsi que des animaux mous : les Malacodermes ou les Radiaires mollasses¹³⁷ dont font partie les méduses (figure 6). Ces Radiaires mollasses « ont un corps complètement ou partiellement gélatineux ; la peau molle, transparente ; et dépourvue d'épines. Point de dent à la bouche. Aucune apparence de nerfs¹³⁸ ». Partant des données anatomiques fournies par Cuvier, Lamarck admet que chez les Radiaires mollasses, on ne trouve « ni appareil respiratoire distinct, ni organes particuliers de la sensibilité » mais qu'ils « paraissent posséder encore quelques organes qui sont distincts de ceux qui servent à la digestion de ces animaux¹³⁹».

¹³⁷ Jean-Baptiste LAMARCK, *Système des animaux sans vertèbre; ou tableau général des classes, des ordres, et des genres de ces animaux*, Paris, Déterville, 1801, p.341.

¹³⁸ *Ibid.*, p. 352.

¹³⁹ *Ibid.*, p. 353.

Page 341.

| TABLEAU DES RADIAIRES. | |
|------------------------|------------------|
| RADIAIRES | RADIAIRES |
| ÉCHINODERMES. | MOLLASSES. |
| [ÉCHINIDES.] | 13. Méduse. |
| 1. Oursin. | 14. Rhizostome. |
| 2. Galerite. | 15. Béroé. |
| 3. Echinoné. | 16. Lucernaire. |
| 4. Nucléolite. | 17. Porpite. |
| 5. Ananchite. | 18. Vellele. |
| 6. Spatangue. | 19. Physalie. |
| 7. Cassidule. | 20. Thalide. |
| 8. Clypéastre. | 21. Physosphore. |
| [STELLÉRIDES.] | |
| 9. Astérie. | |
| 10. Ophiure. | |
| [FISTULIDES.] | |
| 11. Holothurie. | |
| 12. Siponcle. | |

Figure 6 - Classification des Radiaires de Jean-Baptiste Lamarck (1801), *Système des animaux sans vertèbre*, p.341.

On peut remarquer sur sa proposition de classification des Radiaires molasses (figure 4), que Lamarck distingue neuf genres. Trois d'entre eux sont la méduse, le Rhizostome (que l'on place aujourd'hui dans les méduses) et la Lucernaire (méduse fixée par un pédoncule dont Lamarck ignore l'existence). Les quatre autres genres (Porpite, Vellele, Physalie, Physosphore) sont des organismes composés qui seront classés par la suite dans les Siphonophores. Enfin, Lamarck distingue les Béroés (aujourd'hui appelé Ctenophores) et les Thalies (Salpe aujourd'hui placés dans les Tuniciers).

Cette tentative de classification reste comme on a pu le voir précédemment, basée surtout sur des caractères négatifs (« absence de ... »), car l'anatomie commence à peine à fournir quelques données sur les Invertébrés situés à la base de l'animalité. De plus, on ignore que certaines formes fixes et certaines formes libres correspondent à différents stades de développement d'une même espèce. Enfin, le nombre d'échantillons étudiés reste faible et ne fournit donc pas une représentation satisfaisante des affinités. Les voyages naturalistes permettront de répondre à cette dernière contrainte, en particulier, l'expédition vers les Terres Australes entre 1800 et 1804 de François Péron (1775-1810) et Charles-Alexandre Lesueur (1778-1810). Nous reviendrons plus en détail sur les conditions et les résultats de ces expéditions dans la suite de ce travail. Mais on peut déjà souligner ici que Lamarck aura connaissance d'une partie des travaux de Péron et Lesueur ce qui lui permettra, en 1815, de

diviser les Radiaires molasses en deux sections : les Radiaires anormales¹⁴⁰ et les Radiaires médusaires. Dans la section des Radiaires anormales, Lamarck place des formes très diverses pour lesquelles « on ne saurait les signaler par un caractère simple qui les embrasse¹⁴¹ ». Elles sont soit « irrégulières » (exemple des Cténophores), soit « extraordinaires dans leur forme » (exemple des Siphonophores), « rarement discoïdes » (exemple des Cestes ou des Lucernaires), et « plusieurs offrent un corps cartilagineux intérieur » (exemple des Porpites), ou bien encore « une vessie aérienne » (exemple des Physophores), ou « une crête dorsale qui leur sert de voile » (exemple des Véléelles ou des Physalies). Enfin, la section des Radiaires médusaires, regroupe des animaux avec des « formes orbiculaires régulières, gélatineux, transparents, lisses, plus ou moins convexes en dessus, aplaties ou concaves en dessous, avec ou sans appendice en saillie et ils possèdent une bouche soit simple soit multiple¹⁴² ». Lamarck considère les Radiaires anormales comme inférieures aux Radiaires médusaires et les place donc immédiatement au dessus des Polypes. Par ailleurs, il classe dans sa série animale, les formes irrégulières et composées (les Radiaires anormales) en dessous des formes simples et régulières (les Radiaires médusaires). Un tel principe traduit un progrès dans « l'animalisation » et les étapes par lesquelles la Nature a dû travailler pour élever les organismes à des degrés d'organisation supérieurs. La conséquence est une tendance à une uniformité de l'organisation. Dans ce contexte les Radiaires constituent l'un des arguments observables d'une marche de la Nature qui donne d'abord vie par des moyens physiques aux premières ébauches de l'animalité avant d'élever, avec l'aide du « temps » et des « circonstances favorables ¹⁴³ », cette animalité au plus parfait degré¹⁴⁴.

« Remontez du plus simple au plus composé ; partez de l'animalcule le plus imparfait, et élevez-vous le long de l'échelle jusqu'à l'animal le plus riche en organisation et en facultés ; conservez partout l'ordre des rapports dans les masses ; alors vous tiendrez le véritable fil qui toutes les productions de la nature, vous aurez une juste idée de

¹⁴⁰ J.-B. LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zool. op. cit.*, p.458.

¹⁴¹ *Ibid.*, pp. 459- 485.

¹⁴² *Ibid.*, p. 485.

¹⁴³ J.-B. LAMARCK, « Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres, prononcé dans le Muséum d'Histoire naturelle, en mai 1806 », art cit., pp. 464-466.

¹⁴⁴ Jean-Baptiste LAMARCK, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, Paris, Dentu, 1809, p.271.

cette marche, et vous serez convaincus que les plus simples de ces productions vivantes ont successivement donné l'existence à toutes les autres ¹⁴⁵ ¹⁴⁶».

Lamarck utilise donc les Radiaires pour établir sa distribution des animaux c'est-à-dire sa série animale. Selon la philosophie développée par Lamarck, la distribution des corps organisés doit reproduire l'ordre dans lequel la nature a fait apparaître les formes vivantes. Les corps organisés ne seraient pas apparus subitement mais progressivement en partant des formes les plus simples vers les plus élaborées. Cette complexification progressive des formes de vie est à la base de la classification qui doit alors refléter le processus de fabrication progressif.

« Effectivement, si l'on parcourt, d'une extrémité à l'autre, la série des animaux connus, distribués d'après leur rapports naturels, et en commençant par les plus imparfaits ; et si on s'élève ainsi, de classe en classe, depuis les infusoires qui commencent cette série, jusqu'aux mammifères qui la terminent, on trouvera, en considérant l'état d'organisation des différents animaux, des preuves incontestables d'une composition progressive de leurs organisations diverses, et d'un accroissement proportionné dans le nombre et l'éminence des facultés qu'ils en obtiennent ; enfin, l'on sera convaincu que la réalité de la progression dont il s'agit, est maintenant un fait observé et non un acte de raisonnement ¹⁴⁷ ».

Lamarck utilise également les Radiaires pour développer sa théorie sur la transformation des êtres vivants et sur l'origine de la vie. Ici encore se manifeste l'influence des conceptions de Delamétherie. Ce dernier décrit en 1797 comment les générations spontanées peuvent avoir lieu. Il observe l'existence de structures minérales pouvant donner naissance spontanément à des fibres. Ce phénomène pourrait être à l'origine de la vie :

« Nous savons que des terres cristallisées peuvent former des fibres semblables à la fibre végétale et à la fibre animale. Le tissu de la belle amianthe ressemble parfaitement à ces fibres. Supposons plusieurs de ces fibres d'amiante réunies en faisceaux, comme elles le sont ordinairement, et laissant entre elles des interstices

¹⁴⁵ J.-B. LAMARCK, *Discours d'ouverture an 9 et an 10 suivi de : Mollusques. 2e leçon. Classe V. Les mollusques. Caractères généraux de ces animaux et de leur organisation*, op. cit., p. 500.

¹⁴⁶ J.-B. LAMARCK, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, op. cit., tome 1, p.139.

¹⁴⁷ J.-B. LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zool*, op. cit., p. 129.

semblables à-peu-près aux utricules des végétaux. (...) Qu'on place ensuite l'extrémité inférieure de ce faisceau de fils dans un vase d'eau, elle y montera comme dans les tuyaux capillaires, et remplira les vacuoles, ou espèces d'utricules. Mais ces fibres, étant souples et élastiques, céderont un peu à la force d'impulsion qui fait monter l'eau. Elles reviendront ensuite sur elles-mêmes par une suite de cette même élasticité. Si dans une partie des fibres il s'introduisait beaucoup d'air, ses condensations et dilatations alternatives et continuelles, augmentent le mouvement de ses fibres. Il s'établira donc dans cette masse de fibres d'amiante un véritable mouvement de systole et de diastole, dont les intermittences ne seront sans doute pas parfaitement régulières. (...) C'est à peu-près la manière dont on peut concevoir que la manière opère les générations spontanées¹⁴⁸ ».

Revenons à Lamarck. C'est dans son discours inaugural de 1800 qu'il va exprimer clairement sa conviction selon laquelle la nature peut produire directement les formes de la vie les plus simples. Il ne parle pas encore de génération spontanée - comme a pu le faire Delamétherie - et ne donne aucune explication sur le phénomène de production de la vie à ce stade. Pourtant l'examen de manuscrits antérieurs à 1800 révèle des tentatives dans ce sens, Lamarck explique ainsi le processus de génération des animaux supérieurs :

« C'est un fait généralement vrai que tout un corps qui reçoit la vie est alors nécessairement dans l'état gélatineux, en sorte que les plus solides de ses parties ont la plus faible consistance, la plus grande flexibilité et sont conséquemment dans le plus le plus grand état de souplesse qu'il soit possible. Il falloit que cela fut ainsi, pour que la disposition qui peut rendre les parties intérieures de ce corps propres à jouir de la vie, c'est à dire du mouvement qui la constitue, puisse être facilement opérée. (...) Il paroît que cela fut certain que la fécondation sexuelle, n'est autre chose qu'un acte qui établit une disposition particulière dans les parties intérieures du corpuscule gélatineux qui est fécondé, disposition sans laquelle l'individu ne pourrait recevoir la vie et en jouir. Il suffit pour cela qu'une vapeur subtile et pénétrante s'insinue dans la molécule gélatineuse qui est susceptible d'être fécondée¹⁴⁹ ».

¹⁴⁸ J.-C. DELAMÉTHÉRIE (ou De La Métherie), *Théorie de la terre*, *op. cit.*, pp. 181-183.

¹⁴⁹ Max VACHON, Georges ROUSSEAU et Yves LAISSUS, *Inédits de Lamarck: d'après les manuscrits conservés à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle de Paris*, Paris, Masson, 1972, p.147.

L'apparition de la vie nécessite donc la présence d'humidité (responsable d'un état gélatineux) et l'existence d'un mouvement organique.

Lamarck reprend la notion de dynamique organique en 1802, dans sa *Recherche sur l'organisation des corps vivans*¹⁵⁰ qui fournit la première exposition complète de sa théorie transformiste. Pour le naturaliste, la dynamique organique constitue l'essence même de la vie des corps organisés. Elle est responsable des transformations survenant aussi bien durant la vie de chaque être mais également au cours du développement et de la différenciation des multiples formes de vie. Donc le mouvement organique explique aussi bien le développement de l'organisation, mais également la multiplication des organes et des fonctions à remplir. Le phénomène intervient aussi dans la spécialisation : il restreint continuellement à certaines parties (les rendant « spécifiques ») des fonctions qui étaient auparavant communes à toutes les parties du corps. Le mouvement des fluides (cas particulier des mouvements organiques) est également responsable dans les parties souples du corps de la création de canaux et par la suite d'organes. Lamarck aura le souci par la suite dans sa *Philosophie zoologique*¹⁵¹ (1809) de donner des exemples : il ne manquera pas alors de recourir aux Radiaires comme il l'a fait pour expliquer l'origine de la vie et justifier une transformation des êtres vivants :

« Elle (la nature) en a probablement profité dans les radiaires, en établissant dans la cavité alimentaire de ces animaux, le centre d'activité de leur fluide essentiel. En effet, les fluides subtils, ambiants et expansifs, qui constituent la cause excitatrice des mouvements de ces animaux, pénétrant principalement dans leur cavité alimentaire, ont pour leurs expansions sans cesse renouvelées, surcomposé cette cavité, amené la forme rayonnante, tant interne qu'externe, de ces mêmes animaux, et sont, en outre, la cause des mouvements isochrones qu'on observe dans les radiaires molasses¹⁵²».

L'explication de la formation progressive du canal alimentaire est suivie d'une description de la spécialisation des systèmes de la génération : les espèces les plus simples peuvent se reproduire par simple division, puis apparaissent les organes spécialisés dans la reproduction.

¹⁵⁰ J.-B. LAMARCK, *Recherches sur l'organisation des corps vivans et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu...*, op. cit.

¹⁵¹ J.-B. LAMARCK, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, op. cit.

¹⁵² *Ibid.*, pp.156 -157.

Donc le modèle de la formation du canal alimentaire illustre le passage crucial de l'indifférenciation à la spécialisation organique.

Revenons aux mouvements des fluides : ils façonnent peu à peu l'organisation générale de chaque corps, ce que Lamarck justifie avec la forme en étoile des Radiaires. Celle-ci apparaît comme une forme particulière d'accélération des fluides internes :

« Dans les radiaires molasses qui viennent ensuite (des infusoires et des polypes), la nature ajoute un nouveau moyen pour accélérer un peu plus le mouvement des fluides propres de ces corps. Elle accroît l'étendue des organes de la digestion, en ramifiant singulièrement le canal alimentaire ; elle perfectionne un peu plus le fluide nourricier par l'influence d'un système respiratoire nouvellement établi ; et, à l'aide d'un mouvement constant et réglé, que les excitations du dehors produisent dans tout le corps de l'animal, elle hâte davantage le déplacement des fluides intérieurs¹⁵³».

L'organisation et la forme obtenues par l'influence du mouvement des fluides et par les circonstances de la nature qui y ont concourus, ont été conservées et transmises successivement par la génération. Lamarck extrapolera par la suite les principes généraux que lui ont révélés les Radiaires et expliquera ainsi la complexification de l'arbre de la vie. Il développera ses considérations sur l'usage et le défaut d'usage des organes et le rôle de l'habitude qui détermine l'adaptation de l'individu aux variations des circonstances de l'environnement ; usage et habitude qui agiraient en union avec le mouvement organique. Ce mouvement organique qui cause des modifications dans les tissus cellulaires explique donc la tendance à la complication des formes de la vie. A cela s'ajoutent des causes accidentelles modifiantes qui viennent expliquer les écarts, les sauts dans l'échelle des êtres.

Si l'étude des Radiaires médusaires a pu constituer un élément essentiel pour étayer la théorie transformiste de Lamarck, elle a également constitué à la fin de sa vie, un point de remise en cause. En effet, les premières ébauches du système nerveux semblaient apparaître chez les Radiaires sous la forme d'une « masse médullaire principale divisée en de nombreuses parties séparées¹⁵⁴ ». Cependant aucune trace du système nerveux n'était retrouvée chez les vers, que Lamarck avait placés entre les radiaires et les insectes. Ainsi

¹⁵³ J.-B. LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zool*, op. cit., pp.203-204

¹⁵⁴ J.-B. LAMARCK, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, op. cit., p.218.

Lamarck, conscient de cette difficulté remet en cause sa thèse d'un développement progressif des organes :

« Or, ce système nerveux très-imparfait, qu'on prétend avoir reconnu dans les radiaires, existe-t-il le même chez les vers ? C'est ce que j'ignore, et néanmoins ce que j'ai lieu de supposer, à moins que les vers ne soient un rameau de l'échelle animale, nouvellement commencé par des générations directes. Je ne sais seulement que, dans les animaux de la classe qui suit celle des vers, le système nerveux beaucoup plus avancé dans sa composition et ses développemens, se montre sans difficulté et sous une forme bien prononcée¹⁵⁵ ».

Lamarck, ne voulant pas renoncer à son échelle graduée de la complexité organique va proposer l'existence de différentes branches au commencement de chaque règne :

« En effet, dans différens points de la première moitié de l'échelle soit végétale, soit animale, au commencement même de certaines branches séparées de ces échelles, pourquoi la nature ne pourroit-elle donner lieu à des générations directes, et, selon les circonstances, établir dans ces différentes ébauches de corps vivans, certains systèmes particuliers d'organisation, différens de ceux que l'on observe aux points où l'échelle animale, et l'échelle végétale paroissent commencer ? N'est-il pas présumable, que de savans naturaliste l'on déjà pensé, que les vers intestinaux, qu'on ne trouve jamais ailleurs que dans le corps des autres animaux, y sont des générations directes de la nature¹⁵⁶ ».

C'est ainsi qu'il représente l'existence de deux séries séparées dans la formation des animaux (figure 7) :

¹⁵⁵ *Ibid.*, pp.218-219.

¹⁵⁶ *Ibid.*, p.88.

*ORDRE présumé de la formation des Animaux ,
offrant 2 séries séparées , subrameuses.*

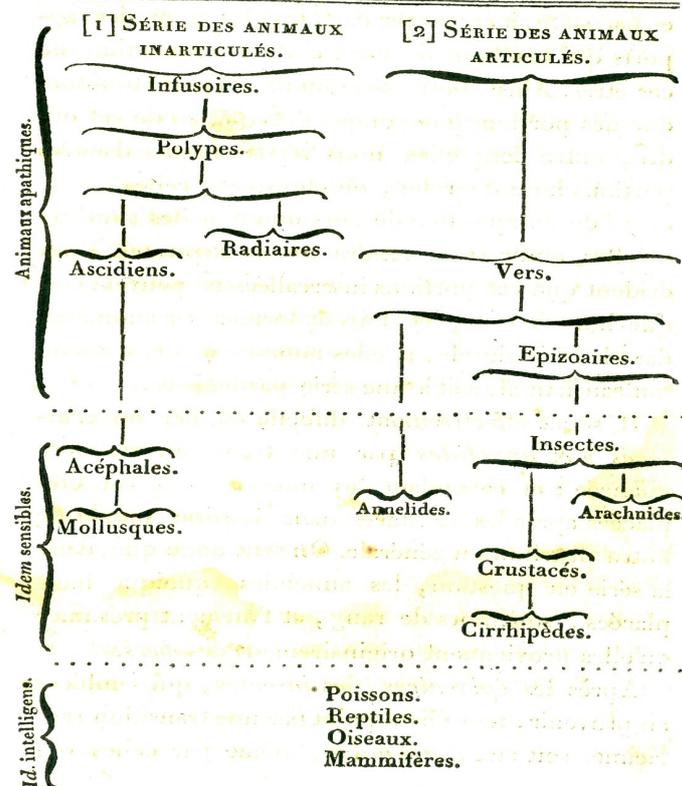


Figure 7 - Ordre présumé de la formation des animaux offrant deux séries séparées, subrameuse. Extrait de J.-B. Lamarck, (1835), *Histoire naturelle des animaux sans vertèbre*, p.113

Cependant cette explication ne satisfaisait pas l’auteur lui-même et, dans le troisième volume de son *Histoire naturelle*¹⁵⁷, il donne comme explication de ces « sauts » l’existence d’organismes intermédiaires encore inconnus :

« En effet, au lieu d’une nuance dans le progrès de la composition de l’organisation animale, on observe, en arrivant aux insectes, une espèce de saut assez considérable, en un mot, un avancement remarquable dans la composition et le perfectionnement de l’organisation, et l’on est autorisé à supposer qu’il existe des animaux inconnus qui remplissent le vide que nous rencontrons¹⁵⁸ ».

Lamarck n’aura pas le temps de compléter son étude biologique pour mettre en accord sa dynamique théorique des fluides organiques avec les faits observés tout au long de l’échelle

¹⁵⁷ J.-B. LAMARCK, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d’une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l’animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l’exposition des principes fondamentaux de la zool*, op. cit.

¹⁵⁸ *Ibid.*, p.246.

des êtres. L'existence des « sauts » constituera un argument pour ceux qui refusent l'existence d'une gradualité dans l'échelle des corps vivants et défendent l'existence d'une discontinuité dans le développement. Un des plus virulents opposants à Lamarck est alors Cuvier. Celui-ci, par ses dissections, constate l'existence de « dégradations » incontestables entre les organismes. En revanche, il nie qu'elles puissent se résumer à une série unique et naturelle des êtres vivants.

1.6. Bilan du rôle des méduses dans le développement de l'idée de série animale.

Dans l'exposé qui précède, nous avons pu voir l'importance de la recherche, marquée par l'autorité de Linné, de règles permettant la mise en place de systèmes de classification. Ceci a abouti à la nomenclature des genres et des espèces ainsi que la hiérarchie des unités supérieures au genre. Cependant, si pour la plupart des groupes d'animaux, des critères précis ont permis de définir les différentes classes, celle des zoophytes puis des radiaires possède encore des limites floues et mouvantes. En raison d'une part du faible nombre d'échantillons et d'autre part, de la difficulté de leur étude – difficulté de conservation et d'observation de leur structure interne- la connaissance des zoophytes devient une priorité pour certains zoologistes.

En parallèle, les naturalistes perçoivent bien qu'il existe des affinités entre les genres, ou du moins entre ceux du même règne, et un enchaînement graduel des formes de vie. Cette foi en la série animale est si importante qu'elle l'emporte sur les « systèmes et méthode » par exemple chez Bonnet et surtout Lamarck. Mais l'idée de série, définie d'un côté par une formule théorique - dérivée de la tradition aristotélicienne- et d'un autre côté par la multiplicité des observations entre les genres et entre les espèces, reste à être démontrée. De fait, dans la démonstration de l'existence d'une série, restent comme seuls arguments principaux les observations des transitions, comme par exemple les zoophytes. L'étude de ces derniers joue donc alors un rôle central en particulier pour ceux qui défendent cette idée de série.

En cette fin de XVIII^e siècle, le recours à l'anatomie comparée et à la dissection, constituera un progrès décisif dans la détermination de la plupart des classes et dans l'établissement des affinités entre elles.

L'anatomie comparée permettra de mettre en évidence des équivalences fonctionnelles entre les différentes organisations des animaux et de faire des liens entre eux. L'idée de série va alors s'effacer pour laisser place à l'établissement de liaisons entre les caractères.

Cette comparaison des caractères constituera une base commune aux théories et aux recherches des naturalistes de cette première partie du XIX^e siècle, mais également une contribution essentielle à l'élaboration d'une interprétation génétique du monde vivant. Cette dernière esquissée par Buffon sera développée effectivement par Lamarck dans sa théorie transformiste puis par Charles Darwin (1809-1882).

2. L'anatomie comparée et la création de l'embranchement des Radiés par Cuvier en 1812.

Comme beaucoup des scientifiques de son époque qui essayent de comprendre les « rapports » pouvant exister entre les êtres vivants, Cuvier est frappé dès le début de ses travaux par l'existence de « dégradations » des caractères semblant marquer le passage d'une classe à l'autre. A la différence de ses prédécesseurs, le savant s'attache à montrer ces dégradations non plus sur le plan morphologique mais au niveau de l'organisation des appareils fonctionnels. Cependant ses études d'anatomie comparée lui montrent rapidement qu'il existe des discordances entre les classes excluant la possibilité d'ordonner tous les êtres selon une progression régulière dans une série linéaire. Une telle prise de conscience, survenue pendant la première partie de la carrière de Cuvier, permet ensuite d'établir plusieurs embranchements, dont celui des Radiés. Termes ultimes de la dégradation de l'organisation fonctionnelle, les méduses qui commencent juste à révéler leur organisation interne, jouent un rôle clé dans la démonstration de Cuvier.

2.1. L'étude et la hiérarchisation des caractères physiologiques des méduses.

Comme indiqué figure 5, la classe des Zoophytes constitue une des six classes entre lesquelles Cuvier partage ce qu'il appelle les « animaux à sang blanc ». Le savant place dans ce groupe des Zoophytes : les hydres, les vorticelles, les méduses et les actinies.

Dans le *Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers*¹⁵⁹ publié en 1795, (première étude fondamentale de Cuvier sur la classification des Invertébrés), figure une description des zoophytes : « Les zoophytes sont les derniers des animaux, ceux qui n'ont ni cœur, ni vaisseaux, ni cerveau, ni nerfs ; ce ne sont, comme les plantes, que des agrégations de tubes ou de globules, contenant des fluides

¹⁵⁹ Georges CUVIER, « Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III », *Décad.philosophique*, 1795, tome V, pp. 385- 396.

maintenus dans un mouvement quelconque, par la succion et la transpiration¹⁶⁰ ». Notons que cette définition accorde une large place aux caractères négatifs. Il reste donc beaucoup à faire en anatomie pour caractériser positivement les zoophytes, comme en ont fait le vœu, A.-L. De Jussieu et Cuvier. En effet, ces scientifiques souhaitent trouver pour toutes les classes des caractères permettant de définir complètement l'organisation d'un animal. Mais les moyens d'investigation utilisables, telles que l'observation et la comparaison anatomique, ne permettent pas encore, en 1795, de définir les zoophytes de manière positive. En particulier, il est impossible de dégager des caractères précis dans leur organisation interne : l'ensemble des zoophytes est donc encore réduit à l'état de classe regroupant les organismes non regroupés ailleurs. Le seul caractère positif pouvant être dégagé est la description du mouvement qui les anime. Celui-ci ne semble pas faire appel à une « force vitale¹⁶¹ » mais relève d'un principe mécanique, similaire à celui qui existe chez les plantes. Par ailleurs, Cuvier indique la possibilité de couper les zoophytes « en portions qui peuvent chacune devenir un individu¹⁶² » et il souligne l'aptitude des animaux concernés à se multiplier aussi bien par « une division en rameaux¹⁶³ », que par les œufs.

Pour constituer, en 1795, sa classe des Zoophytes, à l'exemple de Jussieu en botanique, Cuvier se pose la question de la valeur relative des caractères qui président aux regroupements et il cherche à subordonner ces caractères pour définir en quelque sorte une approche quantitative de la taxonomie. Pour cela, il choisit d'évaluer l'importance des caractères en se fondant sur leur rôle physiologique.

De plus, Cuvier considère l'organisation d'un animal comme un ensemble d'appareils physiologiques dont la disposition dépend de leurs modalités de fonctionnement, c'est-à-dire des modes d'activité constituant le « genre de vie » de l'organisme. Pour dresser sa classification il va ainsi prendre d'abord en compte les appareils les plus essentiels à la vie, fournissant les caractères primaires donc définissant les groupes les plus étendus. Puis, Cuvier envisage les organes dotés d'une moindre influence pour définir les caractères

¹⁶⁰ *Ibid.*, p.394.

¹⁶¹ La force vitale pour Cuvier est caractérisée par un mouvement qui va permettre la vie isolée des organismes. Georges CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée, tome I*, Paris, Baudouin, 1800, p.7.

¹⁶² G. CUVIER, « Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III », art cit., p.394.

¹⁶³ *Ibid.*, p.394.

secondaires, lesquels caractérisent des groupes plus restreints inclus dans les précédents¹⁶⁴. Les caractères secondaires sont des « espèces de conséquences physiologiques » des caractères primaires qu'ils accompagnent donc nécessairement ¹⁶⁵ :

« Ici, comme dans le reste de la nature, cette conformité dans les organes primaires (existence d'un cœur, d'un système vasculaire complet et de branchies chez les mollusques) en entraîne une pareille dans la majorité des autres et nous allons exposer, à la suite de ce caractère central et essentiel, une infinité d'autres caractères qui ne sont sans doute que des résultats, des espèces de conséquences physiologiques du premier, quoique leur dépendance mutuelle ne nous paraisse pas toujours sensible. C'est ainsi que dans les mammifères, du seul caractère d'une génération vraiment vivipare, on en déduit une infinité d'autres propriétés : la lactation, la bilocularité du cœur, la chaleur du sang, les quatre pieds, l'existence de lèvres, la langue charnue, la nature des téguments, etc... connaissez seulement le caractère primaire d'un être, vous connaissez de suite presque tous ses caractères secondaires¹⁶⁶ ».

A partir de son principe de subordination des caractères, Cuvier répartit les Insectes et les « Vers » de Linné selon six classes. Il se base sur les fonctions physiologiques comme il a été précisé plus haut. La production de la vie est l'une des fonctions principales, mais les animaux inférieurs étant tous ovipares, le savant doit discriminer les organismes en considérant des fonctions qui permettent le maintien de la vie. C'est le système circulatoire qui fournit en conséquence le premier niveau de division. Il permet la distinction de trois groupes dans les Invertébrés : ceux qui ont un cœur et un système vasculaire complet (et possèdent des branchies), ceux dont l'appareil circulatoire est réduit à un simple vaisseau dorsal (et qui possèdent des trachées), et ceux qui sont dépourvus de cœur et de vaisseau dorsal (et ne possèdent aucun appareil respiratoire), groupe dans lequel il place les zoophytes. Comme on le voit, Cuvier associe la fonction respiratoire à la fonction circulatoire car pour lui, les deux fonctions coexistent. Ainsi, tous les animaux avec des branchies possèdent automatiquement un cœur car le fonctionnement des branchies nécessite un

¹⁶⁴ Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE et Georges CUVIER, « Mémoire sur une nouvelle division des Mammifères, et les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail. », *Magasin Encyclopédique*, 1795, vol. 1, pp. 169-190.

¹⁶⁵ Georges CUVIER, « Second Mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structure des Mollusques et de leur division en ordre, lu à la société d'Histoire Naturelle de Paris, le 11 prairial an troisième », *Journal des Sciences, des Lettres et des Arts*, 1795, vol. 2, pp. 433-449.

¹⁶⁶ *Ibid.*, p.434.

approvisionnement actif en sang. Dans la démonstration de Cuvier, chaque fonction dépend des autres et toutes conditionnent une harmonie anatomique. Il s'agit du principe de coexistence de Cuvier, lequel stipule que la connaissance d'une seule fonction animale permet de prédire le plan général de l'ensemble de l'organisme. De plus, comme structure et fonction sont liées, de la forme d'un organe on peut déduire la forme des autres organes. Ainsi un carnivore a un système digestif permettant de digérer ses proies mais aussi ses mâchoires sont d'une forme qui permettent de les dévorer, ses griffes de les saisir, ses dents d'en découper la chair, l'ensemble des organes permet la poursuite de la proie, l'acuité du regard de la voir au loin, etc...¹⁶⁷ Il s'agit du second principe de Cuvier, le principe de corrélation qui constituera la pierre angulaire de son travail¹⁶⁸.

En application de ces principes mais contrairement à ce qu'il a réalisé dans le cas des Vertébrés, chez lesquels il s'est limité à l'appareil circulatoire, Cuvier considère pour les Zoophytes un second caractère taxinomique : le système nerveux. Ceci le conduit à une division en trois groupes : les animaux possédant une masse nerveuse centrale avec des départs de nerfs dans toutes les directions, ceux possédant un cordon ventral parsemé de ganglions dans toute sa longueur et enfin ceux dépourvus de cerveau distinct ou de nerfs.

En combinant les caractères du système circulatoire et ceux du système nerveux (figure 8), Cuvier obtient six combinaisons de caractères (il devrait y en avoir neuf normalement mais sa loi de coexistence exclut certaines combinaisons comme l'absence de système circulatoire et la présence d'un cerveau central).

¹⁶⁷ Georges CUVIER, *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on établit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites. Tome premier, contenant le Discours préliminaire et la géographie minéralogique de*, Paris, Déterville, 1812, p.58.

¹⁶⁸ Pour connaître la portée de ce principe de corrélation voir E.S. RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, *op. cit.*, pp.35 et suivantes.

| <i>Type de système circulatoire</i> | <i>Type de système nerveux</i> | <i>Animaux avec les deux caractères</i> |
|-------------------------------------|-----------------------------------|---|
| 1 – Véritable cœur | Système nerveux centralisé | Mollusques |
| 2 - Véritable cœur | Cordon ventral avec des ganglions | Crustacés |
| 3 - Véritable cœur | Diffus | (impossible ?) |
| 4 – Simple vaisseau dorsal | Système nerveux centralisé | (impossible ?) |
| 5 - Simple vaisseau dorsal | Cordon ventral avec des ganglions | Insectes et vers |
| 6 - Simple vaisseau dorsal | Diffus | Echinodermes |
| 7 – Absence de système circulatoire | Système nerveux centralisé | (impossible ?) |
| 8 - Absence de système circulatoire | Cordon ventral avec des ganglions | (impossible ?) |
| 9 - Absence de système circulatoire | Diffus | Zoophytes |

Figure 8 - Répartition des classes des Invertébrés selon Cuvier en fonction des caractères de la circulation et de l'organisation du système nerveux. D'après Mary P. Winsor (1876), *Starfish, jellyfish and the order of life*, p.9.

Cuvier donne alors cette définition, encore plus physiologique des zoophytes :

« nous donnerons le nom de zoophytes aux animaux qui n'ont ni cœur ni cerveau, dans lesquels chaque point du corps paraît être pourvu de la faculté de sentir, et de recevoir immédiatement sa nutrition par les organes de la digestion, ou par son contact avec les matières nutritives¹⁶⁹ ».

En comparant les animaux concernés, Cuvier met rapidement en évidence qu'il existe « dans cette simplicité commune à tous », « des degrés différents¹⁷⁰ ». Il distingue ainsi les

¹⁶⁹ G. CUVIER, « Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III », art cit., p.394.

¹⁷⁰ Georges CUVIER, *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux.*, Paris, Baudouin, 1797, p. 365, pp.641-642.

Zoophytes « mous » (tels que les méduses) des Zoophytes possédant un support solide (tels que les madréporaires).

C'est sur les zoophytes mous que Cuvier va centrer son travail avec l'étude d'un type de méduse : le Rhizostome¹⁷¹. Pour approcher la structure interne de cet organisme, le savant utilise une injection particulière (figure 9), imaginée par André Marie Constant Duméril (1174-1860), laquelle consiste « à introduire du lait dans le système vasculaire et à le coaguler par le moyen du vinaigre ¹⁷²». Duméril utilise très souvent cette technique pour l'étude des vaisseaux comme par exemple dans l'observation des vaisseaux du péritoine des reptiles¹⁷³. Cuvier met en évidence, par ce procédé, une multitude d'ostioles présents sur les dentelures des huit feuillets constituant le « pédicule » (manubrium). A partir des ostioles s'ouvrent des canalicules tenant lieu de bouche et par lesquelles la méduse « suce le liquide qui la nourrit ». Cuvier décrit également l'organisation d'une cavité centrale (estomac que « l'on pourrait également nommé cœur ») située à la base du pédicule et à partir de laquelle rayonnent des vaisseaux « qui se rendent directement à toute la circonférence du chapeau, comme des rayons d'un cercle ». Observant le mouvement de la méduse, le naturaliste remarque que : « Quoique l'on n'y aperçoive aucune fibre musculaire, il jouit de la faculté de se contracter, de se dilater à volonté, en tout ou en partie¹⁷⁴ ».

¹⁷¹ Georges CUVIER, « Sur l'organisation de l'animal nommé méduse », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1799, vol. 49, pp. 436-440.

¹⁷² Georges CUVIER, « Mémoire sur l'organisation de quelques méduses », *Bulletin des Sciences, Société Philomathique, Paris*, 1800, p.69.

¹⁷³ André Marie Constant DUMÉRIL et Gabriel BIBRON, *Erpétologie générale*, Paris, Roret, 1839, vol.5, p.147.

¹⁷⁴ G. CUVIER, « Mémoire sur l'organisation de quelques méduses », art cit., p.437.



Figure 9 - Dessin du rhizostome injecté de lait coagulé de Cuvier, (1799), *Mémoire sur l'organisation de la méduse, lu à l'Institut, en Brumaire de l'an 8*, Journal de physique, tom. XLIX, p.468.

Cuvier tire de son étude un bilan de l'organisation fonctionnelle des méduses :

- 1°. Le suc nourricier pénètre dans l'organisme via une multitude d'ostioles et non par une bouche unique. Ce trait souligne la « ressemblance avec les plantes » ;
- 2°. Le suc nourricier va ensuite se déposer dans une grande cavité intérieure avant d'être redistribué par des vaisseaux. Cette « disposition ramène notre méduse vers les animaux ».
- 3°. Les vaisseaux conduisant le suc peuvent être considérés comme des « prolongements de la cavité intestinale, des espèces de coecums, alors la méduse

viendra se placer à cet égard entre les étoiles de mer et les polypes ; car dans les étoiles de mer l'estomac produit aussi des coecums disposés en rayons, mais qui flottent dans la cavité du corps, et ne font point avec elle une seule masse ; et dans le polype, l'estomac ne produit aucun coecum, mais il adhère et fait corps avec le reste de l'animal¹⁷⁵».

Cuvier émet également l'hypothèse que les vaisseaux n'appartiennent pas au système digestif, mais à l'appareil vasculaire : « Si on aime mieux regarder la cavité intérieure comme un cœur, et les vaisseaux qui en partent comme des artères, il faudra comparer les petits vaisseaux qui y conduisent à des veines ou à des vaisseaux lymphatiques ». Mais le savant abandonne cette proposition, car « dans l'échelle des êtres le cœur disparaît beaucoup plus rapidement ». Cette dernière citation révèle que Cuvier, dans ses premiers mémoires, semble adhérer à l'existence de dégradations presque insensibles de caractères unissant les familles naturelles. En l'occurrence, la dégradation ne se base plus sur l'analyse de caractères extérieurs comme celle conduite par les prédécesseurs de Cuvier mais sur des données d'anatomie descriptives et comparatives. Il est possible d'établir une hiérarchie des organismes qui résulte d'une simplification de plus en plus poussée des dispositifs fonctionnels allant de l'Homme aux Zoophytes. Pour autant, les animaux ne semblent pas s'ordonner selon une série progressive, continue et unique : tel est le point que Cuvier va essayer de démontrer, en considérant séparément chaque fonction.

En 1805, dans ses *Leçons d'anatomie comparée*, Cuvier reprend cette étude du système digestif. Mais, contrairement à sa démarche habituelle, il suit un ordre ascendant dans la présentation hiérarchique du système digestif : « les animaux où la nutrition se fait de la manière la plus simple, sont sans contredit les polypes » pour qui la nourriture se confond avec le corps. Puis, Cuvier passe aux méduses et aux rhizostomes, possédant « un estomac qui se divise en une multitude de canaux ». Ensuite viennent les Echinodermes dont l'intestin est « flottant dans une cavité intérieure » et qui manifestent un « premier commencement de la respiration », les Insectes qui possèdent « la même forme de l'intestin » et présentent des « organes sécrétoires situés hors du canal digestif », suivent les Crustacés qui possèdent « aussi des organes sécrétoires, mais ils ont de plus une absorption du chyle une fois préparé par la digestion, dans un système vasculaire, gouverné par un cœur musculeux » ...(...) De plus, ils montrent « l'existence particulière d'un organe respiratoire isolé ». Enfin, viennent les Mollusques avec « leur système de circulation et de respiration plus complets (...) et rien

¹⁷⁵ *Ibid.*, pp.439-440.

ne manque à leur nutrition pour égaler en complication celle des animaux vertébrés¹⁷⁶ », si ce n'est que les glandes extérieures sont moins nombreuses. L'ordre de perfection des classes ainsi exposé reflète la complication progressive des organes, permettant *in fine* un développement complet de la fonction.

Mais, dans le même temps, Cuvier se rend compte que dans une même classe - comme les zoophytes qui nous intéressent particulièrement ici- les grands appareils physiologiques comme le système digestif sont de complexité inégale. Pareille constatation s'oppose donc à la théorie de l'existence d'une série progressive unique et continue des êtres. Dans une lettre à son ami Pfaff, Cuvier critique d'ailleurs de manière très argumentée l'expression de « grande chaîne des êtres » :

« Si cette chaîne existe réellement, elle doit évidemment reposer sur la totalité des propriétés d'un corps et non pas seulement sur telle ou telle propriété. Ou, il faut admettre (ce que je crois s'accorderait mieux avec l'expérience) autant de chaînes différentes qu'il y a de sortes distinctes de propriétés ou de fonctions dans une chose, par exemple une chaîne avec laquelle concorde la chaîne de la génération ? » (C'est-à-dire, semble-t-il : quel est le système d'organes dont les « rapports » pourront être regardés comme indiquant l'aptitude des êtres à se reproduire en commun, comme le font ceux d'une même espèce, ou une parenté de même ordre ?)¹⁷⁷. »

Telle classe peut donc apparaître supérieure ou inférieure à une autre selon l'organe que l'on considère, ainsi :

« Quelques genres de vers présentent un système nerveux très distinct, et organisés à peu près comme celui des crustacés et des insectes ; mais il y en a d'autres dans lesquels cette partie devient si obscure qu'on a peine à en reconnaître l'existence. Aussi cette classe des vers, qui, par rapport aux organes de la circulation, s'élève dans plusieurs de ses genres au dessus même de la plupart des insectes, s'abaisse-t-elle presque au niveau des zoophytes, par rapport aux organes des sens¹⁷⁸ », les Zoophytes

¹⁷⁶ Georges CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée: la première partie des organes de la digestion*, Paris, Crochard, Fantin, 1805, vol.3, pp.8-10.

¹⁷⁷ Wilhelm Friedrich Georg BEHN, *George Cuvier's Briefe an C.H. Pfaff aus den Jahren 1788 bis 1792, naturhistorischen, politischen und literarischen Inhalts- Nebst einer biographischen Notiz über G. Cuvier*, Kiel, Schwerts'sche Buchhandlung, 1845, pp. 208-209.

¹⁷⁸ Georges CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée. Tome II*, Paris, Baudouin, 1800, p. 353.

faisant partie des animaux « dans lesquels on n'a point encore reconnu de système nerveux distinct ¹⁷⁹».

Donc, chaque fonction varie d'une espèce à l'autre et aucune observation ne montre l'existence dans chaque classe de variations dirigées dans un sens unique qui permettraient alors de reconstituer une seule chaîne des êtres en abolissant les cloisons séparant les classes.

Car :

« d'une part les organes ne suivent pas tous le même ordre de dégradation : tel est à son plus haut degré de perfection dans une espèce, et tel autre l'est dans une espèce toute différente, de manière que si l'on voulait ranger les espèces d'après chaque organe considéré en particulier, il y aurait autant de séries à former que l'on aurait pris d'organes régulateurs, et que, pour faire une échelle générale de perfection, il faudrait calculer l'effet résultant de chaque combinaison ; ce qui n'est presque pas possible¹⁸⁰ ».

En conclusion, après avoir étudié durant la première partie de sa carrière, les dégradations des appareils d'un groupe d'organismes à l'autre, Cuvier montre que cette dégradation ne suit pas une ligne unique, s'opposant ainsi à la pensée de Lamarck, qui soutenait l'existence d'animaux intermédiaires. L'Anatomie comparée développée par Cuvier a permis d'identifier les êtres vivants par quelques parties¹⁸¹. En effet, le genre de vie qui définit les différences observables entre les êtres vivants peut se manifester dans une infinité de différences internes à l'organisation, qui peuvent être considérées comme autant de caractères distincts. La conséquence est l'abandon du modèle linéaire de la chaîne des êtres au profit d'une pluralité de plans structuraux autour desquels vont se regrouper les différentes espèces. Ces différents plans d'organisation définissant les différents embranchements. Il existe donc des lacunes entre des séries continues caractérisées par une organisation spécifique. La continuité est alors définie « par un ordre de ressemblance propre à chaque catégorie¹⁸²».

¹⁷⁹ *Ibid.*, p.359.

¹⁸⁰ G. CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée, tome 1, op. cit.*, pp. 59-60.

¹⁸¹ Bernard BALAN, *L'ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXe siècle*, Paris, Vrin, 1979, p.161.

¹⁸² *Ibid.*, p.52.

2.2. La création de l'embranchement des Radiés par Cuvier (1812).

Dans la seconde partie de la carrière de Cuvier, au fur et à mesure que les classes se définissent de manière positive, il semble que ces divisions taxinomiques, que l'on avait essayé de séparer en fonction de certains critères et de regrouper selon d'autres, tendent à se réarranger spontanément pour former des regroupements nouveaux : les embranchements. Ceci amène Cuvier à concevoir un niveau supplémentaire de division situé entre le règne et les classes : l'embranchement. On peut suivre le raisonnement de Cuvier dans son article « Animal » du *Dictionnaire des Sciences Naturelles* de 1800¹⁸³, qui recense les différents niveaux de gradations des facultés. Le savant passe ainsi « des éponges », aux « monades », aux « polypes », aux « radiaires, ou orties de mer, (qui) ressemblent aux polypes par la forme et par la mollesse, et (qui) ont de plus quelques ramifications intérieures du canal intestinal », puis aux Echinodermes. Après ces derniers « disparaît la forme étoilée où les parties semblables se rapportent à un centre, et qui est commune aux plantes et aux animaux zoophytes, pour faire place à la forme symétrique, où les parties semblables sont disposés le long d'une ligne ou d'un axe ». Cette « forme étoilée » crée un « nouveau rapprochement ¹⁸⁴» à faire entre les classes la possédant. Réciproquement, la symétrie radiée creuse certaines différences incitant ainsi à faire de nouveaux regroupements. D'où la nécessité d'opérer une réforme de la classification. Celle-ci est réalisée par Cuvier en 1812, dans un mémoire très court intitulé *Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal*¹⁸⁵. Dans le premier temps de son écrit, il va distinguer :

« Quatre formes principales, quatre plans généraux, d'après lesquels tous les animaux semblent avoir été modelés, et dont les divisions ultérieures, de quelques noms que les naturalistes les aient décorées, ne sont que des modifications assez légères fondées sur le développement ou sur l'addition de quelques parties mais qui ne changent rien à l'essence du plan¹⁸⁶ » : Vertébrés, Mollusques, Articulés et Radiés.

¹⁸³ Professeurs du MUSEUM, « Article animal » dans *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, Paris, LEVRAULT, SCHOELL ET CIE, 1804, p. 168.

¹⁸⁴ G. CUVIER, « Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal », art cit.

¹⁸⁵ *Ibid.*

¹⁸⁶ *Ibid.*, p.76.

Les trois premiers ensembles possèdent une symétrie bilatérale et le dernier une symétrie radiale. Cuvier crée ainsi l'embranchement des Radiés ou Radiata en 1812, selon des critères qui ne dépendent pas de la fonction mais de la symétrie du corps, et donc de données liées à la morphologie. Cuvier devient un morphologiste, mais il n'évoque que discrètement son nouveau critère de classification. Il propose simplement de nommer Radiés les animaux rayonnés « parce que leurs organes, tant animaux que vitaux, sont presque toujours disposés autour d'un centre comme les rayons d'un cercle »¹⁸⁷. Ce nouvel embranchement correspond aux anciens zoophytes inclut non seulement les méduses mais aussi d'autres organismes comme les holothuries, les siponcles, et le plus grand nombre des vers intestinaux.

Il faut remarquer ici que l'organisation du système nerveux ne domine pas dans la définition des Radiés, alors que Cuvier avait décidé d'en faire l'un des fondements de l'embranchement. En effet, le système nerveux ne peut pas être considéré comme caractère positif chez les Radiés : « lorsque ces animaux ont un système nerveux apparent, il est aussi disposé en rayons ; mais le plus souvent on ne leur aperçoit rien qui ressemble à des nerfs ; et l'on doit croire que leur matière médullaire, s'ils en ont, est confondue avec tout le reste de leur masse¹⁸⁸ ». Cuvier décide alors de faire référence à la seule symétrie, même si ceci l'amène à réinterpréter certains organismes possédant une symétrie bilatérale, comme les Holothuries, les siponcles ou les vers intestinaux « qui bien qu'ayant une disposition sur deux lignes doivent être considérés comme rayonnés quand ce sont des organes qui se trouvent uniques dans les trois grands embranchements symétriques¹⁸⁹ ». En 1812, le quatrième embranchement que forment les Radiés comporte quatre classes (figure 10) et les méduses sont comprises dans la classe des polypes.

¹⁸⁷ *Ibid.*, pp.81-82.

¹⁸⁸ *Ibid.*, p.82.

¹⁸⁹ *Ibid.*, p.82.

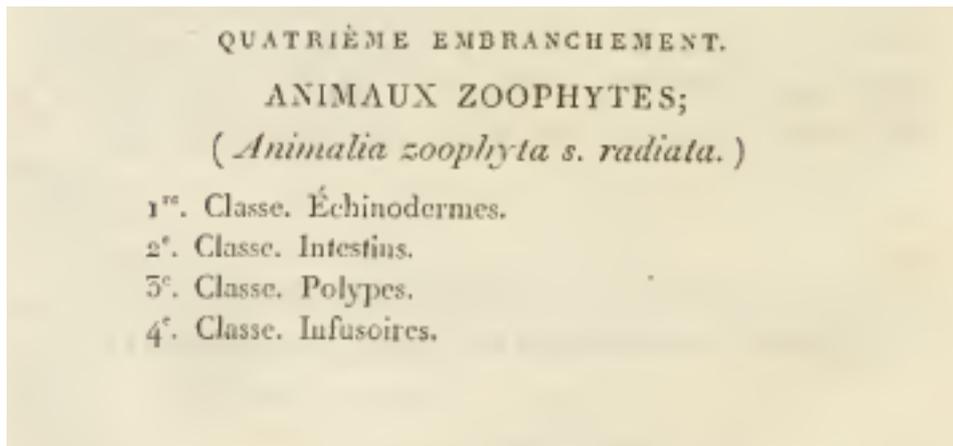


Figure 10 - Le quatrième embranchement défini par Cuvier : les animaux zoophytes ou Radiata. G. Cuvier (1812), *Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal*.

Ce n'est que dans un deuxième temps, après l'établissement des embranchements, que Cuvier tente d'expliquer de manière fonctionnelle ces nouveaux regroupements. Il désigne alors le système nerveux comme prédominant dans l'exercice de la vie animale donc devant être pris en compte comme critère taxinomique fondamental.

La nouvelle classification qui en résulte constitue donc une application directe du principe de corrélation fonctionnelle de Cuvier. Chaque embranchement est construit selon un plan d'organisation unique (c'est-à-dire une disposition générale des parties), ne présentant aucune ressemblance avec les plans des autres embranchements. Cependant il est possible de distinguer dans chaque embranchement, une progression des différences d'organisation des êtres. Par exemple chez les Radiés :

« En général, c'est dans cet embranchement que s'observe la disparition, la fusion graduée et successive de tous les organes dans la masse générale. Les échinodermes ont encore un système de vaisseaux clos qui semble avoir rapport à la circulation, et des organes distincts de respiration. Dans les méduses on voit des vaisseaux qui se ramifient dans les bords du limbe, et où sans doute il se fait encore une sorte de respiration. Une partie des polypes et des infusoires a encore des intestins visibles ; ce n'est que dans les polypes à bras et dans les derniers infusoires que tout se réduit à une pulpe homogène¹⁹⁰».

On assiste donc au sein du quatrième embranchement, à une disparition progressive des organes qui tendent à fusionner pour constituer une « masse » organique. De ce fait, Cuvier

¹⁹⁰ G. CUVIER, « Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal », art cit., p. 83.

se trouve confronté à la difficulté de définir l'embranchement concerné grâce à un système physiologique dominant puisque « tout est réduit à une pâte homogène¹⁹¹ ».

Dans le *Règne animal* de 1817, l'embranchement des Radiés est composé cette fois de cinq classes : les Echinodermes, les Vers, les Acalèphes, les Polypes et les Infusoires. Cuvier sépare donc les méduses des polypes, à l'exemple de ce que Lamarck avait proposé, et les place dans la classe des Acalèphes.

La création par Cuvier des embranchements constitue dans un certain sens, une réaction à la théorie transformiste de Lamarck, défendant la continuité de la série. Pourtant, c'est bien Lamarck qui introduit le terme de Radiaires mais avec l'objectif de montrer une gradation dans la série animale. Si pour Lamarck, les Radiaires sont dignes de bénéficier d'une étude particulière car ils éclairent l'origine de la vie, pour Cuvier, ils ne montrent aucun caractère physiologique capable de les définir positivement, donc ils affaiblissent son programme d'anatomie comparée. La plupart des scientifiques, à l'exception de rares auteurs tels que Lorenz Oken ¹⁹² (1779-1851) en Allemagne ou Lamarck, acceptent pourtant les embranchements créés par Cuvier. Mais l'embranchement des Radiaires reste le plus « faible » des embranchements pour deux raisons : les êtres qu'il regroupe sont d'une simplicité extrême, et ils possèdent des caractères de symétrie spécifiques retrouvés dans aucun des autres embranchements du règne animal.

2.3. La précision de l'embranchement des Radiés par Baer (1826).

Parmi ceux qui ont essayés d'étudier, pendant cette période, les animaux rayonnés afin de donner plus de précision à leur définition, figure l'Allemand Karl Ernst von Baer (1792-1876). Baer est d'accord avec la classification en quatre embranchements de Cuvier, mais dans un article de 1826, il dénonce la méthode employée, en particulier le fait que les animaux possédant une organisation très simple soient regroupés dans le même embranchement que les rayonnés (sorte d'embranchement « débarras ») sans pour autant

¹⁹¹ *Ibid.*, p. 88.

¹⁹² Lorenz Oken publie en 1817, dans un article dans la revue *Isis* (Lorenz OKEN, « Cuviers und Okens Zoologien neben einander gestellt. », *Isis*, 1817, p. 1145-1186.) la traduction de l'article écrit par Cuvier en 1812 sur les *Nouveaux rapprochements à faire*. Dans la préface de cet article, Oken revient sur la méthode utilisée par Cuvier qui ignore la symétrie entre les différents groupes créés par la classification (une division peut avoir seulement un ou deux membres alors qu'un autre groupe issu de ces divisions peut en contenir une centaine) et critique le fait que les scientifiques français n'aient pas tenu compte du système défendu par la Naturphilosophie allemande.

qu'ils soient pourvus de la symétrie radiée (comme par exemple les infusoires et les vers parasites ou entozoaires)¹⁹³.

Baer reproche aux naturalistes - en l'occurrence plus particulièrement à Cuvier -, de ne pas avoir distingué l'organisation d'un animal - c'est-à-dire la disposition de ses organes-, de son degré de simplicité - donc du degré de différenciation de ses fonctions en organes -. Il cite par exemple le cas des vers parasites, dont la structure simplifiée est à mettre en relation avec leur mode de vie et non avec leur appartenance à une classe naturelle caractérisée par la faible différenciation des fonctions en organes. Pour autant Baer reconnaît quatre types généraux de structure anatomique :

- les Articulés,
- les Radiés,
- les Mollusques,
- les Vertébrés.

Le premier type est défini par une dimension longitudinale dominante et regroupe non seulement les Articulés de Cuvier, mais aussi les entozoaires et les infusoires. Le deuxième type, celui des Radiés, est caractérisé par la dimension plane : il n'existe aucune différence entre l'avant et l'arrière, la gauche et la droite. On ne peut distinguer que le haut et le bas. Le sens de leur circulation et de leur digestion va du centre vers la périphérie et des répétitions de certaines parties s'observent au centre de l'animal. Baer souligne que cette organisation des Radiés induit un niveau limité de perfection, car le système nerveux étant disposé en couronne autour d'un tube central, il ne peut se concentrer.

Enfin, les Mollusques se caractérisent par l'absence de symétrie de leurs organes et des cavités de leur corps ainsi qu'une concentration du système nerveux sous la forme de ganglions. Dans son article de 1826¹⁹⁴, Baer ne précise pas les caractéristiques des Vertébrés. Il indique l'existence de rares formes « transitionnelles » entre les types et il rejette, en accord avec Cuvier, l'existence de lien direct entre les embranchements¹⁹⁵. Comme exemple de formes « transitionnelles » rares, Baer cite l'exemple de certaines méduses que l'on nomme les physales. Bien qu'elles ne possèdent pas de symétrie radiée, elles sont classées dans le

¹⁹³ Karl Ernst von BAER, « Beitrage zur Kenntniss der niedern Thiere », *Nova Acta Acad. Caesar Leop.-Carol.*, 1826, 13:2, pp. 525-772.

¹⁹⁴ *Ibid.*

¹⁹⁵ Ludwig STIEDA, *Karl Ernst von Baer: eine biographische Skizze*, Braunschweig, F. Vieweg, 1878, pp.278-279.

groupe des animaux rayonnés et constitue de ce fait des intermédiaires entre les Radiés et les Mollusques.

Baer associe à chacun de ses quatre embranchements, quatre modes distincts de développement ¹⁹⁶:

- periferisch (=Radiata): le développement est omnidirectionnel à partir d'un point central;
- massiv (=Mollusca): le développement des organes s'effectue à l'intérieur d'un fourreau;
- longitudinal (= Articulata) : le développement est bipolaire, avec une symétrie bilatérale;
- doppelt symmetrisch (= Vertebrata) : le développement se fait selon une symétrie bilatérale et les organes sont associés par paires, l'un à droite et l'autre à gauche.

Grâce à l'embryologie, Baer confirme ce que Cuvier avait souligné en s'appuyant sur la morphologie et l'anatomie comparée : l'absence d'échelle continue, ascendante et progressive entre tous les êtres. Il s'oppose ainsi à la théorie du parallélisme de Johann Friedrich Meckel von Helmsbach (1781-1833) et Etienne Renaud Augustin Serres (1786-1868), pour qui l'embryon adopte successivement les formes des différents degrés de la vie ; les stades du développement embryonnaire d'un animal supérieur reflètent les états adultes des organismes inférieurs. Pour Baer, au contraire, le développement de chaque embryon se réalise de manière divergente, de telle sorte que les premières caractéristiques apparaissant sont celles du type, suivies de celles de la classe, et ainsi de suite jusqu'aux stades de l'espèce et de l'individu. L'embryologie semble donc capable de guider le choix des caractères taxonomiques, car la lecture du processus de développement donne le sens de la subordination des caractères. Ces arguments vont permettre de définir avec davantage de précision les quatre grands embranchements de Cuvier, ne faisant plus reposer leur détermination sur les seuls caractères négatifs.

A la même époque, dans les années 1820 et 1830, alors que se développe l'idée de type morphologique, (en particulier chez les Radiés), certains scientifiques soutiennent l'existence d'un seul plan d'organisation dans tout le règne animal. Cette idée d'unité de plan est déjà très présente dans les travaux de l'école allemande de la Naturphilosophie. Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), qui en fait partie, cherchera à démontrer, dès 1795, cette unité à

¹⁹⁶ Karl Ernst von BAER, *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und reflexion.*, Erster The., Königsberg, 1828, pp. 258-259.

partir d'observations diverses. Son but est de découvrir dans les parties organiques un plan général constant, un plan dans lequel tous les animaux seraient représentés¹⁹⁷. Même s'il ne l'énonce pas avec autant de clarté que le fera plus tard Etienne Geoffroy Saint Hilaire dans son « principe de connexion », Goethe soupçonne l'existence d'homologies des parties entre les organismes. L'homologie d'une partie est déterminée grâce sa position par rapport aux autres parties. Mais pour Goethe, cette homologie ne s'arrête pas seulement à la position des parties, c'est-à-dire à la morphologie. Le savant lui associe également la fonction que l'organe exécute pour le fonctionnement de l'ensemble de l'organisme : « Nous devons prendre en considération non seulement les relations spatiales des parties, mais également leur influence vitale réciproque, leur dépendance et l'action de l'une sur l'autre ¹⁹⁸». Ce plan type s'étendrait à l'ensemble du règne, y compris les animaux inférieurs.

La conception selon laquelle la nature aurait formé tous les êtres vivants selon un seul plan, est relayée en France par Geoffroy Saint-Hilaire. Ce dernier défend cette idée contre l'opinion dominante à l'époque, celle de Cuvier qui réfute l'existence d'un plan unique. La controverse entre les deux hommes atteindra son point culminant avec l'ardent débat devant l'Académie des Science, en 1830¹⁹⁹.

2.4. Le débat de Cuvier et de Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de plan de composition (1830).

Le débat concernant l'unité de plan et de composition du règne animal est essentiel. En effet, il montre l'opposition entre deux types d'esprit et deux conceptions de la science qui apparaît dès 1795 et culmine en 1830: d'une part Cuvier, fondateur de l'anatomie comparée, qui met au premier plan l'étude de la fonction sur laquelle il base sa loi de corrélation des organes et ainsi rejette l'existence d'un plan unique d'organisation des êtres vivants; d'autre part, Geoffroy Saint-Hilaire, morphologiste influencé par la loi de continuité de Charles Bonnet et proche des philosophes de la Nature si présents en Allemagne, qui soutient l'existence d'un plan unique en considérant les connexions liant les différentes parties d'un organisme. L'objectif de notre travail n'est pas de revenir sur le détail de ce débat, comme a pu le faire

¹⁹⁷ Johann Wolfgang von GOETHE, « Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie », *Weimarer Ausgabe, Weimar*, 1795.

¹⁹⁸Johann Wolfgang von GOETHE, « Vorträge, über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie », *Sämtliche Werke*, 1796, vol. 12, pp. 195-225.

¹⁹⁹ T.A. APPEL, *The Cuvier-Geoffroy Debate. french Biology in the Decades before Darwin.*, op. cit.

Toby A. Appel dans son ouvrage *The Cuvier – Geoffroy Debate*, mais d'envisager les conséquences qu'a pu avoir cette apparition de l'idée de l'existence d'un seul plan d'organisation sur la classification des Radiés et donc des méduses.

L'idée de plan unique apparaît chez Geoffroy Saint-Hilaire dès 1795, mais s'exprime très clairement et fortement dans sa *Philosophie anatomique*²⁰⁰ de 1818. Cet ouvrage contient, outre un important discours préliminaire et l'introduction, cinq mémoires qui traitent des os en relation avec l'appareil respiratoire chez les poissons et cherchent à établir l'homologie entre ces derniers et ceux des vertébrés respirant dans l'air. Avec cet exemple, Geoffroy Saint-Hilaire cherche à démontrer « qu'il n'est aucune partie de la charpente osseuse des poissons qui ne retrouve ses analogues dans les autres animaux vertébrés²⁰¹ ». Sa question préliminaire est très claire « L'organisation des animaux vertébrés peut-elle être ramenée à un type uniforme ? ²⁰² ». Pour répondre, Geoffroy Saint-Hilaire va poser un principe qu'il explicite, le principe de connexion : « Or il est évident que la seule généralité à appliquer dans l'espèce est donnée par la position, les relations et les dépendances des parties, c'est à dire, par ce que j'embrasse et ce que je désigne sous le nom de connexions²⁰³ ». Par exemple le troisième segment du membre antérieur, appelé la main chez l'Homme, est tout comme ses homologues chez d'autres espèces (la nageoire, l'aile...) et peut toujours être reconnu par l'existence de ses connexions avec les autres parties du membre. Ainsi, le principe de connexion, qui confère la qualité de position fixe, sert de guidage pour l'identification d'un organe ayant subi des transformations fonctionnelles, car un « organe est plutôt altéré, atrophié, anéanti, que transposé²⁰⁴ ». Ce principe permet de confirmer une autre conception fondamentale, la théorie des analogues, selon laquelle on retrouve le même matériel ou les mêmes unités de construction chez chaque vertébré, donc une unité de composition organique. Ceci amène alors Geoffroy Saint-Hilaire à définir un type idéal abstrait pour toutes les structures, qui correspond au maximum de leur développement et de leur potentialité. Dans la suite de sa *Philosophie anatomique*, Geoffroy Saint-Hilaire essaie

²⁰⁰ Etienne GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, *Philosophie anatomique*, PARIS, Librairie de l'académie Royale de médecine, et du collège des Chirurgies de Londres, 1818, 517 p.

²⁰¹ *Ibid.*, p.1.

²⁰² *Ibid.*, p.XV.

²⁰³ *Ibid.*, p. XXV.

²⁰⁴ *Ibid.*, p. XXX.

d'appliquer ces principes à la comparaison difficile du squelette de poisson avec celui des vertébrés supérieurs. Il établit ainsi une unité de composition des vertébrés, laquelle ne semble pas aussi originale que ce qu'il annonce car en 1812²⁰⁵, Cuvier avait défini un plan vertébré en décrivant la création de ses quatre embranchements : « De la manière dont les propositions relatives à chaque organe se groupaient toujours, j'ai conclu qu'il existe, parmi les animaux, quatre formes principales dont la première est celle que nous connaissons sous le nom d'animaux vertébrés ²⁰⁶». Jusque-là, rien n'oppose vraiment les deux hommes dans leurs conceptions. Mais dès 1820, Geoffroy Saint-Hilaire va plus loin dans sa recherche d'unité et annonce que la structure des insectes et des crustacés pourraient être également ramenée au type vertébré. Ce rapprochement est basé sur l'idée que chaque segment squelettique des Articulés est une vertèbre. Geoffroy Saint-Hilaire propose alors de remplacer les quatre embranchements de Cuvier par les suivants :

Vertebrata (Cuvier) → Hauts-Vertébrés.

Articulata (Cuvier) → Dermo-Vertébrés.

Mollusca (Cuvier) → Mollusques.

Radiata (Cuvier) → Rayonnés.

Dans le cas des Hauts-Vertébrés, la vertèbre est interne, alors qu'elle est externe dans le cas des Dermo-Vertébrés. Quant aux appendices des Articulés, ils correspondent aux côtes. Dans son article de 1820 sur l'organisation des insectes²⁰⁷, Geoffroy étend sa comparaison avec les vertébrés aux organes internes et à chaque pièce du squelette des insectes. Lors de son exposé devant l'Académie des sciences du 7 février 1820, Geoffroy Saint-Hilaire rencontre de vives oppositions et il doit cesser d'employer le mot de vertèbre pour désigner les anneaux - les pièces tégumentaires - du corps des insectes. A cette époque, Cuvier ne prend pas part aux discussions et, ceci malgré les sollicitations insistantes de Geoffroy Saint-Hilaire, qui lui demande expressément de prendre position sur ce sujet. Cuvier ne reconnaissait aucun caractère scientifique aux affirmations de Geoffroy Saint-Hilaire et il ne tenait donc pas à entrer dans le débat. Mais en 1830, un événement va faire éclater la controverse : deux jeunes naturalistes, Pierre-Stanislas Meyranx (1790-1832) et Laurencet (?), présentent devant

²⁰⁵ Jean PIVETEAU, « Le débat entre Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de plan et de composition », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1950, vol. 3, pp. 343-363.

²⁰⁶ *Ibid.*, pp.347-348.

²⁰⁷ Etienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE, « Mémoire sur l'organisation des insectes: troisième mémoire, sur une colonne vertébrale et ses côtes dans les insectes apiropodes (lu à l'Académie des Sciences le 12 février 1820) », *Journal complémentaire des sciences médicales*, 1820, vol. 6, pp. 138-168.

l'Académie des Sciences un mémoire intitulé : *Quelques considérations sur l'organisation des Mollusques*. Dans ce travail, les deux auteurs montrent qu'en orientant convenablement un mollusque céphalopode, on retrouve une disposition des organes proche de celle des vertébrés. Ils en concluent que le céphalopode est comme un vertébré dont le tronc serait replié sur lui-même en arrière, de manière à ramener le bassin vers la nuque. Geoffroy Saint-Hilaire et Pierre André Latreille (1762-1833) sont chargés de rédiger un rapport sur ce travail, qui sera lu à l'Académie le 13 février 1830. Geoffroy Saint-Hilaire voit dans cette étude une nouvelle démonstration de ses principes étendus aux mollusques. Il lui apparaît alors désormais impossible d'échapper aux conséquences de l'unité de composition. Cuvier répond aux affirmations de Geoffroy Saint-Hilaire sous la forme d'une communication présentée le 22 février 1830 et intitulée : *Considérations sur les mollusques et en particulier les céphalopodes*. Dans un premier temps, Cuvier revient sur le sens des mots : « unité de composition » et « unité de plan » et souligne que l'unité de composition ne peut pas signifier identité mais seulement ressemblance et analogie. Ensuite se succèdent les réfutations, chacune des deux parties revenant sur les exemples et les arguments exposés par le camp adverse²⁰⁸. D'un commun accord, après la séance du 5 avril 1830, Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire décident de mettre fin à la controverse. Les analyses des conséquences de ce débat ont été nombreuses. Dans le cadre de notre étude, seule une question essentielle nous importe : la ressemblance existant entre les Vertébrés peut-elle être étendue aux autres embranchements et en particulier aux Radiés ? Autrement dit, doit-on considérer qu'il existe un seul plan ou quatre différents ? Derrière cette question se profile l'ancien concept d'échelle des êtres.

L'idée selon laquelle il existe un type morphologique unique chez les Rayonnés semble bien constituer le prolongement du travail morphologique de Geoffroy Saint-Hilaire sur les Articulés et les Vertébrés. Mais l'application de ce principe n'est pas une tâche simple à réaliser dans le cas des Rayonnés, dont font partie les méduses. Le taxon concerné inclut en effet des organismes dépourvus de structure rayonnée mais, que l'on ne peut exclure et que l'on est incapable de rapprocher d'autres embranchements, en raison d'une connaissance insuffisante de leur anatomie. Par ailleurs, l'appréhension du type radié semble nécessiter un délicat travail de dissection afin de révéler leur organisation interne. Contrairement aux autres groupes dans lesquels les organes responsables des différentes fonctions semblent bien identifiés, les Radiés laissent à peine entrevoir l'organisation de canaux pouvant être reliée aux fonctions de digestion et de circulation. Les organes de la reproduction n'ont pas été

²⁰⁸ Pour le détail de ces différents échanges voir T.A. APPEL, *The Cuvier-Geoffroy Debate. french Biology in the Decades before Darwin.*, *op. cit.*

encore identifiés. De telles lacunes anatomiques ont été interprétées par les scientifiques comme témoignant d'une diffusion des fonctions dans l'ensemble de la masse des organismes, donc résultant d'une absence de perfectionnement. Pourtant, des études plus précises conduites dans les années 1830-1840, vont révéler des structures anatomiques différenciées au sein des masses « gélatineuses » des méduses.

3. La découverte de l'organisation interne des méduses et le rejet de leur simplicité.

Cuvier lui-même déclare très souvent que le but d'une classification naturelle est de pouvoir donner une définition positive de tous les membres d'un même groupe, c'est-à-dire de trouver des caractères exclusifs et permettant un regroupement.

Pourtant comme on l'a vu précédemment, les Radiés forment de « reliquats » laissés en déshérence après la formation des autres embranchements. Afin d'ordonner ce chaos, de lui fournir une cohérence, une légitimité taxinomique, la recherche de caractères positifs est donc essentielle. Cuvier a bien tenté en 1799, l'étude de l'anatomie d'une méduse, le Rhizostome²⁰⁹, grâce à l'injection de lait coagulant dans le système vasculaire. Il a pu alors identifier la présence d'ostioles, tenant lieu de « bouche » et reliés à des canalicules ainsi qu'à une cavité centrale identifiée comme un estomac. C'est pourquoi le savant crée le nom de Rhizostome, littéralement « qui a une bouche comme des ramifications de racine ». En l'absence d'utilisation du microscope, il ne peut observer de muscles ou de nerfs. Les résultats de cette dissection, vont cependant permettre à Cuvier de souligner la simplicité de l'organisation des méduses et la proximité de ces organismes, alors classés dans les zoophytes, avec les plantes.

Cependant, au tout début du XIX^e siècle, entre 1800 et 1810, deux voyageurs naturalistes, François Péron (1775-1810) et Charles-Alexandre Lesueur (1778-1846) réalisent sur les méduses une série d'observations révélant une organisation plus complexe que celle postulée par Cuvier et Geoffroy. Ils montrent l'existence d'un appareil digestif, de gonades et de bandes musculaires. Ces deux savants multiplient par deux le nombre d'échantillons de méduses observées. L'établissement de cette vaste collection de cent- vingt- deux espèces, étape indispensable, permet de réaliser la première tentative de classification des méduses. Il s'agit de la première monographie sur les méduses permettant de classer les méduses sur des critères fondamentaux. Nous reviendrons sur les conditions et les étapes de ce travail dans

²⁰⁹ G. CUVIER, « Sur l'organisation de la méduse, lu à l'Institut, en Brumaire de l'an 8 », art cit.

notre deuxième partie lorsque nous aborderons les explorations scientifiques comme moyen d'étude des méduses. Hélas, cette classification rédigée par Péron et accompagnée des peintures de Lesueur ne fut pas publiée et resta longtemps oubliée ne contribuant pas ainsi à l'avancée de l'étude des méduses en ce début de XIX^e siècle.

Nous l'avons vu, Cuvier n'utilise pas le microscope. Or c'est l'émergence des études microscopiques au XIX^e siècle, qui va permettre d'affiner les critères anatomiques. La conséquence première de cette nouvelle approche est le rejet de la simplicité des Radiés et la remise en cause de leur place dans la gradation des êtres. Les méduses se trouvent alors au cœur de ce remaniement. L'un des principaux acteurs de cette étape essentielle est représenté par Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876). Nous essayerons donc de dégager le lien entre le développement d'une technique d'observation - le microscope achromatique- et l'évolution d'un concept, ici celui de la simplicité des Radiés.

3.1. Les études microscopiques des méduses réalisées par Ehrenberg (1836).

3.1.1. Les études microscopiques au XIX^e siècle.

Le XIX^e siècle voit le remplacement du microscope simple composé d'une simple lentille par le microscope composé (composé de plusieurs lentilles). Cette nouvelle technique permet d'augmenter les performances des microscopes, c'est à dire le grossissement mais également le pouvoir de résolution qui pu atteindre un micron vers 1840²¹⁰. Mais le microscope composé avait l'inconvénient de multiplier les défauts optiques par cette association de lentilles. Pour corriger ces aberrations apparaît, vers 1820, le microscope achromatique dans lequel un dispositif d'association en doublet de lentilles. Ces aberrations étaient dues au fait que les rayons lumineux étaient déviés différemment par les lentilles selon leur longueur d'onde. Les lentilles achromatiques ont été inventées en 1807 par le physicien Joseph von Fraunhofer (1787-1826) puis appliquées à la microscopie par Charles Chevalier (1804-1859) en 1823²¹¹. Cette augmentation des performances d'observation permis également l'utilisation de colorants. Ces différentes améliorations auraient dû permettre au microscope de devenir un instrument fiable dans l'observation des êtres vivants ; le monde du minuscule devenant alors accessible. La structure interne des organismes pouvait ainsi se révéler et de

²¹⁰ Claude DEBRU, « Article "Microscope" » dans *Dictionnaire du XIX^e siècle européen*, Grands dic., Paris, PUF, 2012, p. 826.

²¹¹ William Benjamin CARPENTER, *The microscope and its revelations*, Philadelphie, Blanchard and Lea, 1856, pp. 179-181.

nouvelles structures naissent dans les structures. Mais lors des premières décennies du XIX^e siècle, l'utilisation de la microscopie dans le monde scientifique n'est pas totalement reconnue et présente des rétracteurs, en particulier en France²¹². Parmi ceux-ci : Marie François Xavier Bichat (1771-1802), le fondateur de l'anatomie générale, émet un jugement qui pèsera longtemps sur l'évolution ultérieure de la morphologie en France :

« Au reste il est difficile de décider de la question par l'observation oculaire. La ténuité de ces prolongements en dérobe la structure, même à nos instruments microscopiques, espèces d'agents dont la physiologie et l'anatomie ne me paraissent pas d'ailleurs avoir jamais retiré un grand secours, parce que quand on regarde dans l'obscurité chacun voit à sa manière et suivant qu'il est affecté²¹³ ».

Ce mépris de Bichat influencera également Auguste Comte (1798-1857) qui en 1838, dans son *Cours de philosophie positive*, condamne la recherche de l'unité fondamentale du règne organique et l'utilisation dans le même temps du microscope dans cette recherche d'unité portée par la théorie de la Naturphilosophie :

« L'abus des recherches microscopiques et le crédit exagéré qu'on accorde trop souvent encore à un moyen d'exploration aussi équivoque contribuent à donner une certaine spéciosité à cette fantastique théorie, issue d'ailleurs évidemment d'un système essentiellement métaphysique de philosophie générale. Il serait, ce me semble, impossible d'imaginer dans l'ordre anatomique une conception plus profondément irrationnelle et qui fut plus propre à entraver directement les vrais progrès de la science²¹⁴ ».

A l'opposé de l'attitude négative de la philosophie positiviste, les micrographes poursuivent leur investigation dans le règne animal. C'est en particulier le cas d'Ehrenberg qui publie de nombreux ouvrages présentant une importante iconographie contenant ses observations réalisées avec un microscope achromatique.

²¹² Monique SICARD, *La fabrique du regard*, Paris, Odile Jacob, 1998, pp.77-78.

²¹³ Xavier BICHAT, *Traité des membranes en général et de diverses membranes en particulier*, Paris, Méquignon-Marvis, 1827, p.34.

²¹⁴ Auguste COMTE, *Cours de la philosophie positive. 41ème Leçon Tome 3*, Paris, 1838, p.531.

3.1.2. Les études des organismes inférieurs par Ehrenberg (1836).

Dès le début de ses études de médecine à Berlin²¹⁵, grâce auxquelles il obtient le titre de docteur en 1818, Christian Gottfried Ehrenberg emploie le microscope, en particulier pour observer l'organisation interne des animaux des cinq classes des « animaux Radiés » créées par Cuvier. A l'âge de vingt-cinq ans, Ehrenberg participe avec son ami Friedrich Wilhelm Hemprich (1796-1825) à une expédition en Afrique placée sous le commandement du général Heinrich Menu von Minutoli (1772-1846) et parrainée par l'Académie de Berlin²¹⁶. Il rapporte de son voyage des centaines de nouvelles espèces et des idées originales sur la classification des organismes inférieurs. En particulier, Ehrenberg est convaincu que le terme d'animaux inférieurs appliqué aux Radiés constitue une spéculation philosophique sans fondement. Le premier temps du rejet de la simplicité de ces organismes, est basé sur des études microscopiques des infusoires et des coraux (classés alors dans les zoophytes). Ces observations permettent d'abord de rejeter l'analogie entre les zoophytes et les plantes, en démontrant que les coraux possèdent un système de croissance totalement différent de celui des végétaux²¹⁷.

Dans un second temps, Ehrenberg examine l'organisation des êtres « inférieurs » en commençant par celle des coraux puis celle des méduses. Concernant ces dernières, ses conclusions figurent dans un mémoire lu en 1835 devant l'Académie Royale des Sciences de Berlin. Ehrenberg s'appuie sur les espèces qu'il a pu observer en Mer Rouge puis en mer Baltique (1833). Ses études réalisées dans la mer Baltique lui ont permis de préciser la structure interne des Méduses. Plus tard, lors d'un séjour à Wismar (1832) dans le Mecklembourg le naturaliste complètera ses observations en réalisant une étude systématique de *Medusa aurita* commune²¹⁸.

²¹⁵ Pour une biographie détaillée d'Ehrenberg voir : Max LAUE, *Christian Gottfried Ehrenberg: Ein Vertreter deutscher Naturforschung im neunzehnten Jahrhundert. 1795-1876. Nach seinen Reiseberichten, seinem Briefwechsel mit Av Humboldt, v. Chamisso, Darwin, v. Martius u. handschriftlichen Material.*, Berlin, 1895, 287 p. et J. O. CORLISS, « Christian Gottfried Ehrenberg (1795–1876): glimpses into the personal life of this most exemplary early protistologist », *Christian Gottfried Ehrenberg-Festschrift. Leipziger Universitätsverlag, Leipzig*, 1996, pp. 31-46.

²¹⁶ Christian Gottfried EHRENBERG, *Naturgeschichtliche Reisen durch Nord-Afrika und West-Asien in den Jahren 1820 Bis 1825 von Dr. WF Hemprich und Dr. CG Ehrenberg*, Berlin, 1828, 162 p.

²¹⁷ Christian Gottfried EHRENBERG, *Die Corallenthiere des Rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet*, Berlin, 1934, pp.19-29.

²¹⁸ Christian Gottfried EHRENBERG, *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Berlin, Dümmler, 1836, 136 p.

3.1.3. Le microscope et les représentations des structures internes de *Medusa aurita*.

La structure interne de *Medusa aurita* que révèle le microscope, bien loin d'être une gelée, apparaît complexe. Ehrenberg affine ses observations microscopiques grâce à une coloration par l'indigo. Il avait utilisé au préalable cette coloration pour mettre en évidence le mode de nutrition des Infusoires. L'indigo en suspension dans l'eau pénètre à l'intérieur des vacuoles de ces organismes. Avec une utilisation similaire pour *Medusa aurita*, Ehrenberg se trouve en mesure de préciser, dans un premier temps, l'organisation du système digestif. De fait, dans son ouvrage de 1836, les planches numérotées de I à III reproduisent (figures 11 et 12), en noir et blanc, l'organisation des canaux digestifs. Les illustrations sont de même taille que les échantillons. Elles mettent en avant une organisation typique (planches n°I et n°II) et des variations du nombre de canaux intestinaux et des ovaires chez certaines espèces (planche n°II).

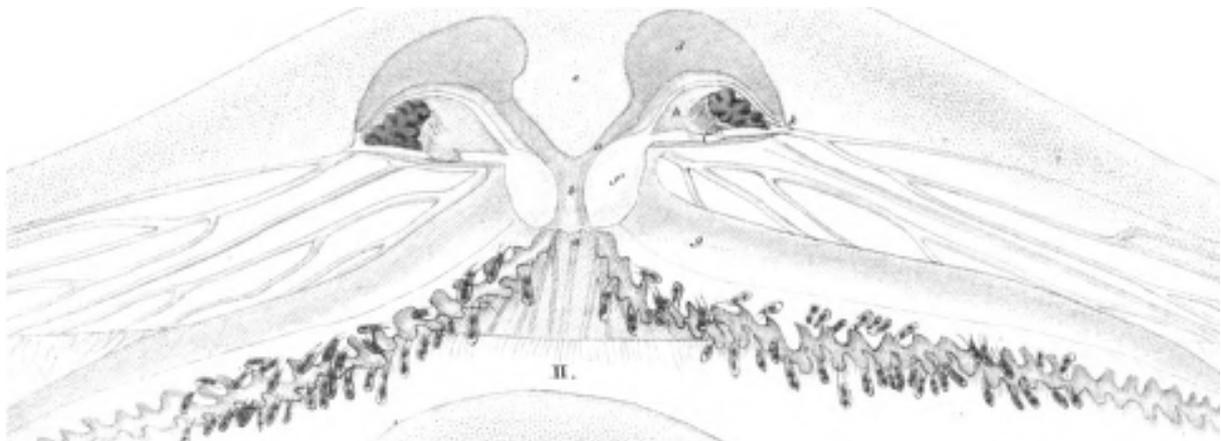


Figure 11 - Observation microscopique de *Medusa aurita*. Coupe verticale passant par le milieu de la méduse. C. G. Ehrenberg, (1836), *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Planche III, figure 1.

(Légende de la figure : a : la bouche ; b : la zone intérieure de la bouche ; c : zone moyenne de l'œsophage entre la bouche et l'estomac ; d : l'estomac ; e : disque gélatineux ; f : interstices séparant la base des tentacules ; g : tentacule ; h : cavité des ovaires, sacs d'élevage ; i : ouverture de la cavité de l'ovaire ; k : rayons intestinaux).

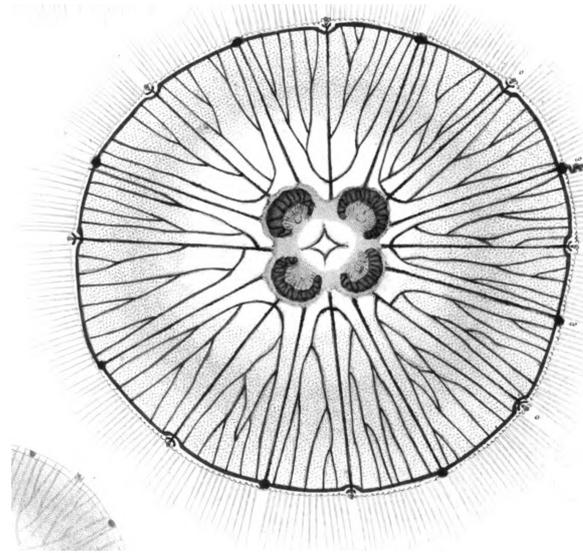


Figure 12 - Observation microscopique de *Medusa aurita*. Echantillon laissé pendant 24h dans le colorant indigo. Coupe verticale passant par le milieu de la méduse. C. G. Ehrenberg, (1836), *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Planche III, figure 2.

L'injection d'indigo « par la bouche » permet de faire le lien entre les canaux qui parcourent l'ombrelle, la bouche et l'estomac (figure 12). Ehrenberg rejette ainsi l'hypothèse d'une nutrition effectuée via une absorption et une assimilation à travers la surface de l'organisme. De plus, l'utilisation de la coloration et du microscope permet de visualiser les déplacements des particules de l'estomac dans les 16 canaux radiaires rectilignes partant de la bouche. Ehrenberg met également en évidence le fait qu'un seul orifice assure à la fois l'entrée des aliments et la sortie des déchets non assimilables de la digestion. Ses observations sont plus faciles à pratiquer chez les spécimens de petite taille. Cette observation s'expliquera bien plus tard, par le fait que les jeunes individus sont macrophages alors que les adultes deviennent microphages. Donc, chez ces derniers l'observation du trajet des particules alimentaires s'avère plus difficile.

Dans un deuxième temps, l'utilisation du microscope et l'observation d'organismes vivants placés dans des récipients en verre, conduisent Ehrenberg à mettre en évidence l'existence d'organes sensoriels et la formation de cristaux en leur sein. Ces structures sont représentées en couleur par Ehrenberg (figures 13 et 14).

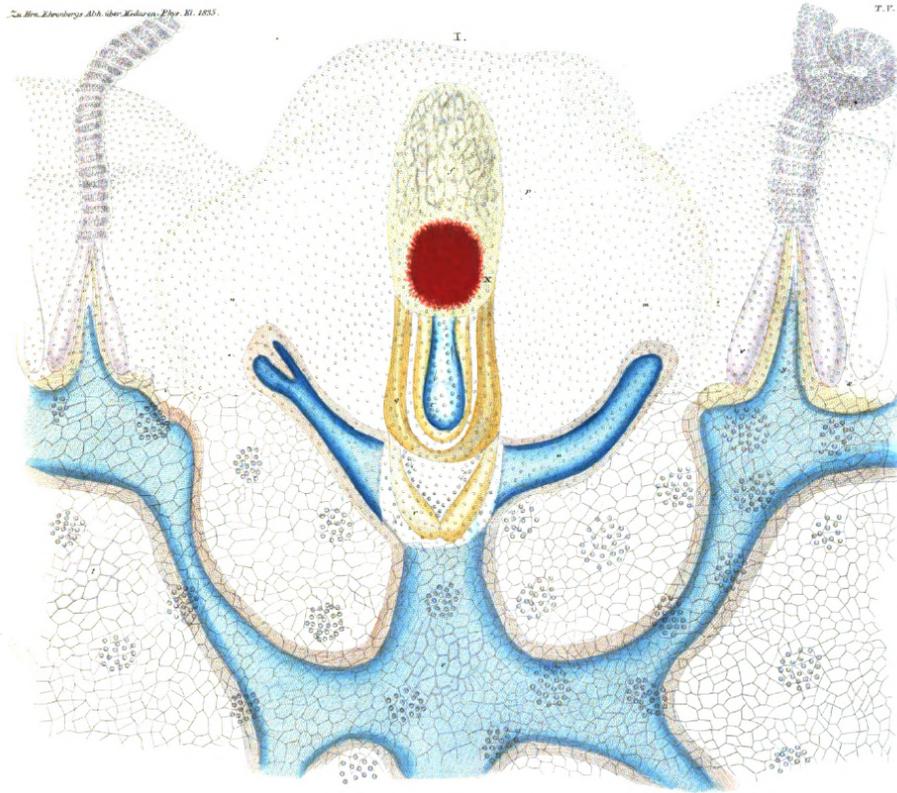


Figure 13 - Observation microscopique de *Medusa aurita*. Détails de la capsule de la protection de « l'œil ». C. G. Ehrenberg, (1836), *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Planche V, figure 1.

(Légende de la figure. Dessin des yeux et des images de cristaux. Grossissement x75 avec injection d'indigo (qui explique la couleur bleue sur le dessin). : Capsule de protection de l'œil ouverte. m : porte de droite ; n : porte de gauche ; p : porte moyenne ; q : extension de l'œil, lieu de circulation des granules semblables aux cellules sanguines ; s : cristal ; t : cavité circulatoire ; u : processus aveugle du système alimentaire ; v : détecteur de bord ; x : nœud sur lequel se réfléchit la lumière).

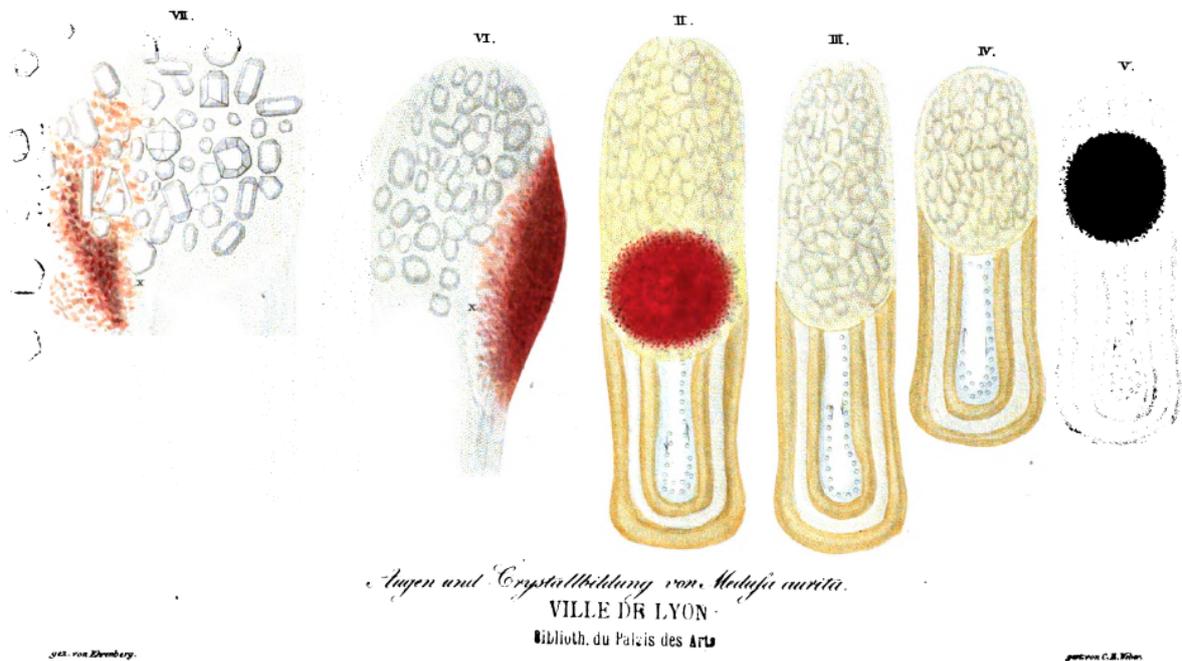


Figure 14 - Observation microscopique de *Medusa aurita*. Détails de la capsule de la protection de « l'œil ». C. G. Ehrenberg, (1836), *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Planche V, figures II à VII.

(Légende : dessin des yeux et des images de cristaux. Grossissement x75 avec injection d'indigo (qui explique la couleur bleue sur le dessin). Figures II et V : face arrière ; figure VII : observation des cristaux de taille inégale ; figures III et IV : observation de la face ventrale ; figure VI : observation de l'émergence des cristaux suite à l'application d'une légère pression).

Les organes sensoriels de couleur brune situés en bordure de l'ombrelle sur la face inférieure sont d'abord rattachés à l'appareil de la génération. Cependant Ehrenberg les ayant écrasés avant de les observer en microscopie, découvre qu'ils contiennent des cristaux hexaédriques à l'intérieur d'une poche glandulaire. Il identifie, grâce à une dissolution par de l'acide sulfurique, la nature chimique de ces cristaux, qui s'avèrent composés de carbonate de calcium. Les cristaux étant associés aux « yeux= tâches rouges » localisés sur le dessus de l'ombrelle, Ehrenberg fait l'hypothèse que l'ensemble constitue deux organes sensoriels. Cette structure unique est en relation avec des ganglions nerveux et les cristaux permettent de diriger le mouvement. Ehrenberg va étendre son étude à l'étoile de mer. Sur les bras de l'Echinoderme, il découvre alors des structures similaires prouvant selon lui l'existence de structure nerveuse chez les organismes inférieurs. Ceux-ci révèlent donc une réelle complexité, sous une apparente simplicité anatomique.

Afin de poursuivre ses investigations sur la structure organique, Ehrenberg étudie la reproduction des méduses. Leurs ovaires sont déjà connus – voir paragraphe suivant sur les découvertes de Wagner- ; quant à leurs testicules, Ehrenberg ne les décrit pas, ne pouvant les observer, pense-t-il, à cause de leur petite taille. Il se pose la question de la séparation des sexes chez les méduses, mais sans trancher.

Les dessins d'ovaires réalisés par Ehrenberg sont représentés sur la figure 15. On voit que chaque ovaire se situe au fond d'une chambre tapissée de « tentacules ».

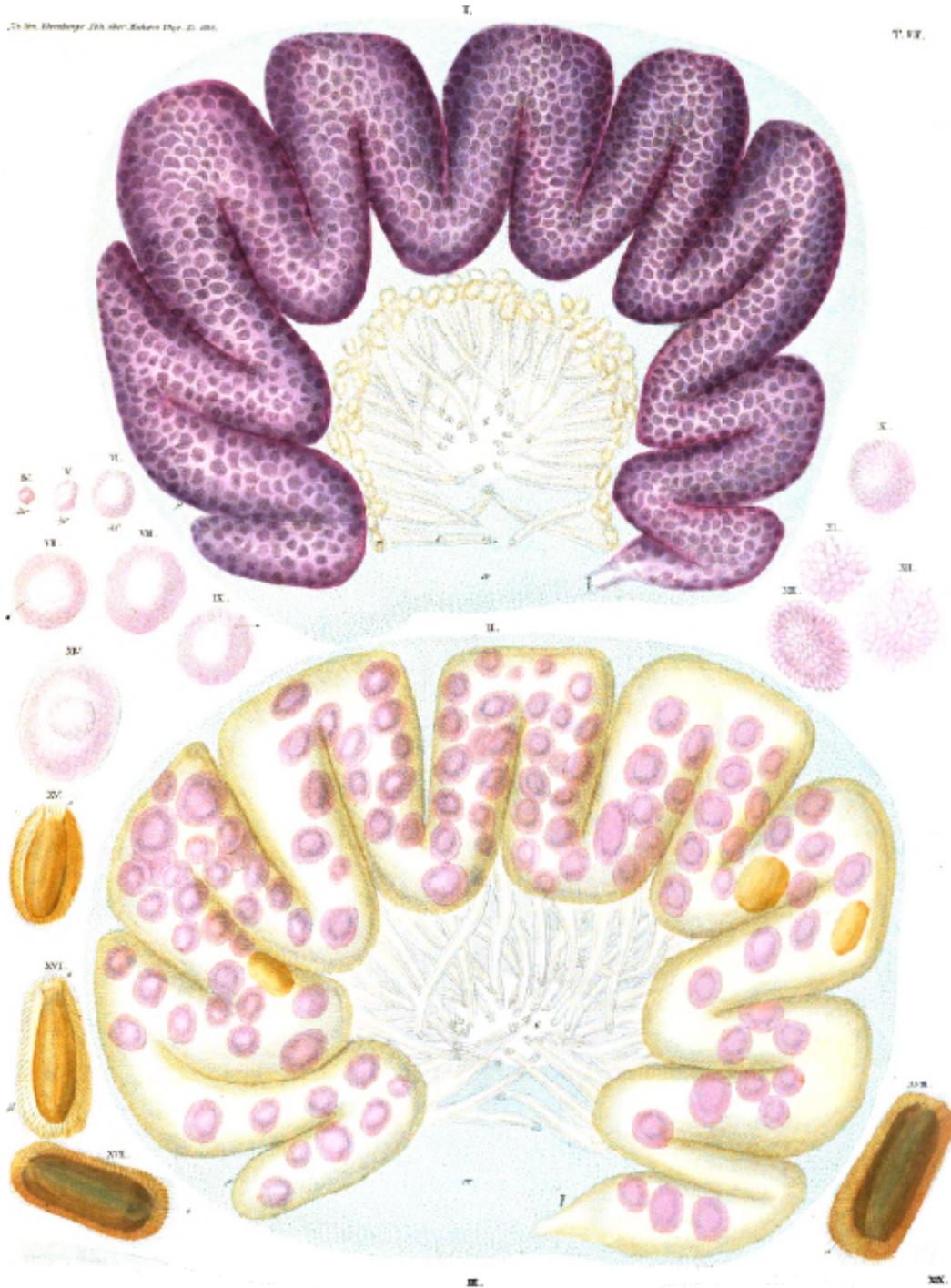


Figure 15 - Observation microscopique de *Medusa aurita*. Détails de l'appareil reproducteur, des œufs et du couvain. C. G. Ehrenberg, (1836), *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Planche VII.

(Légende le figure 15 : figure I : œuf agrandi 75 fois, vue arrière ; figure II : œuf agrandi 75 fois dans un état plus développé, figure III : capteur d'œuf, figures IV à XIX : différents états de l'œuf et son évolution, grossis 300 fois).

A la base des tentacules, Ehrenberg pense identifier des nodules qui pourraient appartenir à des nerfs. Chaque chambre s'ouvre sur l'extérieur, laissant ainsi libre accès aux ovaires depuis l'eau de mer. La cavité ovarienne forme une sorte de tube qu'Ehrenberg compare à la trompe de Fallope des Mammifères. A l'intérieur du tube, Ehrenberg observe des boules violettes lorsqu'elles sont immatures, elles prennent ensuite une couleur jaune-marron. Les boules sont interprétées par Ehrenberg comme étant des œufs ciliés et libérés dans le milieu marin lorsqu'ils ont atteint leur maturité. Ces résultats seront contestés par Siebold –c.f. paragraphe suivant-.

Parmi les résultats d'Ehrenberg, il faut souligner les réinterprétations des structures musculaires observées par Rudolf Wagner²¹⁹ (1805-1864). Celui-ci confirme l'observation de tissus musculaires de deux natures différentes, dont le type strié caractéristique des animaux supérieurs. En revanche, Wagner ne pourra confirmer la nature musculaire de ce qu'Ehrenberg a décrit comme tel. De même, il manifeste une certaine réserve par rapport à ce qu'Ehrenberg interprète comme « médullaire » et n'observe pas de nerf.

Malgré les réinterprétations des découvertes d'Ehrenberg, il est incontestable que ce dernier a permis de révéler grâce à ses études microscopiques, une structure interne des méduses jusque-là ignorée. Les animaux concernés possèdent un véritable système digestif, de véritables fibres musculaires, des « yeux » et des nerfs. Ehrenberg restera d'ailleurs une référence en matière d'étude microscopique des animaux inférieurs.

Ehrenberg formule également l'hypothèse selon laquelle la structure rayonnée des méduses révélerait l'existence d'un organisme composé. Il étaiera cette hypothèse en soulignant l'existence de variations du nombre de canaux radiaires, d'ovaires ou de poches d'estomac, par rapport à un modèle de base de 4.

A la fin de sa description de la *Medusa aurita*²²⁰ de 1834, Ehrenberg expose les conséquences de ses observations sur sa vision du règne animal en général et de l'organisation des animaux en particulier.

3.1.4. L'apport d'Ehrenberg à la classification des Radiés.

Les innovations les plus importantes qu'apporte Ehrenberg en termes de classification, concernent les Radiés ou Zoophytes. Il réutilise un ancien caractère pour séparer les Radiés :

²¹⁹ Rudolph WAGNER, *Über den Bau der Pelagia Noctiluca und die Organisation der Medusen: zugleich als Prodrum seines zootomischen Handatlasses*, Leipzig, L.Voss, 1841.

²²⁰ C.G. EHRENBURG, *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, op. cit.

la forme du tube digestif. En ceci, Ehrenberg s'inspire de son ancienne division des coraux en deux groupes sur la base de la forme du tube digestif : les Anthozoaires et les Bryozoaires. Quatre ans plus tard, Ehrenberg étend le critère à l'ensemble de l'embranchement pour diviser les Radiés en deux groupes : les Tubulata ou animaux tubes (die Schlauchthiere) et les Racemifera ou animaux en grappe (die Traubenthier). Les premiers possèdent un intestin en forme de sac simple ou de tube, tandis que les seconds, présente un intestin divisé en branches ou poches radiales. Ehrenberg souligne que cette nouvelle répartition lui paraît plus naturelle que la précédente. Il retrouve dans chacun des deux ensembles six classes. Les deux grands groupes sont ainsi comparables.

| Classification de Cuvier 1817 | Classification d'Ehrenberg 1835 | |
|----------------------------------|---------------------------------|-------------------|
| Embranchement des Radiés | | |
| <i>Classes des :</i> | <i>Classes des</i> | |
| Echinodermata | Echinoidea | Tubulata |
| | Asteroidea | Racemifera |
| Entozoa | Turbellaria | Tubulata |
| | Nematoidea | Tubulata |
| | Trematodea | Racemifera |
| | Complanata | Racemifera |
| Acalephes | Acalephae | Racemifera |
| Polypes | Anthozoa | Racemifera |
| | Bryozoa | Tubulata |
| | Dimorphaea | Tubulata |
| Infusoria | Rotatoria | Tubulata |
| | Polygastrica | Racemifera |

Figure 16 - Comparaison des classifications de l'embranchement des Radiés entre celle de Cuvier 1817 et celle d'Ehrenberg de 1835.

On assiste ainsi à un éclatement des classes de Radiés décrites par Cuvier (figure 16). Seules les Acalephes persistent. Ehrenberg divisera ensuite les Tubulata en deux, ceux qui adoptent des formes variables au sein de la colonie et ceux dont au contraire les structures sont permanentes. Concernant les Racemifera, le naturaliste les sépare en fonction de la disposition (diffuse ou radiale) des gonades. Les méduses appartiennent à ce dernier groupe.

Nous verrons que cette nouvelle classification, si elle est reprise par la suite (par exemple par Haeckel) pour les méduses, est difficilement acceptée par les contemporains d'Ehrenberg. Ce rejet concerne en particulier les Echinodermes car l'utilisation du critère « forme du tube digestif » isole les étoiles de mer au sein du groupe.

Au final, cette nouvelle classification des Radiés, bien que basée sur de nouvelles études anatomiques et sur l'émergence de caractères nouveaux telles que la forme du tube digestif et la position des gonades, semble avoir été ignorée malgré ses profonds retentissements, et c'est ainsi que les classes de Cuvier restèrent la norme dans la classification des Radiés. Ce faible retentissement des études d'Ehrenberg peut être expliqué par les limites de son travail et plus particulièrement le nombre limité d'espèces étudiées ne permettant pas de généralisation pour une nouvelle classification. D'autre part, même si les études microscopiques faites par Ehrenberg permettent de préciser les critères de classification et donc de lever quelque peu l'ombre sur ce groupe des méduses, les grossissements utilisés pour son étude sont encore faibles - grossissement x 75 à x 300- et mériteront d'être améliorés.

Ehrenberg a également émis l'hypothèse que les méduses pouvaient représenter des agrégats d'animaux²²¹, en référence avec ce qu'il avait observé chez les Ascidies. Un de ses principaux arguments en faveur de cette association d'organismes repose sur l'observation de la répétition des parties sous forme rayonnée et l'observation des variations dans le nombre d'ovaires ou de canaux radiaires. Mais revenons sur la découverte des organes de la reproduction chez les méduses qui fourniront des caractères essentiels dans leur classification.

3.2. La découverte de la reproduction des méduses : Wagner et Siebold.

Suite aux déclarations d'Ehrenberg sur la complexité anatomique des animaux inférieurs, l'anatomiste et physiologiste allemand, Rudolf Wagner (1805-1864) voyageant sur la côte allemande en 1835, s'attend à trouver des organes sexuels chez les soi-disant animaux inférieurs²²². Lors de cette excursion, il passe quelques jours avec Ehrenberg et se convainc de la complexité des méduses en particulier. Wagner examine les ovaires des étoiles de mer,

²²¹ *Ibid.*, p.21.

²²² Rudolph WAGNER, « Entdeckung männlicher Geschlechtstheile bei den Actinien », *Arch. Naturgeschichte*, 1835, vol. 2, pp. 215-219.

des méduses et des polypes et annonce alors que la forme des œufs est tout à fait analogue avec celles des œufs de vertébrés.

Les testicules et les spermatozoïdes de *Meduse aurita*, qu'Ehrenberg n'avait pu identifier, sont découverts par l'anatomiste et zoologiste allemand, Carl Theodor Ernst von Siebold (1804-1885) en 1835 et les résultats complets publiés en 1839²²³. Siebold avait accepté un poste à Gdansk sur la mer Baltique parce qu'il souhaitait pouvoir étudier les animaux marins. Siebold souligne l'importance de prendre certaines précautions pour l'étude des méduses. Ayant observé les méduses à Gdansk sur la Mer Baltique lors de trois étés successifs, il a pris d'énormes précautions pour transporter les délicats organismes jusqu'à son laboratoire. Il a assuré leur conservation comme suit : température de l'eau maintenue fraîche, grande taille des récipients, maintien de plusieurs individus ensemble. Siebold mena son étude huit jours après le prélèvement et cela pendant plusieurs étés successifs. Contrairement à Siebold celle d'Ehrenberg était limitée à une durée d'un mois.

Avec ces observations, Siebold conteste l'interprétation d'Ehrenberg concernant les organes génitaux de la méduse :

- 1 – Les organes qu'Ehrenberg décrit comme des ovaires pourraient être aussi bien des testicules, et inversement, ce qu'il indiquait comme des testicules était des ovaires immatures.
- 2 – Les différents stades de maturité de l'œuf que dessine Ehrenberg s'avèrent marquer le début de développement de l'embryon pour Siebold.

Ce dernier décrira dans un premier temps les différents stades de division cellulaire allant de l'œuf à la blastula, puis les formes polypoïdes pris par l'embryon.

La découverte de la reproduction des méduses est ainsi initiée et on découvre la complexité de l'anatomie de ces organismes. Au cours de la suite du XIX^e siècle, on va préciser le cycle de vie des méduses et découvrir de nouvelles formes de vie : la vie coloniale. Les méduses coloniales - et plus précisément les siphonophores qui appartiennent aux méduses au sens large - vont concentrer l'attention des zoologistes les plus influents et vont se retrouver au cœur des discussions scientifiques à Londres, Boston et Berlin²²⁴ au milieu du XIX^e siècle.

²²³ Carl Theodor von SIEBOLD, *Ueber Medusa aurita*, n° 2, Danzig, 1839, vol.3, 25p.

²²⁴ Louis AGASSIZ, *Twelve lectures on Comparative Embryology*, Boston, H. Flanders, 1849, 104 p. Thomas Henry HUXLEY, « Upon animal individuality », London, Royal Institution of Great Britain, 1852. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren: Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte der Genera Physophora im allgemeinen » dans *Natuurkundige verhandelingen uitgegeven door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*, Utrecht, C. Van Der

Dès lors, avec les Siphonophores, une nouvelle question se pose : qu'est ce qu'un individu dans le cas des méduses et en particulier pour celles qui forment des colonies ?

4. La vie coloniale et l'alternance des générations dans le cas des méduses.

Au cours du XIX^e siècle, le développement des études de la mer, au cours desquels les savants peuvent observer les organismes dans leur milieu, permet la découverte de nouvelles formes de vie : leur cycle de développement se divise en plusieurs phases, ce que l'on appellera l'alternance des générations et que ce qui était nommé méduse ne correspondait en fait qu'à une étape (la phase libre le plus souvent planctonique) de ce cycle. Ces deux découvertes s'inscrivent dans une réflexion essentielle et déjà très ancienne, celle de la définition d'individu²²⁵. En effet, l'unité fondamentale du vivant est-elle représentée par la colonie toute entière, par l'organisme, par un stade de développement de cet organisme, ou existe-t-il des unités d'ordre encore inférieur ?

Aristote a déjà posé le problème en observant les différents segments des vers et des insectes²²⁶. Bien plus tard, au siècle des Lumières, la question se pose de nouveau avec la capacité de régénération de l'hydre après section.

L'émergence de la théorie cellulaire, formulée pour la première fois par Theodor Ambrose Hubert Schwann (1810-1882) en 1839, et selon laquelle tout être vivant est constitué exclusivement de cellules - unités structurales et fonctionnelles dotées d'une certaine autonomie²²⁷-, introduit l'idée d'une unité du vivant plus petite que l'organisme. Les deux niveaux extrêmes de la hiérarchie organique s'établissent alors : d'une part l'organisme, et

Post, 1869, vol.1. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Ueber Arbeitsteilung in Natur-und Menschenleben*, s.l., CG Lüderitz, 1869.

²²⁵ On définit étymologiquement l'individu par « ce qui ne peut-être divisé ». Sur la définition d'individu en biologie voir : Scott LIDGARD et Lynn K NYHART, *Biological Individuality: integrating Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives*, s.l., University of Chicago Press, 2017, 360 p.

²²⁶ ARISTOTE, *Histoire des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis*, op. cit.

²²⁷ E.S. RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, op. cit., pp.169-189; Marc KLEIN, « Biologie et théorie cellulaire. A la recherche de l'unité élémentaire des organismes vivants: Histoire de la théorie cellulaire. » dans Hermann (ed.), *Regards d'un biologiste. Evolution de l'approche scientifique. L'enseignement médical strasbourgeois*, Paris, 1980, pp. 94-98. François DUCHESNEAU, *Genèse de la théorie cellulaire*, s.l., Bellarmin; Paris: Vrin, 1987, vol.1, 388 p. ; Georges CANGUILHEM, *La connaissance de la vie*, Paris, Vrin, 1992, pp.89-96.

d'autre part la cellule. Mais bien vite, l'étude des organismes inférieurs dont les méduses coloniales, soulève la question de l'existence de niveaux intermédiaires.

4.1. L'alternance des générations.

La découverte, en 1829 par le norvégien Michael Sars (1805-1869), de différentes formes morphologiques appartenant au cycle de vie des méduses *Cyanea* et *Aurelia*²²⁸ relance l'étude de ces organismes et des invertébrés marins en général. Cette observation d'une alternance de génération va entraîner, comme on va le voir, des changements dans la définition de l'individu.

Le terme d'alternance des générations est introduit en 1819 par Adelbert von Chamisso (1781- 1838), pour décrire le cycle contenant deux formes morphologiquement distinctes du salpe (un tunicier pélagique)²²⁹. En effet, le salpe passe au cours de son développement par deux phases :

- la première, solitaire, se trouve associée à une reproduction asexuée qui donne naissance à un bourgeon, lequel génère une chaîne de dix à plusieurs centaines de salpes semblables et hermaphrodites ;
- la deuxième est la période de reproduction sexuée qui donne naissance aux individus de la première phase.

Compte tenu de ces phénomènes, pour Chamisso, le terme « alternance de génération » implique à la fois que les diverses étapes du cycle correspondent à des générations différentes d'individus et que les modes de génération sexué et asexué alternent.

En 1829, Sars publie un article décrivant plusieurs nouvelles espèces qu'il a trouvées sur les côtes norvégiennes²³⁰. Parmi celles-ci, figure un polype (ou hydre) qu'il baptise *Scyphistoma filicorne* (figure 17, 7d). Ce dernier, contrairement aux autres polypes, possède des constriction autour de son corps, le faisant ressembler à une espèce d'empilement. Sars décrit également une autre nouvelle espèce, cette fois-ci de méduse, *Strobila octaradiata* (figure 17, f, g,h,i,k,l,r) qui possède un disque profondément lobé. Il découvre alors que cet animal provient d'une « pile de disques » (figure 17, 7g), laquelle correspond à un

²²⁸ Michael SARS, « Ueber die Entwicklung der Medusa Aurélie aurita und der Cyanea capillata », *Arch. Naturgeschichte*, 1841, vol. 7, pp. 9-34.

²²⁹ Adelbert von CHAMISSO, *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae auspicante comite N.Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815,1816,1817, 1818. Fasciculus primus de Salpa*, BERLIN, Dümmler, 1819, 2 vol.

²³⁰ Michael SARS, *Bidrag til Söedyrenes naturhistorie: med sex illuminerede steentryktavler*, Bergen, Dahl, 1829, 59 p.

entassement de méduses potentielles. En raison de la ressemblance entre le polype *Scyphistoma filicorne* et la méduse *Strobila octaradiata*, Sars propose que la seconde soit classée au niveau le plus bas des Acalèphes, formant ainsi un lien avec les polypes.

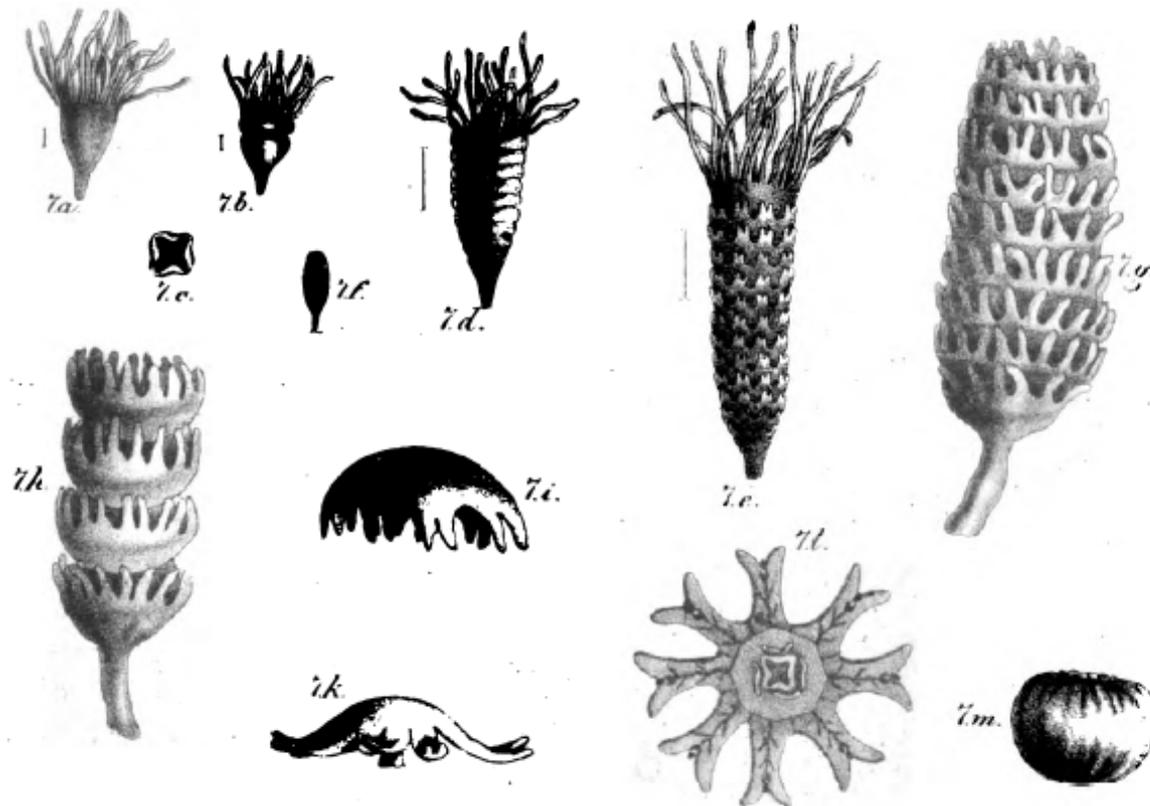


Figure 17 - Dessins de *Scyphistoma*, *Strobila*, et *Ephyra*. M. Sars (1835), *Beskrivelser og Iagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr af Polypernes, Acalephernes, Radiaternes, Annalidernes, og Molluskernes Classer. Med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren... fundne Arter...*, Planche III.

(Légende figure 17 : 7d : *Scyphistoma filicorne*, nom donné en 1829 ; 7f,g,h,i,k,l,r apparaît en 1829 (comme *Strobila octaradiata* ; 7i,k,l,r conforme au genre d'Eschscholtz : *Ephyra* ; 7f et r en taille réelle).

En 1830, Sars découvre, en nageant parmi les *Medusa aurita*, une forme de méduse ressemblant à celle de *Strobila*. Mais ce n'est qu'en 1835, qu'il émet l'hypothèse que toutes ces formes constituent une partie du cycle de vie de *Medusa aurita*²³¹ sans toutefois disposer d'une observation de la totalité du cycle pour le prouver.

En octobre 1839, Sars récupère deux méduses de l'espèce *Cyanea capillata*, sur les bras desquelles il observe la fixation de petites créatures ciliées semblables aux infusoires. Il place les méduses dans un vase contenant de l'eau de mer et les observe pendant environ deux

²³¹ Pour le détail de la découverte du cycle de vie de *Medusa aurita* par Sars, voir : M.P. WINSOR, *Starfish, jellyfish, and the order of life*, op. cit. pp.44 et suiv.

semaines. Durant cette période, il remarque que les formes similaires aux infusoires se fixent sur les parois du bocal et acquièrent des tentacules, devenant des polypes. Finalement ces polypes (identiques à la forme qu'il avait décrite sous le nom de *Scyphistoma*) meurent, l'empêchant ainsi de décrire la totalité du cycle de vie. Ses observations lui permettent cependant de faire le lien entre la forme adulte et la forme polype résultant de la transformation de la larve en polype (figures 18 et 19). Le scyphistome, est capable de se transformer en une autre forme, le strobile. Ce dernier n'est autre qu'un empilement d'anneaux qui se détachent successivement pour donner naissance à de petites méduses²³² (voir figure 17, dessin 7h).

²³² Michael SARS, *Beskrivelser og Iagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr af Polypernes, Acalephernes, Radiaternes, Annalidernes, og Molluskernes Classer. Med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren... fundne Arter, etc*, Bergen, Hallager, 1835, 81 p.

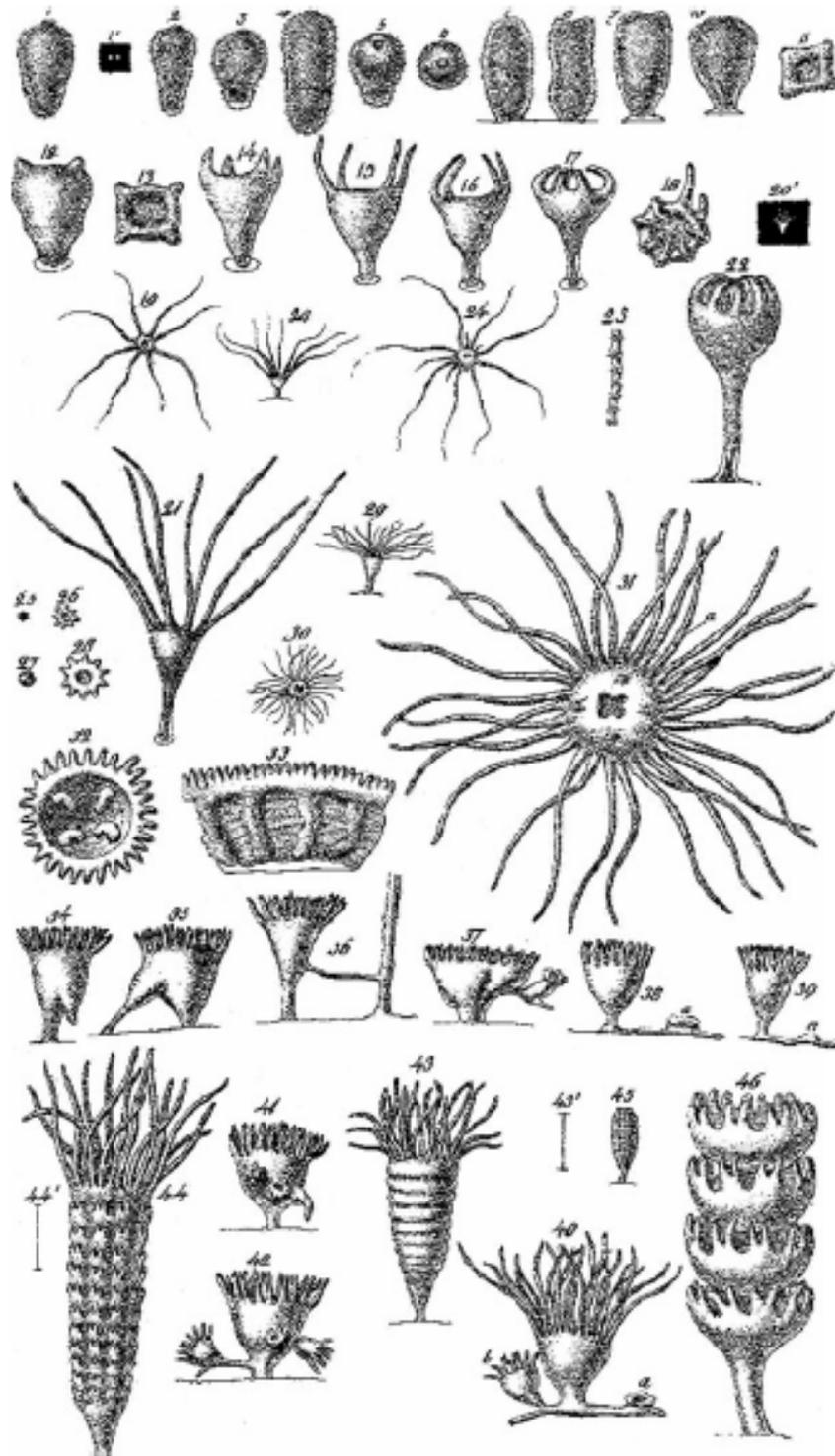


Figure 18 - Observation réalisée par Sars du développement de *Medusa* et *Cyanea*. Planche I, explications de la planche, pp. 30-33. Michael Sars, (1841), *Ueber die Entwicklung der Medusa Aurélia aurita und der Cyanea capillata*, pp. 9-34.

(Légende de la figure 18 : du nombre 1 à 24 : développement de *Cyanea capillata*, 12-24 octobre 1839. Du nombre 25-42 : description des stades de développement de type polype de *Medusa aurita* ou *Cyanea capillata*, 9 septembre 1936. Du nombre 43 à 46 : transition du stade polype à l'étape d'acalèphe, août 1830).

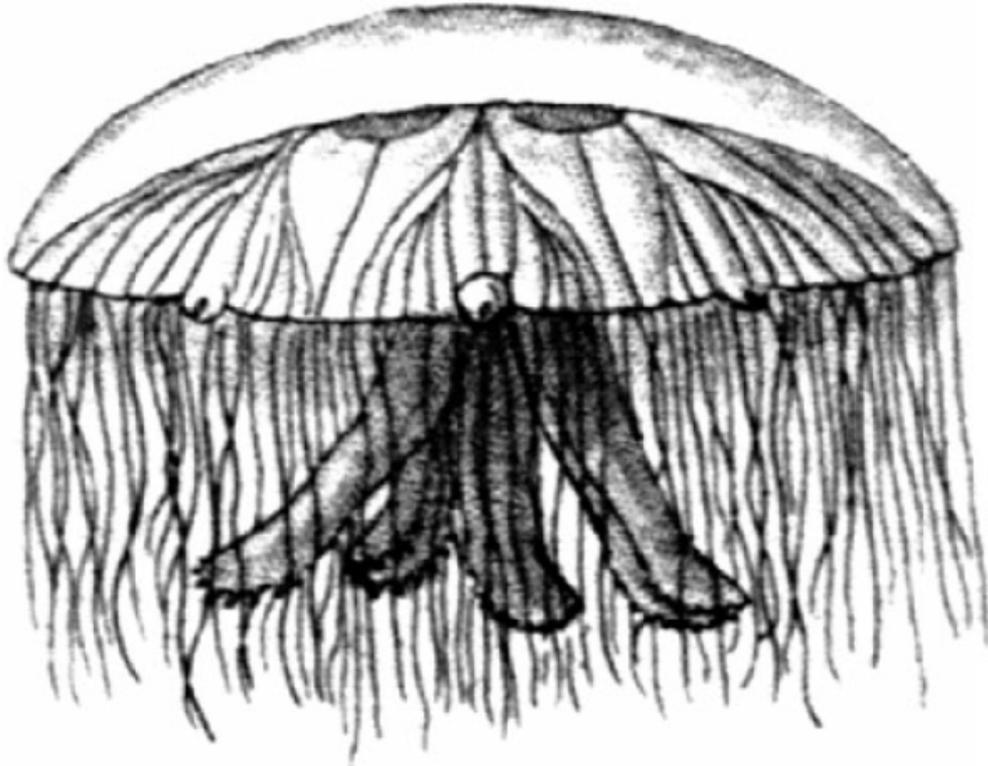


Figure 19 - Le développement complet de *Medusa aurita* (*Aurelia aurita*), vue latérale. Avec ses quatre bras oraux descendants et totalement divisés et de nombreux tentacules étendus périphériques. Planche IV, fig. 61, explication de la planche, p.34. M. Sars, (1841), *Ueber die Entwicklund der Medusa Aurélia aurita und der Cyanea capillata*, pp.9-34.

Les observations précédentes, jointes à d'autres, peuvent se résumer comme suit : dans le cycle de vie des méduses (figure 20), la forme coloniale du polype libère une méduse nageuse ; celle-ci produit par reproduction sexuée des « œufs » qui sont fécondés par le sperme d'un autre adulte. Les œufs fécondés se développent en une forme larvaire qui n'évolue pas vers une forme adulte, mais se reproduit de manière asexuée sous la forme d'un bourgeon.

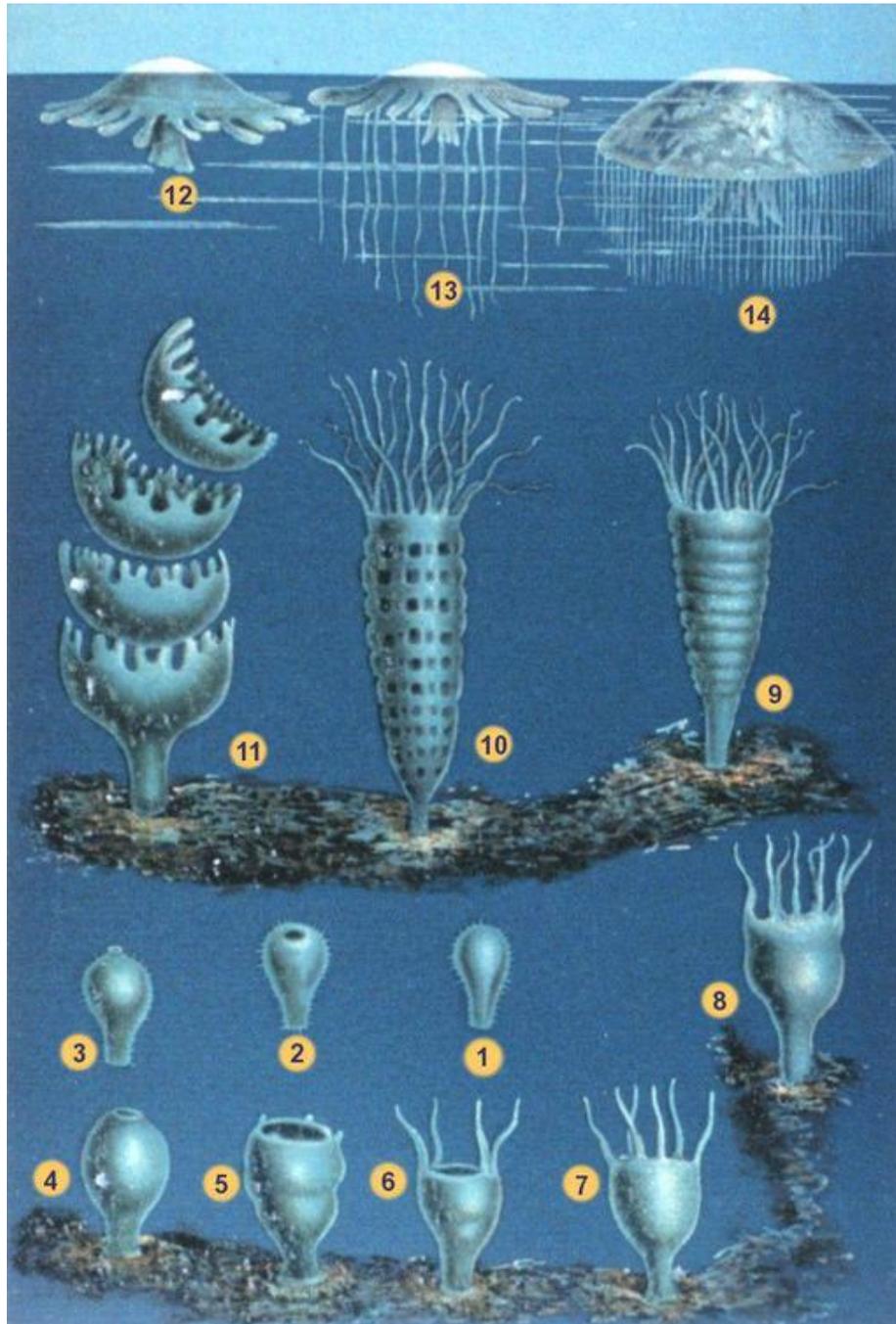


Figure 20 - Cycle de vie des méduses scyphozoaires. M.J. Schleiden, (1869), *Die Entwicklung der Meduse* dans Das Meer.

(Légende de la figure 20 : 1-8 : fixation et métamorphose de la planula (larve) jusqu'à la formation d'un polype (le polype fixé est appelé scyphistome) ; 9-10 : bourgeonnement du polype ; 11 : strobilation et libération d'ephyras (forme larvaire de la méduse) ; 12-14 : transformation de l'ephyra en une méduse adulte et autonome).

En 1842, le biologiste danois Johannes Japetus Smith Streenstrup (1813-1897), observant l'espèce *Cyanea* ainsi que d'autres, montre que le cycle (figure 21) précédemment décrit est très répandu dans le règne animal, exception faite des vertébrés. Il peut même être étendu aux

plantes²³³. Streenstrup emploie alors le terme de génération « nourricière », pour désigner les formes asexuées qui semblent exister dans le but de « couvrir » la génération suivante.

« Il m'est apparu, clairement, en effet, que ces générations préparatoires, qui ont toutes ceci en commun qu'elles proviennent toutes d'œufs sans pouvoir en produire elles-mêmes ; qu'elles sont toutes du même genre, qu'elles engendrent toutes, à partir des germes qu'elles renferment en leur sein, un couvain qui, avec le temps prend la forme des animaux qui ont donné naissance à la génération préparatoire, qu'elles nourrissent toutes pareillement ce couvain, vivants en colonies : les termites, les fourmis, les guêpes, les bourdons et les abeilles. (...) Ainsi, la génération alternante devient, de ce point de vue, un stade indispensable du développement dans la nature, et nous devons vérifier une fois de plus les paroles du grand Maître (Goethe) : « la nature suit son chemin, et ce qui nous apparaît comme une exception est la règle ²³⁴ ».

²³³ Johannes Japetus STEENSTRUP, *On the Alternation of Generations; Or The Propagation and Development of Animals Through Alternate Generations: a peculiar form of fostering the young in the lower classes of animals*, London, Ray society, 1845, vol.4, 132 p.

²³⁴ Johannes Japetus Sm STEENSTRUP, *Om Forplantning og Udvikling gjennem vaxlende Generationsrækker, en særegen form for Opfostringen i de lavere Dyreklasser*, Copenhagen, 1842. Cet ouvrage fut traduit en allemand par Carl H LORENZEN, *Über den Generationswechsel, oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen, eine eigenthümliche Form der Brutpflege in den niederen Tierclassen*, COPENHAGUE, Reitzel, 1842, 140 p. Traduction française extraite de : Stéphane SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, Paris, MNHN, 2004, p.227.

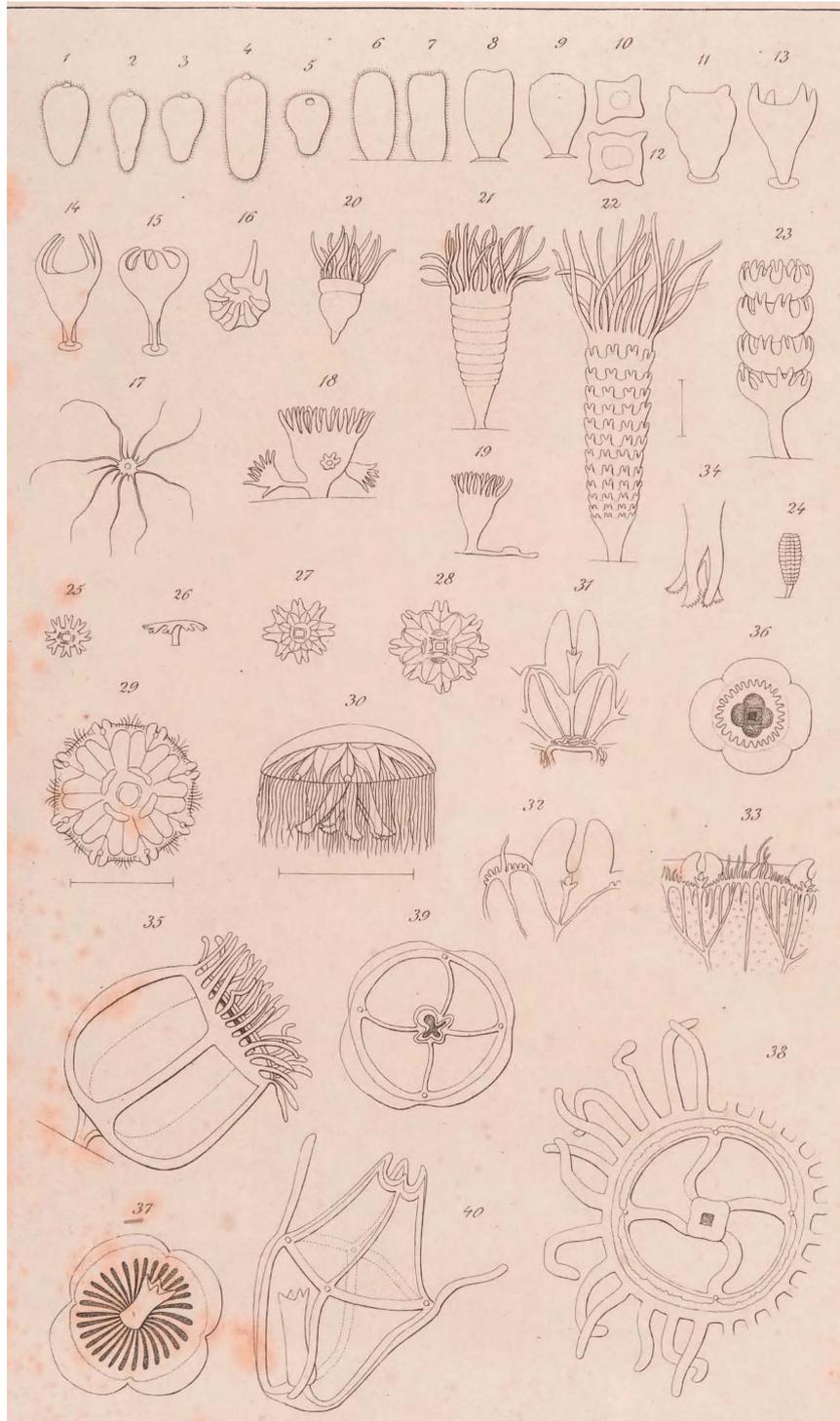


Figure 21 - Différents stades de développement de *Medusa aurita* par Johannes Japetus Steenstrup (1842), *On the Propagation and Development of Animals Through Alternate Generations*, Extrait de la Planche 1.

(Légende de la figure 21 : développement de la *Medusa aurita*. Figures de 1-19 : montrant le développement de la première génération. Figures 20-34 : montrant la deuxième génération (larves de méduse). Développement de la première génération et son éducation par la méduse adulte. Figures 35-40 : visent à montrer le polymorphisme de la méduse).

Steenstrup annonce également que ce phénomène d'alternance des générations n'a rien à voir avec la métamorphose – au sens de transformation de la larve en adulte comme par exemple chez les insectes et les amphibiens- et rejette le nom de larve attribué à la forme asexuée. En effet, le phénomène larvaire implique qu'un seul individu passe de la forme asexuée à la forme sexuée – par exemple, la chenille (incapable de se reproduire) se transforme en papillon pouvant réaliser une reproduction-. Dans le cas des méduses, le scyphistome se transforme en une série de petites méduses par bourgeonnements successifs mais ne donne pas un unique adulte comme dans le cas des larves. On doit donc assimiler le scyphistome à un individu à part entière, différent de la forme sexuée dont il permet l'apparition et le développement. Steenstrup souligne aussi que l'individu asexué a un seul but, celui d'assurer le développement de la génération suivante. On assiste donc à une répartition des tâches entre les deux générations : la première est capable de réaliser la reproduction sexuée mais incapable de conduire à une nouvelle méduse, tandis que la seconde joue le rôle de nourrice inapte à la reproduction sexuée. Se pose alors la question de savoir ce qu'est une méduse : un organe reproducteur – simple capsule permettant la reproduction- ou un individu libre ?

Cette vision téléologique, suscita une large controverse au sein de la communauté internationale des biologistes dans les années 1840-1850. On reproche en particulier à Steenstrup une trop rapide généralisation d'un phénomène qui au final reste exceptionnel dans le règne animal. Cette théorie sur l'alternance des générations rejoint le second grand principe de biologie de Henri Milne-Edwards (1800-1885) : la « loi de division du travail ²³⁵ », énoncée pour la première fois en 1827 et développée en 1834. Nous y reviendrons un peu après. A la même époque, on découvre chez les méduses – au sens large - un nouveau phénomène qui remet également en question la notion d'individu : les colonies.

4.2. L'étude des colonies de Siphonophores.

Parmi les organismes étudiés par Péron et Lesueur au cours de ses campagnes océanographiques, entre 1800 et 1804, figurent les Siphonophores²³⁶ (figures 22 et 23).

²³⁵ Olivier PERRU, « Le concept d'individualité biologique chez Milne-Edwards », *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1997, vol. 4, n° 2, pp. 147-172. Camille LIMOGES, « Milne-Edwards, Darwin, Durkheim and the division of labour: a case study in reciprocal conceptual exchanges between the social and the natural sciences » dans *The Natural Sciences and the Social Sciences: Some Critical and Historical Perspectives*, s.l., Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994, pp. 317-343.

²³⁶ Pour l'inventaire complet des Siphonophores observés par Lesueur et Péron voir : Jacqueline BONNEMAINS et Claude CARRÉ, « Siphonophores et vélèles observés par F. Peron et C.-A. Lesueur au

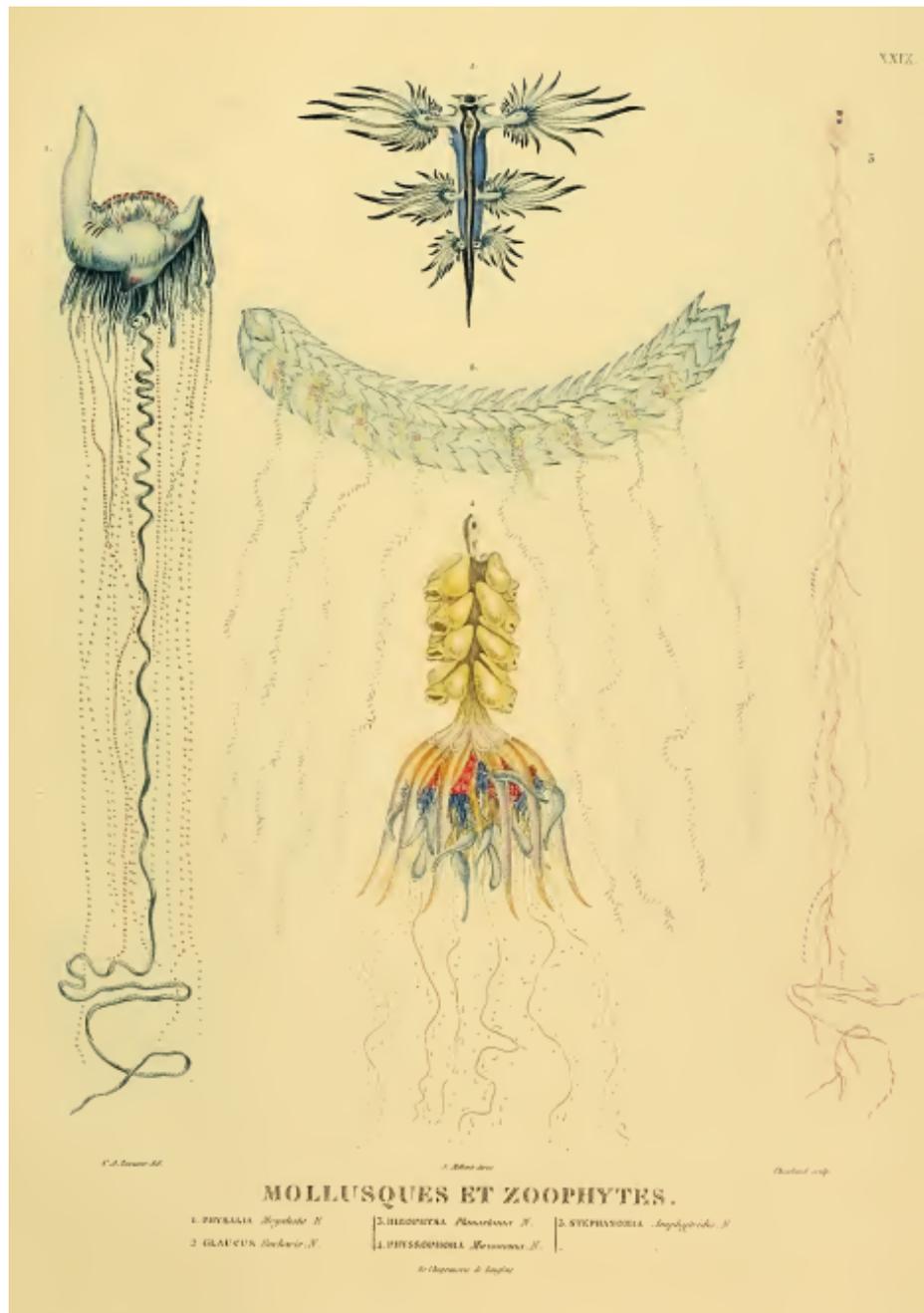


Figure 22 - Mollusques et Zoophytes. 1 – *Physalia*, 2- *Glaucus*, 3-*Rhizophysa*, 4- *Physophora*, 5- *Stéphanonia*. Extrait de C.-A. Lesueur et N.-M. Petit (1807), *Voyages de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur*. Atlas, p.96, planche XXIX.

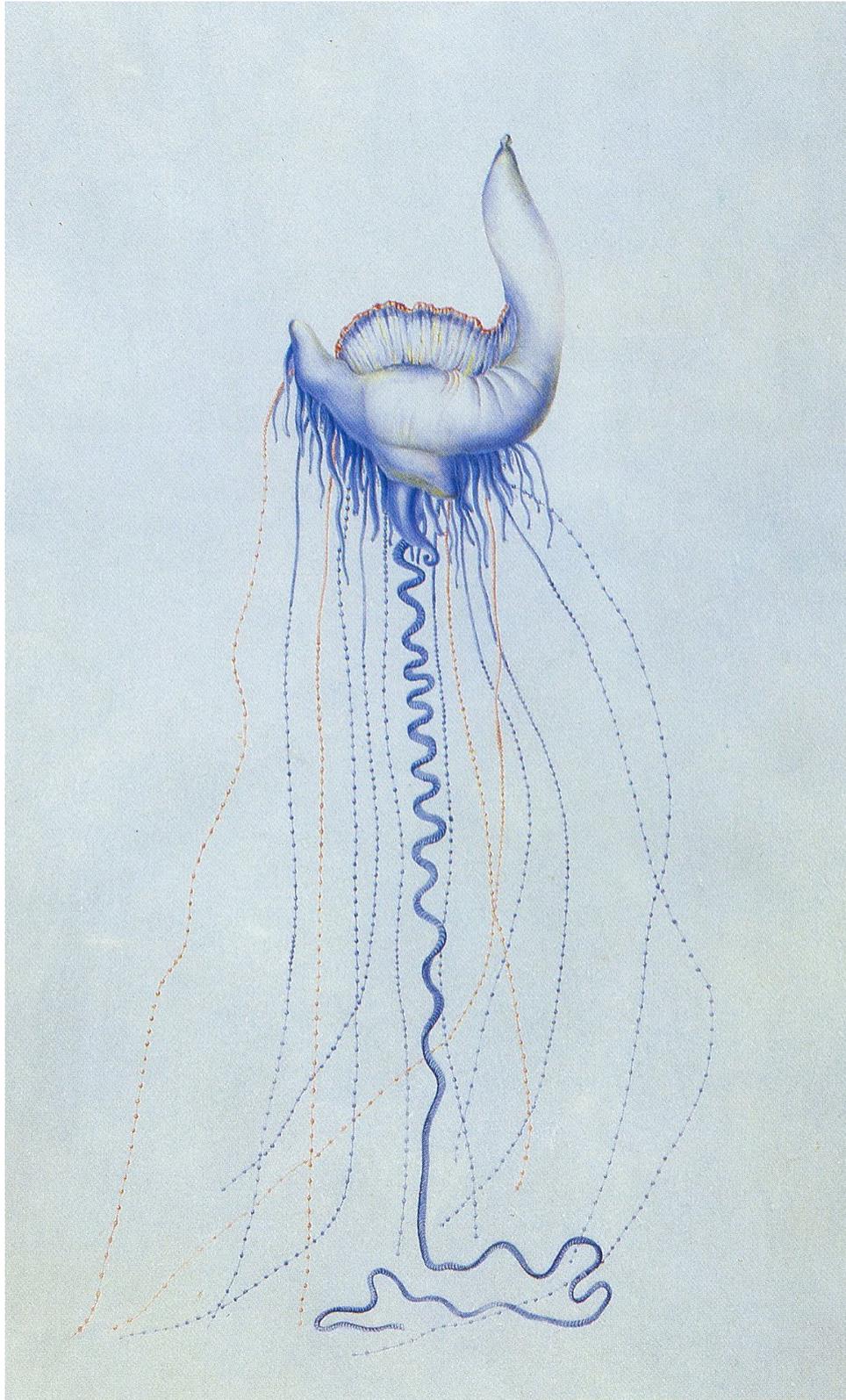


Figure 23 - Dessin de *Physalia*, réalisé par Lesueur, extrait de C.-A. Lesueur et N.-M. Petit (1807), *Voyages de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur*. Atlas, p.96, planche XXIX.

Dans la note accompagnant le dessin de l' *Apolémie uvaire* - un exemple de Physophores qui appartiennent aux Siphonophores -, Lesueur dit textuellement: « MM. de Lamark et

Blainville, auxquels j'ai communiqué mes observations, ont pensé avec moi que les Stéphanomies, dont je donne une figure, n'étaient, ainsi que je viens de le dire, que des animaux vivant en société » ; ce qui sous-entendrait que vers 1813, Lesueur avaient déjà conscience que ces organismes étaient composés de plusieurs individus.

Les siphonophores forment des colonies d'une centaine d'individus arrangés en chaîne. Les membres d'une colonie sont différenciés morphologiquement et fonctionnellement. On distingue ainsi des individus spécialisés dans la prédation, la digestion, la flottaison et la défense.

Quelques années plus tard, en 1816, Jules Savigny (1777- 1851) observe également des formes coloniales chez les ascidies²³⁷. En 1819, le voyageur allemand d'origine française Chamisso étudie des salpes qui tantôt adoptent l'aspect d'individus associés en chaîne et parfaitement coordonnés, tantôt se présentent comme des organismes solitaires. Chamisso montre également que les formes coloniales sont issues d'individus isolés et qu'inversement un individu isolé provient des formes agrégées.

Vers 1829, le suédois Sven Ludvig Lovén (1809-1895) observe des colonies d'hydriaires *Syncorine* et *Campanularia*. Il s'aperçoit que ces animaux produisent des méduses libres, qui après fixation sur un support sont capables de donner une colonie.

Toutes ces observations, et en particulier celles des méduses siphonophores, posent avec acuité la question de l'individualité : les colonies de siphonophores ne représentent-elles pas un individu d'ordre supérieur ? Qu'est-ce-que l'individu dans le cas du strobile : l'ensemble de l'empilement ou un seul des anneaux qui donnera une petite méduse ? Ce problème de définition se pose d'autant plus que l'on distingue au sein des colonies une spécialisation des individus dans la réalisation des fonctions. En effet, il se produit une division fonctionnelle du travail et, parce qu'ils se chargent de tâches spécialisées, les individus sont modifiés morphologiquement. Steenstrup parvient également à une conclusion très similaire, observant l'alternance des générations et une division du travail entre générations.

Les phénomènes biologiques que nous venons de décrire acquièrent une importance particulière à une époque qui est aussi celle de la révolution industrielle. En effet, les naturalistes se mettent à appliquer les réflexions sur la société humaine et son organisation aux sociétés animales, en analysant ces dernières en termes de hiérarchisation, de répartition du travail et de spécialisation des individus.

²³⁷ Jules SAVIGNY, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, s.l., G. Dufour, 1816, 239 p.

Le français Henri Milne-Edwards²³⁸ (1800-1885) fait partie de ces scientifiques inspirés par cette analogie avec la société et l'organisation du travail. Dans cette approche, il remobilise une notion fondamentale, introduite quelques décennies plus tôt par deux biologistes, Alfred Moquin-Tandon (1804-1863) et Antoine-Louis Dugès (1797-1838) : celle de zoonite, c'est-à-dire d'unité intermédiaire de l'individualité.

4.3. La « conformité organique » et la définition des zoonites.

C'est en étudiant les Hirudinées (les sangsues), que Moquin-Tandon introduit un niveau intermédiaire d'individualité entre la cellule et l'organisme : le zoonite²³⁹. En effet, il est frappé chez ces Annélides par la répétition d'une unité - constituée de cinq anneaux-possédant chacune un système nerveux, un système digestif, des appareils pour la circulation, la locomotion, la reproduction... Le naturaliste voit dans chaque segment (actuellement : un métamère) un « organisme distinct, comme un animal particulier ». Il qualifie alors les sangsues d'animaux composés, les opposant de ce fait aux Vertébrés, « animaux simples ou unitaires ». Les Annélides apparaissent à Moquin-Tandon comme un « agrégat d'individus analogues par leur organisation²⁴⁰ », qu'il nomme zoonites. Ces derniers se succèdent en l'occurrence selon un axe antéro-postérieur mais tel n'est pas le cas chez tous les animaux « composés » :

« Dans tous les animaux invertébrés, les zoonites ne sont pas soudés entre eux sur une même ligne, comme dans les Hirudinées, dans les autres Annélides, les Insectes, etc... chez une partie de ces êtres composés, les animaux particuliers sont disposés dans plusieurs sens, mais toujours sur un plan unique. Quelquefois même ils partent d'un seul point et forment des rayons (une partie des Radiaires) ; enfin, les zoonites sont arrangées sur plusieurs plans autour d'un axe et placées en verticille ou en spirale à la manière des bourgeons ou zoonites végétales (botanites) : c'est là, le cas des animaux

²³⁸ Nous choisissons ici la dénomination la plus courante de Henri Milne-Edwards. Il faut noter que la graphie correcte devrait être Henri-Milne Edwards : Milne étant le nom de sa marraine et demi-sœur, Milne qu'Henri souhaitait associer à son prénom (P. JAUSSAUD et É.-R. BRYGOO, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies, op. cit.*).

²³⁹ Olivier PERRU, « Zoonites and organic units: its origins from a specific lecture of Alfred Moquin-Tandon (1804-1863) and Antoine Duges (1797-1838) », *History and philosophy of the life sciences*, 2000, vol. 22, n° 2, pp. 249-272. S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties, op. cit.*, pp. 207-221.

²⁴⁰ Alfred MOQUIN-TANDON, *Monographie de la famille des Hirudinées*, s.l., chez J.-B. Baillière, libraire de l'Académie Royale de Médecine, 1846, vol.1., p. 198.

les plus inférieurs, ceux qui se rapprochent le plus des végétaux, ou même, qui se confondent avec eux²⁴¹».

C'est la première fois qu'est proposée une nouvelle interprétation de la structure rayonnée des Radiaires : ils résulteraient de la répétition d'individus rayonnants à partir du centre. Cette explication de la symétrie radiaire sera reprise ultérieurement, tout au long du XIX^e siècle et plus particulièrement par Ernst Haeckel (1834-1919) et Edmond Perrier (1844-1921). On remarque également dans la citation de Moquin - Tandon une référence aux végétaux, celle-ci renvoie à ses travaux de tératologie végétale²⁴² et à la théorie de la métamorphose des plantes de Goethe. Selon l'auteur allemand, les végétaux résulteraient des répétitions d'une structure fondamentale, la « botanite », elle-même constituée d'un fragment de tige et d'un appendice (feuille ou pièce florale).

Selon Moquin-Tandon, il existe « deux espèces de vie » : une vie particulière, celle du zoonite et une vie « générale », celle de la collection de zoonites dont le fonctionnement est coordonné par des « cordons de communication ». La proportion de ces deux vies varie selon les espèces et « à mesure qu'on s'élève dans l'échelle animale, on voit les zoonites s'unir plus intimement les unes aux autres, et l'individualité de l'ensemble se prononcer de plus en plus²⁴³ ».

Cette idée de niveau intermédiaire dans l'échelle de l'individualité, nommé zoonite, sera ensuite reprise et développée par Antoine- Louis Dugès.

Médecin à la faculté de Montpellier, Dugès réalise à partir de 1826, des études de zoologie et d'anatomie comparée qu'il soumet à l'Académie des sciences. Le 17 octobre 1831, il présente devant cette société savante son *Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale*²⁴⁴, grâce auquel il souhaite offrir un compromis dans le débat de 1830, opposant Cuvier à Geoffroy Saint Hillaire. A « l'unité de composition organique », défendue par Geoffroy Saint Hillaire, Dugès propose de substituer une nouvelle formule plus flexible : celle de « conformité organique dans l'échelle animale ». Geoffroy Saint Hillaire défendait

²⁴¹ *Ibid.*, p.199.

²⁴² Alfred MOQUIN- TANDON, *Éléments de Tératologie végétale, ou, histoire abrégée des anomalies de l'organisation dans les végétaux*, Paris, P.-J. Loss, 1841, 403 p.

²⁴³ Antoine DUGÈS, « Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale, lu à l'Académie des Sciences, séance du 18 octobre 1831 » dans *Annales des sciences naturelles*, Paris, Auguste Ricard, 1832, pp. 254-260.

²⁴⁴ *Ibid.*

l'existence d'un unique plan d'organisation dans le règne animal. Convaincu par les arguments de Cuvier, qui juge impossible de comparer dans les détails les divers arrangements anatomiques, Dugès pense qu'une « disposition particulière des parties principales » peut être tracée de classe en classe : « l'analogie de telle ou telle pièce dans les animaux différents » s'accompagne de la reconnaissance chez tous les animaux d'une « conformité dans l'ensemble ». Exprimé autrement, il s'agit pour Dugès de mettre davantage en valeur l'unité de plan au sens d'une « unité de système dans la composition des parties que de faire porter l'attention sur la pluralité des composants analogues d'un organisme à l'autre²⁴⁵ ». Pour établir « la conformité organique », il propose une révision des lois de Geoffroy Saint-Hilaire, en particulier la « loi de complication des organismes » –selon laquelle on assiste à une augmentation graduelle de la complexité le long de l'échelle des êtres- qu'il remplace par la loi de « répétition ou de multiplicité des organismes ²⁴⁶ ». Dugès, reprenant le concept de zoonite comme prototype de l'individualité, définit l'organisme comme un animal ou une portion d'animal capable d'une vie indépendante. A la différence de Moquin – Tandon, il étend ce concept aux vertébrés et le replace dans des dynamiques de perfectionnement et de complexification. Il s'agit moins, pour Dugès, de démontrer les correspondances organe par organe entre les animaux de groupes différents que de constater une concordance entre les divers types anatomiques pouvant se déduire les uns des autres. Sa démonstration repose sur quatre lois : la « loi de multiplicité des organismes », la « loi de disposition », la « loi de modification et de complication » et la « loi de coalescence ». Chacune d'entre elles est développée en s'appuyant sur des exemples pris chez les invertébrés et plus particulièrement des organismes classés alors dans le groupe des méduses : les siphonophores. Les deux premières lois reposent sur l'observation de ces formes coloniales qui présentent un accollement et un arrangement dans l'espace des zoonites. Tout animal est « un ensemble d'organes (zoonites) qui suffit à la vie quand il est naturellement isolé ; qui y participe, plus ou moins solitairement, quand il est réuni à d'autres, selon qu'il leur est plus ou moins intimement soudé ». Les zoonites ne sont pas disposées de la même manière chez tous les animaux et cette variété de disposition explique la diversité des types. Ainsi « il n'y a pas unité de plan dans l'échelle animale ; mais il y a

²⁴⁵ O. PERRU, « Zoonites and organic units: its origins from a specific lecture of Alfred Moquin-Tandon (1804-1863) and Antoine Duges (1797-1838) », art cit.

²⁴⁶A. DUGÈS, « Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale, lu à l'Académie des Sciences, séance du 18 octobre 1831 », art cit., p. 12.

conformité, car les éléments composants sont toujours de même nature, et leur disposition, quoique variée, ne suffit pas pour isoler, séparer nettement les uns des autres les animaux qu'ils constituent ²⁴⁷». Dugès distingue alors trois grands arrangements²⁴⁸ :

- celui des animaux « bisériés » chez lesquels les zoonites sont disposées par paires symétriques placées les uns à la suite des autres selon l'axe antéro-postérieur ;
- celui des animaux « rayonnés », dont les zoonites sont associés en cercle autour d'un point central, selon une symétrie radiée, exemple des méduses;
- celui des animaux dont l'arrangement des zoonites est irrégulier et que Dugès nomme les « racémières ».

S'appuyant sur certains exemples de méduse, le naturaliste souligne que ces différents types peuvent coexister. Par exemple chez les Physophores (classés actuellement dans les Siphonophores), la disposition bisériale pourra devenir rayonnée ou irrégulière. L'arrangement des zoonites est également susceptible de varier au cours du développement ainsi qu'entre les genres d'une même famille (chez les Béroés par exemple).

L'énoncé de la troisième *loi de modification et de complication des organismes*, repose également sur un exemple de Siphonophores coloniaux : les Diphyes. En effet, dans ce cas on peut distinguer la transformation des zoonites au sein d'un même organisme. Les diphyes montrent une disposition en grappe autour d'une tige commune et leur morphologie varie progressivement d'une extrémité à l'autre de l'animal :

« Il est facile de voir, du moins pour les diphyes, dans les figures données par MM. Quoy et Gaimard (figure 24), qu'il n'y a là qu'une série d'organismes formant une grappe alterne sur une tige commune. En prenant cette tige par son extrémité la plus ténue, on y voit des zoonites d'abord très-rapprochées, serrées et rudimentaires, puis graduellement croissantes et de plus en plus espacées ; enfin, on voit que chacune se compose d'un corps conoïde et creux, pourvu d'un tube appelé suçoir, etc. Arrivé aux deux éléments les plus volumineux de la série, l'observateur reconnaît à chacun (...) une cavité principale que traverse la tige, et un entonnoir qui représente le suçoir des organismes moins développés. L'observateur remarque encore que la diphye la plus extrême tient à peine à la précédente, de même qu'un biphore est à peine attaché aux autres ; aussi la séparation est-elle extrêmement facile ; peut-être est-elle même spontanée à une certaine époque. Tout paraît effectivement démontrer que chacun des

²⁴⁷*Ibid.*, p.19.

²⁴⁸*Ibid.*, p.18.

corps observés le long de la tige, croîtra graduellement et prendra des formes, jusqu'à un certain point nouvelles, pour remplacer, chacun à son tour, les corps qui l'ont précédé, qui ont grossi et changé comme lui, et ont servi, pendant un certain temps, de chef, de tête à tous les autres²⁴⁹ ».

On observe donc chez les Diphyes une spécialisation des zoonites (nommée actuellement différenciation).

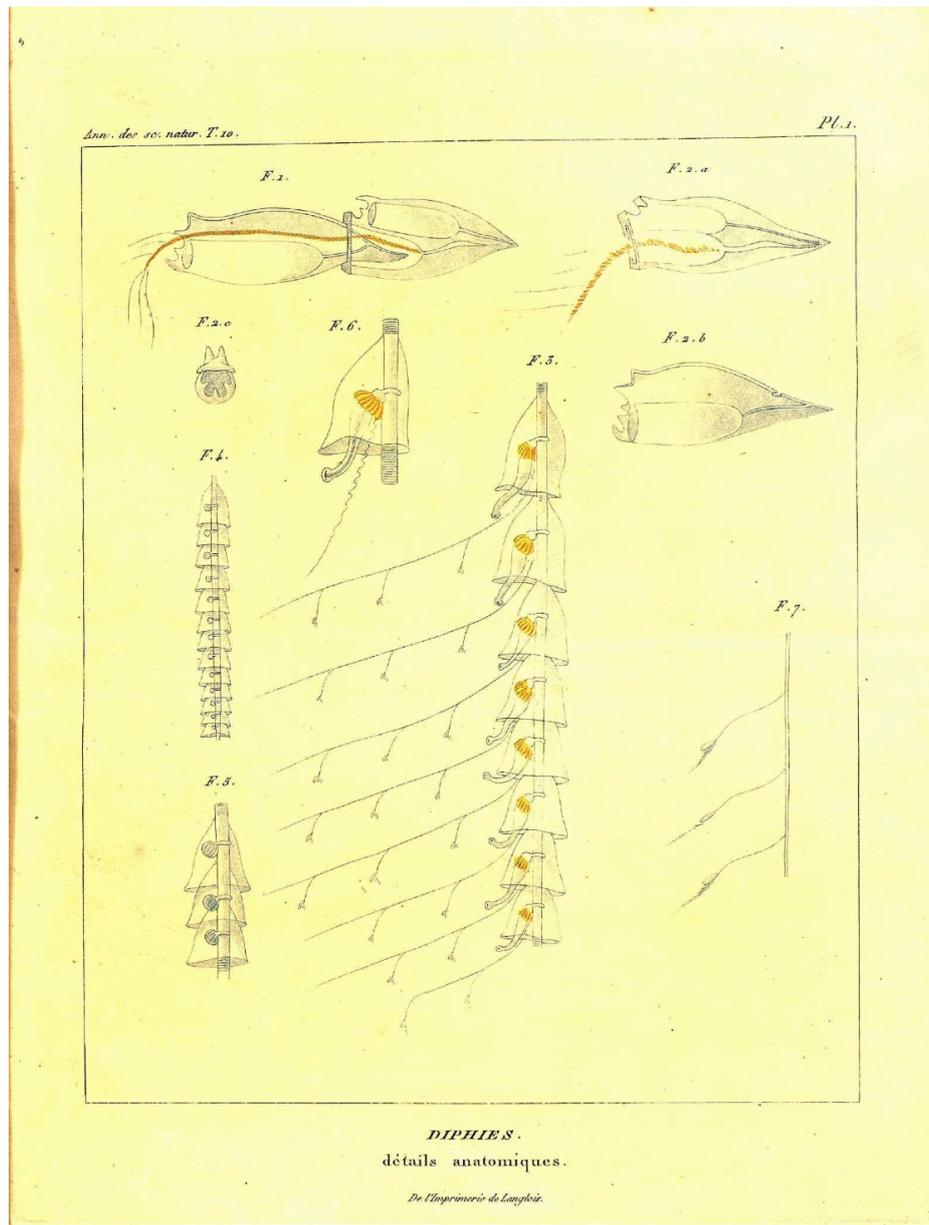


Figure 24 - Dessin de Diphyes figure de MM. Quoy et Gaimard, (1827), *Annales des sciences naturelles* (...), atlas du tome 10, planche 1.

(Légende de la figure 24 : Fig. 1. Diphyes réunies de grandeur naturelle. Fig. 2. Diphyes séparées, a, Diphie portant les suçoirs, ou postérieure ; b, Diphie antérieure; c, ouverture de sa cavité. Fig. 3. Chapelet de suçoirs et d'ovaires très-grossis. Fig. 4. Terminaison du chapelet, moins développé

²⁴⁹ *Ibid.* p. 23.

que la partie supérieure; les suçoirs ne sont que rudimentaires et arrondis. Fig. 5. Les mêmes très-grossis. Fig. 6. Suçoir couvert de sa cloche transparente excessivement grossi. Fig. 7. Une partie des filamens très-grossis).

Enfin, les zoonites peuvent fusionner entre elles : c'est la loi de coalescence. Elle se traduit dans le cas des organismes coloniaux (Physophores ou des Diphyes), comme Dugès le souligne, par l'existence d'une partie commune en l'occurrence une tige pouvant être volumineuse. La coalescence se vérifie dans l'ensemble du monde vivant, végétal comme animal, et peut être observée au cours du développement. Par ailleurs ce sont les lois de modification et de complication des organismes et la loi de coalescence, qui expliquent « l'harmonie qui accommode tous les organes les uns aux autres, la partie au tout, le tout à la partie, qui fait que chaque fonction particulière est utile à l'ensemble, et que l'ensemble favorise chaque fonction particulière »²⁵⁰. Dugès compare cette organisation entre les zoonites avec celle des sociétés humaines :

« Sous le rapport de la sensibilité et de la locomotion, il semble donc que les segmens se partagent, se distribuent le travail pour concourir plus aisément à un but commun. Cette distribution, ce concours où chaque partie apporte aux appareils de la vie intérieure ; là nous voyons tel segment ou telle région appeler, concentrer, ou, pour mieux dire centraliser et perfectionner tel appareil d'organes dont les autres segments restent privés, soit par abandon résultant d'une coalescence partielle qui attire tous les élémens organiques de même nature vers un centre commun, soit par atrophie, disparition d'un appareil de fonction rendu inutile dans la plupart des segmens par son grand développement dans un seul qui le rend apte à servir, en ce qui le concerne, à toute la machine. Cette communauté, cette convenance réciproque constitue l'individualisation, et concours, on le sent bien, au perfectionnement de la vie en général. Il en est de l'association des organismes comme de la société humaine. La civilisation fait d'une masse d'individus différens, et elle concourt à augmenter les commodités, les jouissances de chacun d'eux par le partage des capacités et des occupations. Une peuplade de sauvages est, au contraire, réduite à la vie la plus simple et la plus grossière. Dans la première de ces sociétés, nous avons l'image de l'économie animale chez les êtres les plus élevés dans l'échelle, un mammifère, par exemple. Quant à la deuxième, c'est la vie du ténia, aussi morcelée que l'animal lui-même, et aussi peu complexe que l'est

²⁵⁰ *Ibid.*, p.30.

l'organisation de chacun de ses segmens, aussi peu variée que la forme de ses anneaux²⁵¹ ».

Il faut souligner ici que les zoonites apportent un progrès important dans ce que l'on appelle à l'époque l'« économie animale ». En effet, quelque soit leur degré de différenciation, ces sous-unités fonctionnelles seront de plus en plus en relation avec un processus de division du travail, en l'occurrence de nature physiologique. On retrouve cette conception chez Henri Milne-Edwards (1800-1885), qui en fait une cause de la complexification et du perfectionnement tout au long de l'échelle animale. *Le mémoire sur la conformité organique* de Dugès est reçu très diversement au sein des membres de l'Académie des sciences. Geoffroy Saint-Hilaire est globalement d'accord avec Dugès, qui comme, lui défend une unité générale dans le règne animal. A l'opposé, Cuvier adopte une attitude bien différente : s'il accepte de constater la ressemblance entre certaines parties chez plusieurs Invertébrés, il refuse une similitude complète des parties excepté chez certaines formes coloniales (comme les coraux). Son argument le plus décisif porte sur les Mollusques chez lesquels il n'observe aucune segmentation malgré leur organisation complexe : pour lui, ils ne peuvent donc être composés de plusieurs zoonites. Avec le soutien de Geoffroy Saint-Hilaire et Marcel de Serres (1780- 1862), Dugès continue ses travaux de zoologie jusqu'à sa mort prématurée en 1838.

L'apport de Dugès est essentiel dans la biologie animale du début du XIX^e siècle. En effet, pour le naturaliste l'animal n'est plus dans son ensemble la projection d'un type général. Ce sont les zoonites dont l'organisme est construit qui doivent être considérées comme des variations d'un modèle commun. Le zoonite devient donc le prototype de l'organisme animal capable de créer l'unité organique. En conséquence, il ne s'agit alors plus de rechercher les analogies de structure dans la série des animaux, comme a pu l'annoncer Geoffroy Saint-Hilaire. Désormais, pour Dugès, l'analogue par excellence devient le zoonite ou une partie du zoonite. On passe alors de l'unité de type de la morphologie descriptive qui observe les similitudes et les différences entre les parties analogues, à la notion d'individu qui intègre désormais une dimension physiologique (auxquelles s'applique une division du travail).

Il faut également souligner que la démarche de Dugès se base au départ sur l'étude d'exemples les plus simples existants dans la nature. Les colonies de certains invertébrés, en particulier les Siphonophores tiennent une place importante dans son étude. Il tente ensuite une généralisation aux animaux supérieurs mais sa position devient alors fragile.

²⁵¹ *Ibid.*, p.31.

De plus, grâce à l'exposé de ses quatre lois, il place le zoonite dans un contexte de perfectionnement graduel qui se réalise grâce à la multiplicité des organismes, la disposition, la modification, la complication et la coalescence. On voit alors apparaître une idée qui sera reprise dans la théorie coloniale et culminera à la fin du siècle dans l'œuvre d'Edmond Perrier, plus particulièrement dans son ouvrage intitulé *Les colonies animales et la formation des organismes*²⁵². Selon la théorie concernée, au cours de l'Evolution, des individus monomériques et simples se reproduisant de manière asexuée se seraient progressivement regroupés en colonies (au départ constituées d'organismes identiques). Les individus regroupés seraient devenus de plus en plus dépendants les uns des autres, aussi bien d'un point de vue structural que d'un point de vue physiologique, concourant ainsi à la constitution d'un individu véritablement unique. Parallèlement, se serait produite une spécialisation de différents individus de la colonie dans une tâche donnée. Cette théorie coloniale s'est basée non seulement sur le développement de l'étude des organismes coloniaux, mais aussi sur les principes d'économie et de division du travail.

4.4. Les colonies de méduses : division du travail et polymorphisme.

La théorie synthétique de Dugès a été différemment reçue par la communauté scientifique marquée de façon durable par le débat de 1830. La disparition de Cuvier, puis celle de Geoffroy Saint-Hilaire vont permettre de voir émerger, vingt ans plus tard, une nouvelle école dirigée par Milne-Edwards. Ce dernier remobilisera la notion d'unité élémentaire du vivant.

Admirateur de Cuvier, Milne-Edwards croit à la primauté de la fonction sur la forme. Pour se « former une idée du plan, qui a présidé à la constitution du règne animal »²⁵³, il cherche à juger des causes par les effets. « Etudiant comparativement les êtres animés comme des machines créées par l'industrie humaine ²⁵⁴» pour remplir certaines fonctions, il cherche à dégager les lois qui régissent l'adaptation des organismes aux conditions du milieu. Il en découvre deux.

²⁵² Edmond PERRIER, *Les colonies animales et la formation des organismes*, PARIS, Masson, 1881, 797 p.

²⁵³ Henri MILNE-EDWARDS, *Rapport sur les progrès récents des Sciences Zoologiques en France: Publication faite sous les auspices du Ministère de l'Instruction Publique*, s.l., Impr. Impér.(Hachette.), 1867. p. 435.

²⁵⁴ *Ibid.*, p. 435.

La première est la « loi d'économie » ou la « loi d'unité de type » selon laquelle : « pour diversifier tous ces êtres, la nature n'a eu recours à aucune création organique nouvelle ; elle s'est bornée à changer, dans d'étroites limites, les proportions de quelques parties, et à varier les décorations sans toucher au caractère essentiel ni des murs ni des fondations de l'édifice ²⁵⁵ ». « La tendance générale de la nature a été de multiplier dans des proportions gigantesques les différences, tout en variant le moins possibles les matériaux constitutifs des animaux et de la manière dont ces matériaux ont été mis en œuvre²⁵⁶ ». La nature se borne donc à un nombre limité de types et crée dans chaque type une diversité très grande en augmentant graduellement le degré de perfectionnement. Chaque type est caractéristique d'un embranchement, tel que défini par Cuvier. Rejetant ainsi la théorie de Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de composition dans le règne animal, Milne-Edwards base sa démonstration essentiellement sur l'exemple des appendices des Crustacés²⁵⁷. Ces organes sont présents par paires au niveau de chaque zoonite. Milne-Edwards démontre que les appendices sont tous au départ fondamentalement identiques et qu'ils sont capables, au cours du développement embryonnaire, d'acquérir des fonctions différentes et spécifiques (antennes, mandibules, pattes locomotrices ...). La nature utilise donc, selon le savant, une même forme générale pour permettre la réalisation de fonctions totalement différentes²⁵⁸.

La seconde loi de Milne-Edwards porte sur la division du travail physiologique²⁵⁹. Cette notion a été introduite un an avant par Peter Mark Roget (1779-1869) à propos de la fonction de nutrition chez les animaux²⁶⁰. Milne-Edwards compare l'organisme à une usine dont les

²⁵⁵ Henri MILNE-EDWARDS, *Rapport sur les progrès récents des Sciences Zoologiques en France: Publication faite sous les auspices du Ministère de l'Instruction Publique*, s.l., Impr. Impér.(Hachette.), 1867. p.438.

²⁵⁶*Ibid.*, p. 440.

²⁵⁷ Jean-Victor AUDOUIN et Henri MILNE-EDWARDS, « Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les crustacés » dans *Annales des sciences naturelles*, s.l., imprimerie de C. Thuau, 1827, pp. 383-314, 352-399. Henri MILNE-EDWARDS, *Histoire naturelle des crustacés: comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*, Paris, Librairie encyclopédique de Roret, 1840, vol. 4.Index 32 p. et 42 planches.

²⁵⁸ Henri MILNE-EDWARDS, « Observations sur les changements de formes que divers crustacés éprouvent dans le jeune âge », *Annales des sciences Naturelles*, 1835, 2ème série, pp. 321-334.

²⁵⁹ O. PERRU, « Le concept d'individualité biologique chez Milne-Edwards », art cit. C. LIMOGES, « Milne-Edwards, Darwin, Durkheim and the division of labour: a case study in reciprocal conceptual exchanges between the social and the natural sciences », art cit.

²⁶⁰ Peter Mark ROGET, *An introductory lecture on human and comparative physiology*, Londres, 1826, 120 p.

ouvriers seraient représentés par les différents organes. Chaque organe exerce une fonction sans se soucier des autres tâches prises en charge par d'autres « ouvriers ». Une telle vision semble influencée par la théorie économique d'Adam Smith (1723-1790). Ce dernier préconisait, pour accroître la productivité, la mise en place de chaînes de production divisant le travail entre plusieurs ouvriers dotés chacun d'une fonction spécialisée. Dans le cas de l'animal-usine, la division du travail garantit également une plus grande efficacité physiologique. Cette division du travail s'accompagne d'une spécialisation progressive des tissus, qui se diversifient et donc d'un perfectionnement progressif des organismes. Ainsi, les animaux les plus primitifs tels les polypes, possèderaient des tissus peu différenciés, ne permettant pas la mise en place de véritables organes, avec en contrepartie une forte capacité de régénération. A l'inverse, les organismes supérieurs dont les fonctions bien différenciées sont réparties entre les divers organes sont incapables de se régénérer.

Contrairement à Dugès, Milne-Edwards ne considère pas les zoonites comme des individualités distinctes et primitivement indépendantes. L'unité fondamentale reste, pour lui, au niveau du type. Milne-Edwards enrichit cette notion de type d'une dimension temporelle supplémentaire en montrant que le type n'est pas statique et qu'il varie au cours du développement embryonnaire. L'étude de l'évolution embryologique lui permet alors de préciser l'organisation des animaux et de corriger certains rapprochements taxinomiques.

Alors même que Milne-Edwards énonce ses deux lois d'économie et de division du travail, de nombreuses études se développent sur les méduses coloniales (Siphonophores), en particulier celles de Steenstrup précédemment évoqué. Ce dernier émet l'hypothèse d'une répartition des tâches entre deux générations : l'une assure la reproduction sexuée, mais sans mener à terme le développement de sa progéniture ; l'autre (nommée nourrice), permet le développement des petites méduses sans mettre en place de fonction sexuelle. Steenstrup souligne donc le caractère adaptatif de l'alternance des générations puisque l'individu asexué a pour seul but d'assurer le développement de la génération suivante.

En 1851, l'Allemand Karl Georg Friedrich Rudolf Leuckart (1822-1898) va approfondir cette approche en introduisant la notion de polymorphisme²⁶¹, toujours à partir de l'exemple, entre autres, des méduses coloniales (les Siphonophores)²⁶².

²⁶¹ La définition de polymorphisme a acquis des significations nouvelles et divergentes depuis la définition de Leuckart. Actuellement, elle fait référence à des individus possédant des phénotypes morphologiques distincts au sein d'une colonie. Ce polymorphisme se réfère à des phénotypes alternatifs sous contrôle génétique strict. Pour les généticiens, cette définition va se centrer sur le polymorphisme génétique indépendamment des effets sur le phénotype. On emploie actuellement le terme de polyphénisme pour décrire le cas où un individu possédant un génotype développe alternativement des phénotypes différents en réponse à différents stimuli environnementaux. Lynn K NYHART et Scott LIDGARD, « Individuals at the center of biology: Rudolf

Leuckart a suivi des études de médecine à Göttingen et, très intéressé par la zoologie, il devient en 1845 l'assistant de Rudolf Wagner (1805-1864). A partir de 1850, il enseigne à l'université de Giessen, puis en 1869, à Leipzig où il fonde en 1880 un nouvel institut de zoologie. En 1847, il publie avec Heinrich Frey (1822-1890) une série d'études d'Invertébrés²⁶³, à la suite d'un séjour sur les côtes allemandes et plus particulièrement sur l'île de Helgoland. Les deux naturalistes proposent alors le nom de Coelentérés, pour traduire les analogies qu'ils observent entre les Actinies (anémones de mer), les Lucernaria (méduses) et les Cténophores. Cette étude²⁶⁴ ²⁶⁵ entraîne la disparition de l'embranchement des Radiés, (créé par Cuvier), et son éclatement en deux groupes distincts : les « Coelentérés » (Eponges, Cnidaires et Cténophores), et les « Echinodermes » (Oursins, Astéries, etc) ²⁶⁶. Ce rapprochement se justifie par un arrangement similaire des cavités internes (en particulier l'estomac et les vaisseaux) et leurs relations avec la paroi du corps (continuité de la cavité du corps (coelome) avec la cavité digestive (enteron)). La démonstration de Frey et Leuckart se base aussi bien sur la morphologie que sur l'étude du développement embryonnaire. Thomas Henry Huxley (1825-1895) confirmera ce rapprochement, mais en empruntant une démarche totalement différente : il ne partira pas des formes les plus courantes, mais des formes atypiques et asymétriques.

Durant les années 1850, Leuckart concentre son travail sur les concepts biologiques de division du travail, d'alternance des générations, de parthénogenèse et d'individualité biologique. Dans ce but, il analyse un large éventail d'Invertébrés : les méduses, les polypes

Leuckart's Polymorphismus der Individuen and the ongoing narrative of parts and wholes. With an annotated translation », *Journal of the History of Biology*, 2011, vol. 44, n° 3, pp. 373-443.

²⁶² Rudolf LEUCKART, *Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur: Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel.*, GIESSEN, 1851, 38 p.

²⁶³ Heinrich FREY, Johann Friedrich Heinrich Conrad FREY et Rudolf LEUCKART, *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres*, Braunschweig, Vieweg, 1847, 170 p.

²⁶⁴ Heinrich FREY, Johann Friedrich Heinrich Conrad FREY et Rudolf LEUCKART, *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres*, Braunschweig, Vieweg, 1847, 170 p.

²⁶⁵ Rudolf LEUCKART, *Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen*, s.l., Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1848, 180 p.

²⁶⁶ M.P. WINSOR, *Starfish, jellyfish, and the order of life*, op. cit.

et les colonies animales, dans un cadre synthétique alliant anatomie, physiologie et développement.

Dans son article de 1851 intitulé *Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur: Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel* (Sur le polymorphisme des individus ou les manifestations de la division du travail dans la nature : contribution à la théorie du changement des générations), Leuckart montre comment la division du travail se réalise à travers une série progressive. Ainsi il ne classe pas les organismes simplement le long de lignes taxonomiques mais aussi en prenant en compte la complexité de leurs cycles de vie, la diversité de leurs parties (ou membres), leur comportement et le partage des tâches. Sa série commence donc par les organismes isolés dont les sexes sont séparés et qui diffèrent seulement par les organes et les produits de la reproduction (spermatozoïdes et ovules). Les animaux concernés représentent le premier degré de division du travail. Dans le cas le plus simple, la fécondation est externe, tandis que le niveau suivant fait appel à la fécondation interne. Il y a ensuite la constitution de paires sexuelles avec une séparation des fonctions dont le soin du couvain. Puis, on retrouve les unions polygames avec toujours une répartition des fonctions. L'avant-dernier niveau est constitué par les sociétés d'insectes (Abeilles, Fourmis, Termites) dont les individus, à la fois sexuée et asexuée, remplissent des tâches strictement définies pour répondre aux besoins communs de la société. Enfin, le dernier niveau rassemble les animaux physiologiquement contigus c'est-à-dire les colonies qui se mettent en place par multiplication asexuée. Cette progression révèle une division fonctionnelle du travail de plus en plus marquée, allant jusqu'à susciter des changements morphologiques. A partir de l'exemple des méduses (colonie de Siphonophores), Leuckart définit les formes issues de la différenciation fonctionnelle comme des « individus polymorphes ». Il distingue ainsi les individus spécialisés dans la flottaison (vessie natatoire), ceux qui permettent le mouvement de la colonie (clochette natatoire), ceux spécialisés dans la nutrition, et enfin ceux jouant un rôle dans la perception et la défense de la colonie (figure 25).

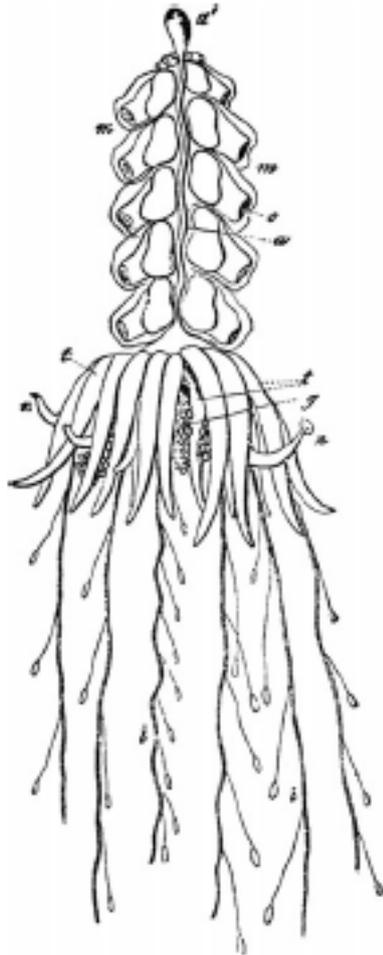


Figure 25 - Dessin de Siphonophore (*Physophora*). Extrait de E.Haeckel, (1878), *Ueber Arbeitstheilung in Natur- und Menschenleben*, p. 120.

(Légende de la figure 25 : a: vessie ou vessie natatoire à son extrémité supérieure; m: personnes natation ou cloche de natation; o: ouverture de la cloche; t: personnes sensorielles ou polypes tactiles; g: personnes oeufs ou femmes; n: personnes nutritives ou polypes alimentaires. "

Note Haeckel utilise le terme « personne» pour les individus polymorphes).

Le polymorphisme a déjà été défini comme un ensemble de formes de vie qui traduisent une grande variabilité au sein du genre ou de l'espèce. Leuckart va enrichir le concept en montrant la diversité des formes de vie au sein d'une colonie. Il pense que c'est la nécessité de répondre aux besoins essentiels pour la survie de la colonie et donc de remplir les fonctions physiologiques indispensables, qui a façonné le polymorphisme structural des polypes individuels. Leuckart a montré également que les différents individus de la colonie proviennent tous d'une même protubérance initiale.

Il faut remarquer que Leuckart ne débute pas son article sur le polymorphisme en définissant les individus, mais les espèces. Toutes les définitions de l'espèce jusque là établies, la voient comme une forme fermée et auto-entretenu de la vie animale : elle serait caractérisée par un individu « idéal », capable d'exercer toutes les fonctions nécessaires à la vie pour représenter

et maintenir l'espèce. Leuckart remet en cause cette définition, car pour la plupart des animaux, les stades de développement ne dépendent pas d'un seul être. D'abord, les sexes sont divisés et leur interaction est nécessaire pour la reproduction de l'espèce. Ensuite, les différentes capacités et fonctions de la vie sont réparties entre plusieurs organismes. En conséquence, il faut plus d'un individu pour la représentation de l'ensemble de l'espèce et son maintien. La notion de spécimen représentatif (ou du type idéalisé) de l'espèce est donc caduque. Leuckart indique ensuite que les individus polymorphes impliqués dans la reproduction sexuée non seulement jouent un rôle dans le maintien de la colonie (supra-organisme) mais aussi dans la perpétuation à un niveau supérieur de l'espèce.

Quelle est donc la signification du polymorphisme de Leuckart ? La réponse peut se concevoir en termes d'efficacité. Il avait été émis au préalable (en particulier par Goethe), une hypothèse selon laquelle toutes les parties sont étroitement liées et qu'elles interagissent entre elles au service de la perfection physiologique de l'ensemble. De ce fait, l'organisme se trouve placé en équilibre entre son harmonie interne et une adaptation aux conditions du milieu. Les différentes modalités empruntées pour établir cet équilibre induisent l'apparition de la diversité des formes. Grâce à l'étude du fonctionnement des colonies, Leuckart va plus loin : il suggère que chaque partie contribue au bien-être de l'ensemble et que l'optimisation de l'efficacité de certaines tâches, libère des ressources nécessaires à d'autres tâches plus critiques, comme la génération. Donc l'équilibre des êtres contribue à la perpétuation des espèces. Milne-Edwards voyait également dans la division du travail une contribution à la perfection de l'organisme, selon le degré de différenciation et d'intégration des parties²⁶⁷. Leuckart l'envisage quant à lui dans le sens d'une augmentation de l'efficacité fonctionnelle au cours du temps (à l'échelle de l'alternance des générations dans le cas des Coelentérés) et il réfute l'idée d'un perfectionnement parallèle à la progression d'une échelle des êtres. Ce dernier point est représentation de l'apparition de nouvelles valeurs chez les scientifiques du milieu du XIX^e siècle autres que celles de perfection ascensionnelle²⁶⁸.

Finalement, Leuckart, en développant la notion de polymorphisme et d'alternance des générations dans le cas des colonies de méduses, va pouvoir donner des appuis à la théorie de

²⁶⁷ Emmanuel d'HOMBRES, *Une « société d'individus » : généalogie de la problématique de l'intégration*, Lyon 2, s.l., 2005, 418 p. ; C. LIMOGES, « Milne-Edwards, Darwin, Durkheim and the division of labour: a case study in reciprocal conceptual exchanges between the social and the natural sciences », art cit. ;

²⁶⁸ Lynn K. NYHART et Scott LIDGARD, « Individuals at the center of biology: Rudolf Leuckart's Polymorphismus der Individuen and the ongoing narrative of parts and wholes. With an annotated translation », *Journal of the History of Biology*, 2011, vol. 44, n° 3, pp. 373-443.

l'évolution. En effet, il va comparer le règne animal à un individu et remplacer alors la dépendance des organes d'un individu à l'ensemble, par la dépendance physiologique des individus les uns aux autres.

Entre 1832 et 1865, les résultats relatifs à l'anatomie, à la biologie et au développement des méduses coloniales se sont accumulés et ont permis une certaine convergence des problèmes classiques du type et de l'individualité. On a vu apparaître une hiérarchisation des formes de vie et la définition des individus de différents ordres, de la cellule à la colonie. On voit également émerger une nouvelle méthode synthétique, qui à côté des données morphologiques au sens strict va associer des données fonctionnelles, embryologiques et adaptatives. Haeckel va jouer un rôle majeur dans l'avancée des idées sur l'individualité²⁶⁹ et sur le développement de cette nouvelle morphologie.

4.5. La définition de l'individualité organique par Haeckel.

Ernst Haeckel a grandi à Merseburg, en Saxe²⁷⁰. A l'université de Berlin, il a d'abord étudié auprès des morphologistes Johannes Müller (pour lequel il gardera une véritable vénération) et Alexander Braun (1805-1877). Ensuite, il va apprendre la médecine à Wutzbourg, où il fait la connaissance de Rudolph Virchow (1821-1902) qui l'initie à l'histologie et à l'approche expérimentale utilisée dans le domaine de la pathologie cellulaire. Il obtient en 1861, un poste de lecteur en anatomie comparée à la faculté de Médecine de l'université d'Iéna sur l'invitation de Carl Gegenbaur (1826-1903), et demeure dans cette ville jusqu'à la fin de sa vie. En 1865, il devient directeur de l'institut de zoologie. Il publie son premier travail d'envergure en 1862, avec une *Monographie des Radiolaires*²⁷¹. Ce travail est

²⁶⁹ Ruth G. RINARD, « The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the biogenetic law », *Journal of the History of Biology*, 1981, vol. 14, n° 2, pp. 249-275.

²⁷⁰ La biographie de Haeckel est extrêmement riche mais nous pouvons signaler quelques ouvrages : Georg USCHMANN, *Ernst Haeckel: Forscher, Künstler, Mensch*, Leipzig, Urania, 1961, 276 p. ; F. W. P. DOUGHERTY, « Les fondements scientifiques et métaphysiques du monisme haeckelien », *Revue de Synthèse*, 1979, vol. 3, p. 331-336. Gunter MANN, « Ernst Haeckel und der Darwinismus: Popularisierung, Propaganda und Ideologisierung », *Medizinhistorisches Journal*, 1980, XV, H. 3, pp. 269-283. Jane Marion OPPENHEIMER, « Ernst Heinrich Haeckel as an intermediary in the transmutation of an idea », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1982, vol. 26, pp. 347-355. David DEGROOD, *Haeckel's Theory of the Unity of Nature: A Monograph in the History of Philosophy*, Amsterdam, Gruner, 1982, vol.8, 98 p. ; Erika KRAUSE, *Ernst Haeckel*, Leipzig, Teubner, 1984, 148 p. ; Mario A DI GREGORIO, « Entre Méphistophélès et Luther: Ernst Haeckel et la réforme de l'Univers » dans *Darwinisme et société (sous la direction P.Tort)*, Paris, Presses Universitaires de France, 1992, pp. 237-283. Mario A DI GREGORIO, *From here to eternity: Ernst Haeckel and scientific faith*, Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht, 2005, vol.3, 637p.

²⁷¹ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie*, Berlin, Reimer, 1862, 3 vol., 35 planches.

reconnu dans le monde scientifique et plus particulièrement par Rudolf Leuckart et Franz von Leydig (1821-1908). La renommée de l'ouvrage vaut à son auteur de participer à l'expédition Challenger (décembre 1872 à mai 1876)²⁷². Dans la préface de sa monographie des Méduses²⁷³ (première partie): *Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen*, publiée en 1879, le savant signale l'importance de son voyage pour la première étape de son étude. Il complètera par la suite ses observations grâce à différents voyages, par exemple en Ecosse (1879). En 1881, Haeckel publie la deuxième partie de son rapport sur les méduses étudiées de l'expédition Challenger : *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-reise und der Organismus der Medusen*²⁷⁴. Le naturaliste décrit au total dix-huit espèces de méduses dont dix proviennent de la zone Atlantique-Méditerranée et huit de la zone Indo-Pacifique.

Le travail de Haeckel commencé avant la publication de la théorie de l'Evolution de Darwin, cherche à distinguer ce qui est constant dans toute forme animale de ce qui est accessoire et dépend de l'adaptation²⁷⁵. C'est précisément dans la résolution de ce problème que vont se distinguer deux options dans l'évolution de la morphologie au milieu du XIX^e siècle: la première travaille sur la relation intime entre la forme et la fonction, tandis que la seconde tente de construire une morphologie « pure » ou abstraite. Ainsi apparaîtra un divorce durable entre physiologie et morphologie²⁷⁶.

Haeckel peut être classé -même si on retrouve dans son travail les deux tendances- comme l'un des principaux représentants du second courant de naturalistes que Reichert baptisera « systématiciens », par opposition aux « atomistes » qui cherchent à décomposer l'organisme en parties élémentaires ultimes²⁷⁷, comme la cellule.

²⁷² G. USCHMANN, *Ernst Haeckel und das Challenger-Werk*, Jena, Reichtümer und Raritäten, 1981.

²⁷³ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, Jena, G. Fischer, 1879, 672 p.

²⁷⁴ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Monographie der Medusen. Zweiter Theil. Erste Hälfte: Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise. Zweite Hälfte: Der Organismus der Medusen*, Jena, G.Fischer, 1881, 65 p.

²⁷⁵ E.S. RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, op. cit., pp. 246-267.

²⁷⁶ L.K. NYHART, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*, op. cit., pp.65-101.

²⁷⁷ Karl Bogislaus REICHERT, « Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie », *Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*, pp. 55-58.

Dans ce contexte, la *Morphologie générale*²⁷⁸ (1860) de Haeckel propose une interprétation globale de la structure des êtres vivants ainsi qu'une certaine conception des relations entre les espèces²⁷⁹. Le plus souvent, on retient de l'ouvrage ses développements sur la théorie de l'évolution et son énoncé de la loi de recapitulation. Mais l'étude de la morphologie occupe également une place essentielle, la première partie étant consacrée à la définition du concept considéré. Pour Haeckel, il s'agit de « la science générale, au sens large du terme. L'objet de la morphologie organique est par conséquent la reconnaissance et l'explication de ces rapports de forme c'est-à-dire leur réduction à des lois naturelles déterminées²⁸⁰ ». Donc le but du morphologiste est de trouver des principes permettant d'expliquer la diversité des formes. Dans cette perspective, Haeckel reprend les idées développées en 1828, par Karl Gustav Carus (1789-1869) et Heinrich Georg Bronn²⁸¹ (1800-1862). En effet, Carus avait essayé d'établir une géométrie de l'organisme²⁸² en donnant son propre développement de la théorie vertébrale énoncée par Lorenz Oken²⁸³ (1779-1851). Celui-ci sous-entendait que le squelette pouvait se résumer à la répétition d'une vertèbre. Pour Carus, la vie est le développement d'une chose déterminée à partir d'une chose indéterminée. Cette dernière prenant une forme sphérique, la sphère est donc le prototype de tout corps organique. Chaque corps adopte la forme d'une sphère creuse sous l'effet d'un mouvement d'expansion, caractéristique de la vie. A l'inverse, la contraction, reflétant la mort, conduit à une forme cristalline. Quant au développement, il consiste en une division et multiplication d'une sphère primitive. A la suite de Carus, Bronn tente de fonder une morphologie

²⁷⁸ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, Berlin, Verlag von Georg Reimer, 1866, vol.1 et 2.

²⁷⁹ S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, op. cit., p.280.

²⁸⁰ E.H.P.A. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, op. cit., vol .1, p.3.

²⁸¹ Thomas JUNKER, « Heinrich Georg Bronn and Origin of Species », *Sudhoffs Archiv für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften*, 1991, vol. 75, pp. 180-208.

²⁸² Carl Gustav CARUS, *Traité élémentaire d'anatomie comparée*, Paris, J.-B. Baillière, 1835, vol.3, 508 p. Traduction française. Développé pour la première fois dans : Carl Gustav CARUS, *Von den Urtheilen des Knochen- und Schalengerüstes*, s.l., Fleischer, 1828, 186 p.

²⁸³ Lorenz OKEN, *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen: Ein Programm beim Antritt der Professur an der Gesamt-Universität zu Jena*, Universität zu Jena, Göpferdt, 1807, 18 p.

stéréométrie²⁸⁴. Bronn distingue chez les animaux trois formes –trois types- principales et primordiales, en fonction de leur sensibilité et de leur mobilité : les *Amorphozoa*, sans forme particulière et qui sont généralement fixés (les éponges et de nombreux protozoaires) ; les *Actinozoa*, à symétrie radiale, fixés ou se déplaçant sans direction privilégiée (Coelentérés, échinodermes) ; et les *Hemisphenozoa* à symétrie bilatérale et se déplaçant dans une direction donnée (la majorité des animaux : vers, arthropodes, vertébrés, etc.)²⁸⁵. Haeckel reprend ces idées à son compte et les pousse à l'extrême en créant une nouvelle science, la « promorphologie »²⁸⁶ que lui seul développera.

Cette nouvelle approche de la morphologie s'appelle la tectologie (ou mérologie). Pratiquer la tectologie consiste à décomposer les formes vivantes en leurs individus élémentaires et à établir ensuite les lois d'assemblage et d'agrégation des individus afin d'en déduire la forme primitive. Selon ce principe, Haeckel distingue différents niveaux d'individualité :

- les plastides ou individus de premier ordre (qui correspondent aux cytodes²⁸⁷ ou aux cellules) ;
- les organes ou individus de deuxième ordre (massifs cellulaires, organes simples ou composés, systèmes ou appareils d'organes)
- les antimères ²⁸⁸ ou individus de troisième ordre (ou parties opposées ou homotypiques) ;

²⁸⁴ Heinrich Georg BRONN, *Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt, und der organischen insbesondere*, Leide, Winter, 1858, 481 p. ; Heinrich Georg BRONN, *Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche*, Stuttgart, E. Schweizerbart, 1858, 502 p.. E.S. RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology, op. cit.*, pp. 200-203.

²⁸⁵ S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties, op. cit.*, p.283.

²⁸⁶ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Die Radiolarien: Grundriss einer Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien*, Berlin, Reimer, 1887. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Kunstformen der Natur*, Leipzig, Bibliographisches Institut, 1899.

²⁸⁷ La plus petite unité vivante peut se présenter sous deux formes : la cellule dotée d'un noyau et la cytode qui en ait dépourvue. La cytode correspondait à une impossibilité de l'histologie de cette époque de distinguer un noyau et ne peut être assimilée à la notion actuelle de cellule eucaryote.

²⁸⁸ Cette expression d'antimère a été proposée par Bronn : « nous entendons par antimères (...) des portions du corps ou segments situés les uns à côté des autres (et non l'un derrière l'autre), clairement individualisés, des complexes équivalents d'organes contenant toutes, ou presque toutes les parties essentielles du corps de l'espèce (tous les organes typiques), assemblées de telle sorte que chaque antimère, complexe d'organes, représente les propriétés les plus essentielles de l'espèce, et que seul le nombre des antimères soit l'élément déterminant de la forme de l'espèce ». E.H.P.A. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie, op. cit.*, p.305. Traduction issue de S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties, op. cit.*, p.292.

- les métamères ou individus de quatrième ordre (parties successives situées les unes derrière les autres, ou homodynames) ;
- les personnes ou individus de cinquième ordre (individu au sens habituel du terme) ;
- les colonies ou individus de sixième ordre (cormes ou colonies).

Chacun de ces six niveaux d'individualité morphologique peut exister sous la forme d'un organisme indépendant, nommé bionte. Haeckel établit ainsi la composition des êtres vivants puis reprenant les idées de Bronn et de Milne-Edwards sur le degré de perfectionnement des organismes, il indique que ces derniers sont d'autant plus évolués que le niveau d'individualité morphologique est élevé et que le polymorphisme - c'est à dire que les parties constitutives sont différentes et dépendantes les unes des autres -, la division du travail et la centralisation de l'organisme sont importants²⁸⁹. Si dans son *Generelle Morphologie*, les Siphonophores n'ont reçu aucune mention spéciale, Haeckel met le polymorphisme au centre du processus de développement. La différenciation embryonnaire et la divergence des caractères dans l'évolution découlent de la même loi de division du travail. Bien que les lois physiques et chimiques puissent expliquer directement les autres éléments du développement (génération, croissance et dégénérescence), le polymorphisme est un produit de la lutte pour l'existence²⁹⁰.

Après sa définition spatiale des individualités, Haeckel les développe dans la dimension temporelle ou généalogique. Cette approche est au cœur de sa *Loi de biogénétique fondamentale*.

Haeckel va se servir des siphonophores pour donner une démonstration de cette loi et plus particulièrement de l'idée que tous les phénomènes liés au développement individuel des organismes peuvent être expliqués par le développement paléontologique de leurs ancêtres. Haeckel rajoute que chez les animaux qui ne laissent pas de restes fossiles - comme par exemple les méduses -, l'embryologie devient d'autant plus précieuse pour déterminer l'ascendance. Pour réaliser cette démonstration, Haeckel, à la suite de ce qu'avait fait Carl Gegenbaur (1826-1903) en décembre 1866, compare les premiers stades du développement de trois espèces de Siphonophores après une fertilisation artificielle. Tout en admettant des

²⁸⁹*Ibid.*, p.296.

²⁹⁰ E.H.P.A. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, op. cit., p. 250.

différences entre les formes précoces des quatre Siphonophores, il a identifié la forme primitive de base dans le développement :

« Le cas le plus simple de Physophora doit représenter la condition d'origine, et la différenciation du vitellus nutritif et structurel doit généralement représenter un événement ultérieur, postulé par la loi de l'héritage raccourci. Si cette interprétation est correcte, alors l'ancêtre général de nos genres de Siphonophores dans le passé aurait suivi une évolution individuelle plus simple : le corps larvaire provenant du clivage... se transforme complètement en polype primitif²⁹¹ ».

Haeckel voit cette larve primitive comme homologue avec une méduse et fait le lien entre cette forme primitive et l'époque où les ancêtres des Siphonophores avaient quitté les Hydroïdes – polypes coloniaux-. L'ancêtre de tous les hydroïdes, méduses et siphonophores était un simple polype. La forme médusoïde est apparue ultérieurement, et plus tard encore, un stock d'hydroméduses devint un siphonophore nageant. Conformément à la loi biogénétique, l'embryologie récapitule cette histoire et l'œuf d'un siphonophore se développe d'abord un simple polype qui devient ensuite par bourgeonnement une colonie. Selon cette loi encore, le progrès phylogénétique s'explique par l'acquisition de niveaux supplémentaires d'individualité, c'est-à-dire par l'agrégation (avec éventuellement des différenciations) de parties identiques et par la répartition des tâches entre elles. En généralisant, l'exemple des Siphonophores à l'ensemble du règne animal, Haeckel va pouvoir établir les différents niveaux d'individualité.

Le premier niveau d'individualité généalogique pourrait correspondre à l'œuf fécondé jusqu'à la période de reproduction et à la production de biontes semblables. Si ce premier niveau est facile à définir pour la plupart des organismes, ceci pose un problème dans le cas des méduses. En effet, ces dernières présentent un cycle à plusieurs générations, avec au moins un stade sexué et un stade de multiplication végétative. Dans ce cas là, d'après Haeckel, le premier niveau d'individualité généalogique pourrait correspondre à l'ensemble du cycle et donc comprendre plusieurs biontes. Cette exception permet ainsi de distinguer les individus généalogiques, des individus physiologiques.

Ces individus généalogiques de premier ordre s'organisent ensuite en unités d'ordres supérieurs : les espèces ou individus généalogiques de deuxième ordre. Cette espèce est soumise à des variations au cours des temps géologiques qui définissent une unité

²⁹¹ E.H.P.A. HAECKEL, « Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren: Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte der Genera Physophora im allgemeinen », art cit., p. 97.

généalogique supérieure ou de troisième ordre : la lignée ou le « phylum » - terme introduit par Haeckel -, « somme de toutes les espèces organiques issues d'une seule et même forme de monère autogone ²⁹²». Haeckel établit ainsi un triple parallélisme entre les trois niveaux d'individualité : le développement individuel, systématique et paléontologique.

Quatre ans après sa *Morphologie Générale* (1866), Haeckel va proposer une forme ancestrale commune à l'ensemble des métazoaires : la *Gastraea*. Cette forme serait issue d'un groupe de protozoaires. Haeckel présente alors comme scénario possible de l'apparition des métazoaires : des protistes - plus spécifiquement des flagellés- se seraient associés pour donner une sphère creuse, la *Blastaea* (équivalent phylogénétique de la blastula) qui ensuite aurait donné, par invagination, une *Gastraea* à deux feuilletts. Cette théorie de la *Gastraea* est issue essentiellement sur l'étude des Eponges et bouleversera profondément la systématique.

La morphologie de Haeckel, va alors réconcilier deux concepts forts de la période prédarwinienne : celui de la récapitulation et celui de l'archétype²⁹³. Chez Haeckel la récapitulation est double : récapitulation du monde par le développement embryonnaire et par la structure achevée. L'archétype a perdu sa dimension métaphysique du début du XIX^e siècle pour devenir l'ancêtre commun à plusieurs lignées et impliquant une divergence arborescente des espèces. Ce processus divergeant est bien visible sur ses nombreuses représentations d'arbres phylogénétiques qui émaillent son œuvre et montre bien le rejet par Haeckel d'une vision linéaire de l'échelle de la nature.

5. Conclusion de cette étude historique de la classification des méduses.

Dans un premier temps, d'Aristote jusqu'au XVIII^e siècle, les méduses ont donc constitué un argument pour établir la linéarité et une continuité d'une échelle des êtres vivants. Elles sont devenues un des maillons dans une gradation continue des espèces au sein de la nature, une sorte de transition d'une espèce à une autre, d'un règne à un autre. Mais les naturalistes du XVIII^e siècle - sauf peut être Buffon- lorsqu'ils insistent sur les formes intermédiaires - ou les transitions - ne font nullement allusion à la continuité d'un processus par lequel les espèces seraient issues les unes des autres. La détermination de ces formes intermédiaires est possible

²⁹² E.H.P.A. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, op. cit., p.30.

²⁹³ S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, op. cit. , p.303.

grâce à l'observation de ressemblances entre les espèces et est l'argument principal dans l'établissement de la série.

On pourrait penser que l'apparition de « méthodes » ou de « systèmes » au XVIII^e siècle, en cherchant des caractères déterminés permettant de faire des divisions nettement tranchées entre les organismes, se serait opposée à cette vision d'un enchaînement graduel et quasi continu. Mais chez Linné, comme chez Bonnet, Donati ou Pallas, et également Lamarck, « l'idée de « série » est au total plus forte que celle de la méthode²⁹⁴ ».

Sous la double emprise à la fois des « méthodes » et de la représentation de la série, les zoologistes vont ensuite chercher, dans un premier temps, à réunir par leur forme, les organismes selon des affinités et ainsi établir des classes vraiment naturelles. Pour déterminer ces affinités, Cuvier va faire appel à la dissection et à l'étude anatomique des grands appareils vitaux. Il définit ainsi un certain nombre de groupes primaires - quatre plus précisément - qui reposent sur l'équivalence fonctionnelle des principaux dispositifs de l'organisation. C'est ainsi qu'est créé l'embranchement des Radiés en 1812.

Avec cette recherche de continuité et d'affinités, une notion va se développer : « l'unité de plan ». Derrière cette idée, il s'agissait de montrer l'existence d'un plan d'organisation commun à tous les animaux et l'existence d'un type commun. Russel²⁹⁵ fait remonter cette idée d'unité de plan à Aristote – bien que cette question n'ait pas été encore très approfondie. Nous avons vu l'émergence de cette idée essentiellement chez Geoffroy Saint-Hilaire mais cette préoccupation se retrouve chez un grand nombre d'auteurs dès le XVI^e siècle²⁹⁶. Geoffroy Saint-Hilaire s'occupera surtout de la comparaison des organismes entre eux et de la construction du type unique. Il va s'opposer ainsi à Cuvier qui définit lui quatre types qui correspondent à ses embranchements. La vision de Geoffroy Saint-Hilaire du plan d'organisation est statique et ne tient pas compte de l'histoire individuelle des organismes, c'est à dire de leur développement. Le type est par conséquent adulte. Il plaçait les différentes parties de l'animal sur un même niveau, sans notion d'une éventuelle récapitulation du tout dans chaque partie. Toutes les parties d'un animal étaient donc autant de projections diverses d'une partie type idéale et unique. De même, tous les organismes

²⁹⁴ H. DAUDIN, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790))*, op. cit. , p.230.

²⁹⁵ E.S. RUSSELL, *Form and function: a contribution to the history of animal morphology*, op. cit. , pp.6-10.

²⁹⁶ Sur ce sujet se référer à : S. SCHMITT, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, op. cit. , p. 92 et suivantes.

dans leur ensemble dérivait d'un modèle général commun. Geoffroy Saint-Hilaire a rencontré des difficultés à rattacher les Rayonnés - auxquels appartenaient les méduses- aux autres embranchements à cause de leur symétrie rayonnée. La dimension historique est exclue de cette démarche et Geoffroy Saint- Hilaire situe son travail dans une morphologie transcendante. Contrairement à Geoffroy Saint- Hilaire qui faisait des comparaisons entre les organismes en entier, Dugès de son côté, examinera essentiellement des différentes parties de l'animal. Les colonies de siphonophores - ou méduses au sens large - prennent une part importante dans son travail. Il apparaît alors l'idée que la matière vivante s'organise sous la forme de parties identiques : les zoonites. Se pose alors la question de la définition de l'individu, qui se confond de plus en plus avec celle de type. Durant la période de 1832 et 1865, les méduses sont au centre des études zoologiques. On s'intéresse à leur cycle de vie et à l'alternance des générations, à l'organisation fonctionnelle des éléments de la colonie, à leur mode de formation par bourgeonnement et au lien entre bourgeonnement et développement. On étudie la division du travail et le polymorphisme au sein des colonies. Une nouvelle méthode synthétique apparaît : elle va prendre en compte aussi bien les données morphologiques que les critères embryologiques et les aspects fonctionnels et adaptatifs²⁹⁷. La morphologie idéaliste laisse alors place à la morphologie évolutive. Haeckel et Perrier vont développer cette nouvelle morphologie pour créer une phylogenèse animale. La dimension ontogénétique devient de plus en plus prise en compte dans la classification des méduses. Comme on le voit bien ici, la classification des méduses s'est accompagnée de l'élaboration de nombreux concepts. Cette histoire conceptuelle est également à relier à l'évolution des objets et des méthodes d'étude.

²⁹⁷ *Ibid.*, p. 234.

Deuxième partie

L'évolution des méthodes d'étude des méduses : des explorations scientifiques du XVIII^e siècle à la zoologie expérimentale du XIX^e siècle.

« L'histoire des idées s'éclaire à celle des outils ²⁹⁸ ».

Dans notre première partie, nous avons pu mettre en évidence le souhait des naturalistes d'ordonner les productions de la nature en une ou plusieurs séries, du plus simple au plus complexe ou inversement. Ceci a nécessité trois étapes successives : l'observation, afin de déduire des propriétés et d'établir des comparaisons, puis le classement et enfin la dénomination. Le voyageur-naturaliste, qui est le collaborateur du savant de cabinet, s'inscrit dans la première étape. De la qualité de sa récolte et de son observation va dépendre la connaissance scientifique qui en découlera. Notons au passage que, bien souvent, les faits rapportés par le voyageur ne sont pas susceptibles de vérification. Le second temps du travail scientifique, le classement, nécessite un appel à l'interprétation. Il s'agit alors de rechercher les affinités liant les individus, pour être en mesure d'établir des catégories. Afin de conférer aux classifications la rigueur nécessaire et de diminuer leur côté arbitraire, les naturalistes ont multiplié les « méthodes » et les « systèmes », tendant vers les plus « naturels ». Nous avons déjà montré la difficulté de ce travail dans le cas des méduses, longtemps reléguées dans des ensembles regroupant les organismes exclus des autres regroupements - nommés d'abord « Zoophytes », puis « Radiés »-. Pour éclairer, voire dégager, les racines de la complexité taxinomique concernée, la seconde partie de notre analyse consistera à mettre en parallèle les conditions d'étude des méduses avec les obstacles ayant affecté leur classification rationnelle.

²⁹⁸ Monique SICARD, *La fabrique du regard*, Paris, Odile Jacob, 1998, p.69.

Pour cela, nous nous intéresserons dans un premier temps à la récolte des échantillons lors des grandes explorations scientifiques²⁹⁹.

1. La récolte des échantillons de méduses à travers les explorations scientifiques (1700-1850).

De leurs expéditions, les nombreux voyageurs naturalistes du XVIII^e et du XIX^e siècles rapportent différents types d'objets : journaux de route, cartes, dessins, spécimens de plantes ou d'animaux, échantillons de roches, etc. Dans le cas des méduses, il s'agit essentiellement de dessins, de textes descriptifs et, plus rarement, d'organismes conservés. Cette collecte reste anecdotique par rapport à d'autres prélèvements, comme ceux de plantes, par exemple. L'explication réside d'une part dans la difficulté de capture des méduses en pleine mer - celles recueillies sont très souvent des spécimens échoués sur les côtes -, d'autre part dans la difficulté de conservation des prélèvements (cf. infra). Le fruit des récoltes naturalistes - rapporté par terre ou par mer - est envoyé aux cabinets et aux musées d'Europe, comme le célèbre Jardin du Roi à Paris. Les collections seront ensuite confiées à des spécialistes, chargés de les étudier et de les classer. Ainsi que le souligne Henri Daudin :

« Les déterminations de l'observateur (...) seront toujours soumises, en dernier ressort, au jugement du naturaliste, qui dispose (...) de la plus riche collection des spécimens (...) et qui connaît et juge le mieux les auteurs qui en ont traité. De par la nature de la question posée, de par les conditions de travail, la science des « cabinets » et des livres domine et contrôle les interprétations qui naissent des données de l'observation ³⁰⁰ ».

Pour autant, comme l'indique Marie-Noëlle Bourguet³⁰¹, les objets, dessins ou textes représentent des éléments caractéristiques et déterminants du développement de la science occidentale. Bruno Latour insiste sur l'importance de l'étude du voyage de ces objets car

²⁹⁹ Comme le souligne Jean-Marc Drouin, dans son article issu d'une conférence à l'Universidad de Verano de Adeje (Tenerife), le 14 juillet 2003 : Jean-Marc DROUIN, « Les grands voyages scientifiques au siècle des Lumières », s.l., 2003, la définition de grands voyages scientifiques est difficile à établir. Nous prendrons ici comme définition des déplacements qui s'étendent à plusieurs milliers de kilomètres et qui ne durent pas plus de quelques années.

³⁰⁰ H. DAUDIN, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790))*, op. cit., p.148.

³⁰¹ Marie-Noëlle BOURGUET, « La collecte du monde: voyage et histoire naturelle (fin XVII^e-début XIX^e siècle) » dans *Le muséum au premier siècle de son histoire*, s.l., Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 1993, pp. 163-196.

« C'est la capacité de produire un savoir normalisé (donc communicable) et mobile (donc cumulable) qui a fondé la science moderne et affirmé la supériorité de l'Europe sur le monde »³⁰².

Il nous paraît donc intéressant de décrire l'évolution des objets collectés par quelques voyageurs naturalistes ayant manifesté de la curiosité pour les méduses.

1.1. La collecte d'échantillons de méduses : de l'état de curiosité à celui d'élément d'inventaire.

Comme le montre l'annexe 1 (portant sur les descriptions réalisées sur des méduses), jusqu'au vers le deuxième tiers du XVIII^e siècle les expéditions scientifiques ne rapportent qu'un nombre réduit d'échantillons ou de descriptions (limitées habituellement à cinq) et la plupart du temps il s'agit des vélelles et des physalies³⁰³ (alors classées dans les méduses). Comment expliquer ce faible nombre alors que les régions tropicales et subtropicales visitées constituent des zones riches en méduses ? D'une part interviennent les difficultés de prélèvements : la capture en mer reste difficile (notamment à cause des propriétés urticantes des animaux concernés). D'autre part, l'étude des zoophytes ne semble pas représenter une priorité si l'on considère les objectifs des expéditions.

Le voyageur naturaliste ne part pas sans s'être fait une idée suffisamment précise des tâches qui l'attendent³⁰⁴. Le plus souvent, il reçoit avant son départ des instructions lui indiquant les objets qui doivent être observés, décrits et collectés, ainsi que la manière de s'y prendre.

Le motif le plus évident des grands voyages d'exploration, au XIX^e siècle, est de découvrir de nouvelles contrées afin de se les approprier et d'établir des comptoirs ou, plus souvent, des colonies. D'un point de vue géographique, il s'agit d'établir des cartes précisant le tracé des côtes, les passages entre les îles et les continents, ainsi que de calculer latitudes, longitudes, et altitudes. Le voyage peut également permettre de réaliser des mesures astronomiques, en comparant des observations réalisées en différents points du globe. Enfin, et c'est ce qui nous intéresse plus particulièrement ici, les voyageurs naturalistes doivent s'enquérir des curiosités

³⁰² Bruno LATOUR, « Comment redistribuer le grand partage? », *Revue de synthèse*, 1983, vol. 104, n° 110, pp. 203-236.

³⁰³ Les vélelles et les physalies ne sont plus classés actuellement avec ce que l'on qualifie de méduse. Il s'agit de Siphonophores coloniaux.

³⁰⁴ M.-N. BOURGUET, « La collecte du monde: voyage et histoire naturelle (fin XVII^e-début XIX^e siècle) », art cit., pp.166 et suiv..

et des singularités naturelles qu'ils rencontrent. L'objectif étant de pouvoir les exploiter pour en tirer de nouvelles ressources économiques, soit directement - « productions coloniales » -, soit au moyen d'une acclimatation, réalisée après le retour de l'expédition.

On retrouve une mention de cet exotisme utilitaire dans le descriptif des tâches que doit réaliser l'Académie royale des sciences de Paris au moment de sa création :

« Dans toutes les occasions où les personnes curieuses voyageront ou résideront dans des pays étrangers, on (...) les priera d'examiner les lieux où ils iront, ce que l'on jugera y être remarquable tant dans la nature que dans les arts, et même dans les grandes navigations l'on tâchera d'envoyer exprès des personnes intelligentes pour remarquer tout ce qu'il y aura de curieux dans les terres nouvelles, tant dans les métaux, les animaux et les plantes que dans les inventions des arts. »³⁰⁵.

Le regard que pose le voyageur sur des terres inexplorées doit donc, avant tout, permettre de détecter la nouveauté et l'originalité.

L'examen des instructions données aux voyageurs doit donc permettre a priori de se renseigner sur l'intérêt porté aux méduses. On peut ainsi étudier en premier lieu l'objectif du voyage de l'astronome français Louis Feuillée (1660-1732) aux îles Canaries, en 1724, qui illustre parfaitement ce principe. L'Académie royale des sciences lui ayant confié le relevé de la position de l'archipel des Canaries³⁰⁶, le savant en profite pour explorer le champ des sciences naturelles. Il présente ainsi sa mission :

« Je m'engageai donc, de dessiner les Plantes les plus curieuses, et les arbres dont les fruits ne seraient pas connus en Europe, d'en décrire l'histoire, & de tâcher par le moyen des Indiens d'en découvrir l'usage & les propriétés. De dessiner aussi les animaux que je trouverais, & les représenter dans leurs couleurs naturelles³⁰⁷ ».

Parmi les organismes les plus « curieux » qu'il a rencontrés, Louis Feuillée décrit une seule espèce de vessie de Mer (actuellement nommée Physale). Il établit un rapprochement avec *Pulmo* ou *Urtica marinus*. Mais au final, ces organismes « n'étant ni plantes ni poissons, et

³⁰⁵ « Recherche proposées par l'Académie des sciences, à faire dans les pays étrangers, 1716, (Archives de l'Académie des sciences) », cité dans : *Ibid.*, p. 168.

³⁰⁶ Christina GONZALEZ DE URIARTE et José M. Oliver FRADE, « Le voyage de Louis Feuillée aux îles Canaries en 1724: préparatifs, objectifs et résultats » dans *Explorations et voyages scientifiques de l'Antiquité à nos jours*, Paris, CTHS, 2008, pp. 101-117.

³⁰⁷ Louis FEUILLEE, *Journal des observations physiques, mathématiques et botaniques, faites par ordre du Roy sur les Côtes Orientales de l'Amérique méridionale, & aux Indes occidentales, depuis l'année 1707 jusqu'en 1712*, Paris, P.Giffart, 1714, p.7.

qui cependant ne laissent pas d'être vivantes, et de se transporter par leur propre mouvement d'un lieu à un autre, sans le secours des vents ni des ondes³⁰⁸ » sont classés dans le genre des Holotures.

Le bilan des récoltes de méduses, n'est pas plus important dans le cas du voyage du britannique James Cook³⁰⁹ (1728-1779) réalisé sur l'Endeavour de 1768 à 1771. En effet, cette expédition ne donne lieu qu'à des descriptions très succinctes de Zoophytes³¹⁰ par les naturalistes présents à bord : Daniel Solander³¹¹ (1733-1782) et Sir Joseph Banks³¹² (1743-1820). Il en va de même lors du second voyage de Cook, effectué entre 1772 à 1775 et ayant embarqué les naturalistes Johann Reinhold Forster³¹³ (1729-1798) et Georg Foster (1754-1794). Une remarque identique sur l'absence des méduses peut être formulée à propos du troisième voyage de l'explorateur, entre 1776 et 1780, et durant lequel William Andersen (1750-1788) est le naturaliste. Donc, les méduses restent des organismes exceptionnellement récoltés et décrits lors des grands voyages d'exploration du XVIII^e siècle. Ceci traduit l'absence de priorité mise sur un inventaire zoologique détaillé : dans l'optique des cabinets de curiosités, il s'agit surtout de porter le regard sur ce qui peut surprendre, frapper le regard. Dans le même temps, cette recherche de l'insolite se trouve en quelque sorte concurrencée par le biais des instructions scientifiques aux voyageurs, qui deviennent courantes au cours de la seconde moitié du XVIII^e siècle. On assiste alors à une demande plus grande de précision scientifique tant dans la description, que dans la collecte et la conservation. Ainsi, *l'Instructio*

³⁰⁸ *Ibid.*, p. 174.

³⁰⁹ James COOK, *A Voyage to the Pacific Ocean: Undertaken by the Command of His Majesty, for Making Discoveries in the Northern Hemisphere, to Determine the Position and Extent of the West Side of North America; Its Distance from Asia; and the Practicability of a Norther*, Dublin, H. Chamberlaine, 1784, vol.2, 359 p.

³¹⁰ Anne PONS, *James Cook Le compas et la fleur.*, s.l., Perrin, 2015, 340 p.

³¹¹ Pour la bibliographie de ce naturaliste voir : Daniel Charles SOLANDER, Edward DUYKER et Per TINGBRAND, *Daniel Solander: collected correspondence, 1753-1782 edited and translated by Edward Duyker and Per Tingbrand*, s.l., Scandinavian University Press, 1995, 466 p. et A.W .H. PEARSALL, « Edward Duyker, Nature's Argonaut. Daniel Solander 1733-1782; Naturalist and Voyager with Cook and Banks », *Northern mariner*, 1999, vol. 9, 380 p.

³¹² Sir Joseph BANKS, *The endeavour journal of Joseph Banks*, s.l., Public Library of New South Wales, 1963, 932 p.

³¹³ Johann Reinhold FORSTER, *Observations made during a voyage round the world*, s.l., University of Hawaii Press, 1778, 649 p.

*peregrinatoris*³¹⁴, datant de 1759 et attribué à Linné commence par décrire les qualités du voyageur naturaliste : il doit être versé dans l'histoire naturelle, savoir peindre et dessiner, tracer des cartes, être bien informé et cultivé. Il doit également être capable d'observer et de collecter des objets issus des trois règnes de la nature. Linné insiste plus particulièrement sur tout ce qui touche à « l'économie de la nature ». Avec ce type de recommandations, la place du voyage naturaliste dans la construction du savoir scientifique s'accroît sensiblement.

C'est d'ailleurs à cette époque que les puissances coloniales européennes commencent à associer régulièrement aux grandes expéditions des savants naturalistes. Entre 1767 et 1768, par exemple, Philibert Commerson (1727-1773) accompagne dans les mers du Sud le comte Louis-Antoine de Bougainville (1729-1811), à bord de la *Boudeuse* et de l'*Etoile*³¹⁵. Cette expédition a pour but de restituer les établissements français des îles Malouines aux Espagnols et de rechercher le fameux « continent austral ». Mais un manuscrit rédigé par Commerson avant son départ et intitulé *Sommaire d'observations d'histoire naturelle présenté au ministre qui, à l'occasion du voyage proposé de faire autour du monde par M. de Bougainville, demandait une notice des observations qu'y pourrait y faire un naturaliste* (1766)³¹⁶, révèle que le naturaliste a l'intention d'étudier les zoophytes :

« L'empire de la nature étant partout divisé en trois règnes, y offre nécessairement à son historien autant de classes d'observations dont la première doit avoir pour objet le règne animal ; la seconde le règne végétal ; la troisième le règne minéral ; il faut pour complément y ajouter une quatrième classe d'observations physiques et météorologiques. (...). Le règne animal, le premier en dignité, est aussi le plus digne de considération, sous-divisé en classes des quadrupèdes, oiseaux, poissons, amphibiens, insectes, coquillages, zoophytes, chacune de ces sous-divisions doit avoir son énumération de détail. (...). Pour les zoophytes et les lithophytes, ils semblent demander des observations plus sédentaires que celles d'un voyageur, mais que de

³¹⁴ Carl von LINNE, *Amoenitates academicæ; seu, Dissertationes variæ physicæ, medicæ, botanicæ, antehac scorsim editæ nunc collectæ et auctæ*, Erlangen, 1788, vol.7, pp. 298-313. Cité dans Lorelei KURY, « Les instructions de voyage dans les expéditions naturalistes scientifiques françaises (1750-1830) », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1998, vol. 51, n°1, pp. 65-91.

³¹⁵ Louis Antoine de BOUGAINVILLE, *Voyage autour du monde, par la frégate du roi la Boudeuse et la flûte l'Etoile en 1766, 1768 et 1769*, Neuchâtel., s.l., Soc. thypographique, 1775, 417 p.

³¹⁶ Manuscrit de la Bibliothèque de l'Arsenal datant du 24 octobre 1766, Ms6660, n°15. Publié sur <http://www.pierre-poivre.fr/doc-66-10-24.pdf>
Consulté le 23 juillet 2018.

nouveautés n'offrirait-il pas ? Les premiers établissent le passage du règne animal au végétal comme les seconds du règne végétal au minéral ».

L'intérêt qu'offre l'étude des organismes animaux dépasse donc largement un simple but commercial. Il faut souligner que Commerson, certainement influencé par Buffon, inclut l'étude des Zoophytes dans son intention de retracer la série graduelle des organismes. Comme nous l'avons vu (cf. 1^{ère} partie), la place des animaux concernés dans l'échelle des êtres vivants commence alors à nourrir les débats. Dans cette perspective, il est probable que Commerson ait été le premier voyageur naturaliste à exprimer l'intention d'étudier les Zoophytes. L'ouvrage du savant écrit avant son départ fut largement diffusé pour instruire ses successeurs potentiels. Cependant, aucune trace d'étude de Zoophytes n'apparaît dans les écrits de Commerson. Mais, l'intention était là...

La préparation de l'expédition de Jean-François La Pérouse (1741-1788), débutée en 1785, a également inclus la rédaction de nombreuses instructions³¹⁷. Mais très peu d'entre elles concernent l'étude des animaux. Il est seulement indiqué que le voyage permettra de faire progresser l'anatomie comparée et qu'il est recommandé, pour la description des espèces, d'utiliser « l'Histoire naturelle générale et particulière » de Buffon. Embarqué sur l'Astrolabe lors de l'expédition de La Pérouse, le médecin naturaliste Joseph (de) La Martinière (1758-1788) étudie une « espèce de méduse » (que nous pourrions identifier comme étant une Physalie). Il dessine cet animal (figure 26), dont il décrit la forme de cornemuse ;

³¹⁷ Louis-Antoine Destouff MILET-MUREAU, *Atlas du voyage de La Pérouse*, Paris, Imprimerie de la République, 1797, pp.48-49.

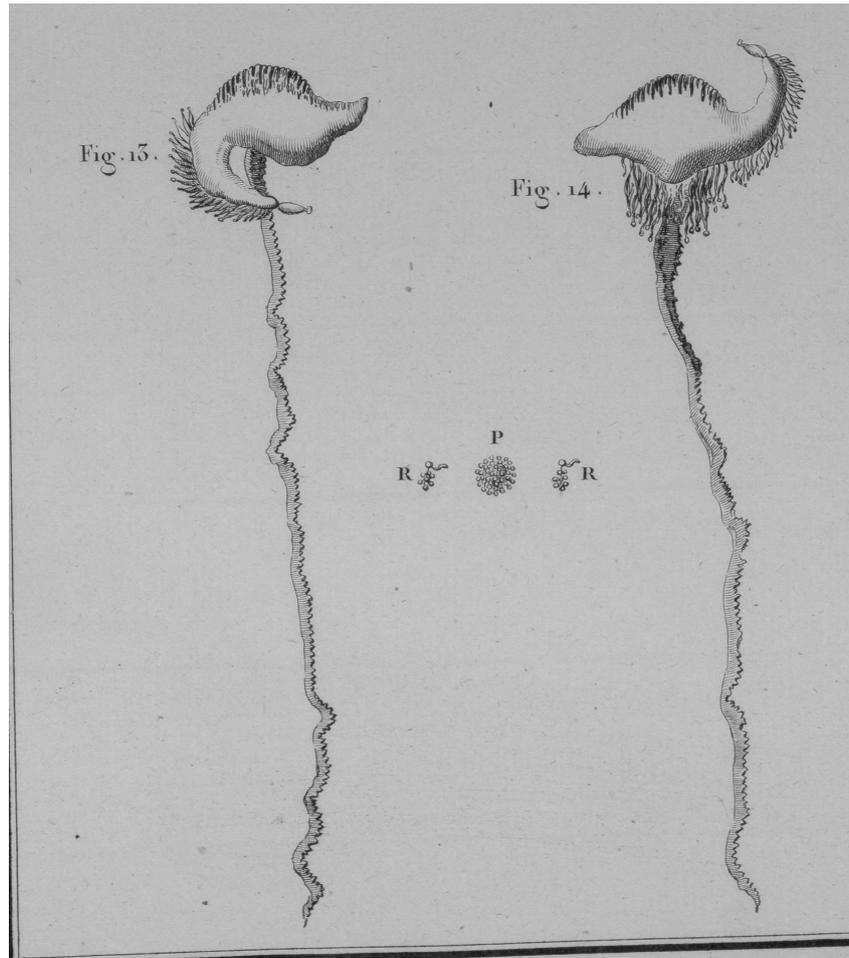


Figure 26 - Dessin de Physale réalisé par La Martinière lors de l'expédition de La Pérouse (1785-1788). Millet – Mureau (1797), *Atlas de voyage de La Pérouse*, extrait de la planche XX.

(Légende des figures : figures 13 et 14 : Méduse sous deux attitudes différentes (P : corps qui se trouve au milieu des suçoirs. R : détails suite à une observation à la loupe de petits globules au centre du corps)).

Ne sachant pas qu'il s'agit d'un organisme colonial, La Martinière écrit :

« Ce n'est qu'une vessie entièrement blanche & transparente, armée de petits suçoirs de couleur bleu, jaunâtre à leur extrémité ; sa grande queue qui est aussi de couleur bleue paraît formée d'un assemblage de petits grains glanduleux de forme aplatie & unis ensemble dans toute leur longueur par une membrane gélatineuse³¹⁸ ».

Le naturaliste prélève la méduse, dont il étudie le déplacement dans un vase. Il se base sur des caractères externes pour les décrire anatomiquement et ne donne aucune indication sur le mode de vie de l'animal.

³¹⁸ Joseph de LA MARTINIÈRE, « Suite du mémoire de M. De La Martinière, Docteur en Médecine, sur quelques insectes », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1787, vol. 31, n°2, pp. 565-567.

Du milieu jusqu'à fin du XVIII^e siècle, l'étude de la nature pratiquée grâce aux voyages naturalistes est devenue une entreprise importante, dans la mesure où elle concerne l'exploitation des richesses de la planète et permet de développer les collections. Le métier de voyageur naturaliste commence à se professionnaliser avec des exigences de compétences, une description des tâches à accomplir et des moyens à utiliser. Les objets récoltés lors des expéditions passent alors du statut de production utile ou de curiosité que l'on va pouvoir exposer dans des cabinets très à la mode au cours du XVIII^e siècle, à celui d'objet scientifique fruit d'une observation et d'un inventaire rigoureux. Dans le cas des méduses, Péron et Lesueur seront les acteurs principaux de ce changement profond lors de l'expédition Baudin conduite dans les Terres Australes et les côtes de la Nouvelle Hollande de 1800 à 1804. En effet, l'étude des animaux au cours du voyage, ne répond plus à un seul intérêt économique et même s'il est encore présent, il n'est plus prioritaire. Le recueil et l'étude des organismes vivants deviennent scientifiques et sont là pour établir une collection zoologique rigoureuse.

1.2. La découverte de la diversité des méduses : l'exploration Baudin (1800-1804).

Dans un rapport sur le *Voyage de Découvertes aux terres Australes* (1806) dont il est chargé et qui est transmis au gouvernement par l'Institut impérial, Cuvier souligne le remarquable bilan de la mission Baudin (Extrait du Procès-verbal de la Classe des Sciences Physiques et mathématiques, séance du lundi 9 juin 1806, membres de la commission : Laplace, Bougainville, Fleurieu et Lacepède) :

« Plus de cent mille échantillons d'animaux d'espèces grandes et petites la composent : elle a déjà fourni plusieurs genres importants ; il en reste bien davantage encore à faire connaître, et le nombre des espèces nouvelles, d'après le rapport des professeurs du Muséum, s'élève à plus de deux mille cinq cents. Si l'on se rappelle maintenant que le 2^{ème} voyage de COOK, le plus brillant en ce genre qui eût été fait jusqu'à ce jour, n'en a cependant pas fourni plus de deux cent cinquante, et que tous les voyages réunis de CARTERET, de WALLIS, de FURNEAUX, de MEARES, de VANCOUVER lui-même, n'en n'ont pas tous ensemble produit un nombre aussi grand ; si l'on observe qu'il en est de même de toutes les expéditions Françaises, il en

résulte que MM. PERON et LESUEUR auront eux seuls plus fait connaître d'animaux nouveaux, que tous les naturalistes voyageurs de ces derniers temps³¹⁹ ».

Cuvier souligne dans cette citation la richesse du matériel récolté. Mais comme nous allons le voir par la suite, cette expédition ne permet pas seulement d'augmenter l'inventaire des espèces. Elle sera également à l'origine de la première véritable classification des méduses.

1.2.1. Le projet et la décision de l'expédition Baudin³²⁰.

Comme nous l'avons vu précédemment, la seconde moitié du XVIII^e siècle a vu s'organiser de nombreux voyages de découvertes, notamment en France et en Angleterre : ceux, en particulier, de Cook, de Bougainville, de Lapérouse et d'Entrecasteaux. Ce dernier décrit, entre la fin de l'année 1792 et le début de 1793, la partie occidentale de la côte sud de l'Australie, fournissant du même coup de nombreuses informations sur la géographie - encore mal connue - de l'océan Pacifique³²¹. En France, la Révolution et les guerres extérieures interrompent ensuite ce genre d'expédition et ce n'est qu'en 1798, avec l'arrivée de Nicolas Baudin - récemment intégré dans la marine de la République au grade de capitaine de vaisseau - qu'un nouveau voyage est proposé. Dans un premier temps, il présente au ministre de la marine un projet d'un voyage de circumnavigation dans le Pacifique. Malgré l'appui des naturalistes Antoine-Laurent de Jussieu et Bernard Germain de Lapeyrouse (1756-1825), l'expédition n'a pas lieu faute de crédit et pour des raisons politiques. Avec l'avènement de Bonaparte, les conditions deviennent plus favorables et Baudin présente le 7 mars 1800, devant les trois Classes de l'Institut, un autre programme d'expédition encore plus ambitieux

³¹⁹ François PERON, Charles-Alexandre LESUEUR et Nicolas-Martin PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, Paris, Impr. impériale, 1807. Rapport fait au gouvernement par l'institut impérial sur le Voyage de Découvertes aux terres Australes. Extrait du Procès-verbal de la Classe des Sciences Physiques et mathématiques, séance du lundi 9 juin 1806.

³²⁰ Concernant cette expédition Baudin : Van REETH, *Nicolas Baudin et le voyage aux terres australes (1800-1804)*, Ecole des Chartes, s.l., 1984. Jacqueline BONNEMAINS et al., *Baudin in Australian Waters: The Art Work of the French voyage of discovery to the Southern Lands 1800-1804; with a complete descriptive catalogue of drawings and paintings of Australian Subjects by C.-A. Lesueur and N.-M. Petit from the Lesueur Collection*, Melbourne, Oxford University Press in association with the Australian Academy of the Humanities, 1988, 347 p. ; Frank HORNER, *La reconnaissance française: l'expédition Baudin en Australie (1801-1803)*, Paris, Editions L'Harmattan, 2006, 494p. ; Peter MONTHEAT et John WEST-SOBY, *Encountering Terra Australis: The Australian Voyages of Nicolas Baudin and Matthew Flinders*, Adelaide, Wakefield Press, 2010, 387 p.

³²¹ Hélène RICHARD, *Le Voyage de d'Entrecasteaux à la recherche de Lapérouse une grande expédition scientifique au temps de la Révolution française. Une grande expédition scientifique au temps de la Révolution française.*, Paris, Comité des travaux historiques et scientifiques, 1986, 376 p.

ciblé sur les Sciences Naturelles. L'Institut vient d'être créé le 25 octobre 1795 et joue le rôle d'expertise au service de la Nation³²². Il soumet le projet à une commission composée de Charles Pierre Claret de Fleurieu (1738-1810, géographe, conseiller d'état et ancien ministre de la Marine), Louis-Antoine de Bougainville (1729-1811, célèbre explorateur, à présent vice-amiral à la retraite), Lacepède (1756-1825, zoologiste et sénateur), Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836, botaniste et directeur du Muséum de Paris), Claude-Hugues Lelièvre (1752-1835, membre du Conseil des Mines), Camus et d'un membre que Faivre nomme Dutheil l'érudit³²³. La présence de ces illustres savants, montre bien l'exigence scientifique à laquelle le projet de cette expédition est soumis. Il faut souligner ici que 1800 marque un essor spectaculaire dans l'histoire des sciences de la nature en phase avec les attentes de la société et des enjeux politiques. D'autre part, les puissances coloniales telles que la France, l'Angleterre ou l'Espagne, voient l'avantage qu'elles peuvent tirer de la connaissance scientifique dans la mise en valeur de leurs empires d'outre-mer et dans la conquête de nouveaux territoires. L'état est donc là pour favoriser des initiatives allant dans ce sens en particulier en designant des commissions chargées de l'organisation de ces voyages.

Baudin est ensuite reçu le 25 mars 1800, au palais des Tuileries par le Premier Consul en présence du ministre de la marine, Pierre-Alexandre- Laurent Forfait (1752-1807). Après avis de cette commission³²⁴, Bonaparte accepte le principe de l'expédition en Nouvelle-Hollande. Cependant, il réduit ses moyens (ou son équipement) : pour ne citer qu'un seul exemple, les trois bateaux initiaux passent à deux, Le *Géographe* (capitaine Baudin³²⁵) et le *Naturaliste* (capitaine Hamelin³²⁶). Fort de son expérience dans les Antilles, d'où le Directoire exécutif

³²² Nicole DHOMBRES et Jean DHOMBRES, *Naissance d'un nouveau pouvoir: sciences et savants en France (1793-1824)*, Paris, Payot, 1989, p.78.

³²³ Jean-Paul FAIVRE, *L'Expansion française dans le Pacifique: de 1800 à 1842*, s.l., Nouvelles éditions latines, 1954, pp.104-105.

³²⁴ Baudin rédige un mémoire qu'il présente aux trois Classes de l'Institut. Le président nomme les citoyens Fleurieu, Bougainville, Lacepède, Jussieu, Camus, Duthiel et Lelièvre pour rédiger un rapport. Extrait de Jacqueline BONNEMAINS, Jean-Marc ARGENTIN et Martine MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, Le Havre, Paris, Imprimerie nationale Editions, 2001, 470 p.

³²⁵Pour la biographie de Nicolas Baudin voir : V. REETH, *Nicolas Baudin et le voyage aux terres australes (1800-1804)*, op. cit.

³²⁶ Pour la biographie de Jacques Félix Emmanuel Hamelin voir dans Charles MULLIE, *Biographie des célébrités militaires des armées de terre et de mer: de 1789 à 1850*, Paris, Poignavant, 1851, vol.2, pp.48-49.

l'avait chargé de rapporter « des plantes exotiques et des objets d'histoire naturelle », Baudin présente ainsi une partie de son projet :

« Le plan de voyage (...) a pour objet de vérifier quelques points douteux de géographie, de relever des côtes inconnues ; de visiter les peuplades qui les habitent ; de reconnaître, s'il se peut, l'intérieur de leur pays ; de les enrichir par échange et par dons des animaux et végétaux qui peuvent s'acclimater sur leur sol, et offrir par la suite des ressources aux navigateurs ; de recevoir de ces nations en retour les productions propres à augmenter les richesses nationales ; de faire dans ces lieux inconnus ou d'autres qui n'ont pas été assez visités par les voyageurs instruits, des recherches relatives à l'histoire naturelle et des collections qui tendraient à compléter dans tous les genres celles qui sont déposées au Muséum³²⁷».

L'objectif de la future expédition, prévue du 19 octobre 1800 au 25 mars 1804, est double, comme en témoignent les noms des deux corvettes armées : le *Géographe* et le *Naturaliste*. Il s'agit d'une part d'explorer les côtes de la Nouvelle-Hollande et des Terres Australes - comme les Anglais tentaient aussi de le faire -, et d'autre part de développer les connaissances et les collections naturalistes. Dans ce dernier but seront collectés des objets « vivants pour peupler les jardins et les ménageries³²⁸ ». Comme on le voit, il s'agit d'un projet ambitieux.

1.2.2. Les savants et les peintres présents lors de l'expédition Baudin.

³²⁷ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, op. cit., p.31.

³²⁸ *Ibid.*, p.31.



Figure 27 - En-tête du papier officiel de l'expédition aux Terres Australes, (Muséum d'histoire naturelle du Havre, inventaire 13/039-1).

Équipées au port du Havre, les deux corvettes embarquent vingt-quatre savants³²⁹ (figure 27), choisis par la Commission de l'Institut : deux astronomes (Frédéric Bissy (1768-1803) (laissé malade à l'Île de France (Île Maurice), le 25 avril 1801) et Pierre-François Bernier (1779-1803) mort en mer le 6 juin 1803), deux ingénieurs hydrographes (Charles-Pierre Boulanger et Pierre Faure débarqué à l'Île-de-France le 15 décembre 1803), trois botanistes (Leschenault De La Tour (1773-1826), laissé malade à Timor, le 2 juin 1803, André Michaux, débarqué à l'Île-de-France le 20 avril 1801 et Jacques Delisse, laissé malade à l'Île-de-France le 25 avril 1801), cinq zoologistes (René Maugé (1761-1802), mort sur l'île Maria, le 21 février 1802), François Péron, Stanislas Levillain (1774-1801) mort en mer le 29 décembre 1801, Bory de Saint-Vincent, laissé malade à l'Île-de-France le 25 avril 1801 et Désiré Dumont, laissé malade à l'Île-de-France le 25 avril 1801), deux minéralogistes

³²⁹ Il faut noter que C.-A. Lesueur et N.-M. Petit ne sont embarqués au départ comme novice-timonier pour le premier et comme aide-canonnière pour le second. On peut supposer que le capitaine Baudin a connaissance du talent de dessinateur de ces deux hommes et qu'il ne les a pas choisis en fonction de leur faible expérience de la mer.

(Louis Depuch (1774- 1803), débarqué malade à l’Ile de France, où il est mort quelques jours après et Charles Bailly), cinq peintres (Charles-Alexandre Lesueur, Nicolas-Martin Petit, Michel Garnier, laissé malade à l’Ile-de-France le 25 avril 1801, Jacques Milbert (1766-184), laissé malade à l’Ile-de-France, le 25 avril 1801 et Louis Lebrun (1769-1853), dessinateur-architecte, laissé malade à l’Ile-de-France, le 25 avril 1801) et cinq jardiniers (Anselme Riedlé (1765-1801), mort à Timor le 21 octobre 1801, Antoine Sautier, mort en mer, le 15 novembre 1801, Antoine Guichenot (1783-1867), François Gagnet, débarqué à l’Ile-de-France le 20 avril 1801, Merlot, débarqué à l’Ile-de-France le 20 avril 1801).

Cette équipe scientifique est la plus importante jamais rassemblée jusque-là pour une expédition marine vouée à l’étude. Le choix des savants revient à la commission de l’Institut. Ce dernier, alors en pleine renaissance post-révolutionnaire, joue un rôle de conseil auprès du pouvoir, au même titre que le Muséum National d’Histoire Naturelle qui remplit une fonction « de centre intellectuel d’où partent instructions et conseils³³⁰ ».

Antoine-Laurent de Jussieu souligne, dans sa notice relative à l’expédition, que le choix des participants s’est porté sur des « personnes instruites dans chaque partie, joignant au savoir un grand zèle et un goût décidé pour les voyages³³¹ ».

Contrastant avec une préparation scientifique et technique prometteuse, les conditions humaines de l’expédition se révéleront catastrophiques pour deux raisons : d’abord, de nombreux voyageurs succomberont au scorbut et à la dysenterie. Ensuite, la mission Baudin pâtira d’une mésentente entre les savants et le capitaine. À cela s’ajoute certainement un manque d’expérience de la mer et « une méconnaissance des règles de la vie à bord, règles toutes militaires qui ont joué un rôle important dans la dégradation de la situation³³² ». Ces raisons peuvent expliquer dix débarquements de membres de l’équipage et de l’aréopage de savants à l’Ile de France (actuelle île Maurice). Très vite, il ne reste plus qu’un seul scientifique à bord³³³ : François Péron.

³³⁰ Yves LAISSUS, « Les voyageurs naturalistes du Jardin du roi et du Muséum d’Histoire Naturelle: essai de portrait-robot », *Revue d’histoire des sciences*, 1981, vol. 34, pp. 259-317.

³³¹ Antoine Laurent DE JUSSIEU, « Notice sur l’expédition à la Nouvelle-Hollande: entreprise pour des recherches de géographie et d’histoire naturelle » dans *Annales du Muséum National d’Histoire Naturelle.*, s.l., Annales du Museum d’histoire naturelle, 1803, pp. 1-11.

³³² Jacqueline GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l’expédition Baudin*, Paris, 1995, p.18.

³³³ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin*, op. cit. J. Bonnemains, 2000, op.cit., pp.112-120.



Figure 28 - Portrait de François Péron (1806) réalisé par Jean Henri Cless (peintre) et Konrad Westermayr (graveur).

François Péron (figure 28) est né le 22 août 1775 à Cérilly³³⁴. Dès son plus jeune âge, il montre un intérêt très poussé pour les études. Maurice Girard souligne dans sa notice biographique que Péron est vite repéré par « son intelligence extraordinaire »³³⁵. Il s'engage à dix-sept ans dans l'armée où après deux ans de service (1792-1794), il obtient le grade de sergent. Il est réformé à cause de la perte de son œil droit. En juillet 1797, Péron décide de partir étudier la médecine à Paris. Depuis 1793, l'enseignement des sciences se développe afin que chacun, quelle que soit sa place dans la société, puisse y avoir accès. Durant son

³³⁴ Parmi les nombreuses biographies de F. Péron, on peut citer : Louis AUDIAT, *F. Péron (de Cérilly), sa vie, ses voyages (en Océanie) et ses ouvrages*, Moulins, Moulins, 1855, 132 p. ; Maurice GIRARD, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, Paris et Moulins, B. Baillièrre et fils et Enaut, 1857, 272 p. ; Edward DUYKER, *François Péron: An Impetuous Life: Naturalist and Voyager*, n° 75, s.l., Melbourne University Press, 2006, 349 p.

³³⁵ M. GIRARD, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, *op. cit.*, p.16.

cursus médical, Péron assiste aux cours de zoologie et d'anatomie comparée dispensés au Muséum par Jussieu, Lamarck, Geoffroy Saint Hilaire, puis Cuvier³³⁶.

C'est peut-être au cours de ces enseignements que Péron apprend la préparation d'une grande expédition en Terres Australes. Il sollicite au dernier moment³³⁷ son embarquement auprès de Jussieu³³⁸. Ce dernier, étonné par les solides connaissances scientifiques de Péron et par son ardeur, lui conseille d'écrire un mémoire pour exposer ses motivations. Après la lecture de ce mémoire à l'Institut, Péron « réunit tous les suffrages et le ministre signe sa nomination ³³⁹ ». Dans son carnet de voyage, les nombreuses références à d'autres savants, tels que William Dampier (1652-1715), Lamarck, Linné, Buffon, Robert Brown (1773-1858), Georges Edwards (1694-1773), Forster, Lacépède, Commerson etc... attestent bien de son importante culture scientifique.

Trois peintres sont embarqués sur les deux navires de l'expédition : Jacques Milbert, Louis Lebrun et Michel Garnier. Tous trois étant mal préparés aux conditions difficiles d'un voyage lointain, ils devront être laissés en 1801 à l'Hôpital de Port Louis sur l'Île de France. Si bien qu'en quittant cette dernière, plus aucun dessinateur « officiel » ne figure sur la liste des passagers. Le capitaine Baudin remplace alors les trois peintres par deux aides-canonnières dont il connaît les talents artistiques : Charles-Alexandre Lesueur (figure 29) et Nicolas-Martin Petit³⁴⁰. Baudin les charge, dans un premier temps, d'illustrer son livre de bord³⁴¹. Nous nous intéresserons plus particulièrement à Lesueur car il est l'auteur de l'ensemble des dessins de méduses : il collabore ainsi au travail de Péron.

³³⁶ Marie-José IMBAULT HUART, *L'École pratique de dissection de Paris de 1750 à 1822: ou, Influence du concept de médecine pratique et de médecine d'observation dans l'enseignement médico-chirurgical au XVIIIe siècle et au début du XIXème siècle*, Lille III, s.l., 1975.

³³⁷ Georges HERVE, « Les premières armes de François Péron », *Revue d'Anthropologie*, 1913, vol. 23, pp. 1-16.

³³⁸ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.35.

³³⁹ M. GIRARD, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, op. cit., p.21.

³⁴⁰ Pour la biographie de N.-M. Petit voir Jacqueline BONNEMAINS, « Les artistes du "Voyage de découvertes aux Terres Australes" (1800-1804) », *Bulletin de la société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 1989, vol. 76, Fascic, pp. 17-30.

³⁴¹ Frank HORNER, *La reconnaissance française: l'expédition Baudin en Australie (1801-1803)*, Paris, Editions L'Harmattan, 2006, p.99.



Figure 29 - Portrait de C.-A. Lesueur par V. Gribayedoff, d'après la peinture à l'huile de Charles Willson Peale. Muséum d'histoire naturelle du Havre (référence 64/0622).

Peu de traces subsistent du parcours scolaire de Lesueur, né le 1 janvier 1778 au Havre³⁴². Dans cette ville, il aurait suivi les cours d'une école d'hydrographie destinée à former les futurs aspirants de la Marine. S'étant ainsi initié à la topographie et au dessin, Lesueur aurait senti s'éveiller sa vocation artistique. En 1793, il s'enrôle dans le bataillon scolaire havrais, puis il sert comme sous-officier dans la Garde Nationale du Havre (1797 à 1799). Ayant été dispensé de service l'année suivante, Lesueur se retrouve sans activité. Témoin de l'effervescence régnant au Havre lorsque se prépare l'expédition Baudin, il se fait enrôler

³⁴² Pour les biographies plus détaillées de C.-A. Lesueur, voir : Ernest Théodore HAMY, « Les voyages du naturaliste Ch.Alex.Lesueur dans l'Amérique du Nord », *Journal de la société des Américanistes de Paris*, 1904, t.5, pp. 1-111. George ORD, « A Memoir of Charles Alexander Lesueur », *American Journal of Science and Arts (1820-1879)*, 1849, vol. 8, n° 23, pp. 189-216. J. WELLS, « Lesueur, Charles-Alexandre » dans *Dictionary of scientific Biography*, s.l., pp. 266-267. S.J. BANKS, *The endeavour journal of Joseph Banks 1768-1771*, op. cit. . J.R. FORSTER, *Observations made during a voyage round the world*, op. cit. William SWAINSON, « Lesueur, Ch.-A. » dans *Taxidermy with the Bibliography of Zoologists, and Notices of Their Works.*, London, John Taylor, 1840, p. 243-244. C. DELIGNY, « Biographie Normande- M.C.-A. Lesueur », *La revue de Rouen*, 1842, Septembre, pp. 150-152. J. BONNEMAINS, « Les artistes du "Voyage de découvertes aux Terres Australes" (1800-1804) », art cit. Philippe MANNEVILLE, « Charles-Alexandre Lesueur. Sa famille, son enfance. Jean-Baptiste-Denis Lesueur », *Annales du Muséum du Havre*, 1979, n° 14, pp. 1-38.

comme aide-canonnière. Lesueur ne possède alors aucune formation scientifique et il a très peu d'expérience de la mer. Sa seule compétence tangible est le dessin. Au contact des savants de l'expédition, et plus particulièrement de Péron³⁴³, il apprend à prélever, à observer, à dessiner ainsi qu'à conserver et à naturaliser. Nous reviendrons sur ce travail de collaboration dans notre troisième partie, consacrée aux illustrations de méduses.

Nous l'avons vu, l'expédition Baudin se trouve fortement marquée par la maladie et la mort. Le capitaine lui-même décède à l'Île de France, durant le voyage de retour, et c'est Pierre-Bernard Milius qui ramène le *Géographe* au port de Lorient le 24 mars 1804 (figure 30 pour les différentes étapes de l'expédition).



³⁴³ Yves LAISSUS, « Un naturaliste exemplaire, ami de Charles-Alexandre Lesueur: François Péron (1775-1810) », *Annales du Muséum du Havre*, 1978, n° 12, pp. 1-8.



Figure 30 – En haut, première partie de l’expédition Baudin. En bas, deuxième partie de l’expédition. Extrait de J. Goy, (1995), *Les méduses de Péron et Lesueur, un autre regard sur l’expédition Baudin*, pp.383-384.

1.2.3. Les instructions de voyage et l’intérêt pour l’étude des méduses.

L’expédition a été soigneusement préparée et c’est la première fois qu’un voyage de découverte mobilise autant de grands scientifiques dans une commission de l’Institut: Lacépède, Jussieu, Pierre-Simon Laplace (1749-1827), Cuvier, Bougainville, Charles-Pierre Claret de Fleurieu (1738-1810), Jacques Bernardin Henri de Saint-Pierre (1737-1814)...

On retrouve parmi les différentes instructions officielles données avant le départ, plusieurs questions d’histoire naturelle (dont l’auteur n’est pas connu) :

- « Quels sont les animaux féroces dominant à terre ou dans la mer ? quels sont les animaux domestiques et dont on peut tirer du service ou dont on peut faire commerce ?

- Quelles espèces d'oiseaux dominant ?
- Quelles sont les espèces dominantes de coquillages ? ³⁴⁴»

Une telle injonction officielle³⁴⁵ porte sur des intérêts économiques ou des interrogations d'une étendue très limitée que l'on pourrait ainsi nommer « curiosités ».

Dans ce contexte, on peut donc se demander ce qui a amené Péron à s'intéresser aux méduses ?

Le jeune scientifique indique dans son journal de bord : « l'étude des mollusques et des zoophytes pélagiens occupait surtout mes loisirs : elle m'avait été plus spécialement recommandée par M. Cuvier³⁴⁶ ». Il semble que Péron ait reçu cette dernière recommandation quelques jours avant son départ³⁴⁷.

C'est donc en premier lieu sur les organismes présents à la surface de la mer, c'est-à-dire sur les mollusques et zoophytes pélagiens que l'intérêt de Péron va se porter :

« Et si nous voulons promener nos regards sur l'étendue de l'Océan, n'y découvrons-nous pas une foule d'animaux pélagiens ignorés, de mollusques surtout, et de zoophytes qui n'attendent, pour ne manifester de nouveaux prodiges qu'un observateur de leur organisation, qu'un historien de leurs mœurs³⁴⁸ ».

Comme nous l'avons mentionné dans la première partie de notre travail, Cuvier définit en 1795, dans son *Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers* ³⁴⁹ les zoophytes comme: « les derniers des animaux, ceux qui n'ont ni cœur, ni vaisseaux, ni cerveau, ni nerf; ce ne sont, comme les plantes, que des agrégations de tubes ou de globules, contenant des fluides maintenus dans un mouvement

³⁴⁴ J. BONNEMAIS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, op. cit., p.50.

³⁴⁵ On trouve également dans les instructions données avant le départ en Terre Australe, des demandes portant sur l'étude de la petite vérole, la réalisation d'expériences nautiques, des recommandations sanitaires à bord et sur l'observation « des peuples sauvages ». Il faut noter l'importance accordée aux préoccupations anthropologiques et aux résultats obtenus par Péron sur ce sujet lors de ce voyage.

³⁴⁶ François PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, 2011^e éd., Paris, CTHS, 1807. pp. 42-43.

³⁴⁷ M. GIRARD, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, op. cit., p.21.

³⁴⁸ F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, op. cit., p. 31.

³⁴⁹ G. CUVIER, « Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III », art cit.

quelconque, par la succion et la transpiration³⁵⁰». Cet ensemble est donc encore réduit à l'état de classe « rebut ». Le seul caractère positif pouvant être dégagé est la description du mouvement qui les anime. Cuvier distingue les zoophytes mous (tels que les méduses) des zoophytes possédant un support solide (tels que les madréporaires).

Péron est bien conscient du fait que l'étude des zoophytes n'en est qu'à ses débuts comme il l'écrit dans son journal :

« Si l'étude des mollusques et des zoophytes mous fut longtemps négligée par les naturalistes, elle le fut bien davantage encore par les voyageurs. On peut assigner plusieurs causes, également puissantes, à cette indifférence des uns et des autres.

La première, c'est l'espèce de dégoût que la plupart de ces animaux inspirent : des formes bizarres, inconstantes, également difficiles à décrire, à dessiner, à conserver ; des couleurs le plus souvent ternes, obscures et désagréables ; une substance molasse visqueuse et dégoûtante au toucher ; une odeur fade ou même nauséabonde ; dans plusieurs espèces, des fluides âcres et corrosifs dans toutes, une décomposition rapide et presque instantanée, telles furent les premières raisons qui durent éloigner les naturalistes de ce genre de recherches.

Le peu d'intérêt apparent de cette étude, l'inutilité même dont elle semblait devoir être toujours, devenaient de nouveaux motifs pour la négliger. On était loin de soupçonner alors les résultats intéressants auxquels est parvenu M. Cuvier ; on était loin de prévoir que cette portion des animaux, si dédaignée, si rebutante, pourrait un jour éclairer l'anatomie, la physiologie, et changer la face de quelques autres branches de l'histoire naturelle.

D'ailleurs la plupart de ces animaux sont fixés aux rivages de l'Océan, ou relégués au milieu des mers ; ils sont encore plus difficiles à conserver qu'à décrire ; enfin, on a manqué longtemps de bons ouvrages pour se guider dans cette étude difficile³⁵¹ ».

Dans cet ensemble des zoophytes mous, Péron observe la Physale et ses tentacules vénéfères, les Physophores, les Vélèles, les Glaucus, les Porpites, les Béroés, les Janthines, les Pyronosomes, les Salpes et les Méduses. La vision de ces organismes flottants semble réveiller son enthousiasme pour l'étude des zoophytes marins :

³⁵⁰ *Ibid.*, p. 394.

³⁵¹ F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2, op. cit.*, pp. 485-486.

« De toutes parts, nous étions entourés par de grands bancs de Salpa, de Doris, de Méduses, de Béroés, de Porpites, genres de mollusques et de zoophytes (...) : le nombre prodigieux de ces animaux, leurs formes inconstantes et bizarres, leurs couleurs gracieuses, la souplesse de leurs mouvements, l'agilité de leurs évolutions, formaient un spectacle agréable pour tous nos compagnons ; et pour mon ami Lesueur, pour mon collègue Maugé, pour moi-même, une telle abondance était un grand sujet de plaisir et d'enthousiasme³⁵² ».

Au cours de leur voyage un autre fait semble « émerveiller » Péron et l'ensemble de l'équipage, y compris le capitaine Baudin³⁵³ : la phosphorescence de la surface de la mer. Ils l'observent pour la première fois au cours de la nuit du 4 au 5 décembre 1800, juste avant le passage de l'Equateur. L'origine de ce phénomène encore inexplicé est élucidée par Péron : la présence de zoophytes en très grand nombre à la surface de l'eau cause l'émission de lumière³⁵⁴.

« Tous les phénomènes de la phosphorescence des eaux de la mer, quelques multipliés, quelques singuliers qu'ils puissent être, peuvent cependant être rapportés tous à un principe unique, la phosphorescence propre aux animaux marins, et plus particulièrement aux mollusques et aux zoophytes mous³⁵⁵ ».

Dans un premier temps, l'intérêt de Péron se porte donc sur les zoophytes mous en général, incluant quelques espèces de méduses. Les différents spécimens qui sont récoltés ne sont d'ailleurs pas identifiés avec précision. Ils sont simplement désignés par le terme général de méduse dans le carnet de bord de Péron. Celui-ci ne cherche pas alors à spécifier le genre et l'espèce. C'est seulement au retour de l'expédition, qu'il effectuera ce travail de détermination précis en enrichissant sa collection avec des méduses récoltées sur les côtes françaises et en poursuivant son investigation bibliographique.

Notons que dès l'expédition, Péron dispose d'une très grande bibliothèque scientifique comprenant les meilleurs ouvrages de voyages, de marine, d'astronomie, de géographie, de physique et d'histoire naturelle. Il faut noter la présence dans l'inventaire des livres

³⁵² *Ibid.*, p. 105.

³⁵³ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, *op. cit.*, p. 133.

³⁵⁵F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, *op. cit.*, p. 41.

embarqués à bord du *Systema Naturae*³⁵⁶ de Linné, dont il adoptera les règles de nomenclature. Par ailleurs, il a dû certainement avoir accès aux 1200 volumes composant la bibliothèque personnelle du capitaine Baudin, emmenés lors de l'expédition vers la Nouvelle-Hollande³⁵⁷. Il présente son travail bibliographique dans la partie « Historique » de son manuscrit³⁵⁸ et au début de la description de chaque espèce de méduse.

A ce stade de notre travail, il faut insister sur le fait que Péron ne va pas seulement faire fonction de voyageur naturaliste assistant un savant de cabinet : il va participer à la récolte, au tri en fonction des groupes zoologiques, à l'observation, à la description et à la détermination des spécimens. Il guidera également la main du peintre, Lesueur.

1.2.4. Bilan de l'expédition aux Terres Australes.

Les plantes et les animaux vivants s'accumulent sur les ponts et dans les cabines réduisant d'autant l'espace vital de l'équipage, au cours de l'avancée de l'expédition. Le capitaine Baudin lui-même est conduit à stocker dans sa propre cabine des plantes vivantes récoltées en février 1803³⁵⁹. Cet embarras lié au transport des collections explique le retour en France du *Naturaliste* en 1803³⁶⁰ alors que le *Géographe* poursuit son voyage. Le Muséum réceptionne, le 7 juin 1803 au Havre, des caisses d'échantillons ainsi que des carnets d'observation.

Impatients, Cuvier³⁶¹, Lamarck³⁶², Lacépède³⁶³ s'empresent de publier les premiers résultats, dépouillant ainsi Péron d'un certain nombre de ses idées.

³⁵⁶ Carl von LINNÉ, « Systema vegetabilium », 1774. Voir J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, *op. cit.*, p. 91.

³⁵⁷ F. HORNER, *La reconnaissance française: l'expédition Baudin en Australie (1801-1803)*, *op. cit.*, p. 64.

³⁵⁸ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, *op. cit.*, pp. 95-106. Original dans la collection du Muséum d'Histoire Naturelle du Havre référence n° 68/002.

³⁵⁹ Christian JOUANIN, « Les emeus de l'expédition Baudin », *L'oiseau et la revue française d'Ornithologie*, 1959, vol. 29, pp. 168-203.

³⁶⁰ F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, *op. cit.*, p. 417.

³⁶¹ Georges CUVIER, « Mémoire sur les Thaliacés et les Biphores », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, Tome 4, pp. 360-382. Georges CUVIER, « Mémoire sur l'Onchidie, genre de mollusques nus, voisin des Limaces, et sur une espèce nouvelle Onchidium Peronii. », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, Tome 4, pp. 35-51.

³⁶² Jean-Baptiste LAMARCK, « Considérations sur quelques faits applicables à la théorie du globe, observé par M. Péron dans son voyage aux terres australes, et sur quelques questions géologiques qui naissent de la connaissance de ces faits », *Annales du Muséum d'histoire naturelle*, 1805, vol. 5, pp. 26-52.

Un peu plus tard, le 25 mars 1804, le *Géographe* ramène quant à lui huit caisses de zoophytes à Lorient. On ne connaît pas avec précision le nombre de méduses qui figurent dans ce grand ensemble. Mais Jacqueline Goy indique l'existence, sur le registre des collections du Muséum de Paris, de trois *Phorcynia petasella* de Lesueur, numérotées 105a,105b,105c, avec comme seule précision « exemplaire altéré » ainsi qu'un « Rhizostome du Voyage de Péron », numérotée 108c³⁶⁴.

Girard signale également, dans son ouvrage, que la collection du Muséum renferme encore des échantillons de la *Cyanée cyclonote*³⁶⁵ et de la *Cyanée spiligone*³⁶⁶ recueillies au Havre par Péron et Lesueur³⁶⁷. Mais Goy indique que ces échantillons ne figurent plus sur l'inventaire réalisé en 1984 lors de l'aménagement de la zoothèque du Muséum. Ils peuvent donc être considérés comme définitivement perdus.

Pour récolter leurs échantillons de méduses, Péron et Lesueur utilisent (figures 31 et 32) deux méthodes différentes :

- le draguage³⁶⁸, qu'ils utilisent également pour récolter les coraux ;
- la pêche à la palette, méthode représentée sur deux dessins de Lesueur :

³⁶³ Bernard Germain Étienne de L'Aville-sur-Ilion LACEPEDE, « Mémoire sur plusieurs animaux de la Nouvelle-Hollande dont la description n'a pas encore été publiée », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, pp. 184-211.

³⁶⁴ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, *op. cit.*, p. 29.

³⁶⁵ Décrite en 1810 par Péron sous le nom de *Chrysaora cyclonota*.

³⁶⁶ Décrite en 1810 par Péron sous le nom de *Chrysaora spiligona*.

³⁶⁷ M. GIRARD, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, *op. cit.*, p. 218.

³⁶⁸ F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, *op. cit.*, p.66 et J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin*, *op. cit.*, p.277.



Figure 31 - « Vue de Nice prise quand nous faisons la pêche des mollusques et que nous allions retirer le thermomètre indiqué par la bouée », mars 1809. (Muséum d'histoire naturelle du Havre, n°inventaire 35/217).



Figure 32 - François Péron pêchant les méduses et les physalies, Nouvelle-Hollande, dessin de C.-A. Lesueur. (Muséum d'histoire naturelle du Havre, n° inventaire Ms 1737).

On retrouve dans les documents sur les méduses de Péron conservés au Muséum du Havre³⁶⁹, la description précise de cette technique :

« Pour les saisir alors, il faut être armé d'un petit filet d'étamine fine qu'on promène à la surface de la mer de manière à recueillir tout ce qui s'y trouve... il faut retourner

³⁶⁹ Références 68/501 et 68/357. Fond Lesueur Muséum d'histoire naturelle du Havre.

le filet de dedans en dehors et en agiter doucement le fond dans un vase de verre préalablement rempli d'eau marine » ou « il faut pour se le procurer écumer pour ainsi dire la surface de la mer avec un filet d'étamine et de temps en temps renverser le fond du filet dans un seau et le secouer doucement dans l'eau de mer³⁷⁰ ».

En plaçant les méduses recueillies dans un vase de verre, Péron pourra les maintenir, au mieux pendant quelques jours. C'est en particulier, grâce à cette méthode qu'il étudie avec précision leur mouvement et les différents détails de leur anatomie.

Dans le tome 1 de son récit³⁷¹, *Voyage aux Terres Australes*, qui rend compte du voyage jusqu'en décembre 1802, Péron décrit six observations de méduses :

- lors de la traversée de l'océan Atlantique (novembre 1800 à mars 1801), « ces Méduses également phosphoriques, qui présentent tant de formes singulières dans leur organisation, tant de nuances délicates dans leur coloris³⁷² ». En marge de cette description, figurent des indications de planche XXX, figure 2 et planche XXXI, figure 2 qui correspondent aux espèces *Cuviérie euchrome* et *Medusa panopyra* (figures 33 et 34).

³⁷⁰ Description de *Géryonie Dinème*. J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p132.

³⁷¹ Ce premier volume correspond à la première partie du voyage qui s'achève avec la remise des documents et échantillons au Naturaliste en décembre 1802.

³⁷² F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2*, op. cit., p. 45.

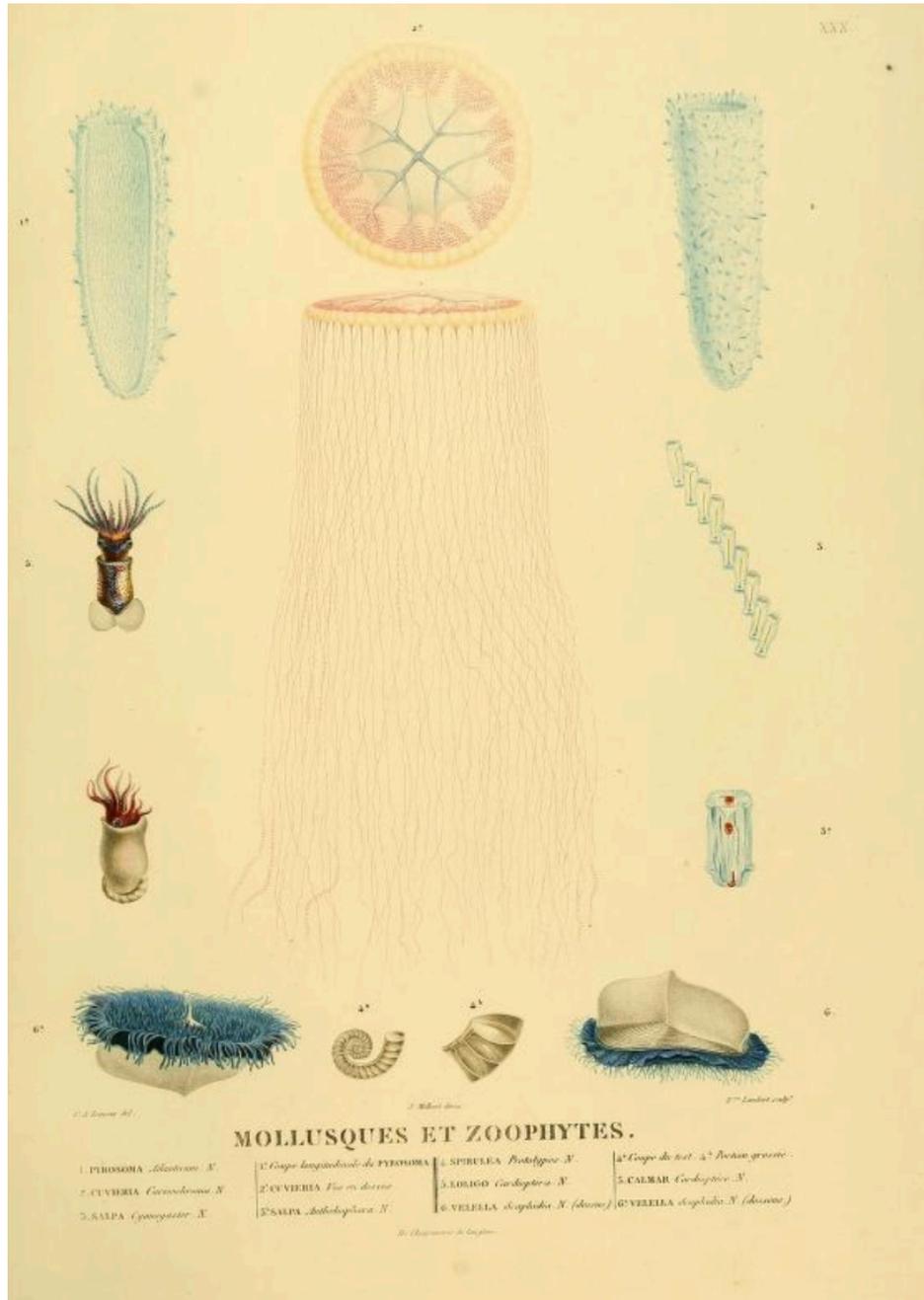


Figure 33 - Dessin de *Cuvieria carisochroma*, figure 2, planche XXIX. C.-A. Lesueur et N.-M. Petit, (1807), *Voyage de découverte en Terres australes exécuté par ordre de S.M.L'Empereur*. Atlas.

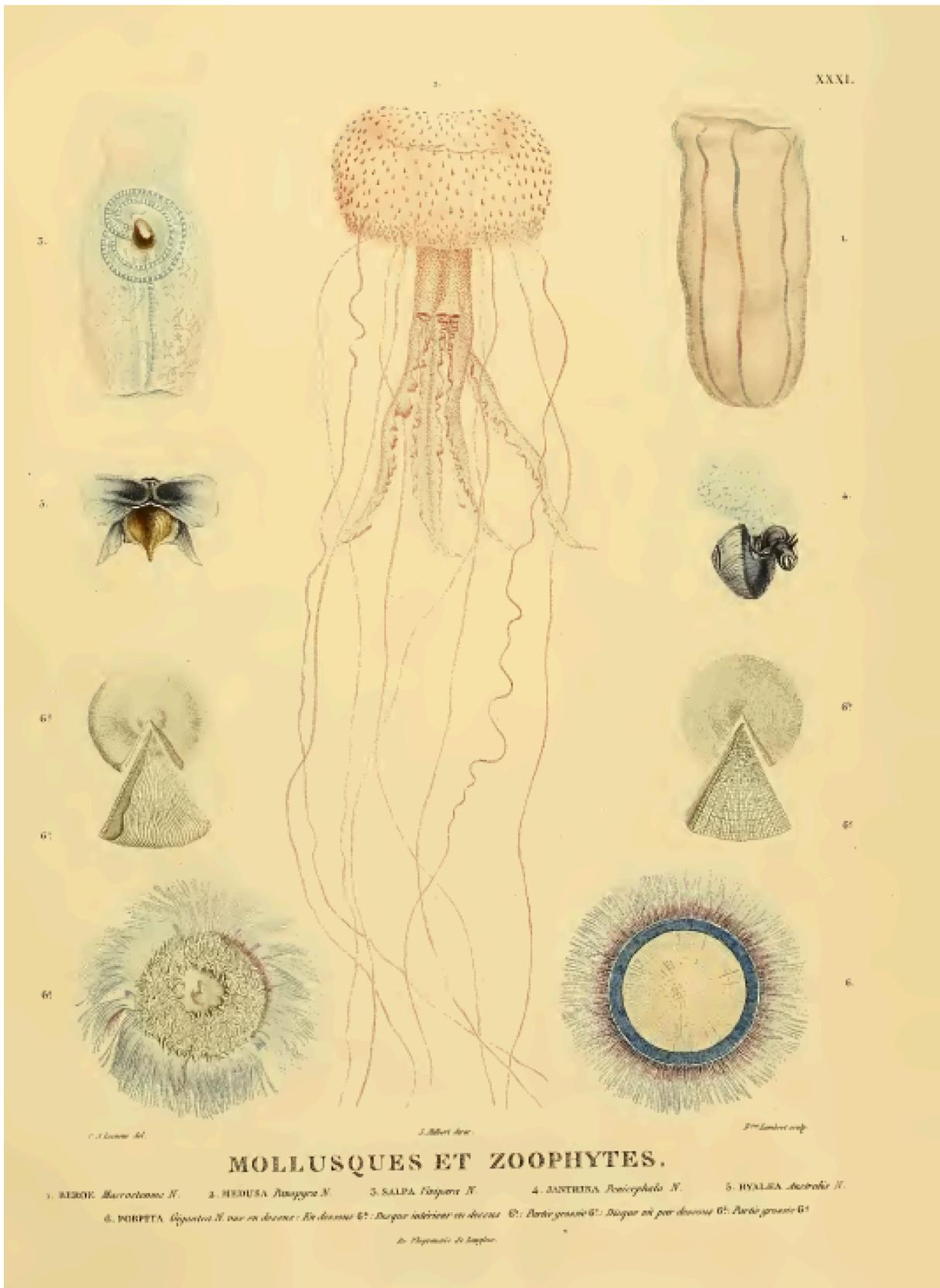


Figure 34 - Dessin sur vélin de *Medusa panopyra*. Figure 2, planche XXX. C.-A. Lesueur et N.-M. Petit, (1807), *Voyage de découverte en Terres australes exécuté par ordre de S.M.L'Empereur*. Atlas.

- dans la baie des Chiens (juin à juillet 1801), « de toutes parts, nous étions entourés par de grands bancs de Salpa, de Doris, de Méduses, de Béroës, de Porpites, genre de mollusques et de zoophytes³⁷³ ».
- au large de la terre de Witt (juillet- août 1801), « un nombre prodigieux de Méduses, de Salpas, de Porpites, etc...³⁷⁴ » ; durant un orage, « j'eus l'occasion d'observer des méduses d'une grandeur prodigieuse ; la plupart d'entre elles n'avaient pas moins de 6,5 décimètres de diamètre, et pesaient plus de 25 ou 30 kilogrammes. Plusieurs espèces du même genre nous fournir des observations précieuses pour l'histoire de la phosphorescence ³⁷⁵» ;
- sur la terre de Diémen (février 1802), « j'ai réuni trois espèces nouvelles d'éponges, une Méduse élégante, plusieurs Ascidies, une belle Actinie³⁷⁶ » ;
- au cap Boufflers (de mars à mai 1802), « dans les flots nous aperçûmes plusieurs Méduses³⁷⁷ ».

Dans le tableau des méduses qui figure dans le carnet de Péron³⁷⁸ et date de juin-juillet 1802, le voyageur indique avoir capturé 23 espèces visibles sur la figure 35.

³⁷³ *Ibid.*, p.105.

³⁷⁴*Ibid.*, p.129.

³⁷⁵ *Ibid.*, p.133.

³⁷⁶*Ibid.*, p. 302.

³⁷⁷ *Ibid.*, p. 321.

³⁷⁸ Document archivé au Muséum d'histoire naturelle du Havre, référence 21/003-1

Figure 35 - Tableau des Méduses dans les carnets de F.Péron, (archives du Muséum d'histoire naturelle du Havre, inventaire 21/003-1).

Celle-ci appartiennent toutes au genre *Medusa* et portent, en reconnaissance, des noms :

- de personnages politiques, tels que Fleurieu, Cabanis³⁷⁹ ou Fourcroy ;
- de scientifiques : Chaptal, Dicquemare, Jussieu, Millin, Duméril, Brongniart, Duvernoy, Commerson, Pallas ;
- de membres de l'expédition Baudin : Lesueur, Leschenault ;
- de membres de l'expédition de Cook : Solander, Sparman, Forster, Banks ;
- de membres de l'expédition de Flinders : Brown, Paterson.

Cette nomenclature sera modifiée par Péron dans la suite de son travail lorsqu'il répartira les méduses selon différents genres.

Il complétera la description de nouvelles espèces lors de la deuxième partie du voyage³⁸⁰ et après son retour en France, lors de son séjour au Havre en août 1808, comme il le précise :

³⁷⁹ Un exemple de reconnaissance : « dédiée au citoyen Cabanis, sénateur français, l'estime, l'amitié, la reconnaissance au citoyen Cabanis » description en latin. Fiche Inventaire Museum du Havre inventaire 68/330-1.

³⁸⁰ Ces espèces observées lors de la deuxième partie de voyage sont décrites dans des petites fiches vertes de 21,5 x 15,5 cm insérées dans son manuscrit et comportant les numéros 1876, 1877, 1879, 1881.

« Enfin, dans une excursion récente, nous avons observé dix-huit espèces ou variétés de méduses des côtes de Normandie³⁸¹ ».

Au final, cent vingt-deux espèces de méduses seront décrites dans le texte dont soixante-dix ont été observées directement par Péron et Lesueur. De cet ensemble, J.Goy soustrait, les spécimens altérés lors de la récolte, et décrits comme de nouvelles espèces, les spécimens correspondant à différentes étapes de croissance, ainsi que les méduses décrites comme deux espèces différentes en raison d'un dimorphisme sexuel. Malgré l'élimination de ces « erreurs », il subsiste, en 1961, encore trente espèces valides, dont quatorze sont attribuées à Péron et Lesueur par Paul Lassenius Kramp³⁸².

Grâce à cette quantité exceptionnelle, Péron a pu se rendre compte de la diversité des méduses, établir des ressemblances pour les classer ainsi qu'un ordre pour les exposer du plus simple au plus complexe. Il a su constituer une véritable collection zoologique selon les critères scientifiques.

1.2.5. Les descriptions des méduses dans les carnets journaliers de Péron.

Tout le travail de classification de Péron se base sur une description précise des différentes espèces. Pendant son voyage aux Terres Australes, il remplit des carnets journaliers dans lesquels il note chacune de ses observations. Celles réalisées au Havre (1808) et à Nice (premier semestre 1809), ne bénéficient pas de notes récapitulatives mais figurent dans des écrits dispersés. Ces écrits sont conservés au Muséum d'histoire naturelle du Havre³⁸³.

Péron utilise toujours le même plan pour ses descriptions. Il débute par l'étymologie, la synonymie et l'historique, afin d'éclairer l'origine de la nomination attribuée. Il retrace même l'histoire de l'espèce à travers les travaux de précédents auteurs, vérifiant de manière critique et réinterprétant éventuellement les différents caractères, utilisés pour la spéciation.

³⁸¹ Manuscrit écrit par Péron. Document du Muséum d'histoire naturelle du Havre, référence 68/382.

³⁸² Paul Lassenius KRAMP, « Synopsis of the medusae of the world », *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 1961, vol. 40, pp. 1-469.

³⁸³ Jacqueline BONNEMAINS, Claire BUSTARRET et Gérard BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », *Bulletin trimestriel Société Géologique Normandie et Amis du Muséum du Havre*, 1995, t.82, Fasc.2.

Une telle démarche tient bien compte du travail approfondi de bibliographie réalisée par Péron. Ce dernier explique ainsi cette étape de compilation :

« Tous les auteurs qui ont écrit sur les méduses ont été mis à contribution. Je me suis astreint à copier dans plusieurs centaines de volumes de diverses langues tout ce qui pouvait offrir quelques rapports avec ces animaux et M. Lesueur a calqué lui-même tous les dessins, toutes les peintures disséminées dans les nombreux volumes dont il s'agit³⁸⁴».

Si ce travail de compilation est très classique en histoire naturelle, le dépouillement des images en parallèle du texte est beaucoup plus original et souligne l'importance des représentations dans l'étude des méduses. Cent trente-cinq auteurs sont cités³⁸⁵. A partir de ce matériel historique, Péron énonce ses propres caractères génériques en commençant par la composition gélatineuse du corps, puis l'estomac, l'ombrelle, le pédoncule, les tentacules...et éventuellement les ovaires. Le naturaliste suit la règle de subordination des caractères développée par Antoine-Laurent de Jussieu en botanique et Cuvier en zoologie. Péron justifie son adhésion à cette méthode :

« Telle est la marche aussi simple que rigoureuse d'après laquelle nous avons formé notre système de nomenclature et de divisions générales. Dans ce travail, nous avons cherché surtout à subordonner l'importance des caractères à celles des organes dont nous les avons empruntés, et nous pensons avoir rempli cet objet d'une manière aussi exacte que l'état actuel de la science pouvait le permettre ³⁸⁶».

Péron va donc évaluer l'importance des caractères en se fondant sur leur rôle physiologique, en l'occurrence leur impact sur la nutrition³⁸⁷. Cette étude des appareils physiologiques est largement influencée par Cuvier. En effet, ce dernier répartit dans ses *Leçons d'anatomie comparée*³⁸⁸ les animaux selon une série dans laquelle il range les neuf classes d'animaux³⁸⁹

³⁸⁴ Inventaire n°68 382 C recto (Museum d'histoire naturelle du Havre).

³⁸⁵ *Ibid.*, p. 31.

³⁸⁶ François PERON, « Sur les Méduses du genre Equorée. », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1810, Tome 15, pp. 41-56.

³⁸⁷ Comme on le verra par la suite, dans le cas des méduses, la respiration et la circulation ne sont pas encore très bien expliquées. Seules les structures anatomiques liées à la nutrition commencent à se révéler. Péron et Lesueur aurait pu également prendre comme critère principal la reproduction car ils ont commencé à identifier les gonades mais ce ne sera pas le cas, ceci certainement à cause de l'influence de Cuvier.

³⁸⁸ Georges CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée, tome 1*, Paris, Baudouin, 1800, p. 518 et suivantes.

qu'il constitue selon leur organisation interne. Il considère que les appareils physiologiques sont inégalement complexes dans les différents groupes naturels et ceci est particulièrement vrai dans le cas du tube digestif. Ceci amène donc Cuvier à établir une véritable hiérarchie physiologique : « des « polypes » dans lesquels l'appareil digestif se confond avec le corps lui-même, on monte, en effet aux « méduses » et aux « rhizostomes » qui ont un estomac et des canaux...³⁹⁰». Cette analyse comparative de l'appareil digestif permet à Cuvier, en 1805, de montrer l'inégalité dans l'organisation des animaux et d'établir des différences fondamentales entre les classes et « l'ordre de dégradation qui en résulte ³⁹¹». Péron va donc se concentrer en premier lieu sur l'appareil digestif.

On peut également remarquer que Péron décrit l'espèce étudiée avec beaucoup de précision, en allant toujours du général au particulier. Cuvier souligne la qualité de cette méthode dans un rapport sur l'expédition Baudin :

« Une fausse méthode de description introduite dans la science en a beaucoup retardé les progrès. Les voyageurs et surtout quelques-uns de ceux de l'école de LINNEUS, l'avaient consacrée comme plus expéditive et plus facile. Se bornant à présenter, dans une phase spécifique plus ou moins courte, tels ou tels caractères suivant la méthode adoptée par eux, sans tenir aucun compte de ceux qui, dans cette méthode, étaient actuellement inutiles pour la distinction de l'espèce nouvelle d'avec celles déjà connues, ils n'obtenaient que des descriptions relatives, suffisantes à peine aux besoins de la science à l'époque de leur découverte, et qui devenaient inutiles à mesure que de nouveaux objets exigeaient de nouveaux termes de comparaison. M. Péron a su se défendre de cette erreur : ses descriptions, rédigées sur un plan général et constant, embrassent tous les détails de l'organisation extérieure de l'animal, établissent tous les caractères d'une manière absolue, et survivront par conséquent à toutes les révolutions des méthodes et des systèmes ³⁹² ».

³⁸⁹ Les neuf classes de Cuvier, auxquelles il attribue un numéro d'ordre sont : les mammifères, les oiseaux, les reptiles, les poissons, les mollusques, les vers, les crustacés, les insectes et les zoophytes.

³⁹⁰ H. DAUDIN, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome 2, op. cit.*, pp. 79-80.

³⁹¹ G. CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée: la première partie des organes de la digestion, op. cit.*, p.xviiij.

³⁹² Rapport fait au gouvernement par l'Institut Impérial sur le Voyage de Découvertes aux Terres Australes. Extrait du Procès-verbal de la Classe des Sciences Physiques et mathématiques, séance du lundi 9 juin 1806, rédigé par G.Cuvier. Texte publié dans F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2, op. cit.* pp. II-IV.

Au début de son travail, Péron emprunte de nombreux termes à la botanique³⁹³ pour ses descriptions anatomiques : rameau³⁹⁴, foliole³⁹⁵, tige³⁹⁶, vrille³⁹⁷, cotylédon³⁹⁸... puis son langage devient beaucoup plus spécifique : ovaire³⁹⁹, hermaphrodisme⁴⁰⁰, réseau vasculaire⁴⁰¹, bandes musculaires⁴⁰²... L'analogie avec la nomenclature botanique n'a rien de surprenant compte tenu de la difficulté éprouvée les scientifiques de la fin du XVIII^e siècle pour ne plus envisager les zoophytes comme des organismes intermédiaires entre les végétaux et les animaux.

Les descriptions des méduses commencent très souvent par l'évocation de leur consistance gélatineuse⁴⁰³ ou molasse⁴⁰⁴. Ces termes font écho à ceux de Lamarck : « tout corps qui reçoit directement de la nature les premiers traits de l'organisation et les mouvemens de la vie la plus simple, se trouvent nécessairement alors dans l'état *gélatineux* ou *mucilagineux*⁴⁰⁵ ». Mais, rien dans les écrits de Péron ne permet de penser qu'il adhère à une origine de la vie basée sur cet état gélatineux.

³⁹³ Jacqueline GOY, « Invention du langage scientifique: terminologie et nomenclature des méduses » dans *Concepts, cultures et progrès scientifiques et techniques, enseignement et perspectives*, Grenoble, CTHS, 2009, pp. 133-136.

³⁹⁴ Description de *Cuviérie euchrome*. J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.112.

³⁹⁵ Description de *Proboscidae hexaphylle*. *Ibid.*, p. 137.

³⁹⁶ Description de *Cuviérie euchrome*. *Ibid.*, p.112.

³⁹⁷ Description de *Cuviérie euchrome*. *Ibid.*, p.112.

³⁹⁸ Description de *Cassiopée pallas*. *Ibid.*, p. 326.

³⁹⁹ Description de Cétosie bonnet. *Ibid.*, p. 251.

⁴⁰⁰ Description de Cétosie bonnet. *Ibid.*, p. 251.

⁴⁰¹ Description de Cétosie bonnet. *Ibid.*, p. 252.

⁴⁰² Description de Cétosie bonnet. *Ibid.*, p. 252.

⁴⁰³ Description des caractères génériques des Proboscidae. *Ibid.*, p.136.

⁴⁰⁴ Description de Favonie octonème. *Ibid.*, p. 122.

⁴⁰⁵ J.-B. LAMARCK, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, op. cit., p.70.

A la fin de l'exposé consacré à une espèce de méduse, Péron indique le lieu de prélèvement, la date (ou la saison) et la température de l'eau lors de l'observation. Ceci le conduit à répartir les animaux en fonction des climats. Nous verrons un peu plus loin, que la mesure de la température par Péron va constituer une première approche des profondeurs marines (paragraphe 1. 3).

C'est à partir des descriptions très précises qui viennent d'être rapportées que Péron et Lesueur établiront, quelques années après le retour d'expédition Baudin, la première classification des méduses.

1.2.6. La première classification zoologique des méduses.

Le *Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour*, rédigé en 1810, par Péron et Lesueur⁴⁰⁶ établit pour la première fois une classification de 122 espèces basée sur les critères suivants: emplacements des organes de la digestion, ornementation du bord ombrelaire avec les tentacules, disposition des ovaires, et éventuellement des ocelles, ce qui permet de séparer sans ambiguïté les actuelles Hydroméduses décrites au début du tableau des actuelles Scyphoméduses figurant à la fin.

Pour établir sa classification, Péron exclut, dans un premier temps, les « méduses membraneuses », (c'est-à-dire les Physalies, Porpites et Véléelles) et les « méduses ciliées » (c'est-à-dire les Béroës). La taxonomie du XX^e siècle confirme bien la pertinence de cette décision : les « méduses membraneuses » seront placées dans l'embranchement des Cnidaires (classes des Hydrozoaires) tandis que les Béroës rejoindront l'embranchement des Cténares. Cette séparation a déjà été tentée auparavant, mais avec peu de précision, par plusieurs auteurs : ainsi Browne⁴⁰⁷ isole les Physales en 1756, Dana⁴⁰⁸ sépare les Véléelles des méduses en 1766, et Lamarck⁴⁰⁹ fait des Béroës un genre particulier en 1801. La distinction en cause est absente du manuscrit de Péron *Histoire générale et particulière de tous les animaux qui*

⁴⁰⁶ François PERON et Charles-Alexandre LESUEUR, « Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour », *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1810, vol. 14, pp. 325-366.

⁴⁰⁷ Patrick BROWNE, *The civil and natural history of Jamaica*, s.l., 1756, 503 p. et 49 planches.

⁴⁰⁸ Petro DANA, *Mémoire de la Société Royale de Turin*, s.l., 1766, pp. 211-220.

⁴⁰⁹ J.-B. LAMARCK, *Système des animaux sans vertèbre; ou tableau général des classes, des ordres, et des genres de ces animaux*, *op. cit.*

composent la famille des méduses ⁴¹⁰ (daté de 1808 et publié en 1810). Elle n'apparaîtra que dans le *Tableau générique*⁴¹¹.

La classification présentée par Péron et Lesueur est dichotomique. En effet, ils distinguent dans un premier temps, les méduses agastriques des méduses gastriques.

Puis, dans les méduses agastriques, ils séparent :

- les agastriques non pédonculées, non tentaculées (*Eudore*) ;
- les agastriques non pédonculées, tentaculées (*Berenice*) ;
- les agastriques pédonculées, non tentaculées (*Orythie, Favonie*) ;
- les agastriques pédonculées, tentaculées (*Lymnorée, Géryonie*).

Une partie de cet ensemble correspond à des méduses incomplètes car abîmées lors de la récolte. Péron et Lesueur les font figurer en début de classement du fait de leur simplicité, car bien souvent elles se résument à une ombrelle, c'est-à-dire les méduses gastriques.

Quant aux méduses gastriques, Péron et Lesueur, les classent comme suit :

1) les gastriques monostomes :

- les gastriques monostomes non pédonculées, non brachidées, non tentaculées (*Carybdée, Phorcynie, Eulimène*) ;
- les gastriques monostomes non pédonculées, non brachidées, tentaculées (*Equorée* avec trois sous- genres, *Fovéolie, Pégasie*) ;
- les gastriques monostomes non pédonculées, brachidées, non tentaculées (*Callirhoe*) ;
- les gastriques monostomes pédonculées, brachidées, non tentaculées (*Mélitée, Evagore*) ;
- les gastriques monostomes pédonculées, brachidées, tentaculées (*Océanie, Pélagie, Aglaure, Méricerte*).

2) les gastriques polystomes...

- Les gastriques polystomes non pédonculées, non brachidées, non tentaculées (*Euryale, Ephyre*) ;
- Les gastriques polystomes non pédonculées, non brachidées, tentaculées (*Obélie*) ;

⁴¹⁰ François PERON et Charles-Alexandre LESUEUR, « Histoire générale et particulière de tous les animaux qui composent la famille des Méduses », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1810, LXX, p.186.

⁴¹¹ F. PERON et C.-A. LESUEUR, « Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour », art cit.

- Les gastriques polystomes non pédonculées, brachidées, non tentaculées (*Ocyroé, Cassiopée*) ;
- Les gastriques polystomes non pédonculées, brachidées, tentaculées (*Auréllie*) ;
- Les gastriques polystomes pédonculées, brachidées, non tentaculées (*Céphée, Rhizostome*) ;
- Les gastriques polystomes pédonculées, brachidées, tentaculées (*Cyanée, Chrysaore*).

Si l'on fait abstraction des séparations réalisées, on peut noter un parallèle avec la classification actuelle⁴¹². En effet, les actuelles Anthomédues sont regroupées dans le genre *Oceania* ; les Leptomédues dans le genre *Aequorea* ; les Trachymédues dans les genres *Geryonia* et *Aglaura*, les Narcomédues dans les genres *Foveolia* et *Pegasia* et enfin les Scyphomédues se trouvent à la fin de la classification. Ces dernières regroupent les Séméostomidées (*Cyanea* et *Chrysaora*) et les Rhizostomatidées (*Cephea* et *Rhizostoma*). Péron explique que c'est « en parcourant la série des nombreux dessins que nous avons exécutés et réunis sur les méduses⁴¹³ » qu'il a organisé son enchaînement des méduses.

Cette première classification de Péron et Lesueur, basée en premier lieu sur les caractères du tube digestif, marque une étape essentielle dans le classement des méduses. En effet, elle permet pour la première fois d'ordonner et fournit une clé de détermination. Les deux scientifiques verront également l'intérêt d'autres caractères anatomiques.

En effet, Péron et Lesueur mettent en évidence des organes majeurs des méduses comme leurs gonades. La reproduction des animaux concernés, précisons-le, est *terra incognita* à l'époque. Or, en observant certaines espèces, comme *Cetosie bonnet* (figures 36 et 37), Lesueur croit voir des « petits œufs » contenus dans des organes qu'il identifiera ensuite comme des gonades⁴¹⁴.

⁴¹² Claudia CASTELLANI et Martin EDWARDS, *Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy*, s.l., Oxford University Press, 2017, 678 p.

⁴¹³ Extrait du manuscrit archivé au Muséum d'histoire naturel du Havre Référence 68/382 Ev.

⁴¹⁴ Dessin préparatoire de *Cetosie bonnet*, référence dessin 68/500, Muséum d'Histoire Naturelle du Havre. Ces dessins ont été publiés dans l'ouvrage de J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit.



Figure 36 - Vêlin de *Cetosie bonnet* (*Océania bonnet* ou *Oceania pileata* ou *Leukartiara octona*) montrant en haut: trois vues latérales ; au centre : vue apicale ; en bas de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules (avec la présence des ocelles) référence 70/019, dessin 68/500. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle de Havre.



Figure 37 - Détail du vélin de *Cetosie bonnet* montrant de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules (avec la présence des ocelles), référence 70/019. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle de Havre.

Péron précise dans le texte accompagnant les dessins, ces différentes structures présentes sur les figures 36 et 37 :

- « - au pourtour de l'estomac et dans les espaces triangulaires que les autres bandelettes laissent entre elles, se trouvent placés quatre corps d'une couleur de roux brunâtre, de substance très molle qui présentent plusieurs circonvolutions analogues à celles que l'on observe dans le cerveau des animaux plus parfaits et qui paraissent remplies d'une multitude innombrable de petits globules pour ainsi dire microscopiques ; chacun de ces quatre organes que je viens d'indiquer paraît comme divisé dans sa longueur en deux lobes égaux et semi-ovales. Tous les quatre sont fixés par leur face postérieure aux parois externes de l'estomac et de l'autre, dans les deux tiers supérieurs de leur pourtour à chacun des côtés des deux bandelettes contre lesquelles ils se trouvent établis ; ces adhérences se font au moyen des petites dentelures précipitées dont chacune correspond à chacune des circonvolutions du lobe voisin ;
- que si, en tourmentant trop vivement l'animal, on le force à des contractions violentes et répétées qui déterminent la rupture de la membrane qui enveloppe les petits corps dont nous avons parlé, ou bien qu'avec un corps dur et pointu quelconque on déchire cette membrane, alors on voit les petits globules

s'échapper en grand nombre et se précipiter au fond du vase qui contient les méduses ;

- de ces diverses observations nous avons déjà conclu que les corps cérébriformes devaient être aussi décrits comme autant d'ovaires et que chacun de ces petits globules était des espèces d'œuf⁴¹⁵».

Péron s'étonne ensuite que ces gonades n'aient pas été au préalable identifiées par d'autres et tout particulièrement Forskaël⁴¹⁶. En effet, « parmi plusieurs centaines des animaux que nous avons sous les yeux, aucun individu n'était privé de des corps dont il s'agit et que par leur volume, il était physiquement impossible qu'ils eussent pu se soustraire à l'observation du naturaliste suédois ». Il trouve alors comme explication que « ces corps n'existaient pas dans toutes les saisons et que du moins ils fussent susceptibles à certaines époques d'une espèce de diminution ou d'atrophie telle qu'il devient difficile d'en reconnaître et d'en constater l'existence ». Ces observations ont été faites mi-mars sur les rivages de Nice. Lorsque Péron les renouvelle vers mi-mai, il fait le constat que « nos ovaires supposés n'existaient plus ; en partie détruite ou échappée peut-être avec les œufs, la membrane qui leur servait d'enveloppe commune ou de placenta laissait à peine distinguer quelques traces de leur existence ».

Il en conclut que :

1. « Océanie bonnet est pourvue de véritables ovaires et d'œufs analogues à ceux des animaux d'un ordre bien supérieur ;
2. que ces animaux sont hermaphrodites, conséquences de l'existence des ovaires, nous n'en avons pu voir aucun qui fut privé de ces organes ;
3. que l'époque du printemps est celle de la fécondation et de la mise-bas de ces animaux ⁴¹⁷».

Le caractère sexuel concerné est suffisamment important pour être retenu, quatre-vingts ans

⁴¹⁵ *Ibid.*, pp. 250-251.

⁴¹⁶ Peter FORSSKÄL, *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål... Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Adjuncta est Materia medica Kahirina atque tabula maris Rubri geographica*, s.l., Heineck et Faber, 1775, 164 p. Peter FORSSKÄL, *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, s.l., Mölleri, 1776, 15p. et 43 planches.

⁴¹⁷ Extrait du manuscrit de François Péron conservé dans les collections du Muséum d'Histoire Naturelle du Havre et reproduit dans l'ouvrage de J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p. 252.

plus tard, par Haeckel⁴¹⁸ comme critère taxinomique. Au plan anatomique, les peintures de Lesueur sont très précises quant aux rapports entre le lieu d'insertion des gonades et de l'estomac, et quant à l'ouverture des gonades sur l'extérieur. Ces deux critères, essentiels pour la classification des méduses, ne feront cependant pas partie des principaux éléments taxinomiques adoptés par Péron et exposés dans son *Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour*⁴¹⁹ (1810). En l'occurrence, le naturaliste semble avoir été largement influencé par des indications de Cuvier⁴²⁰. Il retient, comme élément essentiel de détermination des méduses un autre caractère splanchnologique : l'existence des multiples « bouches » terminales de l'appareil digestif. Ceci le conduit donc à diviser les méduses en Monostomes et Polystomes.

Péron va également décrire avec précision les modalités de nutrition des méduses et le fonctionnement de leur appareil digestif :

« C'est par le moyen des tentacules très longs et très multipliés qui garnissent le rebord de l'ombrelle, que l'animal cherche au loin la proie dont il doit se nourrir ; aussitôt qu'il l'a découverte, il se dirige vers elle, il l'enveloppe de ses tentacules comme d'un filet inextricable alors, se contractant sur lui-même, il se creuse et engloutit pour ainsi dire sa victime dans cette espèce d'estomac », et plus loin dans le manuscrit « Absorbée sans doute alors par les faisceaux longitudinaux, cette espèce de matière dynamique remonte jusqu'à la base du pédoncule et va, en se distribuant dans les divers organes... porter partout la nourriture de la vie. Ce sont principalement les ramifications vasculaires du rebord de l'ombrelle qui paraissent destinées à cette importante fonction⁴²¹ ».

Péron attache aussi une grande attention à la locomotion des organismes qu'il étudie. Il faut rappeler qu'en ce début de XIX^e siècle, l'origine du mouvement chez les animaux n'est pas élucidée. Comme nous l'avons indiqué dans notre première partie, Delametherie dans la deuxième édition de *la Théorie de la Terre* (1797) a pu établir les différences existant entre les mouvements des végétaux et les mouvements des animaux. Ces derniers possèdent des

⁴¹⁸ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit.

⁴¹⁹ F. PERON et C.-A. LESUEUR, « Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour », art cit.

⁴²⁰ G. CUVIER, « Mémoire sur l'organisation de quelques méduses », art cit., p. 69.

⁴²¹ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit.

parties irritables et capables de se contracter qui interviennent dans les mécanismes de déplacement. Il s'agit là d'un phénomène permettant la séparation de la série des végétaux de celle des animaux.

Péron explique initialement les mouvements des méduses par une dilatation de l'ombrelle :

« Il est remarqué seulement que l'effet de chacune des contractions est de forcer l'ombrelle qui naturellement est aplatie et discoïde à s'arrondir plus ou moins en se fronçant comme une bourse à jetons dans son pourtour⁴²² ».

Il va plus loin et indique que la propriété commune à toutes les méduses permettant de les déterminer et de les entretenir est la contractilité. En effet, « par elle (la contractilité), la circulation intérieure des vaisseaux les plus délicats se trouve activée, la digestion des aliments est favorisée⁴²³». Péron compare ensuite ces mouvements de contraction à ceux de la respiration chez les autres animaux : « Qui ne voit, en effet, combien les mouvements si continus, si réguliers de systole et de diastole qui la caractérisent (...) ont d'analogie avec ces mouvements d'inspiration et d'expiration que nous offre la plupart des productions du règne animal ».

Nous avons vu que cette notion de dynamique organique a été largement développée par Lamarck dans sa *Recherche sur l'organisation des corps vivans*⁴²⁴ (1802). Le savant considère qu'elle constitue l'essence même de la vie des corps organisés : elle est responsable des transformations survenant aussi bien durant l'existence de chaque être qu'au cours du développement et de la différenciation des multiples formes de vie. Donc pour Lamarck, le mouvement organique est fortement lié à l'anatomie. Il explique la formation des organes pour répondre aux diverses fonctions à remplir. Péron ne va pas aussi loin mais il perçoit l'importance des mouvements dans le processus vital.

⁴²² Description de *Cuvierie thalassine*. *Ibid.*, p. 114.

⁴²³ *Ibid.*, p.200.

⁴²⁴ J.-B. LAMARCK, *Recherches sur l'organisation des corps vivans et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu...*, *op. cit.*

Péron va ainsi s'intéresser à leur rythmicité et à leur variation selon les espèces ou l'âge de la méduse : « D'une vivacité prodigieuse, elle donne de soixante-dix à quatre-vingts pulsations par minute. Mais ces oscillations ne sont pas aussi régulières que dans la plupart des autres méduses⁴²⁵».

Il va jusqu'à détailler également les structures anatomiques à l'origine du mouvement :

« Cette adhérence des fibres longitudinales à la bande circum-ombrelle a lieu par le moyen d'une multitude de petites dents obtuses et peu saillantes qui garnissent le bord supérieur de ce muscle inférieur, et à chacune desquelles vient se rattacher chacune des fibres longitudinales susdites. Tandis que par l'action indépendante ou simultanée des divers organes que nous venons de décrire, l'ombrelle peut contracter ou dilater son rebord, relever ou relâcher ses parois, d'autres fibres ont pour destination de resserrer l'ombrelle sur toute sa longueur...⁴²⁶».

Par ailleurs, Péron décrit d'autres phénomènes curieux : la phosphorescence et la cicatrisation des méduses :

« L'individu qui a servi de type à Monsieur Lesueur (...) portait sur l'un des côtés de l'ombrelle une cicatrice singulière et profonde dont l'existence prouve évidemment que les plaies de ces zoophytes, même avec une grande déperdition de substance, n'entraînent pas toujours la perte de l'animal⁴²⁷ ».

Enfin, Lesueur représente avec beaucoup de précision, et pour la première fois, sur *Cétosie bonnet* (figure 35), des « points roux à la naissance de chaque tentacule »⁴²⁸ : il s'agit d'organes sensoriels, en l'occurrence des « ocelles ».

1.2.7. Bilan et réception des travaux de Péron et Lesueur.

Le livre associant le manuscrit de Péron aux illustrations de Lesueur aurait dû paraître en 1810, comme en témoigne une note infrapaginale du *Tableau des caractères génériques*:

⁴²⁵ Description d'Océanie phosphorique. J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin, op. cit.*, p. 238.

⁴²⁶ Description de *Cétosie bonnet*. *Ibid.*, p. 252.

⁴²⁷ *Ibid.*, p.172.

⁴²⁸ Dessin préparatoire de *Cétosie bonnet*, référence dessin 68/500, Muséum d'Histoire Naturelle du Havre.

« Les nombreux dessins coloriés qui doivent accompagner notre grand travail sur les méduses n'étant point encore gravés, nous croyons faire une chose utile à la science et agréable aux naturalistes en publiant d'abord ce tableau⁴²⁹ ».

Dès leur retour d'expédition, Péron et Lesueur lisent à l'Institut une *Histoire générale et particulière de tous les animaux qui composent la famille des méduses* suivie du *Tableau générique et spécifique de toutes les espèces de méduses connues jusqu'à ce jour*. Ils publient ces deux mémoires en 1809 et 1810 dans les *Annales du Muséum*. Le *Tableau générique* se présente donc comme une espèce de grand résumé d'un ouvrage illustré annoncé. Ce dernier était attendu, comme en témoigne Edward Forbes : « une édition des planches originales serait une grande bénédiction pour la science, puisque peu de naturalistes ont eu de telles occasions d'observer des méduses dans toutes les parties du monde ⁴³⁰ ». Mais, la publication n'aura lieu qu'en 1995, grâce au travail de Jacqueline Goy.

En 1810, Péron meurt tuberculeux à Cérilly. Tous ses manuscrits sont alors conservés par Lesueur dans le but de publier, seul, un ouvrage magistral de quatre cents pages. Mais, ce *magnum opus* ne verra jamais le jour, pour diverses raisons.

Il est clair qu'après 1815, les travaux amorcés durant l'ère napoléonienne ne seront plus financés. Mais, d'autres raisons expliquent les délais ayant affecté la publication Péron-Lesueur au début du XIX^e siècle. D'abord, Napoléon 1^{er} manque d'intérêt pour les collections très orientées vers l'histoire naturelle. Ensuite, la publication des données scientifiques de l'expédition d'Égypte sera considérée comme prioritaire, par rapport à l'exploitation des résultats de l'exploration en Terres Australes. Autre facteur à considérer, Cuvier, Jussieu et Lamarck, si élogieux d'emblée, en 1806, à l'égard des collections rapportées par Péron et Lesueur, n'en soutiendront pas la publication. Cuvier ira même jusqu'à remettre en cause à cette époque la valeur scientifique de ces travaux : « On doit principalement consulter sur ce genre de Prodrôme donné par Péron et Lesueur dans les 14^e et 15^e volumes des *Annales du Muséum*, mais en observant qu'ils ont souvent formé des genres d'après de mauvaises figures d'auteurs peu exacts tels que Baster et Borlase et sans en avoir vu les sujets, que par la même cause ils ont multiplié outre-mesure les espèces ⁴³¹ ». De même, lorsqu'en 1814 Cuvier crée

⁴²⁹ F. PERON et C.-A. LESUEUR, « Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour », art cit., p. 325.

⁴³⁰ Edward FORBES, *A monograph of the British naked-eyed medusae: with figures of all the species*, s.l., Printed for the Ray Society, 1848, p.93.

⁴³¹ Georges CUVIER et al., *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*, Paris, Fortin, Masson et cie, 1836,

le groupe des Radiés, il ne fait aucune référence au travail de Péron et Lesueur et n'utilise aucun de leurs éléments de détermination. Les Radiés de Cuvier restent des organismes qui ne montrent aucune fonction, aucun système nerveux ou organe de régénération (bien que les gonades aient été mises en évidence par Péron et Lesueur).

Enfin, une dernière explication de l'oubli d'un travail scientifique de haut niveau est à rechercher dans l'expédition Baudin. Celle-ci, issue de la rivalité entre la France et l'Angleterre pour la colonisation des Terres australes, a tourné au demi-échec. Elle a laissé dans les esprits des souvenirs de maladie et de mort : chacun désire donc oublier un voyage transformé en hécatombe. L'idée de s'implanter en Terres Australes afin de s'opposer à l'influence anglaise sera d'ailleurs définitivement abandonnée après les défaites de la flotte française à Aboukir et Trafalgar (1805).

Ainsi, la publication des travaux de Péron et Lesueur semble condamnée par l'Histoire. Lesueur s'exilera finalement aux Etats-Unis, où il continuera son travail de peintre et de scientifique. En quittant la France, il laissera ses précieuses archives au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre, un lieu où le legs restera dormant. Le travail non publié de Lesueur et Péron trouvera un écho dans les écrits de Forbes en 1848⁴³². Ce dernier fait référence au texte de Péron, mais il ne semble pas connaître les illustrations de Lesueur.

Lorsque Haeckel s'empare en 1879 du sujet, publiant une monographie sur les méduses⁴³³, il accorde une grande valeur au travail des deux Français. Le savant allemand reprend un certain nombre de critères taxinomiques, en particulier la position des gonades, pour construire sa propre classification. Enfin, Haeckel conserve un certain nombre de dénominations forgées par Péron.

En conclusion, nous désirons insister sur le bilan remarquable, au plan de la zoologie des méduses, de l'expédition Baudin. Les conditions de voyage, bien que très rudes sur le plan humain, ont permis d'observer les méduses dans leur milieu et de découvrir un grand nombre d'espèces nouvelles. Cette diversité ainsi que leur nombre ont causé l'émerveillement de Péron et Lesueur. Les méduses au départ objet de curiosité sont devenues, avec ces deux savants, des objets d'étude privilégiés. En suivant les recommandations de Cuvier quant à la

tome XI, p. 88 note infrapagniale. Cité dans J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.78.

⁴³² E. FORBES, *A monograph of the British naked-eyed medusae: with figures of all the species*, op. cit.

⁴³³ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit.

hiérarchisation des critères de classification, les méduses sont divisées en différents ensembles par les caractères de leur tube digestif. Péron et Lesueur vont également initier l'étude des modalités de reproduction des méduses.

Ultérieurement d'autres travaux liés à des expéditions naturalistes ont pu permettre d'enrichir la liste des espèces de méduses établie par Péron et Lesueur. Ainsi René Primevère Lesson (1794-1849), voyageant à bord de *La Coquille* (1822) décrit quelques nouvelles espèces⁴³⁴ et publie ensuite deux ouvrages : *Prodrome d'une monographie des méduses*⁴³⁵ (1837) et une *Monographie sur les Zoophytes*⁴³⁶ (1843). Il ordonne deux cent trente-cinq espèces dans soixante-dix genres. Mentionnons encore les voyages de Jean René Constant Quoy (1790-1869) et de Jean-Paul Gaimard (1793-1858) à bord de l'*Uranie* sous le commandement de Louis Freycinet (1779-1842) de 1817 à 1820, puis sur l'*Astrolabe* de 1826 à 1829. Ces deux scientifiques⁴³⁷ ont permis d'identifier huit nouvelles espèces de méduses.

Si ces différentes expéditions ont fait avancer la connaissance des méduses, elles n'avaient pas comme objectif principal l'analyse des animaux de l'océan. Ce n'est que vers 1850 que la mer devient un véritable objet d'étude et que l'océanographie⁴³⁸ apparaît. L'observation des méduses va pouvoir bénéficier de ce nouvel engouement. La conséquence est la connaissance de leur mode de production et de leur développement. Avec l'étude des invertébrés marins, le

⁴³⁴ René Primevère LESSON, *Voyage autour du monde... sur la corvette La Coquille*, Paris, P.Pourrat, 1838, tome 1, 510 p. ; tome 2, 547 p.

⁴³⁵ René-Primevère LESSON, *Prodrome d'une monographie des méduses*, Paris, Rochefort, 1837, 62 p.

⁴³⁶ René-Primevère LESSON, *Histoire naturelle des zoophytes. Acalèphes: ouvrage enrichi de 12 planches*, Paris, Roret, 1843, 592 p.

⁴³⁷ Jean René Constant QUOY et Paul GAIMARD, « Observations zoologiques faites à bord de l'*Astrolabe*, en mai 1826, dans le Détroit de Gibraltar. Atlas des tomes 10, 11, 12 », *Annales des Sciences naturelles*, 1827, vol. 10, p. pp.172-193.

⁴³⁸ Le terme océanographie (ou « ozeanographie ») apparaît au cours des années 1850. L'Autrichien August Jilek (1819-1898), enseignant à l'Académie navale de Pola, insère pour la première fois le mot « océanographie » dans le titre de son ouvrage destiné aux officiers de marine (August JILEK, *Lehrbuch der Oceanographie zum Gebrauche der k.k. Marine-Akademie*, Vienne, Kaiserlichen-Königlichen Hof- und Staatsdruckerei, 1857, 298 p.). Mais ce terme demeure peu employé dans les décennies suivantes. Avant 1850, on parle d'étude de l'océan ou « d'histoire physique de la mer » par exemple avec Luigi Ferdinando Marsigli (1658- 1730) (Luigi Ferdinando Comte de MARSIGLI, *Histoire physique de la mer*, Amsterdam, Aux dépens de la compagnie, 1725, 173 p.).

Concernant l'histoire de l'océanographie se référer à : Michel GLÉMAREC, *Qu'est-ce que la biologie marine? De la biologie marine à l'océanographie biologique*, Paris, Vuibert, 2007, 187 p. ; Eric L. MILLS, *Biological oceanography. An early history, 1870-1960*, Toronto, Buffalo, Londres, University of Toronto Press, 2012, 378 p. ; Margaret DEACON, Tony RICE et Colin SUMMERHAYES, *Understanding the oceans: a century of ocean exploration*, London, New York, Routledge, 2013, 320 p. ; Margaret DEACON, *Scientists and the sea, 1650-1900. A study of marine science*, Londres, Routledge, 2018, 445 p.

nombre de revendications concernant la signification du développement dans la classification des organismes a considérablement augmenté. Les études comparatives sur le développement ont également remis au premier plan la morphologie des animaux⁴³⁹.

1.3. L'océanographie et l'étude scientifique des océans après 1850.

A partir de 1850, de nombreux Etats européens et les Etats-Unis se lancent dans l'étude approfondie des mers. Il ne s'agit alors plus de conquêtes territoriales ou commerciales, mais de l'étude des fonds marins et des organismes qui peuplent les océans. Les expéditions sont donc pensées autour d'une équipe et d'un programme scientifiques. L'équipage est présent pour assurer le bon fonctionnement du bateau et se retrouve au service des analyses et des expérimentations réalisées par les scientifiques à bord.

Une des raisons principales de ce changement est la découverte d'une nouvelle faune marine dans la profondeur des océans jusque là méconnue, si ce n'est sous la forme de fossiles tels que les *Encrines*⁴⁴⁰. Avant le XIX^e siècle, la vie marine n'était perçue qu'en surface, les profondeurs de la mer ainsi que l'existence d'êtres vivants en son sein étaient encore inconnues.

Dès 1804, Péron commence à concevoir les grandes profondeurs avec des relevés de température et des dragages. Il présente une communication devant l'Institut national en 1804⁴⁴¹ portant sur la température de la mer « soit à la surface, soit à diverses profondeurs ». Cette étude réalisée lors de l'expédition Baudin, répond au souhait de « connaissances indispensables sur l'habitation de diverses tribus d'animaux marins ⁴⁴²». Péron met au point un thermomètre permettant de recueillir cette température en eau profonde. Il en déduit l'existence d'une température plus faible en profondeur par rapport à la surface : « ce refroidissement paraît être dans un rapport quelconque avec la profondeur elle-même puisqu'il se trouve d'autant plus grand, que les expériences ont été faites par des profondeurs considérables ». Péron généralise sa conception d'un refroidissement en fonction de la

⁴³⁹ Lynn K. NYHART, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*, Chicago, University of Chicago Press, 1995, p.92.

⁴⁴⁰ Pour l'histoire de la découverte de la vie en profondeur voir le travail de : Loïc PETON, *Penser l'existence de vie dans les profondeurs marines au XIXe siècle: entre abîme impossible et origine du vivant (1804-1885)*, Brest, s.l., 2016, 522 p.

⁴⁴¹ François PERON, « Précis d'un mémoire lu à l'Institut national, sur la température de la mer soit à sa surface, soit à diverses profondeurs », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle*, vol. 5, pp. 123-148.

⁴⁴² *Ibid.*, p.123.

profondeur aboutissant à une « congélation éternelle des abîmes⁴⁴³ ». Cette idée soutenue dans un premier temps par Lamarck⁴⁴⁴, fut largement critiquée, après la mort de Péron, par Bory de Saint Vincent⁴⁴⁵, qui réfutait l'existence de ces profondeurs glacées. Malgré cette vision d'un univers glacé, Péron envisage l'existence d'une vie car les « zoophites accumulés au fond des mers, y jouissent d'une température qui leur est propre, et qui, dans certains cas, est supérieure à celle des eaux dans lesquelles ils sont plongés ⁴⁴⁶ ». Il sous-entend la production par les animaux d'une chaleur qui expliquerait l'augmentation de la température permettant le développement de la vie. Cette conception de la vie va introduire une intensification des études sur cet abîme de profondeur⁴⁴⁷ qui aboutit pendant les décennies 1830 et 1840, à l'idée d'une vie marine limitée en profondeur. Le britannique Edward Forbes (1815-1854) est célèbre pour avoir établi, en 1843-1844⁴⁴⁸, une théorie d'une vie marine limitée vers 550 mètres de profondeur : la conception azoïque⁴⁴⁹. En 1850, la vie dans le milieu marin est estimée comme possible à une profondeur d'environ 600 à 800 mètres. En 1859, lors de la réparation d'un câble télégraphique entre la France et l'Algérie, on découvre des animaux fixés sur ce câble immergé à 2000 mètres de profondeur.

Il ne s'agit pas ici de retracer toutes les étapes de la découverte de la vie en profondeur. Nous nous bornerons à regarder les techniques utilisées dans ce nouveau domaine d'étude et plus particulièrement celles qui ont permis le recueil d'échantillons de méduses.

⁴⁴³ *Ibid.*, p.142.

⁴⁴⁴ Jean-Baptiste LAMARCK et Louis-Bernard GUYTON, « Rapport sur le Mémoire de M.Péron concernant la température de la mer », *Procès verbaux des séances de l'Académie, Classe des sciences physiques et mathématiques. Séance du 9 vendémiaire an 13 (1er octobre 1804)*, 1804, vol. 3, pp. 133-138.

⁴⁴⁵ Bory DE SAINT VINCENT, *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, Paris, Rey et Gravier, 1824, vol.5. puis repris dans : Nicolas DESMAREST et Bory DE SAINT VINCENT, *Atlas encyclopédique contenant les cartes et les planches relatives à la géographie physique*, PARIS, Mme. Agasse, 1827, 105 p.

⁴⁴⁶ F. PERON, « Précis d'un mémoire lu à l'Institut national, sur la température de la mer soit à sa surface, soit à diverses profondeurs », art cit., pp.133-135.

⁴⁴⁷ Pour le développement des études de la vie dans les profondeurs marines, se référer à : L. PETON, *Penser l'existence de vie dans les profondeurs marines au XIXe siècle: entre abîme impossible et origine du vivant (1804-1885)*, op. cit.

⁴⁴⁸ Edward FORBES, « Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on geology » dans *Report of the British Association for the Advancement of Science for 1843*, Londres, John Murray, 1843, pp. 130-193.

⁴⁴⁹ Il faut souligner ici que si cette théorie reste associée au nom de Forbes, d'autres savants avaient émis cette idée au préalable. C'est par exemple le cas de Henry Thomas De La Berche (1796-1855) vers 1830, de Jean-Victor Audouin (1797-1841) et de Henri-Milne Edwards (1800-1885) et Elie de Beaumont (178-1874).

Afin de rassembler des spécimens vivants loin des côtes et dans les eaux profondes, les savants ont essentiellement adapté les outils et les compétences des pêcheurs. Ces partages d'expériences entre pêcheurs et savants ont permis le transfert de connaissances entre le monde de la pêche et le monde savant.

Nous avons souligné dans les pages précédentes l'utilisation par Péron et Lesueur de la pêche à la palette et du dragage (figures 31 et 32) pour le recueil des échantillons de zoophytes. Il semblerait que les deux scientifiques aient eu accès également à d'autres méthodes de pêche. Quelques mois avant son décès, lors d'un voyage dans les environs de Nice⁴⁵⁰ (de janvier à juillet 1809), Péron accompagné de Lesueur, rencontre le naturaliste niçois Joseph Antoine Risso (1777-1845). Les trois hommes vont travailler ensemble sur la récolte de nouvelles espèces de méduses, comme par exemple *Medusa capillata* qui apparaît au printemps sur les côtes niçoises. Risso souligne dans ces écrits l'utilisation pour la pêche de nombreux instruments maniés par les pêcheurs niçois tels que : la savega, la bughiero, le ganguin (ou drague figure 38⁴⁵¹), le sourin, le brésin, la mugliero, la reclaro, la tournairo, la mandrague (mandrago)⁴⁵²... Risso prend soin de décrire les spécificités de ces différents filets et leur utilisation pour la pêche, essentiellement de poissons.

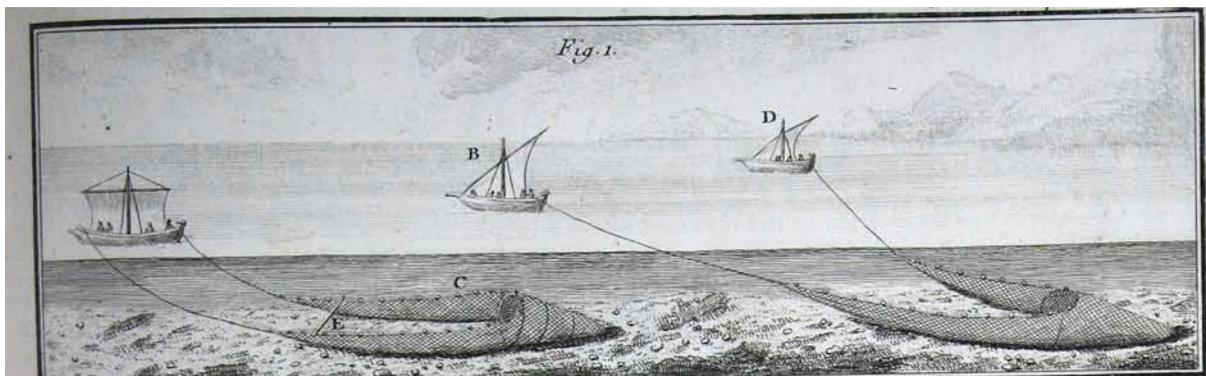


Figure 38 - Technique de pêche avec le filet de ganguin. Extrait Duhamel du Monceau (1769), *Traité Général des Pesche, et Histoire des Poissons*, planche XLIV, figure 1.

⁴⁵⁰ Charles-Alexandre LESUEUR, « Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires, recueillis dans la Méditerranée, près de Nice », *Nouveau bulletin des sciences, par la Société philomatique de Paris*, 1813, vol. 3, pp. 281-285.

⁴⁵¹ Henri Louis Duhamel DUHAMEL DU MONCEAU, *Traité Général des Pesches, et Histoire des Poissons qu'elles fournissent, tant pour la subsistance des hommes, que pour plusieurs autres usages qui ont rapport aux Arts et au Commerce*, Paris, Saillant & Nyon, 1769, p.225.

⁴⁵² Antoine RISSO, *Ichthyologie de Nice, ou, Histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes*, Paris, F. Schoell, 1810, pp. xvij- xx .

Ces techniques mettent en oeuvre une grande diversité de filets avec des mailles de tailles variables qui permettent de remonter des espèces vivantes provenant des faibles profondeurs⁴⁵³, essentiellement au niveau des eaux superficielles. Les filets peuvent être de petite taille, comme dans le cas du haveneau (outil de pêche à pied) ou de plus grande taille, par exemple le trémail. Ces méthodes utilisées par les pêcheurs vont alors passer dans le domaine scientifique et se spécialiser pour permettre de ramener des échantillons de différentes tailles et de différentes profondeurs. Risso permettra également la pêche d'organismes de plus grande profondeur tels que des squales.

La drague est la seconde technique utilisée par Péron et Lesueur. C'est Otto Friederich Müller qui semble avoir employé pour la première fois⁴⁵⁴, en 1779, la drague à des fins scientifiques (figure 39). Le naturaliste danois a réalisé une version modifiée d'une drague à huîtres et à palourdes de pêcheur⁴⁵⁵, dont il s'est servi dans les fjords norvégiens jusqu'à une profondeur de 30 brasses (55 mètres environ).

⁴⁵³ Dans de nombreux cas, Risso signale que les organismes ont été pêchés dans des « grandes profondeurs » mais sans donner des valeurs chiffrées. Il n'indique des profondeurs que dans de rares cas. Par exemple, il dit avoir pêché une roussette *Squalus catalus* à la profondeur de 600 mètres. La palangre est la technique de pêche qui semble avoir été utilisée à une telle profondeur. Il s'agissait d'une longue corde lestée sur laquelle était fixée des hameçons.

⁴⁵⁴ Müller est cité comme le premier scientifique à avoir utilisé la drague comme méthode de pêche scientifique. Mais avant lui, Louis Ferdinand de Marsigli aurait également utilisé une drague à huîtres en Méditerranée avec comme objectif de recueillir des spécimens marins.

⁴⁵⁵ Charles Wyville THOMSON, *The depths of the sea*, Londres, Mac Millan, 1873, p. 239.

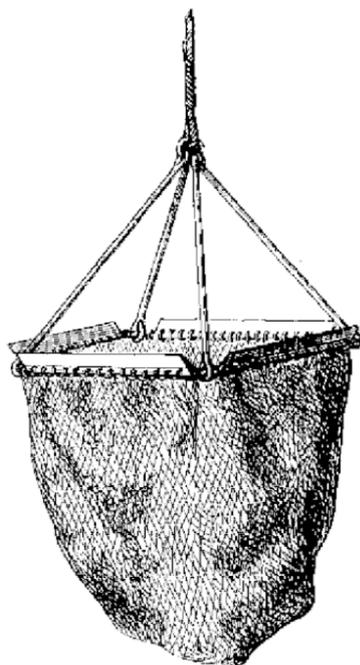


FIG. 44.—Otto Frederick Müller's Dredge. A. D. 1750.

Figure 39 - La première drague naturaliste de O.T.Müller. Thomson C.W., (1873), *The depths of the sea*, p. 239.

Péron, Lesueur et Risso exploitent également cette drague mais sans en détailler la constitution et son utilisation. Au début des années 1830, on retrouve l'emploi de la drague : en France par Henri Milne-Edwards (en 1830), en Angleterre (en 1832) par Forbes et par Sars en Norvège (en 1835)⁴⁵⁶. La drague de pêcheurs initialement utilisée fut améliorée pour être rendue plus maniable et facilement transportable par le naturaliste irlandais Robert Ball (1802-1857) dans les années 1840. Ainsi, l'ouverture (ou la bouche) de sa drague était plus étroite et rectangulaire (l'ouverture de la drague de pêcheurs étant carrée). Enfin, la présence de « bras » (des tiges métalliques), évitait le retournement de la drague lorsqu'elle touchait le fond. Lors d'un voyage en Irlande en juillet 1840, Forbes rencontre Ball et adopte cette nouvelle drague. Cet instrument lui permet de récolter différents organismes, dont des méduses à des profondeurs déterminées⁴⁵⁷. Les échantillons étaient ensuite placés dans différents récipients de verre pour être conservés le plus longtemps possible soit sous forme vivante ou soit morte. Notons ici que la connaissance du cycle de vie est largement tributaire de la possibilité de conserver suffisamment longtemps les échantillons afin qu'elles puissent

⁴⁵⁶ Arie A. MANTEN, « The origin of marine geology », *Marine Geology*, 1964, vol. 2, n° 1-2, pp. 1-28.

⁴⁵⁷ E. FORBES, *A monograph of the British naked-eyed medusae: with figures of all the species*, op. cit.

passer par les différents stades de développement. Cette connaissance a permis ainsi de définir le stade méduse.

2. La conservation des échantillons de méduses.

En raison de leur composition qui recèle plus de 97% d'eau, les méduses posent de nombreux problèmes de conservation. En effet, leur putréfaction est très rapide et, pour limiter cet effet, le séchage, la salaison et la constitution d'herbiers pourraient être intéressants. Le séchage et la constitution d'herbiers sont surtout connus en botanique pour conserver les végétaux. Mais cette technique a également été utilisée pour les oiseaux et les poissons. Le premier herbier de poissons est probablement dû à Laurent-Théodore Gronow (1730-1777)⁴⁵⁸ suivant les indications⁴⁵⁹ de son oncle Jean-Frédéric Gronow (1690-1760) plus connu sous le nom latinisé de Gronovius. Cette technique également utilisée pour conserver les oiseaux est mentionnée pour la première fois en France en 1802 par Marie-Jean-Philippe Mouton-Fontenille de la Clotte⁴⁶⁰ (1769-1837). Si peu de traces du protocole figurent dans les ouvrages, on retrouve tout de même de nombreux spécimens de poissons conservés en herbier dans différentes collections. On peut citer par exemple l'herbier réalisé par Michel Adanson (1727-1806), en particulier au cours de son voyage au Sénégal (1748-1754), qui comporte 149 poissons ou les herbiers de poissons de Philibert de Commerson (1727-1773). La réalisation d'herbier de poissons par les voyageurs-naturalistes est, semble-t-il assez courante. L'herbier de poissons est une technique de conservation essentiellement employée pour l'envoi des spécimens collectés au cours des voyages naturalistes.

Concernant les méduses, la constitution d'herbier après séchage, présente peu d'intérêt car les échantillons ne sont plus reconnaissables après déshydratation.

La texture molle des méduses entraîne également leur effondrement au fond des bocaux⁴⁶¹, ce qui a comme conséquence de les soustraire à l'action des liquides conservateurs. A ceci,

⁴⁵⁸ Amandine PÉQUIGNOT, « Une peau entre deux feuilles, l'usage de l'«herbier» en taxidermie aux XVIII^e et XIX^e siècles en France », *Revue d'histoire des sciences*, 2006, vol. 59, n^o 1, pp. 127-136.

⁴⁵⁹ Jean-Frédéric GRONOW, « A method of preparing specimens of fish by drying their skins, as practiced by Joehn. Frid. Gronovius », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1742, vol. 42, pp. 57-58.

⁴⁶⁰ Jean-Louis HÉNON et Marie-Jean-Philippe MOUTON-FONTENILLE DE LA CLOTTE, *Manuel complet du naturaliste préparateur. Taxidermie: préparations des pièces anatomiques contenant l'art d'empailler et de conserver les animaux vertébrés et invertébrés; de préparer les végétaux et les minéraux; de faire les préparations anatomiques*, Paris, Roret, 1881, 468 p.

⁴⁶¹ La densité de l'alcool étant inférieure à celle des méduses.

s'ajoutent des facteurs liés aux voyages en bateau : agitation des bocaux, humidité et grandes variations de températures dans les cales, etc... Pour autant, la récolte des méduses est essentielle, d'une part afin d'accroître les collections privées, d'autre part pour fournir un matériel d'étude exploitables aux scientifiques du Muséum. Les naturalistes restés en cabinet attendent avec empressement l'arrivée de nouveaux échantillons encore inconnus. La réussite d'une mission est le plus souvent liée à la conservation et à l'expédition des objets recueillis. Il faut donc obtenir des échantillons pérennes, en fixant les tissus et les structures pour éviter leur décomposition. Enfin, les descriptions anatomiques et les identifications imposent de conserver aux méduses leur apparence externe, en particulier leur transparence et leur couleur. Plusieurs essais ont été réalisés pour satisfaire ces conditions à partir du XVII^e siècle. Mais, les résultats ne deviennent satisfaisants qu'à partir du milieu du XX^e siècle. Nous allons exposer dans ce qui suit, l'histoire de quelques tentatives de conservation plus ou moins fructueuses.

3.1. Histoire des débuts de la conservation en fluide.

Jusqu'au XVII^e siècle, la plupart des animaux sont conservés séchés car il s'agit essentiellement de squelettes, d'animaux taxidermisés⁴⁶², de coquillages ou de moulages. Dans le cas des méduses, le séchage et la constitution d'herbiers les rendant difficilement identifiables, la seule technique intéressante reste la conservation en fluide. Quatre éléments entrent alors en jeu : le contenant qui comprend un bocal et son couvercle, le scellement ou joint, le spécimen et le fluide. Au début de l'histoire de la conservation, les échantillons ne subissent aucun traitement et sont plongés directement dans des solutions de conservation. Ils se dégradent donc très rapidement. C'est le chimiste et physicien Robert Boyle (1627-1691)⁴⁶³ qui le premier conduit des recherches sur l'utilisation de l'esprit de vin (éthanol, méthanol ou alcool de bois) pour la conservation des collections d'histoire naturelle⁴⁶⁴. Mais c'est sans doute Frederik Ruysch (1638-1731), médecin anatomiste hollandais, qui a révolutionné le domaine de la conservation des organismes vertébrés et invertébrés en composant un nouveau liquide de conservation. Longtemps restée secrète, la recette de cette

⁴⁶² Charles Dessalines d'ORBIGNY, « Article taxidermie » dans *Dictionnaire universel d'histoire naturelle. Par Ch. d'Orbigny avec la collaboration de mm. Arago ... [et al.]*, Paris, A. Pilon et cie, 1867, pp. 472-494.

⁴⁶³ Robert BOYLE, *Some considerations touching the usefulness of experimental naturall philosophy*, s.l., Quality Classics, 1664, 2 volumes.

⁴⁶⁴ John E SIMMONS, *Fluid preservation: a comprehensive reference*, s.l., Rowman & Littlefield, 2014, 347 p.

solution ne sera publiée que bien plus tard, en 1829, par Louis Jean-Marie Daubenton (1716-1800)⁴⁶⁵. Il s'agissait d'un mélange de poivre noir, de cardamome et de clous de girofle, placé en solution dans de l'esprit de vin. La composition de ce mélange étant restée secrète au XVIII^e siècle, la plupart des cabinets d'histoire naturelle ont été fidèles à l'utilisation de l'esprit de vin ou d'autres alcools (le whisky, le gin, l'arak, le rhum, le brandy)⁴⁶⁶. C'est ainsi qu'en 1749, Daubenton, chargé par Buffon de la collection du Cabinet d'histoire naturelle du Jardin du Roi, utilise comme conservateur essentiellement l'esprit de vin pour réaliser des préparations dans des jarres de verre soufflé. Un tel type de conservation pose cependant quelques problèmes, à savoir durcissement des pièces et un effacement des couleurs si l'esprit de vin est trop faiblement dilué⁴⁶⁷. L'évaporation de ce dernier doit être limitée par l'étanchéité des bocaux (figure 40).

⁴⁶⁵ G.-L.L.C. de BUFFON et L.J.M. DAUBENTON, *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi. Tome III, op. cit.*, pp.174 et suiv.

⁴⁶⁶ Rosina DOWN, « Old preservative methods », *Conservation of Natural History Specimens: Spirit Collections*, 1989, pp. 33-38.

⁴⁶⁷ G.-L.L.C. de BUFFON et L.J.M. DAUBENTON, *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi. Tome III, op. cit.*, p.173.



Figure 40 - Modalités de fermeture et formes des bocaux de conservation dans un fluide présentées par Daubenton pour éviter l'évaporation du liquide et disposer au mieux les échantillons. G.-L.L C de Buffon, L.J.-M. Daubenton, (1749), *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi*, tome II, Paris, planche 5, pp. 193 et suivantes.

Outre celui des alcools, se développe l'emploi d'autres produits, en particulier dans les écoles de médecine, pour embaumer les corps. Il s'agit de solutions à base de chlorure de cuivre et de chlorure de mercure (sublimé corrosif) qui permettent de retarder la décomposition mais provoquent de graves altérations des échantillons.

Exploitant la connaissance de ces différentes techniques, plus particulièrement celles exposées par Etienne-François Turgot⁴⁶⁸ (1721-1789), Péron et Lesueur ont testé et inventé de nouveaux procédés de conservation.

⁴⁶⁸ Etienne-François TURGOT, *Memoire instructif sur la manière de rassembler, de préparer, de conserver, et d'envoyer les diverses curiosités d'histoire naturelle; auquel on a joint un mémoire intitulé: Avis pour le transport par mer, des arbres, des plantes vivaces, des semences, & , s.l., Jean Marie Bruyset, Lyon, 1758. Ce*

3.2. Les techniques de conservation en fluide de Péron et Lesueur.

Les méthodes de conservation de Péron et Lesueur sont exposées avec détails dans les fragments d'un mémoire de Péron et Lesueur, figurant en partie dans *Voyages de découvertes aux Terres Australes*⁴⁶⁹. Malgré les recherches réalisées par Lesueur et Louis de Freycinet (1779-1842) après la mort de Péron, la totalité du mémoire n'a pu être retrouvée : il manque les huit premières pages. Le fragment perdu semblait traiter du choix des vases dans lesquels devaient être placés les animaux. Les récipients en grès ou en bois semblent avoir laissé place à des vases en verre, à cause de leur transparence et de leur étanchéité limitant l'évaporation liquidienne. Quant aux liquides de conservation utilisés, Péron souligne la difficulté d'emploi du muriate suroxygéné de mercure (autre nom du sublimé corrosif) dans une expédition maritime à cause de la toxicité du produit et de la difficulté de se le procurer en grande quantité :

« Où prendre, en effet, la quantité prodigieuse de sublimé corrosif qui deviendrait nécessaire pour remplir plusieurs centaines de flacons, pour immerger plusieurs milliers d'animaux de toutes les classes ! Comment échapper aux accidents funestes que la plus faible absorption de ce sel mercuriel entraîne à sa suite, surtout lorsque la préparation des animaux exige que le naturaliste ait sans cesse les mains plongées dans la liqueur dont il fait usage ! Et les exanthèmes que de telles lotions ne manqueraient pas d'exciter, comment les prévenir ! Comment éviter une foule d'autres accidents qui seroient la suite de la plus légère méprise, au milieu de tant d'hommes qui se trouvent pressés dans un si petit espace ! Je ne parlerai pas des idées criminelles que cette profusion de liqueurs empoisonnées peut faire naître ; et qui, seules, devoient alarmer les marins les plus prévoyans⁴⁷⁰ ».

Péron précise que l'utilisation du muriate est d'autant plus dangereuse que l'on se trouve à bord d'un bateau.

Il cite également le sulfate d'alumine, moins dangereux, mais dont il ne semble pas s'être lui-même servi. En effet, le produit a donné des résultats décevants lors du voyage aux îles

livre figure dans la liste des livres consultés par Péron (voir F. PERON, *Voyage de découvertes aux Terres Australes Tomes 1 et 2, op. cit.*, p. 27).

⁴⁶⁹ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*., *op. cit.*, pp. 374 et suiv.

⁴⁷⁰ *Ibid.*, pp. 381 et suiv.

Baléares, effectué en 1809 par François-Etienne de la Roche⁴⁷¹ (1781-1813). La salaison n'est pas envisageable par ailleurs pour les zoophytes mous, car leur texture est trop délicate. C'est finalement, l'huile d'olive, le vinaigre ainsi que les liqueurs alcooliques (avec un degré d'alcool compris entre 16 et 22 degrés), obtenues par distillation, qui donnent les meilleurs résultats pour la conservation des méduses. Toujours à propos des liqueurs, Péron et Lesueur emploient ainsi aussi bien le « rack ou de l'eau-de-vie de riz, le rhum, l'arrack ou tafia, l'eau-de-vie ordinaire de France et quelques fois seulement l'alcool »⁴⁷² qu'ils ont embarqués au début de leur voyage. Le journal de bord du capitaine Baudin ne précise pas les quantités d'eau-de-vie stockées au départ du Havre, mais il faut ajouter les 1849 ½ veltes (1 velte= 7,62 litres) d'eau-de-vie du pays achetés lors de l'escale en Ile-de-France le 18 avril 1801⁴⁷³. On peut penser qu'une partie de cette eau-de-vie est destinée à la consommation de l'équipage et une autre à la conservation des animaux. Péron indique que les eaux-de-vie, bien qu'onéreuses, sont plus intéressantes que l'esprit de vin lorsqu'elles sont incolores, car elles ne modifient pas l'aspect et la couleur des échantillons à conditions d'être suffisamment diluées. Lorsque l'approvisionnement en esprit de vin est difficile, Péron n'hésite pas à sacrifier sa part d'alcool alimentaire :

« Peu de temps après son départ de Timor, le Capitaine (Baudin) lui ayant refusé des liqueurs spiritueuses absolument nécessaires pour conserver les mollusques qu'il ramassait, il se priva pendant tout le voyage de la portion d'arack qui lui était accordée pour sa boisson ; et, ce qui est plus remarquable, il fit partager son enthousiasme à plusieurs de ses amis, qui consentirent à faire le même sacrifice.⁴⁷⁴ ».

La deuxième difficulté à laquelle les voyageurs naturalistes doivent faire face est le maintien de l'étanchéité des bouchons. En l'occurrence, Péron et Lesueur se trouvent à l'origine d'une première innovation en remplaçant les plateaux de verre obturateurs par des bouchons de liège :

⁴⁷¹ DE LA ROCHE, « Observations sur des poissons recueillis dans un voyage aux îles Baléares et Pythiuses », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1809, vol. 13, pp. 98-122.

⁴⁷² F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804, op. cit.*, p. 384.

⁴⁷³ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin, op. cit.*, p. 177.

⁴⁷⁴ J.P.F. DELEUZE, « Notice historique sur M.Péron », *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1811, vol. 17, pp. 1-28, p.11.

« Le verre des plateaux étant trop faible pour résister à la force de l'évaporation que les grandes chaleurs déterminent dans l'intérieur des vases, ces plateaux manqueront rarement de se fendre, et d'entraîner, par suite de leur rupture, la perte des objets qu'ils doivent garantir ⁴⁷⁵ ».

Une deuxième innovation concerne le maintien de l'étanchéité des vases. En effet, l'utilisation de joints au mastic de vitrier s'est avérée rapidement inopérante à cause de sa difficulté de séchage (humidité et mouvement des liquides dans les bords). Péron semble remplacer dans un premier temps la cire molle par le mastic de vitrier. Puis, Péron et Lesueur préparent un mastic à partir du mélange suivant : résine ordinaire de résineux, brai (résine de pin et de sapin que l'on utilise en couture marine), ocre rouge, cire jaune et huile de térébenthine. Ils nomment ce mélange « lithocolle ». Ce composé adhère fortement à la surface polie du verre, s'insinue dans les pores du liège et permet donc d'obturer les vases de manière étanche sans que le liège devienne friable et cassant.

Troisième innovation, pour éviter l'affaissement des organismes au fond des vases, Péron les suspend afin qu'ils « flottassent entre deux eaux ». A ces fins, il attache un morceau de liège à la partie du corps qui lui paraît la plus propice, en jouant sur la taille de la pièce de liège pour permettre la flottaison de l'échantillon. Ainsi suspendus, les organismes se trouvent en contact très étroit avec les liqueurs d'alcool dans lesquelles ils baignent. Cette technique devient difficile dans le cas des spécimens de grande taille. Quelques échantillons de méduses ont été conservés selon la méthode décrite au Muséum National d'Histoire Naturelle jusqu'au XX^e siècle. Mais on perd leur trace à la fin de ce siècle.

Au cours du XIX^e siècle, différents essais, autres que ceux de Péron et Lesueur, ont été conduits pour améliorer la conservation des méduses. Citons celui de Edouard Van Beneden (1846-1910) en 1871, qui propose d'utiliser l'acide osmique, composé déjà employé pour l'étude des terminaisons nerveuses. L'acide osmique dilué permet de colorer en brun « les cellules de l'endoderme et les organes formés aux dépens du feuillet endodermique se colorent seuls et les autres tissus conservent leur transparence primitive⁴⁷⁶ ». Il est alors possible de mettre en évidence les canaux gastro-vasculaires des méduses, tout en les

⁴⁷⁵ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, op. cit., pp. 374.

⁴⁷⁶ Edouard VAN BENEDEN, « Note sur la conservation des animaux inférieurs », *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1871, vol. 32, pp. 179-181.

conservant. Enfin, Van Beneden réalise également des conservations avec de l'acide picrique en solution aqueuse concentrée.

Cependant, malgré toutes ces tentatives, les méduses perdent beaucoup de leur forme et de leurs couleurs lorsqu'elles sont conservées dans des liquides tels que l'alcool ou le formaldéhyde. Les savants se sont donc également essayés à la conservation de méduses vivantes.

3.3. La conservation des méduses vivantes dans les aquariums.

Très tôt les savants ont recours à des vases de différentes tailles pour maintenir les méduses vivantes. Péron souligne par exemple la faible survie, quelques jours seulement des méduses qu'il conservait dans des récipients à bord du navire⁴⁷⁷. On peut également citer Sars qui indique avoir gardé en octobre 1839, pendant deux semaines, *Cyanea capillata* dans un vase contenant de l'eau de mer. Les observations faites alors lui ont permis de faire le lien entre la forme adulte et la forme polype des méduses.

Ce n'est que vers 1870, que les scientifiques étudiant la faune marine, ont recours communément à l'utilisation d'aquarium. Le premier aquarium, visant à réaliser des études scientifiques, a été réalisé par le naturaliste britannique Philip Henry Gosse (1810-1888) en 1851. Installé sur la côte du Devon, le naturaliste conserve pendant onze mois des animaux marins dans ce qu'il nomme pour la première fois aquarium. L'aquarium contenait « des plantes vertes » et était exposé à la lumière. Il publie, en 1854, un ouvrage qui eut un énorme succès populaire et dans lequel il explique les conditions de réalisation et d'utilisation des aquariums: *The aquarium: an unveiling of the wonders of the deep sea*⁴⁷⁸. Gosse souligne dans cet ouvrage la difficulté de prélèvement et de maintien des méduses⁴⁷⁹ dans un aquarium. Parmi les problèmes posés par la conservation des méduses, il y a la nécessité de créer un courant d'eau suffisant pour maintenir ces organismes planctoniques en suspension. Aussi, l'élevage de méduses en aquarium n'est pas techniquement possible au XIX^e siècle. Il semble

⁴⁷⁷ « Pendant trois jours, nous l'avions conservé vivant dans l'eau de mer que nous ne changions qu'une seule fois par jour ». J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin, op. cit.*, p.259.

⁴⁷⁸ Philip Henry GOSSE, *The aquarium: an unveiling of the wonders of the deep sea*, Londres, J. Van Voorst, 1854, 278 p.

⁴⁷⁹ *Ibid*, p.275.

que ce soit l'aquarium de Berlin qui fut le premier aquarium intérieur à réussir la strobilation⁴⁸⁰ en 1932. Avant cette date, les seules possibilités de maintenir suffisamment de méduses sous forme vivante, étaient présentes dans les aquariums situés près des côtes, dans les stations maritimes, qui pouvaient remplacer les méduses dans les réservoirs des aquariums par des spécimens fraîchement pêchés dans la mer.

3.4. Le rôle des stations biologiques et la zoologie expérimentale.

Les stations marines sont apparues simultanément à l'engouement pour le monde océanique⁴⁸¹. Au début de la biologie marine, les naturalistes ne possédaient pas de laboratoire et l'auberge⁴⁸², à proximité du marché de pêcheurs bien souvent, représentait le premier lieu d'étude possible. En effet, les naturalistes se sont vite rendu compte de la nécessité « d'étudier la nature dans la nature même et non plus seulement sur les animaux défigurés des collections⁴⁸³ ». La première station biologique a été créée, en 1843, par le paléontologiste et zoologiste belge, Pierre-Joesph Van Beneden (1809-1894) qui souhaitait faire de l'embryologie marine à Ostende (Belgique). Puis, la France va établir 12 stations maritimes entre 1859 et 1900⁴⁸⁴ : Concarneau (1859), Roscoff (1872), Banyuls (1881), Wimereux (1874), Luc-sur-Mer (1874), Sète (1879), Arcachon (1883), Villefranche-sur-Mer (1886), Tatihou (1887, remplacée par celle de Dinard en 1935), Endoume (1888), Le Portel (1888) et Tamaris (1891). Les côtes européennes ont également vu pendant la même période la mise en place d'un certain nombre de stations maritimes dont la station zoologique de Naples en 1872.

Dès leur création, les stations maritimes répondent à un double objectif : la nécessité de développer une science fondamentale renouvelée et d'appliquer cette recherche à

⁴⁸⁰ Jürgen LANGE, Motofumi TAI et Rainer KAISER, « Husbandry of jellyfish, from the beginning until today », *Der Zoologische Garten*, 2016, vol. 85, n° 1-2, pp. 52-63.

⁴⁸¹ Charles Atwood KOFOID, *The biological stations of Europe*, n° 4, Washington, US Government Printing Office, 1910, 343 p.

⁴⁸² Jean-Louis FISCHER, « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, n° 7, p.1.

⁴⁸³ Henri de LACAZE-DUTHIERS, « Les laboratoires maritimes », *Revue scientifique*, 1888, vol. 25, n°7, pp. 198-212.

⁴⁸⁴ Jean-Louis FISCHER, « Article "Stations maritimes" » dans *Dictionnaire du XIXe siècle européen. Sous la direction de Madeleine Ambrière*, Paris, PUF, 1997, pp. 1226-1227.

l'exploitation de la mer⁴⁸⁵. Le voyageur naturaliste français, Jean Louis Armand de Quatrefages⁴⁸⁶ (1810-1892) insiste sur cette complémentarité en zoologie entre la recherche fondamentale et la « pratique ». Il milite également pour que la zoologie « dépasse ses ambitions systématiques en s'ouvrant à la méthode et la physiologie »⁴⁸⁷. Partageant cette même ambition, Henri de Lacaze-Duthiers (1821-1901) instaure en 1872, une « zoologie expérimentale⁴⁸⁸ ». Ainsi, à côté de la zoologie et l'embryologie descriptives, comparées et évolutives, qui se sont développées dans les stations biologiques, on voit apparaître progressivement, dans les années 1885-1895, une physiologie et une embryologie expérimentales. C'est ainsi que Lacaze-Duthier, dans le souci de former une nouvelle génération de zoologistes français, crée un *Laboratoire de zoologie expérimentale* installé à Roscoff en 1876⁴⁸⁹. Le nom donné à ce laboratoire a été choisi « pour défendre une certaine vision de la zoologie contre l'éloge de la physiologie expérimentale par Claude Bernard⁴⁹⁰ ». Parmi les études de zoologie expérimentale concernant les méduses, on peut citer quelques exemples liés aux stations biologiques :

- les premiers traités sur les siphonophores et leur développement par Carl Vogt (1817-1895), en 1852-1853, à la station de Villefranche sur mer⁴⁹¹ ;
- les études d'Alexis de Korotneff (1854-1915), pour montrer l'origine endodermique des œufs et des spermatozoïdes dans le cas des Stauroméduses *Lucernaria*, en 1876 à Roscoff ;
- les études de Raphaël Dubois⁴⁹² (1849-1929) à la station biologique de Tamaris sur la bioluminescence des méduses⁴⁹³ à la fin du XIX^e siècle.

⁴⁸⁵ J.-L. FISCHER, « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », art cit.

⁴⁸⁶ Armand QUATREFAGES, *Souvenirs d'un naturaliste*, Paris et Moulins, V. Masson, 1854, vol.1, 507 p.

⁴⁸⁷ J.-L. FISCHER, « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », art cit., p.3.

⁴⁸⁸ Henri de LACAZE-DUTHIERS, « La direction des études zoologiques », *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, vol. 1, pp. 1-64.

⁴⁸⁹ Benoît DAYRAT, « Henri de Lacaze-Duthiers and the creation of the Laboratoire de zoologie expérimentale, Roscoff, France », *Revue d'histoire des sciences*, 2016, vol. 69, n° 2, pp. 335-368.

⁴⁹⁰ *Ibid.*, p.336.

⁴⁹¹ Carl VOGT, « Ueber die Siphonophoren », *Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie*, 1852, vol. 3, pp. 522-525.

Pour bien cerner la fonction photogène, Dubois réalise sur plusieurs espèces animales, dont les méduses, des études physiologiques « classiques ». Il montre ainsi que la production de la lumière par les êtres vivants résulte « du conflit de deux substances chimiquement définies, en présence de l'oxygène et de l'eau : la luciférine et la luciférase ⁴⁹⁴ ». Cette découverte l'amène à s'interroger sur les modalités de la production de la lumière et il fait l'hypothèse d'une sécrétion. Il va ensuite chercher la relation entre le système nerveux et l'élément glandulaire photogène. Une de ses études portent sur *Hippopodius gleba* (Siphonophore) qu'il observe dans la baie de Villefranche-sur-mer. Il remarque que « si l'on excite mécaniquement les cellules de l'épithélium qui les recouvre, elles prennent aussitôt une apparence laiteuse opalescente, en même temps qu'une magnifique lumière blanche se développe⁴⁹⁵ ». Il va ensuite poursuivre ses recherches physiologiques à la station biologique de Tamaris afin de montrer que cette production de lumière est associée à l'excitation nerveuse des cellules musculaires présentes au niveau du tissu glandulaire photogène. Cette création de la zoologie expérimentale est tout à fait significative de l'évolution de la science du dernier quart du XIX^e siècle. Durant cette période, les biologistes se concentrent de plus en plus sur les problèmes de la fonction organique en développant une investigation expérimentale des processus vitaux. L'étude de la forme et de la transformation organique, à la base l'idéal de l'explication historique en biologie, laissait alors place à l'étude de la fonction organique⁴⁹⁶. Ce changement s'accompagne d'une transformation des méthodes et des techniques d'études. L'expérience, faisant varier différents paramètres, prédomine alors sur l'approche observationnelle et comparative.

⁴⁹² Christian BANGE et Renée BANGE, « Les recherches physiologiques à la station maritime de Biologie de Tamaris de 1920 à 1950 », *Debru, Claude; Gayon, Jean et Picard, Jean-François. Les sciences biologiques et médicales en France, 1920-1950*, Paris, CNRS Éditions, pp.55-69.

⁴⁹³ Raphaël DUBOIS, « Mécanisme intime de la production de la lumière chez les organismes lumineux. Communication présentée à la société Linnéenne de Lyon le 23 juin 1913 », *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, 60, pp. 81-96.

⁴⁹⁴ Raphaël DUBOIS, « Du rôle de la contractilité dans le mécanisme fonctionnel des glandes à sécrétion externe et à sécrétion interne », *Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, 1919, vol. 65, n^o 65, pp. 1-9. On démontrera dans les années 1970, que ce mécanisme n'est pas valable dans le cas des méduses et qu'il existe un deuxième mécanisme d'émission de la luminescence faisant intervenir la GFP (Green Fluorescent Protein).

⁴⁹⁵ *Ibid.*, p.5.

⁴⁹⁶ William COLEMAN, *Biology in the Nineteenth Century: Problems of Form, Function and Transformation*, Cambridge, London, New York, Melbourne, Cambridge University Press, 1971, Chapitre 6, pp.160-166.

4. Conclusion sur les moyens d'étude et de conservation des méduses.

Au cours des expéditions, l'exploitation terrestre domine jusqu'au début du XIX^e siècle. Puis le navire devient l'observatoire mobile du monde marin, les échantillons se multiplient et l'étude des méduses, qui était encore anecdotique au XVIII^e siècle, se développe. Au cours du XIX^e siècle, il va s'agir d'observer les organismes dans leur milieu de vie. Le naturaliste se doit d'être un observateur de terrain. Comme l'expriment Audouin et Milne-Edwards, en 1832 : « ce n'est (...) pas au milieu des collections et dans le silence du cabinet qu'on peut entreprendre un travail semblable ; pour l'exécuter convenablement, il faut se transporter sur les lieux que ces espèces habitent, et les observer à l'état de vie ⁴⁹⁷ ». La finalité n'est donc plus seulement de ramener des échantillons mais d'étudier la façon de vivre des animaux et de voir leur rapport avec l'espace qui les contient. Ceci amène d'ailleurs, Edwards à avoir l'audace de s'immerger dans l'univers marin avec une combinaison étanche⁴⁹⁸. Sur les côtes de la Sicile, Edwards utilise pour la première fois, l'appareil de Paulin, destiné initialement aux sapeurs pompiers pour qu'ils puissent « pénétrer dans des lieux infectés⁴⁹⁹ ». Composée d'un casque métallique et d'une « visière » en verre, la « combinaison » était maintenue « au cou à l'aide d'un tablier de cuir maintenu par un collier rembourré ⁵⁰⁰ ». Ceci permet à Edwards, lors d'une première immersion, pendant plus d'une demi-heure, de parcourir « en tout sens le fond du bassin, retournant des pierres, examinant brin à brin les touffes d'algues, recueillant et observant sur places des Zoophytes qui vivent à une profondeur de dix à douze pieds ⁵⁰¹ ».

Mais malgré ces tentatives d'immersion, il reste difficile d'observer directement les méduses dans leur milieu de vie au XIX^e siècle et les aquariums ne permettront pas de palier ce

⁴⁹⁷ Jean Victor AUDOUIN et Henri-Milne. EDWARDS, *Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, ou, Recueil de mémoires sur l'anatomie, la physiologie, la classification et les moeurs des animaux des nos côtes*, Paris, Crochard, 1832, p.ij .

⁴⁹⁸ Armand DE QUATREFAGES DE BREAU, *Souvenirs d'une naturaliste*, Paris, Charpentier, 1854, pp.18-22.

⁴⁹⁹ Jean-Charles-Gustave PAULIN, « Mémoire sur un appareil destiné à donner le moyen de pénétrer dans les lieux infectés. Travaux académiques Compte-rendu de l'Académie des sciences séance du 21 août 1837 », *Gazette médicale de paris*, 1837, vol. 5, pp. 538-539.

⁵⁰⁰ A. DE QUATREFAGES DE BREAU, *Souvenirs d'une naturaliste, op. cit.*, p.19.

⁵⁰¹ *Ibid.*, p.18.

problème. L'accès à la connaissance se fait donc bien souvent à travers la pêche de nouveaux échantillons qui vont pouvoir être conservés sur une courte période. Nous avons pu voir que les techniques de pêche utilisées par les savants étaient issues du monde des pêcheurs. De même, certaines conditions de conservation proviennent des techniques médicales d'embaumement. L'étude des méduses est donc au coeur d'un échange de techniques mais également de savoir faire provenant de différents domaines.

Malgré toutes ces difficultés d'études, le début du XIX^e siècle, avec le travail de Péron et Lesueur, ouvre le début d'une nouvelle période marquée par un intérêt tout nouveau pour les méduses. De par la découverte de leur reproduction et de leur cycle de vie, elles se retrouvent au centre des études morphologiques et embryologiques. Le nouvel engouement pour l'étude des profondeurs marines, concentra le regard des savants sur de nouvelles formes de vie et la description de l'univers pélagique se mit en place à la fin du XIX^e siècle avec l'apparition de l'étude du plancton. On se mit alors à quantifier les organismes planctoniques et à essayer de comprendre leur mode de vie (par exemple leur migration) et également affiner les critères de leur classification. Mais avant le XX^e siècle, les méduses, de par, leur fragilité, restent des échantillons éphémères, ce qui fait obstacle à une étude détaillée. Ce sont donc bien souvent les images obtenues après leur observation qui permet de témoigner de leur diversité de forme et de couleurs.

Troisième partie

Le rôle des images de méduses dans la construction des savoirs.

« Le dessin naturaliste appliqué aux sciences ou aux arts mécaniques, est une sorte de langue qui parle seulement à la raison, et qui a besoin d'être très exacte pour ne pas nous jeter dans l'erreur⁵⁰² ».

Les parties précédentes, nous ont montré le rôle central des méduses dans le développement de concepts tels que l'individualité ou la série animale. Nous avons pu souligner le lien étroit entre les modifications taxinomiques et le développement de nouvelles techniques ou de nouveaux domaines d'investigation. Nous avons également noté que les images de méduses ont bien souvent constitué le seul témoignage de leur existence face aux difficultés de conservation ou d'élevage et qu'elles ont à ce titre contribué de manière essentielle au développement des connaissances sur les méduses. C'est cette question iconographique que nous développerons dans cette dernière partie.

Nous nous focaliserons donc sur les images de méduses. Nous entendons par image, la représentation graphique d'un objet ou tout ce qui est non textuel dans un document⁵⁰³. Nous utiliserons également le terme d'illustration qui désigne une figure présente dans un texte imprimé et qui apparaît à partir de 1825⁵⁰⁴. Jusqu'à cette date, le mot illustration n'est utilisé en français que dans ses acceptations premières c'est à dire : « action de rendre illustre, action d'éclairer par des explications⁵⁰⁵ ».

Nous essayerons ici de montrer que l'image n'est pas seulement le reflet des connaissances acquises sur un sujet à une époque donnée. Ceci placerait alors l'image au seul service du

⁵⁰² Joseph Philippe François DELEUZE, « Notice sur le citoyen Maréchal », *Annales du Muséum*, 1803, vol. 2, p. 66.

⁵⁰³ Catherine ALLAMEL-RAFFIN, « Présentation: regards croisés sur les images scientifiques », *Protée*, 2009, vol. 37, n° 3, pp. 5-8.

⁵⁰⁴ Alain REY, *Dictionnaire historique de la langue française*, Paris, Le Robert, 1992, 3049 p.

⁵⁰⁵ Rémi BLACHON et Pierre-Jean RÉMY, *La gravure sur bois au XIXe siècle: l'âge du bois debout: 1. Histoire de la gravure sur bois d'illustration au XIXe siècle 2. Dictionnaire des graveurs sur bois du XIXe siècle*, Paris, Les Éditions de l'Amateur, 2001, tome 1, p. 9.

texte, comme une représentation graphique, résumé d'une somme des caractères d'une espèce donnée. Comme l'a montré l'historiographie récente, l'image peut représenter plus que ceci, c'est-à-dire qu'elle peut appartenir véritablement au processus intrinsèque de production de la connaissance et alors contribuer au raisonnement scientifique⁵⁰⁶. Dans ce but, nous examinerons l'apparition des illustrations de méduses dans les ouvrages savants puis nous nous centrerons sur les vélins de méduses réalisés par Charles-Alexandre Lesueur⁵⁰⁷ au cours de l'expédition du Géographe. Nous comparerons ces derniers à ceux réalisés par Haeckel entre 1879 et 1881. En effet, nous trouvons dans ces deux œuvres le plus grand nombre de dessins de méduses et des modalités de représentation bien différentes.

Nous avons sélectionné un certain nombre d'images de méduses en fonction de leur représentativité pour une époque et pour un genre donné. Une présentation plus exhaustive des illustrations des méduses est fournie dans les annexes 2 et 3 (liste et recueil).

Pour analyser les dessins, nous examinerons les conditions de leur production, les éléments représentés, leurs rapports au discours ou au texte et les techniques instrumentales utilisées.

De telles investigations nous permettront de cerner en quoi ces illustrations reflètent l'évolution des connaissances sur les méduses et dans quelle mesure elles ont été fécondes pour l'avancée de l'étude des animaux concernés.

1. L'apparition des premières images de méduses (1530- 1600).

1.1. Les premiers ouvrages imprimés d'histoire naturelle illustrés.

Les premiers ouvrages d'histoire naturelle illustrés peuvent être datés de 1530⁵⁰⁸. A cette date, certains botanistes, comme Otto Brunfels (1488-1534) introduisent dans leur publication des images de plantes : les « *vivae eicones*⁵⁰⁹ ». L'impression de ces premières illustrations fait appel à la technique de la gravure d'épargne sur bois⁵¹⁰. Partant d'une

⁵⁰⁶ Peter WEINGART et Bernd HUPPAUF, *Science images and popular images of the sciences*, New York, Routledge, 2012, 333 p.

⁵⁰⁷ La collection des vélins de Lesueur est conservée au Muséum d'histoire naturelle du Havre.

⁵⁰⁸ Valérie CHANSIGNAUD, *Histoire de l'illustration naturaliste*, Paris, Delachaux et Niestlé, 2009, p.13.

⁵⁰⁹ Otto BRUNFELS, Michael HERR et Hans WEIDITZ, *Herbarum vivae eicones ad naturae imitationem, summa cum diligentia & artificio effigiatae, una cum effectibus earundem, in gratiam veteris illius, & jamjam renascentis herbariae medicinae*, Zurich, Joannem Schottum, 1532, 331 p.

⁵¹⁰ Pour le détail de la technique d'imprimerie voir : Michael TWYMAN, *L'imprimerie: histoire et techniques*, Lyon, ENS éditions, 2007, 119 p.

peinture ou d'un dessin original, l'image est décomposée en un ensemble de traits sur un bloc de bois⁵¹¹, avant d'y être gravée (en relief). Au XVII^e siècle, on délaissera le support ligneux jugé trop grossier, au profit du métal.

Dans la gravure sur bois (ou xylogravure), on utilise un couteau ou une pointe à graver ainsi que des gouges. L'esquisse du dessin à graver est tracée à l'aide d'un couteau sur le côté dressé lisse du bois et l'excès de surface du bloc de bois, hors des zones à imprimer est éliminé. On parle de gravure en coupe de bois ou de gravure sur bois lisse. Ensuite l'encre est appliquée sur le dessin en relief et une feuille de papier est fortement pressée contre le bois. La feuille est frottée, pour faire en sorte que toutes les surfaces encrées s'impriment.

La gravure sur bois permet d'imprimer à la fois du texte et de l'image, car l'épaisseur des caractères peut correspondre à la profondeur de la taille de l'illustration (tel n'est pas le cas de la gravure sur métal que nous verrons par la suite).

L'impression se fait en noir. La couleur est ensuite appliquée manuellement ou à l'aide de pochoirs. Plus rarement, il y a utilisations successives de bois gravé (une pour chaque couleur). Le processus de fabrication de l'image est donc long et demande une grande maîtrise technique. En conséquence, il est rare que l'illustrateur soit le naturaliste lui-même.

La diffusion des ouvrages ainsi illustrés s'effectue grâce au développement de l'imprimerie. Les images vont gagner en précision et acquièrent le statut de preuves étayant le discours scientifique, tout en gardant pour certaine une dimension esthétique.

1.2. Les compilations, encyclopédies et commentaires de l'Antiquité.

Si dans un premier temps, à partir de 1530, les efforts les plus importants en termes d'illustrations naturalistes portent sur la botanique, des œuvres zoologiques illustrées destinées à devenir célèbres se multiplient dès 1550⁵¹². On va distinguer alors deux tendances dans les ouvrages zoologiques : les compilations, encyclopédies et commentaires portant sur les auteurs de l'Antiquité d'une part et les nouvelles études naturalistes d'autre part.

⁵¹¹ R. BLACHON et P.-J. RÉMY, *La gravure sur bois au XIXe siècle: l'âge du bois debout: 1. Histoire de la gravure sur bois d'illustration au XIXe siècle 2. Dictionnaire des graveurs sur bois du XIXe siècle, op. cit.*

⁵¹² Laurent PINON, *Livres de zoologie de la Renaissance: une anthologie (1450-1700)*, Paris, Klincksieck, 1995, 153 p.

Suivant essentiellement la première tendance, on peut citer l' « *Historiae animalium*⁵¹³ » de Conrad Gesner (1516-1576) constituée de cinq tomes parus entre 1551 et 1587. Celui qui s'intéresse plus particulièrement aux méduses (genre *Urtica*) est le tome IV (Figure 46). On trouve également le « *De reliquis animalibus*⁵¹⁴ » d'Ulisse Aldrovandi (1522-1605), publié à titre posthume en 1641 (figures 41 à 42) ou l'ouvrage plus tardif de Jan Jonston (1603-1675), « *Historiae naturalis*⁵¹⁵ » publiée en 1657.

Dans ces ouvrages, les auteurs réalisent la synthèse de toutes les connaissances scientifiques acquises depuis l'Antiquité jusqu'aux données issues des nouvelles observations des travaux naturalistes renouvelés au XVI^e siècle. L'histoire naturelle de la Renaissance reste donc profondément ancrée dans l'analyse des textes anciens, en particulier ceux d'Aristote et de Pline. Un des buts de ce travail est de rétablir les liens entre les noms latins et grecs de l'Antiquité et les substances naturelles observées, ceci en particulier afin d'en extraire des remèdes.

C'est ainsi qu'en tant que membre du collège des médecins de Bologne, Aldrovandi doit donc être capable de reconnaître les échantillons pour la réalisation de ses préparations⁵¹⁶. Il se lance alors dans la collecte d'informations, d'images et d'échantillons et se retrouve à la tête d'une immense collection de 18000 échantillons, certainement la plus vaste d'Europe à cette époque. A côté des échantillons naturels et des ouvrages, figure également une remarquable collection d'aquarelles qu'il a réunie.

Afin de pérenniser sa récolte, il propose de publier un ouvrage compilant l'ensemble de sa collection, son « *Histoire Naturelle*⁵¹⁷ ». Pour réaliser cette œuvre, Aldrovandi dispose de secrétaires, qui indexent l'ensemble des données présentes dans les ouvrages anciens mais également des artistes à temps plein qui reproduisent les dessins. Certaines aquarelles sont

⁵¹³ Conrad GESNER, *Historiae animalium liber IV: Qui est De Piscium & Aquatiliu animantium natura: cum iconibus singulorum ad viuum expressis ferè omnibus*, Francofurti, Cambier, 1604, 1558 p.

⁵¹⁴ U. ALDROVANDI, *De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem ejus editi, nempe de mollibus, crustaceis, testaceis et zoophytis, op. cit.*

⁵¹⁵ J. JONSTON, *Historiae naturalis de quadrupedibus libri: cum aeneis figuris, op. cit.*

⁵¹⁶ Laurent PINON, « Entre compilation et observation: l'écriture de l'Ornithologie d'Ulisse Aldrovandi », *Genesis (Manuscrits-Recherche-Invention)*, 2003, vol. 20, n° 1, pp. 53-70.

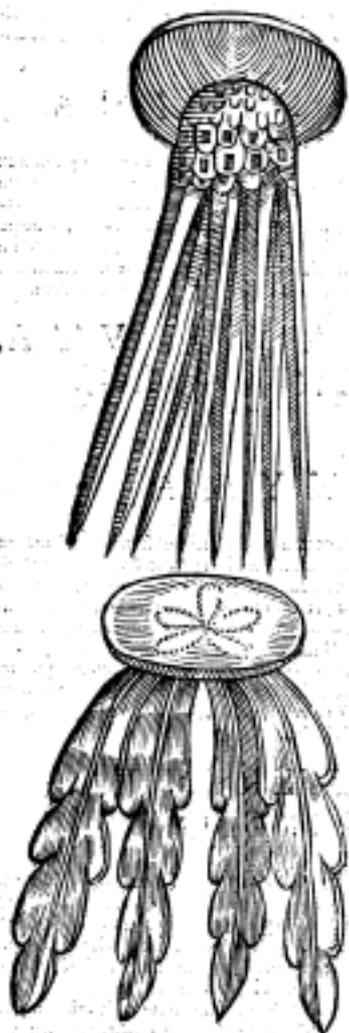
⁵¹⁷ U. ALDROVANDI, *De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem ejus editi, nempe de mollibus, crustaceis, testaceis et zoophytis, op. cit.*

réalisées directement à partir des échantillons naturels de sa collection, d'autres proviennent de modèles.

Dans le cas des illustrations de méduses (*Urtica*), Aldrovandi emprunte les dessins à Rondelet auquel il renvoie dans le texte. Figurent alors deux dessins de ce que l'on pourra classer par la suite dans les méduses : *Urtica quinta species Rondeletii* et *Urtica sexta Rondeletti* (figure 41).

Urtica quinta species Rondeletij.

Urtica sexta Rondel.



ra oculus lectur colligere poteris, ideo nos ab ymagine descriptione supercedemus.

ditibus similis est: octo enim pedes habet
 crassiusculos, extremis partibus quadra-
 tos in acutum definentes, nullas interio-
 res partes distinctas habet. Corpore est
 adeo pellucido, & splendido, ut oculos
 ostendat, & hebetet. Ad eam magnitudi-
 nem accrescunt, ut pileos quibus viatores
 uti solent, superent. Alterum genus
 quatuor dumtaxat pedes, seu frondes ha-
 bens, qui folijs achapti comparari possunt,
 est in altera parte lineis aliquibus
 stellatis dispositis, Huius generis illa
 quoque videtur, quam ita descripsit Bel-
 lonius: Mellis quidem & albus corpore
 cartilagineo, ac cristalli in morem pellu-
 cido, quod in maorem facile resolvitur.
 Cistibam habet instar dimidiatae sphaerae
 figuram, glabram, pollicis crassitudine:
 cuius pars interna nervis rectis à medio
 incipientibus, quasi strijs fulvi coloris in
 gyram radiatur, quibus se diffundit, &
 constringit: qua corporis commotione
 aquam concutit, & nunc in primum, nunc
 in supinum effertur. Pinnarum vice pin-
 nis tenuibus atque aëre conspicuis in or-
 bem cōmunitur, ut Lepus marinus. Cru-
 ciformes quoque circos, striatos, crassos, in
 modum stellae radiosos, numero quater-
 nos, parte interna narationi accommoda-
 tos habet: quos ut exactè conspicias, erit
 in lebetem aquae sincerioris conij-
 ciendus: qui si supinus desolvatur, multas
 filiferas in radios cirrorum ostendet.
 Os quoque habet parte proa situm, quo
 ea quae venatur, absorbet, in quem visum
 quatuor cirri ad eius latera subsistent, co-
 lores sinequid, quasi eius branchij essent
 vel intestina. Nunc ita, ut in ventibus pul-
 monem in mari pabulandi gratia diu-
 gantem grandis videatur quasi pinguis
 globus: qui unctum tunc colorem referet,
 nisi rubris illis quatuor circulis
 sigillaretur, & ea cruce, qua interna pars
 striata est, distingueretur. Haecenas Bel-
 lonius. Sed ad primum genus referenda
 est ea Urtica, cuius iconem nobis exhibuit
 Martialis, sub nomine Pulmonis
 marini, item ea cuius nos picturam da-
 mus prope, & supinè. Quanta autem sit
 harum differentia inter se facile è pictu-
 ra oculus lectur colligere poteris, ideo nos ab
 ymagine descriptione supercedemus.

Pulmo

Figure 41 - Illustrations et commentaires de *Urtica quinta species Rondeletii* et *Urtica sexta Rondeletii*. Extrait de U. Aldrovandi (1606), *De reliquis animalibus exanguibus*, p.574.

Il reprend également des dessins de Pietro Andrea Matthioli⁵¹⁸ (1501-1577) : *Pulmo marinus* (figure 42) et certainement *Potta marina vulgo* (figure 43).

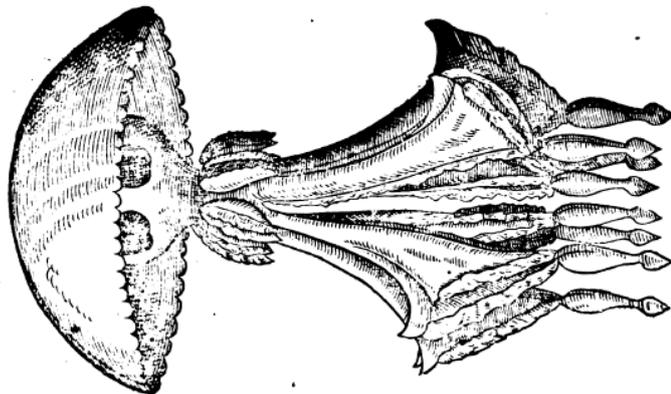
⁵¹⁸ Peter Andreae MATTHIOLI, *Commentarii in VI Libros Pedacii Discoridis Anazarbeo de Medica materia*, Basileae, Joannis Konig, 1574, 1027 p.

Pulmo marinus Matth.



πνεύμων θαλάσσιος. PULMO MARINUS. CAP. XXXVI.

POdagras, pernionesque emendar pulmo marinus recens, tritus & illirus.



Pulmon. **P**ulmones marini animalium pulmonibus non absimiles habentur. Hi (ut Plinius est auctor libr. 9. cap. 47.) eadem
marini confider. qua frutici inest natura, perinde ac spongiis, urticis, stellis, & olothyris. Conspiciuntur marini pulmones plerumq, undis supernatantes, futuram mari procellam praefragientes. Colore crystalli in modum pellucido, cum caeruleo misto, substantia tam fragili, ut vix è mari integer eximi queat. Mirum, quod si iis virgae baculiq, perungantur, nocte facium accensarum modo lucem edant: admotus prurium facit, & ruborem excitat, id quod ego in me ipso expertus sum. πνεύμων
Nomina. θαλάσσιος & ἰσα Græcè: Latinus verò Pulmo marinus appellatur: Italiis Post a marina. Hispani, Natura de vieja, Capacha de velba.

Figure 42 - Illustration de *Pulmo marinus* Matthioli. En haut, extrait de U. Aldrovandi, (1606), *De reliquis animalibus exanguibus*, p.575. En bas, illustration de Matthioli (1574), *Commentarii in VI Libros Pedacii Discoridis Anazarbeoi de Medica materia*, p. 278.

Potta marina, vulgò prona & supina parte

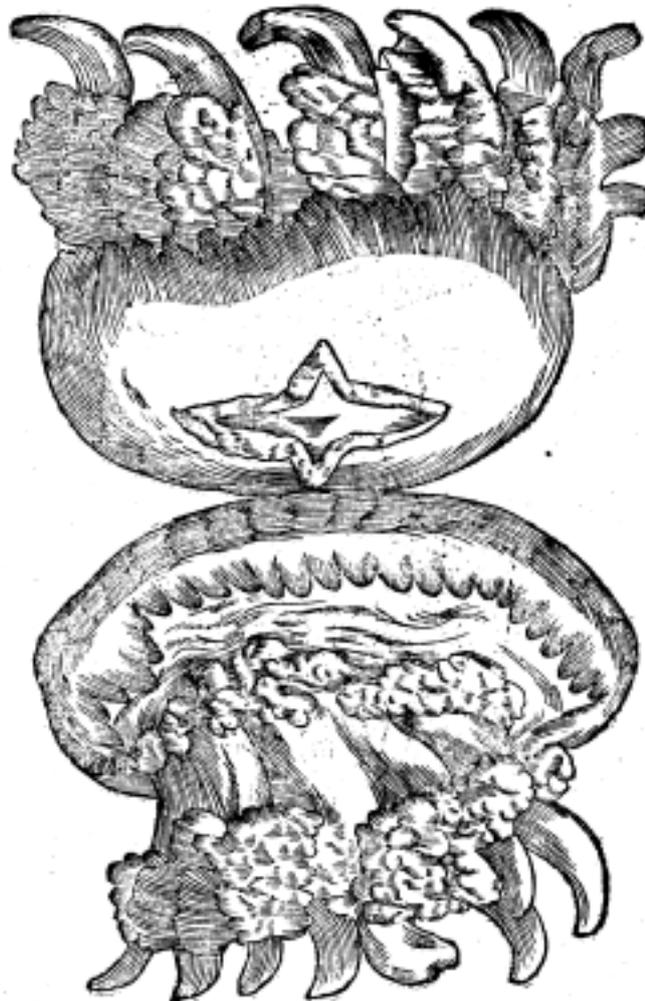


Figure 43 - *Potta marina vulgo prona & supina parte*. Extrait de U. Aldrovandi (1606), *De reliquis animalibus exanguibus*, p.576.

Les images sont gravées sur des planches de poirier par un allemand, Cristoforo Coriolano (1540- ?)⁵¹⁹. Le texte est également un décalque de la description française de Rondelet, et Aldrovandi réorganise les connaissances sous le forme de chapitres successifs : *Synonima* (synonymie), *Genus* (famille), *Differentia* (différences), *Descriptio* (description), *Natura* (nature), *Usus* (usage). Il s'agit d'un ouvrage écrit en latin comme la grande majorité des ouvrages savants alors et qui s'adresse donc aux érudits. L'originalité du travail d'Aldrovandi repose sur la volonté d'avoir un discours complet sur les espèces décrites et ceci explique

⁵¹⁹ Michael BRYAN, *Bryan's dictionary of painters and engravers*, London, G. Bell and sons, 1903, vol.1, 394 p.

cette forte dimension compilatoire⁵²⁰. Aldrovandi a le soin d'indiquer à chaque fois l'origine de ses illustrations et de ses sources en général. Les illustrations ne se basent donc pas obligatoirement sur une observation directe des organismes.

On retrouve également ce travail de reproduction chez Gesner comme en témoigne l'image suivante (figure 44), qui est une copie de Rondelet⁵²¹.

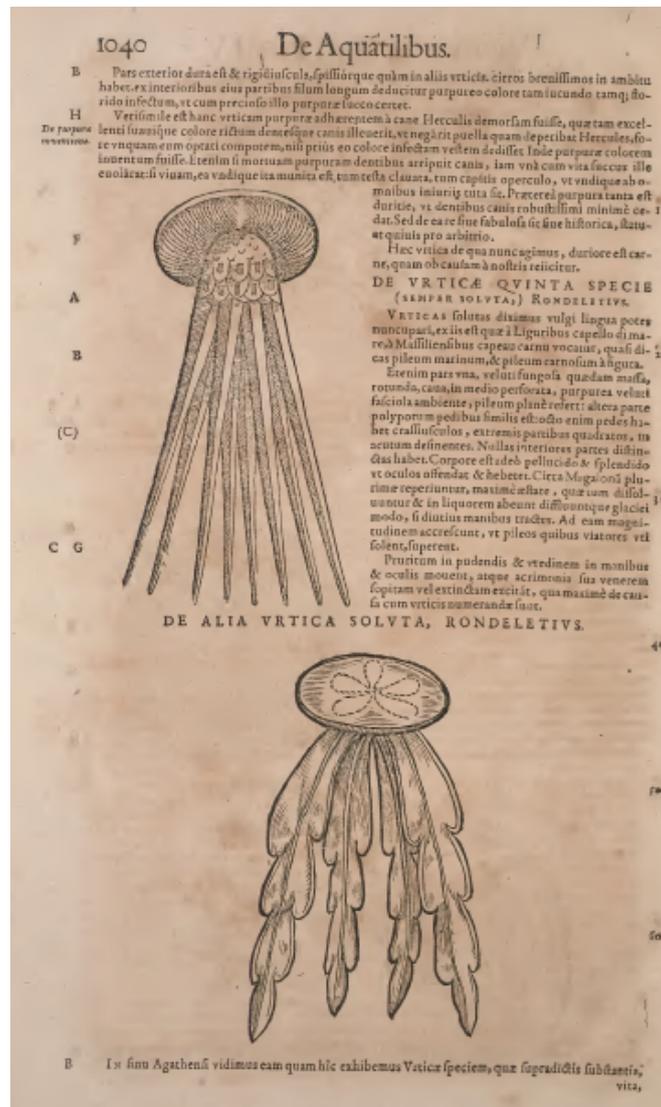


Figure 44 - Illustrations et commentaire de deux méduses : *Urtica quinta* et *Urtica soluta* d'après C.Gesner (1604), *Historiae animalium*, livre IV, p. 1040.

⁵²⁰ L. PINON, « Entre compilation et observation: l'écriture de l'Ornithologie d'Ulisse Aldrovandi », art cit., p.67.

⁵²¹ C. GESNER, *Historiae animalium liber IV: Qui est De Piscium & Aquatiliu animantium natura: cum iconibus singulorum ad viuum expressis ferè omnibus*, op. cit., p. 1040.

Les originaux de ces illustrations se trouvent dans la deuxième catégorie d'ouvrage du XVI^e siècle, ce que l'on pourrait nommer les « monographies naturalistes ».

1.3. Les premières monographies naturalistes.

Le deuxième genre d'ouvrage scientifique qui apparaît au XVI^e siècle, inclut des œuvres dans lesquelles les naturalistes prennent de la distance par rapport aux auteurs de l'Antiquité. Ils renouvellent leurs études via un retour à l'observation de terrain, en ne se limitant plus à la stricte compilation des textes anciens. C'est ainsi qu'apparaissent en zoologie des ouvrages qui amorcent une spécialisation en ne traitant que d'un seul « groupe » d'animaux. Ils constituent en quelque sorte les premières « monographies ». Tel est le cas, par exemple, en 1554 de *L'Histoire entière des poissons*⁵²² de Guillaume Rondelet (1507-1566) ou *La nature et la diversité des poissons, avec leurs pourtraicts, representez au plus pres du naturel* de Pierre Belon⁵²³ (1517-1564). Comme le revendique ce dernier titre, le XVI^e siècle voit éclore un renouveau de l'observation de terrain. Un tel changement se traduit également au niveau des illustrations qui tentent de représenter le plus fidèlement possible les organismes observés ; le seul souci d'esthétisme étant remplacé par un souci de réalisme⁵²⁴. Les illustrations occupent dorénavant une place importante voire quelquefois la première dans l'ordre de description.

Avec la deuxième catégorie d'ouvrages apparaît également une autre nouveauté : les livres sont très souvent publiés en français ou dans une autre langue vernaculaire. Ainsi *Libri de Piscibus Marinis* de 1554 semble avoir été écrit originellement en français par Rondelet, puis traduit en latin par Charles de l'Escluze ou Carolus Clusius (1526-1609) pour être publié en 1554, et retraduit en français pour l'édition de 1558 (probablement par un élève de l'auteur Laurent Joubert (1529-1583)). Dans l'ouvrage en question, Rondelet traite de tous les animaux qui vivent en milieu de vie aquatique et il se veut exhaustif. Le lecteur découvre donc à côté des poissons, aussi bien des castors que des orties de mer. Avec les seiches, les

⁵²² Guillaume RONDELET, *Libri de Piscibus Marinis: in quibus verae Piscium effigies expressae sunt... I*, Lyon, Bonhomme, 1554, vol.1, 625 p.

⁵²³Pierre BELON, *La nature et la diversité des poissons, avec leurs pourtraicts, representez au plus pres du naturel*, Paris, C. Estienne, 1555, 448 p.

⁵²⁴ Sabine RENOUD-LABROSSE, *La nature, le savant et l'image: les rapports entre textes et images dans les ouvrages de sciences naturelles du XVIe au XIXe siècle*, s.l., 2008.

poulpes, les aplysies et les actinies, Rondelet traite de deux espèces d'orties de mer (cinquième et sixième espèces) : la cinquième espèce est identifiée comme le Rhizostome d'Aldrovandi et la sixième sera nommée par Linné, *Medusa aurita*. L'ouvrage est richement illustré de 490 gravures sur bois. Chaque « poisson » est accompagné d'une illustration suffisamment précise pour montrer les diverses variations d'une même espèce. L'auteur des dessins serait George Reverdy⁵²⁵, l'un des graveurs et illustrateurs les plus renommés auprès des éditeurs lyonnais entre 1529 et 1560. Les connaissances de Rondelet sont étayées par de nombreuses lectures, en particulier d'auteurs antiques (Aristote, Théophraste, Discoride, Pline, Galien, Athénée, Opian...cités dans son livre), mais surtout elles sont complétées par des observations et des expérimentations. C'est ainsi que le naturaliste étudie les « poissons » au cours de ses voyages en Italie ou dans des pays plus lointains. De retour en France, il fait installer dans sa propriété proche de Montpellier des viviers afin d'observer au plus près les organismes qu'il veut décrire. Les moyens techniques dont il dispose sont encore limités : la loupe et la dissection. Pourtant, Rondelet va ébaucher une classification basée sur la forme des animaux et sur leur milieu de vie. Il expose également des théories sur leur génération, leur respiration, leur mouvement et leurs mœurs.

De Vrticæ quinta specie.

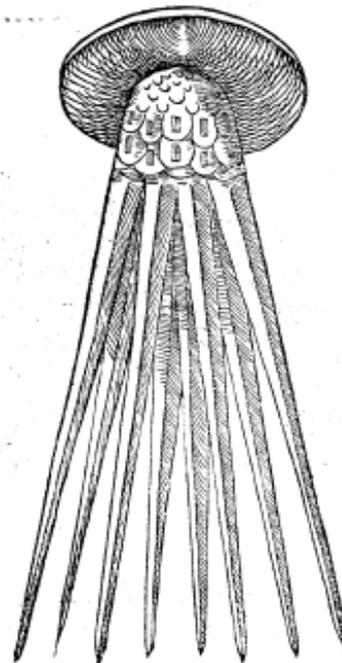


Figure 45 - Dessin de *Urtica quinta*. Extrait de Rondelet (1554), *Libri de Piscibus Marinis*, p. 532.

⁵²⁵ Katharina KOLB et Michel PASTOUREAU, *Graveurs, artistes & hommes de science: essai sur les traités de poissons de la Renaissance*, Paris, Ed. des Cendres & Institut du livre, 1996, 139 p.

Les illustrations de *Libri de Piscibus* sont des gravures sur bois, non colorées et non signées. Cette technique de gravure sur bois limite la précision du dessin et ce dernier apparaît alors fruste. Son exécution est très lente. Les images sont des vignettes occupant un quart de page et insérées dans le texte. Le dessin est placé sous le nom de l'espèce et en tête de notice. Le lecteur est donc invité à regarder la représentation de l'animal avant de lire sa description textuelle. L'image semble nous donner les moyens de reconnaître l'espèce dans la nature. Le texte reprend les éléments de reconnaissance avec éventuellement des comparaisons avec d'autres organismes que le lecteur est censé connaître.

Les organismes sont dessinés dans une position de profil qui semble figée et sans perspective. Comme on le verra également par la suite, cette vue de profil est le plus souvent utilisée pour permettre la reconnaissance des organismes. Chaque animal est représenté isolément et aucune référence graphique à son milieu de vie ne permet de le contextualiser. Sur l'illustration d'*Urtica quinta* (figure 45), les tentacules donnent l'impression de structures coupantes très rigides, telles des lames. Rondelet souligne dans sa description le caractère urticant de l'organisme, ce qui lui permet de justifier le nom d'ortie qu'il lui attribue. Dans sa description textuelle, Rondelet souligne la présence d'un chapeau et de huit pieds identiques à ceux des poulpes.

Malgré sa simplicité, le dessin joue bien un rôle de figuration d'une propriété biologique et le fait que la représentation graphique devance le texte et aurait une fonction mnémotechnique pour le lecteur. L'aspect « rigide » de l'organisme, et donc la place laissée à une certaine interprétation, peut s'expliquer par l'observation d'organismes échoués ou pêchés, la méconnaissance des causes des mouvements des méduses voire l'hypothèse d'une certaine fixité. Sur le dessin ne figure aucune légende et le texte situé au dessous ne fait pas référence à la représentation graphique. Il n'existe donc pas de dialogue entre le dessin et le texte et il incombe au lecteur de faire le lien.

De alia Vrtica foluta.

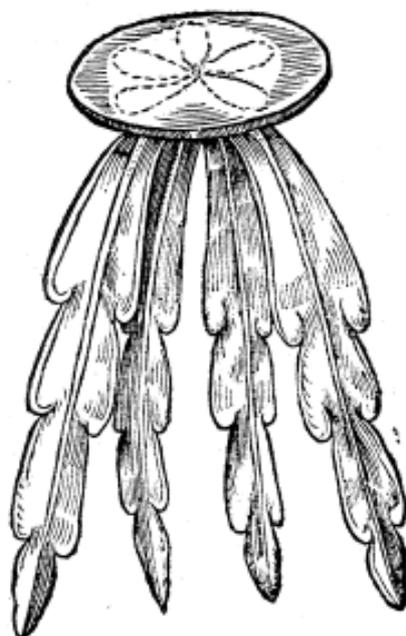


Figure 46 - Dessin de *Urtica foluta*. Extrait de Rondelet (1554), *Libri de Piscibus Marinis*, p. 533.

Cette seconde illustration suit le même modèle (figure 46), aussi bien dans le rapport au texte que pour les éléments du dessin : vue de profil, absence de perspective et de représentation de mouvement.

La même année, Pierre Belon (1517-1564) publie également un ouvrage sur les poissons : *De Aquatibus*⁵²⁶ (1553). Rondelet et Belon sont rivaux et témoignent de leur hostilité par livres interposés. Le premier reprochant au second de l'avoir plagié. Dans son *De Aquatibus*, Belon ne fait figurer qu'une seule *Urtica* (figure 47) qui, en fait, ressemble davantage à une anémone qu'à une méduse.

⁵²⁶ P. BELON, *De Aquatilibus, libri duo: cum conibus ad viam effigiem, quoad eius fieri potuit, expressis*, op. cit.



Figure 47 - Dessin de *Urtica explicata*. Extrait de P. Belon (1553), *De Aquatibus*, p. 342.

On assiste, avec ces dessins, au début de la constitution d'un corpus d'images de référence concernant les *Urtica*. Le statut de l'image commence à émerger. Il ne s'agit plus seulement d'éléments décoratifs mais d'illustrations résultant soit d'une observation directe, soit de la compilation d'images antérieures. Elles sont présentes dans les ouvrages pour guider l'observation et aider à la détermination. Par conséquent, elles doivent mettre en valeur les critères de détermination, comme ici le caractère urticant. Le texte reste essentiel pour l'étude plus précise et est introduit par le dessin qui correspond bien plus à une description générale et seulement morphologique. Le livre illustré répond bien à la fonction de « livrer une information » aussi bien textuelle que figurative⁵²⁷. Cette période est également celle du début de l'exploration de la mer. Les gravures s'y rapportant permettent alors la découverte de nouveaux organismes : comme ici les *Urtica*. L'image constitue alors le témoignage de l'existence d'une forme de vie dont la nature n'est pas encore précisée et auquel peu ont encore eu accès. Elle est également le fruit d'une certaine interprétation due à la difficulté de conserver en état les méduses pêchées.

⁵²⁷ Michel PASTOUREAU, *Couleurs, images, symboles*, Paris, Léopard d'or, 1989, 291 p.

2. Les XVII^e- XVIII^e siècles : la constitution des « images spécimens » et des « images savantes ».

A la gravure sur bois succède au XVII^e siècle, la gravure sur métal qui permet une plus grande précision des images. Il existe plusieurs techniques pour graver la plaque de métal : le burin ou l'utilisation d'un acide (eau-forte). Parfois, le graveur associe les deux techniques, en commençant par la taille douce et en finissant avec le burin. Or, la taille douce n'est pas gravée en relief, mais en creux, à l'inverse donc des caractères. Il faut donc deux machines différentes pour l'impression : celle de l'image d'une part et du texte d'autre part. On assiste donc à une séparation du texte et de l'image et à l'apparition d'éléments de légende ou de renvoi pour pallier à cette prise de distance. Cette nouvelle technique permet également d'augmenter la précision du dessin ; l'espace entre deux traits parallèles se réduit et la souplesse des formes s'accroît. On voit apparaître la perspective et l'ombrage ce qui augmente le réalisme des images. La gravure sur cuivre permet également une plus grande rapidité d'exécution et de multiplication. En conséquence, les livres à figures ou vignettes peuvent être diffusés mais restent des marchandises coûteuses.

Les XVII^e et XVIII^e siècles sont également les témoins de la découverte d'un nombre croissant de nouvelles espèces en relation avec les grandes explorations maritimes et l'expansion de la culture scientifique. Les artistes se mettent à voyager et tentent de reproduire fidèlement le spectacle de la nature. Par ailleurs, les animaux extraordinaires rencontrés contribuent à développer le goût de l'exotisme chez les occidentaux. Les rois, les princes, les gens d'Eglise et de robe créent des cabinets de curiosités ammassant toutes sortes d'objets naturels rares⁵²⁸, dont les échantillons de méduses. L'inventaire de ces collections conduit à dresser des catalogues de curiosités.

2.1. Les catalogues des cabinets de curiosités.

Avec le développement des explorations et la découverte de nouvelles terres au XVI^e siècle, plusieurs princes, savants et amateurs (notamment des apothicaires) se mettent à collectionner les curiosités en provenance de ces nouveaux mondes. Ils présentent alors leurs acquisitions dans des cabinets de curiosités. Le cabinet de curiosités⁵²⁹ est défini comme un

⁵²⁸ Madeleine PINAULT, *Le peintre et l'histoire naturelle*, Paris, Flammarion, 1990, p.18.

⁵²⁹ Oliver IMPEY et Arthur MACGREGOR, *The Origins of Museums: the Cabinet of Curiosities in Sixteenth- and Seventeenth-Century Europe.*, Oxford, Clarendon Press, 1985, 336 p.

microcosme ou un résumé du monde dans lequel coexistent des objets de la terre, des mers, des airs (minéral, végétal et animal) à côté des productions de l'Homme. L'objectif des « curieux » n'est pas d'accumuler ou de répertorier la totalité des productions de la nature (« animalia », « mineralia », « végétalix ») mais plutôt de dévoiler ses secrets à travers la dimension du fantastique. Les propriétaires des cabinets vont donc rechercher les objets les plus extraordinaires et les plus rares.

Les riches familles liées au commerce de produits exotiques, telles les Médicis en Italie ou les Fugger en Allemagne, sont à l'origine de la constitution des premiers cabinets⁵³⁰. Dès le milieu du XVI^e siècle commencent à paraître des catalogues, souvent illustrés, faisant l'inventaire des objets accumulés. Ces opuscules ne sont pas seulement des listes exhaustives d'échantillons. Ils contiennent également des planches représentant quelques échantillons judicieusement sélectionnés.

Dans les inventaires des cabinets, à côté d'animaux empaillés et de nombreux coquillages, on peut trouver, quoique très rarement, des traces de spécimens de méduses. Tel est par exemple, le cas du catalogue des curiosités d'Albert Seba⁵³¹ (1665-1736) illustré par Pieter Tanjé (1706-1761).

Seba habite à partir de 1696⁵³² à Amsterdam. La situation particulière de cette ville, avec son port et son activité commerciale, lui permet d'obtenir des spécimens en provenance du nouveau monde et de contrées lointaines. L'apothicaire possède l'un des plus beaux cabinets de curiosité de l'époque⁵³³.

⁵³⁰ Krzysztof POMIAN, *Collectionneurs, amateurs et curieux: Paris, Venise: XVIe-XVIIIe siècles*, Paris, Gallimard, 1987, 368 p.

⁵³¹ Albertus SEBA, *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam: opus, cui, in hoc rerum genere, nullum par existit.*, Amstelædami, J. Wetstenium, & Gul. Smith, & Janssonio-Waesbergios, 1735, vol.plates, 658 p.

⁵³² Hendrik ENGEL, *The life of Albert Seba*, s.l., Svenska Linnésällskapet År Skr., 1937, pp.75-100.

⁵³³ Philippe JAUSSAUD, « Les curiosités de trois apothicaires », *Revue d'histoire de la pharmacie*, 2003, vol. 91, n° 340, pp. 603-610.



Figure 48 - Albert Seba dans son cabinet de curiosité. Extrait de A.Seba (1735), *Locupletissimi*, p.1.

Sur une gravure en couleurs figurant au début de son ouvrage, Seba pose avec ses collections et les ouvrages qui présentent ses spécimens (figure 48). Parmi ces derniers figurent des méduses que l'apothicaire nomme « champignons de mer⁵³⁴». Le catalogue de Seba se divise en 4 tomes, dont la parution s'échelonne entre 1734 et 1765. Dans le tome 3, les champignons de mer sont décrits comme des organismes qui :

« sont molasses et sans sang, auxquels on donne le nom de Zoophytes. Ils sont sans os, sans écailles et sans coquilles ; on dirait qu'ils sont composés d'une espèce de mucosité épaisse, tenace et couverte d'une tendre membrane. Ils diffèrent entre eux soit à l'égard de la forme, soit à l'égard des genres et des espèces. La vie qu'ils ont mérite à peine le nom de vie ; cependant ils ne se laissent pas de croître, peut-être à la manière des Champignons et des Mousses qui s'attachent sur d'autres plantes ».

« Quant à leur accroissement, il n'y a point de doute qu'il n'ait lieu, surtout si l'on considère qu'ils peuvent tirer leur nourriture de l'eau, de la même manière que les Champignons terrestres avec lesquels ils ont beaucoup de rapport. On remarque en effet que les Champignons croissent en très peu de temps, lorsqu'ils se trouvent dans

⁵³⁴ Albertus SEBA et al., *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam : opus, cui, in hoc rerum genere, nullum par existit.*, Amstelaedami, J. Wetstenium, & Gul. Smith, & Janssonio-Waesbergios, 1758, p.2.

une terre grasse qui leur fournit de bons sucres, et qu'au contraire ils dépérissent tout-à-coup, lorsqu'on les arrache⁵³⁵ ».

On voit ici le rapprochement que réalise l'auteur entre les zoophytes et les organismes végétaux, parmi lesquels sont alors classés les champignons, en se basant sur le mode de croissance. Seba compare également le mode de nutrition des champignons terrestres avec celui des champignons de mer. Par ailleurs, il souligne la difficulté d'étude des méduses, liée en particulier à leur conservation difficile :

« On remarque encore que ceux (les champignons) que l'on met dans quelque liqueur spiritueuse, immédiatement après les avoir tirés de terre, se conservent pendant plusieurs années dans le même état où ils étaient auparavant. Or il en est de même à l'égard des Zoophytes, que l'on peut conserver lorsqu'ils ne font que d'être tirés de la Mer, mais si on les expose au grand air, ne fût-ce que pendant l'espace d'un jour, ils se fondent tout-à-coup, sans qu'il en reste autre chose que leurs sales dépouilles⁵³⁶».

Dans la suite de son texte, Seba cite les propriétés fluorescentes : « lorsque l'eau de la mer se trouve échauffée par la chaleur du soleil, ils flottent sur la superficie, et jettent au milieu des ténèbres une espèce de lumière semblable à celle du phosphore⁵³⁷».

Enfin, il mentionne également les propriétés urticantes « parce qu'ils piquent ceux qui les touchent, de même que l'Ortie terrestre »⁵³⁸. Le texte précédemment analysé fait suite à une planche isolée (figure 49), dont il constitue l'explication. En effet, seuls des numéros de figures apparaissent sur la planche : il n'existe aucune description précise des organismes représentés.

⁵³⁵ *Ibid.*, p. 1.

⁵³⁶ *Ibid.*, p. 2.

⁵³⁷ *Ibid.*, p. 1.

⁵³⁸ *Ibid.*, p. 2.



Figure 49 - Image de "Champignon de mer" figure I, II et II, par A.Seba. Extrait du catalogue du cabinet des curiosités. Planche I. (1758), tome 3.

Outre l'absence de légende, on peut noter la symétrie de disposition des figures les unes par rapport aux autres, rappelant le souci à la fois d'esthétisme et de rangement des objets savants dans le cabinet de curiosité. On remarque également la présence de couleurs sur ces dessins mais elles sont loin de représenter la couleur réelle des organismes. Ces dessins ont été livrés

au public non colorés et ce n'est que secondairement qu'ils ont été peints par des peintres à qui les propriétaires des ouvrages confiaient cette tâche ou par le lecteur lui-même. Donc aucune vérification des couleurs n'était faite par l'auteur du livre⁵³⁹.

En résumé, l'image existe par elle-même, sans que le lecteur soit obligé de faire des allers-retours entre l'iconographie et le texte. On peut parler ici d'« image – spécimen » : l'image remplace un objet absent des collections ou dont la conservation dans des bocaux rend l'observation difficile ou altère les caractéristiques. En particulier, il est possible de restituer la morphologie ou les couleurs des méduses, disparues lors de la conservation de l'échantillon. L'image de « Champignon de mer » de Seba, avec sa dimension esthétique, tente aussi de refléter une dimension scientifique. Cependant, représenter un échantillon dans son état de conservation, limite l'exactitude de la restitution par l'image. Les dessins de méduses étudiés jusqu'à ce point de notre travail, laissent une large part à l'interprétation, faute d'observation directe de l'organisme vivant.

L'observation des organismes dans leur milieu de vie, va permettre de gagner en précision si le dessin est réalisé « sur le motif » par les artistes-voyageurs eux-mêmes.

2.2. Les voyageurs et le début de la constitution des images savantes.

Nous avons pu voir dans notre deuxième partie, que l'essor des grandes explorations naturalistes s'est accompagné d'une multiplication des études de méduses. Ces voyages ont également fourni aux artistes l'opportunité de dessiner des organismes encore inconnus en Europe, afin de permettre aux savants restés en France de poursuivre des recherches. Parmi les premiers voyageurs auteurs de dessins de méduses, figure le père Charles Plumier (1646-1704). Né à Marseille, il est dans un premier temps formé aux mathématiques et aux sciences physiques par les religieux du Couvent des Minimes de la place Royale à Paris⁵⁴⁰. Mais très vite, il se tourne vers l'histoire naturelle et plus particulièrement la botanique. Doué d'un véritable talent tant comme botaniste, que dessinateur, graveur ou tourneur⁵⁴¹, Plumier est

⁵³⁹ Cette coloration après publication pouvait également faire l'objet d'une vérification par le savant. On peut citer par exemple l'exemple de Daubenton qui a contrôlé toutes les couleurs des planches de l'Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du Roi (1770-1782) de Georges Louis Leclerc Buffon et Louis Jean-Marie Daubenton.

⁵⁴⁰ Charles BOURGEOIS, « Le Père Louis Feuillée, astronome et botaniste du roi (1660-1732) », *Revue d'histoire de la pharmacie*, 1967, pp. 333-357.

⁵⁴¹ Charles PLUMIER, *L'art de tourner en perfection toutes sortes d'ouvrages au tour... ouvrage très curieux et très nécessaires à ceux qui s'exercent au tour*, Lyon, J.Certe, Paris, J.Jombert, 1701, 187 p.

très vite repéré pour participer à une expédition aux Antilles. Si, dans un premier temps, l'Amérique du Sud est surtout sillonnée par les Hollandais, les Antilles sont explorées quant à elles par les Français. Plumier y effectue ainsi plusieurs voyages grâce à la protection de Michel Begon (1638- 1710) – officier de la Marine royale - qui bénéficie de la faveur de Louis XIV⁵⁴². Le premier voyage, effectué en 1689, connaît un énorme succès et il est suivi par deux autres en 1693 et 1695. A cette occasion, Plumier dessine lui-même⁵⁴³ des milliers de spécimens de plantes et d'animaux⁵⁴⁴ avec le projet de constituer une importante *Histoire naturelle des Antilles*. De retour à Paris, ses dessins sont organisés en album et classés par règne et par espèce. C'est dans le volume consacré aux Tetrapodes que l'on trouve les deux dessins⁵⁴⁵ de méduses présentés dans les figures 50 et 51 :

⁵⁴² Paul FOURNIER, « Charles Plumier, minime » dans *Voyages et découvertes scientifiques des missionnaires naturalistes français à travers le monde pendant cinq siècles XVe à XXe siècles*, Paris, P. Lechevalier & fils, 1932, pp. 53-72.

⁵⁴³ Notes diverses du Père Plumier, Paris, Archives du MNHN, BCMNHN, Ms33.

⁵⁴⁴ L'inventaire des productions de C.Plumier a été fait par Patrick James Stigant WHITMORE, « The order of Minims in seventeenth-century France », *International Archives of History of Ideas*, 1967, vol. 20, pp. 187-198.

⁵⁴⁵ Images consultables sur le site du MNHN :

http://bibliotheques.mnhn.fr/EXPLOITATION/infodoc/digitalCollections/viewerpopup.aspx?seid=MNHN_MS30 (consulté le 23 juillet 2018).

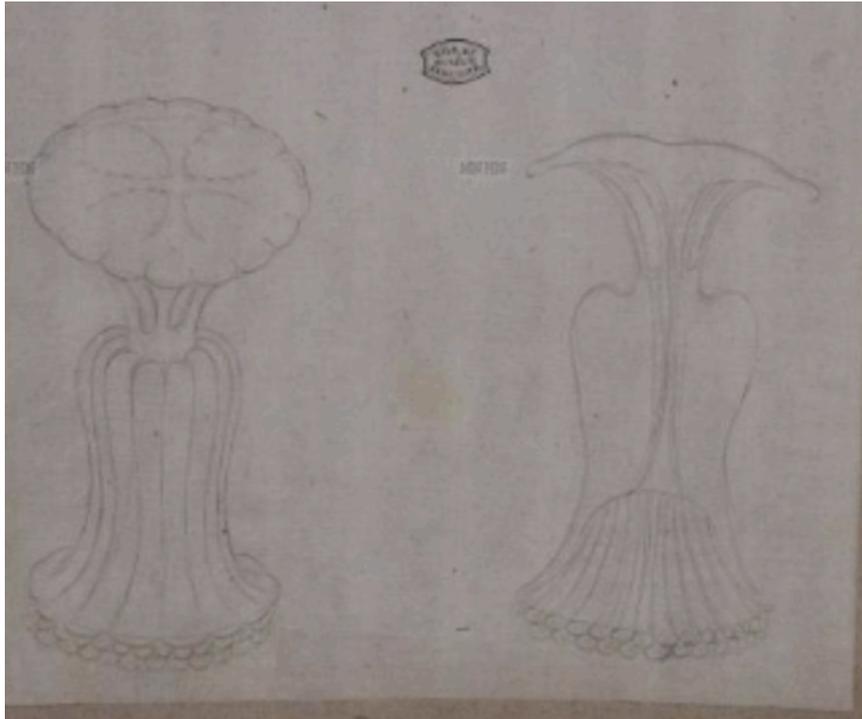


Figure 50 - Dessins de C. Plumier, non publié, Collection du MNHN. Inventaire n°42.

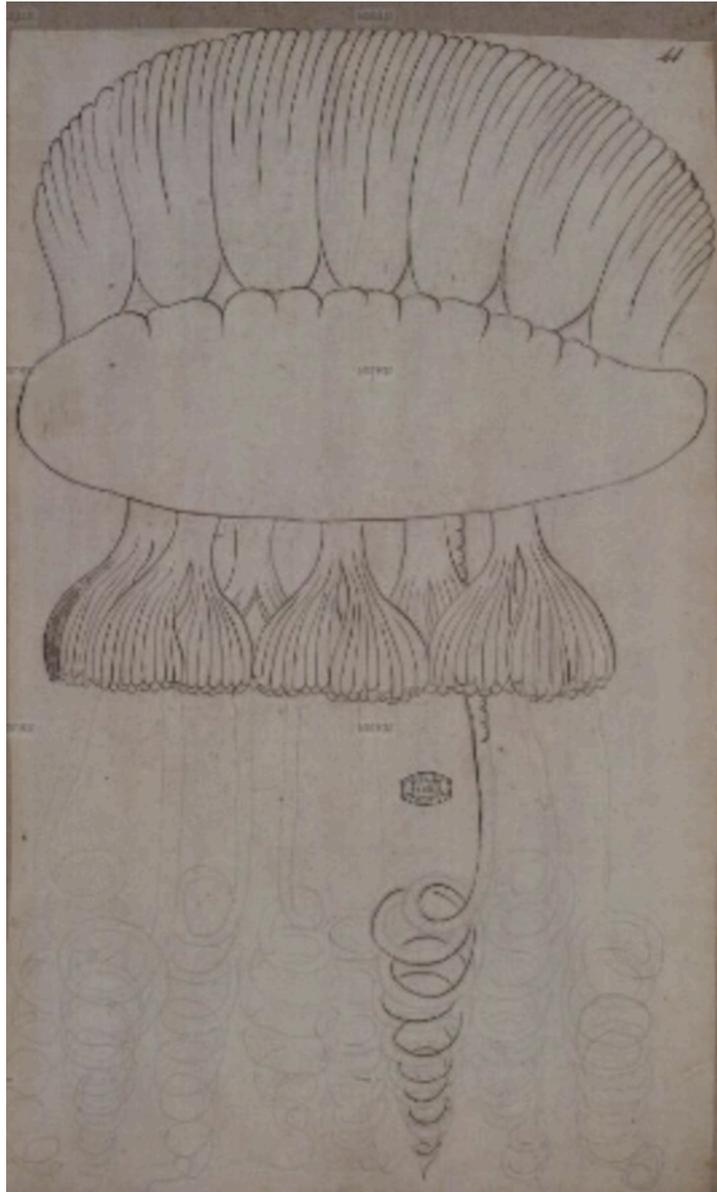


Figure 51 - Dessin de Physale (?) de Charles Plumier. Non publié. Collection du MNHN. N° 41.

A l'époque de Plumier, ses dessins sont réputés pour leur grande précision scientifique, laquelle traduit une rigoureuse observation de terrain. Ce sont ses illustrations de plantes et de poissons qui l'ont rendu célèbre⁵⁴⁶. Dans le cas des deux dessins d'organismes alors rattachés aux méduses que nous présentons ici, même s'il ne s'agit, semble-t-il, que de dessins préparatoires, il faut souligner la précision apportée à certains détails : par exemple, on voit figurer les canaux aquifères (figure 50). On remarque également que Plumier utilise le pointillé pour rendre compte de la transparence des méduses. A la différence d'autres croquis,

⁵⁴⁶ Theodore W. PIETSCH, *Charles Plumier (1684-1704) et ses dessins de poissons de France et des Antilles*, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 2017, 408 p.

aucun commentaire écrit ne figure sur cette planche. Plumier complète son travail d'observation par l'utilisation du microscope, à l'aide de lentilles qu'il avait lui-même perfectionnées. Il effectue également des dissections des organismes afin de découvrir l'anatomie interne, pratique initiée et vulgarisée par les Académiciens des sciences lorsqu'ils travaillaient à la parution des *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux* sous la direction de Claude Perrault⁵⁴⁷ en 1671. Dans son œuvre, Charles Plumier réalise deux types de planches⁵⁴⁸ : des planches simples avec la vue latérale de l'organisme pêché, à laquelle il juxtapose parfois des détails morphologiques et des planches anatomiques contenant des organes ou des éléments du squelette. Ce dernier type de planches est tout-à-fait nouveau. Dans le cas des dessins de méduses (figure 50), il s'agit d'une planche simple exécutée à la pierre noire et les contours de la méduse sont repris à la plume. Aucun lavis de couleurs ne figure sur ces planches de méduse mais il pourra l'utiliser, plus exceptionnellement, pour d'autres dessins⁵⁴⁹.

A la mort de Plumier, la préparation de l'édition de certains volumes de son *Histoire Naturelle* était achevée mais les ouvrages de zoologie sont restés inédits et ses dessins sont actuellement conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris⁵⁵⁰. Certains dessins de Plumier constitueront une grande source d'inspiration pour les vélins du roi exécutés par Claude Aubriet⁵⁵¹. Mais tel n'est pas le cas des deux croquis de méduses. Ces dessins de Plumier marquent une étape importante dans la représentation des structures internes des méduses car on distingue enfin une ébauche d'organisation dans ces « masses gélatineuses ». Le dessin de la morphologie reste encore peu précis et en particulier au niveau des tentacules.

⁵⁴⁷ Claude PERRAULT, *Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des animaux*, Paris, Imprimerie Royale, 1671, 91 p.

⁵⁴⁸ Alice HANOMOU, « Les voyages du Père Charles Plumier (1646-1704): des dessins de la faune et de la flore des îles françaises d'Amérique (martinique, Guadeloupe et Saint Domingue) à la fin du XVIIe siècle », *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 2008, vol. 15, Numéro 1, pp. 51-71.

⁵⁴⁹ Michel THIREAU et al., « L'oeuvre ichtyologique de Charles Plumier lors de ses voyages aux Antilles (1689,1693,1695) » dans *Explorations et voyages scientifiques de l'Antiquité à nos jours.*, Paris, CTHS, 2008, pp. 47-56.

⁵⁵⁰ Dessins consultables sur : http://bibliotheques.mnhn.fr/EXPLOITATION/infodoc/digitalCollections/viewerpopup.aspx?seid=MNHN_MS30 (consulté le 23 juillet 2018)

⁵⁵¹ Aline HAMONOU-MAHIEU, *Claude Aubriet (vers 1665-1742), peintre d'histoire naturelle*, Rennes II, s.l., 2006.

Le siècle suivant permettra, grâce à l'utilisation d'instruments d'observation en particulier, d'expliciter ces structures.

2.3. Le XVIII^e siècle et le développement des images savantes.

Au cours du XVIII^e siècle, la place des illustrations dans les ouvrages de sciences naturelles se confirme. Il s'agit également de l'époque durant laquelle se constituent les disciplines naturalistes. Par exemple, l'ichthyologie est fondée par Peter Artedi (1705-1735). Il s'agit également du siècle du triomphe des classifications avec l'œuvre de Linné, qui va largement contribuer à la popularité de l'histoire naturelle.

Dans les publications scientifiques, apparaissent des images que l'on peut qualifier de savantes c'est-à-dire qui font apparaître des détails le plus souvent acquis grâce à l'observation microscopique. Les images illustrant le texte se veulent alors le reflet de la réalité. Elles tendent vers un fort contenu scientifique au détriment de l'esthétisme. L'utilisation fréquente du microscope par les naturalistes dès le XVII^e siècle introduit donc précision et réalisme. Dans le même temps, l'intérêt pour l'étude des méduses se développe et c'est tout naturellement que ce domaine d'étude s'enrichit d'images savantes.

Parmi les premières images savantes représentant des méduses, figurent celles publiées en 1758 par le révérend géologue et naturaliste anglais William Borlase⁵⁵² (1695-1772) dans son *Histoire naturelle de Cornwall*⁵⁵³. Cet ouvrage contient 28 planches gravées issues d'observations effectuées en Cornouailles. Les planches ont été réalisées au burin sur plaques de métal, le dessin étant dû à Borlase lui-même. On ne connaît que les initiales du graveur I.G.Sculp (qui pourrait être Jean Godefroy Seuter (1717-1800)⁵⁵⁴). Les dessins de méduses se trouvent sur la planche XXV et sont présentés sur la figure 52.

⁵⁵² Peter POOL, *William Borlase*, s.l., Royal Institution of Cornwall, 1986, 314 p.

⁵⁵³ William BORLASE, *The natural history of Cornwall*, Oxford, London, W. Jackson, W. Sandby, 1758, 326p.

⁵⁵⁴ François BRULLIOT, *Dictionnaire des monogrames, marques figurées, lettres initiales, noms abrégés etc. avec lesquels les peintres, dessinateurs, graveurs et sculpteurs ont désigné leurs noms*, Munich, Institut littéraire artistique de la librairie de J.G Cotta, 1833, 454 p.

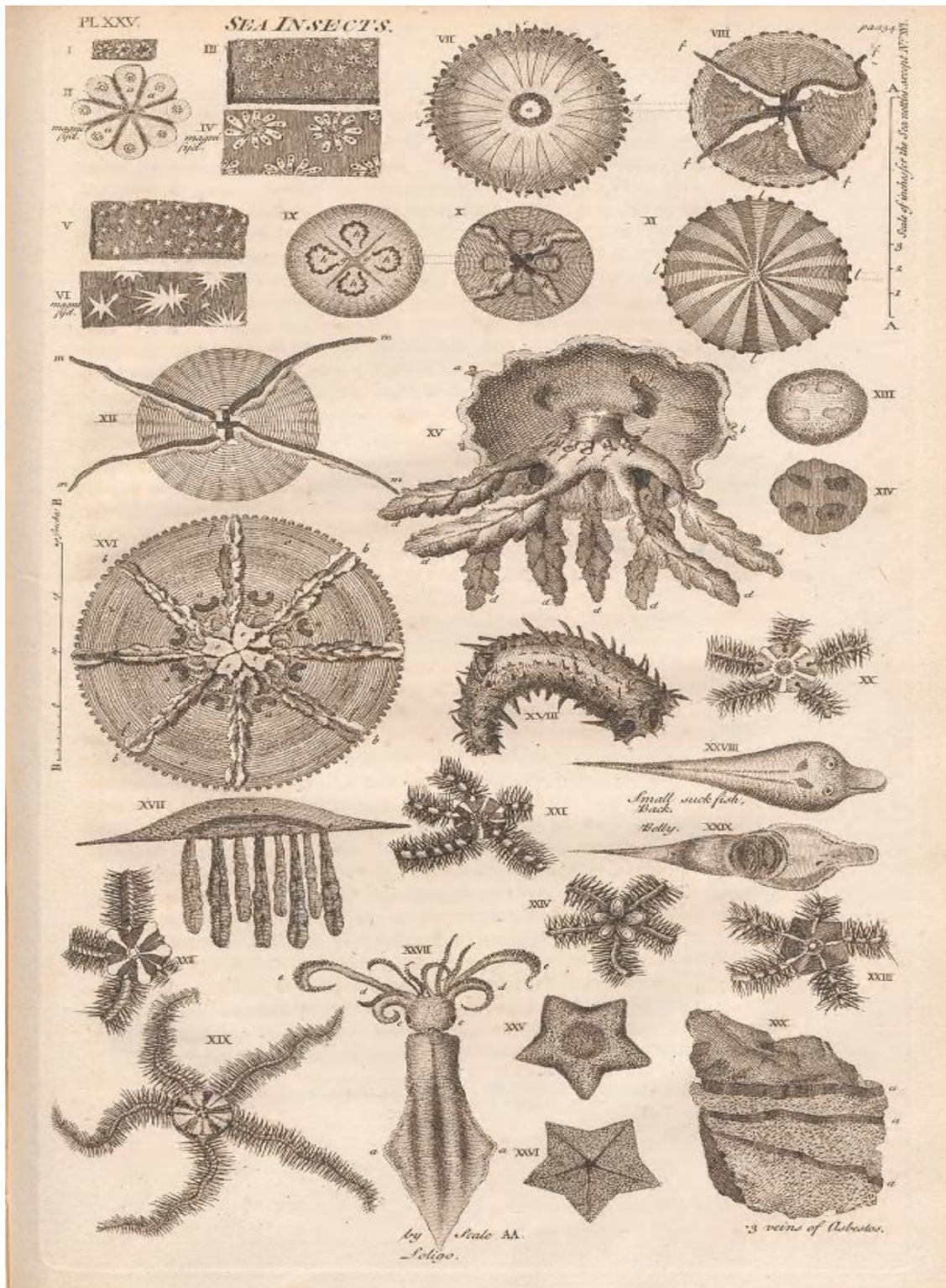


Figure 52 - Image de méduses extraite de Borlase (1758), *The natural history of Cornwall*, planche XXV, p. 254.

Ils sont numérotés de VII à XVI. Les méduses sont le plus souvent dessinées selon une vue orale que complète une vue aborale. La vue latérale n'est alors plus la seule représentation possible pour reconnaître les organismes. Le regard du lecteur se porte sur de nouveaux éléments de reconnaissance tels que les ornements de l'ombrelle, l'organisation de la

bouche...L'image, en noir et blanc, est légendée en caractères minuscules italiennes. Deux échelles sont indiquées sur la planche : une pour *Medusa aurita* et une autre pour *Urtica marina*. Il s'agit ici d'une des premières indications d'une échelle. Ce souci de fournir les dimensions des organismes est également très présent dans le texte descriptif.

Concernant les relations entre le texte et l'image, celui-ci fait référence à la légende du dessin. L'image devient donc nécessaire pour construire le discours. Chaque élément anatomique, comme les tentacules ou la position des canaux ou de la bouche, est décrit en détail dans le texte, avec mention de la légende présente sur le dessin. Le lecteur a donc besoin de l'image pour comprendre le texte, lequel permet de nommer les éléments anatomiques voire leur fonction (par exemple, les tentacules pour le déplacement ou la bouche pour la nutrition, les deux seules fonctions que Borlase tente d'expliquer). Mais pour l'essentiel la nature et le rôle des structures sont incompris et Borlase les décrit alors en faisant référence à des formes géométriques, telles que l'étoile, la croix ou le cercle... comme en témoigne la description d'*Urtica marina* :

« Sa figure est ronde, son dos convexe, marqué au centre d'un cercle nourri (référence sur le dessin :a), d'une couleur aunée; à trois quarts de pouce du cercle, commencent les rayons fixes (référence sur le dessin : bb), qui pointent vers l'intérieur au centre, et se divisent en deux branches ou jambes qui tendent vers la circonférence, chaque jambe se terminant par un petit bouton en forme d'œuf (référence sur le dessin : cc) , un demi-pouce de long, et distant l'un de l'autre d'un quart de pouce⁵⁵⁵».

Dans un souci d'identification, Borlase décrit avec précision la forme, la taille et la couleur des structures observées. Le dessin souligne la symétrie des éléments morphologiques. Il existe une parfaite concordance entre les éléments décrits dans le texte et ceux représentés sur l'image traduisant un souci de précision scientifique. On peut remarquer qu'à côté de la représentation des canaux radiaires, des détails des bras buccaux et des tentacules, figure pour la première fois la représentation des gonades dans la poche génitale (figure 52, dessin IX légende b ou dessin XVI légende b) mais sans qu'elles soient nommées ainsi et sans que l'on comprenne alors la fonction de ces structures.

⁵⁵⁵ W. BORLASE, *The natural history of Cornwall, op. cit.* p. 256. Traduction personnelle. « Its figure is round, its back convex, marked in the centre with a deeded circle, a, of an auborn colour; at three quarters of an inch distance from the circle begin the fixteen rays, b b, which point inwards to the centre, and divide into two branches or legs as they tend to the circumference, each leg terminating in a little egg-like knob, c c, half an inch long, one fourth of an inch distant from one another ».

Pour réaliser sa planche, l'auteur a semble-t-il prélevé quelques échantillons puis les a placés dans un récipient afin de les observer. Il utilise le microscope pour accéder aux détails de la structure tels que par exemple les bras buccaux. Borlase fait peu référence aux auteurs qui l'ont précédé : seule figure une citation de Rondelet. La pauvreté de la bibliographie relative aux méduses, explique certainement la difficulté de l'auteur à nommer les organismes recueillis.

On retrouve le même écueil chez Job Baster (1711-1775), quand il décrit deux espèces de méduses dans son *Opuscula subseciva*⁵⁵⁶. Après des études de médecine à Leiden aux Pays-Bas, Baster commence à étudier la vie marine dans l'estuaire d'Oosterschelde situé au sud du pays. Au cours de ses études, Baster s'est convaincu de l'importance de l'observation approfondie. C'est certainement ce qui lui a permis d'expliquer divers phénomènes peu connus à l'époque, tels que la production de luminescence par les organismes marins⁵⁵⁷ ou la première invasion marine par la méduse *Maeotias marginata*⁵⁵⁸. De plus, Baster a observé pour la première fois la libération d'une forme méduse par *Obelia*⁵⁵⁹.

Quant à ses illustrations des organismes qui nous intéressent (figures 53 et 54), son texte latin du tome II livre 2⁵⁶⁰ fait référence à quatre figures sur les planches V et VII. Il nomme *Medusa capillata* l'échantillon de la figure 1. Les espèces des figures 2, 3 et 5 sont non identifiées (mais laissent penser à *Chrysaora hysoscella*). L'auteur des illustrations est le néerlandais J. Rhodius (1760- ?) qui a réalisé une gravure sur plaque de cuivre (dont certains exemplaires ont été colorés à la main).

⁵⁵⁶ Job BASTER, *Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis quibusdam marinis, eorumque ovariis et seminibus continentia*, Harlemi, Bosch, 1765, T.2, Lib.2 pp. 53-62.

⁵⁵⁷ E. Newton HARVEY, « Benjamin Franklin's Views on the Phosphorescence of the Sea », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1940, pp. 341-348.

⁵⁵⁸ Claudia E. MILLS et John T. REES, « New observations and corrections concerning the trio of invasive hydromedusae *Maeotias marginata* (= *M. inexpectata*), *Blackfordia virginica*, and *Moreisia* sp. in the San Francisco Estuary », *Scientia marina*, 2000, vol. 64, n° S1, pp. 151-155.

⁵⁵⁹ Paul F. S. CORNELIUS, « The linking of polyp and medusa stages in *Obelia* and other coelenterates », *Biological journal of the Linnean Society*, 1977, vol. 9, n° 1, pp. 45-57.

⁵⁶⁰ J. BASTER, *Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis quibusdam marinis, eorumque ovariis et seminibus continentia*, op. cit.

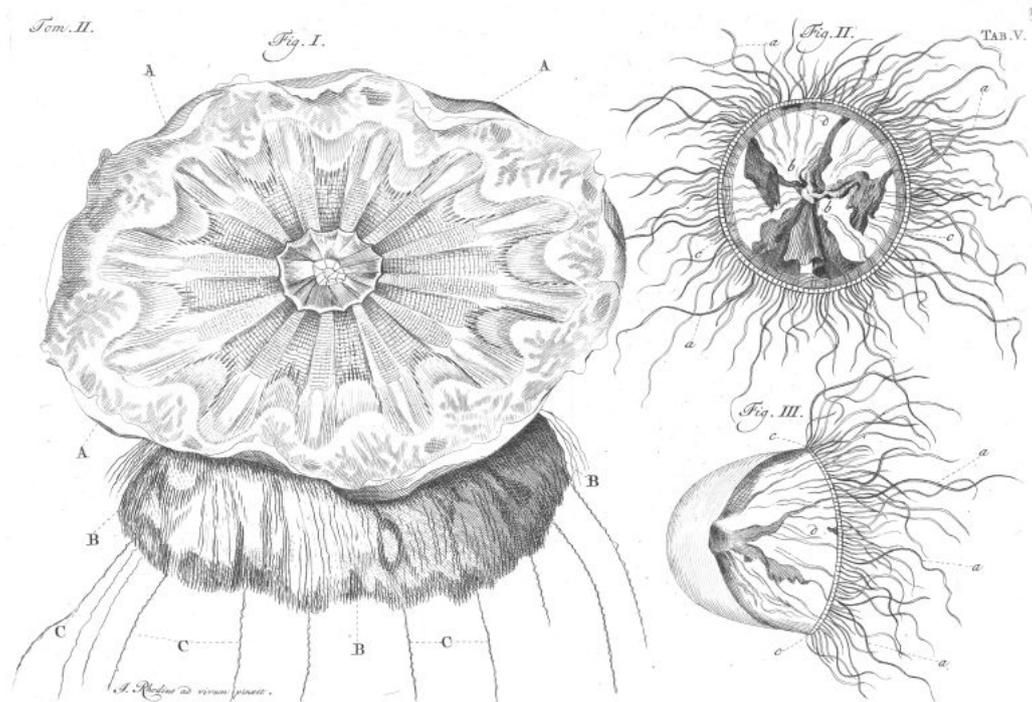


Figure 53 - Planche V : *Medusa capillata* (figure I) et deux espèces de méduses non identifiées (figures II et III). D'après Baster, (1765), *Opuscula subseciva*, dessin de J.Rhodium.

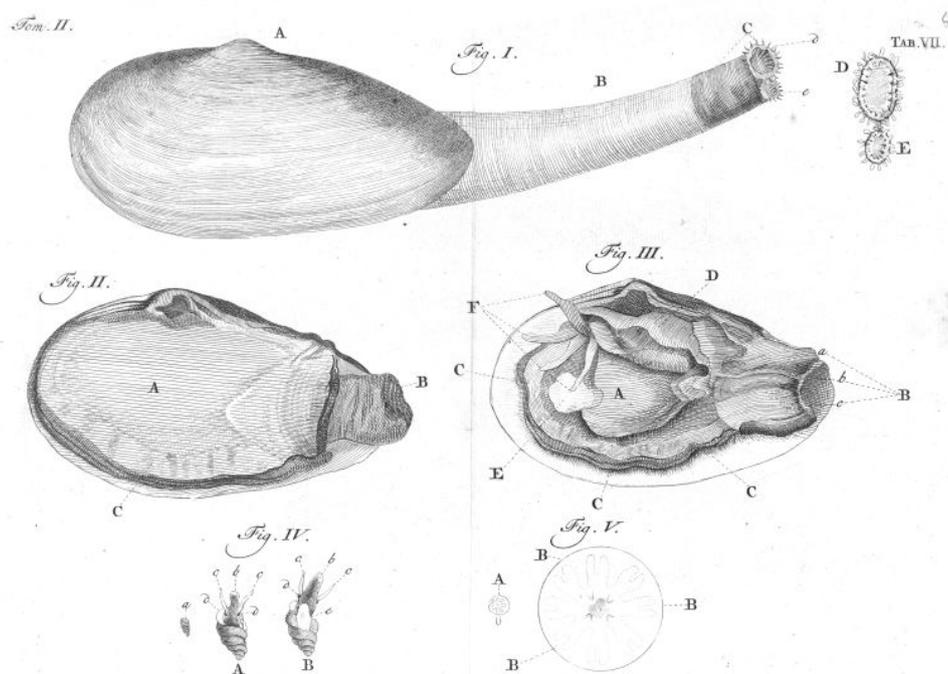


Figure 54 - Planche VII : dessin d'une espèce de méduse non identifiée (figure V). D'après Baster, (1765), *Opuscula subseciva*, dessin de J.Rhodium.

La grande nouveauté de ces illustrations et de celles de Borlasse, réside dans la précision des représentations des structures internes, c'est-à-dire de l'estomac et de ce que l'on nommera ensuite les gonades (planche II figure II légende b). Notons que la nutrition et la reproduction des méduses restent encore un mystère au XVIII^e siècle. Dans son texte, Baster souligne l'utilisation du microscope, ce qui expliquerait l'amélioration de la précision du dessin. Par ailleurs, il représente pour la première fois une méduse dans un mouvement de nage (figure 59-III) en cherchant à reproduire la contraction de la cloche. L'image savante prend donc une nouvelle dimension, car elle ne permet plus seulement l'identification des espèces en reproduisant des caractères morphologiques. Elle tente aussi d'expliquer, en lien étroit avec le texte, le fonctionnement des organismes grâce à une description correcte de l'anatomie interne. Enfin, le tome 1 livre III d'*Opuscula subseciva*⁵⁶¹, fournit une dernière représentation de méduse, plus précisément d'*Aurelia aurita* (figure 55).

⁵⁶¹ Job BASTER, *Opuscula subseciva observationes miscellaneas de animaliculis et plantis. Tomus primus*, Harlemi, J.Bosch, 1761, 99 p.

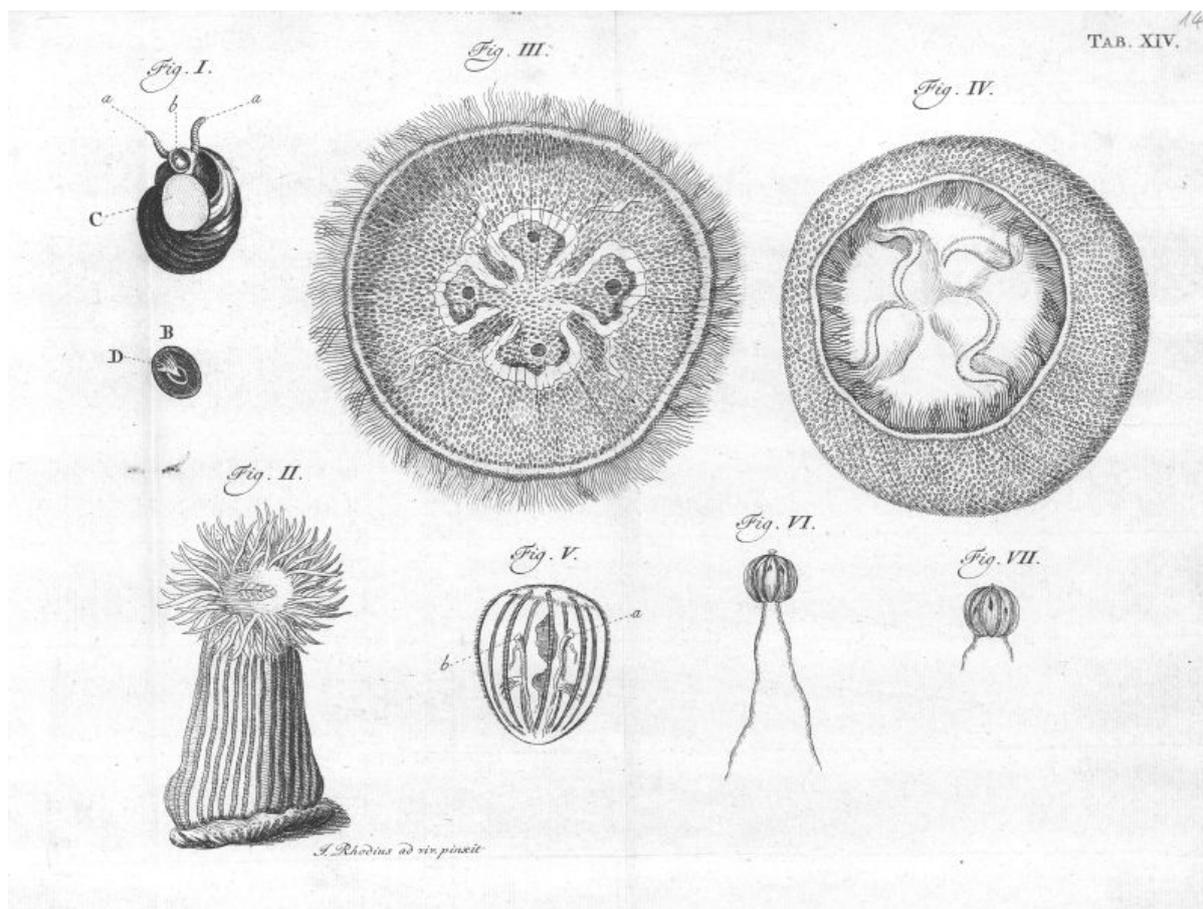


Figure 55 - Planche XIV : figures III et IV : dessin d'*Aurelia aurita*. D'après Baster, (1765), *Opuscula subseciva*, dessin de J.Rhodius.

2.4. Les images des atlas zoologiques.

La dernière image évoquée (figure 55), comme les précédentes, illustre un ouvrage qui inclut des textes descriptifs. Mais, au cours du XVIII^e siècle, on voit également apparaître des recueils d'illustrations sous forme d'atlas, lesquels constituent de véritables « musées de papier ». L'image prend alors de la distance par rapport au texte et revendique son autonomie. La tradition de l'atlas est à rechercher dans la cartographie du XVI^e siècle. Elle renvoie à un ensemble de cartes réunies selon une séquence définie visant à l'exhaustivité⁵⁶². Ce type d'ouvrage s'ouvre au XVIII^e siècle à d'autres champs de savoir et en particulier à la zoologie⁵⁶³. Le terme d'atlas désigne alors un recueil d'images réparties dans des planches et joint à un ouvrage qui va en faciliter la compréhension. Le rapport de l'image au texte change, la première prenant de la distance vis-à-vis du second et existant alors par elle-même.

⁵⁶² Teresa CASTRO, « Atlas: pour une histoire des images "au travail" », *Perspective*, 2013, vol. 1, pp. 161-167.

⁵⁶³ Lorraine DASTON et al., *Objectivité*, s.l., Les Presses du réel, 2012, p.32.

Définis au départ simplement comme des « compilations systématiques d'objets de travail » ou comme des « dictionnaires des sciences de l'œil ⁵⁶⁴ », les atlas deviennent rapidement des éléments de construction du savoir. En effet, si « ce sont les images qui font les atlas (...) ce sont aussi les images d'atlas qui font la science⁵⁶⁵ ». Des images « objets de travail » se substituent alors aux spécimens naturels, qui restent trop exceptionnels ou trop particuliers pour permettre d'établir des généralisations ou des comparaisons. Les atlas peuvent aussi circuler et constituer des objets d'étude communs à plusieurs scientifiques.

Un bon exemple d'atlas dans lesquels figurent des images de méduses, est représenté par l'ouvrage de Pehr Forsskål (1732-1763) : *Icones naturalium rerum*⁵⁶⁶. Celui-ci correspond au volume rassemblant les figures et accompagnant un ouvrage de description textuelle des différentes espèces : *Descriptions animalium* ⁵⁶⁷ publié un an plus tôt. Dans l'atlas, le seul élément textuel est l'index des illustrations.

Ces dernières sont issues d'observations réalisées par Forsskål lors de la mission d'exploration du Proche et Moyen-Orient organisée par le roi du Danemark, Frédéric V, entre 1761 et 1763 ⁵⁶⁸. Disciple de Linné, Forsskål parcourt, avec six autres naturalistes expérimentés, l'Égypte et le Yémen, plus particulièrement les zones côtières⁵⁶⁹. Seul survivant de l'expédition, Carsten Niebuhr (1733-1815) reprend quelques années après son retour les manuscrits de Forsskål et les publie sous le seul nom de ce dernier. Le travail de Forsskål représente une contribution essentielle à la biologie marine et plus particulièrement à celle de la Mer Rouge.

Péron soulignera plus tard la qualité de son travail : « Au milieu de tant d'efforts impuissants, de tant de travaux inutiles, se montre avec un éclat l'immortel ouvrage de Forsskål (1775), le

⁵⁶⁴ *Ibid.*, p. 31.

⁵⁶⁵ *Ibid.*, p. 31.

⁵⁶⁶ P. FORSSKÅL, *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi, op. cit.*

⁵⁶⁷ P. FORSSKÅL, *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål... Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Adjuncta est Materia medica Kahirina atque tabula maris Rubri geographica, op. cit.*

⁵⁶⁸ L.J. BAACK, « A naturalist of the northern enlightenment: Peter Forsskål after 250 years », *Archives of natural history*, 2013, vol. 40, n° 1, pp. 1-19.

⁵⁶⁹ Torben WOLFF, « The Danish expedition to "Arabia felix"(1761–1767) », *Bulletin de l'Institut océanographique de Monaco (Special Issue)*, 1968, vol. 2, pp. 581-601.

plus important de tous ceux qui jusqu'à ce jour ont été publiés sur les Méduses ⁵⁷⁰ ». En effet, Forsskäl nous présente en noir et blanc les images de huit espèces nouvelles, sur les planches de son ouvrage qui sont numérotées de XXVIII à XXXIII : *Medusa cephea*, *Medusa octostyla*, *Medusa andromeda*, *Medusa aequorea*, *Medusa cruciata*, *Medusa persea*, *Medusa mollicina*, *Medusa pileata*. L'auteur des dessins est en réalité George-Guillaume Baureinfeind⁵⁷¹ (? - 1763) qui meurt lors du voyage en Arabie. Quant au graveur, il s'agit de J. Haas, (1720-1775), comme l'indique la signature en bas des planches. Les dessins sont publiés le plus souvent en noir et blanc.

⁵⁷⁰ Commentaire écrit par Péron dans son Histoire générale des Méduses publié dans J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p. 101.

⁵⁷¹ Joseph-François. MICHAUD et Louis-Gabriel MICHAUD, *Biographie universelle ancienne et moderne. Tome III*, Paris, Michaud Frères, 1811, p.577.

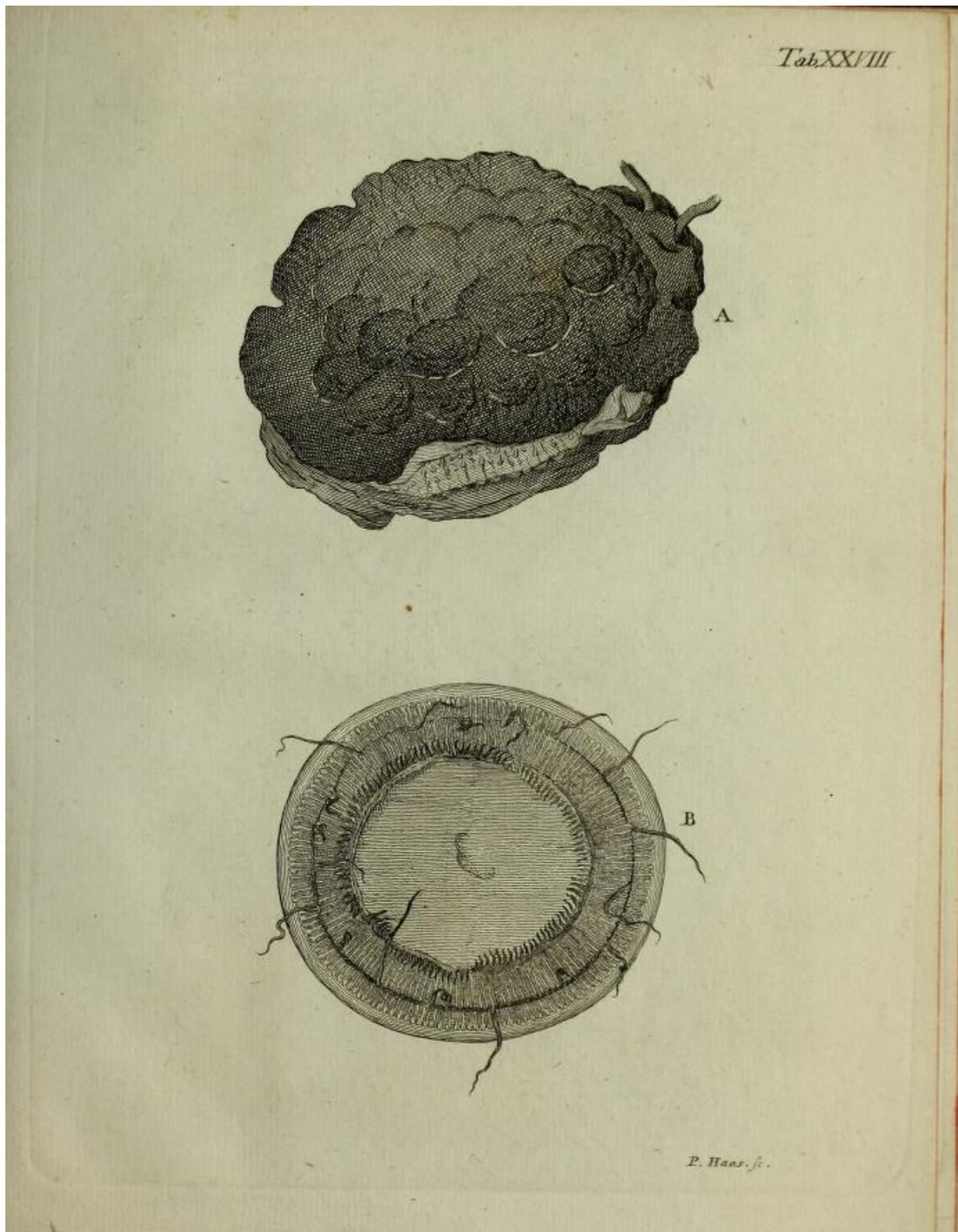


Figure 56 - Image de méduse non décrite par le texte, extrait de P . Forsskål, (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXVIII.

La première planche de méduse (figure 56), ne correspond à aucune description dans le texte du livre accompagnant l'atlas et elle n'est pas identifiée. On remarque le dessin de détail (figure 57) de ce que l'on appellera plus tard les rhopalies (organe sensoriel photo-sensible des méduses) dont le rôle physiologique sera identifié par Ehrenberg en 1836.



Figure 57 - Détail de la figure précédente. Image de méduse non décrite par le texte, extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXVIII.

On peut également noter l'absence de bras buccaux, ce qui laisse supposer une altération de l'échantillon expliquant que l'auteur ne l'ait pas décrit ni nommé dans le texte.

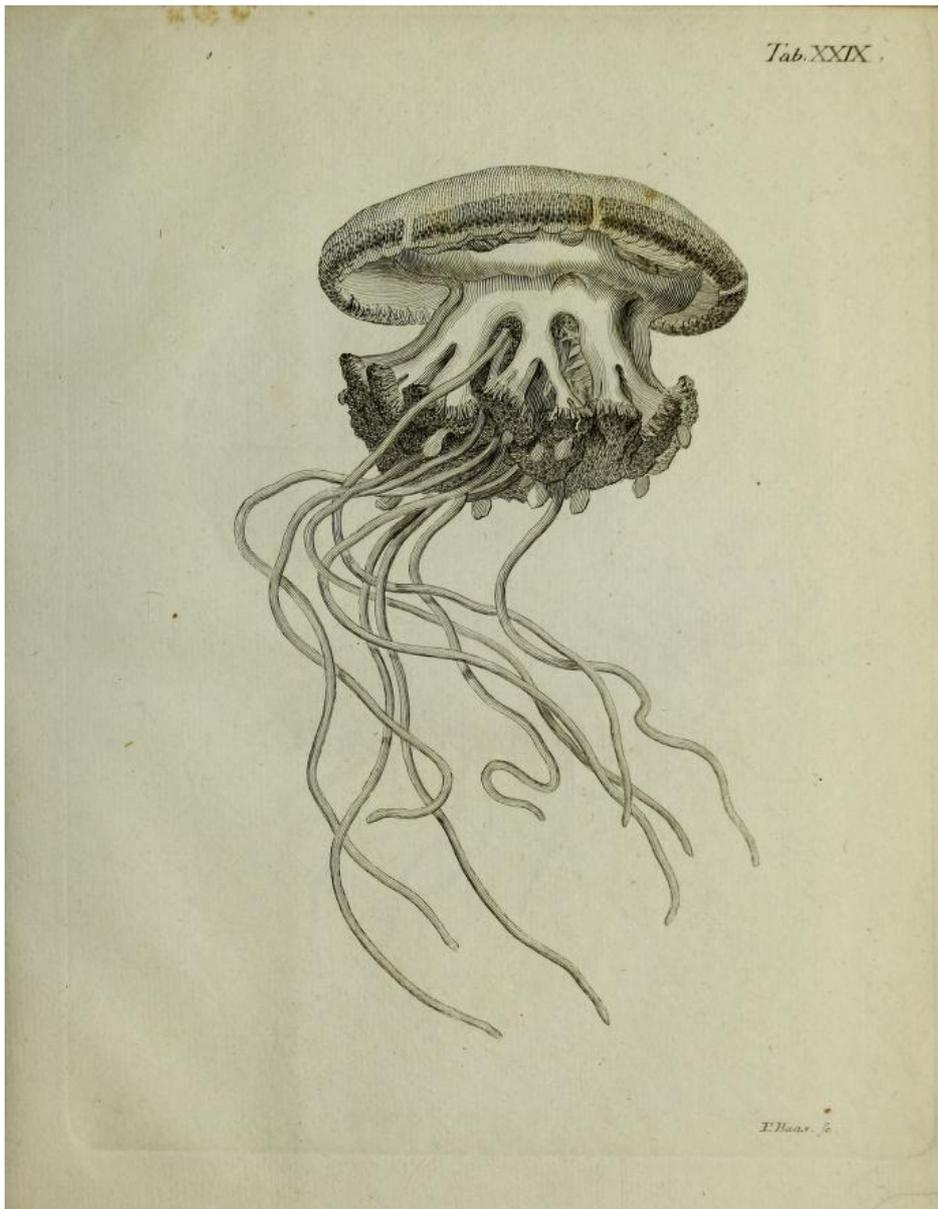


Figure 58 - Image de *Medusa cephea*, extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXIX.

Sur une autre illustration figure 58, l'auteur a voulu représenter une nouvelle espèce *Medusa cephea*. Fait nouveau et remarquable, le dessin donne une impression de mouvement grâce à la figuration de filaments fins flottants sur la face inférieure de l'animal. Cette nouvelle caractéristique confirme le fait que Forsskål observe les organismes dans leur milieu de vie c'est à dire l'eau de mer. Quoiqu'il en soit, la représentation d'un animal en mouvement n'est pas anodine en cette fin de XVIII^e siècle. En effet, certains scientifiques, comme Delamétherie vont différencier l'animal du végétal par une cause supplémentaire de mouvement : « la contractilité et l'irritabilité de sa fibre, laquelle est toujours une suite du mouvement de différentes liqueurs⁵⁷² ». Représenter le mouvement constitue donc un élément essentiel pour distinguer l'animal du végétal et permet donc de séparer ces deux mondes dans l'Echelle des Êtres.

On remarque également sur le dessin de précision des bras buccaux courts avec des excroissances en forme de chou-fleur d'où descendent les filaments fins. Ces caractéristiques se retrouvent dans le dessin de *Medusa octostyla* (figure 59), toujours associées au souci de représenter l'organisme en mouvement. L'image semble s'animer. Avec ces images savantes, le dessinateur ne figure plus seulement la morphologie des organismes, mais tente de représenter leur fonctionnement, par exemple leur mode de nutrition ou de déplacement.

⁵⁷² J.-B. LAMARCK, *Discours d'ouverture prononcé le 21 floréal an 8 (publié en introduction au système des animaux sans vertèbres)*, op. cit., p.181.



Figure 59 - Image de *Medusa octostyla*, extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXX.

Pour représenter *Medusa andromeda*, Forsskål choisit d'associer sur une même planche une vue de la face orale (à gauche de la figure 60) et de la face aborale (à droite de la figure 60). Il faut signaler que l'espèce (nommée ensuite par Péron *Cassiopea forskalea*) avec ses huit bras oraux, est posée à l'envers sur le fond (par rapport aux autres espèces de méduses) avec la face orale vers le haut, donc sur l'image de gauche de la planche. Chaque bras porte 4 à 6 palpes labiaux. Forsskål ajoute un dessin de détail de l'extrémité de ces bras. Cette image semble donc bien s'adresser à d'autres scientifiques qui cherchent à comprendre l'organisation des méduses afin de distinguer les espèces.

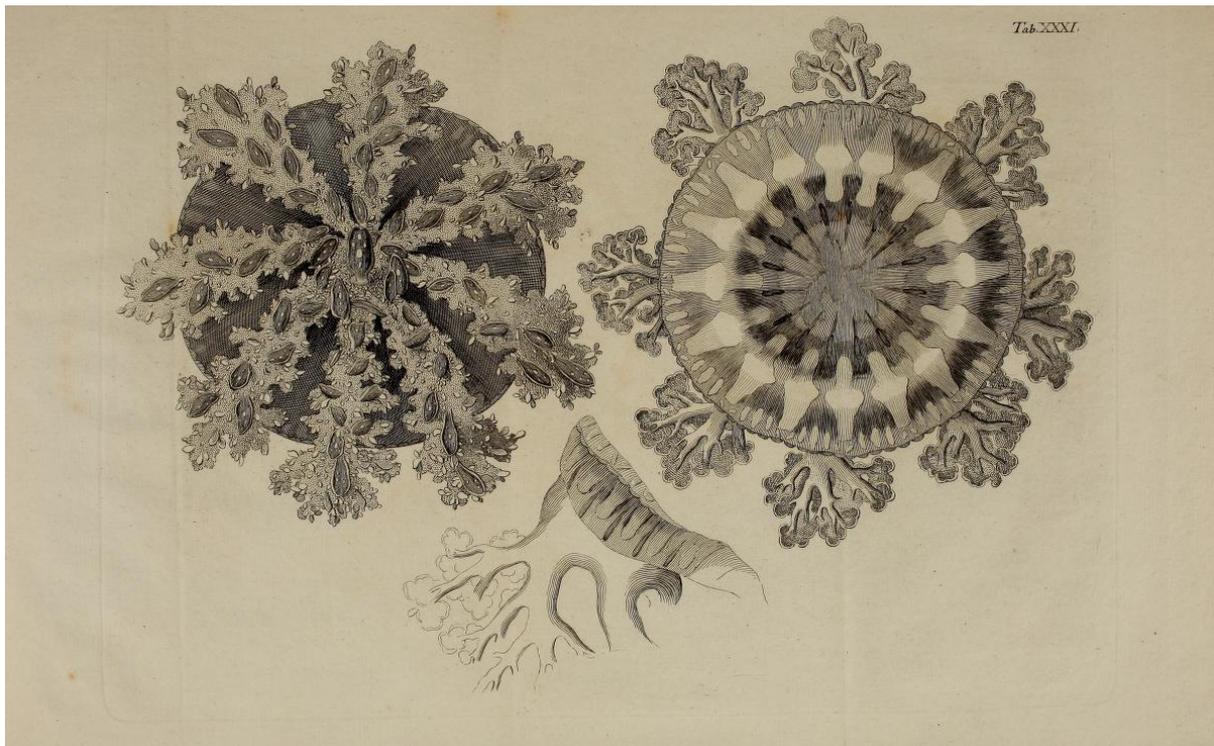


Figure 60 - Image de *Medusa andromeda*, extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXXI.

Notons dans les dessins étudiés précédemment, l'absence d'éléments de légende, donc de renvoi au texte du livre de descriptions. L'image existe par elle-même et c'est bien elle qui apporte le plus de renseignements sur les organismes étudiés. D'ailleurs, la description textuelle ne fournit pratiquement aucune information supplémentaire, hormis des indications sur la couleur des différentes parties de méduses : le texte pallie donc les insuffisances de l'iconographie en noir et blanc. Sur quelques rares planches, apparaît une légende, par exemple dans le cas de la représentation de *Medusa aequorea* sur la planche XXXII (figure 61). Voici cette légende :

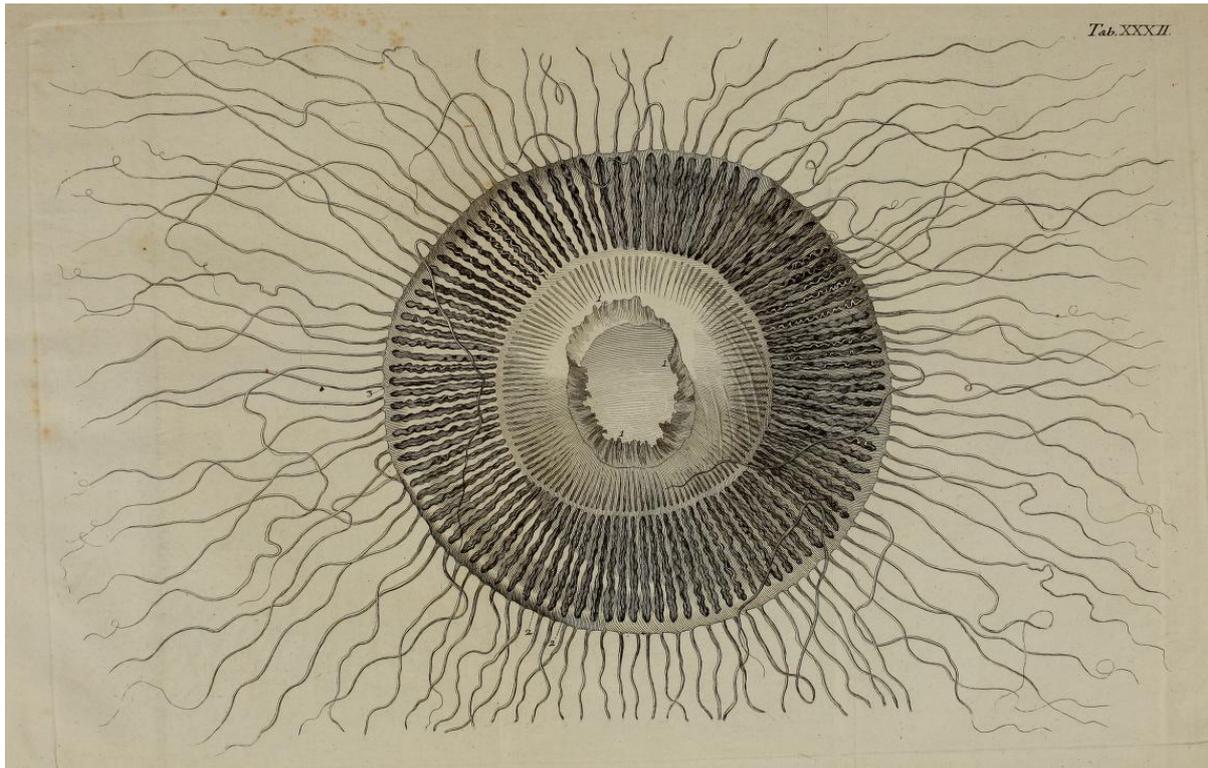


Figure 61 - Image de *Medusa aequora* extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXXII.

Légende figurant sur la planche XXXII :

- 1 : Margo oris versatilis (*marge mobile de la bouche*⁵⁷³).
- 2 : Radii membranacei undulati inter ventriculum disci marginem cirosum (*rayon membraneux ondulé entre l'estomac et la périphérie du disque*⁵⁷⁴).
- 3 : Radius longitudinaliter extensus ut crispatura evanescat, in quo videtur membrana alba longitudinalis media, connectens membranas laterales violaceas (*disparition du rayon ondulé qui a été étiré longitudinalement, ce par quoi on voit au milieu la membrane blanchâtre longitudinale, les côtés pourpres*⁵⁷⁵).

Cette légende n'est pas essentielle à la compréhension du dessin et n'apporte que peu d'éléments supplémentaires. Enfin, Forsskål clot son travail sur une planche qui regroupe plusieurs espèces, décrites avec beaucoup moins de précision que les précédentes (figure 62).

⁵⁷³ Traduction personnelle.

⁵⁷⁴ Traduction personnelle.

⁵⁷⁵ Traduction personnelle.

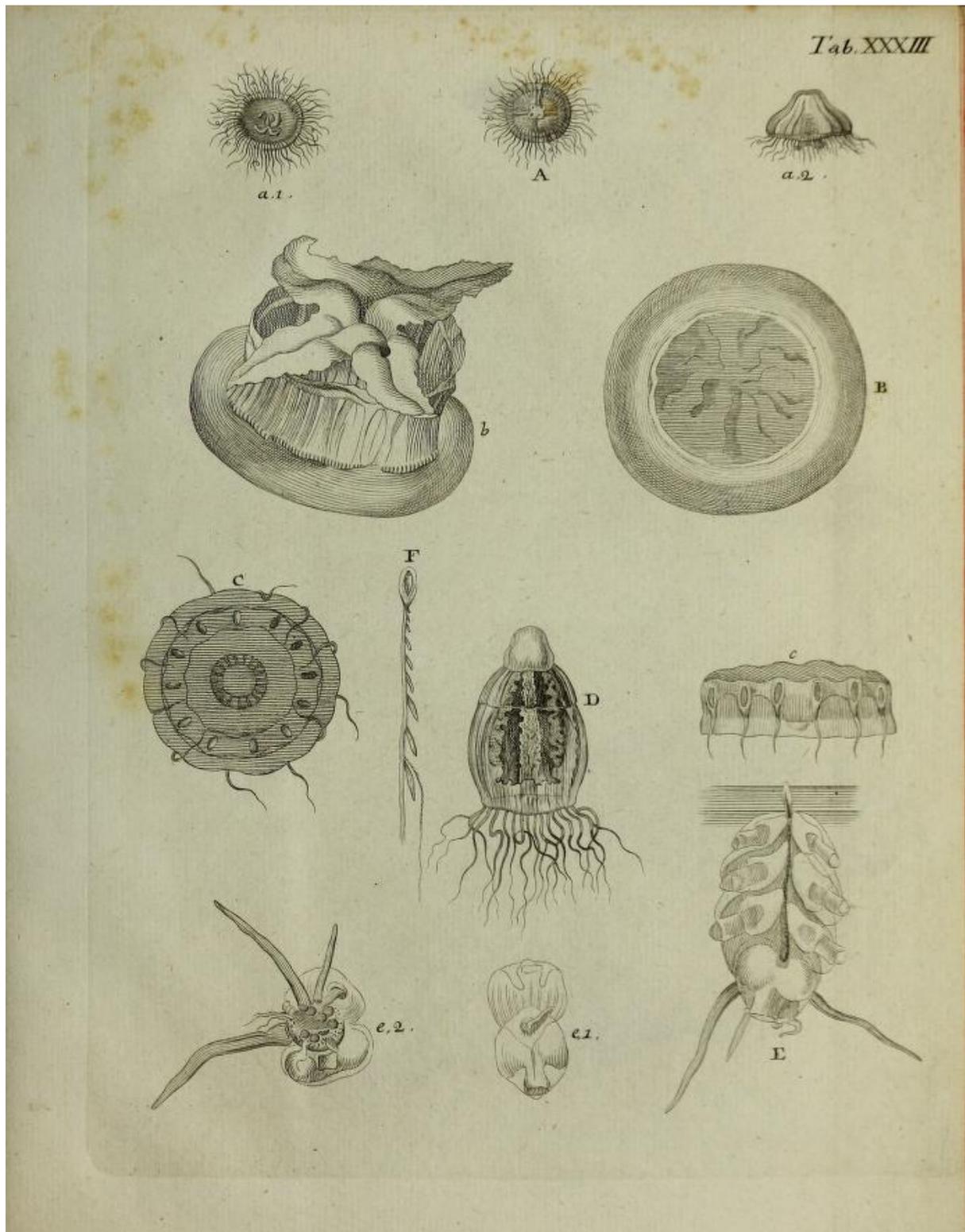


Figure 62 - Image de *Medusa cruciata*, extrait de P. Forsskål (1776), *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, planche XXXIII.

(Légende de la figure 62 : A : *Medusa cruciata* (a1 : vue de la partie inférieure, a2 : vue latérale). B : *Medusa persea* (b : vue inférieure). C : *Medusa mollicina* vue inférieure. D : *Medusa pileata*. Le reste des dessins représentent des Physophora).

Aux méduses figurant sur les dessins s'ajoutent six nouvelles espèces qui sont décrites uniquement dans le texte : *Medusa tetrastyla*, *Medusa andromeda*, *Medusa corona*, *Medusa proboscidalis*, *Medusa noctiluca*, *Medusa aequorea*. Forsskål a donc identifié au total douze nouvelles espèces lors de sa campagne en Mer Rouge. Le naturaliste ébauche une classification séparant les espèces tentaculées et les non tentaculées.

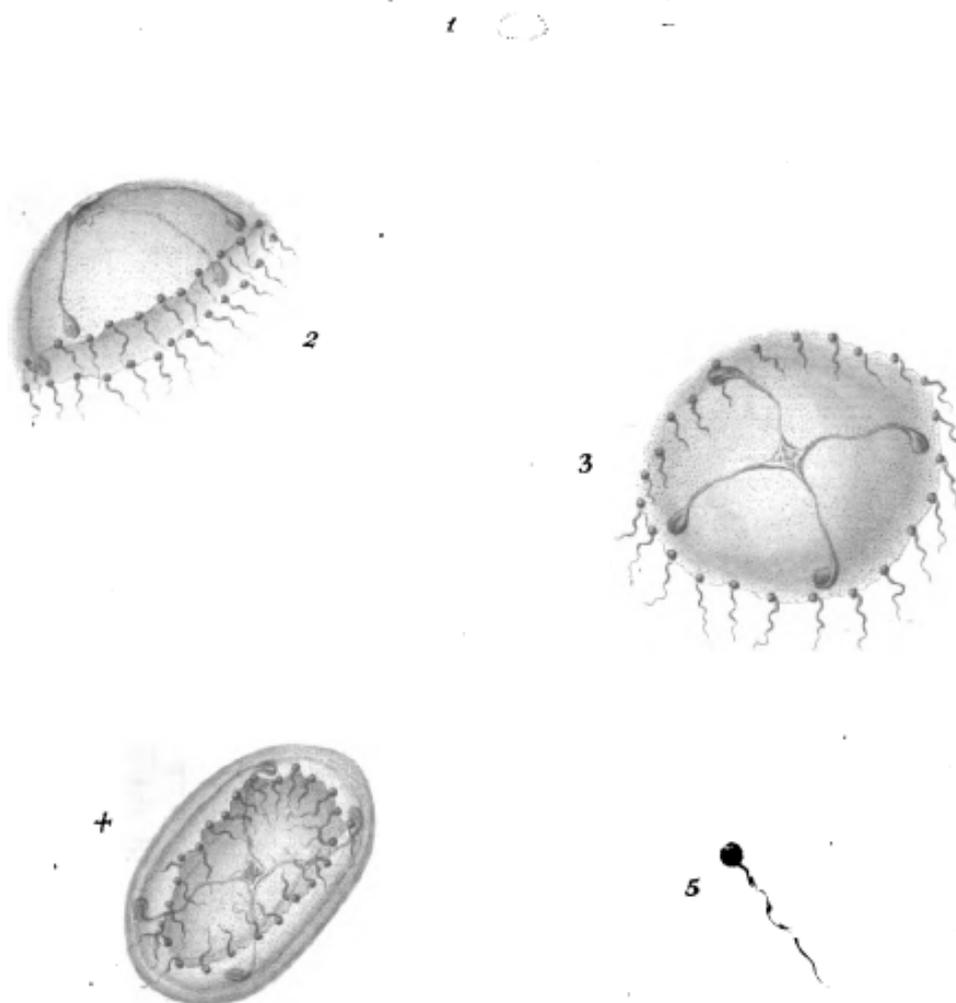
L'atlas d'images de Forsskål servira à construire un empirisme collectif. En effet, il sera repris par d'autres scientifiques (par exemple Bruguière ou Péron, c.f. infra). L'atlas circule et permet d'échanger des observations faites en mer. Mais le texte est en latin, donc uniquement à destination des érudits.

Quoique beaucoup moins précis quant aux détails anatomiques et morphologiques, l'ouvrage du zoologiste danois, Otto Friedrich Müller (1730- 1784), *Zoologia Danica*⁵⁷⁶ perpétue la tradition de l'atlas. La publication du travail du savant sur la faune commence en 1776⁵⁷⁷, avec un premier ouvrage fournissant une description textuelle, les noms et synonymes de plus de 3000 organismes du Danemark et de Norvège. Müller utilise alors les règles linnéennes. Puis, en 1780, il commence à publier son célèbre *Zoologia Danica* dont seulement deux volumes paraissent de son vivant. Ces ouvrages se présentent chacun sous la forme d'un recueil d'images précédé d'une première partie contenant la légende de ces illustrations. Otto Müller se fera aider dans la réalisation des gravures par son frère Christian Friderich Müller (1744-1814). Après la mort de l'auteur, Peter Christian Abildgaard (1740-1801) fait paraître le troisième volume puis Jens Rathke (1740-1855) permet la publication, en 1806, du quatrième et dernier volume. L'ouvrage contient de nombreuses descriptions de nouvelles espèces de mollusques et d'autres invertébrés marins, dont des méduses recueillies dans les eaux côtières du sud de la Norvège et du fjord d'Oslo.

On note la présence de trois illustrations de méduses dans le volume 1. Sur la première image de la planche VII (figure 63), Müller essaie de figurer le mouvement en dessinant les méduses dans différentes positions (expansion et contraction).

⁵⁷⁶ Otto Frederik MÜLLER, *Zoologia Danica, seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia. Volumen Primum. Explicationi iconum fasciculi primi.*, Hauniae (Copenhague), Typis Hallageriis, 1788, 46 p.

⁵⁷⁷ Otto Frederik MÜLLER, *Zoologiae Danicae prodromus: seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*, Havniae, Typis Hallageriis, 1776, 282 p.



F. Müller pinx. et sc.

Zool. d. VII.
p. 6.

Medusa hemisphaerica

Figure 63 - *Medusa hemisphaerica*, planche VII. O.F. Müller, *Zoologica Danicae*, (1788).

(Légende de la figure 63 : figure 1 : animal en taille réelle ; figure 2 : vue latérale ; figure 3 : animal en mouvement (expansion) ; figure 4 : animal en mouvement (contraction) ; figure 5 : grossissement d'un filament).

Enfin, le naturaliste ajoute le grossissement d'un tentacule ou filament, lequel susciterait en partie le mouvement par sa contraction.

Dans la légende de la figure, après avoir repris en deux lignes la description de Linné, Müller tente de décrire le mouvement en parlant de « péristalticus » ou péristaltisme de l'ensemble de l'animal. Ceci résulte d'une alternance de mouvements de contraction et de relâchement.

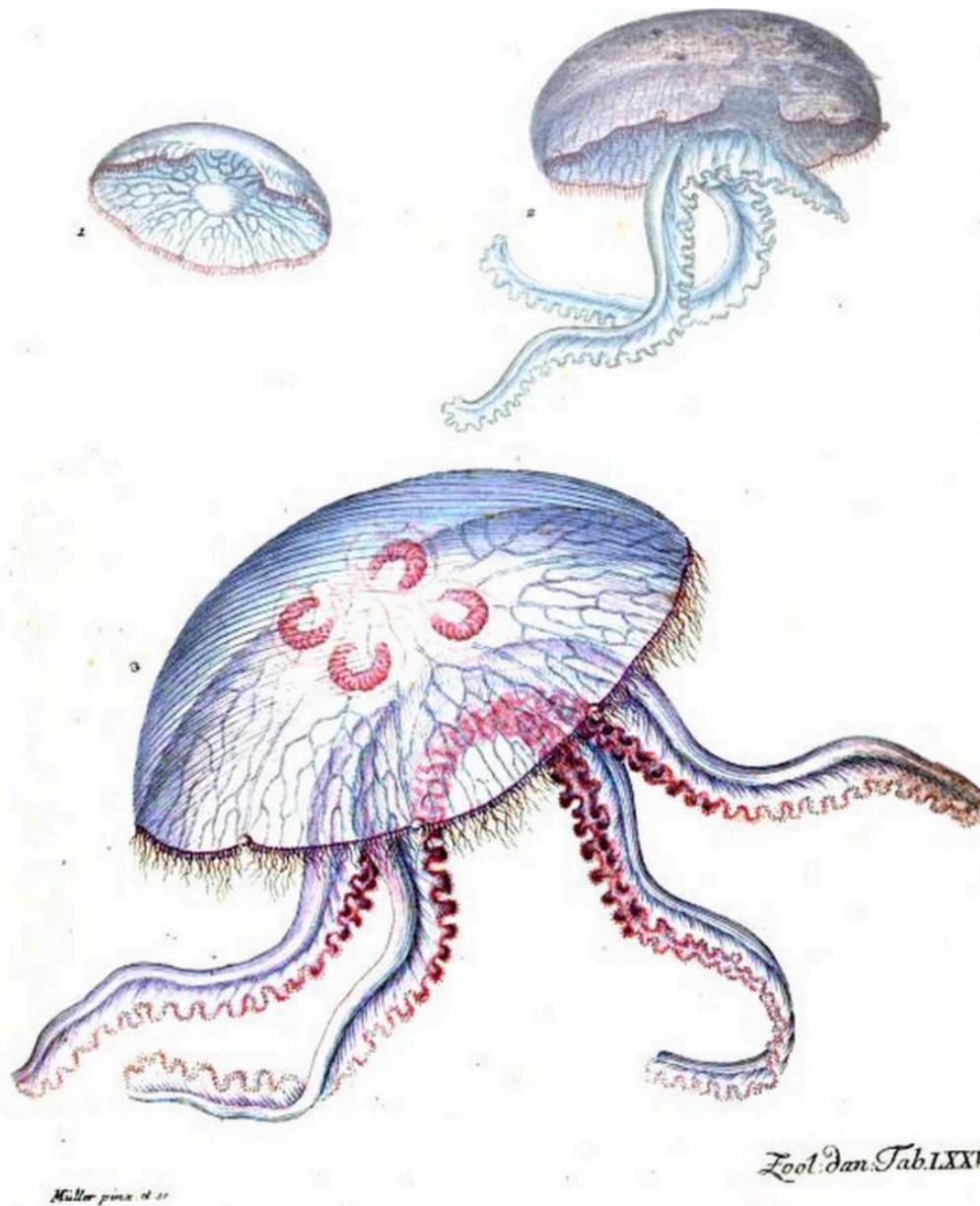


Figure 64 - *Medusa aurita*, planche LXXVI. O.F. Müller, (1788), *Zoologica Danicae*.

La figure 64, représente *Medusa aurita* en mouvement. Mais on peut remarquer qu'il manque des bras car les échantillons représentés sont altérés. Cette illustration n'ajoute donc que peu de renseignements à ceux fournis par les auteurs précédents. On voit apparaître sur ces dessins un début de coloration de certaines structures (ici les tentacules et les gonades en rose). Mais encore une fois, l'utilisation de la couleur n'est pas le reflet de la couleur

naturelle de l'échantillon. Ces planches ont été coloriées par des filles d'un orphelinat de Copenhague⁵⁷⁸ et les couleurs présentent donc une grande variabilité entre deux livres comme on peut le voir illustrer sur la figure 65.

Enfin, dans sa dernière planche (figure 65) relatives aux méduses, Müller dessine le détail de la base des bras (figures 1 et 2), avec des formations que l'on appellera par la suite les rhopalies, mais sans en expliquer le rôle. Ces structures lui apparaissent alors comme des simples expansions des bras. Sur les figures 3 et 4, Müller détaille les bras et la diversité de leur disposition selon les organismes.

⁵⁷⁸ Jean ANKER, « Otto Friderich Müller's Zoologia Danica », *Library Research Monographs*, 1950, vol. 1, pp. 13-108.

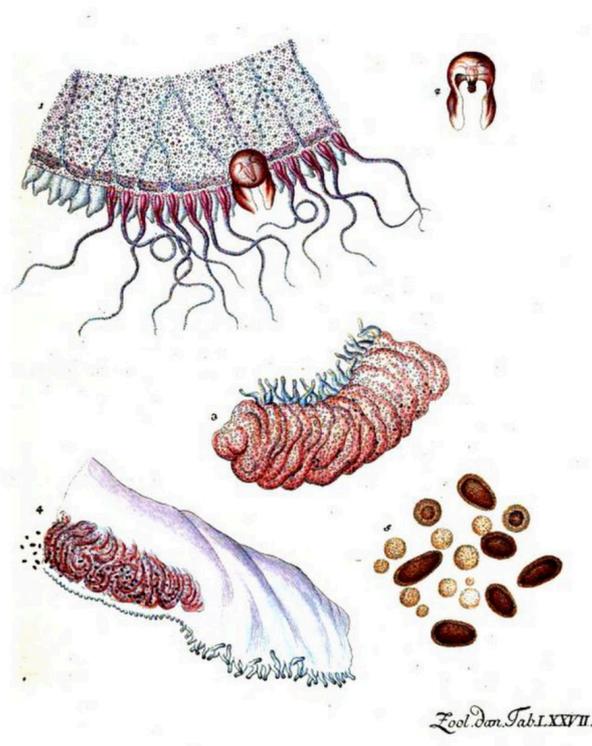


Figure 65 - Planche LXXVII dans deux ouvrages différents permettant de voir les variations de la coloration. O.F. Müller (1788), *Zoologica Danicae*.

L'originalité des images de méduses réalisées par Muller réside surtout dans la dernière figure (figure 65) sur laquelle sont représentés des organismes de différentes tailles (figure 63, n° 5 ou grosse figure 66). Le dessin (détail repris sur la figure 66) n'est pas suffisamment précis, mais il pourrait s'agir de la première représentation de stades larvaires de méduses que l'on identifiera comme tels au XIX^e siècle (larve planula).



Figure 66 - Détail de la planche LXXVII. O.F. Müller, (1788), *Zoologica Danicae*.

Les quelques exemples d'atlas de planches savantes que nous venons d'étudier confèrent aux organismes représentés le rôle de spécimens démonstratifs. Ces images ont donc une forte exigence scientifique et les auteurs sont donc très exigeants quant au travail des illustrateurs et des graveurs. En effet, si l'on excepte les voyageurs naturalistes, les observations directes de méduses sont le plus souvent irréalisables pour des scientifiques européens. Ceci tient au fait que la conservation des échantillons de méduses est rendue impossible par les conditions mêmes du voyage. Les images des atlas constituent alors le seul moyen de rendre compte de ce qui a été observé. Ainsi, Jean-Guillaume Bruguière reproduit dans son *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes*⁵⁷⁹ les dessins réalisés par d'autres : Forsskäl (figures 67, 68 et 71), Shaw⁵⁸⁰ (figure 69) ou Müller (figures 69 et 70).

⁵⁷⁹ Jean-Guillaume BRUGUIÈRE, *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Vers, Coquilles, Mollusques et Polypiers. Tome premier*, Paris, Agasse, 1827, planches 1 à 95.

⁵⁸⁰ George SHAW et F. P. NODDER, *The Naturalist's Miscellany, or coloured figures of natural objects*, London, E.Nodder, 1789, vol.VI, planche n°196.

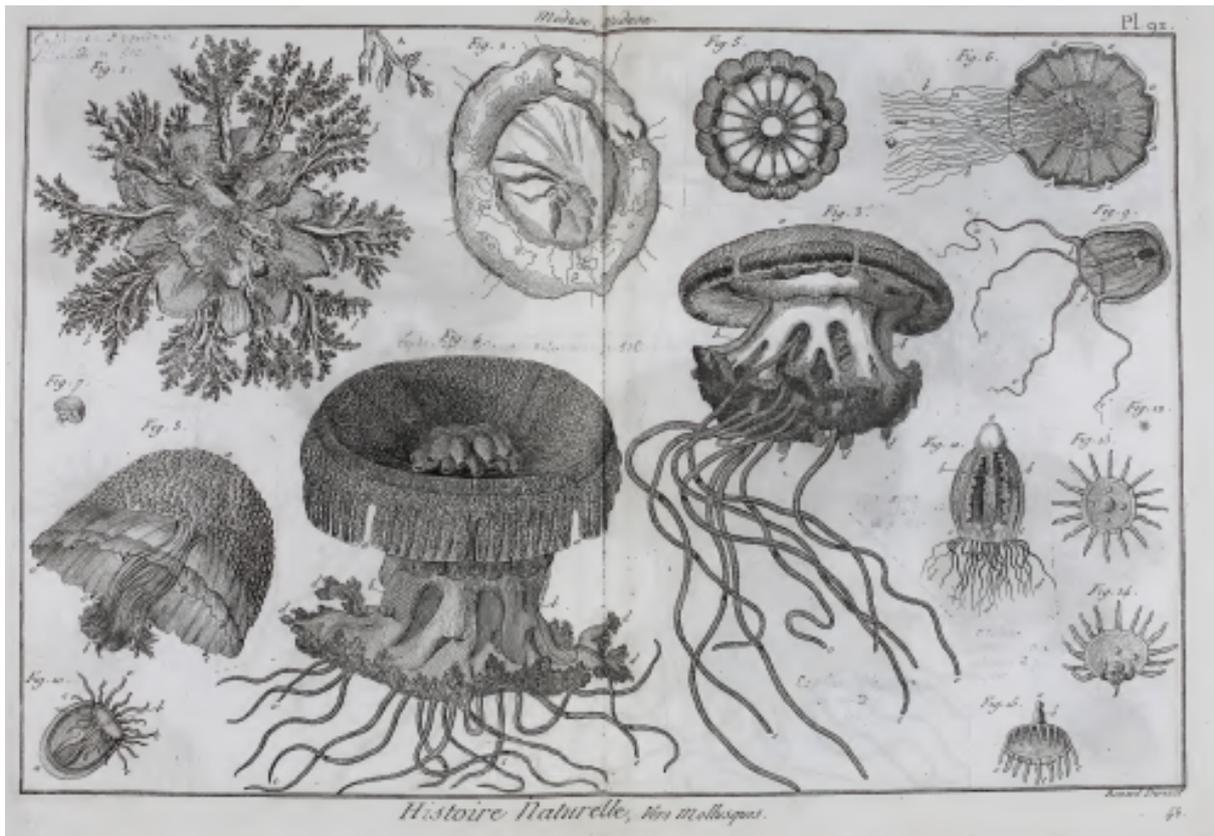


Figure 67 - Planche 92 de J-G. Bruguière, (1827), *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. Sur les figures 3 et 4, on reconnaît les dessins de Forsskål.

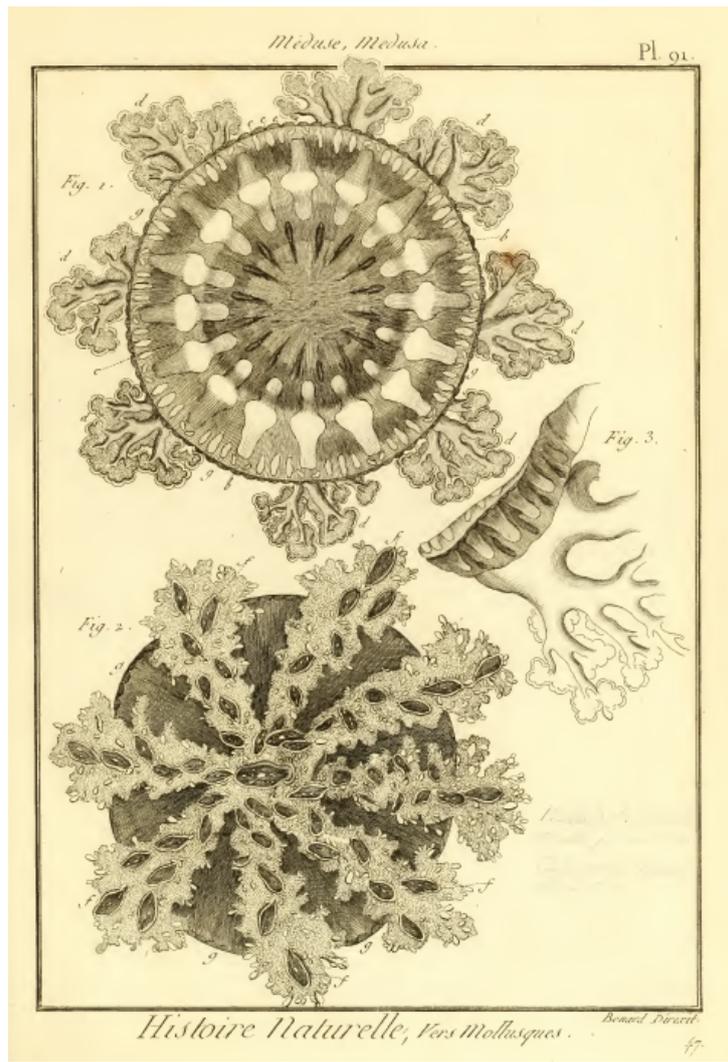


Figure 68- Planche 91 de J-G. Bruguière, (1827), *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. On reconnaît les desssins de Forsskäl.

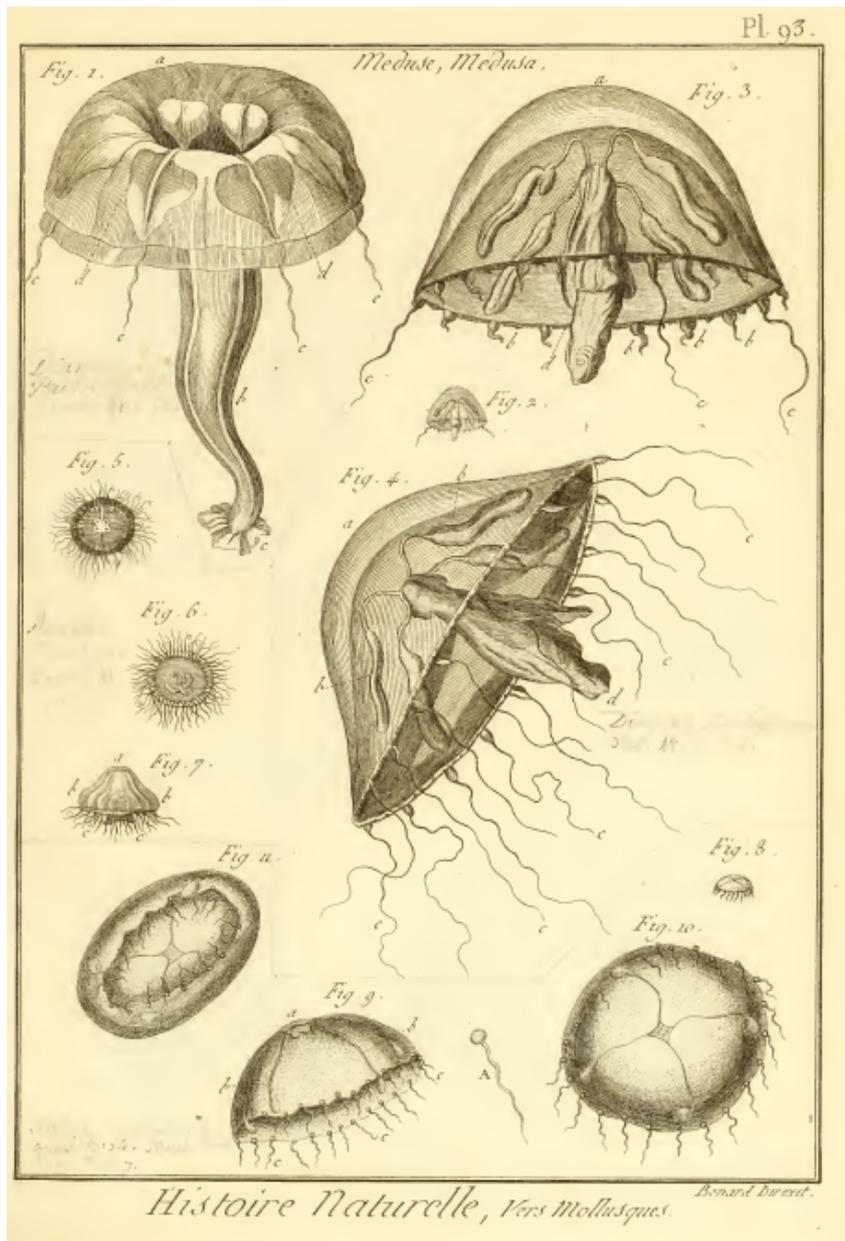


Figure 69 - Planche 93 de J-G. Bruguière, (1827), *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. Sur les figures 8 et 11, on reconnaît les dessins de Müller et de Shaw sur les figures 2 et 6.

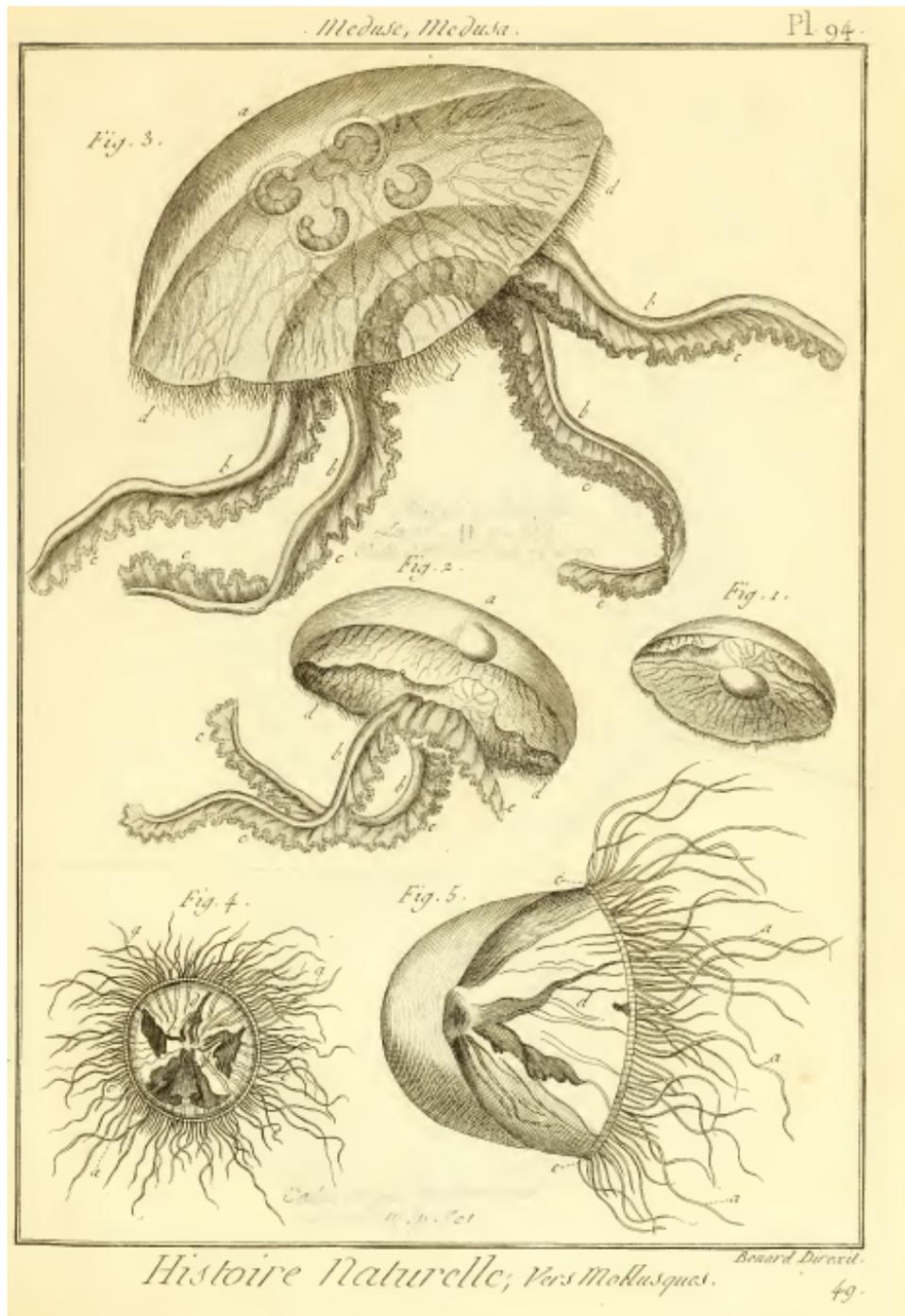


Figure 70 - Planche n°94 de J-G. Bruguère, (1827), *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. Sur les figures 1 et 3, on reconnaît les dessins de Müller à partir d'échantillons altérés.

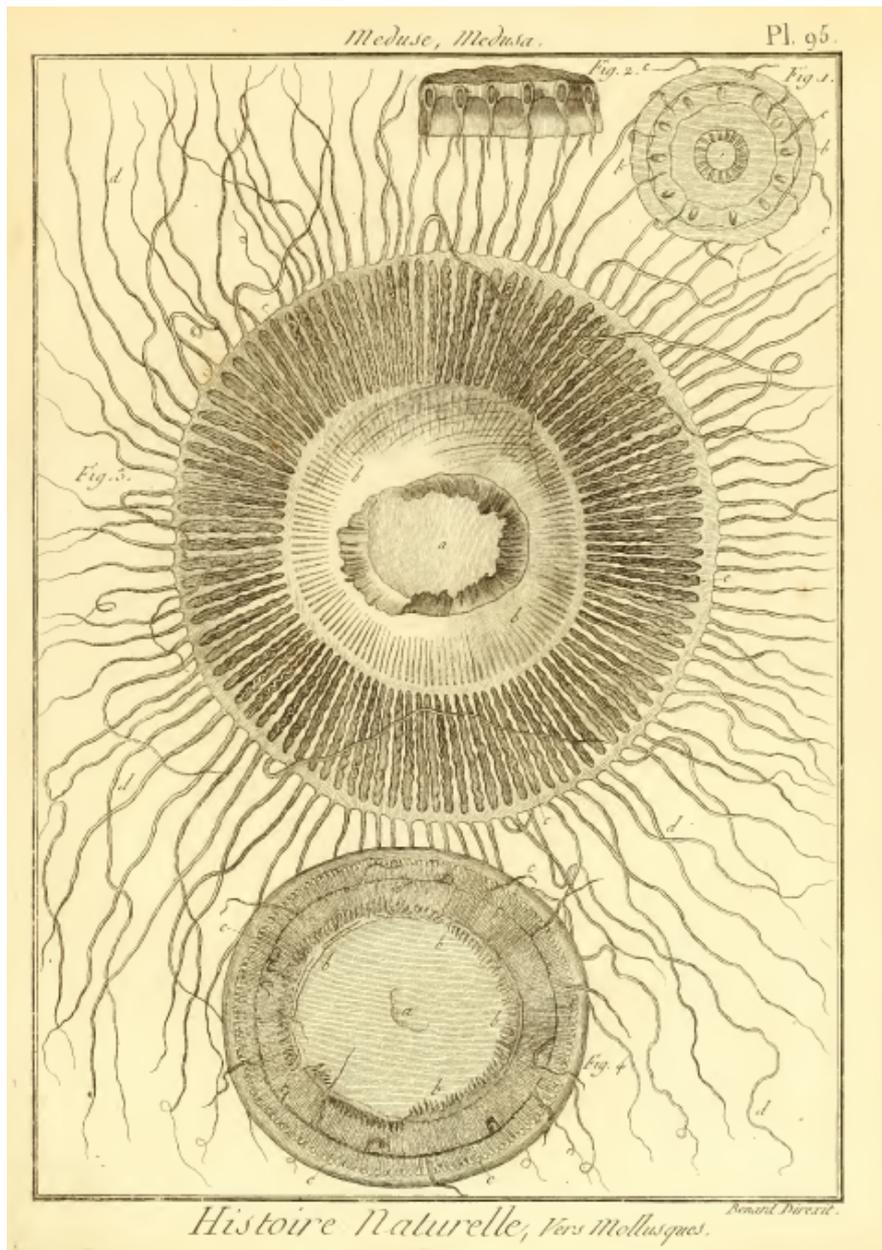


Figure 71 - Planche 95 de J-G. Bruguière, (1827), *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature*. On reconnaît les dessins de Forsskål.

La compilation et la copie des illustrations d'ouvrages antérieurs restent en ce début du XX^e siècle, un usage courant, comme ici celle de Bruguière. Il s'agit d'ailleurs d'une des étapes initiales essentielles au travail des systématiciens et ceci est d'autant plus vrai lorsque les échantillons sont difficilement observables. Ce travail de compilation montre bien le côté indispensable des illustrations et sous-entend une haute qualité dans leur réalisation. Cette exigence explique que, très souvent, les naturalistes font appel à un dessinateur professionnel. Une collaboration s'établit entre savant et artiste.

Par ailleurs, dans les exemples précédents, les images de méduses (au maximum une dizaine d'espèces) ne constituent qu'une faible part de l'ensemble des espèces représentées dans

l'atlas. Avec l'œuvre de Péron et Lesueur, c'est le projet d'un atlas totalement consacré aux méduses qui est proposé. On assiste donc à une véritable explosion du nombre des espèces dessinées et décrites au début du XIX^e siècle. L'aspect quantitatif de l'œuvre, n'obère pas l'aspect qualitatif puisque les descriptions révèlent une très grande précision scientifique. Cette dernière résulte de la fructueuse collaboration établie entre le peintre, Lesueur et le scientifique, Péron. Enfin, nous avons pour la première fois des représentations totalement colorées des méduses et à ce titre nous pouvons nous demander l'importance d'une telle nouveauté pour leur étude.

3. Les illustrations de méduses de Charles-Alexandre Lesueur.

« Cependant une description, quelque complète qu'elle puisse être, ne saurait jamais donner une assez juste idée de ces formes singulières, qui n'ont pas de terme précis de comparaison dans des objets antérieurement connus. Des figures correctes peuvent suppléer seules à l'imperfection du discours. Ici, le travail dont nous avons à rendre compte se présente avec un nouvel intérêt : quinze cents dessins ou peintures, exécutés par M. LESUEUR avec un soin extrême, reproduisent autant de principaux objets recueillis par ses soins et par ceux de son ami (Péron). Tous ces dessins, exécutés sur les animaux vivants, offrent la suite la plus complète et la plus précieuse que nous ayons encore obtenue des diverses entreprises de ce genre⁵⁸¹ ».

Dans cette citation extraite du journal de bord du commandant de l'expédition, le capitaine Baudin, apparaît nettement le rôle essentiel des dessins dans les descriptions des organismes.

3.1. Le contexte scientifique des illustrations.

Au début du XIX^e siècle, alors que la plupart des groupes animaux sont définis par les caractères communs aux organismes qui leur appartiennent, la classe des Z oophytes rassemblant les méduses est construite sur une absence de caractère : elle constitue ainsi une « communauté de privation »⁵⁸². Les méduses représentent donc, aux yeux des scientifiques, des organismes singuliers. Placées dans la classe des Zoophytes par Cuvier⁵⁸³ dans un

⁵⁸¹ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin, op. cit.*, pp. V-VI.

⁵⁸² H. DAUDIN, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome 2, op. cit.*, p.7.

⁵⁸³ G. CUVIER, *Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III, op. cit.*, pp. 385-386.

premier temps, elles se retrouveront ensuite dans l'embranchement des Radiaires, en particulier du fait de leur symétrie radiale. Les méduses se situent donc à la base de l'échelle des êtres et Lamarck utilisera leur simplicité anatomique comme argument, dans sa théorie sur l'origine de la vie et sa présentation d'une série linéaire des êtres vivants⁵⁸⁴.

Dans ce contexte s'ouvre, en 1800, une nouvelle période dans l'histoire de l'étude des méduses. Des observations plus rigoureuses que les précédentes seront recueillies, en particulier grâce à l'expédition Baudin (1754-1803), conduite dans les Terres Australes et les côtes de la Nouvelle Hollande (1800-1804), exposée dans la deuxième partie de notre travail. Mais, si le nombre d'espèces de méduses décrites va doubler, la difficulté de conserver les échantillons constitue toujours un obstacle essentiel à leur étude. L'élevage en aquarium n'est pas encore suffisamment maîtrisé, à l'époque, pour maintenir des méduses en vie sur de longues durées. Donc, bien souvent, les seules observations pouvant être mentionnées se limitent aux récits descriptifs et aux illustrations.

La place des dessins de Lesueur joue un rôle décisif dans la découverte, faite par Péron, de l'enchaînement logique des méduses. Ce dernier explique, en effet, qu'« *en parcourant la série nombreuse des dessins que nous avons exécutés et réunis sur les méduses* »⁵⁸⁵, il a compris l'organisation des espèces concernées. Une nouvelle classification des méduses en résulte, dont l'émergence est donc véritablement catalysée par les dessins de Lesueur. Nous essayerons donc de comprendre le pouvoir de ces dessins.

3.2. La collection des dessins de C.-A. Lesueur.

Dans la collection du Muséum d'histoire naturelle du Havre sont conservées 62 aquarelles⁵⁸⁶ sur vélin représentant des méduses.

Dans la pratique de la peinture sur vélin⁵⁸⁸, le support est constitué d'un parchemin. Ici, il s'agit plus précisément d'une peau de veau mort-né. La qualité du vélin est optimale lorsqu'il

⁵⁸⁴ J.-B. LAMARCK, *Discours d'ouverture prononcé le 21 floréal an 8 (publié en introduction au système des animaux sans vertèbres)*, op. cit., p.1.

⁵⁸⁵ Manuscrits de Péron-Lesueur. Fonds Lesueur référence 68/382 Muséum d'histoire naturelle du Havre.

⁵⁸⁶ L'inventaire détaillé de la collection Lesueur figure dans l'ouvrage suivant : J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », art cit.

⁵⁸⁷ Jacqueline BONNEMAINS, « Origine de la collection "Lesueur" du muséum d'histoire naturelle du Havre. », *Annales du muséum du Havre*, 1986, vol. 38, pp. 1-16.

est blanc, dépourvu d'aspérité, de trous, de taches, d'inégalités d'épaisseur. Le vélin est un parchemin très fragile sensible à la température, à l'hygrométrie, ainsi qu'à la lumière. La tradition de peinture naturaliste sur vélin trouve son origine dans le mécénat de Gaston d'Orléans, vers 1630. Elle atteint son apogée à la fin du XVIII^e siècle et dans la première moitié du siècle suivant, avec la création d'une chaire d'iconographie au Muséum d'histoire naturelle (10 juin 1793). Les peintres sur vélin exécutent des miniatures, c'est-à-dire des œuvres réalisées dans un cadre imposé (460 mm x 330 mm) et grâce à des couleurs détremées à l'eau gommée (l'aquarelle). La fragilité des vélin explique que leur réalisation ait été accomplie essentiellement par Lesueur de retour d'expédition et non sur le navire ou lors des escales⁵⁸⁹. Ceci est confirmé par l'absence de vélin dans la liste du matériel embarqué lors de l'expédition⁵⁹⁰ laquelle figure dans le journal de bord du capitaine Baudin. On suppose que Lesueur a commencé ses peintures (figure 72) peu de temps après son retour en France (le 18 avril 1804), pendant l'été 1804⁵⁹¹. Durant son travail, le peintre doit tendre sur un carton le vélin car celui-ci se plisse très facilement sous l'effet de l'humidité. Dans le cas des peintures de Lesueur, les formats des œuvres varient de 399 à 450 mm pour la plus grande dimension et de 249 à 294 mm pour la plus petite⁵⁹².

⁵⁸⁸ Michel THIREAU, « Alliance de l'art et de la science au travers des peintures sur vélin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris », *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 1995, vol. 37, n° 1, pp. 45-57.

⁵⁸⁹ J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », art cit., p. 9.

⁵⁹⁰ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, op. cit., pp. 81-91.

⁵⁹¹ Ceci est également confirmé par le fait que Lesueur s'inscrit au concours de Brumaire an XII (octobre 1804) destiné à recruter un peintre sur vélin pour le Muséum d'Histoire Naturelle.

⁵⁹² J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du muséum d'Histoire naturelle du Havre », art cit. p.12.



Figure 72 - *Chrysaore Lesueur*⁵⁹³, vue latérale, référence du vélin, 70/060, collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre.

L'utilisation du vélin est particulièrement intéressante dans le cas d'une reproduction de spécimens de méduses, car la qualité du support, notamment son extrême blancheur et sa finesse, permettent de restituer la transparence des tissus et des organes internes, tels les canaux parcourant l'ombrelle.

⁵⁹³ Selon Péron, c'est « l'un des plus beaux genres d'animaux que la nature ait départi de l'océan », référence 68/790 (D), archives Muséum d'histoire naturelle du Havre. Fond Lesueur. Cité dans : J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin.*, op. cit., p.366.

Les techniques de peinture sur vélin sont variées, deux d'entre elles sont particulièrement présentes dans les dessins d'histoire naturelle : la gouache et l'aquarelle. Lesueur peint ses vélin à l'aquarelle, c'est-à-dire avec des pigments colorés dilués dans l'eau et fixés avec de la gomme arabique. L'avantage de l'aquarelle est qu'elle permet de réaliser une large gamme de dégradés et ainsi de rendre compte dans le cas des méduses, de la palette extraordinaire des couleurs de leur ombrelle. L'inconvénient principal de la technique réside dans le fait qu'elle ne permet pas le repentir ; ceci permet d'apprécier l'énorme talent de Lesueur, qui doit produire une peinture sans pouvoir se corriger.

Chaque planche représente une seule espèce bien déterminée. Lesueur utilise un pinceau pouvant ne comporter qu'un seul poil, ce qui explique la précision de ses aquarelles. De plus, il réalise des ombrages et des superpositions de couches de peinture, pour donner une impression de relief. Les ombrages permettent également de restituer la transparence des tissus (c.f. figure 73).



Figure 73 - A gauche : observation des ombrages et de la transparence des tissus chez *Chrysaore pleurophore*, vélin 70/061, vue latérale, à droite *Aurelie campanule* ou *Aurelia aurita*, Vélin 70/053, vue latérale, collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre.

Outre ces vélin, on trouve également dans la collection Lesueur, des dessins réalisés au cours de l'expédition (inventoriés dans le dossier 68 de la collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre). Ces dessins ont été réalisés dans les conditions difficiles d'un long voyage d'exploration : humidité, mouvements du bateau, etc. Les croquis de Lesueur comportent des indications de couleurs, de taille, ainsi que de certains détails anatomiques

(ocelles, gonades, etc.) essentiels pour l'étude des méduses. À partir de tous ces éléments, grâce à la technique du quadrillage, le dessin final exécuté sur vélin permet une reconstitution fidèle du modèle, visible sur la figure 74.



Figure 74 - A gauche technique de quadrillage utilisée par Lesueur. Croquis préparatoire *Rhizostome* référence 68/ 691. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre. A droite, vélin de Lesueur, *Rhizostome aldrovande*, référence 70/057, méduse nageante.

Enfin, la collection de Lesueur inclut trente-quatre planches qui sont des copies réalisées à partir d'ouvrages plus anciens. Nous reviendrons sur l'importance de ces copies par la suite. Après la mort de Péron en décembre 1810, Lesueur s'initie à la gravure sur cuivre dans l'objectif de publier leurs travaux. Il exécute alors, d'après ses aquarelles sur vélin quatorze planches de méduses, qu'il fera ensuite imprimer par les ateliers Langlois de Paris. Il dépose cet ensemble iconographique à l'Académie des Sciences le 14 août 1815.

3.3. Descriptions des dessins sur vélin de C.-A. Lesueur.

Au centre du vélin figure le plus souvent l'animal entier (figures 75 et 76), dont des détails anatomiques se trouvent parfois dispersés à la périphérie (figure 76).



Figure 75 - *Cyanée Lamarck* vue de profil. Vélin référence 70/058. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre.



Figure 76 - *Cassiopée Forskaël* ou *Cassiopea Forskalea* ou *Cassiopea andromeda*, vélin 70/051. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Au centre vue orale, en haut : détails des bras oraux, en bas, portion du bord ombrelaire et à droite : partie proximale des quatre bras oraux.



Figure 77 - *Cassiopée Forskaël* ou *Cassiopea Forskalea* ou *Cassiopea andromeda*, vélin 70/051. Collection Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Au centre vue orale, en haut : détails de la portion du bord ombrelaire.

Sur la figure 76, par exemple, sont reproduits autour de l'animal quatre détails du bord ombrellaire et des bras oraux (détails sur la figure 77).

Cette disposition sera reprise soixante ans plus tard par Haeckel, dans ses illustrations de méduses⁵⁹⁴. Elle permet au scientifique descripteur d'aller du général au particulier. Une démarche du même type est adoptée par Péron, tout au long de son exposé sur la classification des méduses, précisément intitulé *Histoire générale et particulière de tous les animaux qui composent la famille des Méduses*⁵⁹⁵. Dans le texte de l'ouvrage, les descriptions des méduses commencent toujours par l'exposé des caractéristiques communes aux différentes espèces d'un même genre. Puis, Péron se focalise sur les caractères propres à chaque espèce.

Lorsque Lesueur dessine des détails en périphérie, comme sur la figure 82, il s'agit des éléments anatomiques qui caractérisent l'espèce dans le texte de Péron. Par exemple : « rebord légèrement festonné ; huit petites bouches ; huit bras corybifères, divisés chacun en une multitude de petits rameaux subdivisés eux-mêmes à l'infini et terminés par des (?) pores ciliés⁵⁹⁶ ». Les détails représentés sont également essentiels pour la classification proposée par Péron. En effet, Cassiopée est classée dans les méduses gastriques polystomes (c'est-à-dire qui ont un grand nombre de bouches) non pédonculées, brachidées, non tentaculées. Il est donc essentiel de détailler la position et le nombre des « bouches » présentes au bord de l'ombrelle. Textes et dessins étayent la division taxonomique proposée. D'ailleurs dans tous les dessins de méduses de Lesueur, le pourtour de l'ombrelle est dessiné avec précision, car c'est un élément essentiel à la détermination des espèces.

Le plus souvent, Péron et Lesueur ne fournissent pas de caractéristiques individuelles au sein d'une espèce donnée. Tant pour le dessinateur que le scientifique, il s'agit, en effet, de gommer une « image idéale⁵⁹⁷ », pour fournir une image « caractéristique⁵⁹⁸ », qui permettra

⁵⁹⁴ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit..

⁵⁹⁵ F. PERON et C.-A. LESUEUR, « Histoire générale et particulière de tous les animaux qui composent la famille des Méduses », art cit., Tome LXX, p.185.

⁵⁹⁶ Extrait du manuscrit de Péron dans J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.326.

⁵⁹⁷ D'après la définition de L.Daston : l'image « idéale » vise à représenter non seulement le typique mais aussi le parfait, alors que l'image « caractéristique » identifie ce qu'il y a de typique dans un spécimen particulier ». L. DASTON et al., *Objectivité*, op. cit., p.88.

de matérialiser l'enchaînement logique structurant le groupe des méduses.

Dans la plupart des cas, un unique individu figurant au centre du vélin est représenté, selon une vue latérale. Mais quelquefois la représentation se fait multiple dans l'espace (vue apicale, vue orale, etc.), permettant de se focaliser sur des caractères essentiels pour la détermination et la classification du spécimen (figure 36 ou figure 78). La vue latérale n'est donc plus la seule forme d'identification des organismes.



Figure 78 - *Rhizostome aldrovande*, vélin 70/057. En haut, vue latérale montrant la disposition des orifices génitaux et la complexité des bras oraux, au centre: vue apicale, en bas vue latérale, collection Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre

Certains vélin particulièrement précis offrent une image en coupe de l'organisme, révélant une dissection. Cette dernière peut aussi mettre en évidence, et le dessin après elle, des éléments anatomiques utiles pour classer le spécimen : des canaux ou d'autres parties de l'appareil digestif (figure 79 ou figure 78), les gonades, (figure 80), ou le dessin de ce que l'on nommera par la suite mésoglée. Il faut noter ici la prouesse de réaliser la dissection de ces organismes « mous » et ensuite de les stabiliser afin de les dessiner.

⁵⁹⁸ *Ibid.*, p.88.



Figure 79 - *Rhizostome Cuvier*, coupe longitudinale montrant des canaux oraux. Référence Vélin 70/056. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre.



Figure 80 - *Cétosie bonnet*, détails du vélin montrant de droite à gauche : le manubrium, des gonades, des canaux et des tentacules. Référence 70/019. Collection Lesueur, Muséum d'histoire naturelle du Havre.

Aucun élément, autre qu'anatomique - représentation du milieu de vie, d'éléments de décor, d'interactions entre organismes -, n'est représenté sur le vélin. Enfin, ni échelle ni légende

des différents éléments représentés n'apparaissent sur les vélins de méduses. Dans certains cas, le nom de l'espèce identifiée est indiqué au crayon de papier dans un angle avec une référence à la classification de Linné.

3.4. L'importance de la couleur dans les dessins et les descriptions des méduses.

Une des grandes nouveautés apportées par Lesueur aux dessins de méduses, réside dans l'utilisation de couleurs. L'aquarelle lui permet de balayer une grande gamme chromatique, et ainsi de reproduire avec une grande fidélité les couleurs variées des organismes vivants. Cette palette de couleurs contribue également à l'esthétisme des œuvres de Lesueur. Les animaux conservés quelques jours ayant perdu leur pigmentation, seuls les dessins peuvent transmettre cette information aux scientifiques, qui ne peuvent observer directement les spécimens vivants.

Cependant, pour certains auteurs comme Linné, la couleur n'est pas un caractère pouvant être pris en compte dans la détermination et la classification des espèces, car elle reste trop changeante : « Color in eadem specie mira ludit, hinc in differentia nil valet⁵⁹⁹ ». A la variation naturelle des couleurs au sein d'une même espèce (selon les conditions du milieu), s'ajoute leur fluctuation au cours du processus d'impression. Par conséquent, Linné ne retient que quatre caractères pour la description et donc la classification des organismes : le nombre, la forme, la position et la proportion. Il se justifie ainsi : « ces quatre dimensions sont constantes partout, dans la plante, dans l'herbier ⁶⁰⁰ ». Pourtant, les nombreuses indications de couleurs figurant dans les descriptions de Péron attestent de leur importance dans la description et la reconnaissance des méduses. Le naturaliste note ainsi la présence « d'un orbicule intérieur de seize pointes et du plus beau bleu d'outremer ; rebord pâle, tentacules bleues ; bras arborescents et blanchâtres.⁶⁰¹ », d'« ombrelle entièrement rousse »⁶⁰², de « quatre bras de couleur vermillon⁶⁰³ »... Mais nous pouvons nous rendre compte que les

⁵⁹⁹ C. von LINNE, *Philosophia botanica in qua explicantur Fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rairiorum, op. cit.*, p.229.

⁶⁰⁰ *Ibid.* p.224. Traduction personnelle. « Modi, quibus differentia desumitur, sunt quatuor: Numerus, Figura, Situs, Proportio, adeoque iidem, qui in genere. Hi ubique constantes, in planta, in Herbario, in Icone. ».

⁶⁰¹ Fond Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre. Manuscrit n° 60/748, description de *Cyanée Lamarck*.

⁶⁰² Fond Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre. Manuscrit 68/793, description de *Chrysaore Lesueur*.

⁶⁰³ Fond Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre. Manuscrit 68/792, description de *Chrysaore Méditerranéen*.

noms de couleurs ne sont pas suffisamment précis et universels pour que le lecteur puisse utiliser avec précision ce caractère. Le dessin est donc là pour reproduire les teintes naturelles. Mais, comment retranscrire leur très grande diversité avec un nombre limité de pigments ? Ces derniers sont en effet, coûteux et rares, car d'origine naturelle. Des colorants synthétiques, donc moins onéreux, ne seront produits que plus tard par l'industrie chimique (alizarine, mauvéine, indigo⁶⁰⁴, etc). Si on inventorie la liste des pigments embarqués lors de l'expédition Baudin, on remarque la présence de carmin fin, de bleu minéral, de bleu de Prusse, de bistre, de terre de castel, de vert de vessie⁶⁰⁵... La brièveté de cette liste laisse supposer que Lesueur a été capable de réaliser lui même ses mélanges de pigments pour obtenir une grande palette de couleurs. Mais une telle opération, en ce début de XIX^e siècle, n'était pas encore une tâche facile⁶⁰⁶. Maitriser la technique de mélange des pigments (quelquefois toxiques), nécessite le plus souvent de longues années d'apprentissage. On peut supposer que Lesueur a appris cet art au cours du voyage au contact de Nicolas-Martin Petit (1777-1804) à bord du *Géographe*. Petit a étudié la peinture à l'école de David⁶⁰⁷ de 1795 à 1800, date de son embarquement. Quant à Lesueur, il a été formé au dessin à l'école hydrographique du Havre⁶⁰⁸ durant sa jeunesse. La préparation des pigments est d'autant plus difficile quant elle doit permettre de rendre compte de l'iridescence des organismes – ici des Béroés –:

« Ce qui est de plus admirable encore dans ces mouvemens de béroés, c'est que la lumière se décomposant par effet même de ces mouvements aussi rapides que variés, toutes ces côtes longitudinales deviennent autant de prismes vivans qui semblent

⁶⁰⁴ Dominique CARDON, *Le monde des teintures naturelles*, Paris, Belin, 2003, 586 p. ; Philippe JAUSSAUD, « Histoires des colorants naturels. 1ère partie l'alizarine. », *Actualités pharmacologiques*, 1993, n°312, pp. 59-66.

⁶⁰⁵ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, *op. cit.*, p. 85.

⁶⁰⁶ Kärin NICKELSEN, « The challenge of colour. Eighteenth-century botanists and the hand-colouring of illustrations », *Annals of Science*, 2005.

⁶⁰⁷ J. BONNEMAINS, « Les artistes du "Voyage de découvertes aux Terres Australes" (1800-1804) », *art cit.*, p.41.

⁶⁰⁸ *Ibid.*, p.19.

envelopper l'animal de huit ou dix arcs-en-ciel animés, onduleux, dont la parole et le pinceau ne sueraient donner jamais qu'une imparfaite idée⁶⁰⁹ ».

Une seconde difficulté concernant la couleur porte sur sa reproduction. En effet, lors de l'expédition, Lesueur réalise un dessin préparatoire, à partir duquel il fera son vélin quelques années après, c'est à dire après son retour en France. Le dessin préparatoire est tracé à partir d'un organisme vivant qui perd très vite ses couleurs après récolte. Il faut donc fixer rapidement les teintes afin de reproduire fidèlement quelques années plus tard les aquarelles sur vélin. Dans ce but, figurent sur les dessins préparatoires des traits ou des indications textuelles des couleurs⁶¹⁰. Lesueur devait également être doté d'une très grande mémoire visuelle. Il faut noter qu'il n'existe pas encore, à l'époque, de standardisation des couleurs et d'explicitation sous la forme de nuanciers. Des tentatives ont été réalisées vers 1770, par les frères Bauer⁶¹¹ (Joseph (1756-1831), Franz (1758-1840) et Ferdinand (1760-1826)), ainsi que par Jacob Christian Schaeffer⁶¹² dès 1769. Il s'agissait alors de proposer une carte des couleurs normalisées, en attribuant à chaque nuance un chiffre et en indiquant également les modalités d'obtention de chaque mélange de pigments. Ces premiers nuanciers ont été peu diffusés et difficilement acceptés⁶¹³. La reproduction de la couleur restera donc difficile et il faudra attendre 1821, pour que Patrick Syme (1774-1845) constitue un nuancier utile aux naturalistes⁶¹⁴.

La difficulté de restituer des couleurs est encore plus importante lorsqu'il s'agit d'imprimer les dessins. Ces derniers doivent, en effet être transformées en plaques d'impression. Les couleurs des tirages doivent ensuite correspondre, aussi fidèlement que possible, à l'original

⁶⁰⁹ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, *op. cit.*, tome I, pp.44-45.

⁶¹⁰ Fond Lesueur, Museum d'histoire naturelle du Havre. Exemple du dessin 68/691 avec l'indication du bleu cyan.

⁶¹¹ Hans Walter LACK, *Ein Garten für die Ewigkeit: der Codex Liechtenstein*, Berne, Benteli, 1999, 366 p.

⁶¹² Jacob Christian SCHÄFFER, *D. Jacob-Christian Schäffers Entwurf einer allgemeinen Farbenverein: oder Versuch und Muster einer gemeinnützlichen Bestimmung und Benennung der Farben; nebst zweig ausgewählten Kupfertafeln*, Nürnberg, Emanuel Adam Weiss, 1769, 26 p.

⁶¹³ K. NICKELSEN, « The challenge of colour. Eighteenth-century botanists and the hand-colouring of illustrations », *art cit.*

⁶¹⁴ Valérie CHANSIGAUD, « Les naturalistes et les codes couleurs » dans *De la couleur (comme un code)*, Paris, Zeug, 2016, pp. 13-21.

de l'œuvre. Les techniques de la peinture à l'aquarelle et de la gravure étant très différentes, le dessin doit être dupliqué en de nombreuses copies, présentant chacune des variations de coloris. Lesueur sera confronté à cette difficulté (observable sur la figure 81) lorsqu'il publiera *l'Atlas du voyages de ses voyages de découvertes en Terres Australes*⁶¹⁵.

⁶¹⁵ Charles-Alexandre LESUEUR et Nicolas-Martin PETIT, *Voyage de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur. Atlas*, Paris, Milbert, 1807, 96 p.

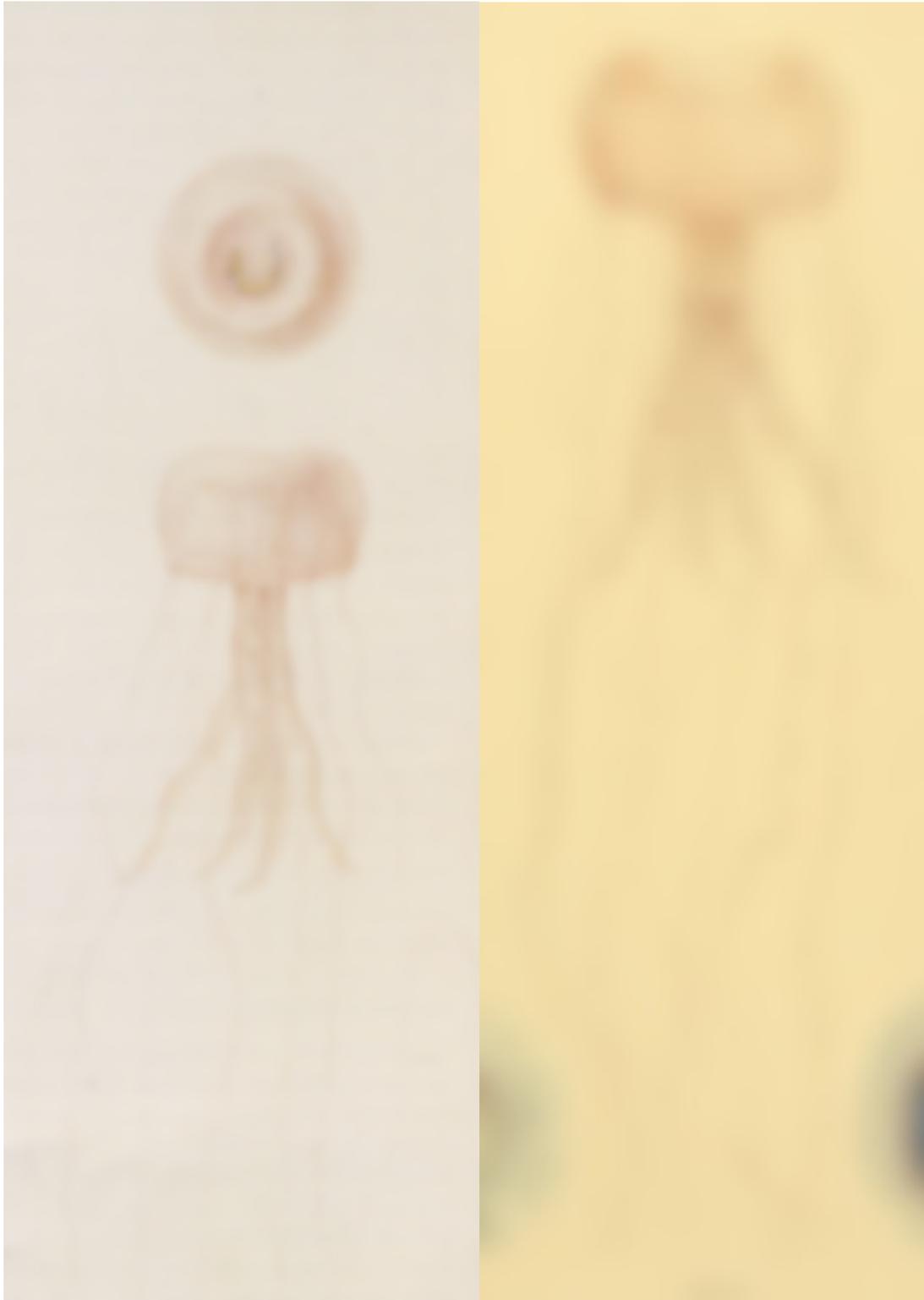


Figure 81 - A gauche, dessin de *Pelagia panopyra* Vélin de C.-A. Lesueur (référence n° 70/048, muséum d'histoire naturelle du Havre) et à droite gravure du même organisme représenté dans C. Lesueur, N.Petit, (1807), *Voyage de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S. M. L'Empereur. Atlas*, Planche XXXI.

Malgré les obstacles techniques que nous venons de détailler, les images de Lesueur apportent une plus-value au texte produit par Péron. Elles revêtent, par ailleurs un intérêt

indéniable pour la production de connaissances sur les méduses. En conséquence, nous allons tenter de comprendre comment les représentations ont pu inspirer une nouvelle classification des méduses au début du XIX^e siècle.

3.5. L'apport des dessins de Lesueur par rapport au texte de Péron.

Comme nous l'avons signalé dans notre deuxième partie, le lexique associé à la description de la structure des méduses est à l'époque encore imprécis et s'inspire très largement des termes de botanique, tels que rameau, foliole, tige ou pédoncule (rappelant la difficulté de séparer les zoophytes des végétaux⁶¹⁶). Il est donc quelquefois difficile de se représenter une structure avec les seuls termes employés par Péron, comme les « cotylédons olivaires ⁶¹⁷» relatifs aux bras labiaux (figure 76). Heureusement, le dessin pallie les lacunes d'un vocabulaire qui se constitue pour décrire des méduses dont les termes restent encore attachés à tel ou tel auteur.

La précision du dessin rend également compte de la posture et de la mobilité des méduses dans leur milieu. Citons à cet égard la représentation de *Cassiopée Forskaël* (figure 76), une espèce vivant sur les fonds océaniques et dont la bouche et les bras oraux sont situés sur la face supérieure, ainsi que les dessins des contractions des bords de l'ombrelle de *Cétosie bonnet* (figure 36). L'image apporte donc une information essentielle aux scientifiques qui ne peuvent pas observer le spécimen dans son milieu.

Le dessin focalise également le regard sur certains éléments anatomiques. Ainsi, les vélins réalisés à partir des premières études de méduses effectuées lors du voyage aux Terres Australes, c'est-à-dire avant 1804 (par exemple *Cuvieria carisochroma*⁶¹⁸) représentent en détail les vaisseaux ombrellaires (figure 82) rayonnants et visibles par transparence. Une part importante de la description textuelle de l'espèce concernée par Péron est également basée sur l'organisation des vaisseaux et sur l'explication de leur rôle dans la nutrition⁶¹⁹. Dans ces premières études, le regard semble donc se poser en premier lieu sur les structures permettant le mouvement et la nutrition. C'est précisément sur ces éléments anatomiques, que Péron va baser sa classification.

⁶¹⁶ J. GOY, « Invention du langage scientifique: terminologie et nomenclature des méduses », art cit.

⁶¹⁷ Manuscrit de Péron, Muséum d'histoire naturelle du Havre, inventaire n° 68/015 (A).

⁶¹⁸ Également nommé *Cuviérie euchrome* ou *Berenix euchroma*. J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p. 112.

⁶¹⁹ *Ibid.*, p. 112.



Figure 82 - *Cuviérie euchrome* ou *Cuvieria carisochroma* ou *Berenix euchroma*. Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/021, vue apicale et vue latérale.

Lesueur dessine également les tentacules et les détails de leur fixation, précisant au passage que les méduses sont carnivores :

« C'est par le moyen des tentacules très longs et très multipliés qui garnissent le rebord de l'ombrelle que l'animal cherche au loin la proie dont il se nourrit (...) il l'enveloppe de ses tentacules comme un filet inextricable (...) il engloutit pour ainsi dire sa victime (...) alors les suçoirs (les lèvres) s'appliquent de tout part sur le malheureux animal et dévorent en peu d'instant⁶²⁰ ».

Il est intéressant de comparer le dessin de la figure 82, réalisé avant 1804 avec d'autres beaucoup plus tardifs, tracés après le retour en France (*Océanie Linéolée* (figure 83), *Océanie Favidule* (figure 84), *Aglaure Hémistome* (figure 85) étudiées toutes les trois, à Nice en

⁶²⁰ Manuscrit Muséum d'Histoire Naturelle du Havre, inventaire 68328 Cv.

1809). On voit alors apparaître de nouvelles structures: les gonades et les organes sensoriels nommés rhopalies par la suite (c.f. figure 80).



Figure 83- Détail du vélin d'*Océanie lineolée* ou *Ocenaia lineolata* ou *Laeodicea undulata*. Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/037, vue latérale.



Figure 84 - *Océanie flavidule* ou *Océania flavidula* ou *Laodicea undulata*. Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/038, au centre : détail du manubrium et des lèvres, en haut, vue orale et en bas, vue latérale.



Figure 85 - *Aglaure hémistome* ou *Aglaura hemistoma*. Dessin de Lesueur. Muséum d'histoire naturelle du Havre. Vélin 70/043. Au centre trois vues latérales, à droite : coupe longitudinale, à gauche : vue apicale. Dessin préparatoire du 24 mars 1809 (référence 68/545 (B)).

Le texte s'enrichit également de la description de ces nouveaux éléments anatomiques tandis que s'amorce la découverte des modes de reproduction des méduses. Même si Péron ne tient pas compte, dans sa classification, des organes sexuels (à cause semble-t-il de l'influence de Cuvier), texte et dessin évoluent parallèlement en intégrant les mêmes découvertes.

Le dessin et l'atlas de Lesueur restituent aussi une vue d'ensemble de chaque spécimen. Cette fonction synthétique des dessins de Lesueur explique que Péron, ait pu établir un enchaînement logique des méduses. Il l'a fait selon ses propres termes « en parcourant la série des nombreux dessins que nous avons exécutés et réunis sur les méduses⁶²¹. ».

Si Lesueur trace des dessins d'une très grande fidélité au modèle, il souhaite également réaliser une très belle image. Le résultat obtenu est éloquent, puisque l'illustration associe la dimension esthétique à l'exactitude scientifique. Ce travail, fruit de la collaboration avec le

⁶²¹ Extrait du manuscrit archivé au Muséum d'Histoire naturel du Havre. Référence 68/382 Ev.

scientifique Péron, constitue ce que L. Daston et P. Galison appellent la « vision à quatre yeux⁶²² ». Ce résultat est le résultat, nous allons le voir, d'une longue étude préparatoire.

3.6. Les conditions de production des vélins de C.- A. Lesueur.

Préalablement à la réalisation des vélins, un important travail de bibliographie a été réalisé par Péron et Lesueur. Péron s'est :

« astreint à copier dans plusieurs centaines de volumes de diverses langues tout ce qui pouvait offrir quelques rapports avec ces animaux, et M. Lesueur a calqué lui-même tous les dessins, toutes les peintures disséminées dans les nombreux volumes dont il s'agit⁶²³ ».

Ce travail compilatoire s'est déroulé essentiellement après le retour en France de l'expédition. Mais, il faut rappeler la présence à bord⁶²⁴ du *Géographe* et du *Naturaliste*, outre de nombreux instruments de mesure et d'observation (loupe, aquarium), d'une riche bibliothèque. Parmi les ouvrages, figurent un grand nombre de récit de voyages antérieurs (*Voyage de Dampier*⁶²⁵, *Voyage de Cook*⁶²⁶, *Voyage de la Billardière*⁶²⁷ ...), ainsi que des livres purement scientifiques, de nature théorique (comme les *Genera Plantarum*, *Species Plantarum* ou *Systema Vegetabilium* de Linné ou le *Genera plantarum* de Jussieu). Mais peu d'ouvrages de la bibliothèque traitent de zoologie. On peut donc supposer que l'essentiel du travail bibliographique a été conduit en France où Péron et Lesueur pourront accéder à de plus nombreuses sources. Péron cite plus de soixante-dix livres pour la seule synonymie des

⁶²² L. DASTON et al., *Objectivité, op. cit.*, p.101.

⁶²³ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, *op. cit.*, p.9.

⁶²⁴ J. BONNEMAINS, J.-M. ARGENTIN et M. MARIN, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, *op. cit.*, pp. 82-96.

⁶²⁵ William DAMPIER, *Nouveau voyage autour du monde: Enrichi de cartes et de figures*, Amsterdam et Paris, Marret, 1701, vol.3, 394 p.

⁶²⁶ J. COOK, *A Voyage to the Pacific Ocean: Undertaken by the Command of His Majesty, for Making Discoveries in the Northern Hemisphere, to Determine the Position and Extent of the West Side of North America; Its Distance from Asia; and the Practicability of a Norther*, *op. cit.*

⁶²⁷ Jacques-Julien Houtton LABILLARDIERE, *Relation du voyage à la recherche de La Pérouse, fait par ordre de l'Assemblée Constituante, pendant les années 1791 et 1792, et pendant la 1ère et la 2e année de la République Française*, Paris, HJ Jansen, 1800, vol.1, 441 p.

genres et des espèces⁶²⁸. A ceux-ci, s'ajoutent tous les ouvrages indiqués dans l'Historique des méduses réalisé par Péron, conduisant ainsi à cent trente-cinq auteurs cités (d'Aristote jusqu'en 1809). Quant aux dessins bibliographiques recopiés par Lesueur, ils sont conservés dans les archives du Muséum d'Histoire naturelle du Havre (dossier 69 regroupant des dessins montés sur carton et bordés de papier bleu, au nombre de trente et une⁶²⁹). Les copies dues à Lesueur ont été réalisées d'après les originaux suivants⁶³⁰ : Borlase⁶³¹ (figure 86 à 88) avec comparaison de la figure), Pallas⁶³², Baster⁶³³, Muller⁶³⁴, Plancus⁶³⁵, Forskaël⁶³⁶, Gronovius⁶³⁷, Slabber⁶³⁸, Schwartz⁶³⁹, Modeer⁶⁴⁰, Sloane⁶⁴¹ ...

⁶²⁸ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., pp. 377-381.

⁶²⁹ Le dossier des copies bibliographiques contient en fait 34 planches mais deux planches (n°69003 et 69007), présentent des observations faites pendant le Voyage aux terres Australes et ne sont donc pas des copies bibliographiques et une planche est non identifiée (n° 69 034). Dans les 31 copies bibliographiques, il faut noter la présence de Physalies (3 planches n° 69024, n°69025, n°69026) et de Cténophores (n° 69033). J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », art cit., p.72.

⁶³⁰ *Ibid.*, pp. 73- 78.

⁶³¹ W. BORLASE, *The natural history of Cornwall*, op. cit., tab. XXV, figures 9-10-13 et 14.

⁶³² Peter Simon PALLAS, *Spicilegia zoologica : quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur*, Berolini, Gottl. August. Lange, 1774, F. X, planche n°II.

⁶³³ J. BASTER, *Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis quibusdam marinis, eorumque ovarii et seminibus continentia*, op. cit., tome 2, pp.55-58 figures 2 et 3 ; p.62, figure 5.

⁶³⁴ Otto Frederik MÜLLER, *Zoologia danica, sev Animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia ...*, Havniae, N. Mölleri, 1788, planche n°VIII.

⁶³⁵ Janus PLANCUS, *De conchis minus notis liber: cui accessit specimen aetvvs reciproci maris syperi ad littvs portvmqve Arimini*, Venice, Joannis Baptistae Pasqvali, 1736, planche IV.

⁶³⁶ Peter FORSSKÄL, *Icones rerum naturalium quam in itinere orientali depingi curavit Petrus Forskaal, post mortem auctorio ad regis mandatum acri incisas edidit Carsten Niebur*, s.l., Hauniae, 1775. Tome 28, figure B. Tome 32. Tome 33, figure C.

⁶³⁷ Laurens Theodorus GRONOVIVS, « Animalium in Belgio habitantium », *Acta Helvetica*, 1760, vol. 7, pp. 257-270. Tome 4, tab.4 figure 7.

⁶³⁸ Martinus SLABBER, *Physikal. Belust.*, s.l., 1781, p.58, planche VIII, figures 1 et 2.

⁶³⁹ Olivier SWARTZ, *Nova Acta*, Stockholm, 1788, p. 198, planche 6 a c.

⁶⁴⁰ Adolph MODEER, *Actes de l'Académie*, Stockholm, 1791.

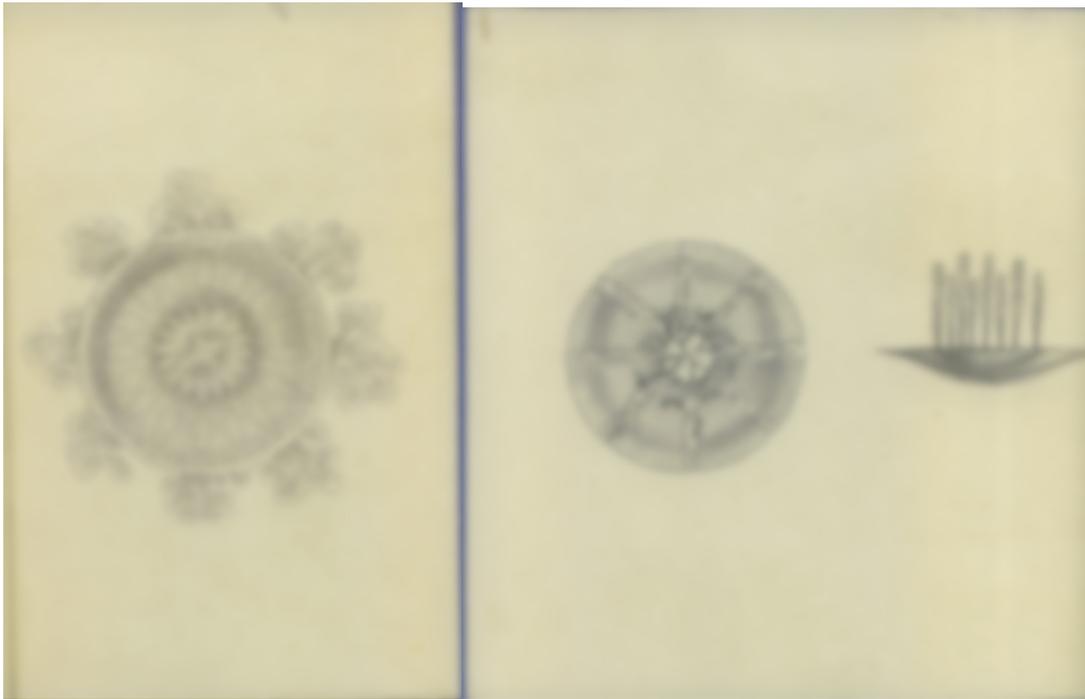


Figure 86 - *Cassiopea borlase* (référence 69 029). Extrait de Baglione, (2014), *Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur*⁶⁴², page 128.

⁶⁴¹ Hans SLOANE, *A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica*, London, B.M., 1707, 264 p.

⁶⁴² Gabrielle BAGLIONE et al., *Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur*, Le Havre, MKF Editions du Muséum d'histoire naturelle du Havre, 2014, p.128.



Figure 87 - Dessin bibliographique réalisé par C.-A. Lesueur. Extrait de G.Baglione (2014), *Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur*, p. 106, copie de Schwartz.



Figure 88 - Dessin bibliographique réalisé par C.-A. Lesueur. Extrait de G.Baglione (2014). *Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur*, p.131, copie de Pallas.

C'est seulement après ce travail compilatoire que Lesueur réalise ses vélins.

Les dessins préparatoires ont été tracés à partir d'organismes vivants pêchés, soit à bord du bateau⁶⁴³, lors de l'expédition en Terres australes avant avril 1804 (tel est le cas pour 34 espèces⁶⁴⁴), soit sur les côtes françaises après le retour au Havre (15 espèces) ou à Nice (13 espèces). On suppose que l'étude du Havre s'est déroulée en août 1808, celle de Nice en 1809 et 1810⁶⁴⁵. La pêche des zoophytes s'effectue « à la palette », une technique utilisant un

⁶⁴³ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, *op. cit.*, p.486.

⁶⁴⁴ Vingt sept espèces ont été capturées sur les côtes de l'Australie, quatre au cours du voyage dans l'océan Atlantique équatorial, deux au niveau de l'océan Austral et une dans l'océan Indien. J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », *art cit.*, p. 9.

⁶⁴⁵ *Ibid.*, pp. 9-10.

petit filet, comme le montrent des dessins de Lesueur⁶⁴⁶ (figure 31). Par ailleurs, certaines méduses sont élevées quelques jours en aquarium sur le bateau, ce qui permet au dessinateur de les saisir dans leur position naturelle de nage. Dans tous les cas, les premières observations et tous les dessins sont « exécutés sur animaux vivants⁶⁴⁷ ».

Ensuite, la réalisation des peintures préparatoires nécessite une sélection des échantillons à représenter. Selon les termes de la mission confiée à F. Péron, il faut en effet constituer un corpus pouvant servir de référence à une communauté de scientifiques.

Parmi les échantillons prélevés, on remarque des organismes qui s'avéreront ultérieurement altérés (*Cétosie thalassine* ou *Orythia viridis*⁶⁴⁸) ou nantis d'un nombre anormal de bras (exemple de *Chrysaore pentastome*⁶⁴⁹). En effet, l'échantillonnage fige et conserve les artéfacts, les variabilités et les perturbations. La difficulté du prélèvement, la rareté de certains spécimens et le caractère nouveau des organismes récoltés (donc leur méconnaissance, en particulier au début de l'expédition) expliquent aussi les variations anatomiques. Sans doute éblouis par la très grande diversité des organismes récoltés, Péron et Lesueur semblent avoir décrit comme nouveaux des spécimens altérés ou appartenant à une espèce déjà décrite.

Très peu d'échantillons récoltés survivront au voyage, malgré la mise au point de techniques de conservation permettant de limiter la putréfaction des tissus ainsi que leur altération par les mouvements du bateau⁶⁵⁰.

Notons que, sur un même croquis préparatoire d'un vélin, figurent les dessins de plusieurs échantillons. La représentation finale d'un unique organisme par vélin est donc le produit d'une synthèse à la fois des dessins d'auteurs plus anciens et de différents individus d'une même espèce. Une telle démarche reconstitutive reflète l'une des qualités essentielles (à côté

⁶⁴⁶ Dessin de Lesueur conservé au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre représentant F. Péron pêchant les méduses et les physales, Nouvelle-Hollande, Ms 1737.

⁶⁴⁷ F. PERON, C.-A. LESUEUR et N.-M. PETIT, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804*, op. cit., rapport fait au gouvernement, tome I, p.VI.

⁶⁴⁸ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.120.

⁶⁴⁹ *Ibid.*, p.368. L'exemplaire représenté et étudié par Péron et Lesueur est anormal car il ne possède que cinq bras oraux. Cette malformation est fréquente chez les méduses. Soucieux de décrire toutes les espèces rencontrées, Péron va créer une nouvelle espèce *Chrysaora pentastoma* qui est la synonymie de *Chrysaora hysoscella*.

⁶⁵⁰ François PERON, *Voyage de découvertes aux terres Australes: exécuté par ordre de Sa Majesté l'empereur et roi, sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste, et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804 [Historique]*, Paris, De l'Imprimerie impériale, 1816, vol.2, pp. 373-392 .

de celle de l'observation) de l'illustrateur naturaliste des XVII^e et XIX^e siècles : la capacité d'isoler le typique, le caractéristique, le spécifique, à partir d'une série privilégiant à première vue le particulier. Le naturaliste doit donc rechercher ce que les différents organismes ont de commun et ce qui les distingue les uns des autres. Péron donne quelques indications de cette démarche :

« Et comme nous avons à la même époque, quoique dans des années différentes, observé un très grand nombre d'individus de l'une et de l'autre espèce avec ces mêmes caractères, il nous a paru convenable de les considérer comme deux espèces distinctes, jusqu'à ce que des observations ultérieures aient permis de décider, si les deux animaux dont il s'agit, n'en doivent effectivement former qu'un, dont l'un des deux individus deviendrait le type, tandis que l'autre n'en serait plus qu'une importante variété⁶⁵¹».

Afin d'y parvenir, l'illustrateur naturaliste se concentre sur les caractères les plus constants pour les représenter. L'image alors réalisée est donc une image raisonnée qui provient de « l'exercice d'un jugement avisé fondé sur la sélection d'images « typiques », « caractéristiques », « idéales » ou « moyennes »⁶⁵² ». Cette tendance apparue au XVIII^e siècle perdure jusqu'au milieu du XIX^e siècle.

Pour apprendre à voir le typique, Lesueur se trouve guidé, en l'occurrence, par le regard du scientifique Péron : le crayon du premier ne fait que prolonger le regard du second. C'est ce que Dalston et Galson appellent : la « vision à quatre yeux ⁶⁵³ ».

3.7. La « vision à quatre yeux ».

Lorsqu'il embarque sur le *Naturaliste*, Lesueur ne possède aucune connaissance en zoologie. Il va donc se former sur le navire, au contact de scientifiques comme Péron ainsi qu'en consultant des ouvrages disponibles à bord. Le savoir-faire initial de Lesueur, nous l'avons vu, est celui d'un dessinateur technique naval. On suppose qu'il a appris la méthode de reproduction par quadrillage grâce à Nicolas-Martin Petit. C'est en observant, tout au long du voyage, qu'il va progressivement acquérir une compétence scientifique. Après la mort de Péron, Lesueur atteindra d'ailleurs un véritable statut de naturaliste. Quant à Péron, à l'époque où il fréquente le Muséum National d'Histoire Naturelle, il bénéficie de l'ébauche

⁶⁵¹ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit., p.173.

⁶⁵² L. DASTON et al., *Objectivité*, op. cit., p. 82.

⁶⁵³ *Ibid.*, pp. 101-120.

de systématique animale qui se met en place, sous l'impulsion de Cuvier. Celle-ci ne prend plus seulement en compte la morphologie externe, mais aussi des éléments d'organisation interne et d'anatomie comparée.

Comment se déroule la collaboration de Péron et Lesueur sur le terrain ? Le recueil du matériel se fait à deux. De plus, Péron apprend à Lesueur à disséquer, à observer, à conserver et à naturaliser. Le premier précise au second ce qu'il faut représenter, afin de privilégier les caractères typiques du spécimen.

S'il existe une hiérarchie entre les deux hommes, elle est à rechercher dans la responsabilité scientifique, car c'est bien Péron qui est officiellement investi de la mission d'étudier les zoophytes. Sa collaboration avec Lesueur ne semble pas, au premier abord, générer de tension, mais telle n'est pas la règle générale. En effet à l'époque, les collaborations entre scientifique et dessinateur ont parfois suscité des difficultés relationnelles liées à des phénomènes de subordination ou de hiérarchie sociale. Pourtant, à l'issue de la Révolution française, la hiérarchie établie entre scientifique et dessinateur s'est assouplie. Ce changement est bien illustré par la création au Muséum National d'Histoire Naturelle, en 1793, d'une chaire d'« iconographie naturelle » plaçant (au moins sur le papier) illustrateur et naturaliste sur le même plan. La peinture sur aquarelle matérialise cette nouvelle alliance. En effet, elle juxtapose la volonté du naturaliste, désireux de mettre en relief certains éléments significatifs de l'idée qu'il se fait de l'espèce et le talent du peintre. Une telle association se nourrit, par ailleurs du profit lié à l'étude conjointe des illustrations héritées d'auteurs précédents.

Pourtant la collaboration permettant la constitution d'une image raisonnée, n'apparaît pas à travers une quelconque relation entre le texte de Péron et les illustrations de Lesueur. Aucune référence précise dans le texte ne renvoie aux dessins de Lesueur. De même, comme on l'a vu précédemment, aucune légende de dessin ne permet une compréhension directe. Avec Péron et Lesueur, les images et les textes coexistent, en parallèle sans dialoguer. La capacité d'observation du lecteur se trouve donc sollicitée pour aller chercher et associer les informations issues des deux supports.

3.8. Le devenir des vélins de Lesueur.

Le livre associant le manuscrit de Péron et les illustrations de Lesueur aurait dû paraître en 1810 comme nous l'avons déjà signalé auparavant. En 1815, Lesueur part avec le géologue William Maclure (1763-1840) pour les Etats-Unis. Avant son départ, il remet à l'Institut les

quatorze premières gravures faites d'après les vélins. Lesueur semble avoir emporté avec lui en Amérique des cartons de dessins, comme en attestent certaines expositions américaines en 1819 et en 1822⁶⁵⁴. La majorité des vélins rejoindra la France en 1837 avec Lesueur, qui, pour cette raison, recevra le 7 mai 1844, par la Société libre des Beaux-Arts de Paris, la médaille d'argent. En 1845, Lesueur est nommé conservateur du Muséum du Havre et il fait don à sa ville natale d'une très grande partie de sa collection. Son décès survenu, en 1846, ne lui permettra pas de mettre de l'ordre dans l'ensemble de ses dessins et de ses échantillons. Différents dons, en particulier de ses neveux, viendront compléter la collection du naturaliste jusqu'en 1874.

La première publication de la collection des vélins de méduses est réalisée en 1995 dans l'ouvrage de J. Goy⁶⁵⁵. Auparavant, seuls certains dessins ont été recopiés par Blainville⁶⁵⁶ (c.f. exemple figure 89, représentant une copie d'un exemplaire altéré dessiné par Lesueur) dans son *Manuel d'actinologie ou de zoophytologie* (1834) et par Cuvier dans son *Règne animal distribué selon son organisation*⁶⁵⁷ (1830).

⁶⁵⁴ J. BONNEMAINS, C. BUSTARRET et G. BRETON, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », art cit., p.10.

⁶⁵⁵ J. GOY, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, op. cit.

⁶⁵⁶ Henri Marie Ducrotay DE BLAINVILLE, *Manuel d'actinologie, ou de zoophytologie*, Paris, F.G. Levrault, 1834, vol.1, planches XXX et suivantes.

⁶⁵⁷ Georges CUVIER et F.-É. GUÉRIN-MÉNEVILLE, *Iconographie du règne animal de G. Cuvier : ou, Représentation d'après nature de l'une des espèces les plus et souvent non encore figurées de chaque genre d'animaux*, Paris, J. B. Baillière, 1829, 1-434 p., planches 42 - 48.

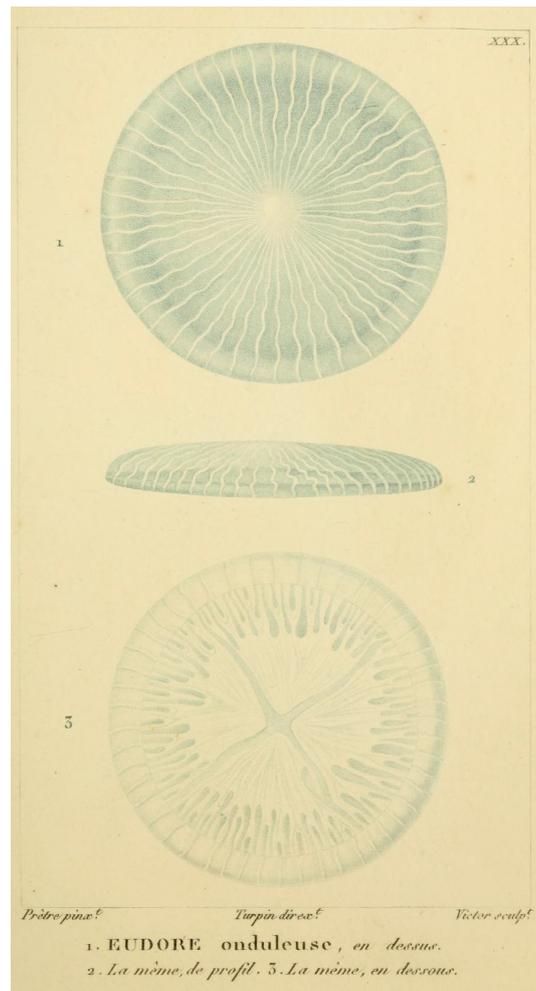


Figure 89 - *Eudore onduleuse*. Planche XXX. Blainville (1834), *Manuel d'actinologie, ou de zoophytologie*.

En conclusion, les peintures sur vélin de Lesueur résultent bien d'une collaboration entre deux acteurs, dont les connaissances complémentaires permettent l'élaboration d'une image raisonnée. Le processus de construction de l'œuvre implique des choix : d'abord celui des spécimens, puis celui des caractères à représenter pour permettre à l'idée de s'exprimer dans l'image. L'exactitude scientifique qui en résulte, associée à une dimension esthétique, illustre la valeur épistémique de la « vérité selon nature », décrite par Daston.

À partir du milieu du XIX^e siècle, la recherche de la représentation la plus « vraie » conduira les illustrateurs et les scientifiques à remettre en cause leurs pratiques, afin de bannir tout dessin idéalisé de la nature. Ils chercheront à atteindre une observation et une illustration les plus objectives possibles, c'est-à-dire « une vision aveugle, un regard sans interférence, sans interprétation, sans intelligence⁶⁵⁸ ». L'observation de la « vérité selon nature » laissera alors

⁶⁵⁸ L. DASTON et al., *Objectivité, op. cit.*, p.25.

la place à l'objectivité mécanique. Cette dernière est censée trouver son fondement dans les images produites mécaniquement et dans lesquelles n'interférerait pas la volonté de l'observateur. Vers la fin du XIX^e siècle, les progrès de l'expérimentation ont transformé la vision de la nature en une série de mesures et toutes les images offertes au regard sont produites par l'équipement technique utilisé pour enregistrer les phénomènes naturels. Le monde de la connaissance devient ainsi réservé à des spécialistes, capables d'interpréter des graphiques (tels que les enregistrements graphiques obtenus par les physiologistes) ou des tableaux de chiffres. Mais avant cette spécialisation, l'image naturaliste a subi de profonds changements au cours du XIX^e siècle et est devenue accessible à un plus large public.

4. La multiplication des illustrations du monde marin au XIX^e siècle.

4.1. Le développement de la lithographie et les nouvelles possibilités de coloration des dessins de méduses.

Parmi les bouleversements auxquels on assiste, il faut citer tout d'abord le développement de la lithographie. Le processus a été inventé par Aloys Senefelder (1771-1834) vers 1796 et utilise des propriétés chimiques pour faire adhérer l'encre sur certaines parties d'un calcaire très fin traité à cet effet. Il ne s'agit plus ici à proprement parler de gravure mais d'un traitement de la surface de la pierre utilisant la répulsion entre la graisse et l'eau. Le dessin est effectué directement à la craie grasse sur une surface calcaire et il n'y a donc plus l'étape supplémentaire effectuée par le graveur. Après un traitement chimique, la pierre est mouillée puis encrée. Le gras du crayon retient l'encre au contraire des surfaces humidifiées. La pierre est ensuite placée dans une presse lithographique⁶⁵⁹ qui est une adaptation d'une presse pour la gravure en taille-douce.

La lithographie est très vite utilisée pour l'impression en couleurs. On va pour ceci préparer autant de pierre que de couleurs. La chromolithographie est ainsi inventée en 1837 par le français Godefroy Engelmann⁶⁶⁰ (1788-1839). Avec l'essor de l'industrie chimique au XIX^e siècle, la variété des pigments augmente et s'accompagne de plus de possibilités chromatiques dans la représentation des méduses.

La révolution industrielle et ses innovations technologiques vont permettre en parallèle l'augmentation considérable des capacités d'impression. Ceci s'accompagne d'une baisse des

⁶⁵⁹ V. CHANSIGNAUD, *Histoire de l'illustration naturaliste*, op. cit., p.101.

⁶⁶⁰ Godefroy ENGELMANN, *Traité théorique et pratique de lithographie*, Paris, Engelmann, 1839, 612 p.

prix des imprimés et donc l'illustration devient accessible à un plus large public. A côté des publications savantes, se développe toute une littérature destinée à des naturalistes, débutants ou confirmés. Parmi ces publications, on trouve des encyclopédies tel que le *Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature*⁶⁶¹ réalisé par Félix-Edouard Guérin-Méneville (1799-1874) en 1833 et illustré par Louis Auguste de Sainson (1801-1887). Ce dictionnaire était conçu afin de :

« puiser les faits les plus certains et les plus récents dans les travaux des savants, dans les voyages et dans les ouvrages nouveaux ; (...), et dégagé des abstractions de la science (...) pour rendre l'histoire naturelle accessible à toutes les classes de lecteurs⁶⁶² ».

Le dictionnaire se revendique bien à la fois comme scientifique et avec un souci de large diffusion. Les planches sont très pédagogiques et colorées (figure 90). Les légendes sont peu présentes pour ne pas surcharger le dessin et présentent une ébauche de classification. Cet ouvrage était proposé à la vente sous la forme fascicule avec une souscription payable à chaque livraison comme beaucoup de dictionnaire de cette époque.

⁶⁶¹ Félix-Edouard GUÉRIN-MÉNEVILLE, *Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature: contenant l'histoire des animaux, des végétaux, des minéraux, des météores, des principaux phénomènes physiques et des curiosités naturelles...*, Paris, E.Legier, 1833, vol.1, 640 p.

⁶⁶² *Ibid.*, couverture.

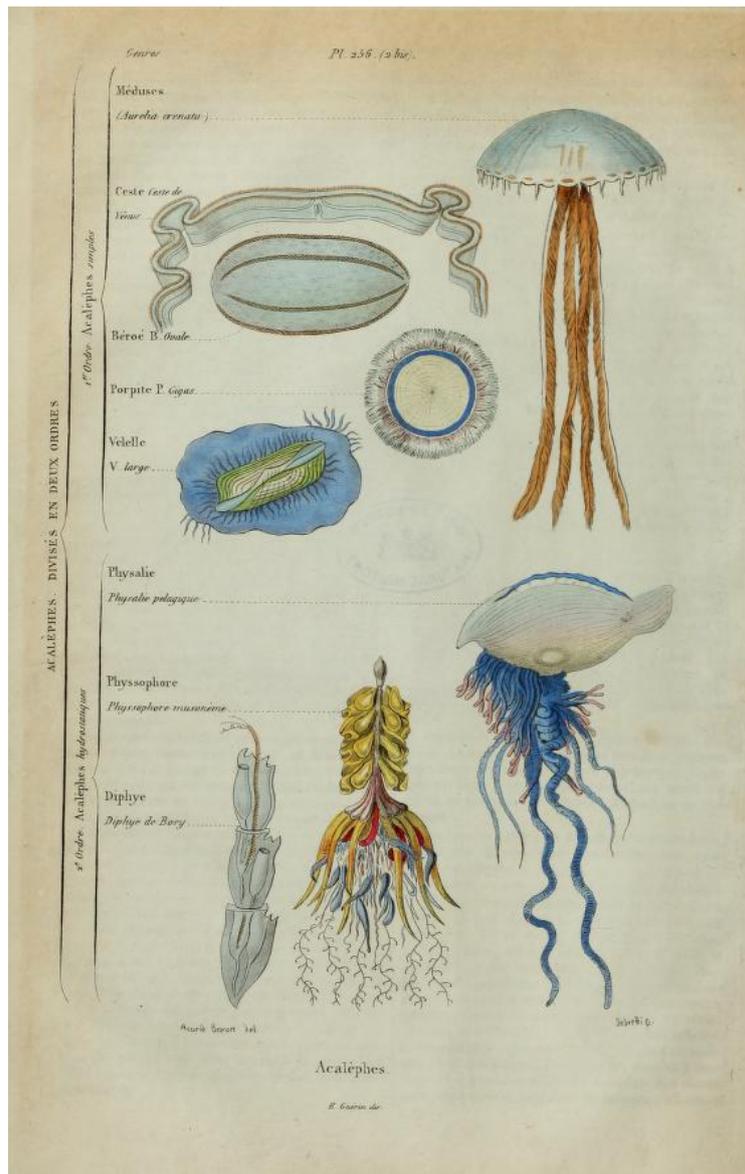


Figure 90 - Les Acalèphes, F.-E. Guérin-Méneville, (1833), Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature, Vol. 1, planche 2 bis.

Les illustrations de ces encyclopédies sont réalisées par des artistes réputés qui sont également de véritables scientifiques : comme par exemple Félix Dujardin (1801-1860) pour les dessins de zoophytes du *Dictionnaire Universelle d'histoire naturelle*⁶⁶³ de Charles d'Orbigny (1806-1876) (figure 91).

⁶⁶³ Charles D'ORBIGNY, *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, Paris, MM. Renard, Martinet et cie, 1849, vol.3, Atlas, 97 planches.

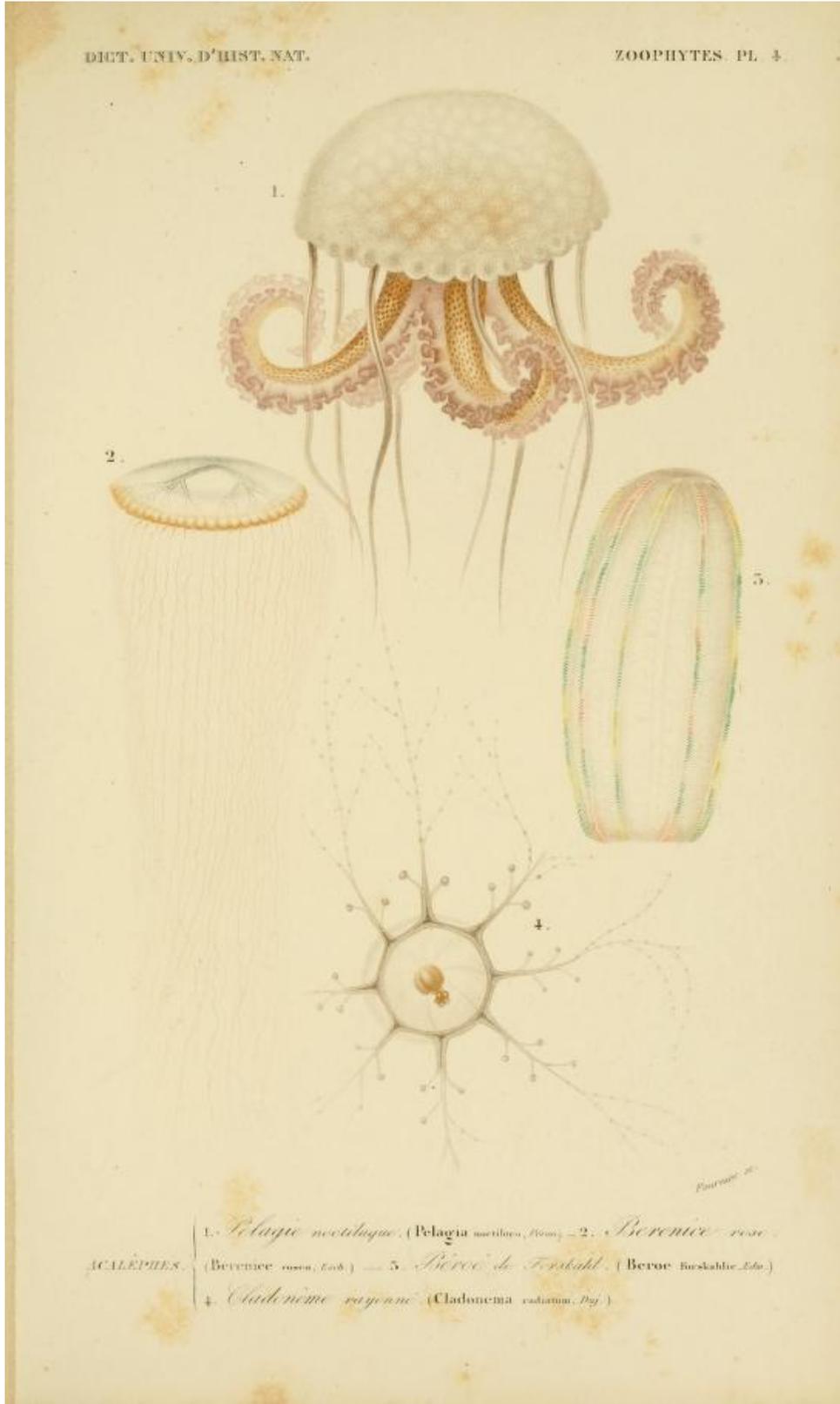


Figure 91 - Planche de Zoophytes. C. d'Orbigny, (1849), Dictionnaire universel d'histoire naturelle, planche 4, zoophytes.

Les images de méduses se multiplient et diffusent auprès du public qui découvre dans le même temps, le monde marin.

4.2. Le nouvel intérêt pour la « vie en profondeur ».

Comme nous l'avons mis en évidence dans notre deuxième partie, le XIX^e est marqué par la découverte de la vie dans les profondeurs marines. Le développement des stations marines et des aquariums contribue à la connaissance de ce nouvel univers. Durant les années 1850-1860, les ouvrages illustrés sur la mer et les lithographies de méduses se multiplient. On peut par exemple citer, celles de l'inventeur de l'aquarium Philip Henry Gosse (figures 113 à 115) extraites de son livre, *A naturalist's rambles on the Devonshire coast* (1853)⁶⁶⁴ ou *l'Histoire naturelle des zoophytes*⁶⁶⁵, (1843) par René Primevère Lesson (1794-1849) (figure 92).

⁶⁶⁴ Philip Henry GOSSE, *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*, Londres, John van Voorst, 1853, vol.11.

⁶⁶⁵ R.-P. LESSON, *Histoire naturelle des zoophytes. Acalèphes: ouvrage enrichi de 12 planches*, op. cit.

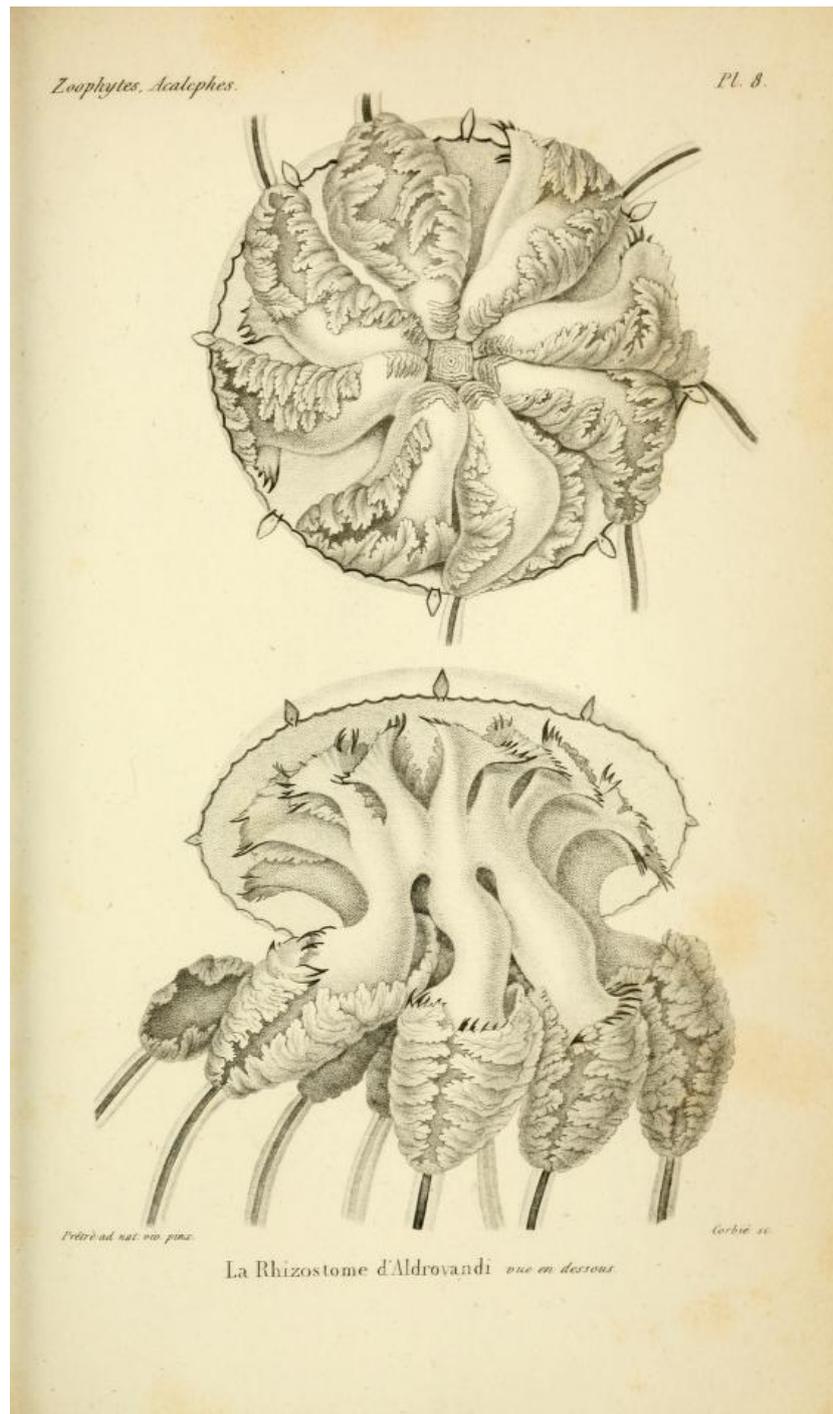


Figure 92 - Le rhizostome d'Aldrovandi, R. P. Lesson, (1843), *Histoire naturelle des zoophytes*, planche 8.

Les éditeurs réagissent rapidement à ce nouvel engouement. Ainsi Hachette publie en 1866, *Le monde de la Mer*⁶⁶⁶ rédigé par Moquin-Tandon sous le pseudonyme d'Alfred Fredol. Le public découvre alors les modalités de reproduction des méduses (figure 93).

⁶⁶⁶ Alfred FRÉDOL et Alfred MOQUIN- TANDON, *Le monde de la mer*, PARIS, L. Hachette, 1865, 638 p.

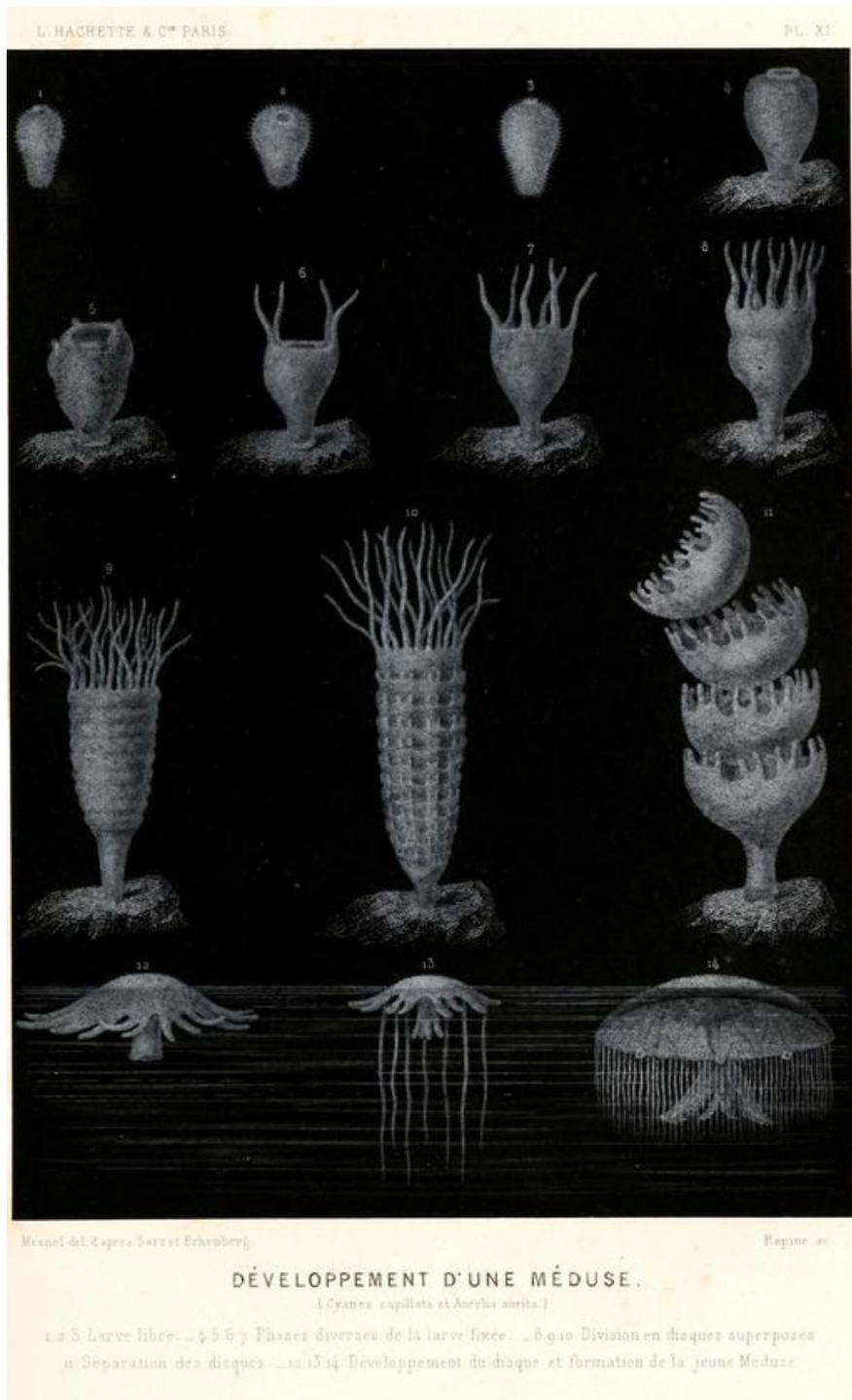


Figure 93 - Développement d'une méduse, A. Fredol (1866), *Le monde de la mer*, planche XIII.

Mais c'est Haeckel qui permettra certainement la plus grande diffusion des images de méduses⁶⁶⁷, en se basant sur une version très visuelle de la nature.

⁶⁶⁷ On peut également associer à cette volonté de popularisation en Allemagne : Lorenz OKEN, *Allgemeine naturgeschichte für alle Stände*, Stuttgart, Hoffman, 1842, vol.7. et Matthias Jacob SCHLEIDEN, *Das Meer: mit 23 Stahlstichen in Farbendruck, 216 Holzstichen und einer Karte*, Berlin, Sacco, 1867, 687 p.

5. Les illustrations de méduses réalisées par Haeckel.

Nous avons évoqué dans notre première partie quelques aspects de la pensée de Haeckel, plus particulièrement sa définition d'individualité et sa théorie de la *Gastraea* (1874), en relation avec son étude des méduses. Haeckel a formulé ses idées, non seulement par écrit mais aussi par ses images. Ce sont sur ces dernières que nous porterons notre attention, afin de montrer comment elles constituent des arguments essentiels dans l'exposé d'une vision personnelle de la nature. Les dessins de méduses réalisés par Haeckel se trouvent essentiellement dans deux œuvres principales, sa *Monographie des Méduses*⁶⁶⁸ (1879) et son livre sur les *Formes artistiques de la Nature*⁶⁶⁹ (1899). Nous verrons que ces deux ouvrages possèdent des styles totalement différents et traduisent des objectifs d'illustration bien distincts.

Haeckel ne souhaitait pas que ses dessins soient conçus pour être des « illustrations exactes et totalement fidèles, mais plutôt (...) des illustrations s'attachant à montrer les points essentiels d'un objet, en laissant de côté les éléments superflus ⁶⁷⁰ ». Cette volonté pourrait sous-entendre une schématisation des représentations de méduses. Pourtant, Haeckel s'initie aux exigences du dessin d'observation à partir de montage microscopique au cours de ses études. Le cursus plus particulièrement concerné se déroule à l'université de Würzburg (à partir de 1852), puis à Jena au contact de professeurs, comme Rudolf Virchow (1821-1902). Au final, les dessins de Haeckel traduisent une très grande rigueur scientifique et s'attachent à donner une vision personnelle de la nature.

En 1862, Haeckel publie sa première monographie de faune marine portant sur les Radiolaires⁶⁷¹ et contenant de très nombreuses planches essentielles à leur description. Suite à ce travail, il participe à l'expédition Challenger (décembre 1872 à mai 1876)⁶⁷² qui sera à

⁶⁶⁸ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit.

⁶⁶⁹ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Kunstformen der Natur*, Leipzig, Bibliographisches Institut, 1899, 100 planches.

⁶⁷⁰ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Anthropogenie; oder, Entwicklungsgeschichte des Menschen. Keimes- und Stammes-geschichte*, Leipzig, W. Engelmann, 1891, pp. 858-860.

⁶⁷¹ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie*, Berlin, Reimer, 1862, 3 vol., 35 planches, .

⁶⁷² G. USCHMANN, *Ernst Haeckel und das Challenger-Werk*, Jena, Reichtümer und Raritäten, 1981.

l'origine de sa monographie des Méduses⁶⁷³ (première partie): *Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen*, publiée en 1879. En 1881, Haeckel publie la deuxième partie de son rapport sur les méduses étudiées de l'expédition Challenger : *Die Tiefsee-Medusen der Challenger- reise und der Organismus der Medusen*⁶⁷⁴. Dans ses commentaires, le naturaliste fait état de sa difficulté à réaliser des dessins avec une fidélité absolue par rapport à ce qu'il a pu observer, à cause des conditions difficiles de conservation. Il a été aidé dans sa tâche par le Dr. Reinhold qui a réalisé des coupes microscopiques. Les illustrations qui en résultent sont donc le fruit d'observations à l'œil nu ou au microscope.

5.1. La représentation des formes fondamentales ou primitives (Grundformen ou Promophen).

Dans la *Monographie des méduses* de Haeckel, l'appareil éditorial – en l'occurrence des lettres renvoyant à la légende des dessins, laquelle est très développé et précis. La légende est nécessaire pour comprendre l'image, dont le contenu scientifique est dense. Il faut également relever une idéalisation de la morphologie des organismes, laquelle adopte des formes géométriques. Certaines méduses apparaissent alors comme une superposition de différentes sphères et l'axe de symétrie de l'ensemble apparaît non seulement sur les dessins préparatoires mais aussi les images définitives (exemple fig. 94, parties 8 et 9). L'importance de la géométrie dans l'organisation des êtres vivants est donc soulignée.

⁶⁷³ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit.

⁶⁷⁴ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Monographie der Medusen. Zweiter Theil. Erste Hälfte: Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise. Zweite Hälfte: Der Organismus der Medusen*, Jena, G.Fischer, 1881, 65 p.

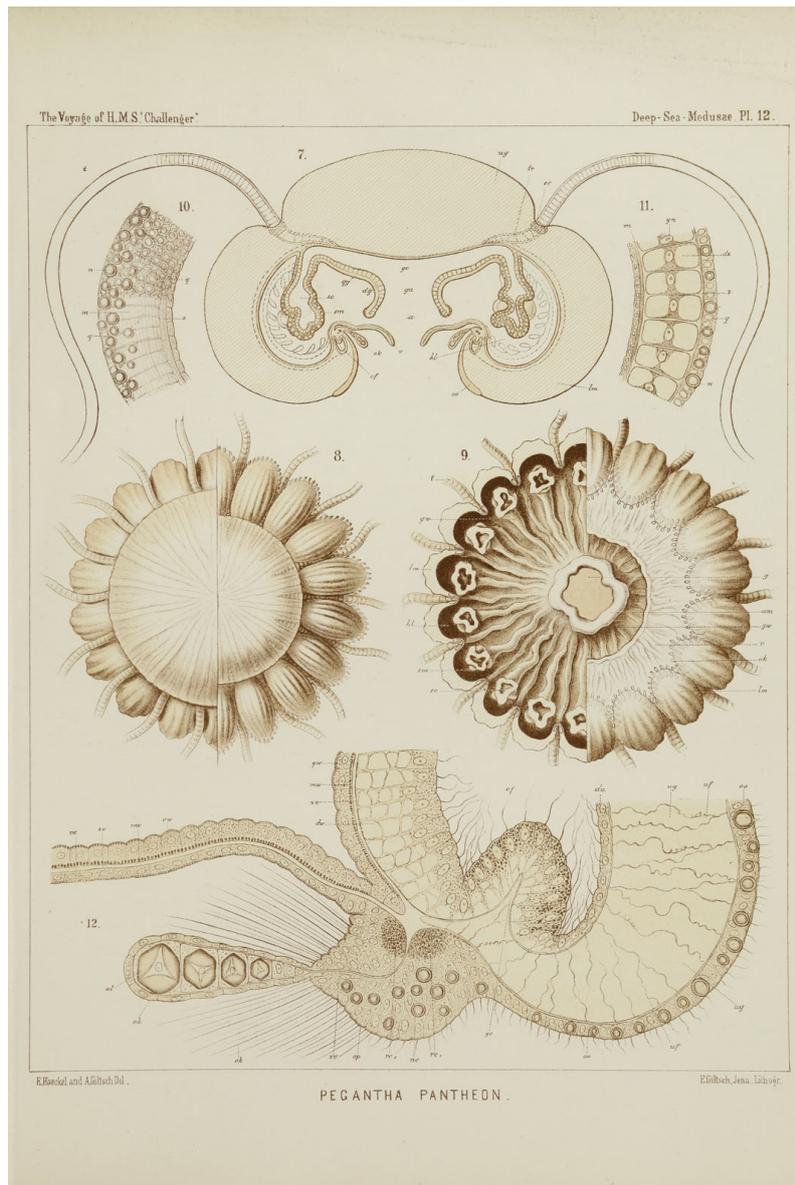


Figure 94 – Dessin de *Pegantha pantheon*. E. Haeckel, (1881), *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise*, Organismus der Medusen, Atlas. Planche XII, p.25.

Les illustrations constituent ici des éléments de démonstration d’une unité de plan d’organisation sous-jacente à la diversité des formes qu’a créée l’Evolution.

Face à l’impossibilité de décrire entièrement les êtres vivants - contrairement aux corps inertes - avec des outils géométriques, il s’agit de rechercher les formes fondamentales ou primitives (Grundformen ou Promorphen) dont dérivent les formes organiques réelles, irrégulières, variables et plastiques. Parmi les formes primitives, la sphère creuse, est le prototype de cas de la plupart des méduses, le cube jouant le même rôle dans le cas des cuboméduses (figure 95). Cette sphère (ou ce cube) sera à la base d’une forme pyramidale (figure 96) que Haeckel introduit dans ses textes descriptifs comme dans ses dessins.

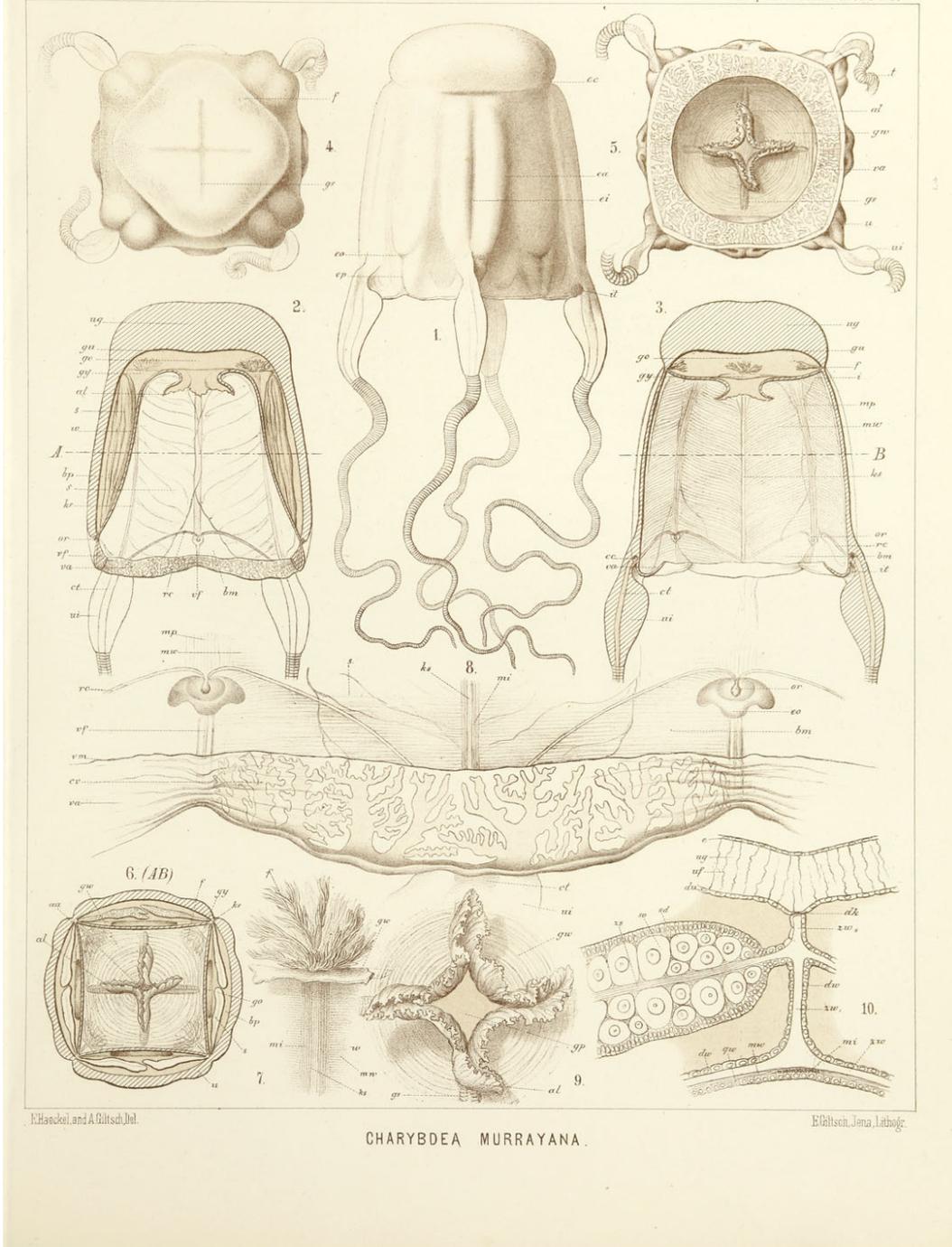
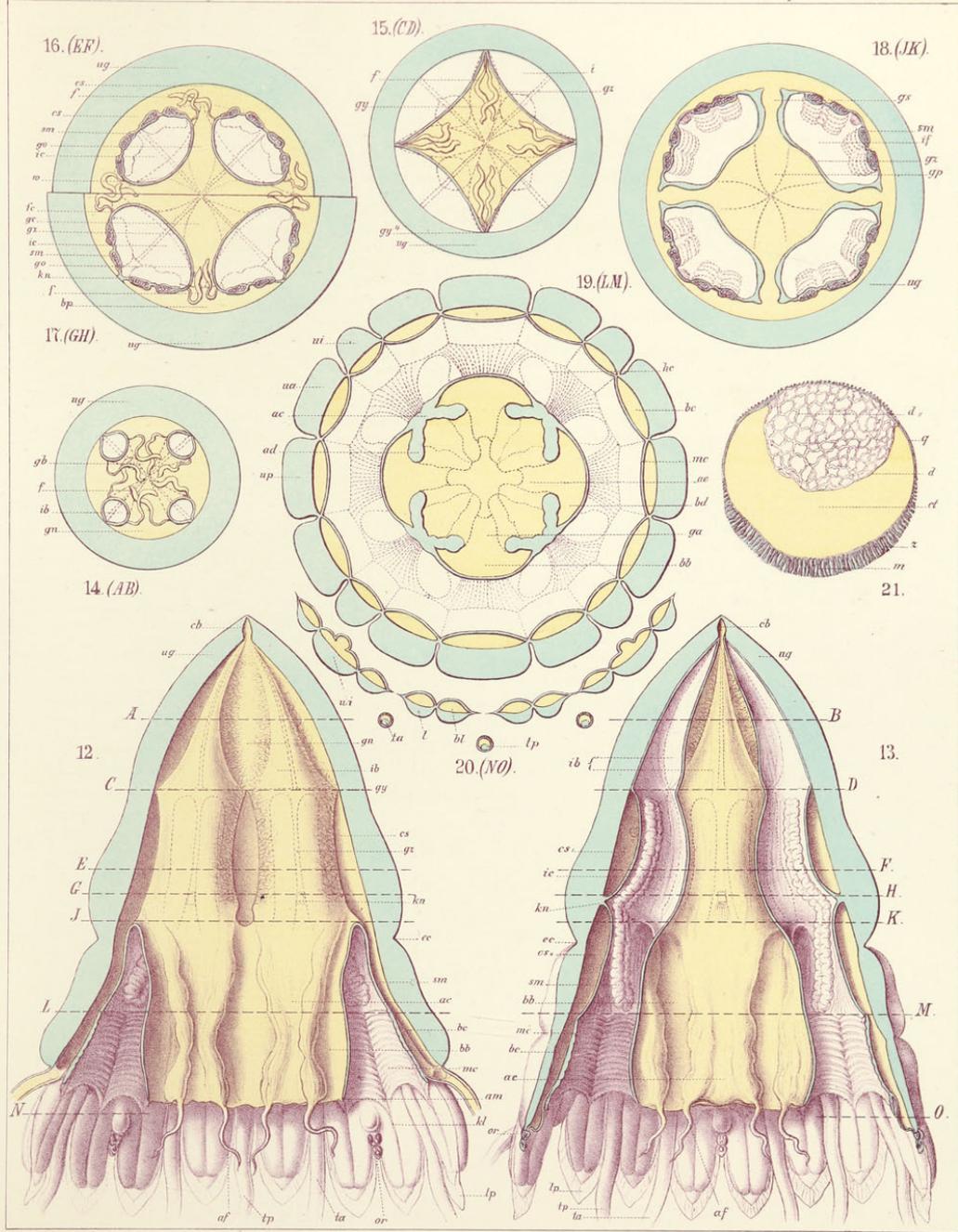


Figure 95 - *Charybdea Murrayana*. E. Haeckel, (1881), *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise*, Organismus der Medusen, Atlas. Planche XXVI, p.53.



E. Haeckel and A. Giltisch Del.

PERIPHYLLA MIRABILIS.

E. Giltisch, Jena, Lithogr.

Figure 96 - *Periphylla mirabilis*. E. Haeckel, (1881), *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise*, Organismus der Medusen, Atlas. Planche XXI, p.43.

Il faut indiquer ici que Haeckel a commencé cette étude des formes de la nature avec les Radiolaires⁶⁷⁵ en 1862. Ces derniers présentent des caractères géométriques très variés, résultant d'une longue histoire adaptative et rendant très difficile la reconnaissance d'un type commun. Tentant de surmonter l'obstacle, Haeckel sera conduit à réexaminer le concept complexe de type commun. Il le déclinera sur différents niveaux d'individualité – voir première partie sur la tectologie-

5.2. La représentation des niveaux d'individualité (la tectologie).

Les dessins de méduses de Haeckel représentent sur une même planche, les différents degrés d'individualité. Le plus souvent figure au centre du dessin l'individu (ou individu de cinquième ordre, le plus haut degré dans le cas de la plupart des méduses car elles ne sont pas métamérisées⁶⁷⁶) et en périphérie les plastides, les organes et les antimères. Sur la planche I (figure 97) par exemple, l'individu (figure 1) apparaît au centre en entier agrandi cinq fois. En périphérie, se succèdent une vue de dessus de l'ombrelle (figure 2), une vue de dessous - avec identification de la disposition en quatre antimères des gonades (figure 3)-, puis des détails de la bouche (figure 4), et des bras buccaux (figure 5), et enfin les gonades avec les cellules germinales (figures 6, 7 et 8). Haeckel représente ici un individu en entier au centre avec les détails en périphérie, comme ce que l'on a pu observer avec Lesueur. L'originalité de Haeckel est à chercher dans le dessin de l'individu en entier qui souligne son organisation en quatre antimères, qui fusionnent au niveau de l'axe central vertical. Cette disposition radiale des métamères se retrouve au niveau des gonades où elle est accentuée par l'utilisation de couleurs.

⁶⁷⁵ E.H.P.A. HAECKEL, *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie, op. cit.*

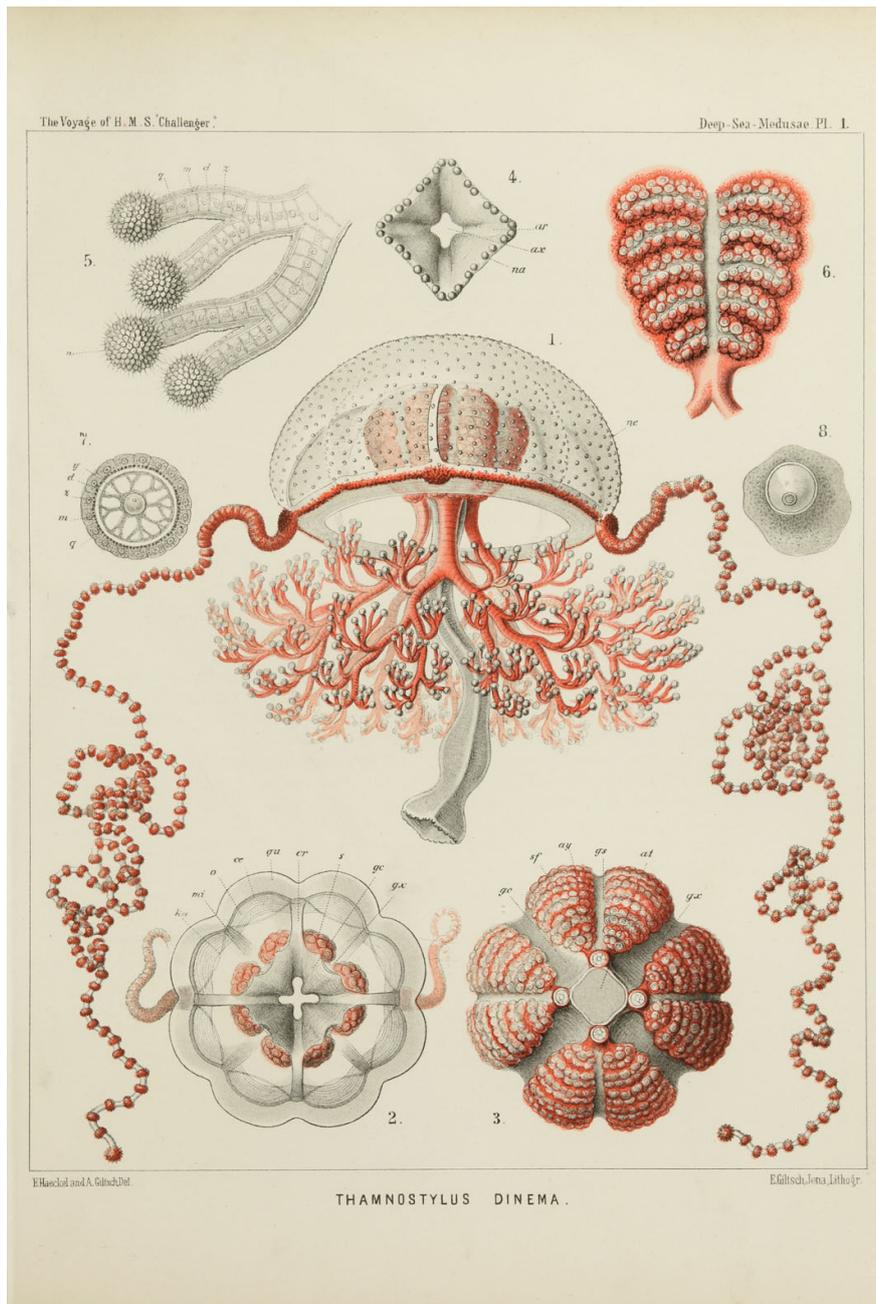


Figure 97 - *Thamnostylus dinema*, E. Haeckel, (1881), *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise*, Organismus der Medusen, Atlas. Planche I, p.3.

L'iconographie reflète fidèlement la description générale de l'organisation des méduses faite par Haeckel :

« L'individualité des méduses adultes, matures et fécondes est toujours celle d'un individu solitaire non articulé, construit radialement ; il est composé d'au moins quatre, plus rarement six ou huit antimères. Ces antimères, qui entrent en collision dans l'axe principal vertical, sont généralement congruents, de sorte que la forme de base géométrique est une pyramide régulière (...). Les pôles de l'axe principal vertical

du corps entier (ou axe de la pyramide) sont aussi ceux de la cavité centrale ou cavité gastrique⁶⁷⁷ ».

L'organisation précédemment indiquée du dessin réapparaît sur la figure 98, avec un élément supplémentaire : la coloration en vert de la couche cellulaire externe (l'ectoderme).

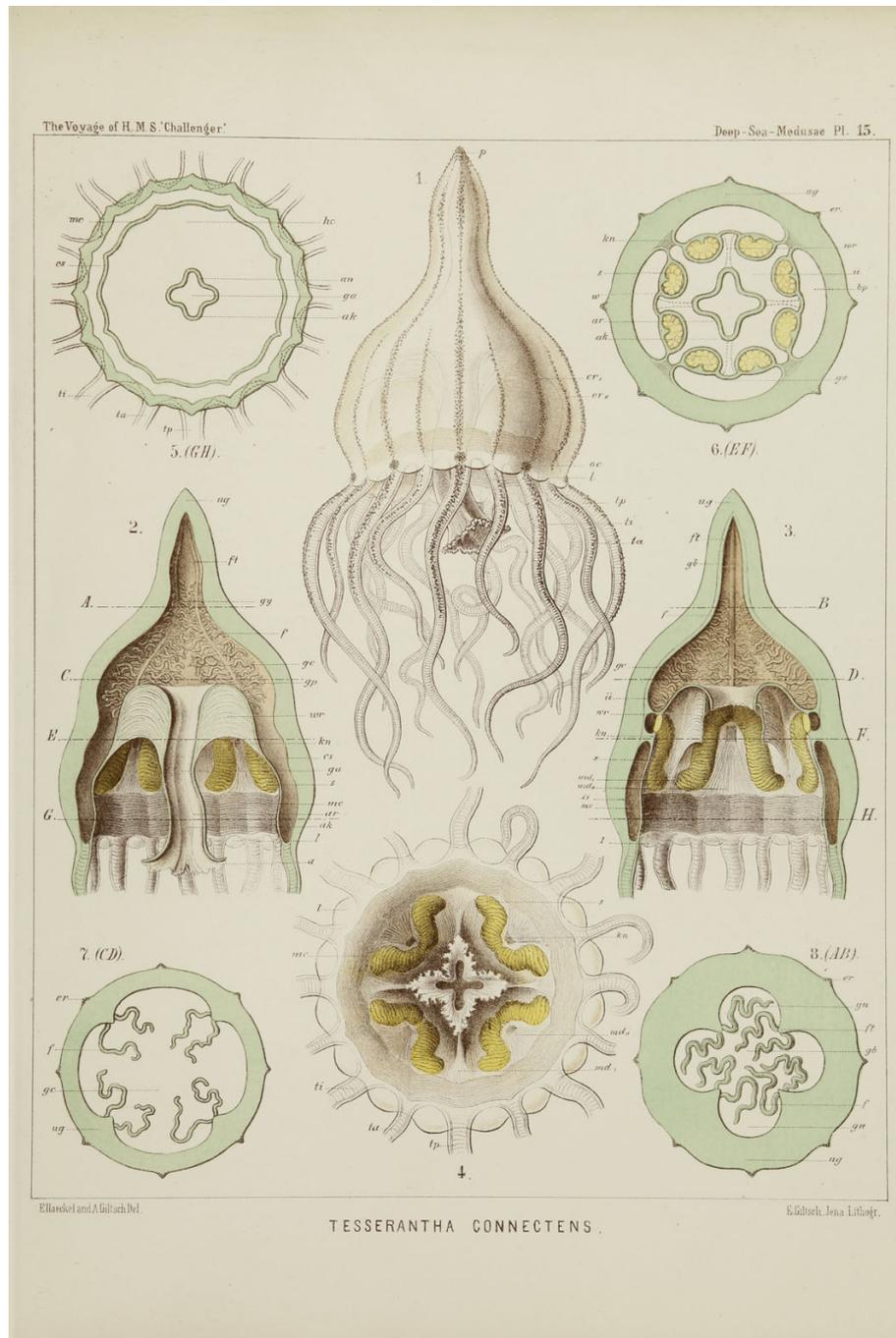


Figure 98 - *Terresrantha connectens*. E. Haeckel, (1881), *Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise*, Organismus der Medusen, Atlas. Planche XV, p.31.

⁶⁷⁷ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit., p.32.

5.3. La représentation colorée des tissus.

La possibilité d'identifier les différents tissus grâce à des couleurs, constitue une tradition de l'enseignement zoologique allemand. Elle a été transmise à Haeckel par Kölliker (figure 99) vers 1853. Le mode de représentation concerné permet une compréhension plus facile de l'organisation des tissus. En outre, la coloration de certaines couches tissulaires facilite la visualisation des corrélations des structures de base, donc permet d'accéder à ce qui reste constant et à ce qui varie.

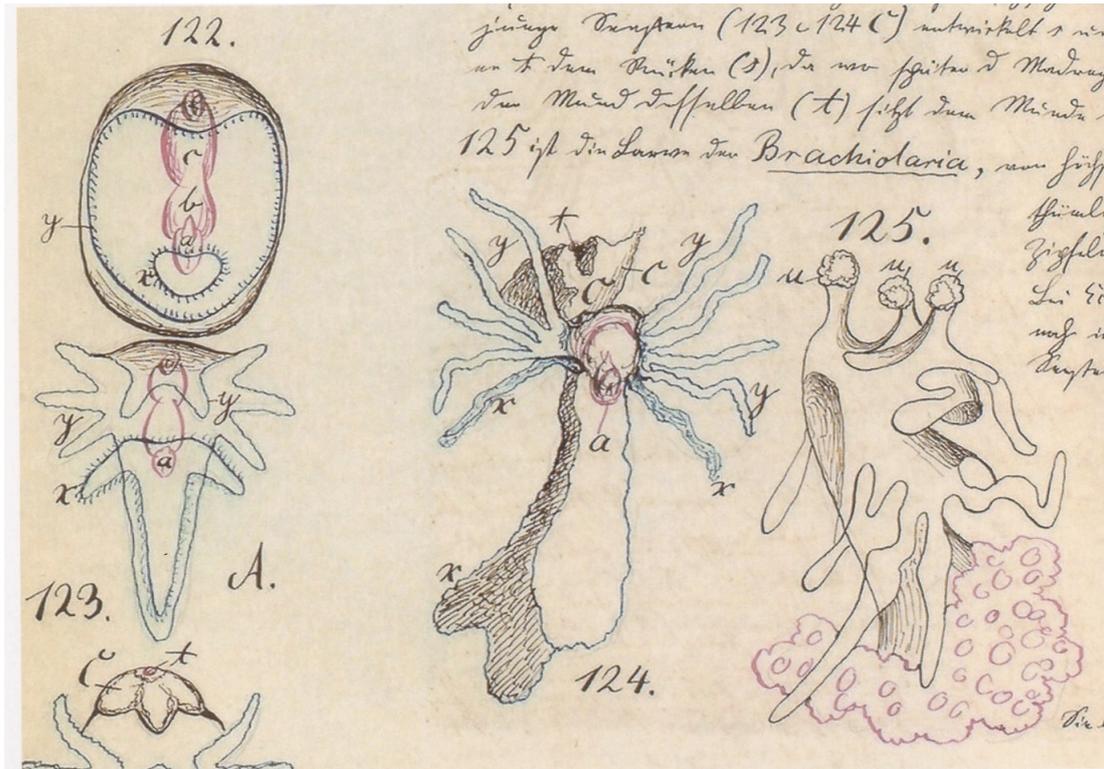


Figure 99 - Extrait de cahier de notes prises par Haeckel pendant les enseignements de Kölliker. 185⁶⁷⁸.

L'utilisation de la couleur est ici totalement différente de ce qui a été fait auparavant, notamment par Lesueur. En effet, ce dernier a essayé de représenter les couleurs des spécimens observés, afin de faciliter leur reconnaissance. Dans ce but, l'artiste essaye de se rapprocher le plus possible de la couleur naturelle. Mais Lesueur a également voulu conférer une dimension esthétique à son oeuvre. A contrario, dans le cas des dessins de la « Monographie des méduses » de Haeckel, la couleur est faiblement utilisée et la palette de nuances est très réduite, malgré la multiplication des pigments liée au développement de

⁶⁷⁸ Olaf BREIDBACH, *Visions of nature: The art and science of Ernst Haeckel*, Berlin, Prestel Munich, Germany, 2006, pp. 78-79.

l'industrie chimique au XIX^e siècle. La couleur est employée de manière pédagogique et ne reflète pas la réalité naturelle : en effet, il s'agit d'identifier les feuilletts constitutifs des organismes sur les coupes. Aucune règle officielle n'a encore été établie pour faire correspondre une couleur à un tissu, même si le feuillet le plus externe est le plus souvent représenté en vert et l'interne en jaune très clair. Mais l'opposition entre le feuillet externe et l'interne apparaît nettement. Le plus souvent, ne figurent sur les dessins, que deux tissus colorés, alors qu'Haeckel en distingue quatre dans sa description textuelle :

« Dans la paroi du corps de chaque organisme adulte de méduse, on peut distinguer en général quatre couches : 1) l'épithélium exodermique de l'ombrelle, de l'épiderme ou de la plaque dermique ; 2) la couche musculaire sous-jacente, qui en est souvent inséparable ; 3) la couche gélatineuse ou la lamelle de support : plaque de Fulcral ; et 4) l'épithélium endodermique du canal gastrique ou la plaque gastral. Ces quatre couches du corps (...) ont été formées par paires de deux couches germinales primaires de la gastrula de méduse⁶⁷⁹».

Il s'agit donc bien de représenter par la couleur l'origine des tissus et non leur différence histologique.

Comme nous l'avons vu dans notre première partie, la comparaison de la structure des coelentérés, laquelle comporte deux feuilletts, avec les stades du développement embryonnaires - en particulier ceux de vertébrés - a permis d'émettre l'hypothèse de l'existence d'un ancêtre à deux feuilletts communs à tous les Métazoaires. Cette idée sera développée par Haeckel dans sa Théorie de la Gastraea, à partir de 1872⁶⁸⁰.

Finalement, Haeckel subordonne ses dessins de méduses à des théories générales tant pour la représentation des formes que pour l'utilisation des couleurs. Le cas des coelentérés montre bien, par ailleurs, comment le naturaliste a toujours essayé, par ses illustrations, de faire le lien entre l'art et la science.

⁶⁷⁹ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln, op. cit.*, p.XXIV.

⁶⁸⁰ Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1874, VIII, pp. 1-55. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1875, IX, pp. 402-508. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Die Physemarien, Gastracaden der Gegenwart. Nachträge zur Gastrea-Theorie », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1876, X, pp. 55-98. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Ursprung und Entwicklung der Thierischen Gewebe: Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1885, pp. 206-276.

5.4. L'éloge des formes de la nature : die Kunstformen der Natur.

Depuis sa jeunesse dans une famille protestante, Haeckel a été influencé par les idées de Friedrich Schleiermacher (1768-1834), un théologien de la réforme qui croyait très fortement en l'existence d'une unité forte entre Dieu et la nature⁶⁸¹. Pour Schleiermacher, il s'agit de deux concepts apparentés et celui de la divinité ne pouvant être saisi sans une compréhension de la nature. L'une des conséquences de cette théorie est que le monde doit être considéré comme une œuvre d'art. Or Haeckel confère un rôle central à la beauté dans la compréhension du monde⁶⁸² et envisage l'éthique comme un aspect de la relation entre la beauté et la connaissance du monde : autrement dit, le savant établit une corrélation entre la beauté, la bonté et la vérité. Ces valeurs qui ont marqué sa jeunesse sont restées très présentes tout au long de sa vie et il les développera dans une philosophie naturaliste : le monisme⁶⁸³. On retrouve ce courant de pensée dans ses illustrations qui font l'éloge de la nature.

De 1899 à 1904, Haeckel échelonne sa publication de « Die Kunstformen der Natur »⁶⁸⁴ (« Les formes artistiques de la Nature »), dans un premier temps sous la forme de séries de dix dessins et finalement, en 1904, en les regroupant dans deux volumes. Dans cette oeuvre, le souhait du savant est d'établir un lien entre la science et l'art. Une esthétique de la nature est devenue, à l'époque, un standard des nouvelles conceptions de l'art et de la culture. Avec l'aide de l'artiste lithographe Adolf Giltsch (1852-1911), Haeckel représente une centaine d'animaux marins - parmi lesquels des méduses- issus de ses observations au cours de son voyage à bord du Challenger. Dans l'introduction de son ouvrage, il justifie ainsi son travail :

« La nature génère dans sa beauté une richesse inépuisable de merveilles dont la beauté et la diversité surpassent de loin les formes de l'art créées par l'Homme. Il est compréhensible que les produits de la nature dont l'art humain imite et prend pour

⁶⁸¹ Martin REDEKER, *Friedrich Schleiermacher, Leben und Werk 1768-1834*, Berlin, de Gruyter, 1968, 320 p. Concernant la philosophie de Schleiermacher, voir : Richard BRANDT, *The Philosophy of Schleiermacher*, New York, Harper, 1941, 350 p.

⁶⁸² Mario A DI GREGORIO, *From here to eternity: Ernst Haeckel and scientific faith*, Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht, 2005, vol.3, 637 p.

⁶⁸³ Concernant la philosophie naturelle, le monisme développé par Haeckel, voir : Olaf BREIDBACH, « Monismus um 1900–Wissenschaftspraxis oder Weltanschauung? » dans *Weitratsef und Lebenswunder*, Linz, Österreichisches Landesmuseum, 1998, pp. 289-316; Daniel GASMANN, *Haeckel's Monism and the Birth of Fascist ideology*, New York, 1998, 482 p. ; Niles R. HOLT, « Ernst Haeckel's monistic religion », *Journal of the History of Ideas*, 1971, vol. 32, n° 2, pp. 265-280; Paul ZICHE, « Monist philosophy of science: between worldview and scientific meta-reflection » dans *Monism*, s.l., Springer, 2012, pp. 159-177.

⁶⁸⁴ E.H.P.A. HAECKEL, *Kunstformen der Natur*, op. cit.

modèle émergent, appartiennent aux groupes supérieurs des animaux et des végétaux avec lesquels l'humanité a vécu en contact constant, surtout les plantes à fleurs et les vertébrés. En revanche la majorité des gens ignore la sphère infinie des formes de vie inférieure qui vivent cachées dans les profondeurs de l'océan et fermées à l'œil nu à cause de leur petite taille⁶⁸⁵. ».

Il s'agit également pour Haeckel, de rendre accessibles au plus grand nombre, les formes de vies nouvellement mises au jour. Haeckel suit les traces de Lorenz Oken qui avait commencé la popularisation des sciences naturelles en publiant en 1846 un ouvrage intitulé, *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stand*⁶⁸⁶ (« Histoire Naturelle pour toutes les classes ») dans lequel il expose au grand public des images réservées jusque-là à l'aristocratie, comme on peut le voir sur les deux figures suivantes⁶⁸⁷ :

⁶⁸⁵ *Ibid.*, p.1.

⁶⁸⁶ Lorenz OKEN, *Allgemeine naturgeschichte für alle Stände*, Stuttgart, Hoffman, 7 volumes publiés de 1836 à 1838.

⁶⁸⁷ Lorenz OKEN, *Abbildungen zu Okens allgemeiner Naturgeschichte für alle Stände*, Stuttgart, Hofmann, 1843. Planche 5 et planche 3 du supplément.

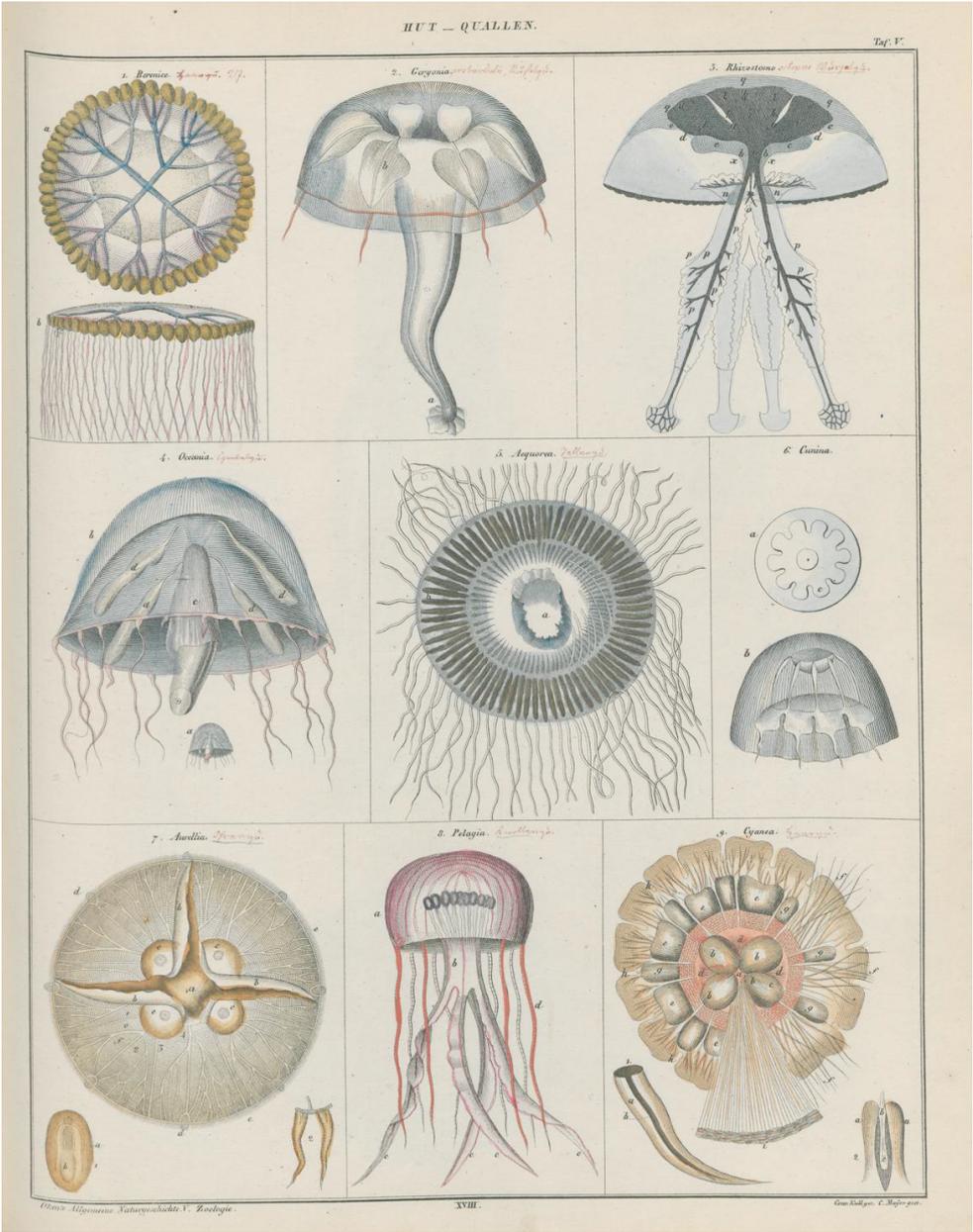


Figure 100 - Oken (1843), *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände*. Planche V.

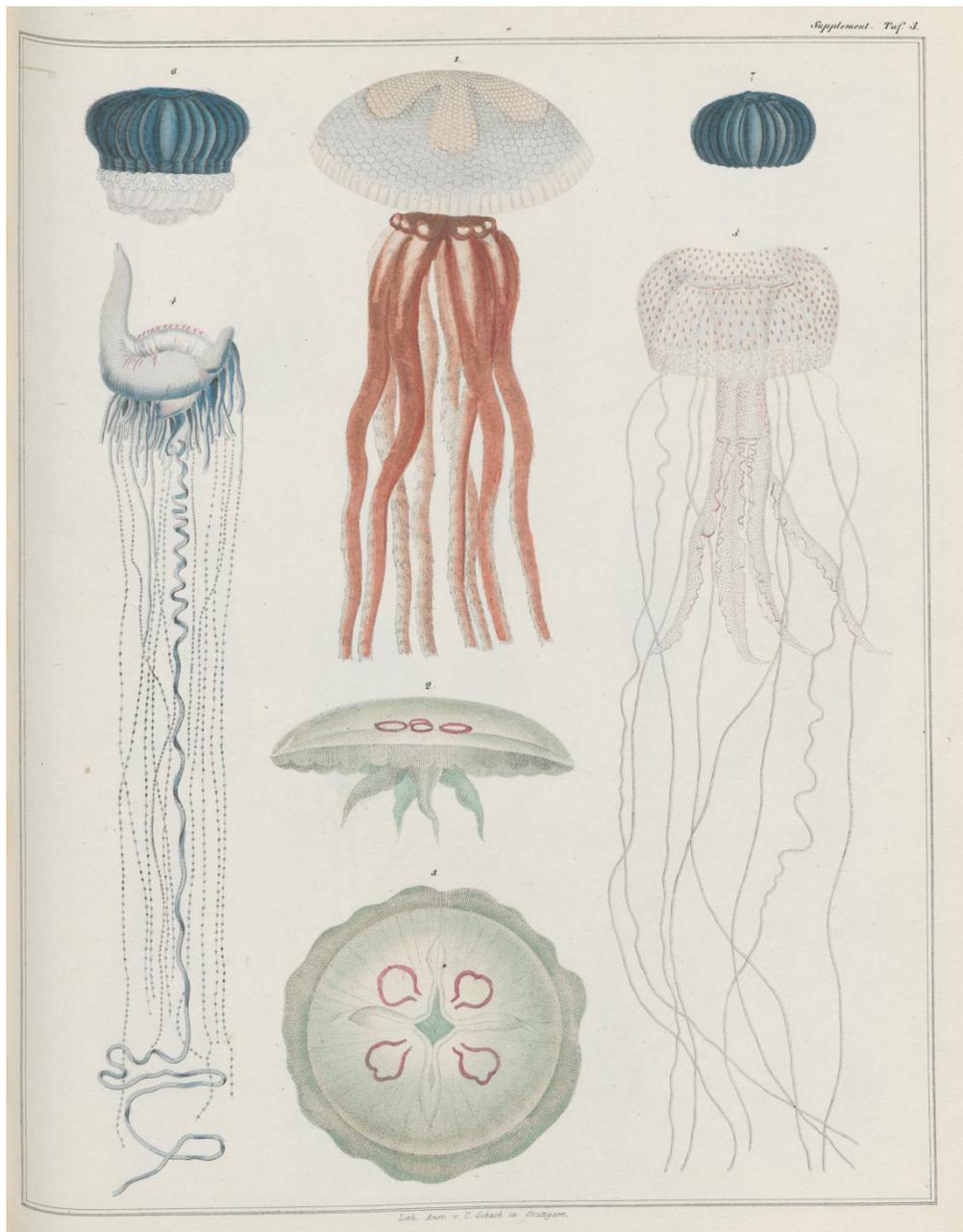
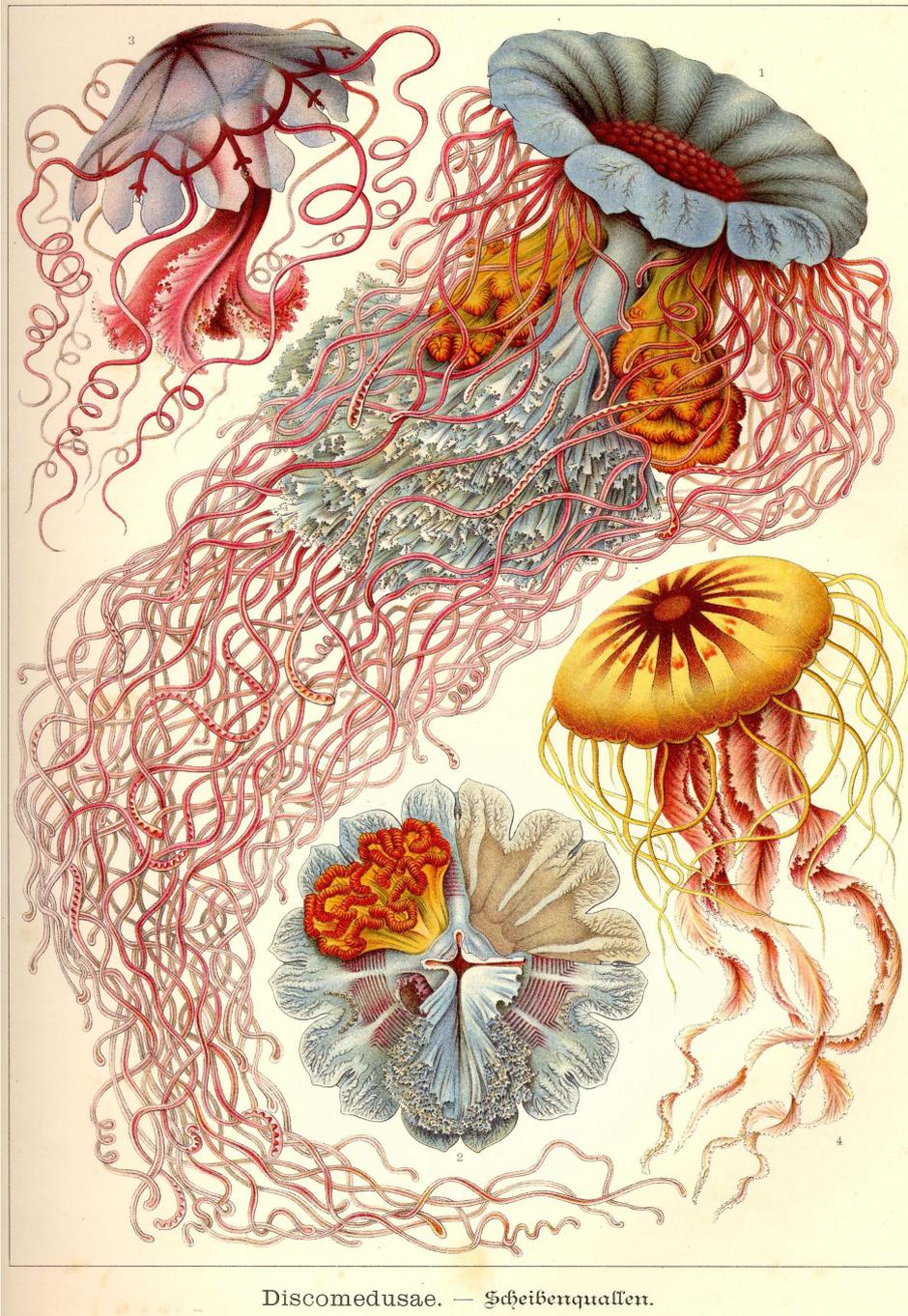


Figure 101 - Oken (1843), *Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände*. Planche III.

Mais le projet de Haeckel va bien au delà de la popularisation de l'art de la nature, il s'agit en effet de créer un véritable « esthétique de la nature » dans la ligne de l'éthique naturaliste. Le savant n'est pas le seul à tenter de développer les bases de cette construction intellectuelle. Karl Möbius⁶⁸⁸ (1825-1908), par exemple écrit sur le sujet en 1895⁶⁸⁹.

⁶⁸⁸ Karl August MÖBIUS, *Die aesthetische Betrachtung der Thiere*, Jena, F. Steiner, 1895, 128 p.

⁶⁸⁹ Erika KRAUBE, *Ernst Haeckel*, Leipzig, Teubner, 1987, p.100. Pour l'analyse de l'œuvre de Möbius voir : Lynn K. NYHART, « Civic and Economic Zoology in Nineteenth-Century Germany: The "Living Communities" of Karl Mobius », *Isis*, 1998, vol. 89, n° 4, pp. 605-630.



Discomedusae. — Scheibenquallen.

Figure 102 - En haut *Desmonema*, E. Haeckel, (1879), *Das System der Medusen, Erster Theil Eiener Monographie der Medusen*, atlas, planche XXX, p.60. En bas *Desmonema*, E. Haeckel (1899), *Kunstsformen der Natur*, planche 8.

La figure précédente montre une idéalisation substantielle et une stylisation de la forme⁶⁹⁰. L'appareil éditorial disparaît et il ne s'agit donc plus d'étudier avec détail les différentes

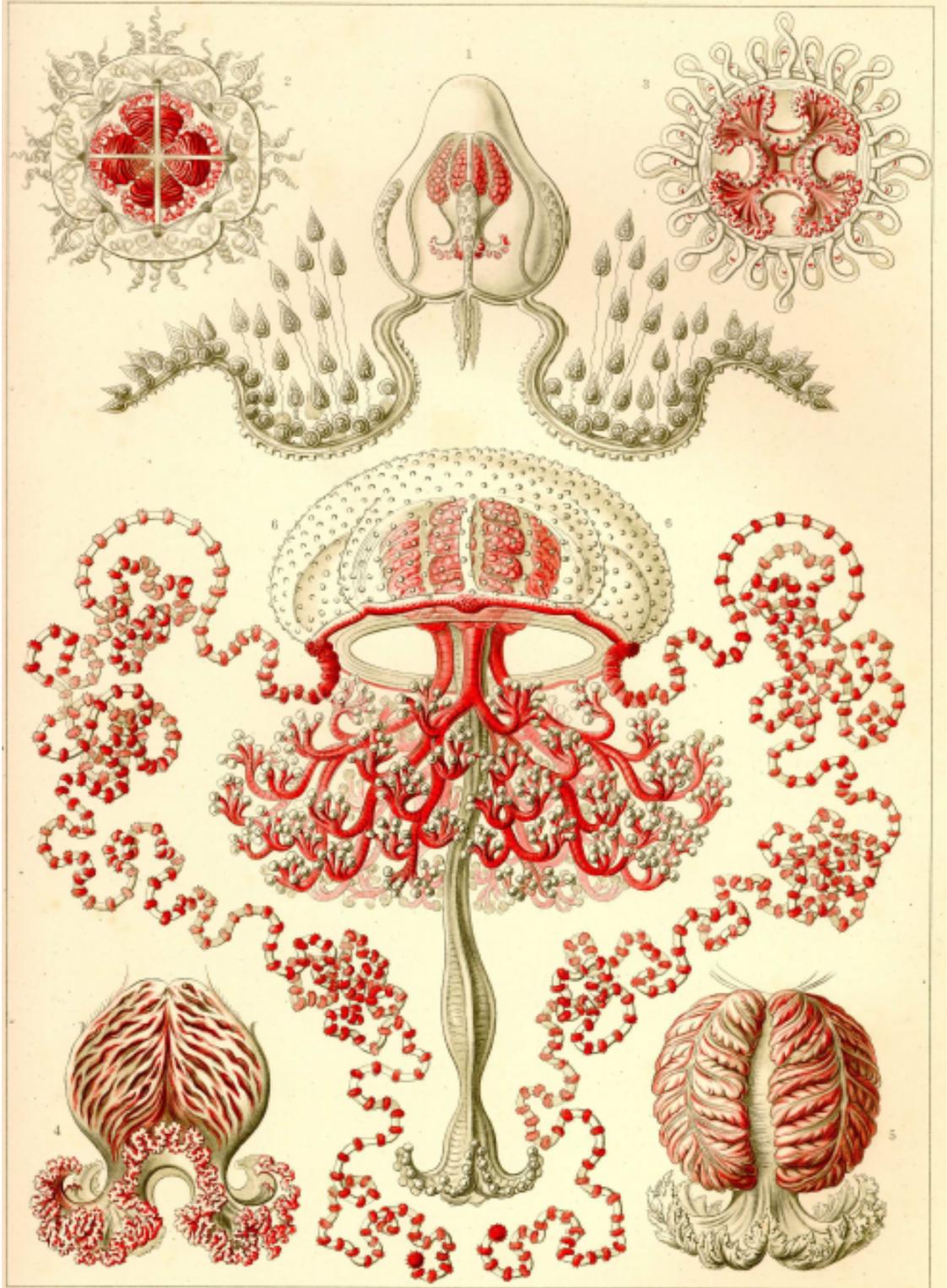
⁶⁹⁰ Christoph KOCKERBECK, *Ernst Haeckels« Kunstformen der Natur » und ihr Einfluss auf die deutsche bildende Kunst der Jahrhundertwende: Studie zum Verhältnis von Kunst und Naturwissenschaften im Wilhelminischen Zeitalter*, Frankfurt, P.Lang, 1986, p.74.

parties anatomiques. On retrouve dans ces dessins⁶⁹¹, les éléments de symétrie décrits précédemment et la volonté de rappeler la forme primitive de chaque organisme, c'est-à-dire la sphère. Il s'agit bien ici de souligner la structure des organismes, qui apparaît comme l'élément sous-tendant aux lois de la nature. En effet, les processus physiologiques sont décrits par Haeckel comme des fonctions de la morphologie qui est l'élément essentiel. Haeckel souhaite également montrer la diversité des formes. Ces dernières peuvent être considérées comme des étapes dans un processus qui pourrait être décrit par la théorie de l'évolution. La morphologie des exemples individuels n'est que la forme extérieure d'un développement naturel qui se révèle dans la totalité mais qui dans l'exemple individuel n'a manifesté que des variations de ce processus de mise en forme. La diversité des formes (figures 103 à 106) s'est donc développée en ornement.



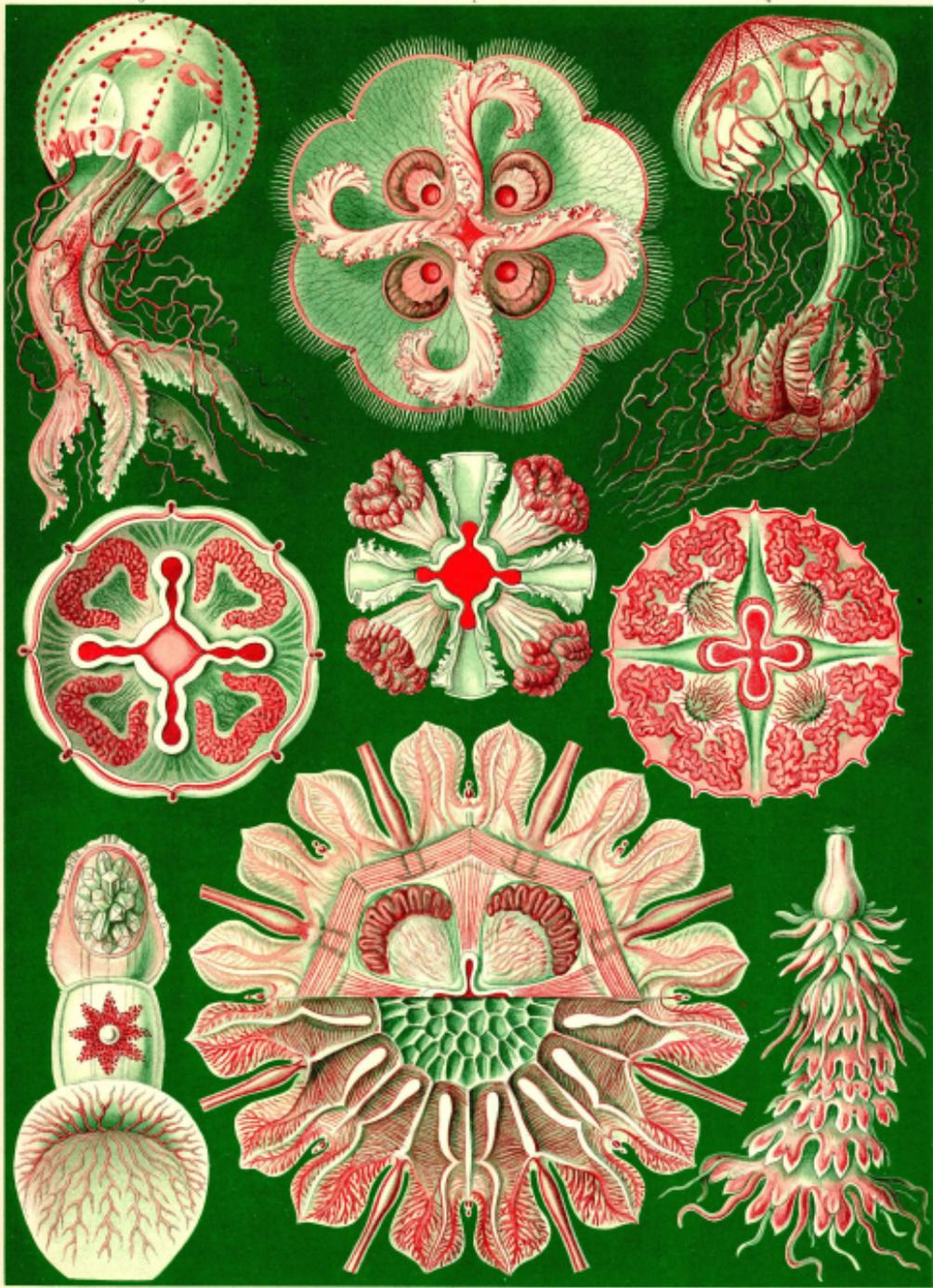
Figure 103 - *Peromedusae*. E. Haeckel (1899), *Kunstformen der Natur*, planche 38.

⁶⁹¹ Reinhard GURSCH, « Die Illustrationen Ernst Haeckels zur Abstammungs- und Entwicklungsgeschichte », *Frankfurt/M*, 1981, 185 p.



Anthomedusae. — Blumenquallen.

Figure 104 - *Anthomedusae*. E. Haeckel (1899), *Kunstformen der Natur*, planche 46.



Discomedusae. — Scheibenquallen.

Figure 105 - *Discomedusae*. E. Haeckel (1899), *Kunstformen der Natur*, planche 98.



Figure 106 - *Discomedusae*. E. Haeckel (1899), *Kunstformen der Natur*, planche 28.

Les images de méduses apparaissent comme un décor naturel et les formes de la nature comme des éléments de la décoration. Haeckel se basera sur cette idée pour penser un luminaire dans sa salle à manger à partir d'une discomedusae : *Toreuma bellagemma* représentée sur la planche XXVIII du « Kunstform der Nature » (figure 106).

En bilan de l'étude des deux séries de représentations de méduses réalisées par Haeckel, on peut noter que le scientifique réalise donc deux transpositions successives. La première didactique, à partir de l'observation pour obtenir des dessins de « savoir savant », explicitant la morphologie des méduses. Cette première phase va consister à souligner la morphologie des méduses et les différents niveaux d'organisation au dépend du réalisme. La deuxième transposition, artistique quant à elle, vise à construire une œuvre accessible au plus grand public et mettant en valeur la beauté de la nature.

Les dessins de méduses issus de « Kunstformen der Natur » ont largement été diffusés et ont servi de modèle pour les manuels scolaires. Ils ont également influencé l'art, l'architecture et le design du début du XX^e siècle et plus particulièrement les artistes associés à l'Art Nouveau⁶⁹². On peut citer par exemple Emile Gallé (1846-1904) qui va s'inspirer de Haeckel pour réaliser des œuvres telles que son vase « Mer profonde »⁶⁹³ (figure 107).



Figure 107 - E. Gallé (1889), Vase, Les fonds de la mer, modèle créé en 1889, réédité en 1892 puis de 1900 à 1903. Musée de l'école de Nancy. Cliché C. Philippot.

⁶⁹² Erika KRAUSE, « L'influence de Ernst Haeckel sur l'Art nouveau », *L'âme au corps: arts et sciences 1793-1993*, 1993, pp. 342-351.

⁶⁹³ Jacqueline Goy fait l'hypothèse que ce vase a été inspiré par les dessins de *Eulimenes cyclophylla* réalisés par Lesueur dans son article : Jacqueline GOY, « Visions scientifiques-Art & science-Mer profonde: le vase rouge de Gallé », *Pour la Science*, 2007, n° 360, pp. 96-97.

Pour les artistes, ces formes animales étaient déconcertantes au départ mais elles révélèrent également un certain exotisme et répondait aux attentes du public qui découvrait avec fascination le milieu océanique. La diversité des formes de méduses et leur symétrie rendaient les dessins de Haeckel tout à fait adaptés à la transposition. Les artistes pouvaient à la fois facilement reproduire ces formes graphiques et introduire des variations. Ils ne leur restaient qu'à traduire ces dessins dans différents matériaux. Cette adaptation est bien visible dans l'œuvre de Constant Roux qui n'a pas eu recours aux formes vivantes disponibles dans le musée Océanographique de Monaco mais a préféré les dessins de Haeckel pour réaliser son lustre de verre qui trône dans ce même musée.

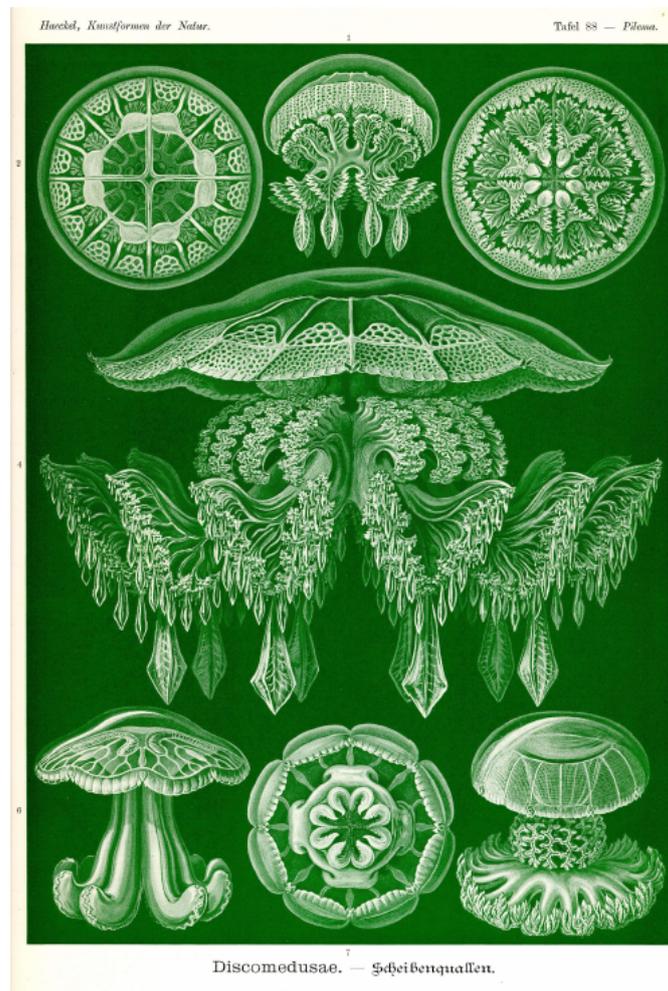




Figure 108 - En haut, planche de Haeckel d'une Discoméduse, E. Haeckel (1899), *Kunstsformen der Natur*, planche 88 et en bas, lustre de verre réalisé par Constant Roux (1865-1942), Musée Océanographique de Monaco.

Les dessins de Haeckel ont également inspiré toute une école de modélisation de la nature. On peut citer ici dans les plus beaux modèles, ceux du verrier naturaliste allemand Léopold Blaschka (1822- 1895) et de son fils Rudolf (1857-1939)⁶⁹⁴.

5.5. Les modèles de verre des Blaschka.

La seconde moitié du XIX^e siècle est marquée par l'apparition de nouveaux musées publics ou privés⁶⁹⁵. Des galeries sont alors conçues pour montrer au public la diversité des formes de vie, en particulier sous-marines. Pour beaucoup d'animaux possédant un squelette interne (oiseaux, mammifères, poissons) ou un exosquelette (insectes), ceci est facilement réalisable mais impossible pour les organismes « mous » comme les méduses. Les verriers allemands

⁶⁹⁴ Henri REILING, « The Blaschkas'Glass Animal Models: origins of design », *Journal of Glass Studies*, 1998, pp. 105-126.

⁶⁹⁵ Lynn BARBER, *The heyday of natural history 1820-1870*, London, Jonathan Cope, 1980, 320 p.

Blaschka père et fils (figure 109), trouvèrent une solution à ce problème en commercialisant des modèles en verre en trois dimensions de ces animaux marins (figures 110 et 111).



Figure 109 - Leopold et Rudolf Blaschka à Dresden en 1895, (image issue des collections du Musée de Botanique de l'Université de Havard Cambridge).



Figure 110 - *Chrysaora hysoscella* réalisé par Blaschka. Muséum de Genève. Photo de P. Wagneur.

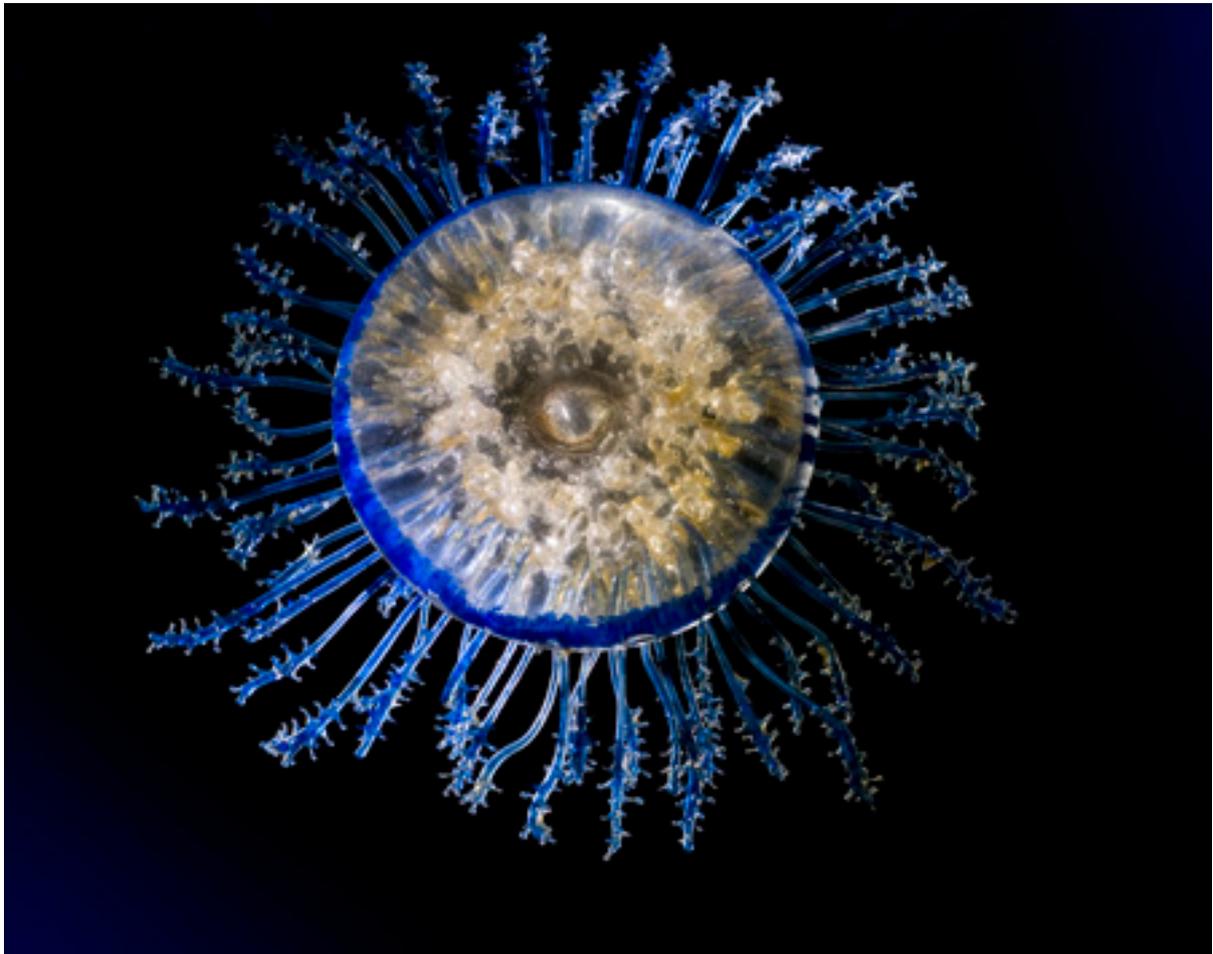


Figure 111 - *Porpita porpita*. Modèle de verre réalisé par Blaschka. Muséum de Genève.
Photo de P. Wagneur.

Issu d'une longue lignée de verriers, Léopold Blaschka montre très tôt une aptitude à la peinture. Mais son père Joseph désirant qu'il suive une formation plus pratique, il s'initie au travail des métaux et des pierres précieuses. Quelques années plus tard, Léopold commence à travailler avec son père, pour acquérir des compétences dans le travail du métal et du verre. Après le décès de sa femme survenu en 1850, il mène une existence recluse jusqu'à ce qu'un médecin local, possesseur d'une importante bibliothèque d'ouvrages d'histoire naturelle, lui conseille d'étudier et de peindre la vie végétale. En 1853, Léopold s'embarque pour l'Amérique. C'est au cours de la traversée qu'il commence à observer et dessiner des méduses, qu'il ne connaissait jusque-là que sous la forme d'illustrations. De retour à Český Dub (en allemand *Böhmisch*) dans l'actuelle République Tchèque, Blaschka s'installe comme

verrier et lance en 1857, la fabrication de fleurs artificielles en verre. Au départ, il s'inspire des fleurs présentes dans le jardin du château du prince Camille de Rohan à Sychrov. Entre 1860 et 1862, Léopold réalise une centaine de modèles représentant une cinquantaine d'espèces d'orchidées. Ces prototypes sont exposés dans le pavillon du jardin botanique de Dresde et attirent l'attention par leur beauté. Mais ils ne possèdent aucune destinée commerciale. La même année, en 1862, un anglais dont l'identité n'a pas été retrouvée demande à Léopold de réaliser un modèle d'anémone de mer. Il lui fournit pour cela une copie du livre de Philip Henry Gosse (1810-1888) *Actinologia Britannica*⁶⁹⁶. Lorsque Léopold déménage à Dresde en 1863, le prince le présente au directeur de musée d'histoire naturelle de la ville, Ludwig Reichenbach (1793-1879) qui montre pour la première fois au public des modèles en verre d'animaux. Ceux-ci attirent alors l'attention des conservateurs des musées de l'Europe entière et des collectionneurs privés, qui passent des commandes. Inspiré par le succès des anémones de mer, il se replonge dans ses observations de méduses qu'il a réalisées au cours de son voyage en Amérique. Il se rappelle leur transparence et décide de réaliser des méduses en verre dans son répertoire. Tout laisse penser que les modèles vivants ne sont pas pris en compte dans ces réalisations⁶⁹⁷. Ceci est démontré par la présence d'erreurs dans les réalisations. De plus, Dresde est au centre de l'Allemagne, donc à distance des lieux d'observation. Blaschka s'inspire en réalité des illustrations de Philip Henry Gosse⁶⁹⁸ (figures 112 à 115).

⁶⁹⁶ Philip Henry GOSSE, *Actinologia Britannica: A history of the British sea-anemones and corals, etc*, s.l., London, 1860, 362 p.

⁶⁹⁷ H. REILING, « The Blaschkas' Glass Animal Models: origins of design », art cit.

⁶⁹⁸ Philip Henry GOSSE, *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*, Londres, John van Voorst, 1853, vol.11, 451 p.



Figure 112 – *Chrysophora*, planche XXVII, extrait de P.H.Gosse, (1853), *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*.

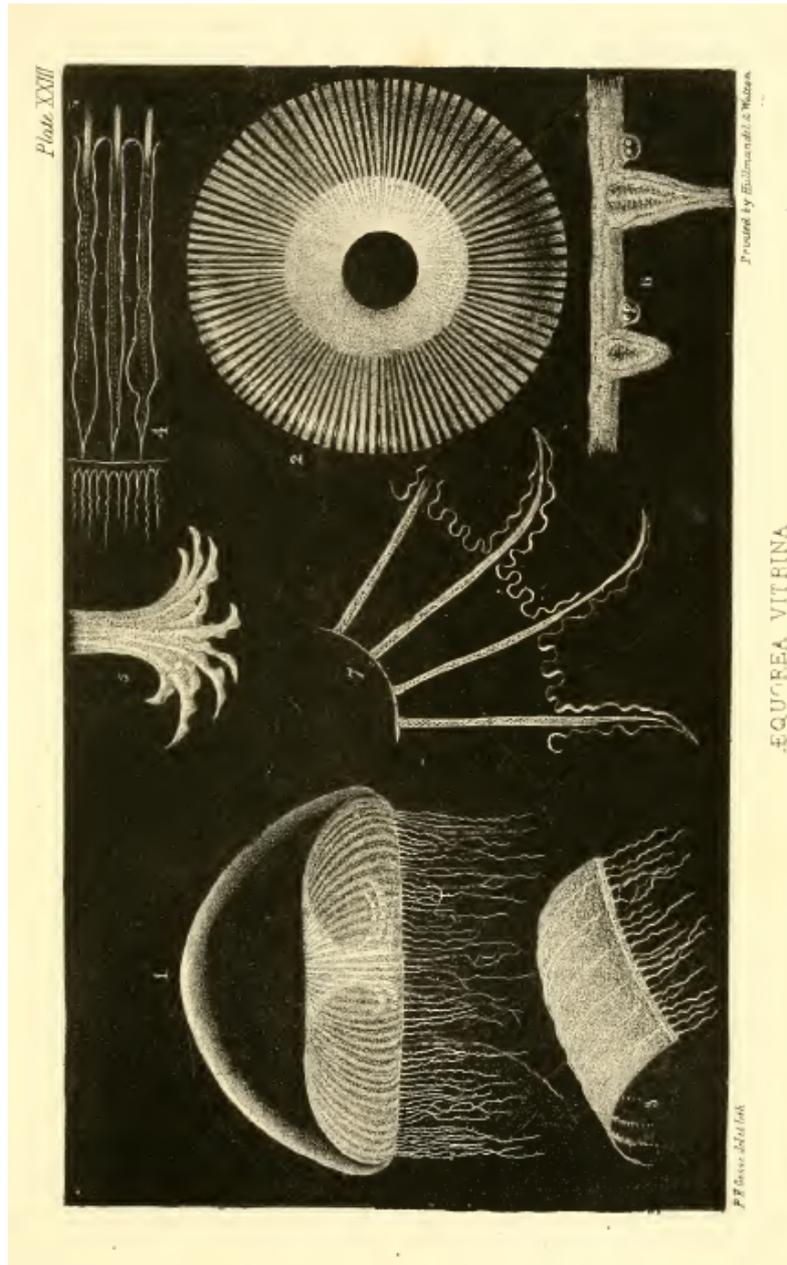


Figure 113 - *Aequorea vitrina*. Extrait de P.H.Gosse, (1853), *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*, p. 343.

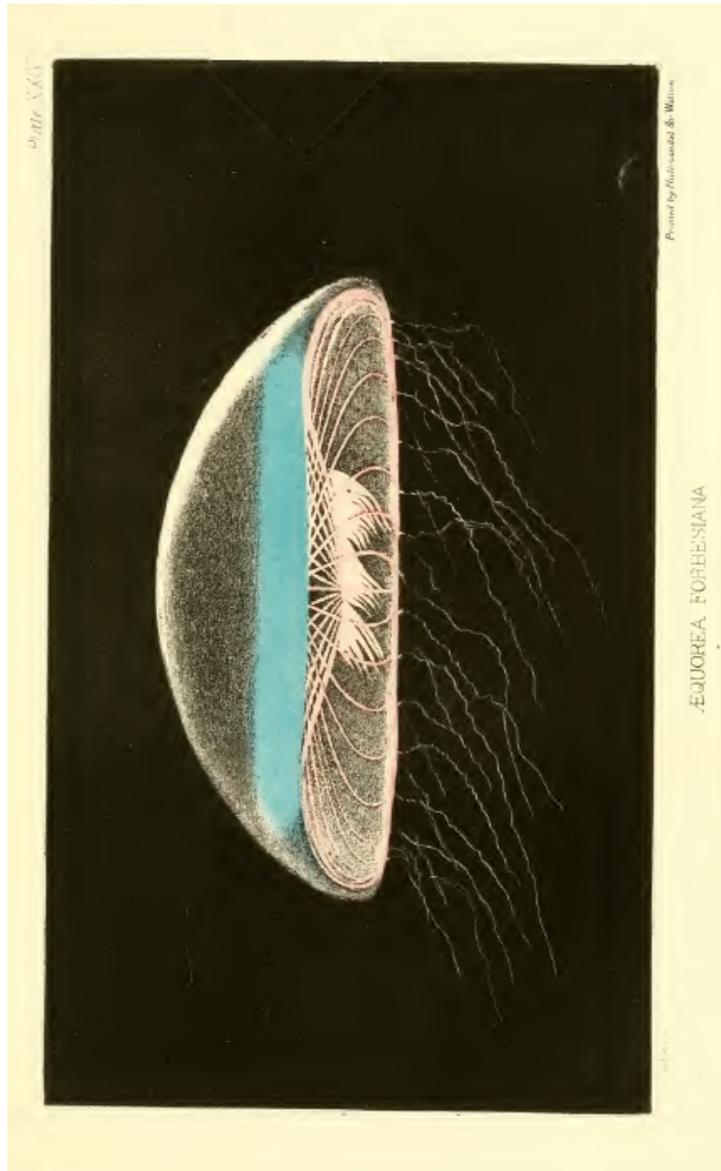


Figure 114 - *Aequorea forbesiana*. Extrait de P.H. Gosse, (1853), *A naturalist' rambles on the Devonshire coast*, p. 347.

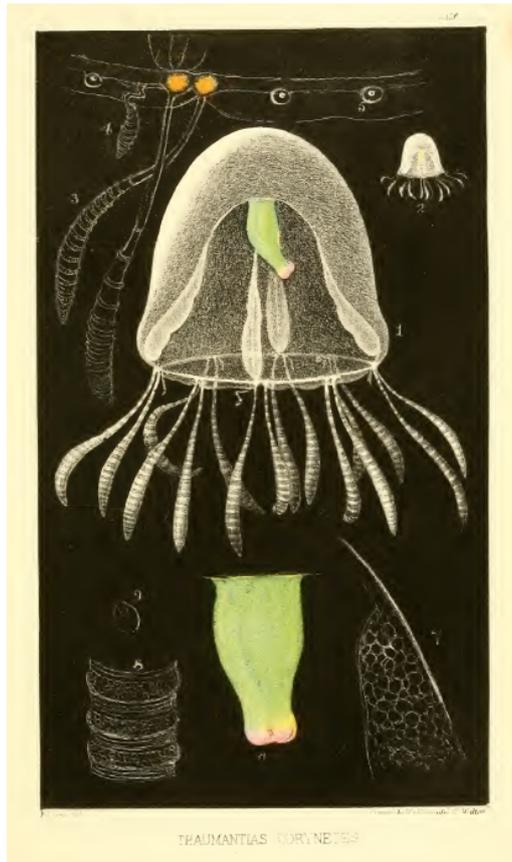


Figure 115 - *Thaumantia corynereis*. Extrait de P.H.Gosse, (1853), *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*, p. 408.

En 1870, Rudolf, fils de Léopold assiste son père dans le travail du verre. Les réalisations des deux hommes se basent alors de plus en plus sur l'observation d'animaux vivants : soit des spécimens recueillis lors d'excursions (par exemple celle de Rudolf en 1879 du côté de la mer Adriatique), soit des animaux envoyés par différentes stations maritimes, que Rudolf et Léopold conservent dans des aquariums de leur maison de Dresde. Ils visitent également diverses universités, en particulier celle de Jena en Allemagne, dans laquelle ils rencontrent Ernst Haeckel. Ce dernier leur a prêté des livres de sa bibliothèque⁶⁹⁹ et certains de ses dessins ont servi de matériel préparatoire pour les modèles de méduses⁷⁰⁰.

⁶⁹⁹ Parmi les publications qui ont influencées les modèles des Blaschkas, nous pouvons citer :

- Rudolph BERGH, « Malacologische Untersuchungen, erster Theil, Heft I-IX », *Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. Carl Gottfried Semper. Zweiter Theil. Wissenschaftliche Resultate*, 1908, vol. 9, pp. 119-181.
- Adelbert von CHAMISSO, *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae auspicante comite N.Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815, 1816, 1817, 1818. Fasciculus primus de Salpa*, Berlin, Dümmler, 1819, 24 p.
- Alcide Dessalines D'ORBIGNY, *Voyage dans l'Amérique méridionale: le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou. Atlas zoologique*, Paris, Bertrand, 1847, 9 volumes.

En 1880, Rudolf devient un membre actif d'Isis, société d'histoire naturelle de Dresde⁷⁰¹. L'étude des modèles qu'il fabrique à cette époque, montre une augmentation de la précision scientifique. Au départ à destinée décorative, ils deviennent des modèles d'étude scientifiques. Leur méthode de construction se complexifie. Dans un premier temps, les Blaschka réalisent un dessin très détaillé de l'animal⁷⁰². Puis ils utilisent la technique du verre à la flamme ou soufflé. Les composants sont formés de verre soufflé, clair ou coloré, provenant de Thuringe en Allemagne ou de Gablonz en Bohême. Une fois les différentes pièces réalisées, par exemple les tentacules, elles sont associées, soit directement par fusion à la flamme, soit par collage ou assemblage avec des fils de cuivre fins. Ces compositions sont parachevées grâce à des mélanges de verre, de la peinture et des revêtements texturés restituant la couleur et la texture des animaux réels. Une des particularités des modèles de méduses est la présence d'une fine couche de pigment sur la face inférieure du verre, ce qui permet de simuler l'aspect translucide de l'ombrelle.

- Thomas Henry HUXLEY, *The Oceanic Hydrozoa. A Description of the Calycophoridae and Physophoridae Observed During the Voyage of HMS « Rattlesnake, » in the Years 1846-1850*, n° 30, London, Ray society, 1859, 176 p.

- Ludwig K SCHMARDA, *Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853 bis 1857*, Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1861, vol.2, 164 p.

⁷⁰⁰ E.H.P.A. HAECKEL, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, op. cit.. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Beiträge zur Naturgeschichte der Hydromedusen*, s.l., Engelmann, 1865, vol.1, 182 p. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, *Metagenesis und hypogenesis von Aurelia aurita: Ein Beitrag zur entwicklungsgeschichte und zur teratologie der medusen*, s.l., G. Fischer, 1881, 43 p. Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL, « Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren: Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte der Genera Physophora im allgemeinen » dans *Naturkundige verhandelingen uitgegeven door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*, Utrecht, C. Van Der Post, 1869, vol.1, 132 p.

⁷⁰¹ Rudolf Blaschka publie deux articles pour cette société : « *Hydroidquallen oder Craspedoten* » 1880 et « *Die Nacktschnecken des Meeres* » 1880.

⁷⁰² Certains de ces croquis ont été conservés au Musée du verre de Corning à New York.



Figure 116 - *Pelagia noctiluca* réalisée par les Blaschka. Muséum de l'Université de Utrecht.



Figure 117 - *Aurelia aurita*, modèle de verre réalisé par les Blaschka. National Museum Wales.

Comme on peut le voir sur les figures 117 et 118, ces différentes techniques permettent de reproduire la transparence des tissus des méduses mais également les structures internes. Seul les dessins peuvent à l'époque permettre de rendre compte et de conserver cette structure interne. Le modèle de verre permet en plus de donner une vision en trois dimensions de ces organismes et participe à leur popularisation. Il devait être en adéquation avec les données scientifiques définissant les espèces et a acquis une certaine autorité en zoologie. L'engouement pour les aquariums a semble-t-il favorisé la vente de ces modèles.



Figure 118 - *Rhizostoma cuvierii*, modèle de verre réalisé par les Blaschka. National Museum Wales.

Ces modèles sont commandés par de nombreux musées comme le Musée zoologique de Strasbourg qui en acheta en 1890, 58 modèles. Cette commande constitue la dernière expédition consignée dans le cahier de livraison des Blaschka. Après 1890, la production d'animaux a été progressivement remplacée par la production de modèles de botanique puis après 1936, par des modèles en papier mâché (par exemple ceux du Dr Auzoux⁷⁰³).

⁷⁰³ Guillaume RUIZ, *Les modèles en papier mâché du docteur Auzoux au musée de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort*, s.l., 2010.

5.6. Conclusion.

Pendant les quatre siècles évoqués, l'illustration des méduses a évolué d'abord grâce aux innovations techniques qui ont permis de donner de la précision au dessin, de diversifier les images et de faciliter leur reproduction (et donc leur diffusion). L'accumulation et l'évolution des connaissances ont parallèlement mis en relief certains critères morphologiques essentiels à leur distinction, tels que le lieu d'insertion des « bras buccaux ». Les images sont alors devenues des éléments essentiels dans la reconnaissance des espèces et ont pris place au sein des collections afin de remplacer les échantillons le plus souvent absents à cause de leur fragilité.

Avec les images savantes de méduses, on a vu apparaître dans les publications plus spécialisées, des coupes et des représentations de dissections, accompagnées le plus souvent d'un appareil éditorial développé. Ces études détaillées s'adressaient alors à un public de savants qui bien souvent n'avait pu observer directement les spécimens. L'image permet alors de comprendre un texte descriptif. Elle s'enrichit de structures internes telles que les vaisseaux de l'ombrelle ou les gonades et tente de représenter le fonctionnement de ces organismes, par exemple la mobilité ou la nutrition.

L'évolution la plus radicale, concernant les illustrations de méduses, s'est produite lorsque les scientifiques ont pu les observer dans leur milieu de vie. Nous avons évoqué l'importance du développement des voyages scientifiques. En effet, à cause de leur difficulté de conservation, la compréhension des méduses, et donc leur dessin, hors du milieu marin reste difficile. Comment représenter avec réalisme des masses gélatineuses échouées et ayant perdu couleur et consistance ? Avec Péron et Lesueur, s'ouvrait une nouvelle aire dans l'étude des méduses car pour la première fois, il y avait le souhait d'un atlas entier qui leurs était destiné. Ils ont augmenté de manière très importante le nombre d'espèces décrites et ont montré la grande diversité des formes.

Si au départ, les illustrations sont essentiellement présentes pour aider à l'identification des espèces regroupées en collection, elles deviennent ensuite des éléments qui vont permettre d'expliquer les relations entre les différents organismes et donc de les classer. Elles apparaissent alors comme des arguments dans la démonstration de l'existence d'une évolution, comme par exemple les représentations des niveaux d'individualité ou les dessins des feuillettes chez Haeckel. On ne cherche plus à dessiner avec exactitude ce que l'on observe mais il s'agit de présenter les éléments essentiels qu'il faut mettre en avant.

Enfin, à côté de sa volonté de donner une illustration scientifique des variations de formes des méduses, Haeckel, en 1899, a également fait le lien entre science et art. La compréhension des lois de la nature passe alors par la vision des dessins qu'il a stylisés et qu'il a rendus ornementaux. A cette période où apparaît « l'objectivité mécanique » (prônée par exemple par la photographie), les images artistiques de méduses de son « Kunstformen der Nature », semblent faire converger la science objective et l'art subjectif⁷⁰⁴. Ce nouveau style de dessin permettra la popularisation des images de méduses et son développement dans d'autres formes artistiques telles que les modèles de verre au début du XX^e siècle.

⁷⁰⁴ L. DASTON et al., *Objectivité, op. cit.*, p.288.

Conclusion générale

En bilan de cette étude, nous avons pu mettre en évidence que la classification des méduses ne sera basée sur des caractères positifs et précis, qu'à partir du milieu du XIX^e siècle, alors que la plupart des autres classes le sont depuis la fin du XVIII^e siècle. Les méduses ou les zoophytes se sont par ailleurs retrouvés bien souvent cités dans l'argumentation de nombreuses théories et sont devenues essentiels dans la construction de différents concepts.

Le premier, qui a permis de mettre en avant les zoophytes est celui de série. En effet, dès Aristote, toute classification des êtres - vivants ou non vivants -, suivant un attribut particulier, génère obligatoirement une série linéaire de classes. La frontière entre ces classes ne peut être tranchée et on passe donc insensiblement du règne minéral au règne végétal, et du règne végétal au règne animal. Ceci suppose donc l'existence d'un type intermédiaire entre deux espèces. Les *Urtica* chez qui on croit reconnaître à la fois des caractères des végétaux et des caractères des animaux sont alors de bons exemples de ces espèces intermédiaires. La vague notion d'échelle ontologique d'Aristote sera ensuite reprise et mènera à la conception de l'existence d'une grande Echelle - ou Chaîne - des Êtres, composée d'un nombre infini de chaînons rangés linéairement par ordre, depuis la plus insignifiante forme d'existence jusqu'à l'*ens perfectissimum*. La reconnaissance de cette continuité dans la nature amène les naturalistes à chercher systématiquement les formes qui pourraient remplir les chaînons manquants de la chaîne, et plus particulièrement dans le passage du végétal à l'animal. Ainsi les zoophytes, les animaux-plantes, semblent attester de cette continuité. La morphologie des zoophytes est alors comparée à celle des autres organismes. Cette vision linéaire des choses entraîne logiquement le postulat de l'existence d'un seul plan d'organisation et correspond à une véritable volonté unificatrice cherchant à extraire un type animal, en comparant des espèces les uns avec les autres.

Ce concept de plan d'organisation est le deuxième concept fortement lié à l'étude des méduses. En effet, à la veille de la Révolution, deux conceptions de la classification du vivant vont s'affronter. L'une qui est basée sur la vision de continuité, permet d'imaginer des transformations d'un organisme dans un autre en une série unique. Lamarck, tout en refusant l'existence d'un groupe intermédiaire entre les animaux et les végétaux va baser en grande partie sa démonstration de l'existence d'une série animale unique sur l'étude de l'extrémité

inférieure du règne animal c'est à dire les Radiaires molasses, auxquels appartiennent les méduses. Ces derniers, avec la simplification de leurs organes et l'appauvrissement excessif de leurs facultés, sont les témoins de la décroissance animale. Ils constituent les premières ébauches de l'animalité. La deuxième conception, portée par Cuvier, vise au contraire, à donner des unités taxonomiques discrètes, produit des ruptures, des discontinuités dans une organisation qui paraît structurellement figée. C'est ainsi que Cuvier crée, selon la loi de subordination des caractères et le principe des corrélations, l'embranchement des Radiés caractérisé par une organisation typique. Le concept de plan d'organisation apparaît grâce au développement de l'anatomie comparée et la morphologie fonctionnelle. Pour Cuvier, l'analyse des fonctions se retrouve au cœur de la recherche des critères de classification. Chaque embranchement présente un plan, un type irréductible à chacun des autres, et il ne peut y avoir de forme intermédiaire. Grâce à l'utilisation de l'embryologie, Baer va rattacher les quatre grands plans d'organisation à quatre grands types de développement. Ces quatre plans d'organisation sont totalement distincts. A l'opposé, Geoffroy Saint Hilaire soutient qu'il n'y a qu'un seul système de composition organique et que l'on peut imaginer un seul plan morphologique unique à partir duquel s'effectuent les différenciations spécifiques dont résulte toute la diversité du vivant. La morphologie est antérieure à toute adaptation fonctionnelle et elle est transcendantale. Geoffroy Saint Hilaire va baser alors sa classification des méduses sur l'existence d'une symétrie rayonnée. Cette vision est au cœur du débat qui oppose Cuvier et Geoffroy Saint Hilaire en 1830. Comme la souligne Russel, il existe donc une dichotomie entre ceux qui considèrent les structures du corps comme les principaux facteurs contrôlant la vie animale et ceux qui considéraient les structures comme résultats des besoins fonctionnels des organismes et ces deux visions opposées vont influencer la recherche des critères de détermination des espèces.

Le plan d'organisation va prendre une nouvelle forme avec Haeckel. Le scientifique allemand va tenter de réinterpréter le plan d'organisation et de le relier à la théorie de l'Evolution. Pour ceci, il se sert dans sa démonstration sur des siphonophores et montre le lien entre le développement, la systématique et la paléontologie : la succession des stades de développement embryonnaires reproduit fidèlement la série des stades évolutifs qu'aurait traverser une espèce donnée. La mise en place du plan d'organisation récapitule ainsi la série animale. Les différents stades évolutifs des polypes aux siphonophores, bien que hiérarchisés de manière discrète, se trouvent plongés dans une dimension continue, étant donné qu'on les trouve représentés lors des premiers stades embryonnaires des siphonophores. Ainsi, avec

l'embryologie et l'arbre phylogénétique, « le discret et le continu se trouvent conciliés⁷⁰⁵ ». La morphologie transcendantale laisse place à l'approche évolutive de la morphologie. Comme on le voit dans l'évolution du concept de plan d'organisation, l'histoire de la classification s'inscrit dans le cadre plus large de l'étude de la morphologie.

Enfin, l'étude des colonies de méduses a permis de réinterroger le concept d'individualité. Si dans un premier temps, la définition du type se base sur la comparaison de l'organisme en entier, les savants ont ensuite proposé, que les différentes parties d'un animal sont autant de projections d'une partie idéale et unique : le zoonite. Comment définir alors cette unité élémentaire et qu'est ce qu'un individu dans le cas d'une colonie polymorphe ? C'est alors que la question de l'individu et la question du type se confondent.

On peut mettre en évidence, à travers l'étude de la classification des méduses et des concepts associés, un certain nombre d'invariants qui vont jouer un rôle essentiel dans le développement des idées. Gerald Holton propose un mode d'analyse de cette continuité en introduisant la notion de thème et de thémata⁷⁰⁶. Dans ces termes, il désigne « certains invariants, ou certaines continuités, structures relativement immuables, persistant au travers des diverses révolutions que l'on a pu envisager, et qui se retrouvent au sein même des théories concurrentes, dont on a vite dit qu'elles étaient incommensurables ». Ces thémata sont des « conceptions premières, au tréfond de son être⁷⁰⁷ » auxquelles l'homme de science adhère et qui modulent la manière dont il gouverne son imagination. Elles sont source d'énergie dans son élan novateur. Il s'agit, selon Holton, de préconceptions fondamentales stables largement répandues, communes à un grand nombre de scientifiques, qui se concrétisent dans des concepts ou des méthodes. Ayant étudié l'évolution historique des inventions scientifiques, Holton remarque que le nombre de thémata reste quasiment inchangé au cours des siècles - dans l'histoire des sciences physiques, il estime le nombre à une centaine -. Ainsi dans notre étude, on peut considérer que l'échelle des êtres, le type idéal et la correspondance du tout et de la partie, sont autant de thémata que l'on retrouve pendant la longue période envisagée. Toujours d'après Holton, les théories scientifiques évoluent

⁷⁰⁵ Hervé LE GUYADER, « Le concept de plan d'organisation: Quelques aspects de son histoire », *Revue d'histoire des sciences*, 2000, pp. 339-379.

⁷⁰⁶ Gerald HOLTON, *L'imagination scientifique, traduit de l'anglais par Jean-François RoBerts*, Paris, Gallimard, 1981, 489p.

⁷⁰⁷ *Ibid.*, p.8.

grâce à un mouvement dialectique, engendré par la tension entre polarités opposées thème-anti-thème. Ainsi, dans chaque théorie scientifique bâtie sur un thème donné, on peut trouver une autre théorie utilisant le thème opposé, c'est-à-dire l'antithème, comme par exemple l'opposition entre continu et discontinu, simplicité et complexité, hiérarchie et unité, variance et invariance, permanence et changement. Prenons l'exemple du couple continu et discontinu. Dans le cas des méduses, il s'agit bien des deux « forces » qui justifient le positionnement des zoophytes comme des intermédiaires dans une série animale et à d'autres périodes, comme des arguments dans la séparation des animaux en quatre embranchements. Si cette analyse thématique peut nous aider à comprendre les étapes de la classification des méduses, elle doit tout de même être nuancée. En effet, un thème peut évoluer au cours de la carrière d'un auteur et on peut trouver des thèmes apparemment antagonistes coexister dans la pensée des savants. Par exemple, le concept de zoonite fait intervenir à la fois la notion d'unité fonctionnelle et de niveau hiérarchique d'individualité. Malgré tout, grâce à cette analyse thématique, on peut donner un premier niveau d'explication de l'évolution de la classification des méduses. Cette dernière serait issue du développement d'un certain nombre de concepts qui ont évolué grâce à un mouvement dialectique, engendré par l'opposition thème-anti-thème.

Dans un second temps nous avons montré que cette évolution conceptuelle est largement liée à l'évolution des moyens d'étude. Au cours du siècle des Lumières, l'exploration de contrées non européennes a fait découvrir aux naturalistes occidentaux des milliers d'espèces nouvelles. L'accumulation de leurs récoltes va entraîner la constitution, dès la fin du XVII^e siècle, de riches collections présentées dans les cabinets d'histoire naturelle, dans des herbiers et des ménageries. Cette accumulation des échantillons a imposé aux naturalistes de chercher une nomenclature et une classification. Il faut alors assigner à chaque organisme un nom et un ordre, suivant des règles partagées par tous les voyageurs naturalistes. C'est dans ce contexte qu'apparaissent au milieu du XVIII^e siècle des méthodes et des systèmes. La constitution d'une collection est donc la première étape du travail du naturaliste en charge d'établir des classifications. Mais encore faut-il que le voyageur naturaliste sache comment et quoi regarder et prélever. C'est l'objectif des instructions aux voyageurs données avant le départ aux voyageurs. Dans le cadre de la classification des méduses, nous avons pu mettre en évidence que ce travail d'observation et de collecte a été beaucoup plus long à se mettre en place par rapport à l'établissement d'autres collections. La première collecte importante de méduses se fait en effet au cours de l'exploration commandée par le commandant Baudin au

début du XIX^e siècle. C'est la première fois que l'on donne à un voyageur l'objectif d'étudier plus spécifiquement les zoophytes et c'est Cuvier qui est à l'origine de cette instruction. La deuxième difficulté rencontrée dans l'étude des méduses a été la constitution des collections suite à ce travail de collecte. Les méthodes de conservation ne permettent pas de maintenir dans un état adéquat pour rendre compte de la morphologie des méduses. Leur préservation en aquarium pendant une longue durée ne devient possible qu'au XX^e siècle. Aussi le texte et l'image des organismes restent bien souvent le seul témoignage des découvertes de nouvelles espèces. L'évolution de la classification des méduses est également largement liée à la découverte de l'univers marin au cours du XIX^e siècle. En effet, avec la découverte de la vie marine en profondeur, les techniques de pêches inspirées directement des pratiques des pêcheurs s'améliorent et facilitent le prélèvement à différentes profondeurs des méduses. La mise en relation des études du milieu pélagique et de celles du milieu benthique, permet de faire le lien entre les formes fixes et les formes libres du cycle de vie des méduses. On découvre alors l'alternance des générations.

Depuis une vingtaine d'années, l'étude des images scientifiques fait l'objet d'un intérêt croissant de la part des sciences humaines et sociales, notamment l'histoire de l'art, l'histoire des sciences et les études culturelles⁷⁰⁸, et constitue ce vaste territoire que l'on appelle les *visual studies of science* ou les études visuelles des sciences. Ce domaine d'étude, au delà du souhait de mettre en évidence les liens entre sphères artistique et scientifique, essaye de montrer en quoi les images seraient l'expression de conceptions esthétiques, épistémologiques et philosophiques historiquement situées. Notre travail n'a pas eu la prétention d'avoir abordé les images dans le cadre de cette interdisciplinarité. Compte tenu du rôle essentiel qu'ont pu jouer les images dans le cadre de la classification des méduses, nous avons essayé principalement de montrer le rôle de l'iconographie dans la construction des connaissances sur ce groupe. Il reste difficile de catégoriser chaque illustration car l'évolution du rôle des images s'est fait progressivement et on peut retrouver différents objectifs dans une même illustration. Mais dans un souci de synthèse, nous avons essayé de dégager quelques grandes catégories d'images. Dans les ouvrages naturalistes du XVI^e siècle - et le tout début du XVII^e siècle -, les images semblent être dans un premier temps, les témoignages d'un retour à l'observation de terrain. Le dessin immortalise l'observation directe de la nature par le naturaliste, celui-ci ne se contentant pas seulement de commenter

⁷⁰⁸ Charlotte BIGG, « Les études visuelles des sciences: regards croisés sur les images scientifiques », *Revue Histoire de l'art*, 2012, vol. 70, pp. 95-101.

des textes anciens. Les images se présentent en parallèle du texte sans qu'il y ait forcément un dialogue entre le texte et l'illustration. Les représentations de méduses sont encore peu précises - en particulier à cause des possibilités limitées de la gravure sur bois -. Les caractères que cherchent à mettre en avant ce premier type d'illustration, fait bien souvent référence à la nature à la fois végétale et animale des *Urtica marina* ou *Pulmo marinus*.

La deuxième tendance, qui devient plus prégnante à partir du XVII^e siècle - même si elle est déjà présente au siècle précédent - est la volonté de présenter un fait observé. Avec l'amélioration de leur précision, les images vont s'enrichir de détails et vont se multiplier dans les ouvrages scientifiques. Le but de ces images est que le lecteur puisse à son tour se représenter ce que le naturaliste a vu. Ceci est d'autant plus important dans le cas des méduses dont les échantillons sont encore rares et que l'on ne peut conserver. C'est à partir de ces illustrations et des descriptions textuelles que la classification va s'établir. Pour ceci, les savants vont préciser sur leur dessin les caractères morphologiques permettant de mettre un ordre dans l'ensemble des méduses, comme par exemple la symétrie ou la disposition « des bouches ». La représentation d'un même échantillon devient multiple et est bien souvent issue d'une observation microscopique - par exemple sur les planches de Borlasse ou de Baster - . L'appareil éditorial est développé et on trouve de nombreuses légendes qui sont explicitées par le texte. Certaines images sont d'ailleurs très peu lisibles en absence de texte.

Avec les vélins de Lesueur, nous avons pu mettre en évidence une troisième catégorie d'image. Le dessin semble exister par lui même. Il n'y a aucune référence au texte dans celui-ci et ces images sont bien souvent regroupées dans des atlas. Le naturaliste donne alors à l'image la valeur de spécimen et l'image a comme rôle de remplacer l'objet naturel qui dans le cas des méduses ne peut être que difficilement collectionné. La peinture va permettre de garder en mémoire les formes et les couleurs. Les images tentent de représenter le typique. Les images - ici les vélins - qui sont également artistiques deviennent des objets de collection.

Enfin, avec l'étude des planches présentes dans l'ouvrage de Haeckel *Kunstsformen der Natur* - les formes d'art de la nature -, nous avons vu une dernière catégorie d'illustration qui vise à magnifier les formes des méduses dans des lithographies flamboyantes de couleurs. Ces illustrations sont alors destinées à un large public qui s'émerveille du nouvel univers qu'il découvre : le monde marin. Dans tous ces types d'images, l'auteur qu'il soit peintre ou savant - ou les deux - doit faire preuve de jugement pour savoir s'il se doit d'isoler l'essentiel et donc idéaliser l'image, à l'inverse refuser d'éliminer le moindre détail au nom d'une certaine objectivité, ou encore mettre en évidence des formes et donner une image interprétée. Ces

collections d'images, une fois constituées, sont amenées à circuler et à être traitées par d'autres savants. En prolongement de notre étude, celle de la diffusion des images de méduses et son analyse scientifique par les savants, pourrait être une piste enrichissante de la compréhension de l'histoire de la classification.

Lexique

Benthos : ensemble des organismes qui vivent dans les fonds aquatiques (fixés, rampants ou marcheurs, fousseurs ou nageurs).

Béroé : genre des cténophores de la famille des Beroidae.

Brachidé : qui est en forme de bras.

Circumnavigation : voyage maritime autour d'un continent ou de la Terre.

Holothuries (Holothuroidea): classe d'animaux marins de l'embranchement des échinodermes (exemple des concombres de mer ou bêtes de mer).

Hydraire : stade fixé dans le cycle de vie des méduses. Certaines méduses ne présentent que ce stade fixé.

Hydroïde : groupe d'animaux vivant en colonies et faisant partie des cnidaires.

Ocelle : œil simple que possèdent certains arthropodes, cnidaires, échinodermes et annélides. Il permet de capter les variations de luminosité.

Physalie : aussi appelé la Galère portugaise ou Vessie de mer (*Physalia physalis*), espèce de siphonophores marins, c'est à dire une colonie comportant quatre types de polypes soutenue en surface par un flotteur de 10 à 20 centimètres. Elle n'appartient pas aux méduses mais aux Hydrozoaires (classe des hydrozoa, ordre des siphonophora, sous ordre des cystonectae, famille des physaliidae, genre des *Physalia*).

Pélagique : qui vit en pleine mer.

Plancton : ensemble des espèces aquatiques qui sont entraînées par le courant.

Planula : ou planaire, larve ciliée, aplatie, à symétrie radiale, nageant librement, qui résulte de la fécondation d'un gamète femelle par un gamète mâle chez différentes variétés de cnidaire Scyphozoa et Hydrozoa, mais aussi qui se génère directement à partir d'un polype chez les Anthozoa.

Polystome/ monostome : désigne des organismes qui ont un grand nombre de bouches/ qui n'ont qu'une seule bouche.

Rhopalie : zone de concentration des organes récepteurs présente chez les scyphozoaires et les cubozoaires. Elle contient souvent des ocelles, des statocystes, des fosses olfactives.

Squale : terme désignant des requins de l'ordre des squaliformes.

Statocyste : organe de l'équilibre sensible à la gravité chez les invertébrés dont les Cnidaires et les plantes.

Vélelle : espèce de cnidaire (hydrozoaire) pélagique (embranchement : cnidaria ; classe : hydrozoa ; sous-classe : hydroidolina ; ordre Anthoathecatae, sous-ordre : capitata, famille Porpitidae, genre : *Verella*).

x

Bibliographie

- AGASSIZ Louis, *Twelve lectures on Comparative Embryology*, Boston, H. Flanders, 1849, 104 p.
- ALDROVANDI Ulysses, *De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor, post mortem ejus editi, nempe de mollibus, crustaceis, testaceis et zoophytis*, Bologne, Baptista Bellagamba, 1606, p. 577.
- ALLAMEL-RAFFIN Catherine, « Présentation: regards croisés sur les images scientifiques », *Protée*, 2009, vol. 37, n° 3, pp. 5-8.
- ANKER Jean, « Otto Friderich Müller's Zoologia Danica », *Library Research Monographs*, 1950, vol. 1, pp. 13-108.
- APPEL Toby A., *The Cuvier-Geoffroy Debate. french Biology in the Decades before Darwin.*, New York Oxford, Oxford University Press, 1987, 245 p.
- ARISTOTE, *Traité de l'âme, traduit et annoté par G.Rodier*, Paris, E. Leroux, 1900, vol.2, pp. 413-415-434-435.
- ARISTOTE, *Les parties des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis*, Paris, Les Belles Lettres, 1957, 360 p.
- ARISTOTE, *De la génération des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis*, Paris, Les Belles Lettres, 1961, 440 p.
- ARISTOTE, *Histoire des animaux. Texte établi et traduit par Pierre Louis*, Paris, Les Belles Lettres, 2002, 369 p.
- ARISTOTE, *Les parties des animaux*, Paris, Les Belles Lettres, 2002, 360 p.
- ARTEDI Petrus, *Ichthyologia sive opera omnia de piscibus scilicet: bibliothecas ichthyologica, philosophia ichthyologica, genera piscium, synonymia specierum, descriptionea specierum (etc.)*, Leyde, Conradus Wishoff, 1738, p.63.
- AUDIAT Louis, *F. Péron (de Cérilly), sa vie, ses voyages (en Océanie) et ses ouvrages*, Moulins, Moulins, 1855, 132 p.
- AUDOUIN Jean-Victor et MILNE-EDWARDS Henri, « Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les crustacés » dans *Annales des sciences naturelles*, s.l., imprimerie de C. Thuau, 1827, pp. 383-314, 352-399.
- AUDOUIN Jean Victor et EDWARDS Henri-Milne., *Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, ou, Recueil de mémoires sur l'anatomie, la physiologie, la classification et les moeurs des animaux des nos côtes*, Paris, Crochard, 1832, p.ij.
- BAACK L.J., « A naturalist of the northern enlightenment: Peter Forsskål after 250 years », *Archives of natural history*, 2013, vol. 40, n° 1, pp. 1-19.

- BAER Karl Ernst von, « Beitrage zur Kenntniss der niedern Thiere », *Nova Acta Acad. Caesar Leop.-Carol.*, 1826, 13:2, pp. 525-772.
- BAER Karl Ernst von, *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und reflexion.*, Erster The., Königsberg, 1828, 271 p.
- BAGLIONE Gabrielle, CREMIÈRE Cédric, GOY Jacqueline et SCHMITT Stéphane, *Méduses Jellyfish Charles-Alexandre Lesueur*, Le Havre, MKF Editions du muséum d'histoire naturelle du Havre, 2014, pp.106 , 128, 131.
- BALAN Bernard, *L'ordre et le temps: l'anatomie comparée et l'histoire des vivants au XIXe siècle*, Paris, Vrin, 1979, pp. 50, 52, 161.
- BANGE Christian et BANGE Renée, « Les recherches physiologiques à la station maritime de Biologie de Tamaris de 1920 à 1950 », *Debru, Claude; Gayon, Jean et Picard, Jean-François. Les sciences biologiques et médicales en France, 1920*, vol. 1950, Paris, CNRS éditions, pp.55-69.
- BANKS Sir Joseph, *The endeavour journal of Joseph Banks 1768-1771*, s.l., Public Library of New South Wales, 1963, 932 p.
- BARBER Lynn, *The heyday of natural history 1820-1870*, London, Jonathan Cope, 1980, 320 p.
- BARSANTI Giulio, « Buffon et l'image de la nature: de l'échelle des êtres à la carte géographique et à l'arbre généalogique », *Buffon*, 1992, vol. 88, pp. 255-296.
- BARSANTI Giulio, « Linné et Buffon » dans *Les fondements de la botanique. Linné et la classification des plantes. Sous la direction de Thierry Hoquet*, Paris, Vuibert, 2005, pp. 103-130.
- BASTER Job, *Opuscula subseciva observationes miscellaneas de animaliculis et plantis. Tomus primus*, Harlemi, J.Bosch, 1761, 99 p.
- BASTER Job, *Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis quibusdam marinis, eorumque ovariis et seminibus continentia*, Harlemi, Bosch, 1765, T.2, Lib.2, pp.53-62
- BEHN Willhelm Friedrich Georg, *George Cuvier's Briefe an C.H. Pfaff aus den Jahren 1788 bis 1792, naturhistorischen, politischen und literarischen Inhalts– Nebst einer biographischen Notiz über G. Cuvier*, Kiel, Schwers'sche Buchhandlung, 1845, pp.208-209.
- BELON Pierre, *De Aquatilibus, libri duo: cum conibus ad viuam effigiem, quoad eius fieri potuit, expressis*, Paris, Carolum Stephanum, 1553, 448 p.
- BELON Pierre, *La nature et la diversité des poissons, avec leurs pourtraicts, representez au plus pres du naturel*, Paris, C. Estienne, 1555, 448 p.

- BENEDEEN Edouard VAN, « Note sur la conservation des animaux inférieurs », *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 1871, vol. 32, pp. 179-181.
- BERGH Rudolph, « Malacologische Untersuchungen, erster Theil, Heft I-IX », *Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. Carl Gottfried Semper. Zweiter Theil. Wissenschaftliche Resultate*, 1908, vol. 9, pp. 119-181.
- BICHAT Xavier, *Traité des membranes en général et de diverses membranes en particulier*, Paris, Méquignon-Marvis, 1827, p.34.
- BIGG Charlotte, « Les études visuelles des sciences: regards croisés sur les images scientifiques », *Revue Histoire de l'art*, 2012, vol. 70, pp. 95-101.
- BLACHON Rémi et RÉMY Pierre-Jean, *La gravure sur bois au XIXe siècle: l'âge du bois debout: 1. Histoire de la gravure sur bois d'illustration au XIXe siècle 2. Dictionnaire des graveurs sur bois du XIXe siècle*, Paris, Les Éditions de l'Amateur, 2001, p.9.
- BLAINVILLE Henri Marie Ducrotay DE, *Manuel d'actinologie, ou de zoophytologie*, Paris, F.G. Levrault, 1834, vol.1, planches XXX et suivantes.
- BONNEMAINS Jacqueline, « Origine de la collection "Lesueur" du muséum d'histoire naturelle du Havre. », *Annales du muséum du Havre*, 1986, vol. 38, pp. 1-16.
- BONNEMAINS Jacqueline et al., *Baudin in Australian Waters: The Art Work of the French voyage of discovery to the Southern Lands 1800-1804; with a complete descriptive catalogue of drawings and paintings of Australian Subjects by C.-A. Lesueur and N.-M. Petit from the Lesueur Collection*, Melbourne, Oxford University Press in association with the Australian Academy of the Humanities, 1988, 347 p.
- BONNEMAINS Jacqueline, FORSYTH Elliott Christopher, LESUEUR Charles-Alexandre, SMITH Bernard et PETIT Nicolas-Martin, *Baudin in Australian Waters: The Art Work of the French voyage of discovery to the Southern Lands 1800-1804; with a complete descriptive catalogue of drawings and paintings of Australian Subjects by C.-A. Lesueur and N.-M. Petit from the Lesueur Collection*, Melbourne, Oxford University Press in association with the Australian Academy of the Humanities, 1988, 347 p.
- BONNEMAINS Jacqueline, « Les artistes du "Voyage de découvertes aux Terres Australes" (1800-1804) », *Bulletin de la société géologique de Normandie et des amis du Muséum du Havre*, 1989, vol. 76, Fascic, pp. 17-30.
- BONNEMAINS Jacqueline et CARRÉ Claude, « Siphonophores et veilles observées par F. Peron et C.-A. Lesueur au début du 19e siècle », *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et amis du Muséum du Havre.*, 1991, LXXVIII, Fasc.2, pp. 33-82.
- BONNEMAINS Jacqueline, BUSTARRET Claire et BRETON Gérard, « Etude Codicologique des manuscrits et dessins de méduses (1800-1810) de François Péron et

- Charles-Alexandre Lesueur. Collection du Muséum d'Histoire naturelle du Havre », *Bulletin trimestriel Société Géologique Normandie et Amis du Muséum du Havre*, 1995, t.82, Fasc.2.
- BONNEMAINS Jacqueline, ARGENTIN Jean-Marc et MARIN Martine, *Mon voyage aux Terres Australes. Journal personnel du commandant Baudin.*, Le Havre, Paris, Imprimerie nationale Editions, 2001, 470 p.
 - BONNET Charles, *Considérations sur les corps organisés, où l'on traite de leur origine, de leur développement, de leur reproduction, &c....*, Amsterdam, Marc Michel Rey, 1768, vol.1, 280 p.
 - BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Tome I. Traité d'insectologie*, Neuchâtel, 1779, 551 p.
 - BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome III*, Neuchâtel, S.Fauche, 1779, pp.173,174, 249.
 - BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie de Charles Bonnet: Contemplation de la nature. Tome IV*, Neuchâtel, S. Fauche, 1781, pp. 35, 510.
 - BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Contemplation de la Nature. Tome VIII*, Neuchâtel, S.Fauche, 1781, 556 p.
 - BONNET Charles, *Œuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie. Tome VII*, Neuchâtel, S.Fauche, 1782, Ch.IX, p. 316.
 - BONNET Charles, « Principes philosophiques » dans *Essai de psychologie et écrits divers*, Neuchâtel, S. Fauche, 1783, vol.8, p.255.
 - BORLASE William, *The natural history of Cornwall*, Oxford, London, W. Jackson, W. Sandby, 1758, 326 p.
 - BOUGAINVILLE Louis Antoine DE, *Voyage autour du monde, par la frégate du roi la Boudeuse et la flûte l'Etoile en 1766, 1768 et 1769*, Neuchâtel., s.l., Soc. thypographique, 1775, 417 p.
 - BOURGEOIS Charles, « Le Père Louis Feuillée, astronome et botaniste du roi (1660-1732) », *Revue d'histoire de la pharmacie*, 1967, pp. 333-357.
 - BOURGEY Louis, *Observation et expérience chez Aristote*, Paris, Vrin, 1955, 139 p.
 - BOURGUET Marie-Noëlle, « La collecte du monde: voyage et histoire naturelle (fin XVII^e-début XIX^e siècle) » dans *Le muséum au premier siècle de son histoire*, s.l., Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 1993, pp. 163-196.
 - BOYLE Robert, *Some considerations touching the usefulness of experimental naturall philosophy*, s.l., Quality Classics, 1664, 2 volumes.
 - BRANDT Richard, *The Philosophy of Schleiermacher*, New York, Harper, 1941, 358 p.

- BRAUSTEIN Jean-François, *L'histoire des sciences. Méthodes, styles et controverses*, Paris, Vrin, 2008, p.107.
- BREIDBACH Olaf, « Monismus um 1900–Wissenschaftspraxis oder Weltanschauung? » dans *Weitritsef und Lebenswünder*, Linz, Österreichisches Landesmuseum, 1998, pp. 289-316.
- BREIDBACH Olaf, *Visions of nature: The art and science of Ernst Haeckel*, Berlin, Prestel Munich, Germany, 2006, pp.78-79.
- BRONN Heinrich Georg, *Morphologische Studien über die Gestaltungs-Gesetze der Naturkörper überhaupt, und der organischen insbesondere*, Leide, Winter, 1858, 481 p.
- BRONN Heinrich Georg, *Untersuchungen über die Entwicklungs-Gesetze der organischen Welt während der Bildungs-Zeit unserer Erd-Oberfläche*, Stuttgart, E. Schweizerbart, 1858, 502 p.
- BROWNE Patrick, *The civil and natural history of Jamaica*, s.l., 1756, 503 p.
- BRUGUIÈRE Jean-Guillaume, *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des vers. Tome premier.*, Paris, Panckoucke, 1792, 429 p.
- BRUGUIÈRE Jean-Guillaume, *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature. Vers, Coquilles, Mollusques et Polypiers. Tome premier*, Paris, Agasse, 1827, planches 1 à 95.
- BRULLIOT François, *Dictionnaire des monogrames, marques figurées, lettres initiales, noms abrégés etc. avec lesquels les peintres, dessinateurs, graveurs et sculpteurs ont désigné leurs noms*, Munich, Institut littéraire artistique de la librairie de J.G Cotta, 1833, 454 p.
- BRUNFELS Otto, HERR Michael et WEIDITZ Hans, *Herbarum vivae eicones ad naturae imitationem, summa cum diligentia & artificio effigiatae, una cum effectibus earundem, in gratiam veteris illius, & jamjam nascentis herbariae medicinae*, Zurich, Joannem Schottum, 1532, 331 p.
- BRYAN Michael, *Bryan's dictionary of painters and engravers*, London, G. Bell and sons, 1903, vol.1, 394 p.
- BUCHENAU Artur et CASSIREER Ernst, « G. W. Leibniz, « Lettre à Varignon sur le principe de continuité » (2 février 1702) », dans *Hauptschriften Zur Grundlegung der Philosophie. Übersetzt von A. Buchenau. Durchgesehen Und Mit Einleitungen Und Erläuterungen*, Leipzig, E.Cassirer, 1906, p. 558.
- BUFFON Georges-Louis Leclerc Comte de et DAUBENTON Louis Jean Marie, *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du Roi. Tome III*, Paris, Imprimerie royale, 1749, pp.173- 180.
- BYNUM William F., « The Great Chain of Being after forty years: An appraisal »,

History of science, 1975, vol. 13, n° 1, pp. 1-28.

- CANGUILHEM Georges, *Études d'histoire et de philosophie des sciences*, Paris, Vrin, 1968, 395 p.
- CANGUILHEM Georges, *La connaissance de la vie*, Paris, Vrin, 1992, pp.89-96.
- CARDON Dominique, *Le monde des teintures naturelles*, Paris, Belin, 2003, 586 p.
- CARPENTER William Benjamin, *The microscope and its revelations*, Philadelphie, Blanchard and Lea, 1856, 713 p.
- CARUS Carl Gustav, *Von den Ur-theilen des Knochen-und Schalengerüstes*, s.l., Fleischer, 1828, 186 p.
- CARUS Carl Gustav, *Traité élémentaire d'anatomie comparée*, Paris, J.-B. Baillière, 1835, vol.3, 508 p.
- CASTELLANI Claudia et EDWARDS Martin, *Marine Plankton: A Practical Guide to Ecology, Methodology, and Taxonomy*, s.l., Oxford University Press, 2017, 678 p.
- CASTRO Theresa, « Atlas: pour une histoire des images “au travail” », *Perspective*, 2013, vol. 1, pp. 161-167.
- CESALPIN Andrea, *Libri XVI de plantis*, Florence, 1583, 621 p.
- CHAMISSO Adelbert von, *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae auspicante comite N.Romanzoff duce Ottone de Kotzebue annis 1815,1816,1817, 1818. Fasciculus primus de Salpa*, BERLIN, Dümmler, 1819, 24 p.
- CHANSIGNAUD Valérie, *Histoire de l'illustration naturaliste*, Paris, Delachaux et Niestlé, 2009, pp.13, 101.
- CHANSIGNAUD Valérie, « Les naturalistes et les codes couleurs » dans *De la couleur (comme un code)*, Paris, Zeug, 2016, pp. 13-21.
- COLEMAN William, *Biology in the Nineteenth Century: Problems of Form, Function and Transformation*, Cambridge, London, New York, Melbourne, Cambridge University Press, 1971, pp.160-166.
- COMTE Auguste, *Cours de la philosophie positive. 41ème Leçon Tome 3*, Paris, 1838, p.531.
- COMTE DE MARSIGLI Luigi Ferdinando, *Histoire physique de la mer*, Amsterdam, Aux dépens de la compagnie, 1725, 173 p.
- COOK James, *A Voyage to the Pacific Ocean: Undertaken by the Command of His Majesty, for Making Discoveries in the Northern Hemisphere, to Determine the Position and Extent of the West Side of North America; Its Distance from Asia; and the Practicability of a Norther*, Dublin, H. Chamberlaine, 1784, vol.2, 359 p.

- CORLISS J O, « Christian Gottfried Ehrenberg (1795–1876): glimpses into the personal life of this most exemplary early protistologist », *Christian Gottfried Ehrenberg-Festschrift. Leipziger Universitätsverlag, Leipzig*, 1996, pp. 31-46.
- CORNELIUS Paul F. S., « The linking of polyp and medusa stages in Obelia and other coelenterates », *Biological journal of the Linnean Society*, 1977, vol. 9, n° 1, pp. 45-57.
- CORSI Pietro, *Lamarck. Genèse et enjeux du transformisme. 1770-1830.*, Paris, CNRS, 2001, pp.27, 92.
- CUVIER Georges, « Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom de vers, lu à la Société d'histoire naturelle, le 21 floréal de l'an III », *Décad.philosophique*, 1795, pp. 385-396.
- CUVIER Georges, « Second Mémoire sur l'organisation et les rapports des animaux à sang blanc, dans lequel on traite de la structure des Mollusques et de leur division en ordre, lu à la société d'Histoire Naturelle de Paris, le 11 prairial an troisième », *Journal des Sciences, des Lettres et des Arts*, 1795, vol. 2, pp. 433-449.
- CUVIER Georges, *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux.*, Paris, Baudouin, 1797, pp.365, 641-642.
- CUVIER Georges, « Sur l'organisation de la méduse, lu à l'Institut, en Brumaire de l'an 8 », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1799, vol. 49, pp. 436-440.
- CUVIER Georges, *Leçons d'anatomie comparée, tome I*, Paris, Baudouin, 1800, pp.7, 59-60, 353, 359, 518.
- CUVIER Georges, « Mémoire sur l'organisation de quelques méduses », *Bulletin des Sciences, Société Philomathique, Paris*, 1800, p.69.
- CUVIER Georges, *Leçons d'anatomie comparée. Tome II*, Paris, Baudouin, 1800, 696 p.
- CUVIER Georges, « Mémoire sur les Thaliacés et les Biphores », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, Tome 4, pp. 360-382.
- CUVIER Georges, « Memoire sur l'Onchidie, genre de mollusques nus, voisin des Limaces, et sur une espece nouvelle Onchidium Peronii. », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, Tome 4, pp. 35-51.
- CUVIER Georges, *Leçons d'anatomie comparée: la première partie des organes de la digestion*, Paris, Crochard, Fantin, 1805, vol.3, pp. xvij, 8-10.
- CUVIER Georges, « Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le Règne animal » dans *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, Paris :, Frères Levrault, 1812, pp. 1-588.

- CUVIER Georges, *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on établit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paraissent avoir détruites. Tome premier, contenant le Discours préliminaire et la géographie minéralogique de*, Paris, Déterville, 1812, p.58.
- CUVIER Georges et GUÉRIN-MÉNEVILLE F.-É., *Iconographie du règne animal de G. Cuvier : ou, Représentation d'après nature de l'une des espèces les plus et souvent non encore figurées de chaque genre d'animaux*, Paris, J. B. Baillière, 1829, pp.1-434.
- CUVIER Georges, AUDOUIN Jean Victor, BLANCHARD Emile, DESHAYES G. P., DOUVERNOY Georges, MILNE EDWARDS Henri, DOYÈRE L., DUGÈS Ant., DUVERNOY G. L., LAURILLARD Charles Léopold, ORBIGNY Alcide Dessalines d', ROULIN François Désiré et VALENCIENNES, *Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*, Paris, Fortin, Masson et cie, 1836, pp.1-270 .
- D'ALEMBERT Jean Le Rond et DIDEROT Denis, « Cosmologie » dans *Encyclopédie ou Dictionnaire raisonné des Sciences, des Arts et des Métiers, par une Société de Gens de Lettres*, Paris, Briasson, 1754, vol.IV, pp. 294-297.
- D'ORBIGNY Alcide Dessalines, *Voyage dans l'Amérique méridionale: le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou. Atlas zoologique*, Paris, Bertrand, 1847, vol.9, 32 planches.
- D'ORBIGNY Charles, *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, Paris, MM. Renard, Martinet et cie, 1849, vol.3.
- DAMPIER William, *Nouveau voyage autour du monde: Enrichi de cartes et de figures*, Amsterdam et Paris, Marret, 1701, vol.3, 394 p.
- DANA Petro, *Mémoire de la Société Royale de Turin*, s.l., 1766, pp. 211-220.
- DASTON Lorraine, GALISON Peter, LATOUR Bruno, RENAUT Sophie et QUINIOU Hélène, *Objectivité*, s.l., les Presses du réel, 2012, pp. 25, 31-32, 82, 88, 101-120, 288.
- DAUDIN Henri, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome 1*, Paris, F. Alcan, 1926, 460 p.
- DAUDIN Henri, *Cuvier et Lamarck. Les classes zoologiques et l'idée de série animale. Tome 2*, Paris, 1926, 333 p.
- DAUDIN Henri, *De Linné à Lamarck (méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie(1740-1790))*, Paris, Editions des archives contemporaines, 1983, p.5.
- DAYRAT Benoît, « Henri de Lacaze-Duthiers and the creation of the Laboratoire de zoologie expérimentale, Roscoff, France », *Revue d'histoire des sciences*, 2016, vol. 69, n° 2, pp. 335-368.

- DEACON Margaret, RICE Tony et SUMMERHAYES Colin, *Understanding the oceans: a century of ocean exploration*, London, New York, Routledge, 2013, 320 p.
- DEACON Margaret, *Scientists and the sea, 1650–1900. A study of marine science*, Londres, Routledge, 2018, 445 p.
- DEBRU Claude, *L'esprit des protéines. Histoire et philosophie biochimiques*, Paris, Hermann, 1987, p.ix.
- DEBRU Claude, « Article "Microscope" » dans *Dictionnaire du XIXème siècle européen*, Grands dic., Paris, PUF, 2012, p. 826.
- DEGROOD David, *Haeckel's Theory of the Unity of Nature: A Monograph in the History of Philosophy*, Amsterdam, Gruner, 1982, vol.8, 98 p.
- DELAMÉTHÉRIE (OU DE LA METHÉRIE) Jean-Claude, *Vues physiologiques sur l'organisation animale et végétale*, Amsterdam et Paris, 1780, p.XIX.
- DELAMÉTHÉRIE (OU DE LA METHÉRIE) Jean-Claude, *Théorie de la terre*, Paris, 1797, pp.180-183.
- DELEUZE Joseph Philippe François, « Notice sur le citoyen Maréchal », *Annales du Muséum*, 1803, vol. 2, p. 66.
- DELEUZE J.P.F., « Notice historique sur M.Péron », *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1811, vol. 17, pp. 1-28.
- DELIGNY C., « Biographie Normande- M.C.-A. Lesueur », *La revue de Rouen*, 1842, Septembre, pp. 150-152.
- DESMAREST Nicolas et SAINT VINCENT Bory DE, *Atlas encyclopédique contenant les cartes et les planches relatives à la géographie physique*, PARIS, Mme. Agasse, 1827, 105 p.
- DHOMBRES Nicole et DHOMBRES Jean, *Naissance d'un nouveau pouvoir: sciences et savants en France (1793-1824)*, Paris, Payot, 1989, p.78.
- DONATI Vitaliano, *Essai sur l'histoire naturelle de la Mer Adriatique*, La Haye, Pierre de Hondt, 1758, p.18.
- DOUGHERTY F. W. P., « Les fondements scientifiques et métaphysiques du monisme haeckelien », *Revue de Synthèse*, 1979, vol. 3, pp. 331-336.
- DOWN Rosina, « Old preservative methods », *Conservation of Natural History Specimens: Spirit Collections*, 1989, pp. 33-38.
- DROUIN Jean-Marc, « Les grands voyages scientifiques au siècle des Lumières », s.l., 2003.

- DUBOIS Raphaël, « Du rôle de la contractilité dans le mécanisme fonctionnel des glandes à sécrétion externe et à sécrétion interne », *Publications de la Société Linnéenne de Lyon*, 1919, vol. 65, n° 65, pp. 1-9.
- DUBOIS Raphaël, « Mécanisme intime de la production de la lumière chez les organismes lumineux. Communication présentée à la société Linnéenne de Lyon le 23 juin 1913. », Lyon, pp. 81-96.
- DUCHESNAU François, « Leibniz et la grande chaîne des êtres » dans *Nature, Histoire, Société. Essais en hommage à Jacques Roger*, Montréal, Université de Montréal, Faculté des arts et des sciences, 1995, pp. 47-59.
- DUCHESNEAU François, *Genèse de la théorie cellulaire*, s.l., Bellarmin; Paris: Vrin, 1987, vol.1, 388 p.
- DUGÈS Antoine, « Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale, lu à l'Académie des Sciences, séance du 18 octobre 1831 » dans *Annales des sciences naturelles*, Paris, Auguste Ricard, 1832, pp. 12, 18-19, 23, 30-31, 254-260.
- DUHAMEL DU MONCEAU Henri Louis Duhamel, *Traité Général des Pesches, et Histoire des Poissons qu'elles fournissent, tant pour la subsistance des hommes, que pour plusieurs autres usages qui ont rapport aux Arts et au Commerce*, Paris, Saillant & Nyon, 1769, p.225.
- DUMÉRIL André Marie Constant et BIBRON Gabriel, *Erpétologie générale*, Paris, Roret, 1839, vol.5, p.147.
- DUPREY Laure, « L'idée de chaîne des êtres, de Leibniz à Charles Bonnet », *Dix-huitième siècle*, 2011, vol. 1, n°43, pp. 617-637.
- DUYKER Edward, *François Péron: An Impetuous Life: Naturalist and Voyager*, , n° 75, s.l., Melbourne University Press, 2006, 349 p.
- EHRENBERG Christian Gottfried, *Naturgeschichtliche Reisen durch Nord-Afrika und West-Asien in den Jahren 1820 Bis 1825 von Dr. WF Hemprich und Dr. CG Ehrenberg*, Berlin, 1828, 162 p.
- EHRENBERG Christian Gottfried, *Die Corallenthiere des Rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet*, Berlin, 1834, pp.19-29.
- EHRENBERG Christian Gottfried, *Die Akalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee*, Berlin, Dümmler, 1836, 136 p.
- ELIEN, *Histoires diverses, traduites du Grec, avec le texte en regard et des notes par M.Dacier*, Paris, A.Delalain, 1827, 511 p.
- ENGEL Hendrik, *The life of Albert Seba*, s.l., Svenska Linnesällskapet År Skr., 1937, pp.75-100.
- ENGELMANN Godefroy, *Traité théorique et pratique de lithographie*, Paris,

Engelmann, 1839, 612 p.

- FAIVRE Jean-Paul, *L'Expansion française dans le Pacifique: de 1800 à 1842*, s.l., Nouvelles éditions latines, 1954, pp.104-105.
- FEUILLEE Louis, *Journal des observations physiques, mathématiques et botaniques, faites par ordre du Roy sur les Côtes Orientales de l'Amérique méridionale, & aux Indes occidentales, depuis l'année 1707 jusqu'en 1712*, Paris, P.Giffart, 1714, p.7.
- FISCHER Jean-Louis, « Créations et fonctions des stations maritimes françaises », *La revue pour l'histoire du CNRS*, 2002, n° 7, pp.1-5.
- FISCHER Jean-Louis, « Article "Stations maritimes" » dans *Dictionnaire du XIXe siècle européen. Sous la direction de Madeleine Ambrière*, Paris, PUF, 1997, pp. 1226-1227.
- FORBES Edward, « Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on geology » dans *Report of the British Association for the Advancement of Science for 1843*, Londres, John Murray, 1843, pp. 130-193.
- FORBES Edward, *A monograph of the British naked-eyed medusae: with figures of all the species*, s.l., Printed for the Ray Society, 1848, p.93.
- FORSSKÄL Peter, *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientali observavit Petrus Forskål... Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Adjuncta est Materia medica Kahirina atque tabula maris Rubri geographica*, s.l., Heineck et Faber, 1775, 164 p.
- FORSSKÄL Peter, *Icones rerum naturalium quam in itinere orientali depingi curavit Petrus Forskaal, post mortem auctorio ad regis mandatum acri incisas edidit Carsten Niebur*, s.l., Haunia, 1775, 15 p. et 43 planches.
- FORSSKÄL Peter, *Icones rerum naturalium: quas in itinere orientali depingi*, s.l., Mölleri, 1776, 15p. et 43 planches.
- FORSTER Johann Reinhold, *Observations made during a voyage round the world*, s.l., University of Hawaii Press, 1778, 649 p.
- FOURNIER Paul, « Charles Plumier, minime » dans *Voyages et découvertes scientifiques des missionnaires naturalistes français à travers le monde pendant cinq siècles XVe à XXe siècles*, Paris, P. Lechevalier & fils, 1932, pp. 53-72.
- FRÉDOL Alfred et MOQUIN- TANDON Alfred, *Le monde de la mer*, PARIS, L. Hachette, 1865, 638 p.
- FREY Heinrich, FREY Johann Friedrich Heinrich Conrad et LEUCKART Rudolf, *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres*, Braunschweig, Vieweg, 1847, 170 p.
- GASMAN Daniel, *Haeckel's Monism and the Birth of Fascist ideology*, New York, 1998, 482 p.

- GEOFFROY SAINT-HILAIRE Etienne et CUVIER Georges, « Mémoire sur une nouvelle division des Mammifères, et les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail. », *Magasin Encyclopédique*, 1795, vol. 1, pp. 169-190.
- GEOFFROY-SAINT-HILAIRE Etienne, *Philosophie anatomique*, Paris, Librairie de l'académie Royale de médecine, et du collège des Chirurgies de Londres, 1818, 517 p.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE Etienne, « Mémoire sur l'organisation des insectes: troisième mémoire, sur une colonne vertébrale et ses côtes dans les insectes apiropodes (lu à l'Académie des Sciences le 12 février 1820) », *Journal complémentaire des sciences médicales*, 1820, vol. 6, pp. 138-168.
- GESNER Conrad, *Historiae animalium liber IV: Qui est De Piscium & Aquatiliium animantium natura: cum iconibus singulorum ad viuum expressis ferè omnibus*, Francofurti, Cambier, 1604, 1558 pp. 120-126.
- GIRARD Maurice, *F. Péron, naturaliste, voyageur aux Terres australes. Sa vie. Appréciation de ses travaux*, Paris et Moulins, B. Baillièrè et fils et Enaut, 1857, 272 p.
- GISEKE Paul Dietrich, *Praelectiones in ordines naturales plantarum...*, Hamburg, B.G.Hoffmani, 1792, p. 623.
- GLÉMAREC Michel, *Qu'est-ce que la biologie marine? De la biologie marine à l'océanographie biologique*, Paris, Vuibert, 2007, 187 p.
- GOETHE Johann Wolfgang von, « Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie », *Weimarer Ausgabe, Weimar*, 1795.
- GOETHE Johann Wolfgang von, « Vorträge, über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie », *Sämtliche Werke*, 1796, vol. 12, pp. 195-225.
- GONZALEZ DE URIARTE Christina et FRADE José M. Oliver, « Le voyage de Louis Feuillée aux îles Canaries en 1724: préparatifs, objectifs et résultats » dans *Explorations et voyages scientifiques de l'Antiquité à nos jours.*, Paris, CTHS, 2008, pp. 101-117.
- GOSSE Philip Henry, *A naturalist's rambles on the Devonshire coast*, Londres, John van Voorst, 1853, vol.11, 451 p.
- GOSSE Philip Henry, *The aquarium: an unveiling of the wonders of the deep sea*, Londres, J. Van Voorst, 1854, 278 p.
- GOSSE Philip Henry, *Actinologia Britannica: A history of the British sea-anemones and corals, etc*, s.l., London, 1860, 362 p.
- GOY Jacqueline, *Les méduses de Péron et Lesueur un autre regard sur l'expédition Baudin*, Paris, 1995, 400 p.

- GOY Jacqueline, « Visions scientifiques-Art & science-Mer profonde: le vase rouge de Gallé », *Pour la Science*, 2007, n° 360, pp. 96-97.
- GOY Jacqueline, « Invention du langage scientifique: terminologie et nomenclature des méduses » dans *Concepts, cultures et progrès scientifiques et techniques, enseignement et perspectives*, Grenoble, CTHS, 2009, pp. 133-136.
- GREGORIO Mario A. DI, « Entre Méphistophélès et Luther: Ernst Haeckel et la réforme de l'Univers » dans *Darwinisme et société (sous la direction P.Tort)*, Paris, Presses Universitaires de France, 1992, pp. 237-283.
- GREGORIO Mario A DI, *From here to eternity: Ernst Haeckel and scientific faith*, Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht, 2005, vol.3, 673 p.
- GRONOVIVS Laurens Theodorus, « Animalium in Belgio habitantium », *Acta Helvetica*, 1760, vol. 7, pp. 257-270.
- GRONOW Jean-Frédéric, « A method of preparing specimens of fish by drying their skins, as practiced by Joehn. Frid. Gronovius », *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1742, vol. 42, pp. 57-58.
- GUÉRIN-MÉNEVILLE Félix-Edouard, *Dictionnaire pittoresque d'histoire naturelle et des phénomènes de la nature: contenant l'histoire des animaux, des végétaux, des minéraux, des météores, des principaux phénomènes physiques et des curiosités naturelles...*, Paris, E.Legier, 1833, vol.1, 640 p.
- GURSCH Reinhard, « Die Illustrationen Ernst Haeckels zur Abstammungs-und Entwicklungsgeschichte », *Frankfurt/M*, 1981, 185 p.
- GUYADER Hervé LE, « Le concept de plan d'organisation: Quelques aspects de son histoire », *Revue d'histoire des sciences*, 2000, pp. 339-379.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie*, Berlin, Reimer, 1862, 3 vol. 35 planches.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Beiträge zur Naturgeschichte der Hydromedusen*, s.l., Engelmann, 1865, vol.1, 182 p.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*, Berlin, Verlag von Georg Reimer, 1866, vol.1 et 2.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, « Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren: Beobachtung über die Entwicklungsgeschichte der Genera Physophora im allgemeinen » dans *Natuurkundige verhandelingen uitgegeven door het Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*, Utrecht, C. Van Der Post, 1869, vol.1, 132 p.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Ueber Arbeitsteilung in Natur-und*

Menschenleben, s.l., CG Lüderitz, 1869, 40 p.

- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, « Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1874, VIII, pp. 1-55.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, « Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1875, IX, pp. 402-508.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, « Die Physemarien, Gastracaden der Gegenwart. Nachträge zur Gastrea-Theorie », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1876, X, pp. 55-98.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Das system der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen mit einem Atlas von vierzig Tafeln*, Jena, G. Fischer, 1879, 672 p.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Monographie der Medusen. Zweiter Theil. Erste Hälfte: Die Tiefsee-Medusen der Challenger-Reise. Zweite Hälfte: Der Organismus der Medusen*, Jena, G.Fischer, 1881, 65p.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Metagenesis und hypogenesis von Aurelia aurita: Ein beitrage zur entwicklungsgeschichte und zur teratologie der medusen*, s.l., G. Fischer, 1881, 43 p.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, « Unsprung und Entwicklung der Thierischen Gewebe: Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraea-Theorie », *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1885, pp. 206-276.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Die Radiolarien: Grundriss einer Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien*, Berlin, Reimer, 1887.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Anthropogenie; oder, Entwicklungsgeschichte des menschen. Keimes- und stammesgeschichte*, Leipzig, W. Engelmann, 1891, pp.858-860.
- HAECKEL Ernst Heinrich Philipp August, *Kunstformen der Natur*, Leipzig, Bibliographisches Institut, 1899, 100 planches.
- HAMY Ernest Théodore, « Les voyages du naturaliste Ch.Alex.Lesueur dans l'Amérique du Nord », *Journal de la société des Américanistes de Paris*, 1904, t.5, pp. 1-111.
- HANOMOU-MAHIEU Aline, *Claude Aubriet (vers 1665-1742), peintre d'histoire naturelle*, Rennes II, s.l., 2006.
- HANOMOU Aline, « Les voyages du Père Charles Plumier (1646-1704): des dessins de la faune et de la flore des îles françaises d'Amérique (Martinique, Guadeloupe et Saint Domingue) à la fin du XVIIIe siècle », *Bulletin d'Histoire et d'Épistémologie des Sciences de la Vie*, 2008, vol. 15, Numéro 1, pp. 51-71.

- HARVEY E. Newton, « Benjamin Franklin's Views on the Phosphorescence of the Sea », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1940, pp. 341-348.
- HÉNON Jean-Louis et MOUTON-FONTENILLE DE LA CLOTTE Marie-Jean-Philippe, *Manuel complet du naturaliste préparateur. Taxidermie: préparations des pièces anatomiques contenant l'art d'empailler et de conserver les animaux vertébrés et invertébrés; de préparer les végétaux et les minéraux; de faire les préparations anatomiques*, Paris, Roret, 1881, 468 p.
- HERVE Georges, « Les premières armes de François Péron », *Revue d'Anthropologie*, 1913, vol. 23, pp. 1-16.
- HOLT Niles R., « Ernst Haeckel's monistic religion », *Journal of the History of Ideas*, 1971, vol. 32, n° 2, pp. 265-280.
- HOLTON Gerald, *L'imagination scientifique, traduit de l'anglais par Jean-François RoBerts*, Paris, Gallimard, 1981, 496 p.
- HOMBRES Emmanuel d', *Une« société d'individus »: généalogie de la problématique de l'intégration*, Lyon 2, s.l., 2005, 418 p.
- HORNER Frank, *La reconnaissance française: l'expédition Baudin en Australie (1801-1803)*, Paris, Editions L'Harmattan, 2006, 494 p.
- HUXLEY Thomas Henry, « Upon animal individuality », London, Royal Institution of Great Britain, 1852, 335 p.
- HUXLEY Thomas Henry, *The Oceanic Hydrozoa. A Description of the Calycophoridae and Physophoridae Observed During the Voyage of HMS« Rattlesnake, » in the Years 1846-1850*, n° 30, London, Ray society, 1859, 176 p.
- IMBAULT HUART Marie-José, *L'Ecole pratique de dissection de Paris de 1750 à 1822: ou, Influence du concept de médecine pratique et de médecine d'observation dans l'enseignement médico-chirurgical au XVIIIe siècle et au début du XIXème siècle*, Lille III, s.l., 1975.
- IMPEY Oliver et MACGREGOR Arthur, *The Origins of Museums: the Cabinet of Curiosities in Sixteenth-and Seventeenth-Century Europe.*, Oxford, Clarendon Press, 1985, 336 p.
- JAUSSAUD Philippe, « Histoires des colorants naturels. 1ère partie l'alizarine. », *Actualités pharmacologiques*, 1993, n°312, pp. 59-66.
- JAUSSAUD Philippe, « Les curiosités de trois apothicaires », *Revue d'histoire de la pharmacie*, 2003, vol. 91, n° 340, pp. 603-610.
- JAUSSAUD Philippe et BRYGOO Édouard-Raoul, *Du Jardin au Muséum en 516 biographies*, Paris, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, 2004, 630 p.

- JILEK August, *Lehrbuch der Oceanography zum Gebrauche der k.k. Marine-Akademie*, Vienne, Kaiserlichen-Königlichen Hof- und Staatsdruckerei, 1857, 298 p.
- JONSTON Jan, *Historiae naturalis de quadrupedibus libri: cum aeneis figuris*, Amsterdam, J.Jacob, 1657, 160 p.
- JOUANIN Christian, « Les emeus de l'expédition Baudin », *L'oiseau et la revue française d'Ornithologie*, 1959, vol. 29, p. 168-203.
- JUNKER Thomas, « Heinrich Georg Bronn and Origin of Species », *Sudhoffs Archiv für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften*, 1991, vol. 75, pp. 180-208.
- JUSSIEU Antoine Laurent DE, « Notice sur l'expédition à la Nouvelle-Hollande: entreprise pour des recherches de géographie et d'histoire naturelle » dans *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, s.l., Annales du Museum d'histoire naturelle, 1803, pp. 1-11.
- KLEIN Marc, « Biologie et théorie cellulaire. A la recherche de l'unité élémentaire des organismes vivants: Histoire de la théorie cellulaire. » dans Hermann (ed.), *Regards d'un biologiste. Evolution de l'approche scientifique. L'enseignement médical strasbourgeois.*, Paris, 1980, pp. 94-98.
- KOCKERBECK Christoph, *Ernst Haeckels« Kunstformen der Natur » und ihr Einfluss auf die deutsche bildende Kunst der Jahrhundertwende: Studie zum Verhältnis von Kunst und Naturwissenschaften im Wilhelminischen Zeitalter*, Frankfurt, P.Lang, 1986, p.74.
- KOFOID Charles Atwood, *The biological stations of Europe*, , n° 4, Washington, US Government Printing Office, 1910, 343 p.
- KOLB Katharina et PASTOUREAU Michel, *Graveurs, artistes & hommes de science: essai sur les traités de poissons de la Renaissance*, Paris, Ed. des Cendres & Institut du livre, 1996, 139 p.
- KRAMP Paul Lassenius, « Synopsis of the medusae of the world », *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, 1961, vol. 40, pp. 1-469.
- KRAUSE Erika, *Ernst Haeckel*, Leipzig, Teubner, 1984, 148 p.
- KRAUSE Erika, « L'influence de Ernst Haeckel sur l'Art nouveau », *L'âme au corps: arts et sciences 1793–1993*, 1993, pp. 342-351.
- KUHN Thomas, *La structure des révolutions scientifiques*, Paris, Flammarion, 1983, 284 p.
- KURY Lorelei, « Les instructions de voyage dans les expéditions naturalistes scientifiques françaises (1750-1830) », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1998, vol. 51, n°1, pp. 65-91.
- LABILLARDIERE Jacques-Julien Houtton, *Relation du voyage à la recherche de La*

Pérouse, fait par ordre de l'Assemblée Constituante, pendant les années 1791 et 1792, et pendant la 1ère et la 2e année de la République Française, Paris, HJ Jansen, 1800, vol.1, 441 p.

- LACAZE-DUTHIERS Henri de, « La direction des études zoologiques », *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 1872, vol. 1, pp. 1-64.
- LACAZE-DUTHIERS Henri de, « Les laboratoires maritimes », *Revue scientifique*, 1888, vol. 25, n°7, pp. 198-212.
- LACEPEDE Bernard Germain Étienne de Laville-sur-Ilion, « Mémoire sur plusieurs animaux de la Nouvelle-Hollande dont la description n'a pas encore été publiée », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1804, pp. 184-211.
- LACK Hans Walter, *Ein Garten für die Ewigkeit: der Codex Liechtenstein*, Berne, Benteli, 1999, 366 p.
- LAISSUS Yves, « Un naturaliste exemplaire, ami de Charles-Alexandre Lesueur: François Peron (1775-1810) », *Annales du Muséum du Havre*, 1978, n° 12, pp. 1-8.
- LAISSUS Yves, « Les voyageurs naturalistes du Jardin du roi et du Muséum d'histoire naturelle: essai de portrait-robot », *Revue d'histoire des sciences*, 1981, vol. 34, pp. 259-317.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Flore française, ou description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France, disposée selon une nouvelle méthode d'analyse à laquelle on a joint la citation de leurs vertus les moins équivoques en médecine, et de leur utilité dans*, Paris, 1779, 119 p.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Mémoires de physique et d'histoire naturelle, établis sur les bases de raisonnement, indépendantes de toute théorie ; avec l'explication de nouvelles considérations sur la cause générale des dissolutions ; sur la matière de feu ; sur la couleur des corps*, Paris, L'Auteur, 1797, p.288.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Discours d'ouverture prononcé le 21 floréal an 8 (publié en introduction au système des animaux sans vertèbres)*, Paris, Déterville, 1801, p.1-6, 181.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Système des animaux sans vertèbre; ou tableau général des classes, des ordres, et des genres de ces animaux*, Paris, Déterville, 1801, pp.341, 352, 353.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Recherches sur l'organisation des corps vivans et particulièrement sur son origine, sur la cause de ses développemens et des progrès de sa composition, et sur celle qui, tendant continuellement à la détruire dans chaque individu...*, Paris, Maillard, 1802, 216 p.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Discours d'ouverture an 9 et an 10 suivi de : Mollusques. 2e leçon. Classe V. Les mollusques. Caractères généraux de ces animaux et de leur organisation*, s.l., <http://www.lamarck.cnrs.fr>, 1802, pp.7-8, 500.

- LAMARCK Jean-Baptiste et GUYTON Louis-Bernard, « Rapport sur le Mémoire de M.Péron concernant la température de la mer », *Procès verbaux des séances de l'Académie, Classe des sciences physiques et mathématiques. Séance du 9 vendémiaire an 13 (1er octobre 1804)*, 1804, vol. 3, pp. 133-138.
- LAMARCK Jean-Baptiste, « Considérations sur quelques faits applicables à la théorie du globe, observé par M. Péron dans son voyage aux terres australes, et sur quelques questions géologiques qui naissent de la connaissance de ces faits », *Annales du Muséum d'histoire naturelle*, 1805, vol. 5, pp. 26-52.
- LAMARCK Jean-Baptiste, « Discours d'ouverture du cours des animaux sans vertèbres, prononcé dans le Muséum d'Histoire naturelle, en mai 1806 », *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, Paris*, 1806, n°40, p.114.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux...*, Paris, Dentu, 1809, pp. 70, 88, 139, 156-157, 218-219, 271.
- LAMARCK Jean-Baptiste, *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ... précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'exposition des principes fondamentaux de la zool*, Paris, Verdière, 1815, vol.1, pp. 7, 124-125, 129, 203-204, 246, 458-485.
- LANGE Jürgen, TAI Motofumi et KAISER Rainer, « Husbandry of jellyfish, from the beginning until today », *Der Zoologische Garten*, 2016, vol. 85, n° 1-2, pp. 52-63.
- LATOUR Bruno, « Comment redistribuer le grand partage? », *Revue de synthèse*, 1983, vol. 104, n° 110, pp. 203-236.
- LAUE Max, *Christian Gottfried Ehrenberg: Ein Vertreter deutscher Naturforschung im neunzehnten Jahrhundert. 1795-1876. Nach seinen Reiseberichten, seinem Briefwechsel mit Av Humboldt, v. Chamisso, Darwin, v. Martius u. handschriftlichen Material.*, Berlin, 1895, 287 p.
- LEIBNIZ Gottfried Wilhelm, « Ueber das Continuitätsprinzip » dans *Hausptschriften zur Grndlegung der Philosophie. E.Cassirer.*, Hamburg, Felix Meiner, 1966, pp. 209-212.
- LESSON René-Primevère, *Prodrome d'une monographie des méduses*, Paris, Rochefort, 1837, 62 p.
- LESSON René Primevère, *Voyage autour du monde... sur la corvette La Coquille*, Paris, P.Pourrat, 1838, 547 p.
- LESSON René-Primevère, *Histoire naturelle des zoophytes. Acalèphes: ouvrage enrichi de 12 planches*, Paris, Roret, 1843, 592 p.
- LESUEUR Charles-Alexandre et PETIT Nicolas-Martin, *Voyage de découverte en Terres Australes exécuté par ordre de S.M. L'Empereur. Atlas*, Paris, Milbert, 1807, 96 p.

- LESUEUR Charles-Alexandre, « Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires, recueillis dans la Méditerranée, près de Nice », *Nouveau bulletin des sciences, par la Société philomatique de Paris*, 1813, vol. 3, pp. 281-285.
- LEUCKART Rudolf, *Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen*, s.l., Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1848, 180 p.
- LEUCKART Rudolf, *Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur: Ein Beitrag zur Lehre vom Generationswechsel.*, Giessen, 1851, 38 p.
- LIDGARD Scott et NYHART Lynn K, *Biological Individuality: integrating Scientific, Philosophical, and Historical Perspectives*, s.l., University of Chicago Press, 2017, 360 p.
- LIMOGES Camille, « Milne-Edwards, Darwin, Durkheim and the division of labour: a case study in reciprocal conceptual exchanges between the social and the natural sciences » dans *The Natural Sciences and the Social Sciences: Some Critical and Historical Perspectives*, s.l., Dordrecht: Klumer Academic Publishers, 1994, pp. 317-343.
- LINNE Carl von, *Systema naturae. In quo proponuntur Naturae regna tria fecundum Classes, Ordines, Genera & Species*, Paris, Michaelis-Antonii, David, 1744, pp. 106, 152, 165.
- LINNÉ Carl von, *Fauna Suecica*, Lugduni Batavorum, C. and G.J. Wischoff, 1746, pp.368-369.
- LINNE Carl von, *Philosophia botanica in qua explicantur Fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rairiorum*, Stockholm, Kiesewetter, 1751, pp. 77, 160, 159, 206, 209, 229, 283.
- LINNE Carl von, *Systema naturae; sistens regna tria naturae in classes et ordines, genera et species redacta, tabulisque aeneis illustrata. Accedunt vocabula gallica.*, Lugduni Batavorum, T. Haak, 1756, 227 p.
- LINNE Carl von, *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.*, Stockholm, Salvius, 1758, vol.1, p.641-643, 646, 659-660,799.
- LINNE Carl von, *Systema Naturae per Regna Tria Naturae Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis Synonymis, Locis Tome I*, Vienne, Trattner, 1766, pp.1071-1085.
- LINNE Carl von, *Systema naturæ per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima tertia, ad editionem duodecimam reformatam Holmiensem*, Vienne, Trattner, 1767, p.13.
- LINNE Carl von, *Amoenitates academicæ; seu, Dissertationes variæ physicæ, medicæ, botanicæ, antehac scorsim editæ nunc collectæ et auctæ*, Erlangen, 1788, vol.7, pp. 298-313.

- LOVEJOY Arthur O., *The Great Chain of Being: A Study of the History of an Idea*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 1964, 382 p.
- LOVEJOY Arthur O., *The Great Chain Og Being*, Cambridge, Massachusetts, Havard University Press, 2001, p.59.
- MANN Gunter, « Ernst Haeckel und der Darwinismus: Popularisierung, Propaganda und Ideologisierung », *Medizinhistorisches Journal*, 1980, XV, H. 3, pp. 269-283.
- MANNEVILLE Philippe, « Charles-Alexandre Lesueur. Sa famille, son enfance. Jean-Baptiste-Denis Lesueur », *Annales du Muséum du Havre*, 1979, n° 14, pp. 1-38.
- MANTEN Arie A., « The origin of marine geology », *Marine Geology*, 1964, vol. 2, n° 1-2, pp. 1-28.
- MARSIGLI Luigi Ferdinando Comte de, *Histoire physique de la mer*, Amsterdam, Aux dépens de la compagnie, 1725, 173 p.
- MARTINIÈRE Joseph de LA, « Suite du mémoire de M. De La Martinière, Docteur en Médecine, sur quelques insectes », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1787, vol. 31, n°2, pp. 565-567.
- MARX Jacques, *Charles Bonnet contre les Lumières, 1738-1850*, Banbury (Oxfordshire), Voltaire Foundation, 1976, 782 p.
- MATTHIOLI Peter Andreae, *Commentarii in VI Libros Pedacii Discoridis Anazarbeoi de Medica materia*, Basileae, Joannis Konig, 1574, 1027 p.
- MICHAUD Joseph-François. et MICHAUD Louis-Gabriel, *Biographie universelle ancienne et moderne. Tome III*, Paris, Michaud Frères, 1811, p.577.
- MILET-MUREAU Louis-Antoine Destouff, *Atlas du voyage de La Pérouse*, Paris, Imprimerie de la République, 1797, pp. 48-49.
- MILLS Claudia E. et REES John T., « New observations and corrections concerning the trio of invasive hydromedusae *Maotias marginata* (= *M. inexpectata*), *Blackfordia virginica*, and *Moreisia* sp. in the San Francisco Estuary », *Scientia marina*, 2000, vol. 64, n° S1, pp. 151-155.
- MILLS Eric L, *Biological oceanography. An early history, 1870-1960*, Toronto, Buffalo, Londres, University of Toronto Press, 2012, 378 p.
- MILNE-EDWARDS Henri, « Observations sur les changements de formes que divers crustacés éprouvent dans le jeune âge », *Annales des sciences Naturelles*, 1835, 2ème série, pp. 321-334.
- MILNE-EDWARDS Henri, *Histoire naturelle des crustacés: comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*, Paris, Librairie encyclopédique de Roret, 1840, vol.4, 32 p.

- MILNE-EDWARDS Henri, *Rapport sur les progrès récents des Sciences Zoologiques en France: Publication faite sous les auspices du Ministère de l'Instruction Publique*, s.l., Impr. Impér., Hachette, 1867, pp.435, 438, 440.
- MÖBIUS Karl August, *Die aesthetische Betrachtung der Thiere*, Jena, F.Steiner, 1895, 128 p.
- MONTHEAT Peter et WEST-SOOBY John, *Encountering Terra Australis: The Australian Voyages of Nicolas Baudin and Matthew Flinders*, Adelaide, Wakefield Press, 2010, 387 p.
- MOQUIN- TANDON Alfred, *Éléments de Tératologie végétale, ou, histoire abrégée des anomalies de l'organisation dans les végétaux*, Paris, P.-J. Loss, 1841, 403 p.
- MOQUIN-TANDON Alfred, *Monographie de la famille des Hirudinées*, s.l., chez J.-B. Baillière, libraire de l'Académie Royale de Médecine, 1846, vol.1, pp.198-199.
- MÜLLER Otto Frederik, *Zoologiae Danicae prodromus: seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*, Havniae, Typis Hallageriis, 1776, 282 p.
- MÜLLER Otto Frederik, *Zoologia Danica, seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia. Volumen Primum. Explicationi iconum fasciculi primi.*, Haunia, Typis Hallageriis, 1788, 46 p.
- MÜLLER Otto Frederik, *Zoologia danica, sev Animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum descriptiones et historia ...*, Haunia, N. Mölleri, 1788, pp. 1-284.
- MULLIE Charles, *Biographie des célébrités militaires des armées de terre et de mer: de 1789 à 1850*, Paris, Poignavant, 1851, vol.2, pp.48-49.
- MUSEUM Professeurs du, « Article animal » dans *Dictionnaire des Sciences Naturelles.*, Paris, Levrault, 1804.
- NICKELSEN Kärin, « The challenge of colour. Eighteenth-century botanists and the hand-colouring of illustrations », *Annals of Science*, 2005.
- NYHART Lynn K, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*, Chicago, University of Chicago Press, 1995, 414 p.
- NYHART Lynn K, « Civic and Economic Zoology in Nineteenth-Century Germany: The“ Living Communities” of Karl Mobius », *Isis*, 1998, vol. 89, n° 4, pp. 605-630.
- NYHART Lynn K et LIDGARD Scott, « Individuals at the center of biology: Rudolf Leuckart's Polymorphismus der Individuen and the ongoing narrative of parts and wholes. With an annotated translation », *Journal of the History of Biology*, 2011, vol. 44, n° 3, pp. 373-443.
- OKEN Lorenz, *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen: Ein Programm beim Antritt*

- der Professur an der Gesamt-Universität zu Jena, Universität zu Jena, Göpferdt, 1807, 18 p.*
- OKEN Lorenz, « Cuviers und Okens Zoologien neben einander gestellt. », *Isis*, 1817, pp. 1145-1186.
 - OKEN Lorenz, *Allgemeine naturgeschichte für alle Stände*, Stuttgart, Hoffman, 1842, 7 volumes.
 - OKEN Lorenz, *Abbildungen zu Okens allgemeiner Naturgeschichte für alle Stände*, Stuttgart, Hofmann, 1843, planches 3 et 5.
 - OPPENHEIMER Jane Marion, « Ernst Heinrich Haeckel as an intermediary in the transmutation of an idea », *Proceedings of the American Philosophical Society*, 1982, vol. 26, pp. 347-355.
 - ORBIGNY Charles Dessalines d', *Voyage dans l'Amérique méridionale: le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou. Atlas zoologique*, Paris, Bertrand, 1847, 9 volumes.
 - ORBIGNY Charles Dessalines d', *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, Paris, MM. Renard, Martinet et cie, 1849, vol.3, Atlas, 97 planches.
 - ORBIGNY Charles Dessalines d', « Article taxidermie » dans *Dictionnaire universel d'histoire naturelle. Par Ch. d'Orbigny avec la collaboration de mm. Arago ... [et al.]*., Paris, A. Pilon et cie, 1867, pp. 472-494.
 - ORD George, « A Memoir of Charles Alexander Lesueur », *American Journal of Science and Arts (1820-1879)*, 1849, vol. 8, n° 23, pp. 189-216.
 - PALLAS Petrus Simon, *Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones etc*, Haga Comitum, Van Cleef, La Haye, Varrentrapp, 1766, pp.5, 18-20, 20-21, 23- 25.
 - PALLAS Peter Simon, *Spicilegia zoologica: quibus novae imprimis et obscurae animalium species iconibus, descriptionibus atque commentariis illustrantur*, Berolini, Gottl. August. Lange, 1774, planche n° II.
 - PASTOUREAU Michel, *Couleurs, images, symboles*, Paris, Léopard d'or, 1989, 291 p.
 - PAULIN Jean-Charles-Gustave, « Mémoire sur un appareil destiné à donner le moyen de pénétrer dans les lieux infectés. Travaux académiques Compte-rendu de l'Académie des sciences séance du 21 août 1837 », *Gazette médicale de paris*, 1837, vol. 5, pp. 538-539.
 - PEARSALL A.W .H., « Edward Duyker, Nature's Argonaut. Daniel Solander 1733-1782; Naturalist and Voyager with Cook and Banks », *Northern mariner*, 1999, vol. 9, p. 84.
 - PÉQUIGNOT Amandine, « Une peau entre deux feuilles, l'usage de l'«herbier» en

- taxidermie aux XVIII^e et XIX^e siècles en France », *Revue d'histoire des sciences*, 2006, vol. 59, n° 1, pp. 127-136.
- PERON François, « Précis d'un mémoire lu à l'Institut national, sur la température de la mer soit à sa surface, soit à diverses profondeurs », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle*, 1809, vol. 5, pp. 123-148, 133-135.
 - PERON François, LESUEUR Charles-Alexandre et PETIT Nicolas-Martin, *Voyage de découvertes aux terres australes, exécuté sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804* ., Paris, Impr. impériale, 1807, pp. 31, 41-43, 374-390.
 - PERON François et LESUEUR Charles-Alexandre, « Tableau des caractères génériques et spécifiques de toutes les espèces de Méduses connues jusqu'à ce jour », *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 1810, vol. 14, pp. 325-366.
 - PERON François et LESUEUR Charles-Alexandre, « Histoire générale et particulière de tous les animaux qui composent la famille des Méduses », *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*, 1810, LXX, pp. 186-186.
 - PERON François, « Sur les Méduses du genre Equorée. », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1810, Tome 15, pp. 41-56, 105, 417, 485-486.
 - PERON François, *Voyage de découvertes aux terres Australes: exécuté par ordre de Sa Majesté l'empereur et roi, sur les corvettes le Géographe, le Naturaliste, et la goëlette le Casuarina, pendant les années 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804 [Historique]*, Paris, De l'Imprimerie impériale, 1816, 2 volumes.
 - PERRAULT Claude, *Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des animaux*, Paris, Imprimerie Royale, 1671, 91 p.
 - PERRIER Edmond, *Les colonies animales et la formation des organismes*, Paris, Masson, 1881, 797 p.
 - PERRU Olivier, « Le concept d'individualité biologique chez Milne-Edwards », *Bulletin d'histoire et d'épistémologie des sciences de la vie*, 1997, vol. 4, n° 2, pp. 147-172.
 - PERRU Olivier, « Zoonites and organic units: its origins from a specific lecture of Alfred Moquin-Tandon (1804-1863) and Antoine Duges (1797-1838) », *History and philosophy of the life sciences*, 2000, vol. 22, n° 2, pp. 249-272.
 - PERRU Olivier, « Zoonites et unité organique: les origines d'une lecture spécifique du vivant chez Alfred Moquin-Tandon (1804-1863) et Antoine Dugès (1797-1838) », *History and philosophy of the life sciences*, 2000, pp. 249-272.
 - PETON Loïc, *Penser l'existence de vie dans les profondeurs marines au XIXe siècle: entre abîme impossible et origine du vivant (1804-1885)*, Brest, s.l., 2016, 522 p.
 - PIETSCH Theodore W., *Charles Plumier (1684-1704) et ses dessins de poissons de France et des Antilles*, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, 2017, 408 p.

- PINAULT Madeleine, *Le peintre et l'histoire naturelle*, Paris, Flammarion, 1990, p.18.
- PINON Laurent, *Livres de zoologie de la Renaissance: une anthologie (1450-1700)*, Paris, Klincksieck, 1995, 153 p.
- PINON Laurent, « Entre compilation et observation: l'écriture de l'Ornithologie d'Ulisse Aldrovandi », *Genesis (Manuscrits-Recherche-Invention)*, 2003, vol. 20, n° 1, pp. 53-70.
- PIVETEAU Jean, « Le débat entre Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de plan et de composition », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1950, vol. 3, pp. 343-363.
- PLANCUS Janus, *De conchis minus notis liber: cui accessit specimen aestus reciproci maris superi ad littus portumque Arimini*, Venice, Joannis Baptistae Pasquali, 1736, planche IV.
- PLUMIER Charles, *L'art de tourner en perfection toutes sortes d'ouvrages au tour... ouvrage très curieux et très nécessaires à ceux qui s'exercent au tour*, Lyon, J.Certe, Paris, J.Jombert, 1701, 187 p.
- POMIAN Krzysztof, *Collectionneurs, amateurs et curieux: Paris, Venise: XVIe-XVIIIe siècles*, Paris, Gallimard, 1987, 368 p.
- PONS Anne, *James Cook Le compas et la fleur.*, s.l., Perrin, 2015, 340 p.
- POOL Peter, *William Borlase*, s.l., Royal Institution of Cornwall, 1986, 314 p.
- QUATREFAGES Armand, *Souvenirs d'un naturaliste*, Paris et Moulins, V. Masson, 1854, vol.1, 507 p.
- QUATREFAGES DE BREAU Armand DE, *Souvenirs d'une naturaliste*, Paris, Charpentier, 1854, pp.18-22.
- QUOY Jean René Constant et GAIMARD Paul, « Observations zoologiques faites à bord de l'Astrolabe, en mai 1826, dans le Détroit de Gibraltar. Atlas des tomes 10, 11, 12 », *Annales des Sciences naturelles*, 1827, vol. 10, p. pp.172-193.
- REAUMUR René-Antoine Ferchault de, « Du mouvement progressif, Et de quelques autres mouvements de diverses espèces de Coquillages, Orties & Etoiles de mer », *Histoire de l'Académie royale des Sciences*, 1710, vol. 21, pp. 809-877.
- REAUMUR René-Antoine Ferchault de, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, Paris, Imprimerie royale, 1734 à 1742 (tome VII postume).
- REDEKER Martin, *Friedrich Schleiermacher, Leben und Werk 1768-1834*, Berlin, de Gruyter, 1968, 350 p.
- REETH Van, *Nicolas Baudin et le voyage aux terres australes (1800-1804)*, Ecole des Chartes, s.l., 1984.

- REICHERT Karl Bogislaus, « Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie », *Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*, pp. 55-58.
- REILING Henri, « The Blaschkas' Glass Animal Models: origins of design », *Journal of Glass Studies*, 1998, pp. 105-126.
- RENOUD-LABROSSE Sabine, *La nature, le savant et l'image: les rapports entre textes et images dans les ouvrages de sciences naturelles du XVIe au XIXe siècle*, s.l., 2008.
- REY Alain, *Dictionnaire historique de la langue française*, Paris, Le Robert, 1992, 3049 p.
- RICHARD Hélène, *Le Voyage de d'Entrecasteaux à la recherche de Lapérouse une grande expédition scientifique au temps de la Révolution française. Une grande expédition scientifique au temps de la Révolution française.*, Paris, Comité des travaux historiques et scientifiques, 1986, 376 p.
- RIEPPEL Olivier, « The reception of Leibniz's philosophy in the writings of Charles Bonnet (1720–1793) », *Journal of the History of Biology*, 1988, vol. 21, n° 1, pp. 119-145.
- RINARD Ruth G., « The problem of the organic individual: Ernst Haeckel and the development of the biogenetic law », *Journal of the History of Biology*, 1981, vol. 14, n° 2, pp. 249-275.
- RISSO Antoine, *Ichthyologie de Nice, ou, Histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes*, Paris, F. Schoell, 1810, pp. xvij-xx.
- ROCHE DE LA, « Observations sur des poissons recueillis dans un voyage aux îles Baléares et Pythiuses », *Annales du Muséum national d'histoire naturelle.*, 1809, vol. 13, pp. 98-122.
- ROGER Jacques, *L'Histoire naturelle au XVIII^e siècle: de l'Echelle des Êtres à l'évolution*, Paris, Société Zoologique de France, 1990, pp.245-254.
- ROGET Peter Mark, *An introductory lecture on human and comparative physiology*, Londres, 1826, 120 p.
- RONDELET Guillaume, *Libri de Piscibus Marinis: in quibus verae Piscium effigies expressae sunt.... I*, Lyon, Bonhomme, 1554, vol.1, 625 p.
- RONDELET Guillaume, *Gulielmi Rondeletii,... Universae aquatilium historiae pars altera : cum veris ipsorum imaginibus*, Lyon, 1555, 262p.
- RUIZ Guillaume, *Les modèles en papier mâché du docteur Auzoux au musée de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort*, s.l., 2010.
- RUSSELL Edward Stuart, *Form and function: a contribution to the history of animal*

- morphology*, London, EP. Dutton, 1917, pp. 6-10, 15, 35-40, 169-189, 246-267.
- SAINT VINCENT Bory DE, *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, Paris, Rey et Gravier, 1824, vol.5, 105p.
 - SARS Michael, *Bidrag til Söedyrenes naturhistorie: med sex illuminerede steentryktavler*, Bergen, Dahl, 1829, 59 p.
 - SARS Michael, *Beskrivelser og Iagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr af Polypernes, Acalephernes, Radiaternes, Annalidernes, og Molluskernes Classer. Med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren... fundne Arter, etc*, Bergen, Hallager, 1835, 81 p.
 - SARS Michael, « Ueber die Entwicklung der Medusa Aurélia aurita und der Cyanea capillata », *Arch. Naturgeschichte*, 1841, vol. 7, pp. 9-34.
 - SAVIGNY Jules, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, s.l., G. Dufour, 1816, 239 p.
 - SAVIOZ Raymond, *La philosophie de Charles Bonnet de Genève*, Paris, Vrin, 1948, 393p.
 - SAVIOZ Raymond, *Mémoires autobiographiques de Charles Bonnet de Genève: thèse complémentaire pour le doctorat ès lettres*, J. Vrin, s.l., 1948.
 - SCHÄFFER Jacob Christian, *D. Jacob-Christian Schäffers Entwurf einer allgemeinen Farbenverein: oder Versuch und Muster einer gemeinnützlichen Bestimmung und Benennung der Farben; nebst zweig ausgemahlten Kupfertafeln*, Nürnberg, Emanuel Adam Weiss, 1769, 26 p.
 - SCHLEIDEN Matthias Jacob, *Das Meer: mit 23 Stahlstichen in Farbendruck, 216 Holzstichen und einer Karte*, Berlin, Sacco, 1867, 687 p.
 - SCHMARDA Ludwig K, *Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853 bis 1857*, Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1861, vol.2, 164 p.
 - SCHMITT Stéphane, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties*, PARIS, MNHN, 2004, 700 p.
 - SCHMITT Stéphane, *Pline l'Ancien. Histoire Naturelle*, Paris, Gallimard, « La Pléiade », 2013, pp.1522-1525.
 - SEBA Albertus, *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam : opus, cui, in hoc rerum genere, nullum par exstitit.*, Amstelaedami, J. Wetstenium, & Gul. Smith, & Janssonio-Waesbergios, 1735, vol.plates, 658 p.
 - SEBA Albertus, ARTEDI Peter, BOERHAAVE Herman, GAUBIUS Hieronymus David, JANCOURT L., MASSUET Pierre, VAN, MUSSCHENBROEK Petrus et TANJE P., *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio, et iconibus artificiosissimis expressio, per universam physices historiam : opus, cui, in hoc rerum*

- genere, nullum par exstitit.*, Amstelaedami, J. Wetstenium, & Gul. Smith, & Janssonio-Waesbergios, 1758, 658 p.
- SHAW George et NODDER F. P., *The Naturalist's Miscellany, or coloured figures of natural objects*, London, E.Nodder, 1789, vol.VI, planche 196.
 - SICARD Monique, *La fabrique du regard*, Paris, Odile Jacob, 1998, pp. 69, 77-78.
 - SIEBOLD Carl Theodor von, *Ueber Medusa aurita*, , n° 2, Danzig, 1839, vol.3, 25 p.
 - SIMMONS John E, *Fluid preservation: a comprehensive reference*, s.l., Rowman & Littlefield, 2014, 347 p.
 - SLABBER Martinus, *Physikal. Belust.*, s.l., 1781, planche VIII.
 - SLOANE Hans Sir, *A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica*, London, B.M., 1707, 264 p.
 - SOLANDER Daniel Charles, DUYKER Edward et TINGBRAND Per, *Daniel Solander: collected correspondence, 1753-1782 edited and translated by Edward Duyker and Per Tingbrand*, s.l., Scandinavian University Press, 1995, 466 p.
 - STEENSTRUP Johannes Japetus Sm, *Om Forplantning og Udvikling gennem vaxlende Generationsrækker, en særegen form for Opfostringen i de lavere Dyreklasser.*, Copenhagen, 1842, 75 p.
 - STEENSTRUP Johannes Japetus, *On the Alternation of Generations; Or The Propagation and Development of Animals Through Alternate Generations: a peculiar form of fostering the young in the lower classes of animals.*, London, Ray society, 1845, vol.4, 132 p.
 - STIEDA Ludwig, *Karl Ernst von Baer: eine biographische Skizze*, Braunschweig, F. Vieweg, 1878, pp. 278-279.
 - SWAINSON William, « Lesueur, Ch.-A. » dans *Taxidermy with the Bibliography of Zoologists, and Notices of Their Works*, London, John Taylor, 1840, pp. 243-244.
 - SWARTZ Olivier, *Nova Acta*, Stockholm, 1788, 198 p.
 - THIREAU Michel, « Alliance de l'art et de la science au travers des peintures sur vélin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris », *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée*, 1995, vol. 37, n° 1, pp. 45-57.
 - THIREAU Michel, MEUNIER François J., BAUCHOT Marie-Louise, HAMONOU-MAHIEU Aline et PIESTCH Théodore W., « L'oeuvre ichtyologique de Charles Plumier lors de ses voyages aux Antilles (1689,1693,1695) » dans *Explorations et voyages scientifiques de l'Antiquité à nos jours.*, Paris, CTHS, 2008, pp. 47-56.
 - THOMSON Charles Wyville, *The depths of the sea*, Londres, Mac Millan, 1873, p.239.

- TORLAIS Jean, « Inventaire de la correspondance et des papiers de Réaumur conservés aux Archives de l'Académie des Sciences de Paris », *Revue d'histoire des sciences et de leurs applications*, 1959, pp. 315-326.
- TREMBLEY Abraham, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, à bras en forme de cornes*, Leide, 1744, 406 p.
- TURGOT Etienne-François, *Memoire instructif sur la manière de rassembler, de préparer, de conserver, et d'envoyer les diverses curiosités d'histoire naturelle; auquel on a joint un mémoire intitulé: Avis pour le transport par mer, des arbres, des plantes vivaces, des semences, & , s.l.*, Jean Marie Bruyset, Lyon, 1758, 235 p.
- TWYMAN Michael, *L'imprimerie: histoire et techniques*, Lyon, ENS éditions, 2007, 119 p.
- USCHMANN Georg, *Ernst Haeckel: Forscher, Künstler, Mensch*, Leipzig, Urania, 1961, 276 p.
- USCHMANN G., *Ernst Haeckel und das Challenger-Werk*, Jena, Reichtümer und Raritäten, 1981, 2 Volumes.
- VACHON Max, ROUSSEAU Georges et LAISSUS Yves, *Inédits de Lamarck: d'après les manuscrits conservés à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle de Paris*, Paris, Masson, 1972, p.147.
- VARTANIAN Aram, « Trembley's polyp, La Mettrie, and eighteenth-century French materialism », *Journal of the History of Ideas*, 1950, pp. 259-286.
- VOGT Carl, « Ueber die Siphonophoren », *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 1852, vol. 3, pp. 522-525.
- VUILLEMAIN Nathalie, « Hydres de Lerne et arbres animés: fantasmagories savantes autour du polype », *Dix-huitième siècle*, 2010, vol. 42, n° 1, pp. 321-338.
- WAGNER Rudolph, « Entdeckung männlicher Geschlechtstheile bei den Actinien », *Arch. Naturgeschichte*, 1835, vol. 2, pp. 215-219.
- WAGNER Rudolph, *Über den Bau der Pelagia Noctiluca und die Oraganisation der Medusen: zugleich als Prodrumus seines zootomischen Handatlasses*, Leipzig, L.Voss, 1841.
- WEINGART Peter et HUPPAUF Bernd, *Science images and popular images of the sciences*, New York, Routledge, 2012, 333 p.
- WELLS J., « Lesueur, Charles-Alexandre » dans *Dictionary of scientific Biography*, s.l., pp. 266-267.
- WHITMORE Patrick James Stigant, « The order of Minims in seventeenth-century France », *International Archives of History of Ideas*, 1967, vol. 20, pp. 187-198.

- WINSOR Mary P, *Starfish, jellyfish, and the order of life*, s.l., 1976, 202 p.
- WOLFF Torben, « The Danish expedition to “Arabia felix”(1761–1767) », *Bulletin de l’Institut océanographique de Monaco (Special Issue)*, 1968, vol. 2, pp. 581-601.
- WOTTON Edward, *De differentiis animalium libri decem*, Paris, Vasconsanum, 1552, pp.217-219.
- ZICHE Paul, « Monist philosophy of science: between worldview and scientific meta-reflection » dans *Monism*, s.l., Springer, 2012, pp. 159-177.