

# Deux Siècles d'Arts et de Sciences à Nice et Villefranche-sur-Mer : 2) Les Modernes : 1960 à 2024

## Two Centuries of Arts and Science in Nice and Villefranche: 2) The Moderns: 1960-2024

Christian Sardet<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Sorbonne Université, CNRS, Laboratoire de Biologie du Développement (LBDV), Institut de la Mer de Villefranche sur Mer (IMEV), 06230, France, christian.sardet@imev-mer.fr

**RÉSUMÉ.** Dans l'article complémentaire (Sardet 2024-1 Les anciens : de 1800 à 1900), nous relatons l'histoire de l'exploration de la faune de la région niçoise, et en particulier des organismes pélagiques. Dans ce deuxième article, nous examinons comment, plus d'un siècle plus tard, la recherche scientifique en biologie et physiologie cellulaire et moléculaire du développement a évolué à la station marine de Villefranche-sur-Mer. Alors que la biologie et l'écologie du plancton sont prédominants sur le site et ont progressivement conduit à la croissance d'un grand laboratoire d'Océanographie à Villefranche-sur-Mer (LOV), à partir des années 1960 de nouvelles équipes de recherche sur la physiologie des poissons et des protistes ont été accueillies. Et dans les années 1980, une équipe de recherche créée par le CNRS a évolué en l'actuel Laboratoire de Biologie du Développement (LBDV). Nous décrivons comment les techniques d'imagerie et de biologie cellulaire moléculaire ont permis d'analyser l'ovogénèse, la fécondation et le développement chez les oursins, tuniciers, cténophores, cnidaires et d'autres organismes marins dont certains étaient déjà étudiés par les fondateurs et les visiteurs de la station marine au 19<sup>ème</sup> siècle. Nous soulignons que de nouveaux modèles - l'ascidie *Phallusia*, l'appendiculaire *Oikopleura* et la méduse hydrozoaire *Clytia* – ont vu le jour sur le site. Nous discutons aussi les façons de promouvoir les découvertes par le biais de photographies, de dessins, d'expositions et sites internet esthétiques.

**ABSTRACT.** In a companion article (Sardet 2024-1 Les anciens : de 1800 à 1900) we told the story of the exploration of the fauna of the Nice region, and in particular of pelagic organisms. In this article we examine how, more than a century later, research in cell and developmental biology and in physiology evolved at the marine station of Villefranche-sur-Mer. While research in the biology and ecology of plankton remained predominant on the site, and gradually led to the growth of a large multidisciplinary oceanography laboratory (LOV), physiology and cell biology were introduced in the 1960s. New research teams focused on the physiology of fish and protists were welcomed. And in the 1980s a new research team was created by the CNRS which has grown to the present Laboratoire de Biologie du Developpement (LBDV). We describe how imaging and molecular biology techniques were used to understand fertilization and development in sea urchins, tunicates, cnidarians, and many other marine organisms already studied by the founders and visitors of the marine station in the 19<sup>th</sup> century. We discuss the development of new model organisms - the ascidian *Phallusia*, the appendicularian *Oikopleura* and the hydrozoan medusa *Clytia*. We also discuss promoting scientific discoveries via aesthetic photographs, drawings, exhibits and web sites.

**MOTS-CLÉS.** Villefranche sur Mer, plancton, protistes, oursins, ascidies, appendiculaires, cténophores, cnidaires, chaetognates, siphonophores, tintinnides, *Paracentrotus Phallusia*, *Oikopleura*, *Clytia*.

**KEYWORDS.** Villefranche sur Mer, plankton, protists, sea urchins, ascidians, appendicularians, ctenophores, cnidarians, chaetognats, siphonophores, tintinnids, *Paracentrotus Phallusia*, *Oikopleura*, *Clytia*.

### Introduction

À partir des années 1960 -1970 la station marine de Villefranche-sur-Mer a évolué en un centre de recherche et d'enseignement multidisciplinaire (Anon. 2010, 2024). Les recherches zoologiques initiées il y a 150 ans par Fol, Barrois, Korotneff et leurs visiteurs (voir article compagnon : Sardet 2024-1 les anciens : de 1800 à 1900) s'amplifient sous l'égide de l'Université Pierre & Marie Curie (UPMC, actuellement Sorbonne Université) et du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Des équipes d'autres institutions sont accueillies sur le site dans les années 1960 soutenues par le Commissariat à l'Énergie Atomique (équipe CEA dirigée par Jean Maetz sur la physiologie des poissons) et 1 l'Université de Nice Sophia Antipolis (UNSA, équipe de protistologie dirigée par Jean Cachon). Simultanément d'autres activités de recherches et d'enseignements - émanations de

départements parisiens de l'UPMC - se développent sur le site de Villefranche à partir des années 1960. Elles concernent l'étude géologique des fonds marins et la physico-chimie des océans). Les recherches, les enseignements et l'accueil se déroulent dans l'ancienne chiourme des galères et s'étendent désormais aux bâtiments qui longent le port de la Darse – une ancienne corderie (voir Anon. 2010 document sur les 125 ans de création des premiers laboratoires à Villefranche-sur-Mer).

Dans les années 1960, sous la direction de Paul Bougis, la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer devient officiellement indépendante de celle de Banyuls sur Mer et regroupe 3 laboratoires de l'UPMC (Zoologie & écologie du plancton/Physico chimie marine / Géodynamique sous-marine) et les équipes CEA et UNSA accueillies. La création et l'installation d'une nouvelle équipe CNRS (Biologie Cellulaire Marine dirigée par Roger Lallier & Christian Sardet) au début des années 1980 ajoute à l'existant des recherches en biologie cellulaire et moléculaire sur le développement et la motilité.

La Station Zoologique de Villefranche devient successivement le CEROV (Centre d'Études et de Recherche Océanographiques) en 1983, puis l'OOV (Observatoire Océanologique de Villefranche) en 1989 et enfin l'IMEV (Institut de la Mer de Villefranche) en 2019. Au cours de ces transformations administratives impulsées par l'UPMC et le CNRS, les composantes de physiologie (CEA) et de géologie (UPMC) quittent le site villefranchois pour rejoindre des Unités Mixtes de Recherches (UMR) plus conséquentes à Nice et Sophia Antipolis sous l'égide de l'UNSA.

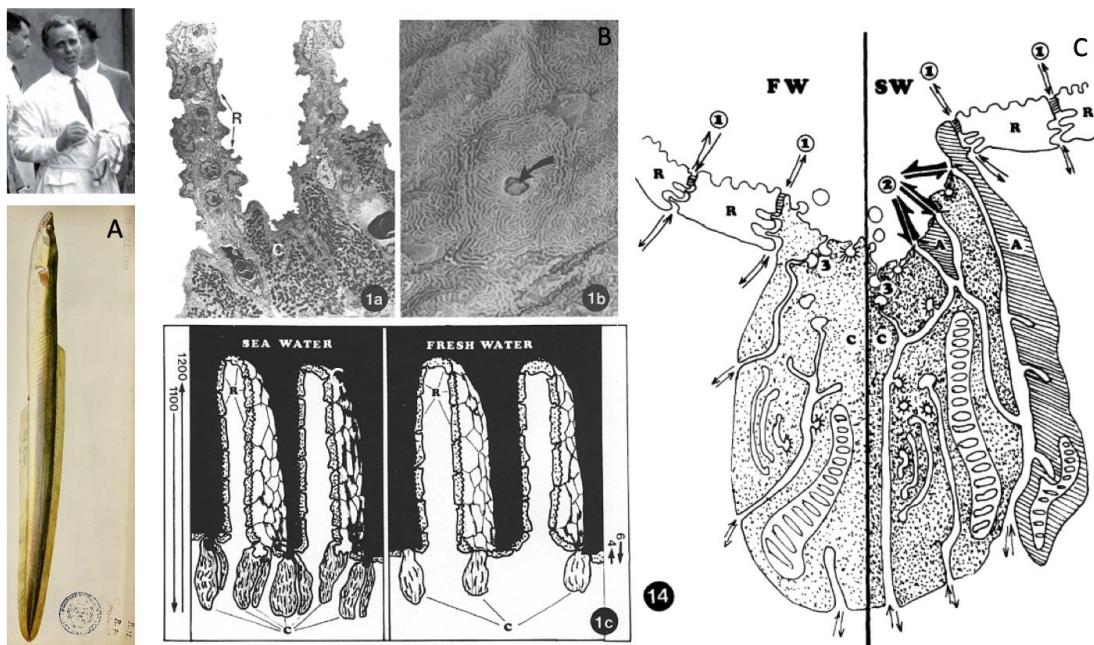
Notre propos dans cet article est de mettre en valeur certaines recherches en biologie qui sont en continuité avec les études pionnières réalisées plus d'un siècle plus tôt par les naturalistes niçois et villefranchois et quelques visiteurs accueillis (voir l'article compagnon : Sardet 2024-1 les anciens : de 1800 à 1900). Cette continuité est la conséquence de la présence d'organismes benthiques (échinodermes, ascidies) ou planctoniques (protistes, cnidaires, cténaires, tuniciers, etc.) collectés à proximité de la station marine avec des embarcations qui sortent en mer chaque jour ou préservés en aquariums par un personnel expérimenté qui perfectionnent progressivement les élevages.

Nous soulignons la dimension arts & sciences des recherches liées à l'utilisation intensive et créative de techniques variées d'imagerie en biologie par les chercheurs soucieux d'attirer l'attention sur leurs découvertes à travers l'esthétique de photos de couvertures, de dessins, d'expositions, de sites ou de posts sur des réseaux sociaux.

## **Jean Maetz et la passion des poissons et leur physiologie**

Nous commençons ce survol par un clin d'œil à l'école naturaliste niçoise au 19<sup>ème</sup> siècle et particulièrement Antoine Risso, Jean Baptiste Barla et Vincent Fossat qui avaient la passion des poissons de la région (Sardet 2024-1 les anciens : de 1800 à 1900).

Un siècle plus tard Jean Maetz avait aussi la passion des poissons. Pour les personnels et les visiteurs de la station marine de Villefranche sur mer, Jean Maetz est un nom de bâtiment de recherche et d'enseignement construit en 1983 par le Commissariat à l'Énergie Atomique (CEA) et Sorbonne Université (UPMC/Paris VI à l'époque). Le bâtiment a été nommé ainsi en mémoire du physiologiste Jean Maetz disparu en 1977 à l'âge de 54 ans dans un accident de la route en Écosse. En 1964 Maetz avait déplacé à Villefranche-sur-Mer son laboratoire, satellite du Laboratoire de Biologie du CEA à Saclay, pour étudier avec René Motaïs les poissons euryhalins comme les anguilles ou les truites qui sont capables de s'adapter pour passer de l'eau douce des rivières à l'eau de mer en excrétant le sel. Jeune chercheur, j'ai été merveilleusement accueilli à Villefranche en 1976 par Jean Maetz et son équipe CEA pour participer aux recherches sur les cellules – les cellules à chlorure – responsables des échanges ioniques dans les branchies. Elles effectuent l'excration du sel en amplifiant les protéines-pompes de leur dense réseau de membranes internes tout en modifiant leurs jonctions avec les cellules voisines (Fig.1). Ces travaux sur ces cellules, rebaptisées MRC (Mitochondria Rich Cells) publiés dans des revues de biologie cellulaire et de physiologie sont encore à la base des théories actuelles de l'osmorégulation chez les euryhalins (Sardet et al. 1979, Evans et al. 2005).



**Fig. 1. Jean Maetz et l'osmorégulation chez les poissons euryhalins**

En haut à gauche, Jean Maetz dans sa blouse blanche d'expérimentateur

A - anguille par Vincent Fossat (collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Nice)

B - coupe et vue en face de branchie (en haut) montrant une crypte (flèche) dans laquelle se trouvent les cellules à chlorure. Les dessins (en bas) illustrent l'adaptation eau douce (Fresh Water)/eau de mer (Salt Water) et les modifications des cellules à chlorure (C)

C - dessin des modifications des cellules à chlorure © et leurs relations avec les cellules accessoires (A), lors et leur adaptation à l'eau douce (Fresh Water : FW) et à l'eau de mer (Salt Water : SW), voir (Sardet et al. 1979)

La disparition brutale de Jean Maetz devait entraîner la relocalisation du laboratoire de physiologie du CEA de Villefranche à l'Université de Nice Sophia Antipolis (UNSA) sous la direction de René Motais. Elle modifia mon propre destin en me donnant l'opportunité de faire des recherches sur la fécondation à la station marine en créant, avec des collègues villefranchois, parisiens, et niçois, une nouvelle équipe de recherche parmi celles encouragées par le département des sciences de la vie du CNRS au début des années 1980 alors que François Mitterrand était le nouveau président de la république.

## L'héritage de Hermann Fol - de la fécondation aux protistes

Hermann Fol, le fondateur avec Barrois d'un premier laboratoire à Villefranche-sur-Mer en 1881, est un personnage romanesque, disparu en mer en 1892. Son génie et son caractère intransigeant et difficile transparaît à travers ses publications et son abondante correspondance avec ses 2 principaux mentors, Henri de Lacaze-Duthiers et Carl Vogt (Jessus & Laudet 2022, Dolan 2024, Sardet 2024).

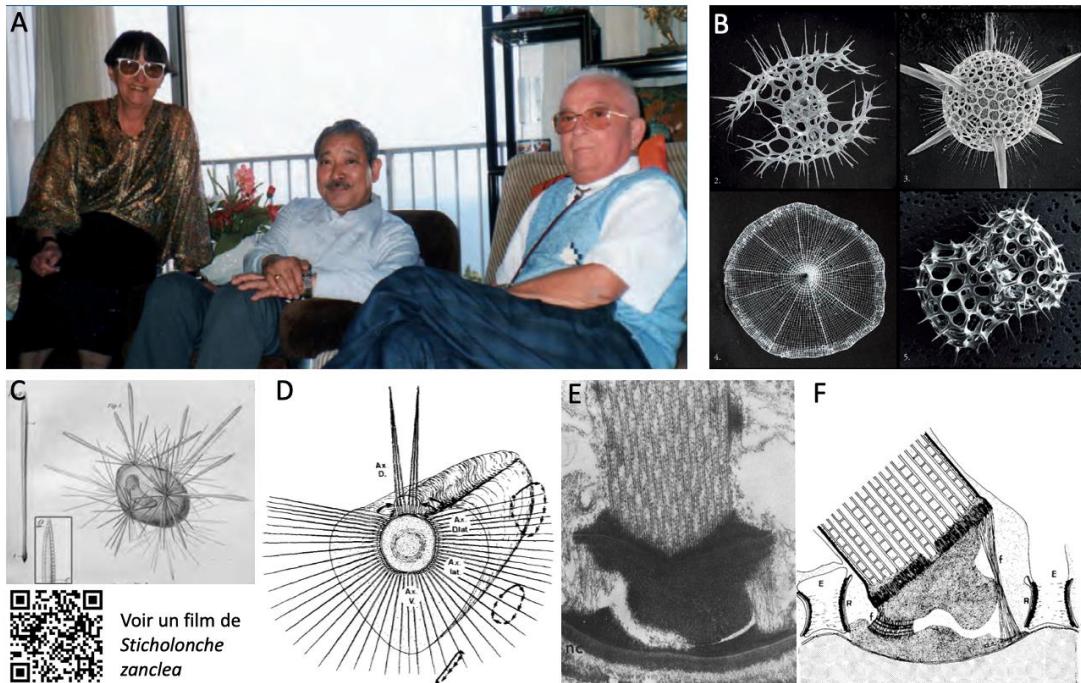
Fol est sans conteste le biologiste qui a laissé à Villefranche l'héritage le plus conséquent d'un point de vue scientifique, si l'on considère l'étendue de ses découvertes et de ses intérêts. En une vingtaine d'années (1869-1889) Fol a publié des recherches pionnières sur des protistes (acanthaires, tintinnides) aux embryons humains en passant par les appendiculaires, les échinodermes, les chaetognathes, et les mollusques planctoniques (Bedot 1894, Dolan 2024). Lorsqu'il transfère par bateau son laboratoire personnel depuis Messine jusqu'à Villefranche en 1878, Fol vient de publier sa découverte de la fécondation chez les échinodermes et des chaetognathes (Fol 1878), et ses recherches sur le développement des mollusques planctoniques (Fol 1875). Auparavant il a décrit et remarquablement

illustré ses travaux sur l'anatomie et le développement des cténophores (sa thèse) et des appendiculaires (Fol 1872, Dolan 2024).

De fait, tous les organismes cités ont par la suite fait l'objet de recherches approfondies à la station marine de Villefranche. J'ai moi-même travaillé sur la fécondation et le développement des cténophores, des échinodermes, des chaetognathes et me suis rendu compte que ces sujets avaient été défrichés un siècle auparavant par Hermann Fol! Ce qui frappe chez Fol c'est sa capacité à observer les phénomènes et à les illustrer de façon précise et esthétique. Publiant presque toujours seul, il était aussi très pointilleux sur les graveurs qu'il choisissait lui-même quel que soit la revue (Dolan 2024).

### ***Sticholonche zanclea* - un protiste rameur**

Lorsque l'on examine le contenu d'un filet à plancton trainé dans la baie de Villefranche le regard est immanquablement attiré par *Sticholonche zanclea*, un héliozoaire atypique mesurant 0.2 mm qui se déplace à l'aide d'axopodes en forme de rames. Fol, puis Alexis Korotneff, ont publié leurs recherches sur ce protiste dans les années 1880 (Fol 1883, Korotneff 1891). Un siècle plus tard, Jean et Monique Cachon s'intéressent à *Sticholonche*, stimulés par Lewis Tilney, professeur à l'Université de Pennsylvanie, un visiteur venu à Villefranche en année sabbatique. Tilney est célèbre pour ses contributions sur le cytosquelette, l'ossature et musculature dynamique de la motilité cellulaire. Jean et Monique Cachon avaient introduit les techniques de microcinématographie et de microscopie électronique à Villefranche dans les années 1960. Ils étaient reconnus pour leurs travaux sur la structure des héliozoaires et acanthaires et d'autres protistes réalisés avec Jean et Colette Febvre et des enseignants niçois du laboratoire de protistologie de l'Université de Nice accueilli à Villefranche. En ce qui concerne *Sticholonche*, le couple Cachons et Tilney se sont demandés quels mécanismes permettaient de déplacer les rangées de rames – des axopodes constitués de faisceaux de microtubules. Ils ont montré que ces rames/axopodes étaient ancrées à la base par des sortes de rotules qui pivotaient dans des dépressions de la membrane nucléaire, l'ensemble faisant penser à l'articulation de la hanche (Fig.2). Ils ont observé des filaments contractiles qui semblaient impliqués dans le mouvement contrôlé par le calcium. Ces travaux furent publiés dans le *Journal of Cell Biology*, la référence à l'époque (Cachon et al. 1977). En tant que jeune chercheur fraîchement arrivé à Villefranche, je garde un souvenir ému de découverte des protistes grâce à Jean et Monique Cachon et Jean et Colette Febvre (Febvre-Chevallier & Febvre 1994). Jean Cachon triait et préparait les spécimens, Jean et Monique les examinaient tous les deux au microscope, et Monique en faisait minutieusement les dessins. Et j'ai beaucoup appris de Lewis Tilney, un maître dans la façon de poser la bonne question au bon organisme. Profitant des facilités d'accueil EMBRC (Anon. 2024c) une nouvelle génération de chercheurs fréquente Villefranche pour collecter et étudier les radiolaires et en particulier leurs gènes et leurs symbioses avec des micro-algues (Decelle et al. 2012).



**Fig. 2. Monique & Jean Cachon et l'héliozoaire *Sticholonche zanclea***

A - Monique & Jean entourant leur ami microscopiste Japonais Hidemi Sato

B - photos de microscopie électronique à balayage de squelettes siliceux de radiolaires polycystines (M & J Cachon : page 84 de Plancton, Sardet 2013, publié chez Ulmer)

C - *Sticholonche zanclea* : dessin de Hermann Fol (Fol 1883)

D - dessin de Monique Cachon représentant une coupe transversale à travers *Sticholonche*.

E & F - coupe de microscopie électronique de la base d'une rame/axopode ancré dans une dépression de la membrane nucléaire de *Sticholonche* (E) et dessin correspondant de Monique Cachon (F).,

voir (Cachon et al. 1977)

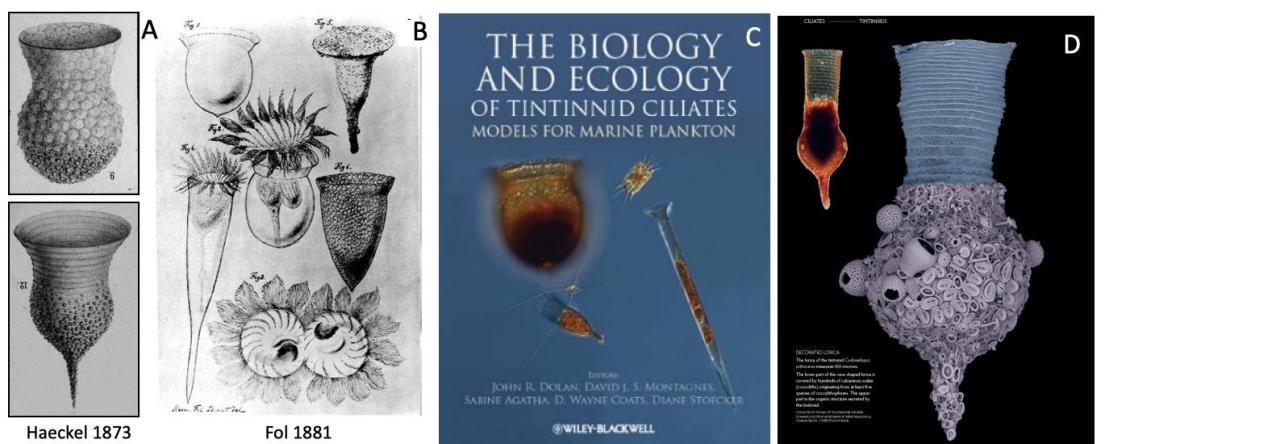
QR Code dans le coin gauche. En le photographiant avec votre téléphone vous pouvez visionner un *Sticholonche* ramant (film réalisé par un collègue japonais)

## Les tintinnides – des ciliés décorés

Les ciliés tintinnidés sont à peine visibles à l'œil nu, mais ils font partie des micro-organismes les plus intéressants du plancton, car ils sont constamment en mouvement et possèdent une coquille ajourée décorée d'autres protistes – appelée une lorica – dans laquelle la cellule ciliée se contracte ou s'étire. Le cilié capture et se nourrit des plus petites algues du plancton. Les tintinnides dont plus de 500 espèces ont été décrites, font ainsi partie d'un groupe fonctionnel appelé le microzooplancton (Dolan et al. 2012, Dolan 2012). Hermann Fol a été le premier à étudier les ciliés tintinnidés de Villefranche en 1879 et 1880 après que Haeckel en ait fait quelques représentations moins précises (Fig. 3, Fol 1881, Dolan 2024).

Les tintinnidés sont fréquemment et facilement collectés à l'aide d'un filet fin dans la baie de Villefranche, ce qui explique probablement les études de Fol sur ces ciliés. Il fut aussi le premier à tenter de déterminer la nature chimique des loricas des tintinnides. Un siècle plus tard, plusieurs chercheurs ont travaillé sur les tintinnidés à Villefranche, en commençant à la fin des années 1950 par l'Argentin Ernesto Balech, qui après un séjour de plusieurs mois à Villefranche et a publié une monographie taxonomique de référence (Dolan 2017). Dans les années 1970 à Villefranche, Michelle Laval-Peuto et Fereidoun Rassoulzadegan se sont intéressés à la cytologie et l'écologie de ces ciliés (Laval 1972, Rassoulzadegan 1978). Plus récemment, John Dolan, a étudié la diversité des assemblages d'espèces de tintinnidés dans la baie de Villefranche ainsi que dans les eaux profondes au large (Dolan, 2012, 2019). Malgré tout, de nombreux aspects de la biologie et de l'écologie des tintinnidés restent à élucider et Villefranche attire des chercheurs qui s'intéressent à leur taxonomie,

leur écologie et leurs parasites et symbioses (e.g., Bachvaroff et al. 2012, Ganzer et al. 2023, Vincent et al. 2018)



**Fig. 3. Les ciliés tintinnides de la baie de Villefranche**

A - dessins de Ernst Haeckel (voir Dolan 2024)

B - Dessins de Hermann Fol (Fol 1881, voir Dolan 2024)

C - couverture du livre sur les ciliés tintinnides édité par John Dolan (Dolan et al. 2012)

D - le tintinnide *Codonellopsis* (photo J. Dolan) dont la lorica est décorée par des centaines d'écaillles calcaires de coccolithophores. Microscope à balayage de I. Machour & C. Bachy, photothèque CNRS (page 88 de Plancton, Sardet 2013, publié par Ulmer).

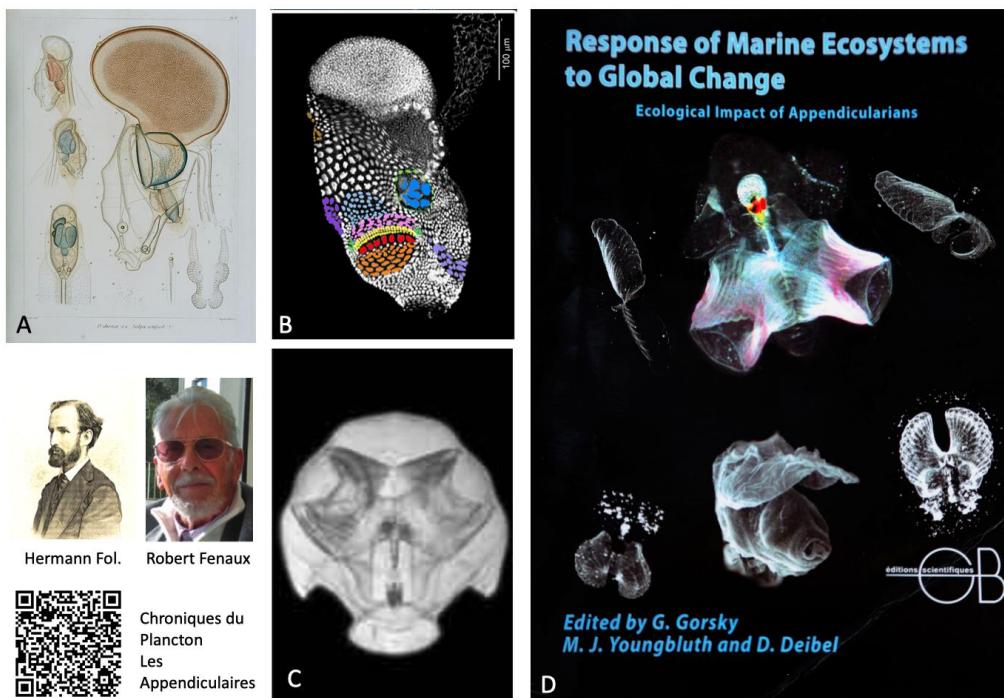
## L'appendiculaires *Oikopleura dioica* – un modèle développé à Villefranche

Fol vient de publier ses observations sur les appendiculaires faites à Messine lorsque qu'il séjourne pour la première fois à Nice pendant quelques mois (Fol 1872). Dans une lettre à sa future épouse Emma Bourrit il décrit ces "urochordés aux allures de têtards" « *Je suis sorti hier matin. La mer était calme le temps splendide et un petit bateau stationnait près de la plage. Je n'ai pas pu résister à la tentation. J'ai pris un bocal et je suis parti en mer. Au bout d'un quart d'heure, mon bocal était plein et je suis rentré pour l'examiner à loisirs. Il renfermait une vingtaine d'appendiculaire, petites bêtes à longues queues qui nageaient dans tous les sens, transparents comme du cristal et agiles comme de petits poissons. Mais voici une qui s'arrête. Elle est en train de se faire une coquille, et la voilà bientôt qui se remet en route dans son enveloppe de cristal 20 fois aussi grosse qu'elle. La voilà bien protégée maintenant. Cherchons à la capturer dans un tube de verre pour la mettre sous le microscope. Au moment où elle se sent prise, un coup de queue, et la voilà qui se sauve en laissant pour tout butin son enveloppe vide.* ».

Le travail pionnier de Fol sur les appendiculaires est repris à Villefranche à partir des années 1950 par Robert Fenaux et ses successeurs dont Gabriel Gorsky qui, avec Fabien Lombard réussira à maîtriser les cultures de l'espèce *Oikopleura dioica* et à analyser leur reproduction et physiologie (Fig.4, Fenaux 1963, Gorsky et al. 1987, Lombard et al. 2009). À la fin des années 1990, les technologies mises au point à Villefranche sont transférées au Michael Sars Center de Bergen permettant à Daniel Chourrout, Eric Thompson et collaborateurs d'établir *Oikopleura dioica* comme modèle expérimental de référence pour les appendiculaires (Seo et al. 2001, Marti-Solans et al. 2015). Depuis, une demi-douzaine de laboratoires en Europe, au Japon et aux États Unis a adopté

*O. dioica* et contribué à élucider et manipuler son génome – le plus petit génome connu chez les chordés (Nishida 2008). Le modèle appendiculaire est très attractif. L'animal est constitué de moins de 5000 cellules dont le lignage et la différenciation en un petit nombre de tissus sont parfaitement établi. *O. dioica* peut se reproduire en quelques jours et se nourrit de bactéries, micro-algues et particules

concentrées dans la logette dans lequel l'animal s'agit. L'appendiculaire secrète et déploie autour de lui plusieurs logettes par jour grâce à des cellules épithéliales polyploïdes (Thompson et al. 2001).



**Fig. 4. Les appendiculaires**

A - dessins de la partie antérieure de l'appendiculaire *Oikopleura dioica* (Fol 1872)

B - domaines de cellules polyploïdes secrétant la logette (Thompson et al. 2001)

C - logette d'appendiculaire (Fenaux 1986)

D - livre sur l'impact écologiques des appendiculaires (Gorsky et al. 2005)

QR Code : avec votre téléphone vous pouvez [visionner un film sur les appendiculaires](#).

De par leur abondance et proliférations dans tous les océans et leurs capacités de filtrage des particules et microorganismes, les appendiculaires et leurs logettes jouent un rôle important dans la constitution des particules de neige marine qui contribuent à la séquestration du carbone. C'est dans cette direction que les recherches récentes se sont développées à Villefranche (Fig. 4, Gorsky et al. 1984, Guidi et al. 2009)

## Fécondation et développement – une nouvelle équipe

À partir des années 1980 une équipe de recherche CNRS (ER250 Biologie Cellulaire Marine) dont je suis l'un des instigateurs s'installe à la station marine renouant ainsi avec des recherches des débuts sur le développement des organismes marins à Villefranche par Barrois, Fol, Metchnikoff, Kowalski et d'autres un siècle plus tôt (voir article compagnon, Sardet 2024). À vrai dire ces recherches n'ont jamais cessé à Villefranche car les zoologistes sur place continuaient d'explorer les caractéristiques des organismes marins et leurs développement (salpes, appendiculaires, ptéropodes, cnidaires, poissons etc.). Ils figurent en bonne place dans l'ouvrage de référence sur le plancton méditerranéen (Trégouboff & Rose 1957).

La direction de l'équipe ER 250 est d'abord confiée à l'embryologiste du CNRS, Roger Lallier, présent sur le site depuis les années 1960 pour ses recherches sur le développement des oursins *Paracentrotus lividus* (Lallier 1975). Les ovocytes et embryons de cette espèce sont ceints d'une bande pigmentaire qui permet d'étudier l'expression des polarité animales végétatives au cours du développement. Lallier modifiait le développement des embryons d'oursins par l'utilisation de

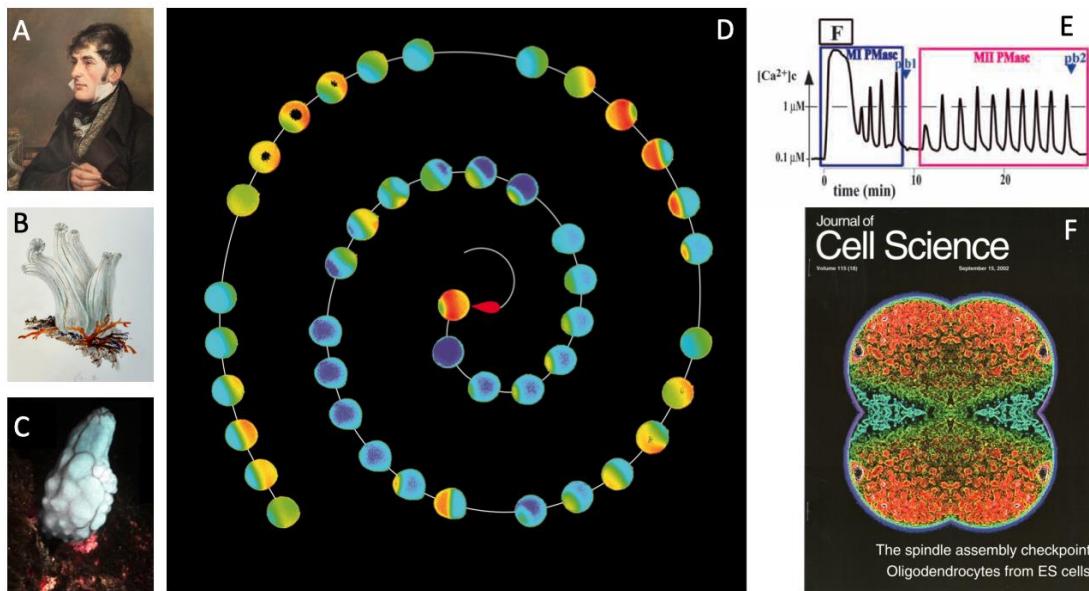
composés chimiques qui animalisaient les embryons (les enrichissant en tissus ectodermaux) ou les végétalisaient (les enrichissant en tissus endodermaux et mésodermaux).

Outre des chercheurs déjà sur place (Roger Lallier, Danièle Carré, Christian Sardet), la nouvelle équipe attire à Villefranche des chercheurs CNRS parisiens (Jacky et Marie Paule Cosson) niçois (Christian Gache) et les premiers étudiants (Richard Christen, Thierry Lepage). Passant du CEA au CNRS, je succède à Roger Lallier à la tête de l'équipe en 1985 et nous accueillons d'autres chercheurs CNRS et INSERM, ainsi que des post-docs et étudiants sur les thématiques de la fécondation, du développement et de la motilité. Nous englobons aussi l'équipe de protistologie de Jean Cachon au sein d'une nouvelle Unité Mixte de Recherche (UMR 671 Biologie Cellulaire Marine) forte d'une trentaine de membres. Le laboratoire devient en 2000, l'UMR 7009 Biologie du Développement sous la direction de Christian Gache (2000-2008). La direction sera assumée ensuite par Evelyn Houliston (2009-2018) puis Alex McDougall (2019-), deux chercheurs CNRS qui étaient venus travailler dans notre équipe en tant que post-docs.

## La fécondation et l'activation cellulaire par des signaux ioniques

Les échanges avec Roger Lallier sur la fécondation et le développement des oursins et la découverte à cette époque des signaux calciques déclenchés par les spermatozoïdes chez les poissons et les oursins (voir Sardet 2023) nous incitent à étudier les flux d'ions avec des collègues de l'UNSA, puis la polarité embryonnaire dans le cadre de notre nouvelle équipe de recherche (Christen et al. 1979, Girard et al. 1982, Sardet et al. 1984). Ces sujets, nouveaux pour moi, font sens par rapport à la naissance de nos enfants et la rencontre de visiteurs biologistes avec lesquels je suis amené à travailler à Villefranche (Marko Zalokar et Lewis Tilney) et aux États Unis (David Epel, Dan Mazia ainsi que Lionel Jaffe, Mark Terasaki et Shinya Inoue, qui sont des pionniers de la révolution de l'imagerie calcique et microscopique). À partir des années 1990 notre laboratoire est l'un des mieux équipés en France pour l'imagerie microscopique et électronique grâce aux efforts de deux ingénieurs et chercheurs CNRS inventifs - Christian Rouvière et Patrick Chang (Sardet & Chang 1985, Rouvière et al. 1994, Sardet et al. 1998).

Notre équipe développe en particulier un nouveau modèle expérimental hérité de Marco Zalokar - l'ascidie *Pallusia mammillata* - dont les ovocytes et embryons sont plus abondants et bien plus transparents que ceux de *Ciona intestinalis*, l'espèce de référence (Zalokar & Sardet 1984). Cela nous permet d'analyser en détail les signaux calciques de fécondation et les réorganisations du cortex et du cytoplasme des ovocytes fécondés et leurs conséquences sur le développement embryonnaire (Fig. 5). Il était connu que chez les œufs fécondés de souris la fécondation déclencheait des oscillations de concentration intracellulaire de calcium pendant des heures, mais grâce aux expériences sur plusieurs espèces d'ascidies initiées avec nos collègues de Woods Hole, puis celles conduites avec Alex McDougall et Rémi Dumollard à Villefranche, nous avons pu montrer qu'il s'agissait en fait de vagues calciques émises par un « pacemaker » et que ces vagues étaient nécessaire pour accomplir la méiose (Speksnijder et al. 1990, McDougall & Sardet 1995, Dumollard et al. 2002). Avec Janet Chenevert, Philippe Dru, Fabrice Roegiers, François Prodon, Alexandre Paix et Nang Le Nguyen, nous sommes intéressés aux structures corticales pendant le développement précoce, et en particulier aux ARNs corticaux qui ont un rôle déterminant dans la polarité de l'embryon (Prodon et al. 2005, Paix et al. 2011). Nous avons bénéficié pendant cette dernière période d'intenses échanges avec nos collègues japonais Hiroki Nishida, Lixy Yamada et Kazuo Inaba (Prodon et al. 2010).



**Fig. 5.** Les signaux calciques de fécondation chez les ascidies

A & B - portrait d'Alexandre Lesueur et son dessin niçois de *Ciona intestinalis* en 1804

C - l'ascidie *Phallusia mammillata* photographiée par Christian Rouvière

D - vagues calciques (couleurs jaunes à rouges) traversant l'œuf fécondé de façon répétée. Au centre, un spermatozoïde schématisé (graphisme Mohamed Khamla)

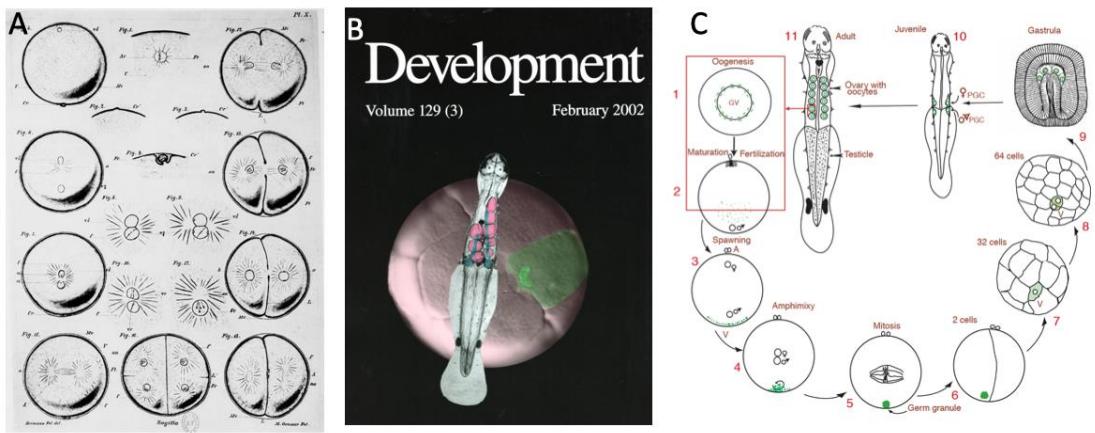
E - à gauche, signal calcique de fécondation (F) et la première division de méiose (MI Phase) et à droite, oscillations calciques pendant la méiose II (MII Phase)

F - couverture inspirée d'une de nos publications sur les signaux calciques (Dumollard et al. 2002)

## Poser la bonne question au bon organisme – ctenophores et chaetognathes

Le fantôme de Hermann Fol a dû nous suggérer de nous intéresser aux ctenophores – il avait fait sa thèse sur leur développement – et aux chaetognathes que Fol avait utilisé pour étendre ses observations sur la fécondation (Fig. 6, Fol 1979, voir Sardet 2024). Inspiré par des travaux anciens et l'expertise de notre collègue zoologiste Danielle Carré, nous avons posé à partir des années 1980 deux questions judicieuses à ces animaux planctoniques.

Au chaetognathes *Sagitta* et *Spadella*, dont Danielle Carré maitrisait les cycles de reproduction et l'imagerie en microscopie électronique, nous avons demandé comment se formait le large granule germinatif qui permet aux cellules qui en héritent de devenir les cellules germinales à l'origine des gonades mâles et femelles (les chaetognathes sont hermaphrodites). C'est en effet chez les chaetognathes que ces granules déterminants la lignée germinale avaient été découverts dans les années 1900 (Wilson 1925). Nous avons pu observer de façon exceptionnelle comment ce granule germinal mesurant une vingtaine de microns se forme au moment de la mitose à un pôle de l'œuf fécondé. Ce granule et ses descendants demeurent visibles pendant les divisions de l'embryon (Fig. 6, Carré et al. 2002). Il est ainsi possible d'analyser et de manipuler le développement des cellules germinales. Nous savons maintenant grâce aux analyses génétiques et biochimiques chez la mouche *Drosophila* et le ver nématode *Caenorhabditis*, que ces granules contiennent des agrégats de molécules d'ARN et des protéines associés sous forme de condensats biomoléculaires (Sardet 2023). Ces condensats dirigent la différenciation des cellules qui en héritent en cellules germinales. Un collègue algérien, Chakib Djediat s'est concentré avec succès sur ce projet qui mériterait d'avoir une suite à la lumière des nouvelles connaissances sur les cellules germinales et les condensats.



**Fig. 6. Les chaetognathes**

A - dessin de la rencontre des noyaux mâle et femelle dans l'œuf fécondé du chaetognathe *Sagitta* par Hermann Fol (Fol 1978)

B - illustration tirée de notre publication sur les chaetognathes (Carré et al. 2002)

C - cycle de développement des chaetognathes et de leurs cellules germinales (en vert) tiré de la publication (Carré et al. 2002)

Aux cténophore *Beroe ovata*, nous avons demandé comment se déroulait la fécondation et qu'elle était son rôle dans l'acquisition de l'unique axe oral-aboral de l'embryon et de l'adulte. Comme son nom l'indique, *Beroe ovata* est caractérisé par des ovocytes d'un diamètre supérieur (1.5 mm) à ceux des autres cténophores. Ces ovocytes et les embryons se prêtent merveilleusement à l'imagerie microscopique de par leur extraordinaire transparence et le fait que tous les évènements se déroulent à l'intérieur d'une fine couche corticale épaisse d'une dizaine de microns sous la surface. Chaque printemps pendant les années 1990, nous – Danielle Carré, Evelyn Houlston, les pêcheurs de la station marine et moi-même – guettions l'arrivée de ces magnifiques animaux iridescents dans la baie.

La collecte, de bonne heure à bord des embarcations ou du zodiac dans la baie de Villefranche, était une sorte de chasse au trésor. Parfois nous ramenions des dizaines d'animaux au laboratoire parfois nous rentrions bredouille mais heureux de ces matinées à scruter la surface des courants en méandres. Toujours est-il, que grâce à l'imagerie couplée aux enregistrements vidéo image par image (nous utilisions au début du matériel de surveillance de banque!), nous avons observé que le noyau femelle dans l'ovocyte explorait parfois plusieurs noyaux mâles introduits par des spermatozoïdes (la fécondation chez *Beroe* est polyspermique, Carré & Sardet 1984, Rouvière et al. 1984). Le noyau femelle fusionnait alors avec l'un des noyaux mâles pour effectuer une première mitose et une première division unipolaire, déterminant ainsi l'unique axe embryonnaire oral-aboral de *Beroe* (Fig. 7). Ces observations du comportement d'un noyau cellulaire ont frappé les imaginations et appellent d'autres expérimentations (Carré et al. 1991). D'autres observations ont démontré le potentiel de ce modèle expérimental pour comprendre le rôle des facteurs du cycle cellulaire dans l'établissement de l'axe embryonnaire (Houlston et al. 1993). Malheureusement, à notre connaissance, les travaux sur la biologie et le développement de cette espèce ont cessé.



**Fig. 7. Le cténophore *Beroe ovata***

A - trois images issues d'un film de la fusion du spermatozoïde avec l'ovocyte

B - trois images d'un film montrant l'exceptionnelle clarté de la première mitose.

C - illustration de couverture inspirée par la publication (Houliston et al. 1993)

D - dessin d'un œuf fécondé dans lequel les trajectoires du noyau femelle pour explorer successivement plusieurs noyaux mâles sont filmés pendant 1 h (Carré & Sardet 1984).

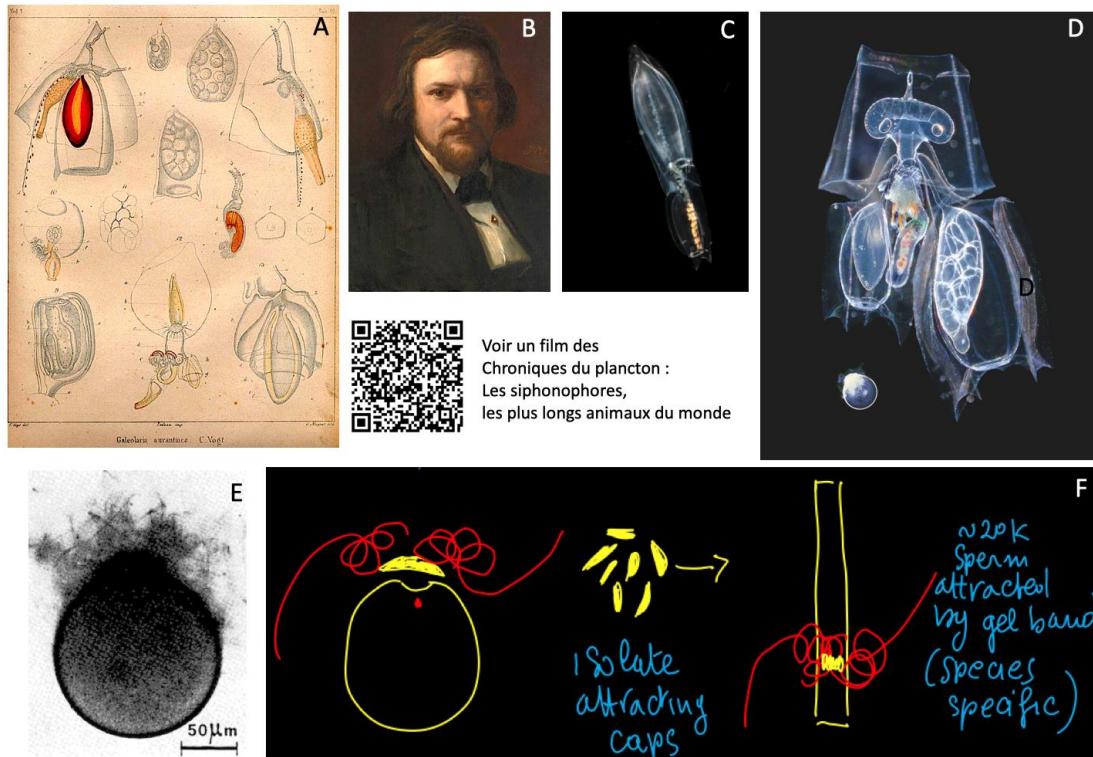
QR Code : avec votre téléphone vous pouvez visionner un [film sur les cténophores](#).

## L'exploration des cnidaires un siècle après Vogt et Metchnikoff

La baie de Villefranche a permis au savant révolutionnaire Carl Vogt en 1853 (Fig. 8) et au codécouvreur de l'immunité Elie Metchnikoff en 1886, de collecter et de faire des observations pionnières sur les cnidaires (siphonophores, méduses, coraux et anémones). Ces animaux ancestraux partagent la caractéristique commune de posséder et utiliser des cellules urticantes - appelées cnidocytes - pour paralyser des proies. Le travail sur les méduses sera poursuivi par de nombreux chercheurs sur le site de Villefranche et donnera lieu à partir des années 2005 au développement spectaculaire d'un nouveau modèle - l'hydrozoaire *Clytia hemisphaerica* (paragraphe suivant).

Les siphonophores qui sont facilement collectés à Villefranche ont été également l'objet de recherches depuis le milieu du 19<sup>ème</sup>. Dès 1853, après un séjour dans la région, Carl Vogt décrit et illustre magnifiquement les siphonophores collectés dans la baie dans sa monographie « Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée » (Vogt 1853, Sardet 2024). Les siphonophores sont des organismes gélatineux qui vivent sous forme de colonies d'organes – flotteurs propulseurs, reproducteurs, pêcheurs et digestifs – disposés le long d'un long filament appelé stolon. Certaines parmi les 175 espèces répertoriées étendent leurs colonies sur des dizaines de mètres pour pêcher avec leurs longs filaments urticants, ce qui permet de les qualifier de plus longs animaux du monde.

Dans les années 1980 notre collègue zoologiste Danielle Carré nous montre que les ovocytes de siphonophores relâchés par les colonies reproductrices – les gonophores – attirent les spermatozoïdes d'une façon spécifique de l'espèce. Les ovocytes sont coiffés d'une cupule hémisphérique attirant les spermatozoïdes qui forment un nuage autour d'un pôle de l'ovocyte correspondant au site de fécondation (Fig. 8). En disséquant et solubilisant des cupules, nous avons pu montrer que l'attraction était due à une molécule qui, dans un micro-gel électrophorétique, attirait sous forme d'une bande les spermatozoïdes de la bonne espèce (Carré & Sardet 1981 et dessin dans Fig. 8).



**Fig. 8. Les siphonophores**

A - dessin dans « *Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée* » (Vogt 1853)

B - Carl Vogt à l'âge (40 ans) ou il a fait ses observations à Villefranche-sur-Mer

C - un siphonophore calycophore du genre *Chelophiès* (page 116, Sardet 2013)

D - eudoxie de siphonophore portant les gamètes mâles et femelles (page 121, Sardet 2013)

E - un œuf de siphonophore attirant les spermatozoïdes de la même espèce à un pôle.

F - dessins illustrant l'attraction des spermatozoïdes (rouges) par la cupule (jaune).

QR Code : avec votre téléphone vous pouvez visionner [un film sur les siphonophores](#)

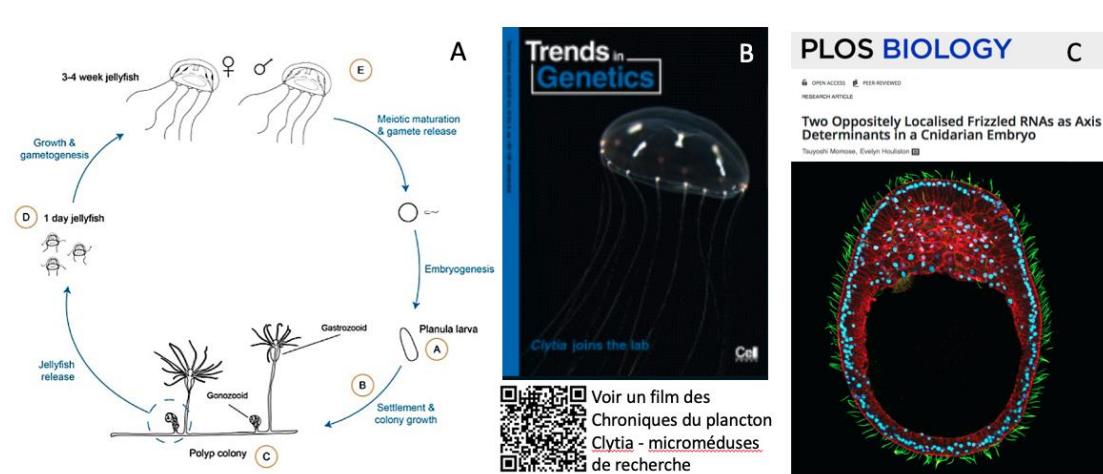
Néanmoins les méthodes analytiques de l'époque ne permettaient pas d'identifier la nature moléculaire de l'attractant ce qui serait probablement possible maintenant. Nos collègues Marie-Paule et Jacky Cosson ont ensuite montré que l'attraction était en fait liée à un changement de comportement des spermatozoïdes (Cosson et al. 1983).

À proximité de la cupule émettant les molécules d'attractant, les spermatozoïdes modifiaient leur nage rectiligne pour décrire de petits cercles qui les maintenaient ainsi près de la cupule coiffant le site de fécondation de l'ovocyte. Ce changement de nage est médié par la concentration des ions calcium (Cosson et al. 1984). Il est notable que de nouvelles recherches sur le développement des siphonophores sont en cours à Villefranche (Mańko et al. 2023). Remarquons incidemment que nos publications originales sur l'attraction des spermatozoïdes (Carré & Sardet 1981, Cosson et al. 1983) ne figurent malheureusement pas dans les bases de données bibliographiques PubMed!

### Un nouveau modèle expérimental - la micro méduse *Clytia hemisphaerica*

Nous avons relaté le fait que des modèles expérimentaux – l'ascidie *Phallusia*, l'appendiculaire *Oikopleura* – développés à la station marine de Villefranche se sont propagés dans d'autres laboratoires (voir chapitres précédents). L'exemple le plus récent et remarquable de développement d'un modèle expérimental, concerne une petite méduse - *Clytia hemisphaerica*. Cette méduse hydrozoaire fait l'objet d'un projet d'ampleur initié au milieu des années 2000 par Evelyn Houliston avec Tsuyoshi Momose (Momose & Houliston 2007). Ils ont impliqué depuis une vingtaine de collègues chercheurs, enseignants, post docs, étudiants et visiteurs qui ont élucidés les mécanismes cellulaires et moléculaires à l'œuvre dans l'ovogénèse et la ponte, l'établissement des axes

embryonnaires, la différenciation des tissus, la régénération et l'écologie de cette méduse. Ces recherches sont décrites dans une trentaine de publications (voir les revues de Houlston et al. 2010, et Houlston et al. 2022).



**Fig. 9.** La méduse *Clytia hemisphaerica* modèle expérimental

A - dessin du cycle de vie sous forme de polype et de méduse (Houlston 2022)

B - photo de couverture *Clytia* dans *Trends in Genetics* (Houlston & Momose 2010)

C - photo de couverture montrant une coupe d'embryon de *Clytia* en microscopie de fluorescence, les noyaux cellulaires sont bleus, les cils verts (Momose & Houlston 2007)

QR Code : avec votre téléphone visionnez le film [Clytia une microméduse de recherche](#)

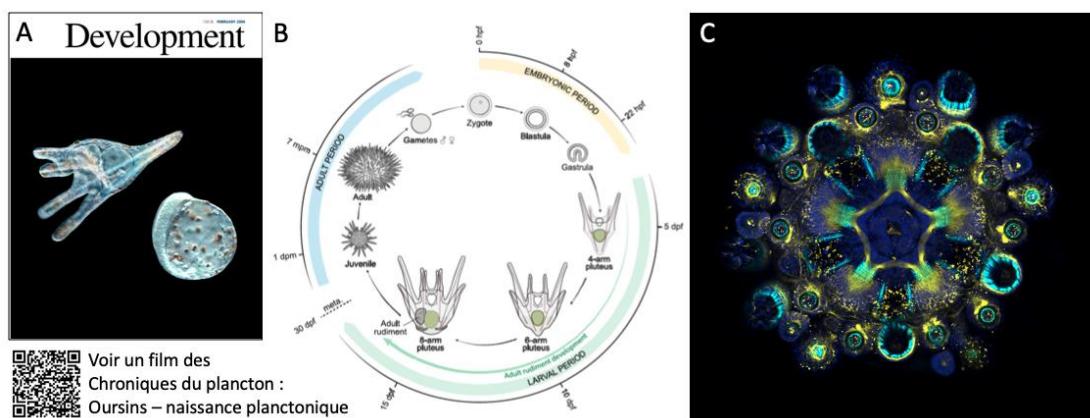
Le choix judicieux de *Clytia* comme modèle était basé à l'origine sur des observations faites à Villefranche par Danielle et Claude Carré (Carré & Carré 2000). Elles montraient qu'il était possible de cultiver cette méduse mesurant quelques millimètres sous forme de colonies de polypes "immortels" qui se propagent végétativement et fournissent des méduses par bourgeonnement constant. Depuis, les cultures et techniques y compris celles d'imagerie, et celles de visualisation et manipulations des gènes et de transgénèse ont été optimisées (Lechable et al 2020, Weissbourd et al. 2021, Houlston 2022). En conséquence, *Clytia* est devenu le modèle expérimental de référence chez les hydrozoaires adoptée par d'autres laboratoires dans le monde. Bien que le génome de certains cnidaires modèles – l'anthozoaire *Nematostella* et l'hydrozoaire *Hydra* – soient connus, le séquençage du génome de l'hydrozoaire *Clytia*, impulsé par Lucas Leclère et Richard Copley (Leclère et al. 2019), permet d'aborder les mécanismes à l'œuvre au cours du cycle de vie complet de ce cnidaire dans toute sa complexité d'hydrozoaire. En effet, avec un même génome, *Clytia* vit et se reproduit sous la forme de polypes fixés bourgeonnants et de méduses mobiles mâles et femelles.

Il est remarquable de constater que *Clytia* se prête aussi bien à des travaux en neurosciences et en écologie (Vogt 2022, Houlston et al. 2022), qu'a la modélisation de la gastrulation (Kraus et al. 2020). Cela nous ramène aux origines, lorsque en 1886, le zoologiste russe Elie Metchnikoff est accueilli à la station de Villefranche et y décrit la formation de la gastrula chez *Phialidium* renommé *Clytia* depuis (Metchnikoff 1886).

## Des histoires et des images de gènes en action chez les oursins et ascidies

À partir des années 1970, le développement des animaux et des plantes est analysé à l'aune de l'expression dans le temps et l'espace de réseaux de gènes clefs dont certains sont universellement partagés. Ces gènes sont transcrits et s'expriment sous forme de protéines, dans telle ou telle partie de l'ovocyte (gènes dits maternels) et/ou de l'embryon (gènes dits zygotiques) à des moments cruciaux lors de la fécondation, des premières divisions cellulaires, de la gastrulation ou de la métamorphose. Choisissant le modèle oursin *Paracentrotus lividus*, déjà travaillé à Villefranche par Roger Lallier,

notre collègue Christian Gache quitte le département de Biochimie à l'Université de Nice pour apporter cette dimension de biologie moléculaire dans notre laboratoire dès sa création.



**Fig. 10.** Le développement de l'oursin *Paracentrotus lividus*

A - photo de couverture montrant un embryon d'oursin normal au stade de larve pluteus (à gauche) et un embryon animalisé (à droite) (Croce et al. 2006)

B - cycle de vie de *Paracentrotus lividus* (Formery et al. 2021)

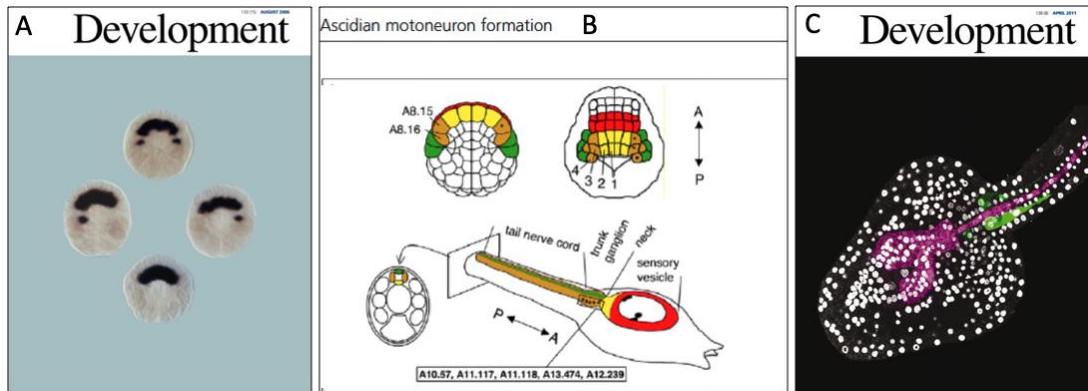
C - photo d'un jeune adulte (juvénile) *Paracentrotus lividus* en microscopie confocale.

Les muscles sont bleus, le système nerveux jaune, et les noyaux blancs (Formery et al. 2021)

QR Code : avec votre téléphone vous pouvez visionner [un film sur les oursins](#).

Les recherches initiées par Christian Gache sont perpétuées par Thierry Lepage, Jenifer Croce, Christian Ghiglione, Guy Lhomond, David McClay et de nombreux autres chercheurs, étudiants et visiteurs, jusqu'à nos jours. Gache et Lepage isolent d'abord l'enzyme qui permet à la larve d'oursin d'éclore et montrent que son gène s'exprime de façon polarisée (Lepage & Gache 1989, Lepage et al. 1992). Puis Gache et son équipe et ses successeurs à travers les équipes de Thierry Lepage puis de Jenifer Croce et leurs collaborateurs explorent les réseaux de gènes à l'origine des différents tissus (ectoderme, mésoderme, endoderme) et comment la larve pluteus acquiert son squelette calcique (Croce et al. 2006, Robert et al. 2014). Collectivement ces équipes villefranchoises ont mis à disposition de la communauté des chercheurs de remarquables outils génomiques (Lepage et al. 2004, Marletaz et al. 2023) et morphologiques (Formery et al. 2021).

Les autres organismes analysés et manipulés de la sorte à Villefranche-sur-Mer sont les ascidies solitaires (*Ciona intestinalis*, *Phallusia mammillata*). Ayant rejoint le laboratoire depuis une vingtaine d'années, Clare Hudson et Hitoyoshi Yasuo et leur équipe ont défini les règles de différenciation des tissus chez les embryons de *Ciona intestinalis*, le modèle expérimental ascidies le plus utilisé. En une seule journée, les embryons d'ascidie se développent en un têtard motile constitué de 6 tissus composés de moins de 3000 cellules dont tous les lignages sont parfaitement connus. La stratégie expérimentale utilisée par Hudson et Yasuo est de combiner les micromanipulations et ablations des cellules de l'embryon à des stades précoces, l'analyse et la modélisation de l'expression de gènes et de protéines essentiels et l'imagerie. Ces approches ont permis de comprendre comment le petit nombre de cellules impliquées de façon précoce se différencient en seulement quelques heures pour former les tissus musculaires et nerveux du têtard et le comparer aux mécanismes à l'œuvre chez les vertébrés (Yasuo et al. 2007, Hudson et al. 2011, 2021).



**Fig. 11.** Le développement de l'ascidie *Ciona intestinalis*

A - photo de couverture montrant que dans un embryon normal (en haut), 10 cellules précurseurs de la chorde neurale expriment le gène *Brachyury*. Son expression est altérée dans les embryons (milieu et bas) suite à des micromanipulations (Hudson & Yasuo 2006)

B - dessin montrant quelles cellules de l'embryon précoce spécifient différentes parties du système nerveux du têtard d'ascidie (Hudson et al. 2011)

C - photo de couverture montrant différents motoneurones exprimant des gènes fluorescent (en vert), injectés avec une molécule lipophile (en magenta) et un colorant de l'ADN situé dans les noyaux des cellules (en blanc, Hudson et al. 2011)

L'autre modèle expérimental développé à Villefranche – *Phallusia mammillata* – est utilisé par Alex McDougall, Rémi Dumollard, Janet Chenevert et leurs collaborateurs pour analyser la façon dont l'orientation des divisions cellulaires et les désynchronisations des cycles cellulaires déterminent le positionnement et les relations entre cellules (stades 16 à 128 cellules) dont le destin est rapidement fixé (Dumollard et al. 2013, McDougall et al 2019, Chenevert et al. 2020).

Le laboratoire de Biologie du Développement de Villefranche-sur-Mer, considéré comme une référence dans ces domaines, a partagé avec la communauté ascidies ses méthodologies et organisé à plusieurs reprises des rassemblements mondiaux (Sardet et al. 2008, 2011, Yasuo & McDougall 2018, Dumollard et al. 2017).

Enfin, pour clore ce chapitre, je suis désolé de ne pas avoir la place de rendre justice aux collègues villefranchois qui poursuivent en parallèle ces approches comparatives moléculaires et cellulaires sur une variété d'autres organismes marins (*Amphioxus*, *Botryllus*, *Clytia*, *Mytilus*, *Salpa*, etc.).

## L'aventure plancton

Villefranche est connu de par le monde pour le plancton depuis que les naturalistes pionniers niçois, allemands et suisses ont révélé la biodiversité des organismes pélagiques qui dérivent et séjournent dans la baie en un constant ballet, évoluant au gré des saisons et des coups de vent.

À la suite des pionniers, Grégoire Trégouboff et les zoologistes Villefranchois et leurs successeurs du laboratoire LOV ont popularisé l'histoire et la biodiversité et de l'écologie du plancton (Trégouboff & Rose 1957, Trégouboff 1983, Anon. 2024a).

Lorsque en 2008 avec Eric Karsenti et quelques collègues nous avons eu l'idée d'une expédition, la station marine de Villefranche est apparue comme un incontournable partenaire du projet (Karsenti & Di Meo 2012). Sur un coin de table au port de la Darse nous avons commencé à échafauder les grandes lignes de l'expédition *Tara Oceans* d'exploration globale du plancton avec Gaby Gorsky avec lequel nous avons sensibilisé des collègues villefranchois, roscovites et internationaux prêts à partager leurs indispensables expertises océanographiques et biologiques. La goélette *Tara* est venue mouiller dans la baie Villefranche à l'occasion d'un premier colloque de planification et l'expédition a quitté Lorient

pour la Méditerranée en septembre 2009 (voir nos films du départ de l'expédition : Anon. 2019). Gaby Gorsky, Marc Picheral, Lars Stemann avec des collègues de Villefranche et des stations marines de Roscoff, Banyuls et Naples ont commencé à équiper et adapter la goélette et à guider son parcours pour une expédition plancton. Eric Karsenti (EMBL, Heidelberg) et Etienne Bourgois (Agnès b) ont pris la direction de la première expédition avec une vingtaine de coordinateurs scientifiques dans le cadre d'un consortium d'une demi-douzaine d'institutions (CNRS, CEA, EMBL, Sorbonne Université, etc.).

Conscients du fait que la connaissance des gènes ne serait pas un moyen efficace de populariser le plancton nous avons décidé de raconter des histoires à travers le projet [chroniques du plancton](#) (Sardet 2017). Je suis très reconnaissant envers les collègues zoologistes Villefranchois, et en particulier Claude Carré, qui ont fait mon éducation en me racontant les organismes du plancton. Véronique Kleiner (CNRS Images), Noé Sardet et Sharif Mirshak (Parafilms, Montréal) ont permis de réaliser des films, un site multilingue et des expositions à partir de la beauté et la diversité des organismes planctoniques. Un livre pour un public élargi sur le plancton publié en français, anglais, japonais, allemand et chinois est né de cette entreprise (Sardet 2013).



**Fig. 12. Le plancton**

*A - couverture du « Manuel de Planctonologie Méditerranéenne »*

*B - une page du tome II du Manuel avec les illustrations de Sticholonche et Zoothamnium  
(Chapitre XV, planche 55)*

*C - couverture du magazine Science du 22 Mai 2015 annonçant les 5 articles détaillant les premiers résultats scientifiques de l'expédition Tara oceans (photos issues du livre « Plancton – aux origines du vivant »  
C. Sardet, Ulmer 2013).*

*D - les épisodes vidéo du site « Chroniques du plancton » en français, anglais, espagnol sont visités par 200 à 1000 personnes par jour depuis 2013.*

*QR Codes : avec votre téléphone visionnez les [Chroniques du plancton](#) (films, actualités, etc) et les informations sur [l'expédition Tara Oceans](#) (objectifs, résultats, équipe etc.),*

La première expédition *Tara Oceans* s'est déroulée de 2009 à 2012 (Anon. 2019), puis l'expédition est repartie sous la direction de Chris Bowler (ENS, Paris) autour de l'Arctique en 2014 et s'est poursuivi depuis sous diverses formes (Anon. 2024b). Plus de 150 publications, la plupart dans les grandes revues internationales, attestent de l'impact et du succès que nous ne détaillerons pas ici (Anon. 2024b).

Le projet était atypique dans le sens où un collectif ad-hoc de biologistes, généticiens bio-informaticiens et océanographes d'institutions diverses (CNRS, EMBL, CEA Genoscope, etc.) s'est associé à une organisation privée (Fondation Tara Océans/Agnès b) propriétaire et manager de la goélette *Tara* avec une idée simple : collecter et analyser l'ensemble de l'écosystème planctonique avec un maximum de paramètres physico chimiques dans des centaines de sites bien choisis. Cet ambitieux projet reposait sur une maîtrise des outils d'analyse et d'interprétation des gènes et sur l'automatisation de l'imagerie et de la reconnaissance d'image, domaine dans lequel la station marine de Villefranche a joué un rôle principal grâce à l'implication de Gaby Gorsky, Fabien Lombard, Lionel Guidi, Marc Picheral et leurs collègues villefranchois (Gorsky et al. 2019, Lombard et al. 2019, Picheral 2022). Nous sommes donc partis en expédition en 2009 avec beaucoup d'enthousiasme et de sympathie mais aussi avec des critiques, du scepticisme et sans l'argent de contrats qui auraient pu faciliter les choses. C'était un pari!

Dès le début j'ai tenu à mettre à bord de *Tara* une bibliothèque d'œuvres planctoniques et surtout une photocopie et une version numérisée du « Trégouboff » une sorte de bible du plancton : le « *Manuel de Planctonologie Méditerranéenne* » publié dans les années 1950 sous la houlette de Grégoire Trégouboff alors directeur de la station zoologique de Villefranche-sur-Mer (Trégouboff & Rose 1957). Cet ouvrage comporte deux tomes, d'une part des planches des organismes qui sont des compilations des dessins des zoologues et d'autre part des textes touffus avec digressions et références. L'usage en est assez difficile et déroutant mais c'est une incontournable référence pour le plancton et une fierté pour Villefranche.

Outre ses aspects scientifiques, l'expédition *Tara Oceans* avait pour ambition de faire connaître l'écosystème planctonique au plus grand nombre et aux enfants des écoles. Comme la partie scientifique cette partie médiatique est allée au-delà de nos espérances grâce à la générosité des scientifiques et de la cellule de communication et éducation mise en place par la Fondation Tara Océans (Anon. 2024b). Assurant la liaison entre l'équipe de communication de la Fondation et l'équipe scientifique, j'ai commencé dès le début à photographier et filmer les organismes pour raconter leurs histoires. Bien d'autres projets éducatifs et artistiques (expositions, applications, publications, jeux) ont vu le jour et continuent d'apparaître autour de l'expédition *Tara Oceans* (Anon. 2024b). Cette volonté de partage est dans l'air du temps et les efforts de communication et de médiation scientifique à Villefranche se sont multipliés ces dernières années en particulier à travers le projet « [Culture Océan](#) ».

## En guise de conclusion

Ce survol des recherches des 60 dernières années représente ma vision personnelle des événements et je présente par avance des excuses aux personnes que j'ai ignoré ou oublié en relatant cette saga. Cette histoire est aussi une façon de rendre hommage aux œuvres de quelques-uns des collègues biologistes villefranchois que j'ai fréquenté et mentionné dans cet article et qui ne sont malheureusement plus de ce monde : Jean Maetz, Lucienne Fenaux, Jean Cachon, Marie Paule Cosson, Jean Febvre, Monique Cachon, Robert Fenaux, Roger Lallier, René Motais, Richard Christen.

Pour ceux qui voudraient en savoir plus au niveau des recherches actuelles sur la biologie et le développement des organismes, le plancton et l'océanographie, vous pouvez consulter le site de [l'Institut de la Mer de Villefranche \(IMEV\)](#) et le site de *Tara Oceans* (Anon. 2024b) et celui de l'expédition autour des côtes européennes [Traversing European Coastlines \(TREC\)](#) en cours actuellement.

## Remerciements

Un grand merci à John Dolan et Elisabeth Christians pour m'avoir encouragé à écrire cet article. John a généreusement partagé ses connaissances. Je remercie également Evelyn Houlston, Hitoyoshi Yasuo, Luca Leclère, Janet Chenevert, Gaby Gorsky et Jenifer Croce pour leurs commentaires.

## Références

Anon. 2010. Des Laboratoires de Zoologie Marine 1882-1885, à l'Observatoire Océanologique en 2010. Brochure publiée à l'occasion des célébrations des 125 ans d'existence d'un laboratoire à Villefranche sur Mer : PDF: [https://www.imev-mer.fr/doc/livre/Livre\\_OOV\\_125\\_ans.pdf](https://www.imev-mer.fr/doc/livre/Livre_OOV_125_ans.pdf)

Anon. 2019. Nos films sur les débuts de l'expédition *Tara oceans-1*  
PART 1 Preparing the expedition and leaving from Lorient in September 2009  
<https://www.youtube.com/watch?v=tcx8-GpLUfM&list=PL0cA6oCJaXodaj3225MArm6Uc5mXZa436&index=3>  
- 2) PART 2 Tara oceans beginnings / From Lorient to Barcelona in 2009  
<https://www.youtube.com/watch?v=vrA50g7E1dg&list=PL0cA6oCJaXodaj3225MArm6Uc5mXZa436&index=4>

Anon. 2024a. L'Histoire de L'Institut de la Mer de Villefranche (IMEV). Site : <https://www.imev-mer.fr/web/?p=3484>

Anon. 2024b. L'expédition Tara oceans : – Objectifs / Bilan / Résultats / L'équipe  
Site : <https://fondationtaraocean.org/expedition/tara-oceans/>

Anon. 2024c. EMBRC France Accueil, Services etc. <https://www.embrc-france.fr/fr>

Bachvaroff, T.R., Kim, S., Guillou, L., Delwiche, C.F., Coats, D.W. 2012. Molecular diversity of the syndinean genus *Euduboscquella* based on single-cell PCR analysis. *Appl. Environ. Microbiol.*, **78**:334-345. doi:10.1128/AEM.06678-11

Bedot, M. 1894. Hermann Fol sa vie et ses travaux. *Arch. Sci. Phys. Natur.*, **31**: 264-283.

Cachon, J., Cachon, M., Tilney, L.G., Tilney M.S. 1977. Movements generated by interactions between the dense material at the ends of microtubules and non-actin-containing microfilaments in *Sticholonche zanclea*. *J. Cell Biol.*, **72**: 314-338.

Carré, D., Sardet, C. 1981. Sperm chemotaxis in siphonophores. *Biol. Cell*, **40**: 119–128.

Carré, D., Sardet, C. 1984. Fertilization and early development in *Beroe ovata*. *Devel. Biol.*, **105**:188-195.

Carré, D., Rouvière, C., Sardet, C. 1991. In vitro fertilization in ctenophores: sperm entry, mitosis, and the establishment of bilateral symmetry in *Beroe ovata*. *Devel. Biol.*, **147**: 381-391.

Carré, D., Carré, C. 2000. Origin of germ cells, sex determination, and sex inversion in medusae of the genus *Clytia* (Hydrozoa, leptomedusae): the influence of temperature. *J. Exp. Zool.*, **287**: 233-242.

Carré, D., Djediat, C., Sardet, C. 2002 Formation of a large Vasa-positive germ granule and its inheritance by germ cells in the enigmatic Chaetognaths. *Development*, **129**:661-70. doi: 10.1242/dev.129.3.661

Chenevert, J., Roca, M., Besnardieu, L., Ruggiero, A., Nabi, D., McDougall, A., Copley, R.R., Christians, E., Castagnetti, S. 2020. The spindle assembly checkpoint functions during early development in non-chordate embryos. *Cells*, **9**:1087. doi:10.3390/cells9051087

Christen, R., Sardet, C., Lallier, R. 1979. Chloride permeability of sea urchin eggs. *Cell Biol. Intern. Reports*, **3**:121-128.

Cosson, M.P., Carré, D., Cosson, J., Sardet, C. 1983. Calcium mediates sperm chemotaxis in siphonophores. *J. Submicrosc. Cytol.*, **15**:89-93.

Cosson, M.P., Carré, D., Cosson, J. 1984. Sperm chemotaxis in siphonophores. II. Calcium-dependent asymmetrical movement of spermatozoa induced by the attractant *J. Cell Sci.*, **68**:163-81.

Cosson, J., Carré, D., Cosson, M.P. 1986. Sperm chemotaxis in siphonophores: identification and biochemical properties of the attractant. *Cell Motil. Cytoskel.*, **6**: 225-228.

Croce, J., Duloquin, L., Lhomond, G., McClay, D.R., Gache, C. 2006. Frizzled5/8 is required in secondary mesenchyme cells to initiate archenteron invagination during sea urchin development. *Development*, **133**:547-557.

Decelle, J., Suzuki, N., Mahé, F., De Vargas, C., Not, F. 2012. Molecular phylogeny and morphological evolution of the Acantharia (Radiolaria). *Protist*, **163**:435-450.

Dolan, J.R., Montagnes, D.J., Agatha, S., Coats, D.W., & Stoecker, D.K., eds. 2012. *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*. John Wiley & Sons.

Dolan, J. R. 2012. Introduction to tintinnids. In Dolan et al. 2012, *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*, pp. 1-16.

Dolan, J.R. 2017. Historical trends in the species inventory of tintinnids (ciliates of the microzooplankton) in the Bay of Villefranche (NW Mediterranean Sea): shifting baselines. *Eur. J. Protistol.*, **57**:16-25.

Dolan, J.R., Ciobanu, M., Coppola, L. 2019. Past President's Address: Protists of the mesopelagic and a bit on the long path to the deep sea. *J. Eukaryot. Microbiol.*, **66**: 966-980. doi: 10.1111/jeu.12744

Dolan J.R. 2024. The Querulous Hermann Fol (1845-1892): His Scientific Work, Art, and Inventions. *Arts et Sciences*, **8**. doi: 10.21494/ISTE.OP.2024.1162

Dumollard, R., Carroll, J., Dupont, G., Sardet, C. 2002. Calcium wave pacemakers in eggs. *J. Cell Sci.*, **115**: 3557-3564.

Dumollard, R., Hebras, C., Besnard, L., McDougall, A. 2013. Beta-catenin patterns the cell cycle during maternal-to-zygotic transition in urochordate embryos. *Devel. Biol.*, **384**: 331-342.

Dumollard, R., Gazo, I., Gomes, D.L., I., Besnard, L., McDougall, A. 2017. Ascidians: An emerging marine model for drug discovery and screening. *Current Topics Med. Chem.*, **17**: 2056-2066.

Evans, D.H., Piermarini, P.M., Keith, P., Choe, K.P. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol. Rev.*, **85**: 97-177.

Febvre-Chevalier, C., Febvre, J. 1994. Buoyancy and swimming in marine planktonic protists. In Maddock, L., Bone, Q., Rayner, M.V. (eds), *Mechanics and Physiology of Animal Swimming*, Cambridge University Press, pp. 13-26.

Fenaux, R. 1986. The house of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia): structure and functions. *Zoomorphology*, **106**: 224-231.

Fol, H. 1872. Études sur les appendiculaires du Détrit de Messine. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **21**: 445-499.

Fol, H. 1875. *Études sur le Développement des Mollusques*. Paris, Librairie G. Reinwald et Cie.

Fol, H. 1878. Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **26** : 89-397.

Fol, H. 1881. Contribution à la connaissance de la famille des Tintinnodea. *Arch. Sci. Phys. Natur.*, **5** :5-24.

Fol, H. 1883. Sur le *Sticholonche zanckea* et un nouvel ordre de rhizoipodes. *Mém. Inst. Nat. Genevois*, **15**:3-31

Formery, L., Wakefield, A., Gesson, M., Toisoul, L., Lhomond, G., Gilletta, L., Lasbleiz, R., Schubert, M., Croce, J. C. 2021. Developmental atlas of the indirect-developing sea urchin *Paracentrotus lividus*: From fertilization to juvenile stages. *Front. Cell Devel. Biol.*, **10**: 966408. doi: 10.3389/fcell.2022.966408

Ganzer, M.H., Bartel, H., Fedrizzi, M., Agatha, S. 2023. A comparative ultrastructural study on the nanoscale extrusomes of tintinnids (Alveolata, Ciliophora, Spirotricha) and their phylogenetic significance. *Eur. J. Protistol.*, **87**:125953. doi: 10.1016/j.ejop.2022.125953

Girard, J. P., Payan, P., Sardet, C. 1982. Changes in intracellular cations following fertilization of sea urchin eggs: Na<sup>+</sup> H<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> K<sup>+</sup> exchanges. *Exp. Cell Res.*, **142**:215-221.

Gorsky, G., Fisher, N.S., Fowler, S.W. 1984. Biogenic debris from the pelagic tunicate, *Oikopleura dioica*, and its role in the vertical transport of a transuranium element. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **18**:13-23.

Gorsky, G., Palazzoli, I., Fenaux, R. 1987. Influence of temperature changes on oxygen uptake and ammonia and phosphate excretion, in relation to body size and weight, in *Oikopleura dioica* (Appendicularia). *Mar. Biol.*, **94**:191-201.

Gorsky, G., Youngbluth, M. J., & Deibel, D. (Eds.). 2005. *Response of Marine Ecosystems to Global Change: Ecological Impact of Appendicularians*. Contemporary Publishing International.

Gorsky, G., Bourdin, G., Lombard, F., Pedrotti, M. L., Audrain, S., Bin, N., ... & Karsenti, E. 2019. Expanding Tara oceans protocols for underway, ecosystemic sampling of the ocean-atmosphere interface during Tara Pacific expedition (2016–2018). *Front. Mar. Sci.*, **6**:750. doi: 10.3389/fmars.2019.00750

Guidi, L., Stemmann, L., Jackson, G. A., Ibanez, F., Claustre, H., Legendre, L., ... & Gorsky, G. 2009. Effects of phytoplankton community on production, size, and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **54**:1951-1963.

Houliston, E., Momose, T., Manuel, M. 2010. *Clytia hemisphaerica*: a jellyfish cousin joins the laboratory. *Trends Genetics*, **26**:159-167.

Houliston, E., Leclère, L., Munro, C., Copley R.R., Momose, T. 2022. Past, present and future of *Clytia hemisphaerica* as a laboratory jellyfish. *Curr. Top. Dev. Biol.*, **147**:121-151. doi: 10.1016/bs.ctdb.2021.12.014

Hudson, C., Yasuo, H. 2006. A signaling relay involving Nodal and Delta ligands acts during secondary notochord induction in *Ciona* embryos. *Development*, **133**:2855-2864.

Hudson, C., Ba, M., Rouvière, C., & Yasuo, H. 2011. Divergent mechanisms specify chordate motoneurons: evidence from ascidians. *Development*, **138**:1643-1652.

Hudson, C., Hitoyoshi, Y. 2021. Neuromesodermal lineage contribution to CNS development in invertebrate and vertebrate chordates. *Genes*, **12**:592. doi: 10.3390/genes12040592

Jessus C., Laudet, V. 2022. A tool to promote experimental zoology at the end of the 19th century: the creation of the "Archives de Zoologie Expérimentatale et Générale". *Vie Milieu*, **72**:129-149.

Karsenti, E., Di Meo, D. 2012. Tara Océans : Chroniques d'une Expédition Scientifique. Actes Sud.

Korotneff A. 1891 Zoologische Paradoxen. 3. *Sticholonche zanclea*. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, **51**:622-626.

Kraus, Y., Chevalier, S., Houliston, E. 2020, Cell shape changes during larval body plan development in *Clytia hemisphaerica*, *Dev. Biol.*, **468**:59-79

Lallier, R. 1975. Animalization and vegetalization. In Czihak, G. (ed), *The Sea Urchin Embryo: Biochemistry and Morphogenesis*. Springer, pp. 473-509.

Laval, M. 1972. Ultrastructure de *Petalotricha ampulla* (Fol), Comparison avec autres tintinnides et avec les autres ordes de ciliés. *Protistologica*, **8**:369-386.

Lechable, M., Jan, A., Duchene, A., Uveira, J., Weissbourd, B., Gissat, L., Collet, S., Gilletta, L., Chevalier, S., Leclère, L., Peron, S., Barreau, C., Lasbleiz, R., Houliston, E., Momose, T. 2020. An improved whole life cycle culture protocol for the hydrozoan genetic model *Clytia hemisphaerica*. *Biology Open*, **9**:11. doi: 10.1242/bio.051268

Leclère, L., Horin, C., Chevalier, S., Lapébie, P., Dru, P., Peron, S., Jager, M., Condamine, T., Pottin, K., Romano, S., Steger, J., Sinigaglia, C., Barreau, C., Quiroga Artigas, G., Ruggiero, A., Fourrage, C., Kraus, J. E. M., Poulain, J., Aury, J.-M., ... Copley, R. R. 2019. The genome of the jellyfish *Clytia hemisphaerica* and the evolution of the cnidarian life-cycle. *Nat. Ecol. Evol.*, **3**:801–810.

Lepage, T., Gache, C. 1989. Purification and characterization of the sea urchin embryo hatching enzyme. *J. Biol. Chem.*, **264**:4787-4793.

Lepage, T., Sardet, C., Gache, C. 1992. Spatial expression of the hatching enzyme gene in the sea urchin embryo. *Devel. Biol.*, **150**:23-32.

Lepage, T., Gache, C. 2004. Expression of exogenous mRNAs to study gene function in the sea urchin embryo. *Meth. Cell Biol.*, **74**:677-697.

Lombard, F., Renaud, F., Sainsbury, C., Sciandra, A., Gorsky, G. 2009. Appendicularian ecophysiology I: Food concentration dependent clearance rate, assimilation efficiency, growth and reproduction of *Oikopleura dioica*. *J. Mar. Sys.*, **78**:606-616.

Lombard, F., Boss, E., Waite, A.M., Vogt, M., Uitz, J., Stemmann, L., ... Appeltans, W. 2019. Globally consistent quantitative observations of planktonic ecosystems. *Front. Mar. Sci.*, **6**:196. doi: 10.3389/fmars.2019.00196

Maíko M.K., Munro, C., Leclère, L. 2023. Establishing bilateral symmetry in hydrozoan planula larvae, a review of siphonophore early development. *Integr. Compar. Biol.*, **63**:975–989.

Marlétaz, F., Couloux, A., Poulain, J., Labadie, K., ..., Lepage, T. 2023. Analysis of the *P. lividus* sea urchin genome highlights contrasting trends of genomic and regulatory evolution in deuterostomes. *Cell Genomics* 3:100295. doi: 10.1016/j.xgen.2023.100295

Martí-Solans, J., Ferrández-Roldán, A., Godoy-Marín, H., Badia-Ramentol, J., Torres-Aguila, N. P., Rodríguez-Marí, A., ... Canestro, C. 2015. *Oikopleura dioica* culturing made easy: a low-cost facility for an emerging animal model in EvoDevo. *Genesis*, **53**:183-193. doi: 10.1002/dvg.22800

McDougall, A., Sardet, C. 1995. Function and characteristics of repetitive calcium waves associated with meiosis. *Curr. Biol.*, **5**:318-328.

McDougall, A., Chenevert, J., Godard, B. G., Dumollard, R. 2019. Emergence of embryo shape during cleavage divisions. in Tworzydlo, W., Bilinski, S.M., (eds), *Evo-Devo: Non-model Species in Cell and Developmental Biology*, pp. 127-154.

Metchnikoff, E., 1886. *Embryologische Studien an Medusen: Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe*, Alfred Holder.

Momose, T., Houlston, E. 2007. Two oppositely localised frizzled RNAs as axis determinants in a cnidarian embryo. *PLoS biology* **5**: e70. doi: 10.1371/journal.pbio.0050070

Nishida, H. 2008. Development of the appendicularian *Oikopleura dioica*: Culture, genome, and cell lineages, *Develop. Growth Differ.* **50**: S239–S256

Paix, A., Le Nguyen, P. N., Sardet, C. 2011. Bi-polarized translation of ascidian maternal mRNA determinant pem-1 associated with regulators of the translation machinery on cortical Endoplasmic Reticulum (cER). *Develop. Biol.*, **357**:211-226.

Picheral, M., Catalano, C., Brousseau, D., Claustre, H., Coppola, L., Leymarie, E., ..., Stemmann, L. 2022. The Underwater Vision Profiler 6: an imaging sensor of particle size spectra and plankton, for autonomous and cabled platforms. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **20**:115-129.

Prodon, F., Dru, P., Roegiers, F., Sardet, C. 2005. Polarity of the ascidian egg cortex and relocalization of cER and mRNAs in the early embryo. *J. Cell Sci.*, **118**:2393-2404.

Prodon, F., Chenevert, J., Hébras, C., Dumollard, R., Faure, E., Gonzalez-Garcia, J., ..., McDougall, A. 2010. Dual mechanism controls asymmetric spindle position in ascidian germ cell precursors. *Development*, **137**:2011-2021.

Rassoulzadegan, F. 1978. Dimensions et taux d'ingestion des particules consommées par un tintinnide: *Favella ehrenbergii* (Clap. & Lach.) Jörg., cilié pelagique marine. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, **54**:17-24.

Robert, N., Lhomond, G., Schubert, M., Croce, J.C. 2014. A comprehensive survey of wnt and frizzled expression in the sea urchin *Paracentrotus lividus*. *Genesis*, **52**:235-250.

Rouvière, C., Houlston, E., Carré, D., Chang, P., Sardet, C. 1994. Characteristics of pronuclear migration in *Beroe ovata*. *Cell Motil. Cytoskel.*, **29**:301-311.

Sardet, C., Pisam, M., & Maetz, J. 1979. The surface epithelium of teleostean fish gills. Cellular and junctional adaptations of the chloride cell in relation to salt adaptation. *J. Cell Biol.*, **80**:96-117.

Sardet, C. 1984. The ultrastructure of the sea urchin egg cortex isolated before and after fertilization. *Devel. Biol.*, **105**:196-210.

Sardet, C., Chang, P. 1985. A marker of animal-vegetal polarity in the egg of the sea urchin *Paracentrotus lividus*: the pigment band. *Exp. Cell Res.*, **160**:73-82.

Sardet, C., Roegiers, F., Dumollard, R., Rouviere, C., & McDougall, A. 1998. Calcium waves and oscillations in eggs. *Biophys. Chem.*, **72**:131-140.

Sardet, C., Paix, A., Prodon, F., Dru, P., Chenevert, J. 2007. From oocyte to 16-cell stage: cytoplasmic and cortical reorganizations that pattern the ascidian embryo. *Devel. Dynamics*, **236**:1716-1731.

Sardet, C., Swalla, B.J., Satoh, N., Sasakura, Y., Branno, M., Thompson, E. M., ... & Nishida, H. 2008. Euro chordates: Ascidian community swims ahead. 4th International Tunicate meeting in Villefranche sur Mer. *Devel. Dynamics*, **237**:1207-1213.

Sardet, C., McDougall, A., Yasuo, H., Chenevert, J., Pruliere, G., Dumollard, R., ..., Paix, A. 2011. Embryological methods in ascidians: the Villefranche-sur-Mer protocols. *Methods Mol. Biol.*, **770**:365-400. doi:10.1007/978-1-61779-210-6\_14.

Sardet, C. 2013. *Plancton- aux Origines du Vivant*, Editions Ulmer

Sardet C. 2017. Chroniques du plancton et des expéditions Tara. In *Sciences de la vie, sciences de l'information : Colloque de Cerisy* (p. 108). ISTE Group.

Sardet, C. 2023. *Les Cellules - Une histoire de la vie*. Les Editions Ulmer

Sardet, C. 2024. Deux siècles d'arts et de sciences à Nice et Villefranche sur Mer 1): Les Anciens : de 1800 à 1900, *Arts et Sciences*, ce numéro.

Seo, H.C., Kube, M., Edvardsen, R.B., Jensen, M.F., Beck, A., Spiret, E., ..., Chourrout, D. 2001. Miniature genome in the marine chordate *Oikopleura dioica*. *Science*, **294**:2506-2506.

Speksnijder, J.E., Sardet, C., Jaffe, L.F. 1990. The activation wave of calcium in the ascidian egg and its role in ooplasmic segregation. *J. Cell Biol.*, **110**:1589-1598.

Thompson, E.M., Kallesøe, T., Spada, F. 2001. Diverse genes expressed in distinct regions of the trunk epithelium define a monolayer cellular template for construction of the Oikopleurid house. *Dev. Biol.*, 238:260–273.

Trégouboff, G., Rose, M. 1957. *Manuel de Planctonologie Méditerranéenne*. CNRS éditions

Trégouboff, G. 1983. Histoire de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer. *Bulletin de la Section des Sciences, IV, Histoire des Sciences*, année 1982, Paris, E.N.S.B. - C.T.H.S.

Vincent, F. J., Colin, S., Romac, S., Scalco, E., Bittner, L., Garcia, Y., ... & Bowler, C. (2018). The epibiotic life of the cosmopolitan diatom *Fragilariopsis doliolus* on heterotrophic ciliates in the open ocean. *ISME J.*, **12**:1094-1108.

Vogt C. 1853. Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée, premier mémoire : Sur les siphonophores de la Mer de Nice. *Mém. Inst. Nat. Genevois*, **1**:1-164. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/43434#page/7/mode/1up>

Vogt, N. 2022. Jellyfish enter neuroscience research. *Nature Methods*, **19**:140-140.

Weissbourd, B., Momose, T., Nair, A., Kennedy, A., Hunt, B., Anderson, D. J. 2021. A genetically tractable jellyfish model for systems and evolutionary neuroscience. *Cell*, 184:5854-5868.

Wilson, E.B. 1925. *The Cell in Development and Heredity*. Macmillan.

Yasuo, H., Hudson, C. 2007. FGF8/17/18 functions together with FGF9/16/20 during formation of the notochord in *Ciona* embryos. *Devel. Biol.*, **302**:92-103.

Yasuo, H., McDougall, A. 2018. Practical guide for ascidian microinjection: *Phallusia mammillata*. *Adv. Exp. Med. Biol.*, **1029**:15-24. doi: 10.1007/978-981-10-7545-2\_3.

Zalokar, M., Sardet, C. 1984. Tracing of cell lineage in embryonic development of *Phallusia mammillata* (Ascidia) by vital staining of mitochondria. *Devel. Biol.*, **102**:195-205.