

**Centenaire
de la
Station
biologique
de Roscoff**



Evocation de la vie scientifique de Georges Teissier

Séance du mercredi après-midi 5 juillet 1972



Photo J. Le Ru

Allocution de M. le professeur Joseph Bergerard,
directeur de la Station biologique de Roscoff.

Mes chers collègues,

En ouvrant ces journées scientifiques, je vous ai dit combien j'aurais voulu que nous puissions les tenir sous la présidence de Georges Teissier que cinquante années de travail à Roscoff et une direction de près de trente ans au cours desquelles la Station a pris sa forme actuelle, désignaient si manifestement. Le destin ne l'a pas voulu. Mais il nous a semblé que, nulle part mieux que dans cette maison à laquelle il a consacré le meilleur de son activité et près de laquelle il repose pour toujours, il n'était souhaitable d'évoquer son œuvre scientifique. Il me semble également que cette réunion où se sont retrouvés, dans les murs qui lui étaient familiers et chers, la plupart de ses amis scientifiques, ne pouvait pas se séparer sans un hommage à celui dont nous avons tous ressenti si profondément l'absence au cours de ces journées.

C'est pourquoi nous avons demandé à quelques-uns de ses collaborateurs et élèves les plus proches de bien vouloir retracer son œuvre dans les domaines qu'avec une remarquable continuité, il illustra pendant ses cinquante années d'activité scientifique : Biologie et développement des Hydroïdes, Biométrie, Génétique des populations et Evolution. Je les remercie profondément d'avoir accepté de se faire ainsi les interprètes de notre amitié et de notre fidèle souvenir.

L'un de ceux qui souhaitaient si vivement être parmi nous, Bertil Swedmark, un de ses plus fidèles collaborateurs, est retenu à Kristineberg par d'impérieuses nécessités. Il n'a pu, à son grand regret, que nous envoyer ce message, témoignage de profonde amitié et de respectueuse admiration.

*
**

Si, pour la Station biologique de Roscoff, l'année 1972 est marquée par son Centenaire, elle l'est aussi par la disparition de son directeur, le professeur Georges Teissier. Né avec le siècle, il fréquentait la Station depuis cinquante ans, jeune chercheur en 1920, puis chargé de la direction à partir de 1945. Sous la direction du professeur Teissier, la Station n'a cessé d'être modernisée et agrandie. Elle est aujourd'hui parmi les plus grands établissements de ce genre en Europe.

Malgré les lourdes charges de la direction du Centre National de la Recherche Scientifique de 1945 à 1950 et du laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Paris depuis 1945, le professeur Teissier n'abandonne pas ses recherches personnelles portant sur trois branches distinctes de la Zoologie. Il commença ses études sur les Cnidaire en 1921 et travailla sur ce groupe animal toute sa vie. Il a publié plus de quarante mémoires et notes sur les Cnidaire et son œuvre couvre divers aspects : morphologie, systématique, faunistique, cytologie et, surtout, développement.

Plusieurs de ses premiers travaux sont d'un grand intérêt et révèlent les méthodes du chercheur. Il avait une culture bibliographique étonnante, non seulement, sur les publications récentes, mais sur la littérature entière d'un sujet. Pour lui, la mise en ordre de toutes les interprétations avait une grande importance. C'était la phase préliminaire du travail, nécessaire pour l'évolution des idées.

Malgré son organisation simple, le phylum des Cnidaire présente une profonde diversité de structure. L'étude entreprise par Georges Teissier sur les individus reproducteurs des Hydraire, leur morphologie et leurs fonctions, est de grande valeur. Il régnait, à l'époque, une grande confusion parmi les zoologistes, quant à leur interprétation. Il étudia le développement d'un certain nombre d'espèces et arriva ainsi à élucider l'organisation et l'évolution des différentes catégories d'individus sexués, établies auparavant par Kühn. Les résultats obtenus montrent que les individus sexués appartenant à des catégories différentes ont souvent un aspect analogue et un fonctionnement identique, ce qu'il explique comme le résultat d'une évolution régressive convergente, dirigée par le fonctionnement physiologique.

Ses connaissances profondes de la structure et de la diversité des Cnidaire l'ont beaucoup servi quand, vers 1950, il rencontre à Roscoff les curieux Cnidaire aberrants appartenant au genre *Halammohydra*, décrit en 1926 par Remane. Les *Halammohydra* appartiennent à la faune interstitielle des sables marins. Cette faune, découverte par Giard au début du siècle mais étudiée systématiquement et définie plus tard par Remane et ses élèves, à partir de 1924, trouve à Roscoff des conditions extrêmement favorables. L'aspect de la zone de marée varie ici avec l'exposition à la mer et divers autres facteurs, la nature des sédiments, par exemple — sable ou vase —. Si la zone des marées est dominée par les sédiments sableux, il en est de même pour les fonds du large, comme le montrent les cartes détaillées établies par Boillot (1960) sur la répartition des sédiments benthiques de Roscoff. La grande variété de ces sédiments est due à leur origine — terrigène ou organogène — et aux conditions différentes de sédimentation. Il n'est donc pas surprenant que la faune interstitielle présente ici une grande diversité.

Une première prospection de la faune interstitielle entreprise par Claude Lévi et moi-même en 1948, révéla l'existence à Roscoff de nombreux Gastrotriches, Archiannélides et autres animaux, certains décrits par Remane mais d'autres jusqu'alors inconnus. A partir de là, Teissier encouragea toujours les recherches sur la faune interstitielle. La Station biologique devint ainsi, grâce à lui, un centre important d'étude du mésopsammon. Défenseur de la Zoologie classique, il donnait son « style » à l'école interstitielle de Roscoff : l'étude de la

morphologie, de la systématique et des cycles dominant sur l'écologie expérimentale.

Des 300 espèces décrites de Roscoff entre 1945 et 1970, d'après la liste de Charles Bocquet, plus de la moitié appartiennent à la faune interstitielle. Plusieurs thèses de doctorat, préparées à Roscoff, traitent des animaux mésopsammiques. Il suffit de mentionner ici celles de Dragesco (1960), sur les Ciliés, de Claude Jouin (1970) sur les Archianélides et, tout récemment, celle de L'Hardy (1972) sur les Turbellariés Calyptorhynches.

Si Georges Teissier dirigeait lui-même le programme de travail, il fut aussi parmi les chercheurs actifs. Depuis la découverte à Roscoff d'*Halammohydra*, je jouissais de la faveur d'être son élève et son collaborateur. En 1949, nous avions trouvé en abondance deux espèces d'*Halammohydra* et commencé l'étude de leurs cycles. Déjà, à cette époque, je me souviens que mon maître méditait sur l'importance de la larve actinula dans l'évolution des Cnidaires. Il avait son hypothèse, mais il fallait accumuler les preuves. Je suis sûr qu'il avait déjà conçu sur l'évolution des *Halammohydra*, les idées qui le menèrent dix ans plus tard à proposer, pour ces animaux, la création de l'ordre des Actinulides.

La période « *Halammohydra* » fut passionnante. Nous découvrons de nouvelles espèces du même genre mais aussi d'autres Cnidaires interstitiels d'organisation fort singulière. Le sable de la dune sous-marine de Trezen ar Skoden, prospecté pour la première fois par notre ami Alexandre Cantacuzène, nous apportait, entre autres, *Otohydra* et *Armorhydra*.

La description originale d'*Halammohydra*, par ailleurs très exacte, contenait une erreur assez grave. Remane avait interprété la cavité de l'organe aboral comme continuation de la cavité gastrique, ce qui établissait sa nature endodermique. L'étude du développement nous permit la révision de ce détail important. L'organe aboral n'est qu'une invagination ectodermique ; il est donc identique à l'organe adhésif de la larve actinula. Nous pouvions alors donner une interprétation simple et entièrement nouvelle de l'organisation d'*Halammohydra* : elle est une actinula pourvue d'un anneau nerveux et de lithostyles. Mais, il a fallu l'esprit clair et la grande expérience de mon maître pour arriver à une telle interprétation. Il se passionnait pour ces Cnidaires interstitiels nouveaux qui lui apportaient des problèmes de son goût. Il me parlait parfois d'un remaniement complet de la classification des Cnidaires où l'actinula jouerait un rôle central. Dès le début de cette collaboration, j'avais compris que mon maître était un très grand zoologiste et, en ce qui concerne les Cnidaires, il est devenu le plus grand de sa génération.

Il parlait rarement avec moi de ses travaux génétiques et biométriques, des questions administratives de la Station, mais il me guida partout dans la Zoologie classique. Très généreux, il me traitait comme un fils. Avec mes amis de Roscoff, je lui dois beaucoup et je garderai dans mon cœur, pour toujours, le souvenir de cet homme remarquable et de cet ami paternel.

Mes années à la Station biologique furent la période la plus heureuse de ma vie. Je félicite les biologistes français d'avoir à leur

disposition une institution aussi grande et aussi importante pour la recherche et pour l'enseignement. Un personnel sympathique et doué ajoute à l'efficacité du laboratoire. Je souhaite à la Station biologique de Roscoff un avenir digne de ses traditions.

Bertil Swedmark,

Directeur de la Station zoologique de Kristineberg (Suède)

Intervention de Michel Lacassagne,

Assistant au Laboratoire de Zoologie, Université Paris VI.

C'est à l'initiative de Charles Pérez que, dès son diplôme d'études supérieures, Georges Teissier, alors élève de l'Ecole Normale Supérieure, s'attacha à l'étude des Hydrozoaires. Ses tout premiers travaux lui permirent d'étudier, à Roscoff, le développement post-embryonnaire d'un Hydraire très commun, *Dynamena pumila*. La banalité de ce matériel n'était qu'apparente : le sujet abordé plaçait d'emblée Georges Teissier au cœur de l'une des controverses transformistes qui faisaient rage en cet âge d'or de la Zoologie.

Les Hydraires typiques présentent l'alternance d'une phase polype fixée et d'une phase méduse libre, nageuse, qui assure leur perpétuation. Mais, chez de nombreuses espèces, les individus reproducteurs bourgeonnent et ne sont pas libérés. Il est de ces gonophores dont on peut facilement ramener l'organisation à celle d'une méduse arrêtée dans sa morphogenèse, mais d'autres ne montrent rien qui puisse permettre ce rapprochement.

De tels faits étaient connus depuis longtemps, mais il en était donné deux interprétations opposées. Weismann (1883), suivi par tous les zoologistes, en concluait que tous les Hydraires avaient possédé des méduses à l'origine et que l'évolution arrêta, dans quelques familles, leur développement plus ou moins tôt. Mais Goette, à partir de 1903, montrait que ses prédécesseurs avaient donné du développement des méduses des descriptions concordantes certes, mais toutes inexactes. A l'inverse de Weismann, il admettait que les formes les plus simples ne sont pas les plus régressées mais les premiers termes d'une série dont l'aboutissement est la méduse parfaite.

S'appuyant sur les observations de Goette, Kühn, de 1910 à 1914, prouvait qu'elles étaient compatibles avec la conception classique et rangeait les gonophores des Hydraires en un petit nombre de types correspondant à autant de stades de régression des méduses parfaites. Ces résultats furent généralement adoptés mais restaient, pour certains, entachés de partialité : Kühn était l'élève de Weismann et ses travaux pouvaient passer pour une défense extrêmement habile de son vieux maître.

Dégagé des querelles d'école, Georges Teissier sut démontrer avec rigueur et objectivité la justesse des vues de Kühn. Sur *Dynamena pumila*, espèce étudiée par Weismann, il prouva que l'interprétation de ce dernier était exacte mais fondée sur des données entièrement

fausses et, retrouvant les faits établis par Goette, il les interpréta comme Kühn l'eut fait.

Ce mémoire « Recherches sur *Dynamena pumila*, fragments d'une monographie zoologique » inaugurerait le premier tome des « Travaux

Georges Teissier

Elève de l'École Normale Supérieure

J'ai consacré les trois très belles vacances de mon séjour
à Roscoff (9 - 30 juillet) à l'étude d'un exemplaire de la *Sertularia*
glacée communément également en France un *Sertularia pumila*
et mon regret est grand de quitter un laboratoire où
l'on est à la fois si cordial et si actif si laborieux et
si précis.

Georges Teissier

Roscoff, le 30 juillet 1921

de la Station biologique de Roscoff » créés par Charles Pérez en 1923. Ce manuscrit était le premier d'une série consacrée à l'étude des gonophores du grand genre *Sertularia*.

Au terme de ces travaux, Georges Teissier prouvait sur des espèces étudiées pour la première fois ou dont il reprenait l'interpré-

tation de fond en comble, que la détermination de la catégorie à laquelle appartient un gonophore ne peut être fondée sur l'examen du seul aspect, ni même sur l'identité du fonctionnement : *Dynamena pumila*, *Thuiaria argentea*, *Sertularia gracilis*, aux gonophores morphologiquement semblables et dont les embryons sont incubés dans une goutte de mucus, l'acrocyste, appartiennent cependant à trois types de médusoïdes différents : cryptomédusoïde dont la nature médusaire est encore facile à déceler, hétéromédusoïde plus régressé, gonophore styloïde où la méduse n'est même plus ébauchée. Au contraire, des gonophores de même type peuvent avoir des fonctionnements très différents. Ainsi, les embryons de *Dynamena pumila* se développent dans un acrocyste ; ceux d'*Hydrallmania falcata* sont incubés dans la gonothèque ; quant à *Amphisbetia operculata*, fait remarquable découvert à Roscoff par Georges Teissier, ses gonophores, cryptomédusoïdes comme les deux précédents, se détachent à maturité et nagent activement pendant quelques minutes, éjectant à chaque contraction de leur ombrelle les produits génitaux. Teissier montra, en outre, que la libération de ces médusoïdes rudimentaires, sans statocystes ni ocelles, toujours observée à la tombée de la nuit, est déterminée par le passage de la lumière à l'obscurité : elle peut être empêchée par le maintien des colonies en éclairage continu ou provoquée à n'importe quel moment de la journée en les laissant une trentaine de minutes à l'obscurité.

Ces travaux terminés, l'homologie des gonophores et des méduses était définitivement établie, la terminologie fixée et ce que la classification de Kühn avait de trop schématique était assoupli et précisé. Georges Teissier mettait ainsi un terme à plus de quarante ans de controverse. Depuis, plus aucune discussion ne s'est élevée ; lui seul, ces dernières années, se permettait de s'interroger sur la signification et la valeur phylogénique du nodule médusaire, mais nous y revenons.

Parallèlement à l'étude des gonophores médusoïdes, Georges Teissier menait celle du développement embryonnaire des Hydraires et faisait connaître ceux encore inconnus de *Dynamena pumila*, de *Sertularia operculata*, d'*Obelaria gelatinosa*, d'*Hydractinia echinata*. La comparaison des modalités du développement de ces formes l'amena à la conclusion imprévue que « le mode de développement n'est pas corrélatif comme on le croyait, de la structure anatomique du gonophore, mais bien de son fonctionnement physiologique » : les œufs pondus isolément se développent comme ceux des méduses, même s'ils proviennent d'un gonophore très régressé, tandis que les œufs incubés, quels que soient le type de médusoïde géniteur et le mode d'incubation, suivent une autre voie.

En dégageant, malgré l'extrême variabilité au sein d'une même famille, des différents types de gonophores, des processus d'incubation, des modalités de l'embryogenèse, en dégageant donc les lois du développement, Georges Teissier réfutait l'idée, classique depuis les travaux de Metchnikoff en 1886, qu'aucune règle précise ne présidait au développement des Hydraires, feuillets, polarité, symétrie n'étant, croyait-on, déterminés dans ce groupe qu'à un stade tardif de l'ontogenèse. Les faits qu'il venait d'établir quant au déroulement de la segmentation et de la gastrulation ramenaient la croyance en la « seg-

mentation anarchique » des Hydraires au rang d'anomalie du développement due à des conditions d'élevage, ou naturelles, défavorables.

En 1931, dans un mémoire magistral « Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires », Georges Teissier, mettant à profit la présence, à Roscoff, de Sven Hörstadius alors docent à Stockholm, portait à un point qui n'a jamais été approché depuis, l'étude de l'embryologie causale de ce groupe. *Amphisbetia operculata* dont il venait de découvrir le médusoïde et de suivre le développement embryonnaire se prêtait bien à cette tâche. L'œuf présente la particularité, unique chez les Hydraires, de renfermer un pigment orangé beaucoup plus abondant à l'un des pôles. Cette marque naturelle lui permit d'établir que le pôle coloré est le pôle de segmentation correspondant au futur pôle postérieur de la planula. C'est le matériel coloré qui s'enfonce dans la cavité blastocoelienne lors de la gastrulation ; il est donc l'ébauche présomptive de l'endoderme.

Ainsi était fixée pour la première fois la promorphologie d'un œuf d'Hydraire sur lequel sont déterminés l'axe de polarité, l'ectoderme présomptif peu coloré, l'endoderme présomptif plus pigmenté. Ces repères établis, Teissier montrait que la suite du développement était déterminée, en particulier que le troisième plan de segmentation est équatorial et sépare les blastomères ectodermiques incolores des blastomères endodermiques orangés.

Suivait une série d'expériences délicates qui, par des sections et des soudures d'orientations diverses, permettaient l'analyse des potentialités de régulation des blastulas et planulas. Il était connu qu'un fragment d'œuf ou d'embryon, point trop petit, donnait une larve réduite mais normale quelle que soit la région dont il provient, mais l'observation de la pigmentation naturelle, l'emploi de marques colorées vitalement, lui permettaient de préciser qu'au cours des processus de régulation, l'ectoderme se transforme indifféremment en endoderme et réciproquement, tandis que la polarité des fragments d'embryon est toujours conservée.

Une autre série d'expériences montrait que la symétrie bilatérale de la jeune colonie est, elle aussi, fixée très précocement. Ce plan de symétrie se confond avec l'un ou l'autre des deux premiers plans de segmentation qui, tous deux, contiennent l'axe de polarité. Il en est de même chez les Amphibiens et Teissier prouvait ainsi que les Hydraires n'échappent pas aux règles générales du développement embryonnaire. Poursuivant l'observation de toutes jeunes colonies de *Dynamena pumila* résultant de l'amputation de la partie postérieure des planulas, il observe que la colonie, issue d'une moitié antérieure, est composée de deux hydranthes normaux encadrant un fragment d'axocaulé à peine réduit. La régulation paraît, dans ce cas, normale. Mais, si l'on ôte un peu plus de la partie postérieure, il se forme parfois un seul polype dont l'hydrothèque, surmontée par l'axocaulé, est parfaitement symétrique. De telles colonies ne se rencontrent jamais dans la nature. Le polype étant convenablement nourri, l'axocaulé bourgeonne une paire d'hydranthes tout à fait normaux mais situés dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie du polype initial. Analysant ces résultats, Georges Teissier parvient à la conclusion que l'unique polype initial n'est pas l'homologue d'un polype droit ou gauche d'une colonie normale, mais résulte de la coalescence de ces

deux polypes et que son hydrothèque est l'homologue du bord externe de la thèque de chacun, d'où sa symétrie parfaite. Ainsi était montré qu'un plan de rechange est inscrit dans le code génétique de ces animaux leur permettant de différencier, selon la quantité de matière disponible, des colonies tout aussi viables, à deux hydranthes ou à un seul. Teissier établissait de la sorte que, dès le début des Métazoaires, chez les Hydraires au développement réputé inorganisé, les œufs sont fortement structurés quoiqu'à grand pouvoir de régulation.

N'oublions pas que ces travaux étaient menés par plaisir pourrait-on dire, puisque l'activité principale de Georges Teissier était alors consacrée à sa thèse sur la croissance des Insectes. Menant de front ses recherches dans ce domaine et dans celui de la dynamique des populations, il ne se passe pas d'année qu'il ne consacrat une publication aux Coelentérés. Ainsi c'est, en 1929, la découverte confirmée en 1945, du premier gisement européen de *Gonionemus murbachi*, Limnoméduse des côtes atlantiques américaines, récoltée dans l'herbier de l'île Callot.

Etudiant les cellules vertes des *Sertularella*, il compare ces prétendues Chlorelles aux Zooxanthelles de l'Actinie *Anemonia sulcata*, tenues pour des Cryptomonadines et découvre, en collaboration avec Hovasse, que leur structure nucléaire en fait des Péridiniens. Cette opinion, accueillie à l'époque avec beaucoup de scepticisme, se trouva confirmée à plusieurs reprises, quelque 30 ans plus tard, grâce aux lumières du microscope électronique.

Reprenant en 1934 les expériences de Spek sur l'aspect pris par l'œuf de Cténaire *Pleurobrachia pileus* après coloration vitale, il réfute l'interprétation physico-chimique élaborée par cet auteur de 1926 à 1931. Teissier montre, en particulier, que « dans les conditions où les colorants vitaux paraissent indiquer que l'ectoplasme est beaucoup plus alcalin que l'endoplasme, les colorants indicateurs les plus classiques et les plus sûrs montrent, au contraire, qu'entre les différents points de l'œuf n'existe aucune différence de pH qui soit appréciable ». Il concluait : « Je crois qu'une étude (cytologique) montrerait que les faits sont moins singuliers dans leur déterminisme que dans leur apparence. » 40 ans après, il était démontré que la substance corticale, tenue dans l'intervalle pour une substance responsable de la formation d'un organe (organ-forming substance) était « simplement un plasme riche en mitochondries » (Reverberi, 1965).

C'est en préparant la section de l'Inventaire de la faune marine de Roscoff consacrée aux Cnidaire que Teissier s'intéressa plus particulièrement aux Hydrozoaires de la faune interstitielle, *Halammohydra octopodites* et *H. schulzei*, découverts par Remane en 1927 et récoltés en divers points de la côte par Lévi et Swedmark. A cette occasion, s'instaura entre Georges Teissier et Bertil Swedmark une collaboration dont il est faible de dire qu'elle fut fructueuse. Ayant récolté dans les sables de Roscoff, plus d'individus qu'il n'en avait été observés jusque-là, ils purent confirmer les résultats de Remane quant à l'organisation de ces Hydrozoaires aberrants, tout en les corrigeant sur le point important de la structure de l'organe adhésif. D'endodermique et communiquant avec la cavité gastrovasculaire, cette cupule sécrétrice de mucus était reconnue ectodermique, sans lien autre que de contiguïté avec l'endoderme gastrique.

Cette découverte, confirmée par l'étude du développement embryonnaire qu'ils faisaient connaître remettait en question l'interprétation classique de ces animaux tenus pour des Narcoméduses. Il n'était plus possible d'homologuer la coiffe à une ombrelle rudimentaire, mais beaucoup plus logique de la rapprocher du bouton adhésif des actinules de Tubulaire. La description d'*Halammohydra vermiformis*, puis celle d'*Halammohydra adherens*, si hautement spécialisée, confirmaient leur hypothèse. C'est la découverte, en 1958 d'*Otohydra vagans*, indiscutablement proche des *Halammohydra* mais suffisamment différente pour être rangée dans une nouvelle famille, qui leur permit de créer pour ces Hydrozoaires solitaires et ciliés qui, conservant à l'état adulte l'organisation d'une actinule ne sont ni des polypes ni des méduses, le nouvel ordre des Actinulides, présenté au 15^e Congrès international de Zoologie à Londres.

Avec *Otohydra*, dans le même banc de sable coquillier de Trezen ar Skoden, tous deux découvraient une minuscule Hydroméduse qui, ayant perdu toute activité natatoire, ne se déplace plus que par traction sur ses tentacules. Originale par son mode de vie, *Armorhydra janowiczi*, l'est plus encore par son organisation. Le hasard voulait que Georges Teissier, en la démêlant, renoue avec ses premiers travaux et montre qu'il s'agit d'un cryptomédusoïde mais si particulier qu'une nouvelle famille, celle des Armorhydridéas devait être créée pour l'accueillir.

Tous ces Hydrozoaires et les principaux représentants des autres embranchements du mésopsammon furent filmés avec le concours de Dragesco et de Painlevé, permettant à de nombreux étudiants, enseignants et chercheurs d'accéder de plain pied à la connaissance de ce milieu.

La naissance en 1959 de l'ordre des Actinulides rouvrit un débat passionné, fructueux même pour les adversaires de la nouvelle interprétation. Ainsi, Werner, en 1965, observe à cette occasion pour la première fois que les Hydroméduses adultes possèdent sur les tentacules, sur le bord ombrellaire, sur le manubrium, une ciliature bien développée, ce qui lui permet avec vraisemblance, d'homologuer le corps des *Halammohydra* à ces régions. Mais la cause est entendue et la plupart des auteurs adoptent l'ordre des Actinulides. Des faits encore inédits viennent renforcer la thèse de Swedmark et Teissier ; nous serons malheureusement seul pour les présenter et nos déductions resteront débiles au regard de ce qu'en eût tiré le maître.

Une fois encore, Teissier se trouvait contraint de prendre position dans une controverse ancienne. Rompant l'alternative proposée dans laquelle le polype et la méduse sont successivement considérés comme primitifs, il renoue avec une conception non moins vénérable, celle de l'« actinule ancestrale » dont descendraient les représentants actuels des Hydrozoaires. Ses découvertes, l'interprétation délicate de l'organe adhésif des *Halammohydra*, la structure mixte de ces organismes, l'amenaient à repenser dans son ensemble le système de la classification des Hydrozoaires.

Mais ce remaniement dont il ne parlait qu'avec réticence, il ne l'a exposé dans ses grandes lignes qu'aux universitaires de Moscou et de Léninegrad. Du texte définitif, seul le titre est connu : « Les Actinulides et le système des Hydrozoaires ». Nul doute que cinquante ans

d'observation et de réflexion ne l'aient conduit à des vues profondément originales sur la phylogenèse de ce groupe et sur les liens unissant des structures aussi variées que le nodule médusaire des Leptolides, le flotteur de la larve siphonula, le bouton muqueux des actinules de Tubulaires, l'organe adhésif des *Halammohydra*.

C'est pourquoi nous souhaitons ardemment que puissent être sauvegardés les derniers manuscrits du professeur Teissier ; ils sont le fruit d'une synthèse dont peu d'hommes sont capables à chaque génération.

La rapidité de cet exposé m'a contraint à réduire aux dimensions d'un bouquet touffu ce qui, dans l'œuvre du maître, est un bosquet clair et aéré ; et si vous ne l'avez pas décelé, je vous prie de n'y voir que maladresse de l'élève.

Je ne puis conclure sans évoquer la chance que j'eus d'être choisi comme assistant par Georges Teissier et de mener huit ans durant, sous sa direction, des recherches variées sur les Hydrozoaires. A l'occasion de sa dernière publication, il m'initia au tri du sable, malgré mes réticences car j'étais occupé à d'autres travaux. Mais, rapidement, je fus entraîné par son enthousiasme, par l'intensité de sa curiosité, conscient d'être associé à une activité scientifique d'une rare qualité. Et mon étonnement était grand lorsque, les résultats impatientement attendus enfin acquis, le professeur Teissier les mettait aussitôt en doute et il fallait recommencer encore comme si l'expérience avait échoué.

En des circonstances plus qu'exceptionnelles, il advint que nos opinions divergèrent sur quelques points intra et extrauniversitaires. Si se former c'est d'abord s'opposer, je fus près de lui, là encore, à rude et bonne école. Lorsque cette année nous nous quittâmes pour les vacances de Noël, tirant des plans pour la prochaine rentrée, je savais que le professeur Teissier prolongerait son séjour à Roscoff et je me préparais à une longue absence. Et cette attente dure encore.

Intervention de Charles Bocquet

Professeur à l'Université Paris VI.

En un demi-siècle, Georges Teissier a bâti, aux laboratoires de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure et de la Faculté des Sciences de Paris, au Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie de Gif-sur-Yvette et, surtout, à la Station biologique de Roscoff, qui fut toujours son véritable port d'attache et près de laquelle il repose maintenant à jamais, une œuvre scientifique d'une si prestigieuse richesse et d'une rigueur si admirable qu'elle le place parmi les esprits les plus profonds et les plus novateurs qu'ait comptés la Biologie.

La liste de ses publications scientifiques, longue de 190 titres, laisse apparaître trois dates essentielles — 1922, 1926, 1932 — qui correspondent respectivement à ses premières Notes sur les Cnidaires, sur la croissance, sur la Génétique évolutive et marquent ainsi, pour

chacune, le début de ses recherches sur les thèmes majeurs, plus logiquement liés qu'il n'y paraît à première vue, qu'il n'a cessé de développer par la suite : Zoologie marine, Croissance et Biométrie, Génétique et Evolution. Depuis 1932, et pendant quarante ans, avec une continuité que conditionnait surtout son exceptionnelle faculté d'introspection, il a œuvré, le plus souvent par touches presque simultanées, à la réalisation des panneaux de ce triptyque.

Michel Lacassagne a exposé la part qui, dans cette œuvre, ressortit de la Zoologie traditionnelle, me laissant le redoutable honneur d'évoquer l'apport magistral de Georges Teissier dans ses domaines de prédilection : l'étude de la croissance, qui l'a conduit à ses travaux de Biométrie, et l'abord expérimental du problème de l'Evolution.

En fait, Georges Teissier a résumé, voici quelques années, mieux que quiconque ne pourrait le faire, l'essentiel de ses recherches, rappelé le contexte dans lequel elles ont pris leur essor et montré le caractère inéluctablement logique de leur progression. Ce texte, dont chaque phrase pourtant a été pesée, reste malheureusement trop long, aussi dense soit-il, pour qu'on puisse le reprendre ici dans son intégrité. Je me vois donc contraint de n'en citer que des fragments, parmi les plus significatifs, et de condenser trop brièvement les liens qui les unissent, mon unique souci étant de respecter la pensée directrice du Maître et de dire parfois ce qu'il ne pouvait écrire sur lui-même.

Vers 1920, les recherches sur la Croissance des espèces animales s'enlisaient dans l'édification de formules plus ou moins complexes, reflétant des modèles mécanistes assez simplistes et approximativement adaptés à des courbes, elles-mêmes approximativement ajustées à un nombre insuffisant de mesures. Ces conceptions ne pouvaient satisfaire un jeune et brillant agrégé, doté d'un sens critique redoutable, et dont les connaissances biologiques étaient assorties d'une vaste culture mathématique : « Je dus en conclure que toutes les qualités prêtées à certaines formules... étaient d'ordre strictement formel. » Les implications fondamentales de cette conclusion devaient marquer toute l'œuvre que Georges Teissier consacra aux problèmes de la croissance ; tout d'abord, exigeant de lui ce qu'il exigea à juste titre des autres, il s'imposa de réunir des mesures nombreuses et d'une exemplaire précision, comme préalable à tout travail sérieux ; mais surtout, il récusait toujours toute formule, aussi mathématiquement valable qu'elle soit, qui ne lui paraissait pas compatible avec une interprétation biologique correcte : à ce titre, il fut, dans la pleine acceptation du terme, biométricien.

Dans ses premiers travaux sur la croissance, théoriques ou concrets, Georges Teissier continua de faire intervenir le facteur temps, mais comme l'expression de l'âge physiologique des organismes, l'unité de temps pour les Arthropodes étant l'intervalle entre deux mues successives. « C'est en réfléchissant sur la signification de ce temps physiologique que je fus conduit à proposer, dans un travail publié avec René Lambert, une « Théorie de la similitude biologique », qui reliait d'une façon très simple ce temps et la taille, chez des animaux de même forme et de même organisation. Capable en son principe de rendre compte de phénomènes très variés, la notion de similitude biologique... m'a permis de trouver la signification biométrique de deux groupes de lois du métabolisme..., la « loi des surfaces »

et la « loi des tailles », qui donnaient encore lieu à d'âpres controverses et les « lois énergétiques du développement » de Rübner, qui étaient restées inexpliquées jusque-là. »

Parallèlement, à partir de la somme de documents amassés sur des Insectes d'élevage commode, il établissait, d'une manière si définitivement classique que ses graphiques figurent dans tous les traités, voire dans tous les manuels, et que beaucoup ne savent même plus à qui on les doit, que la croissance globale, exprimée en dimensions linéaires ou pondérales (poids frais et poids sec) des Arthropodes est fondamentalement discontinue et que « les différences très marquées qui s'observent entre animaux à tégument dur et animaux à tégument mou, ou entre formes aquatiques et formes terrestres » sont d'importance secondaire ; les résultats obtenus lui permettaient de reconsidérer la portée et l'interprétation des lois de Dyar.

Très rapidement pourtant, Georges Teissier fut amené, en même temps que Julian Huxley en Angleterre, à comparer « les variations concomitantes de grandeurs mesurées sur un même individu ». Ces études de croissance relative lui permettaient de faire totalement abstraction du temps réel ou physiologique et, par là, d'élargir à l'infini la gamme des formes utilisables en Biométrie, en y intégrant les Crustacés supérieurs et notamment l'espèce à laquelle il voua une attention toute spéciale, la grande Araignée de mer, *Maia squinado*.

« Je me suis attaché, pour commencer, à l'étude des changements minimes mais réguliers qui se produisent, dans la forme, dans la structure anatomique et dans la composition chimique des larves d'insectes au cours de leur croissance. Mon souci était à l'inverse de celui de Julian Huxley qui, dans le même temps, s'attachait à l'étude de phénomènes plus immédiatement frappants, comme ceux que présentent les Crustacés et les Insectes connus pour l'importance de leur dimorphisme sexuel, mais en définitive, les résultats de ces premières études furent à peu près les mêmes. On peut les résumer en disant que, dans tous les cas, les taux d'accroissement à la mue de deux grandeurs mesurées sur un même animal restent proportionnels ou, ce qui revient au même, qu'en l'absence de métamorphose, les logarithmes des deux mesures restent unis par une relation linéaire », ce qu'exprime la relation d'allométrie. Rappelons en passant que ce terme, universellement adopté depuis 1935 pour évoquer la loi élémentaire de la croissance relative, résulte d'une entente cordiale entre Huxley qui, à la suite de Pézard, parlait jusque-là de croissances isogoniques et hétérogoniques, et Teissier qui, utilisant tout d'abord une terminologie empruntée à Champy, employait les qualificatifs d'harmoniques et de dysharmoniques.

Chacun sait qu'après avoir montré « que les dimensions de la carapace du crabe enragé sont unies entre elles par des relations d'allométrie d'une parfaite simplicité », Georges Teissier s'attacha à l'analyse des cas beaucoup plus complexes présentés par d'autres Crustacés Décapodes, dont il établit que « le développement se découpe naturellement en étapes séparées par des « mues critiques ». « A l'intérieur d'une même étape, chaque appendice suit une relation d'allométrie exactement définie et son taux d'accroissement à la mue reste constant ; le passage d'une étape à la suivante se marque par des changements brusques des pentes des droites d'allométrie carac-

La relation d'allométrie
sa signification physiologique et biologique

Les chapitres de l'étude de la croissance sont les
propos relatifs au rôle des plus remarquables, est sous
autorité de celui qui traite des changements de proportions,
des différents organes ou, autrement dit, de la croissance
relative. Les recherches sur cette question, fort nombreuses
depuis une cinquantaine d'années ont été ^{parfois} fournies en matière
à plusieurs ordres au point, en particulier des développements (1).

La question est actuellement si complexe et si confuse
qu'il apparaît qu'on ne peut en explorer les profondeurs
sans se contenter, ou de ne traiter que les quelques lignes
du sujet, ou l'écarter de côté. Les auteurs ont des difficultés
de poids importants, mais aussi la plupart des difficultés
qui s'attachent à une question beaucoup plus limitée, on a vu
de l'appropriation. C'est à ce dernier point qu'il me paraît
exister une certaine similitude - qui à la vérité se
trouve au centre même du sujet. Dans ce qui
va suivre nous allons chercher la signification de
exacte de la relation d'allométrie qui, depuis plus de
vingt ans, est généralement considérée de tout état
sur la croissance relative.

téristiques des divers appendices. Les valeurs de ces constantes, identiques dans les deux sexes lorsque l'animal est jeune, commencent à diverger lors de la « mue de prépuberté » et deviennent très différentes les unes des autres après la « mue de puberté ». La taille à laquelle se produisent ces mues critiques n'étant pas la même pour tous les individus, il peut exister dans certaines espèces, pour certaines classes de taille, un « dimorphisme des mâles », souvent très marqué, que l'on n'avait pas su interpréter » et qui se traduit sur les courbes par une véritable discontinuité.

Georges Teissier put montrer la valeur générale des concepts qu'il avait dégagés en les appliquant à des animaux à croissance continue, comme les Mammifères, l'Homme y compris.

D'autres recherches sur la croissance globale, effectuées soit avec B. Ephrussi, soit avec P. Chouard, devaient le conduire à donner une « interprétation physiologique tout à fait plausible des lois de la croissance relative, qui seraient des conséquences d'une concurrence pour l'aliment s'exerçant au sein d'un même milieu intérieur, entre les différents types cellulaires. Cette interprétation, satisfaisante à bien des égards mais un peu trop schématique, a le grand inconvénient de ne pas s'appliquer sans artifice à la croissance biochimique, qui obéit cependant... à des lois identiques dans leur forme, à celles qui régissent la croissance linéaire ou la croissance pondérale des organes. C'est pour cette raison et aussi, il faut bien le dire, par goût personnel, que je me suis bien plus longuement attaché à l'analyse formelle de la notion d'allométrie et de ses conséquences. »

« Il fallait, pour commencer, justifier la transformation logarithmique des données qui intervient dans toute étude de croissance relative... Tout ce que l'on a appris depuis Galton sur la variabilité montre, comme il le prévoyait, que le coefficient de variabilité, qui en est la meilleure mesure, est pour chaque organe d'animaux adultes de même espèce, indépendant de la taille, ce qui suffit à légitimer notre procédure, conforme, au surplus, aux plus récents enseignements de la génétique quantitative. Il fallait, en second lieu, remplacer les techniques d'ajustement graphique, trop exclusivement employées jusque-là, par des procédés un peu plus élaborés et faire un usage plus régulier des méthodes statistiques », quitte à les adapter aux problèmes précis qu'il s'agissait de résoudre.

Ayant établi que les *Maia* possèdent un véritable stade imaginal, G. Teissier put ramener leur allométrie de taille à un problème de variabilité et, allant « beaucoup plus loin qu'il n'est d'usage dans l'analyse des phénomènes d'allométrie », chercha « la signification des écarts individuels à la loi moyenne, que l'on tient généralement pour négligeables ». Appliquant pour la première fois à un problème de morphologie quantitative, dès 1938, les méthodes d'analyse factorielle utilisées jusque-là par les psychologues, reprenant ce travail en 1955, à l'aide de méthodes de calcul plus régulières, il fut conduit à « reconnaître que les caractères biométriques d'un mâle adulte de l'espèce étudiée dépendaient essentiellement de deux facteurs dont l'un, la « taille », définie pour la première composante principale de la matrice des corrélations, suffit à rendre compte de près de 98 centièmes de la variance totale et de tous les faits d'allométrie, et dont l'autre, qui ne correspond guère qu'à 9 millièmes de cette variance, est presque

entièrement imputable aux variations individuelles d'un facteur hormonal sexuel. Deux gradients superposés, l'un imputable à la première composante, l'autre à la deuxième, peuvent être décrits en ces termes de « saturations » en facteur taille ou facteur sexuel ».

« L'analyse de la variabilité, dont le principe vient d'être esquissé, équivaut, dans sa première étape, au calcul du plus grand axe d'un nuage rectilinéaire et fournit la meilleure détermination que l'on puisse obtenir des constantes d'allométrie, tenu compte de l'ensemble des informations numériques dont on dispose. »

Personne n'a jamais approfondi, plus avant que G. Teissier, la notion d'allométrie. Il était toujours à la recherche de techniques nouvelles, destinées à économiser des calculs fastidieux, mais sans rien céder à la rigueur fondamentale des principes, ou surtout occupé à pénétrer plus profondément la signification biologique de ses déductions mathématiques. C'est évidemment dans son bureau de travail qu'il poursuivait le plus souvent ses longues méditations ; mais ne lui arrivait-il pas, en société, de se faire un écran d'un roman policier, ou d'un journal dont on s'étonnait qu'il le lise à l'envers, pour s'isoler dans ses réflexions et jongler avec ses formules favorites ? Et, pendant bien des années, n'a-t-il pas joué avec toutes les machines à calculer de bureau disponibles sur le marché international, dont il connaissait les qualités et les limites respectives, après avoir épuisé toutes leurs possibilités et souvent dépassé les prévisions des constructeurs ? On sait que bien des biologistes, réfractaires à l'emploi des statistiques en Biologie, lui ont fait grief de ses tendances, alors qu'il était le premier, et peut-être le seul à l'époque, à dire avec raison qu'il est vain de chercher à déceler des différences biométriques entre des populations qui, grâce à cet excellent intégrateur qu'est l'œil humain, paraissent semblables à un observateur évidemment qualifié, et à redouter, avec la mode des analyses multivariates et l'usage parfois abusif des gros ordinateurs, l'incompétence au moins relative, soit mathématique, soit biologique, de certains de leurs utilisateurs. Il savait mieux que personne que la rigueur, à laquelle il tenait tant, n'a de sens que si l'on possède l'intelligence de la rigueur.

Dans le domaine de l'évolution, indissociable de la variabilité génétique, Georges Teissier, par les recherches qu'il entreprit et poursuivit durant plusieurs années avec Ph. L'Héritier, eut l'immense mérite de faire participer la France à l'édification de la théorie synthétique de l'évolution, basée sur une étude aussi expérimentale que possible de problèmes réputés inaccessibles à l'expérience et devenus, pour un temps, un sujet réservé à quelques philosophes de compétence incertaine. Que l'on me permette de citer quelques passages empruntés à l'admirable conférence qu'il prononça en 1961 sur le « Transformisme d'aujourd'hui » :

« Dans les années 20, le domaine jadis florissant des recherches transformistes était donc devenu un désert que l'on évitait de traverser autrement qu'en touriste pressé, et auquel il n'était pas décent de trop s'intéresser. Il se trouvait pourtant, de par le monde, un petit nombre de jeunes hommes achevant leurs études universitaires qui, par non-conformisme ou pour toute autre raison, étaient attirés par ce domaine maudit. Ils ne désiraient pas parler de l'évolution, mais, ce

qui n'est pas du tout la même chose, ils voulaient l'étudier, l'étudier comme on étudie tout autre problème scientifique, par l'expérience et par le raisonnement. »

« Il n'y avait pas, au départ, de partisans d'une théorie nouvelle, ni de sectateurs nostalgiques d'idéologies périmées, rien que de jeunes hommes qui avaient en commun, comme nous l'avons su plus tard, quelques idées simples, idées qui eussent paru très banales au temps où les biologistes s'interdisaient de façon intransigeante tout appel au vitalisme ou au finalisme, et où une explication ne pouvait être reçue que si elle était rigoureusement rationnelle. Nous étions convaincus que s'il existait des « forces » responsables de l'évolution, elles ne pouvaient pas être d'une autre nature que celles qui agissent encore aujourd'hui et qu'elles pouvaient, par conséquent, être décelées, puis étudiées par des méthodes scientifiques régulières. »

En fait, grâce aux travaux de Hardy, Weinberg, Haldane, Fisher, Volterra, une Génétique des populations ou Génétique évolutive s'était peu à peu édifiée, au cours du premier tiers de notre siècle, en un système théorique très élaboré, reposant sur des prémices raisonnables, mais en pleine dysharmonie, situation exceptionnelle pour une discipline biologique, avec les faits expérimentaux susceptibles de lui conférer une solide réalité.

L'invention, par L'Héritier et Teissier, de cages à population de *Drosophiles* ou *démomètres*, permettant « de conserver, pendant un temps aussi long qu'on le désire, une population de *Drosophiles* maintenue stationnaire par un apport régulier et constant de nourriture et d'en suivre toutes les variations », a fourni la preuve expérimentale du jeu de la sélection naturelle, pierre angulaire de la théorie darwinienne de l'origine des espèces.

« Nous avons montré aisément que la sélection par l'alimentation favorisait nettement certains gènes : la plupart des mutants usuels voient leur fréquence diminuer très rapidement et finissent par disparaître, tandis que la fréquence de quelques autres se stabilise à un niveau assez bas, mais suffisant pour qu'ils puissent persister très longtemps et, peut-être indéfiniment. Ces premiers résultats suffisaient à prouver que les différentes combinaisons génétiques présentes dans une même population avaient des possibilités de survie inégales. »

« Nous laissant détourner de ces premières recherches par la découverte fortuite d'une race de *Drosophiles*, pour laquelle le gaz carbonique était un poison violent et par l'étude difficile de ce singulier problème, un peu découragés aussi par l'extrême longueur de ces recherches qui exigent parfois qu'une même population soit suivie pendant plusieurs années consécutives, nous nous contentâmes, pour un temps, d'entretenir et de suivre nos plus anciennes populations, sans entreprendre de nouvelles expériences. Mais, lorsque, en 1938, L'Héritier dut quitter Paris, je lui abandonnai l'étude des *Drosophiles* « sensibles », qu'il a beaucoup développée, en me réservant celle des populations expérimentales que je poursuivis seul.

« Une étude théorique des équilibres géniques m'ayant montré que, dans certaines conditions, des gènes très délétères devaient pouvoir subsister indéfiniment dans une population stationnaire, j'entrepris

de mettre en évidence ces équilibres paradoxaux. J'y réussis et pus obtenir à cette occasion, pour la première fois, une mesure de la « valeur sélective » d'un gène, donnant ainsi un sens concret à une grandeur qui n'était jusque-là qu'un paramètre dans une équation.

« En 1942, le hasard, récompensant enfin une longue patience, m'apportait un résultat cherché en vain depuis cinq ans : je voyais, dans une de mes cages, apparaître, s'installer et se stabiliser à une fréquence élevée, le mutant « sepia ». La preuve était ainsi donnée que la sélection naturelle, conservatrice en ce qu'elle élimine le plus grand nombre des mutants, est aussi novatrice, puisqu'elle permet à certains d'entre eux de se fixer dans une population où ils sont apparus fortuitement. »

D'autres recherches, sur les modalités d'équilibre entre deux mutants indépendants, ou entre deux espèces de *Drosophila* mis en concurrence en démomètre, vinrent compléter les précédentes.

G. Teissier savait bien, cependant, que les mutants utilisés dans ces expériences de compétition ne se rencontraient guère dans les populations naturelles. Afin d'esquiver cette difficulté, il s'attaqua à l'étude évolutive de *Drosophiles* ne différant entre elles que par des caractères quantitatifs, déterminés par les effets algébriques additifs de nombreux gènes et dont l'intérêt évolutif majeur est incontestable.

« L'étude de ces caractères ne peut être faite que par des méthodes statistiques et constitue aujourd'hui une discipline, importante par ses applications, que l'on nomme indifféremment « génétique quantitative » ou « biométrie génétique ».

« Ayant fait étudier par mes élèves un certain nombre de caractères quantitatifs chez des *Drosophiles* de même espèce et d'origines géographiques diverses, j'ai constaté entre autres choses, que les souches d'origine française et d'origine japonaise différaient de façon très significative par plusieurs caractères mesurables et notamment par le nombre d'ovarioles des femelles. » Georges Teissier mettait ainsi en évidence, pour la première fois, l'existence des races géographiques ou sous-espèces au sein de l'espèce *Drosophila melanogaster*. « Prenant alors comme point de départ de mes croisements, des souches européennes et des souches asiatiques, je les ai placées dans mes cages et j'ai suivi l'évolution de leurs métis ». Ces expériences sont si longues que certaines d'entre elles, commencées il y a plus de quinze années, vont demeurer inachevées ; Georges Teissier put toutefois prouver « que, dans tous les cas, les populations tendent vers un état d'équilibre, qui dépend largement des conditions de concurrence et de la température, mais assez peu de la composition initiale de la population ; tout se passant comme si elles s'adaptaient aux conditions très particulières, mais, en somme acceptables, du biotope que constitue pour elles, chacune des cages ». « Un fait très important à noter pour la théorie générale de l'évolution, est que la « fluctuation génique » de nos populations expérimentales reste toujours très grande, malgré la sévérité de la sélection naturelle qui s'y exerce et que, même après un temps très long, la sélection artificielle y reste efficace. »

Georges Teissier savait évidemment aussi que, si importants que puissent être les apports de populations expérimentalement contrôlées dans l'analyse des processus évolutifs élémentaires, l'évolution est un

phénomène naturel et se déroule en dehors de toute intervention humaine.

C'est pourquoi il effectua, dès 1935, avec Philippe L'Héritier et Yvette Neefs, sur la terrasse du Laboratoire Lacaze-Duthiers, des observations sur « une population de *Drosophiles*, comportant un mélange de mouches normales et de mouches « vestigiales », à ailes atrophiées et incapables de voler. L'agent sélectif était le vent, qui ne manque jamais en cet endroit. Favorisant les mouches aptères, qui restent cramponnées à la nourriture et emportant un bon nombre d'individus ailés, il a permis la multiplication des « vestigiales » qui, moins vigoureuses et moins fécondes que les normales, disparaissaient en revanche rapidement devant elles, lorsque l'élevage était à l'abri du vent. On voit que cette expérience justifie complètement l'hypothèse, tournée à tort en dérision, qu'avait formulée Darwin pour expliquer, par le jeu de la sélection naturelle, l'origine de l'aptérisme de beaucoup d'insectes du bord de la mer ».

C'est pour la même raison qu'il attacha, depuis 1951, un intérêt tout particulier à la génétique des populations naturelles de *Sphaeroma serratum*. Les recherches entreprises sur cet Isopode littoral, d'abord avec C. Lévi et moi-même, puis avec H. Høstlandt, puis avec R. Lejuez et moi, ont montré combien il était difficile, en dépit d'un énorme travail régulièrement poursuivi sur un matériel pourtant favorable, d'aboutir, sauf en certains cas heureux, à une interprétation définitive des spectres phénotypiques et génotypiques correspondant aux très nombreuses populations locales analysées jusqu'ici. Dans sa dernière publication, sortie des presses quelques mois seulement avant sa mort, Georges Teissier exposait, avec une juste prudence qu'ont parfois oubliée nombre de collègues français ou étrangers, les quelques résultats indiscutables que nous pouvons avancer, touchant les valeurs sélectives de certains gènes en fonction des conditions écologiques régnant dans les stations prospectées.

Au cours de ces dernières années, Georges Teissier a également consacré de longues réflexions au problème du fardeau génétique. Il s'inquiétait aussi du devenir de l'humanité, s'efforçant, dans ses cours de Biométrie génétique, discipline pourtant essentiellement théorique, de faire comprendre « les raisons du succès de certaines tentatives, comme celles qui ont permis de créer les Maïs hybrides à haut rendement, ou d'expliquer l'échec, à lourdes conséquences économiques, de certains essais maladroits d'amélioration du bétail ». Il enseignait aussi que « certaines pratiques avantageuses dans l'immédiat, et préconisées pour cette raison par trop de spécialistes, peuvent présenter les plus grands dangers pour l'avenir même de nos élevages et de nos cultures, la sagesse commandant de ne pas appauvrir inconsidérément les réserves génétiques dont nous disposons encore dans nos troupeaux et dans nos champs ».

Voici donc, abusivement réduite à ses grands traits, l'œuvre de Georges Teissier, œuvre que sa disparition brutale, le 7 janvier de cette année, allait malheureusement laisser inachevée : nous espérons beaucoup que, libéré depuis octobre dernier d'une partie des charges écrasantes qui pesaient sur lui, il trouverait enfin le temps de poursuivre l'analyse des documents numériques accumulés, tant sur l'allo-métrie des *Maia* que sur l'évolution des caractères quantitatifs des

populations drosophilennes, et de rédiger cet ouvrage sur l'Evolution auquel il songeait et qui, synthétisant les longues réflexions de toute une vie, eût, sans aucun doute, fait le plus grand honneur à la Biologie française. Une destinée aussi inexorable que déplorable en a décidé autrement.

L'œuvre de Georges Teissier a fait franchir à la Biologie une étape capitale. Non que toutes ses publications aient suscité des échos internationaux immédiats : il constatait d'ailleurs, non sans beaucoup d'humour, qu'il s'écoulait parfois dix ans et plus avant qu'on le cite et qu'on retrouve, dans un autre pays, à propos d'un nouveau travail, l'une de ses découvertes de précurseur. Les causes de tels déphasages sont multiples. Il avait opté pour la rigueur la plus exigeante et méprisait le spectaculaire, les sujets qu'il abordait pouvant paraître peu attrayants, voire hermétiques, aux yeux du plus grand nombre ; à de rares exceptions près, il s'est refusé à écrire dans une langue autre que française, et dans un français d'une noblesse, d'une simplicité, d'une clarté toute classique, mais dont la finesse était sûrement inaccessible à la majorité des chercheurs non francophones ; enfin, il ne lui déplaisait pas, orgueilleux qu'il était de maîtriser les voies de vérité qu'il traçait, que ces chemins demeurent peu fréquentés, pourvu qu'ils fussent bien fréquentés ; il regrettait presque de voir figurer, dans les programmes universitaires récents, les idées pour lesquelles il s'était si longtemps battu. Cependant, la plupart de ses travaux lui ont justement valu, de son vivant, une renommée mondiale. Ne devait-il pas présider, alors qu'il était âgé de 47 ans, le premier Congrès International de Biométrie de Woods-Hole, en 1961, le Séminaire International sur l'emploi des méthodes statistiques en Biologie de Blaricum, en 1962, le Conseil scientifique du Service de Génétique et de Biologie quantitative de la D.G.R.S.T.

Mais on conviendra que la portée d'une œuvre ne se mesure pas seulement à l'importance de telles consécérations officielles. La relation d'allométrie est depuis longtemps d'un emploi constant dans l'étude de tous les problèmes, biologiques ou paléontologiques, de morphologie quantitative ; elle a trouvé un champ d'exploitation particulièrement vaste dans les travaux sur la sexualité ; avec le développement des recherches de systématique évolutive, qui est une systématique des populations, son intérêt ne fait et ne fera que croître, même si l'on sait que les arguments biométriques ne suffisent pas, à eux seuls, à préciser le niveau taxinomique des populations comparées. Au sujet des travaux évolutifs de Georges Teissier et de Philippe L'Héritier, je me permettrai de rappeler, tout d'abord, que bien des recherches poursuivies dans tous les pays, et notamment par les écoles américaines, reposent sur l'emploi des démomètres et que ceux-ci, ne différant du modèle amélioré des laboratoires de Georges Teissier que par l'utilisation de matière plastique, sont aujourd'hui fabriqués commercialement au Japon, qui les exporte en Amérique. Mais surtout, l'application aux faits d'évolution du principe des causes actuelles et l'avènement de recherches expérimentales qui ont vivifié la Génétique évolutive et ouvert la voie à la Systématique évolutive ont marqué, au moins un point critique, sinon une véritable discontinuité, dans la pensée biologique contemporaine. Il nous appartient et il appartiendra aux générations futures de chercheurs de faire fructifier le grand héritage

que Georges Teissier a légué au monde savant. On dit souvent que l'œuvre d'un homme, estimé grand de son vivant, ne peut être vraiment jugée qu'une trentaine d'années après sa mort ; il ne fait aucun doute que, si toutefois notre civilisation et la hiérarchie des valeurs qui a fait la grandeur de l'humanité ne sombrent pas dans une catastrophe anéantissante, le renom de Georges Teissier ne fera que croître, bien au-delà de trois décennies, au cours des générations à venir, de ces générations dont il a suprêmement souhaité le bonheur.

Liste chronologique
des publications scientifiques de Georges Teissier

1. Sur le développement et la valeur morphologique des gonophores de *Dynamena pumila* (L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 47, 1922, pp. 259-263.
2. Sur la valeur morphologique des prétendues chlorelles de *Sertularella polyzonias* L. et de certaines cellules pigmentaires d'Hydriaires Calyptoblastiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 47, 1922, pp. 354-357.
3. Observation des Médusoïdes et des Planulas de *Sertularia operculata* L. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, 47, 1922, pp. 357-361, 8 fig.
4. Péridiniens et Zooxanthelles (en collaboration avec R. Hovasse). *C. R. Acad. Sc., Paris*, 176, 1923, pp. 716-717.
5. Sur la position systématique des Xanthelles (en collaboration avec R. Hovasse). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 48, 1923, pp. 146-150, 1 fig.
6. Notes sur les Cirripèdes operculés de la région de Roscoff (en collaboration avec M. Prenant). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 48, 1923, pp. 170-178.
7. Recherches sur *Dynamena pumila* (L.). Fragments d'une monographie zoologique. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 1, 1923, 60 p., 50 fig.
8. Organisation et fonctionnement du gonange chez *Hydrallmania falcata* (L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49, 1924, pp. 70-75, 9 fig.
9. Changement de coloration des embryons de *Clava squamata* L. au cours de l'ontogenèse. Interprétation chimique et physiologique. *Trav. Stat. Biol. Wimeux*, 9, 1924, pp. 232-238.
10. Notes éthologiques sur la Faune marine sessile des environs de Roscoff (Cirripèdes, Bryozoaires, Hydriaires) (en collaboration avec Marcel Prenant). *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 2, 1924, 49 p., 1 fig.
11. Nature et destinée dans l'ontogenèse du pigment noir-gris des œufs de *Clava squamata* L. *Assoc. Fr. Avanc. Sc.*, Liège, 1924, 2 p.
12. Etude des pigments d'une Bactériacée sulfureuse *Chromatium okenii* Perty (en collaboration avec R. Lévy et R. Wurmser). *Ann. Physiol. et Phys. Chim. Biol.*, 1, 1925, pp. 298-311, 1 fig.
13. Sur la croissance embryonnaire de *Chrysaora hysoecella* (L.) Méduse Acalèphe (en collaboration avec L. Teissier). *C.R. Acad. Sc.*, 181, 1925, pp. 530-532.
14. Quelques observations sur les jeunes Scyphistomes de *Chrysaora hysoecella* (L.) (en collaboration avec L. Teissier). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 50, 1925, pp. 412-419, 16 fig.
15. Notes critiques sur la morphologie du gonophore chez les Hydriaires. I. Caractères distinctifs des Hétéromédusoïdes et des Cryptomédusoïdes. *Arch. Zool. exp. gén. Notes et Revues*, 65, 1926, pp. 75-86, 6 fig.
16. Notes sur les pigments animaux. I. Pigments de *Sagartia parasitica* Couch. (en collaboration avec M. Abeloos). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51, 1926, pp. 145-148.
17. Notes sur les pigments animaux. II. Sur quelques pigments naturels indicateurs colorés (en collaboration avec M. Abeloos). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51, 1926, pp. 149-151.
18. Sur la teneur en eau et en substances organiques de *Chrysaora hysoecella* (L.) aux différents stades de son ontogenèse. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51, 1926, pp. 266-273.
19. Sur la Biométrie de l'œil à facettes des Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 51, 1926, pp. 501-505.
20. Théorie de la Similitude Biologique (en collaboration avec R. Lambert) (*C.R. Acad. Sc., Paris*, 184, 1927, pp. 121-123.
21. Théorie de la Similitude Biologique (en collaboration avec R. Lambert). *Ann. Phys. et Phys.-Chim. Biol.*, 3, 1927, pp. 212-246, 2 tableaux, 3 graphiques.
22. Similitude Biologique et lois énergétiques du développement de Rübner. *C.R. Soc. Biol.*, 96, 1927, p. 954.
23. Similitude Biologique et croissance pondérale. Interprétation des « cycles de croissance ». *C.R. Soc. Biol.*, 96, 1927, p. 955.

24. Similitude Biologique et indices biométriques rationnels. *C.R. Soc. Biol.*, 97, 1927, p. 146.
25. Similitude Biologique et loi des Surfaces. *C.R. Soc. Biol.*, 97, 1927, p. 206.
26. La croissance nucléaire en fonction de la croissance cellulaire au cours de l'ovogenèse chez *Hydractinia echinata* (Flem). *C.R. Soc. Biol.*, 97, 1927, p. 1524.
27. Les principales étapes du développement d'*Hydractinia echinata* (Flem) (en collaboration avec L. Teissier). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 52, 1927, pp. 537-548, 24 fig.
28. La grandeur du métabolisme en fonction de la taille. Etude de biométrie théorique. *Ann. Phys. et Phys.-Chim. Biol.*, 4, 1928, pp. 1-26.
29. Croissance pondérale et croissance linéaire chez les Insectes. *C.R. Soc. Biol.*, 98, 1928, p. 842.
30. Sur l'indépendance relative de la croissance et des mues chez les Insectes. *C.R. Soc. Biol.*, 98, 1928, p. 903.
31. Croissance des populations et Croissance des organismes. Examen historique et critique de quelques théories. *Ann. Phys. et Phys.-Chim. Biol.*, 4, 1928, pp. 342-385.
32. Sur les dysharmonies de croissance chez les Insectes. *C.R. Soc. Biol.*, 99, 1928, p. 297.
33. Sur la croissance pondérale du squelette chitineux chez les Insectes. *C.R. Soc. Biol.*, 99, 1928, p. 299.
34. La perte de poids de *Tenebrio molitor* L., lors de la mort par inanition, ne dépend pas de la température. *C.R. Soc. Biol.*, 99, 1928, p. 602.
35. Sur quelques dysharmonies de croissance des Crustacés Brachyures. *C.R. Soc. Biol.*, 99, 1928, p. 134.
36. La croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, 69, 1929, pp. 137-178, 11 fig., 5 tableaux.
37. Les courbes de croissance des Métazoaires et leur analyse (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 100, 1929, p. 235.
38. Dysharmonies biochimiques dans la croissance larvaire de *Tenebrio molitor* L. *C.R. Soc. Biol.*, 100, 1929, p. 1171.
39. Quelques observations éthologiques sur la faune marine des environs de Roscoff. *Trav. Lab. St-Servan*, 4, 1929, pp. 8-9.
40. Les granulations pigmentaires de *Sertularella* (Hydraire) et de *Clathrina* (Eponge). Etude comparée (en collaboration avec M. Volkonsky). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 54, 1929, pp. 599-606.
41. L'origine multiple de certaines colonies d'*Hydractinia echinata* (Flem) et ses conséquences possibles. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 54, 1929, pp. 645-647, 4 fig.
42. Morphologie des jeunes colonies de *Sertularia operculata* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 54, 1929, pp. 647-650, 6 fig.
43. Polyembryonie accidentelle de *Gonothyrea loveni* Allm. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55, 1930, pp. 81-82.
44. Changements de coloration des embryons de *Sertularella gaudichaudi* Lamx, au cours du développement. Interprétation chimique et physiologique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55, 1930, pp. 225-227.
45. Sur les pigments des Hydraires. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 55, 1930, pp. 220-230.
46. Notes sur la faune marine de la région de Roscoff. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 8, 1930, p. 181.
47. Sur la faune des stations abritées. Un facteur possible de la répartition des espèces sessiles. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 8, 1930, p. 187.
48. *Actinia fragacea* est-elle une simple variété d'*Actinia equina* (en collaboration avec L. Teissier). *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 8, 1930, p. 190.
49. Sur l'énergétique de la croissance de *Tenebrio molitor* L. *C.R. Soc. Biol.*, 104, 1930, p. 857.
50. Discontinuités et indétermination dans la croissance biochimique de *Galleria mellonella* L. *C.R. Soc. Biol.*, 104, 1930, p. 859.
51. Sur la polarité et les localisations germinales de l'œuf des Hydraires (en collaboration avec L. Teissier). *C.R. Soc. Biol.*, 105, 1930, p. 668.
52. Polarité morphologique et polarité physiologique de l'embryon des Hydraires. *C.R. Soc. Biol.*, 105, 1930, p. 671.
53. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 9, 1931, pp. 29-238, 58 graphiques, 19 tableaux.
54. Etude expérimentale du développement de quelques Hydraires. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (10), 14, 1931, pp. 5-59, 23 fig.

55. Sur la croissance résiduelle des cultures de fibroblastes (en collaboration avec B. Ephrussi). *C.R. Soc. Biol.*, 108, 1931, p. 946.
56. Sur l'origine germinale de la symétrie bilatérale de certains Hydriaires (en collaboration avec L. Teissier). *C.R. Soc. Biol.*, 108, 1931, p. 1124.
57. Etude quantitative de la croissance des cultures de tissus. I. La croissance résiduelle (en collaboration avec B. Ephrussi). *Arch. Exp. Zellforsch.*, 12, 1932, pp. 1-29, 10 fig.
58. Les cellules pigmentaires de *Sertularia gracilis* (Hassal) et leur origine (en collaboration avec L. Teissier). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 57, 1932, pp. 163-167.
59. Sur la composition chimique des planulas de *Chrysaora hysocella*. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, 57, 1932, pp. 160-162.
60. Origine et nature du pigment carotinoïde des œufs de *Daphnia pulex* (de Geer). *C.R. Soc. Biol.*, 109, 1932, p. 813.
61. Sur les *Beroë* et les *Pleurobrachia* de la Manche. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 10, 1932, pp. 107-113.
62. Existence de *Gonionemus murbaichi* Mayer sur les côtes de Bretagne. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 10, 1932, pp. 115-116.
63. Développement embryonnaire d'*Obelaria gelatinosa* (Pallas). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 57, 1932, pp. 228-233.
64. Relations entre la croissance des diverses parties de la plantule de Melon et la quantité de réserves laissée à la disposition de l'embryon (en collaboration avec P. Chouard). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 194, 1932, p. 153.
65. Variations de l'intensité de croissance chez les plantules de Melon en cours du développement et en fonction de la quantité de réserves disponibles (en collaboration avec P. Chouard). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 194, 1932, p. 1976.
66. Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 67, 1933, pp. 401-444, 2 fig., 16 graphiques, 2 tableaux.
67. Sur la croissance du système nerveux central chez les Céphalopodes. *C.R. Soc. Biol.*, 112, 1933, p. 777.
68. A propos des lois de la croissance (*Skand Arch. f. Physiol.*, 66, 1933, pp. 104-108 et 111-112).
69. Recherches sur les potentialités de l'œuf des Hydriaires. Polarité des larves complexes produites par greffe embryonnaire. *C.R. Soc. Biol.*, 113, 1933, p. 26.
70. Morphologie des jeunes colonies de cinq espèces de Sertulariidées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 58, 1933, pp. 121-124, 2 fig.
71. Structure et développement du gonophore de *Sertularia gracilis* Hassal. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 58, 1933, pp. 124-128.
72. Les lois élémentaires de la Croissance. *Ann. Soc. Roy. Sc. Méd. et Nat. Bruxelles*, 3-4, 42 pp., 9 fig.
73. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actualités Sc. et Ind.*, 95, 1933, pp. 1-39, 14 fig.
74. Etude d'une population de Drosophiles en équilibre (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 197, 1933, p. 1765.
75. Colorations vitales et réaction ionique du cytoplasme. Etude de l'œuf de *Pleurobrachia pileus*. Vol. publié à la mémoire du Professeur Jean Cantacuzène, 1934, pp. 713-721, Paris, Masson.
76. Recherches sur le vieillissement et sur les lois de la mortalité. I. Introduction historique. *Ann. Phys. et Phys.-Chim. Biol.*, 10, 1934, pp. 237-259, 7 fig.
77. Recherches sur le vieillissement et sur les lois de la mortalité. II. Essai d'interprétation générale des courbes de survie. *Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, 10, 1934, pp. 260-284.
78. Description quantitative de quelques croissances complexes. *Ann. Physiol. et Phys.-Chim. Biol.*, 10, 1934, pp. 359-376, 8 graphiques.
79. Différence sexuelle dans la résistance à l'inanition des *Tenebrio molitor*. *C.R. Soc. Biol.*, 115, 1934, pp. 791-793.
80. Sur la croissance du céphalothorax des *Portunus*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 59, 1934, pp. 200-202.
81. Sur la symétrie des colonies de *Dynamena pumila*, développées à partir de fragments d'embryon. *C.R. Soc. Biol.*, 115, 1934, p. 1474.
82. Sur quelques facteurs du succès dans la concurrence larvaire chez *Drosophila melanogaster* (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 116, 1934, p. 306.
83. Différences sexuelles dans la croissance des appendices de *Maia squinado* L. *C.R. Soc. Biol.*, 117, 1934, p. 668.

84. Une expérience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gène « bar » dans une population de Drosophiles en équilibre (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 117, 1934, p. 1049.
85. Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado*. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 13, 1935, pp. 91-130, 9 tableaux, 11 graph., 5 fig.
86. Etude quantitative du corps humain. I. La morphologie de l'adulte en fonction de la taille. *Biotypologie*, 3, 1935, pp. 58-68, 1 graph., 1 tableau.
87. Etude quantitative du corps humain. II. Croissance relative et étapes de la croissance. *Biotypologie*, 3, 1935, pp. 68-78, 3 graph.
88. Métabolisme et taille. Une conséquence singulière de la formule de prévision de Harris et Benedict. *C.R. Soc. Biol.*, 118, 1935, p. 1138.
89. Les procédés d'études de la croissance relative. Signification de la loi de dysharmonie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 60, 1935, pp. 292-307.
90. Recherches sur la concurrence vitale. Etude de populations mixtes de *Drosophila melanogaster* et *Drosophila funebris* (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 118, 1935, p. 1396.
91. La loi de Dyar et la croissance des Arthropodes. *Volume jubilaire du Professeur E.-L. Bouvier*, 1935, pp. 335-342.
92. La statistique en Biologie. *Septième Semaine Internationale de Synthèse*, 1935, pp. 189-219.
93. La description mathématique des faits biologiques. *Revue de Métaphysique et de Morale*, 1935, 8 fig., pp. 55-87.
94. La concentration de l'aliment, facteur quantitatif de l'accroissement des populations d'Infusoires (en collaboration avec Jacques Monod). *C.R. Acad. Sc. Paris* 202, 1936, p. 162.
95. Croissance comparée des formes locales d'une même espèce. Livre jubilaire du Professeur Pelseneer. *Mém. Musée Roy. Hist. Nat. Belg.* II, 3, 1936, pp. 627-634, 5 fig.
96. Croissance et Sénescence. *Encycl. Franç.*, 4, 470-511.
97. Proportion des sexes dans des populations de Drosophiles en équilibre (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 202, 1936, p. 692.
98. Les lois quantitatives de la Croissance. *Ann. Physiologie*, 12, 1936, pp. 527-573, 9 graphiques et *Actualités Sc. et Ind.*, 1936.
99. Terminologie et notation dans la description de la croissance relative (en collab. avec J.S. Huxley). *C.R. Soc. Biol.*, 121, 1936, p. 934.
- 99 bis Terminology of Relative Growth (en collaboration avec J.S. Huxley). *Nature*, 137, 1936, p. 780).
- 99 ter Zur Terminologie des relativen Größenwachstums (en collaboration avec J.S. Huxley). *Biol. Centr.*, 56, 1936, p. 381.
100. Contribution à l'étude de la concurrence larvaire chez les Drosophiles (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 122, 1936, p. 264.
101. Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia* (Crustacés Brachyours). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 204, 1936, pp. 67-70.
102. Aptérisme des Insectes et sélection naturelle (en collaboration avec Ph. L'Héritier et Y. Neefs). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 204, 1936, p. 907.
103. Elimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. I. Cas des Drosophiles « bar » (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 124, 1937, p. 882.
104. Elimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. II. Cas des Drosophiles « ebony » (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Soc. Biol.*, 124, 1937, p. 882.
105. Allométrie de taille et variabilité. *C.R. Soc. Biol.*, 124, 1937, p. 1071.
106. Essai d'analyse de la variabilité des *Maia squinado*. *C.R. Soc. Biol.*, 124, 1937, p. 1073.
107. L'élimination des formes mutantes dans les populations de Drosophiles (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *70^e Congrès des Sociétés savantes*, 1937, pp. 297-302.
108. Sur la variabilité du taux d'accroissement lors de la mue des Crustacés Décapodes. *70^e Congrès des Sociétés savantes*, 1937, pp. 303-305.
109. Une anomalie physiologique héréditaire chez la Drosophile (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 205, 1937, p. 1099.
110. Un procédé pratique pour la conservation à sec des gros crustacés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 63, 1938, pp. 152-155.
111. Un essai d'analyse factorielle. Les variants sexuels de *Maia squinado*. *Biotypologie*, 7, 1938, pp. 73-96.

112. Un mécanisme héréditaire aberrant chez la Drosophile (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 206, 1938, p. 1193.
113. Transmission héréditaire de la sensibilité au gaz carbonique chez la Drosophile (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 206, 1938, p. 1783.
114. Sur le mécanisme de l'évolution. *Revue trimestrielle de l'Encyclopédie française*, 3, 1938, pp. 11-14.
115. Développement, Croissance, Régénération (en collaboration avec L. Rapkine). *Act. Sc. et Ind.*, 754, *Physiologie*, 16, 1938.
116. Sur la variabilité de la composition sanguine chez les Crabes. *C.R. Soc. Biol.*, 129, 1938, p. 937.
117. Les besoins nutritifs de la larve de *Tenebrio molitor* (en collaboration avec Max Lafon). *C.R. Soc. Biol.*, 131, 1939, p. 75.
118. Inanition et métamorphose chez *Tenebrio molitor* (en collaboration avec Max Lafon). *C.R. Soc. Biol.*, 131, 1939, p. 417.
119. Sur le dosage réfractométrique des protéides du sang des Crabes (en collaboration avec A. Veillet). *C.R. Soc. Biol.*, 131, 1939, p. 1195.
120. Mue et protidémie chez les Crabes (en collaboration avec P. Drach). *C.R. Soc. Biol.*, 131, 1939, p. 1199.
121. Biologie des Insectes - Cours professé à la Faculté des Sciences. *Tournier et Constant*, 1939.
122. Biométrie de la Cellule. *Tabulae Biologicae*, 19, 1939, pp. 1-64.
123. Une anomalie physiologique héréditaire chez la Drosophile (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *Proc. VII^e Cong. Int. Genet. Edinburgh*, 1940.
124. Sur l'isolement et la composition chimique de la Calliactine, pigment de l'Anémone de mer *Sagartia parasitica* (*Calliactis effoeta*) (en collaboration avec E. Lederer et Ch. Hutterer). *Bull. Soc. Chim. Fr.*, 5^e série, 7, 1940, pp. 608-615.
125. Sur le rapport nucléoplasmatique des cellules de Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 135, 1941, p. 662.
126. Sur la taille des cellules permanentes, labiles et stables chez les Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 135, 1941, p. 750.
127. Sur les facteurs conditionnant la taille cellulaire chez les Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 135, 1940, p. 1309.
128. Vitalité et fécondité relative de diverses combinaisons génétiques comportant un gène léthal chez la Drosophile. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 214, 1942, p. 241.
129. Persistance d'un gène léthal dans une population de Drosophiles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 214, 1942, p. 327.
130. Croissance des populations bactériennes et quantité d'aliment disponible. *Revue Scientifique*, 80, 1942, pp. 209-214.
131. Apparition et fixation d'un gène mutant dans une population stationnaire de Drosophiles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 216, 1943, p. 88.
132. Les Crustacés. Cours professé à la Faculté des Sciences. *Tournier et Constant*, 1943.
133. Transmission héréditaire de la sensibilité au gaz carbonique chez *Drosophila melanogaster* (en collaboration avec Ph. L'Héritier). *Trav. Labor. E.N.S., Biologie*, 1, 1944, pp. 35-74.
134. Equilibre des gènes léthaux dans les populations stationnaires panmictiques. *Revue Scientifique*, 82, 1944, pp. 145-159.
135. Mécanisme de l'Evolution. *La Pensée*, 1945, 2, pp. 5-19 et 3, pp. 15-31. Traduction anglaise par J.B.S. Haldane dans *Modern Quaterly* ; traduction allemande par Berthalanffy dans *Wort und Tat*.
136. Mathématiques et biologie. *Enseignement et Culture*, une brochure de 11 pages, 1945 ; *Revue générale des Sciences*, p. 92-99, reproduit dans *Gazeta di Matematica*, Lisbonne, 30.
137. Variations de la fréquence du gène *sepia* dans une population stationnaire de Drosophiles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 224, 1947, p. 676.
138. Variations de la fréquence du gène *ebony* dans une population stationnaire de Drosophiles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 224, 1947, p. 1788.
139. Fonctionnement des chromatophores de la larve de Corèthre. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 225, 1947, p. 204.
140. Quelques remarques sur l'Evolution. *La Pensée*, 15, 1947, pp. 18-21.
141. La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics* 4, 1947, pp. 14-53.
142. Etude biométrique d'un variant sexuel de Lucane. XIII^e Congrès International de Zoologie, 1948.

143. Notes sur quelques Hydrozoaires de Roscoff. I. Hydroïdes. *Arch. Zool. exp. gén.*, Notes et Revues, 87, 1950, pp. 1-6.
144. Notes sur quelques Hydrozoaires de Roscoff. II. *Gonionemus* et *Halammohydra*. *Arch. Zool. exp. gén.*, Notes et Revues, 87, 1950, pp. 6-10.
145. Déterminisme génétique des types de coloration chez *Sphæroma serratum* (Isopode flabellifère) (en collaboration avec Ch. Bocquet et Cl. Lévi). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 230, 1950, pp. 871-873.
146. Distribution des types de coloration dans quelques populations de *Sphæroma serratum* des côtes de Bretagne (en collaboration avec Ch. Bocquet et Cl. Lévi). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 230, 1950, pp. 1004-1006.
147. Cnidaïres et Cténaïres. *Inventaire de la Faune Marine de Roscoff*, 1, p. 8-43.
148. Développement d'un Hydrozoaire aberrant, *Halammohydra schulzei* Remane (en collaboration avec B. Swedmark). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 231, 1950, pp. 173-174.
149. Recherches sur le polychromatisme de *Sphæroma serratum* (Fabricius). Description, étude génétique et distribution sur les côtes de Bretagne des divers types de coloration (en collaboration avec Ch. Bocquet et Cl. Lévi). *Arch. Zool. exp. gén.*, 87, 1951, pp. 245-297.
150. Sur le polychromatisme des *Sphæroma serratum* du littoral boulonnais (en collaboration avec H. Hoestlandt). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 234, 1952, pp. 667-669.
151. Dynamique des populations et taxonomie. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 83, 1952, pp. 23-44.
152. Variations de l'équilibre des gènes dans les populations expérimentales de *Drosophiles* (*Proc. XIV^e Int. Congr. Zool. Copenhagen*, 1953, pp. 141-144).
153. Analyse factorielle de la variabilité de *Dixippus morosus* aux différents stades du développement (*Proc. XIV^e Int. Congr. Zool. Copenhagen*, 1953, pp. 250-252).
154. Conditions d'équilibre d'un couple d'allèles et supériorité des hétérozygotes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238, 1954, pp. 621-623.
155. Sélection naturelle et fluctuation génétique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 238, pp. 1929-1931.
156. L'évolution du patrimoine héréditaire dans les populations naturelles. *La Progenèse*, Centre International de l'Enfance, Travaux et Documents, 8, 1955, pp. 57-75.
157. Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maia squinado*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 240, 1955, pp. 364-366.
158. Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 92, 1955, pp. 221-264.
159. Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, 11, 1955, pp. 344-357.
160. Formes locales et Biométrie. Colloque International de Biologie marine, Roscoff. *Ann. Biol.*, 33, 1957, pp. 151-157.
161. Discriminative biometrical characters in French and Japanese *Drosophila melanogaster*. *Proc. Int. Genetics Symposia, Tokyo and Kyoto*, 1957, pp. 502-505.
162. *Halammohydra vermiformis* n. sp. et la famille des Halammohydrinés Remane (en collaboration avec B. Swedmark). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 82, 1957, pp. 38-43.
163. Organisation et développement des *Halammohydra* (en collaboration avec B. Swedmark). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 244, 1957, pp. 501-504.
164. Relative growth, in *Physiology of Crustacea*. 1, chap. 16, Academic Press, New York, pp. 537-560, paru en 1960.
165. Dictinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Annales de Génétique*, 1, 1958, pp. 2-11.
166. *Armorhydra janowiczi* n. g., n. sp., Hydroméduse benthique (en collaboration avec B. Swedmark). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, 1958, pp. 133-135.
167. *Otohydra vagans*, n. g. ; n. sp., Hydrozoaire des sables, apparenté aux Halammohydrinés (en collaboration avec B. Swedmark). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, 1958, pp. 238-240.
168. *Halammohydra* et *Otohydra*, Hydrozoaires de la microfaune des sables et l'ordre des Actinulides (en collaboration avec B. Swedmark). *Proc. XV^e Congrès Int. Zool.*, Londres, 1958.
169. Détermination *a posteriori* de la grandeur de référence dans l'étude des phénomènes d'allométrie. *Proc. XV^e Congrès Int. Zool.*, Londres, 1958.
170. Titres et Travaux scientifiques, Paris, 1958, pp. 1-95.
171. La croissance, Encyclopédie française, 4, 1959, pp. 634-638.

172. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). I. Stabilité du polymorphisme local (en collaboration avec Ch. Bocquet). *Cah. Biol. Mar.*, 1, 1960, pp. 103-111.
173. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). II. Calcul des fréquences géniques. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 221-230.
174. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). III. Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *Cah. Biol. Mar.*, 1, 1960, pp. 279-294.
175. Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométrie-Praximétrie*, 2, 1961, pp. 137-158.
176. Transformisme d'aujourd'hui. *Ann. Biol.*, 4^e série, I, 1961, pp. 359-375.
- 176 bis Transformisme d'aujourd'hui. Ed. Station biologique de Roscoff, une brochure de 16 pp., 1961.
177. Enchaînement des générations et Evolution. *Scientia*, 6^e série, 56^e ann., 1962, pp. 1-7.
178. Supplément aux Titres et Travaux scientifiques, Paris, 1962, pp. I-19.
179. Croissance des appendices chez les mâles de *Macropodia rostrata* (en collaboration avec M.-C. Guillaume et J.-M. Thibaud. *Cah. Biol. Mar.*, 4, 1963, pp. 321-352.
180. Evolution of the mean ovariole number in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics Today. XI^e int. Congr. Genetics, The Hague*, 1, p. 168.
181. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). V. Etude des populations entre Barfleur et l'embouchure de la Seine (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *Cah. Biol. Mar.*, 5, 1964, pp. 1-16.
182. Inventaire de la Faune marine de Roscoff. Cnidaire-Cténaires (2^e édition). Ed. Station biologique de Roscoff, 1965, pp. 5-64.
183. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). VI. Mise en évidence de la panmixie chez *Sphaeroma serratum* (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *Cah. Biol. Mar.*, 6, 1965, pp. 195-200.
184. Génétique des populations chez *Sphaeroma serratum* (F.). VII. Données complémentaires sur la panmixie (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *Cah. Biol. Mar.*, 7, 1966, pp. 23-30.
185. The Actinulida and their evolutionary significance. In *The Cnidaria and their evolution*, London, 1966, pp. 119-133.
186. Variations du taux de masculinité apparent au cours de l'année dans une population naturelle de *Sphaeroma serratum* (F.) (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, 1966, pp. 1148-1149.
187. Structure et adaptation d'*Halammohydra adherens* (en collaboration avec B. Swedmark). *Cah. Biol. Mar.*, 8, 1967, pp. 63-74.
188. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). IX. Etude des populations des îles anglo-normandes de Jersey et de Guernesey (en collaboration avec Ch. Bocquet et R. Lejuez). *Cah. Biol. Mar.*, 10, 1969, pp. 405-429.
189. Génétique des populations de *Sphaeroma serratum*, Isopode littoral. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 37, suppl., 1969, pp. 135-145.

Publications de circonstance

- Une politique française de la Recherche Scientifique. (Enseignement et Culture, 1946, une brochure de 12 pages.)
- Actualité de Pasteur. (*La Pensée*, t. 10, 1946, pp. 18-22.)
- L'Avenir de la Science. (Enseignement et Culture, 1947, une brochure de 15 pages.)
- Allocution présidentielle à la Première Conférence Internationale de Biométrie (Woods Hole). (*Biometrics*, t. 3, 1947, pp. 187-190.)
- Le Centre National de la Recherche Scientifique. (Travail et Technique, n° 25, 1947, 4 pages.)
- Rapport sur la gestion du Centre National de la Recherche Scientifique de 1944 à 1948. (Séance plénière du Comité National de la Recherche Scientifique, 2 juin 1948, pp. 8-26.)
- La Recherche Scientifique en France. (Organisation de la Recherche Scientifique. Symposium du Collège de France, 1949, pp. 5-18.)
- Préface au tome I des *Travaux de la Station Biologique de Roscoff*, 1950, 3 pages.
- Introduction à l'*Inventaire de la Faune Marine de Roscoff*. 1950, 4 pages.
- Préface à « La Station Biologique de Roscoff ». 1950, 2 pages.
- In memoriam : Cinquantenaire de la mort de H. de Lacaze-Duthiers. (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, t. 2, 1951, 3 pages.)
- In memoriam : Charles Pérez (1873-1952). (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, t. 3, 1952, 3 pages.)
- Allocution présidentielle à la Société Zoologique de France. (*Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 78, 1953, pp. 10-13.)
- In memoriam : Jean Le Gall. (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, t. 7, 1955, 2 pages.)
- Allocution au Colloque International de Biologie marine de Roscoff (juin-juillet 1956). (Biologie comparée des espèces marines dans les différents districts de leur aire de répartition, 1958, pp. xvii-xix.)
- Présentation des « Cahiers de Biologie Marine », 1960, 1 p.
- In memoriam : Louis Fage (*Arch. Zool. exp. gén.*, 106, 1965, 2 pp.
- Jubilé scientifique de Marcel Prenant. *Cah. Biol. Mar.*, 6, 1965, 1 p.
- Préface à « L'atteinte des incisives latérales supérieures. Etude d'une mutation à l'échelle démographique », par Jean Sutter.