

DE LA BIOLOGIE MARINE A L'OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE : L'ÉVOLUTION DE LA CONNAISSANCE BIOLOGIQUE MARINE DEPUIS LE MILIEU DU XIX^e SIECLE

Jean-Paul Truchot¹

**Ancien Professeur à l'Université Pierre-et-Marie-Curie,
à l'Institut Océanographique et à l'Université de Bordeaux 1**

Première édition : 2006

Edition révisée : janvier 2011

Le recensement descriptif des formes de vie dans les mers, suivi de l'analyse écologique des communautés vivantes, représente une première ligne de développement des connaissances biologiques marines. Mais c'est indépendamment de cette Biologie marine qu'est apparue très tôt l'approche fonctionnelle et énergétique, visant à comprendre et à quantifier la production biologique des mers en puisant aux données de la physique et chimie marines, approche que nous connaissons aujourd'hui sous la dénomination d'Océanographie biologique.

La vision actuelle que les biologistes ont de la vie dans les mers diffère sensiblement de celle qui avait cours au XIX^e siècle. Initialement, l'exploration biologique des océans fut avant tout d'inspiration naturaliste, son objectif étant de découvrir et de décrire les multiples formes vivantes d'un milieu encore peu exploré, puis d'étudier leurs caractéristiques biologiques. A cette « *biologie marine* », que l'on pratique bien sûr encore et qui est même devenue florissante de nos jours, s'ajouta peu à peu une approche d'ensemble plus fonctionnelle, où l'intérêt pour la diversité des formes était complété par la recherche de leurs interactions et de la compréhension des mécanismes déterminant leur prolifération et leur abondance. L'objectif de cette nouvelle approche était de parvenir en définitive à une évaluation globale et prédictive des possibilités de production biologique de l'océan mondial, ainsi que de ses modifications sous influences climatique et anthropique. Cette vision d'inspiration écologique, qui intégrait nécessairement une meilleure connaissance des milieux et puisait donc aux sources des autres disciplines des sciences de la mer, a conduit à « *l'océanographie biologique* » d'aujourd'hui.

Les premiers contacts des hommes avec les océans, et la connaissance première qu'ils en eurent, sont le fait de voyages d'exploration², rarement désintéressés, le plus souvent motivés par un esprit d'aventure non dénué de considérations politiques et/ou économiques. Il s'agissait, la plupart du temps, de s'assurer la possession de territoires nouveaux, dans l'espoir de s'approprier leurs richesses réelles ou supposées. La mer était alors beaucoup plus un espace de déplacements qu'un centre d'intérêt en soi. Tout au plus cherchait-on à en connaître ce qui pouvait améliorer les conditions de navigation : courants, marées, atterrages,.. et, pour ce qui est plus spécifiquement biologique, les ressources alimentaires que l'on pourrait éventuellement en tirer en cas d'épuisement ou de détérioration des réserves embarquées³. La

¹ 54bis Avenue Pierre Wiehn 33600 Pessac. <jean-paul.truchot107@orange.fr>

² Voir « *Brève histoire illustrée de l'océanographie : les scientifiques sur les chemins des mers.* », par André Toulmond. Publication électronique sur ce même site.

³ Pour se faire une bonne idée des connaissances biologiques marines - au demeurant assez poussées mais orientées uniquement vers des aspects pratiques - des navigateurs d'avant le XIX^e siècle, lire quelques chapitres de l'intéressant ouvrage « *Histoire d'un voyage fait en la terre du Brésil* » écrit par Jean de Léry, un protestant

tâche des savants naturalistes, souvent conviés à bord lors de ces voyages surtout à partir du XVIII^e siècle⁴, était d'ailleurs plus l'étude des ressources des pays explorés que de celles des mers traversées.

Une curiosité plus savante pour le monde vivant, pas seulement marin bien sûr, s'était pourtant développée depuis l'Antiquité, puis avait été redécouverte à la Renaissance. Il s'agissait de recenser les richesses de la Nature et d'y retrouver l'ordre de la Création, ceci impliquant un inventaire aussi exhaustif que possible et une étude des formes permettant de les répartir en classes systématiques. Dans l'*Historia animalium* d'Aristote, on trouve la description de 180 espèces marines de la mer Egée ; Pline recensait, lui, 176 espèces d'animaux marins. L'un des compilateurs de la Renaissance, le suisse Conrad Gessner, consacrait le Livre IV de son *Histoire des animaux*, publiée entre 1551 et 1558, aux formes marines. Les français Pierre Belon et Guillaume Rondelet publiaient respectivement, en 1553 et 1555, des monographies sur les Poissons. Les sources de ces observations étaient d'une part les connaissances pratiques des pêcheurs et d'autre part et surtout l'observation des animaux littoraux. La vie de la haute mer était très peu connue et son exploration demeurait limitée à sa surface. Cette connaissance continua à s'enrichir et à s'organiser sans que vraiment l'esprit en soit changé du XVII^e au XIX^e siècles, avec les grands « classificateurs » que furent par exemple Linné puis Lamarck. Elle trouva cependant des éléments de structuration dans les théories naissantes de l'évolution, les classifications « naturelles » ayant l'ambition de retracer non plus l'ordre de la Création comme le voulait Linné, mais, à partir de Lamarck, les transformations évolutives des formes vivantes.

C'est seulement vers la fin de la première moitié du XIX^e siècle que commença vraiment l'exploration biologique des océans au-delà des zones littorales aisément accessibles, vers la haute mer et les profondeurs. On pensait, à juste titre d'ailleurs, que ces milieux étant assez différents des milieux littoraux, ils devaient héberger des formes nouvelles et inconnues qu'il convenait de découvrir. Les milieux plus profonds exerçaient aussi une fascination considérable sur les biologistes aussi bien que sur le public, en raison des conditions très spectaculaires, obscurité, fortes pressions, qui y règnent. On réalisa assez vite d'ailleurs que ces conditions ne limitaient nullement l'expansion de la vie vers les abysses et la « théorie du zéro de la vie » émise par Forbes (1843) fut contestée puis progressivement abandonnée⁵. L'accès à ces zones nécessitait des moyens importants et ce fut l'époque des grandes expéditions océanographiques, consacrées à une étude des océans sous les angles les plus divers (*Challenger*, *Travailleur*, *Talisman*, etc). Les préoccupations des biologistes qui y participaient n'allaient guère au-delà du projet de compléter l'inventaire des formes vivantes présentes dans la mer. Une autre motivation cependant de l'exploration biologique abyssale, d'ailleurs peu couronnée de succès, était l'espoir de rencontrer des formes vivantes primitives (les fossiles vivants), que l'on pensait avoir été conservées dans un milieu stable ralentissant l'évolution. Du point de vue biologique, les campagnes du Prince Albert 1^{er} de Monaco (qui

envoyé par Calvin en 1557 vers une petite colonie de la baie de Rio de Janeiro, laquelle fut considérée comme un possible refuge pour les huguenots opprimés, et appelée « France antarctique » (édition de F. Lestringant, Max Chaleil, éd., 1992).

4 Parmi les plus célèbres, on peut citer Philibert Commerson qui accompagna l'expédition Bougainville sur les navires *La Boudeuse* et *l'Etoile* (1766-1769) et Joseph Banks qui fut le naturaliste du 1^{er} voyage de Cook sur *l'Endeavour* (1768-1771). L'expédition de La Pérouse, sur la *Boussole* et *l'Astrolabe* (1785-1788), embarqua une équipe scientifique qui ne comportait pas moins de 17 personnes.

5 Voir : « *Albert 1^{er} de Monaco, promoteur d'un renouveau des recherches de Biologie abyssale* », par J.P. Truchot. Publication électronique sur ce même site.

fut principalement intéressé par la zoologie) se placent surtout dans cette tradition, bien qu'elles aient quelque peu aussi ouvert la voie vers d'autres domaines : mettant en œuvre des engins de récolte remarquablement diversifiés et efficaces pour l'époque, elles ont fortement contribué à l'inventaire des formes marines vivantes, particulièrement abyssales⁶. Toutefois, il est juste de noter que, comme d'ailleurs celles qui les ont précédé, elles ont aussi tenté d'apporter des informations sur la répartition de ces formes, en particulier en fonction de la profondeur, et d'associer leur collecte à diverses mesures physiques et chimiques, couplant ainsi la démarche naturaliste à une vision plus écologique.

La seconde moitié du XIX^e siècle fut aussi l'époque de la création et de l'intense utilisation des stations marines littorales. Presque toutes fondées par des biologistes, souvent mais pas toujours, universitaires, leurs buts premiers étaient naturaliste et didactique. Elles constituaient une base, souvent saisonnière, aux excursions sur le littoral⁷, et contribuaient ainsi à accroître l'inventaire des formes vivantes. En raison de la richesse et de la diversité systématique considérables de la vie marine, elles constituaient aussi un outil d'enseignement remarquable. Avec un minimum d'équipement, elles devinrent rapidement des laboratoires privilégiés où il était possible de se livrer à des études sur les animaux vivants, pour mieux comprendre de multiples aspects de leur biologie. Ces études étaient bien sûr consacrées à la description de la biologie particulière des espèces, définissaient leurs exigences et leurs tolérances vis-à-vis des conditions du milieu et complétaient ainsi, au point de vue écologique, les observations faites sur leur répartition dans le milieu naturel. Mais, compte tenu de l'éventail très étendu du matériel biologique disponible dans le milieu marin, il était aussi possible de choisir les sujets les plus favorables⁸ pour aborder la plupart des problèmes de biologie générale. De nombreuses découvertes fondamentales relatives à la reproduction, le développement, la sexualité, la génétique, etc., considérablement amplifiées à présent par les approches de la biologie moléculaire, ont été le résultat d'études faites sur des espèces marines dans les stations du littoral.

L'exploration naturaliste des milieux littoraux aussi bien que de la haute mer devait tôt ou tard conduire à une perception « *écologique* » de la vie marine, en portant l'accent non plus sur l'espèce (ou la population par définition « monospécifique ») en tant qu'unité d'étude mais sur la façon dont les espèces se regroupent et interagissent dans les milieux naturels. Il est tout à fait étonnant de constater que cette évolution a suivi deux voies différentes, l'une descriptive et l'autre fonctionnelle, dont la seconde au moins, celle qui est qualifiée ici d'océanographie biologique⁹, s'est développée très tôt, de façon tout à fait originale, bien

6 Les « *Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert 1^{er} Prince Souverain de Monaco* » font une large part à la description de formes animales nouvelles.

7 Limitées au départ à la zone accessible à pied (zone des marées en particulier), l'exploration s'étendit plus loin par l'acquisition de moyens légers de navigation et surtout, à partir de la seconde moitié du XX^e siècle, par les possibilités permises par la plongée en scaphandre autonome.

8 Un principe bien connu depuis Claude Bernard (et qualifié à tort de principe de Krogh par les auteurs de langue anglaise) est que, pour l'étude de tout problème un tant soit peu général en biologie, il est avantageux de choisir l'espèce qui offre les caractéristiques les plus favorables. L'axone géant du Calmar pour l'étude de la propagation de l'influx nerveux en est un exemple célèbre.

9 Dans sa leçon inaugurale professée après sa nomination comme professeur à l'Institut océanographique et intitulée « Biologie marine et océanographie biologique » (*Bull Inst. Océanogr* 1956 n° 1077), P. Drach ne fait de l'océanographie biologique que la partie écologique de la biologie marine. La thèse soutenue ici est que son état de développement actuel en fait un domaine émergent et distinct, à inclure dans l'ensemble multidisciplinaire qu'est l'Océanographie au sens large

avant et indépendamment de l'écologie terrestre. Le terme d'écologie a été créé en 1866 par le biologiste marin Ernest Haeckel et utilisé pour désigner l'étude des relations entre les êtres vivants et leur milieu de vie. La constatation de l'existence d'associations naturelles stables d'espèces végétales et animales (les communautés ou biocénoses, terme créé par Möbius en 1877 dans son étude sur les moulières de la mer du Nord) dans des habitats aux caractéristiques physiques bien définies (les biotopes) a conduit assez vite en écologie à mettre l'accent sur l'idée que ces assemblages étaient déterminés par les exigences ou tolérances des différentes espèces vis-à-vis des facteurs physiques du milieu. Ainsi, l'écologie a commencé par être d'abord descriptive, dédiée à la définition et à la classification de communautés biologiques en rapport avec les milieux où elles se rencontrent¹⁰. En écologie terrestre, ce n'est qu'assez tard, au cours de la première moitié du XX^e siècle que l'on a aussi envisagé les relations ou interactions dites biotiques entre les individus et populations spécifiques existant au sein des communautés écologiques, en tant que facteurs déterminant l'existence et le fonctionnement de ces communautés. Ces interactions biotiques sont de nature fort diverse mais les principales sont alimentaires (trophiques), chaque forme se nourrissant d'aliments ou de proies en général assez bien déterminées. C'est ainsi qu'il a pu être reconnu que les communautés biologiques sont structurées en chaînes ou réseaux alimentaires, où les différents maillons sont le siège d'un transfert de matière et donc d'énergie, cette vue fonctionnelle conduisant à considérer que ces communautés sont plus ou moins assimilables à des super-organismes¹¹.

L'écologie marine littorale benthique (celle relative aux communautés vivant sur les fonds marins dite aussi parfois « bionomie benthique ») a suivi assez tôt¹², et a d'ailleurs continué à poursuivre jusqu'à aujourd'hui, les mêmes voies descriptives que l'écologie terrestre. Ceci répondait au besoin, pratique et didactique, de connaître et d'exploiter au mieux la diversité de ces milieux très accessibles, en particulier à partir des stations marines¹³. L'utilisation du scaphandre autonome, généralisée après la seconde guerre mondiale, fut aussi un outil remarquable pour cette exploration, surtout dans les mers à marée très faible comme la Méditerranée. Mais il est important de souligner qu'une vision écologique plus globale, fonctionnelle et énergétique¹⁴, s'était développée de façon pionnière et beaucoup plus tôt qu'en Ecologie terrestre et benthique littorale, au cours des deux dernières décennies du XIX^e siècle, dans le domaine pélagique, principalement sous l'impulsion d'un océanographe allemand dont la formation initiale était celle d'un physiologiste, Victor Hensen.

10 En écologie végétale, le terme de « phytosociologie » est tout à fait représentatif de cette approche.

11 Si l'on souhaite quelques repères chronologiques, l'idée de chaîne alimentaire a été vulgarisée par Elton dans les années 1920 et considérée sous l'angle énergétique par Lindeman (1942). Les travaux fondamentaux de Odum (1953) ont clairement dégagé les notions de biomasse et de flux énergétique, et introduit la notion de rendement.

12 En France, depuis la dernière décennie du XIX^e siècle, avec Pruvot (1894).

13 Un ouvrage comme le « *Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée* » de Pérès et Picard, paru pour la première fois en 1958, est caractéristique de ce type de développements.

14 On dirait à présent « écosystémique » ; le concept d'écosystème, à la fois descriptif et fonctionnel, a été introduit par Tansley en 1935.



[Victor Hensen](#) (1835-1924) était l'un des nombreux élèves de Johannes Müller, qui occupa à partir de 1833 la chaire d'anatomie et physiologie de l'Université de Berlin. En 1864, Hensen devint Professeur de physiologie à l'Université de Kiel, remplaçant Panum nommé à Copenhague¹⁵. Le rendement des pêcheries déclinant à cette époque en mer du Nord, il commença à travailler sur ce sujet vers 1870. Une manière d'évaluer les populations d'espèces commercialement exploitables était de mesurer l'abondance des œufs de poissons flottant en pleine eau, et ce fut l'origine d'études approfondies sur le plancton¹⁶, terme créé d'ailleurs par Hensen lui-même. Pour ce faire, Hensen perfectionna régulièrement les filets employés pour collecter le plancton, utilisant des « soies à bluter » de différentes mailles, améliorant sans cesse leur conception et leur efficacité par le choix judicieux des dimensions de l'ouverture et de la surface filtrante, et utilisant des systèmes de plus en plus fiables pour leur ouverture et leur fermeture. Certains des modèles de Hensen ont d'ailleurs été testés à bord des navires du Prince Albert 1^{er} et sont encore utilisés aujourd'hui. Ils étaient en fait conçus non pour la récolte de nouvelles formes mais pour des études quantitatives des communautés, études auxquelles le domaine pélagique, à trois dimensions, se prêtait particulièrement bien¹⁷. Bien qu'au début de ses études Hensen préconisât vivement l'identification précise et le comptage des organismes planctoniques collectés, il en vint très vite à faire des analyses sur les communautés globales.

Ainsi, une partie des études biologiques marines se consacrèrent non plus à la morphologie, la biologie et la physiologie des individus et des espèces mais à l'analyse quantitative des communautés d'organismes. Il est important de noter que cette orientation ouvrait des voies totalement différentes de celles de l'approche naturaliste, même enrichie à l'époque par la théorie de l'évolution. A sa source, on trouvait des considérations pratiques comme l'évaluation du rendement des pêcheries, mais aussi un changement d'attitude

¹⁵ Hensen fit des travaux sur l'embryon des oiseaux et son nom reste attaché à une structure appelée « nœud de Hensen ». Il est aussi connu pour avoir isolé le glycogène à partir du foie, et publié cette découverte quelques semaines seulement après Claude Bernard.

¹⁶ Ce fut aussi l'origine de la « Commission de Kiel », qui deviendra en 1902 le Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM), qui pilota pendant plus de 50 ans nombre d'études internationales en Océanographie.

¹⁷ Cette idée eut cependant à subir de vives critiques, en particulier de la part de Haeckel, qui pensait que la distribution spatiale des organismes planctoniques était si hétérogène qu'une approche quantitative en était impossible. Ainsi, dès cette époque, la réflexion sur l'importance des stratégies d'échantillonnage était engagée en écologie quantitative.

scientifique, basé sur l'idée que la vie pouvait être réduite à des processus physiques et chimiques et, *via* une approche fonctionnelle empruntée à la physiologie, permettre une compréhension du cycle de la matière organique dans la mer¹⁸. En effet, dès 1875, Hensen écrivait : « on doit considérer les poissons comme représentant le sommet du courant métabolique parcourant la mer, au travers duquel passe un grand flux de carbone et d'azote, avant que ces éléments ne retournent à l'état inorganique d'où ils provenaient ». Dans cette conception et dès cette époque, on trouve donc intégralement les notions d'interactions trophiques, de chaînes alimentaires avec les échelons de production, de consommation et de décomposition de la matière organique, de transferts de matière et d'énergie, de productivité biologique, et enfin de cycles biogéochimiques, notions qui sous-tendent une grande partie de l'écologie actuelle et qui n'émergeront que beaucoup plus tard en écologie terrestre et littorale. En 1889, Hensen dirige la « Plankton Expedition » sur le navire *National*, armé par la Commission de Kiel, dont l'objectif était de mettre en œuvre ses conceptions dans des études quantitatives du plancton de l'océan Atlantique. Cependant, l'abondance du matériel récolté ne permit pas d'exploiter vraiment à fond le remarquable cadre conceptuel dont la formulation fait de Hensen un pionnier de l'écologie planctonique quantitative. Bien entendu, la même orientation fut reprise dans nombre d'expéditions dès la première moitié du XX^e siècle¹⁹.

Pour rendre opérationnelle la conception fonctionnelle de la productivité planctonique²⁰ forgée par Hensen, il fallait disposer non seulement d'un cadre descriptif mais aussi d'éléments explicatifs permettant d'analyser les causes de ses variations, saisonnières, géographiques, etc. Bien sûr, le premier stade de la production biologique de l'Océan est localisé dans la zone éclairée. C'est la production primaire photosynthétique du plancton végétal, le phytoplancton²¹, dont on connaît les proliférations si spectaculaires qu'elles sont qualifiées de « floraisons »²². La question majeure était donc : quelles en sont les raisons ? Dans les mers tempérées, on distingue en général un maximum printanier qui apparaît principalement avec l'élévation de la température de l'eau, et un 2^{ème} pic automnal, généralement plus faible, lié à la disparition de la stratification verticale et à une remontée d'eaux profondes provoquée par le refroidissement des eaux de surface. La fertilité de ces eaux profondes est avant tout due à leur richesse en sels nutritifs, nitrates, phosphates, etc., ainsi que probablement en certains oligo-éléments essentiels tels que le fer et le zinc, qui constituent des facteurs limitants de la prolifération des cellules du phytoplancton et qui, de concert avec la température, représentent le principal déterminant de la production primaire planctonique. C'est assez dire l'importance de l'analyse chimique des eaux pour évaluer leur capacité de production biologique. La première moitié du XX^{ème} siècle a vu l'exploitation de cette idée, par exemple, en Angleterre, dans le programme mis en œuvre à la station de

18 On trouvera une analyse très fouillée du développement de ces idées dans l'ouvrage de Eric L. MILLS, *Biological oceanography : an early history, 1870-1960*, Cornell University Press, 1989.

19 Par exemple dès 1910 avec le navire norvégien *Michael Sars*.

20 Le même cadre conceptuel peut bien entendu être appliqué à la productivité benthique. Cependant, en raison de la plus grande difficulté de l'échantillonnage, les études d'écologie quantitative sont moins aisées dans le domaine benthique. De plus, la production biologique de ce domaine est quantitativement beaucoup moins importante que ne l'est celle du plancton dans l'économie biologique de l'Océan.

21 En 1911, Hensen qualifiait le phytoplancton de « das Seeblut » : « le sang de la mer », image qui se rattache sans conteste à son mode de pensée physiologique.

22 Le terme imagé anglais de « bloom » n'a pas vraiment de traduction française satisfaisante.

Plymouth et se proposant d'évaluer la production biologique de la Manche²³. Par ailleurs, ces seules considérations soulignent le fait que la richesse des eaux en sels nutritifs est largement dépendante de leurs mouvements, verticaux mais aussi courants et circulation océanique générale, et que, par conséquent, la production biologique de zones particulières aussi bien que de l'océan Global ne peut être comprise sans l'utilisation des données de l'océanographie physique et dynamique. Ce ne sont là que quelques exemples des apports d'autres disciplines à la compréhension de la productivité biologique des mers, qui doit aussi d'ailleurs intégrer les données de la microbiologie, de la biochimie, etc..

En définitive, la biologie marine du XIX^e siècle, essentiellement dévolue à la description d'espèces nouvelles, à leur classification et à l'établissement de leurs filiations, a évolué progressivement vers une vision écologique de la vie marine, dont l'objectif principal est l'évaluation de la production biologique des océans et la compréhension des mécanismes qui la sous-tendent et en expliquent les variations. Cette nouvelle orientation s'est développée indépendamment de la biologie marine classique, en intégrant les données des autres domaines de l'océanographie : physique, dynamique, chimique, etc. De ce fait, on conçoit qu'elle mérite pleinement sa dénomination d'*Océanographie biologique*.

23 L'ouvrage de H.W. Harvey, *The Chemistry and Fertility of Sea Water*, 1^{ère} ed. 1945 Cambridge University Press, (Trad. Fr. 1949, *Chimie et biologie de l'eau de mer* PUF) est l'un des premiers textes résumant excellemment l'apport de la chimie marine à l'étude de la production biologique des océans.