

# Découverte de la vie abyssale : de nouvelles perspectives scientifiques et artistiques

## Discovering life in the deep sea: new scientific and artistic perspectives

Christophe Mignon<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer, UMR 7093 CNRS et Sorbonne Université, Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, christophe.mignon@imev-mer.fr

**RÉSUMÉ.** Jusqu'à l'expédition du *Challenger* (1872-1876), et en dépit de travaux isolés qui démontrent le contraire dès le début du XIX<sup>ème</sup> siècle, la communauté naturaliste était convaincue que les profondeurs marines n'abritaient aucune vie animale. Mais dès que les découvertes du *Challenger* furent publiées, les zoologistes prirent connaissance de formes de vie tout à fait inédites et les artistes qui représentaient à cette époque les organismes étudiés par les scientifiques permirent aux spécialistes mais aussi à un public plus large de visualiser des créatures surprenantes. D'autres expéditions, notamment celle du *Valdivia* (1898-1899), révélèrent une vie abyssale toujours plus diverse et abondante, lithographiée ou aquarellée jusqu'au milieu du XX<sup>ème</sup> siècle, avant que la photographie n'ouvre une autre perspective artistique.

**ABSTRACT.** Until the *Challenger* expedition, and despite isolated studies that proved otherwise in the early 19th century, the naturalist community was convinced that the depths of the sea were devoid of animal life. But as soon as the *Challenger's* discoveries were published, zoologists became aware of completely new forms of life, and the artists who depicted the organisms studied by scientists at the time enabled specialists, but also a wider audience to visualise these surprising creatures. Other expeditions, notably that of the *Valdivia*, revealed an ever more diverse and abundant abyssal life, which was lithographed or painted in watercolour until the mid-20th century, before photography opened up another artistic perspective.

**MOTS-CLÉS.** Grandes expéditions, faune abyssale, représentations artistiques.

**KEYWORDS.** Great expeditions, deep-sea fauna, artistic representations.

### Introduction

Pendant longtemps, les zoologistes ont pensé que le fond des océans était vide de toute forme de vie. En se basant sur la décroissance à peu près linéaire de l'abondance et la diversité biologique avec la profondeur, le géologue anglais Henry de La Beche (1796-1855) avait déduit que les abysses étaient des déserts biologiques (de La Beche, 1833). Dix ans plus tard, Edward Forbes (1815-1854), naturaliste et géologue lui aussi, avait même établi une limite à 300 brasses, c'est-à-dire 550 mètres, au-dessous de laquelle se serait étendue une « zone azoïque », c'est-à-dire littéralement sans vie animale. Pour les scientifiques de l'époque ce postulat allait de soi, les eaux profondes étant totalement obscures, glacées et soumises à des pressions hydrostatiques improches au développement de la vie marine. Des personnalités distinguées telles que le zoologiste, botaniste et géologue Louis Agassiz (1807-1873), entre autres, se ralliaient sans réserve à cette théorie (Agassiz & Gould, 1851). Avant même de La Beche et Forbes, le naturaliste et explorateur français François Péron (1775-1810) pensait que les abysses étaient constitués de glace (lui-même parlait de « congélation éternelle des abîmes ») et que les icebergs provenaient du fond des mers. L'idée de telles étendues marines sans vie a perduré assez longtemps, si l'on considère qu'en 1861, Jules Michelet (1798-1874) écrit que le fond des océans n'est qu'une « noire solitude, rien que sable aride et cailloux, sauf des ossements et des débris, tant de biens perdus que l'élément avare prend toujours et ne rend jamais » (Michelet, 1861), alors même que certains travaux avaient déjà démontré le contraire. En effet, quelques rares scientifiques avaient pêché des organismes vivants au-delà de la limite fixée par Forbes. Cela était d'autant plus difficile qu'en dépit de techniques de conservation des spécimens (souvent fragiles) encore embryonnaires, il était indispensable d'échantillonner des animaux vivants, car certains chercheurs, tel le renommé Matthew Fontaine Maury

(1806-1873), soutenaient que le matériel remonté par dragage à la surface, comme par exemple des squelettes de foraminifères, provenaient d'animaux vivant à la surface qui avaient coulé au fond de l'océan après leur mort.

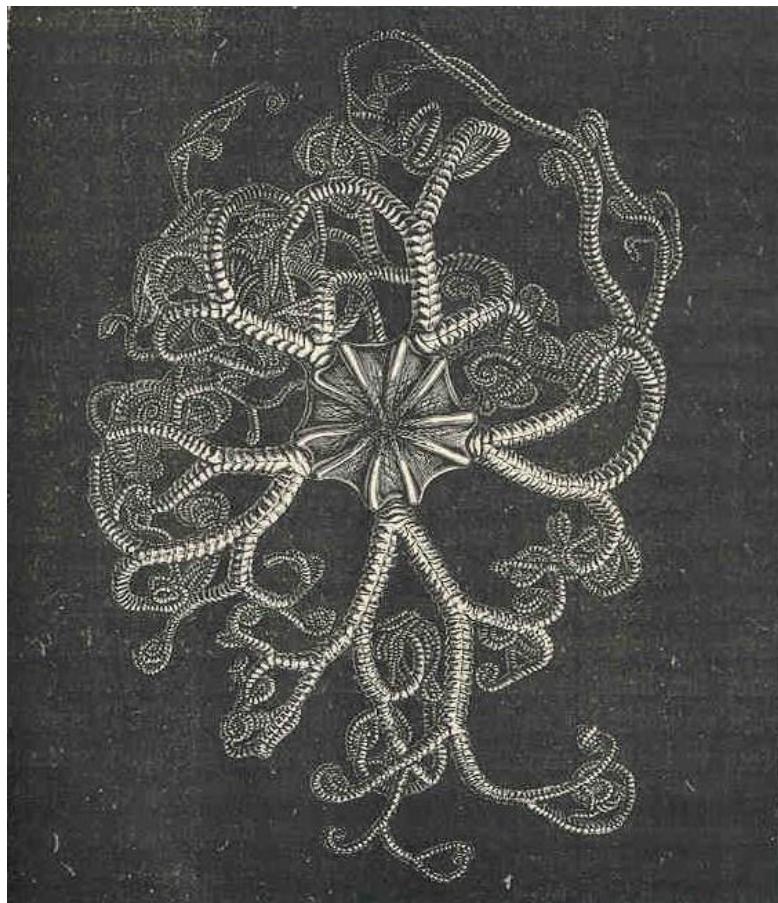
Nous savons aujourd'hui que non seulement la vie existe dans les profondeurs marines, mais aussi que les abysses abritent une incroyable biodiversité, bien supérieure à ce qu'on pouvait imaginer encore récemment (Cordier et al., 2022). La découverte progressive de cet environnement au fur et à mesure des développements technologiques au service de l'océanographie, n'a pas seulement fait avancer nos connaissances, elle a aussi inspiré les naturalistes et les artistes du XIX<sup>ème</sup> siècle.

## Les premières observations

Il semble que le naturaliste danois Otto Friedrich Müller (1730-1784) ait, le premier, préconisé l'utilisation de dragues pour l'étude des organismes vivant en profondeur. Dès 1810, tandis que la théorie azoïque est quasi-unaniment acceptée par la communauté des zoologistes, Antoine Risso, figure majeure de l'école naturaliste niçoise, décrit dans son *Ichthyologie de Nice ou Histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes* (Risso, 1810) des poissons et des crustacés pêchés au large de Nice et dans le golfe de Gênes entre 600 et 1000 mètres, comme par exemple certaines espèces de roussettes, d'aiguillats ou encore de syngnathes (Risso, 1810). C'est sans doute une des premières évidences de vie abyssale. Risso confirme en publiant une *Histoire naturelle des crustacés des environs de Nice* (Risso, 1816) et une *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale* (Risso, 1826). Peu après les premières publications de Risso, John Ross (1777-1856) échantillonne en 1818, à plus de 1000 mètres de fond dans la baie de Baffin, l'étrange échinoderme *Astrophyton linckii* (Figure 1). Le même Ross pêchera plus tard, au cours de l'expédition du *Bulldog* en 1860, des étoiles de mer vivantes collectées à 2 300 mètres dans l'Atlantique nord. D'autres dragages démontrent durant cette période qu'une vie abondante se développe en profondeur. Par exemple, le Norvégien Michael Sars (1805-1869), prêtre et naturaliste, s'intéresse particulièrement à l'hypothèse azoïque de Forbes. Assisté de son fils, il remonte à l'air libre les premiers crinoïdes vivants connus (on pensait que cette espèce, dont les formes fossiles sont abondantes, était éteinte depuis longtemps), collectés à environ 550 mètres de fond. Cela conduit à la publication, en français, des *Mémoires pour servir à la connaissance des crinoïdes vivants* (Sars, 1868). En 1850, il pêche également plusieurs espèces d'invertébrés à 600 mètres au fond d'un fjord. Dès lors, Sars devient un fervent défenseur des opérations de dragage en eaux profondes. Il est probable que ses travaux aient eu une influence sur l'organisation d'expéditions destinées à explorer les abysses. Pourtant, globalement, les découvertes citées ici et quelques rares autres restent relativement confidentielles ou du moins n'ont-elles pas la diffusion qu'elles méritent.

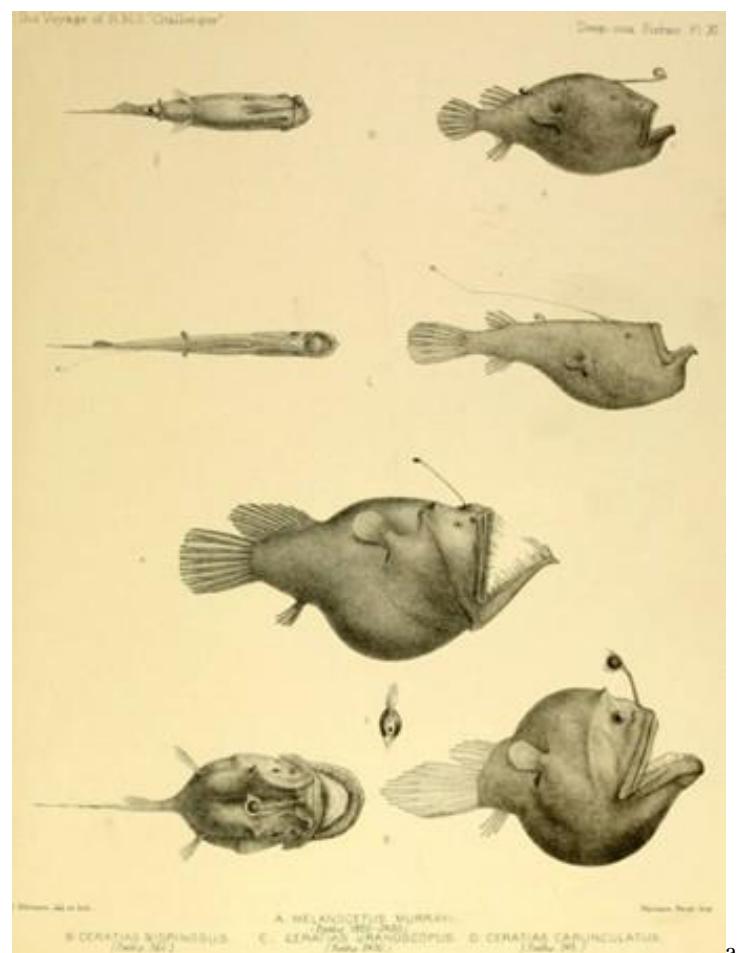
Cependant un événement imprévu aura des conséquences décisives : Henry Fleming Jenkin (1833-1885) relève pour le compte de la compagnie anglaise *Mediterranean Telegraphy Company* un câble sous-marin mis en place entre la Sardaigne et l'Afrique du Nord et qui avait séjourné à des profondeurs de l'ordre de 2 000 mètres, voire plus. Sur un morceau de ce câble sont fixés des coraux et des bivalves. Cet échantillon est envoyé au Muséum d'Histoire naturelle de Paris et à la Royal Society de Londres. Même si le Français Alphonse Milne-Edwards, futur directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, pressent l'importance de cette découverte et crée un « Comité des dragages » afin de sensibiliser ses confrères à la possibilité d'une vie sous plus de deux cents atmosphères (Sonrel, 1870), les Anglais réagissent plus vite. L'Écossais Charles Wyville Thomson (1830-1882), au cours de la campagne du *Porcupine* (1870), avait déjà échantillonné en profondeur des animaux ; trois ans plus tard il publie *The Depths of the Sea* où sont notamment décrites en détail au chapitre 6 les techniques de dragages profonds de l'époque (Thomson, 1873). Aidé du Canadien John Murray (1841-1914), il fait pression auprès de la *Royal Society of London for the Improvement of Natural Knowledge* pour que la Royal Navy arme un navire de 2 300 tonneaux, le *HMS Challenger*, pour une grande expédition autour du monde. Le *Challenger*, à l'origine bâtiment de guerre, est profondément transformé. Outre la mise en place de véritables laboratoires de biologie et de chimie à bord, il est notamment adapté aux dragages profonds avec 291 kilomètres de cordage, ce qui est vraiment considérable pour l'époque. Cette expédition a un

retentissement exceptionnel. Peu de temps auparavant, deux campagnes d'exploration, celles du *Lightning* et du *Porcupine* en 1868 et 1870 respectivement, avaient fourni à la communauté scientifique de l'époque deux informations décisives : d'une part, les températures abyssales pouvaient descendre au-dessous de 4°C, température qu'on croyait être le seuil minimal ; d'autre part, des échantillonnages à 4 450 mètres de profondeur avaient révélé l'existence d'une faune riche et variée bien au-delà de 550 mètres, c'est-à-dire dans cette zone mal nommée azoïque.



**Figure 1.** *Astrophyton linckii* échantillonné à plus de 1 000 mètres de profondeur. Extrait de Thomson (1875).

L'extraordinaire épopee du *Challenger* infirme définitivement la théorie des abysses sans vie. Le commandement de cette campagne est confié au capitaine George Nares (1831-1915). Pour la direction scientifique, Charles Wyville Thomson est assisté de naturalistes distingués. Le bateau quitte Portsmouth le 21 décembre 1872 pour y revenir en 1876 après une navigation d'environ 70 000 milles nautiques, soit un peu moins de 130 000 km. Le *Challenger* navigue sur presque toutes les mers de la planète : on procède à 362 prélèvements le long des côtes américaine (du Brésil à la Nouvelle-Écosse) et africaine, dans les océans Atlantique, Pacifique et Antarctique, dans les mers australes et en mer de Chine, en Australie, Nouvelle-Zélande, Océanie et Indonésie. Le redoutable Cap Horn est franchi. Environ 4 700 espèces nouvelles sont découvertes dans tous les océans et à toutes les profondeurs, jusqu'à plus de 8 000 mètres dans la fosse des Mariannes, toutes soigneusement dessinées notamment par l'artiste de l'expédition, le Suisse John James Wild (1824-1900). Cette fantastique aventure se traduit par la publication entre 1878 et 1895 d'une cinquantaine de volumes, où sont décrits et figurés de nombreux organismes abyssaux (Figures 2a et b). On trouve dans ces ouvrages quelques-unes des plus célèbres illustrations d'organismes marins, dues non seulement à Wild mais aussi à Ernst Haeckel (1834-1919) et Adolf Giltsh (1853-1911) (Dolan, 2024a).



a



b

**Figures 2.** Espèces récoltées lors de l'expédition du Challenger

- a. *Melanocetus murrayi* (a), *Diceratias bispinosus* (b), *Ceratias uranoscopus* (c),  
*Cryptopsaras couesii* (d). (Günther, 1887)
- b. Holothurie de type *Scotopiana* (Théel, 1879)

### Représentations artistiques d'espèces nouvelles

Les naturalistes du XIX<sup>ème</sup> siècle recouraient à l'aquarelle ou la lithographie pour décrire leurs découvertes. Certains exécutaient eux-mêmes ces représentations, à l'instar d'Ernst Haeckel, déjà cité, auteur du remarquable *Kunstformen der Natur* (Formes artistiques de la nature) et à l'origine d'un millier de gravures et aquarelles sur l'ensemble de sa carrière. D'autres faisaient appel à des illustrateurs spécialisés comme (pour les Français) Charles-Alexandre Lesueur (1778-1846), Vincent Fossat (1822-1891) ou encore Jean-Gabriel Prêtre (1768-1849). On trouvera un aperçu du talent de ces illustrateurs et de quelques autres dans Dolan (2024a) ou dans Sardet (2024).

Les échantillons récoltés au cours de l'expédition exceptionnelle du *Challenger* ont fait l'objet de très nombreuses publications. La diversité des organismes marins, l'excentricité parfois de leur aspect (e.g., Sardet, 2013 ; Dolan, 2024a, b), ont toujours inspiré de très belles œuvres aux illustrateurs de l'époque (e.g., Haeckel, 1904 ; Figures 3a et b). Le travail de Haeckel a d'ailleurs influencé de nombreux illustrateurs et artistes de son temps (Migon et al., 2024). Parmi beaucoup d'autres, cela est le cas de l'École de Nancy (Art Nouveau) et, très vraisemblablement, celui de l'artiste inconnu qui a réalisé les vitraux de l'Institut océanographique de Paris (Inizan, 2011). La pêche d'organismes vivant à des profondeurs réputées sans vie au cours de la campagne du *Challenger* a donc ouvert des perspectives nouvelles pour la science, mais a aussi offert aux illustrateurs la possibilité de représenter les animaux tout à fait inédits des abysses. En effet, les contraintes du milieu abyssal déterminent des formes de vie étranges, tout à fait différentes des espèces déjà connues des naturalistes et, à plus forte raison, d'un public plus large.

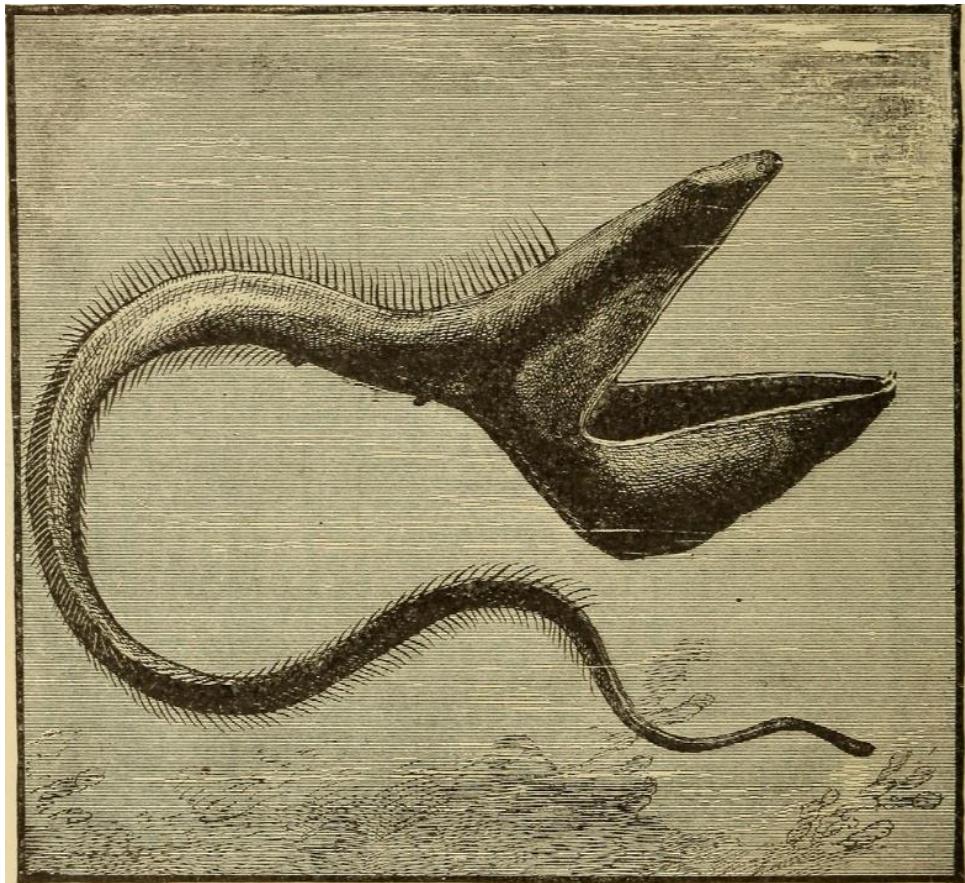


**Figures 3.** Illustrations tirées du *Kunstformen der Natur* d'Ernst Haeckel.

**a. Céphalopodes**

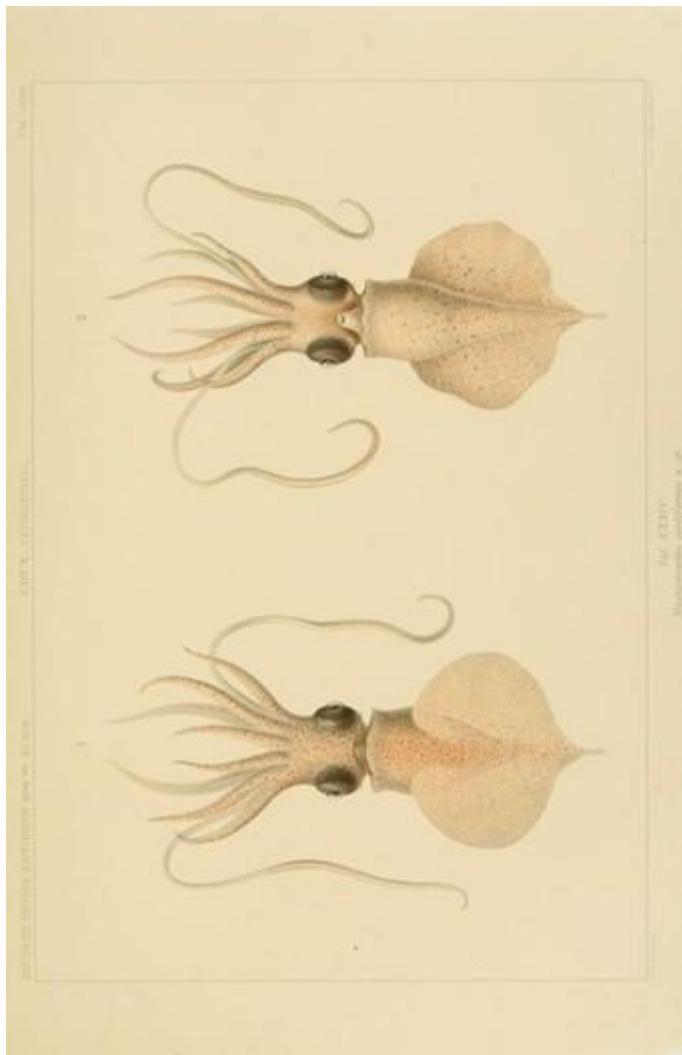
**b. Leptoméduse**

D'autres expéditions apporteront de précieuses contributions à la découverte de nouveaux organismes issus des profondeurs océaniques. Les campagnes du *Talisman* et du *Travailleur*, dirigées par Alphonse Milne-Edwards et Léopold de Folin (1817-1896) comprennent de nombreux dragages profonds entre 1880 à 1883 dans des environnements variés : le canyon sous-marin de Capbreton, la péninsule ibérique, Madère, les Canaries, le Maroc, la Corse. Pour la première fois, le *Talisman* utilise un câble métallique à la place des cordages de chanvre. C'est au cours de ces explorations qu'est découvert, par exemple, le surprenant *Eurypharynx pelecanoides* (Figure 4), par 2 300 mètres de fond. On peut encore citer le Suédois Otto Martin Torell (1828-1900) qui remonte à son bord des invertébrés dragués au-dessous de 2 000 mètres dans les eaux arctiques.



**Figure 4.** *Eurypharinx pelecanoides*. Cette espèce vit toujours au-dessous de 1 000 mètres de profondeur, parfois jusqu'à 7 000 mètres. Illustration tirée de Holder (1906)

Parmi ces expéditions, celle du Valdivia (1898-1899) eut une importance considérable pour l'étude de la faune abyssale. Mise en place et dirigée par le zoologiste allemand Carl Chun (1852-1914), spécialiste des céphalopodes et pionnier de la recherche sur le plancton (Dolan, 2023), elle avait pour objectif spécifique l'étude des fonds abyssaux, ce qui était tout à fait innovant. De surcroît, la campagne se voulait complémentaire de celle du *Challenger* en échantillonnant des zones marines que n'avait pas explorées sa devancière. Le bateau à vapeur *Valdivia* part de Hambourg et parcourt 32 000 milles nautiques, soit un peu plus de 59 000 kilomètres, à travers les océans Atlantique (côte occidentale de l'Afrique), Indien et Austral. Cette vaste expédition génère un très grand nombre de publications scientifiques (24 volumes, 12 000 pages et un millier d'illustrations, après trois articles préliminaires publiés en 1899 et un rapport présenté la même année à la British Association for the Advancement of Science ; Schott, 1900) étaillées entre 1902 et 1940. L'artiste de l'expédition Friedrich Wilhelm Winter (1878-1917) réalise de très nombreuses représentations des spécimens récoltés au cours de l'expédition, par exemple des céphalopodes qui se prêtent particulièrement bien à l'expression artistique (Figures 5a et b). On notera la grande qualité de ces planches.



a

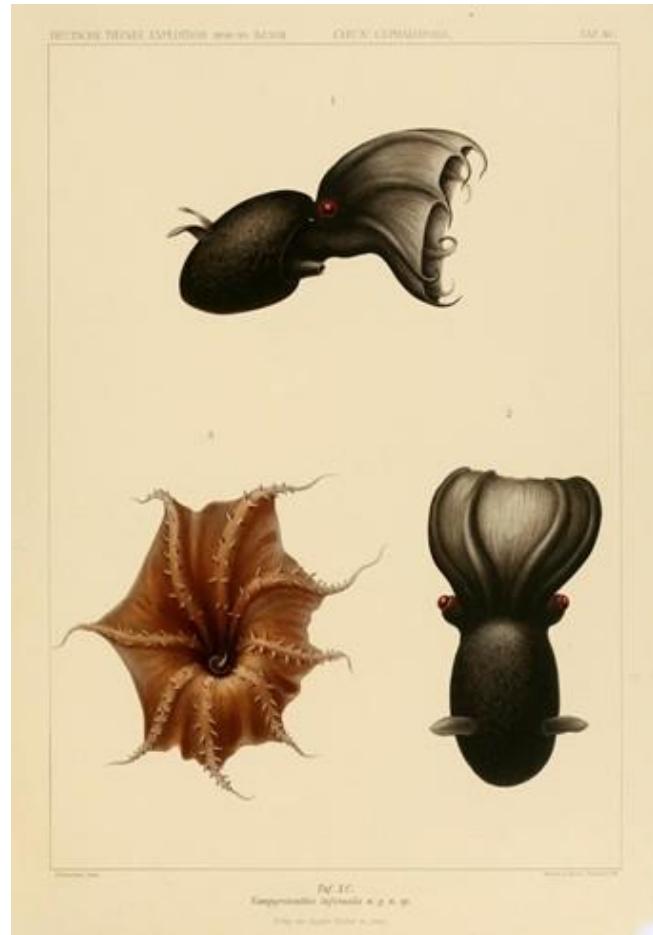


b

**Figures 5.** Espèces récoltées lors de l'expédition du *Valdivia* (Chun, 1910-1915).

- a.** *Mastigoteuthis cordiformis*
- b.** *Pterygioteuthis Giardi*

Pour l'exploitation des résultats de la campagne, Chun se charge des céphalopodes. Il décrit notamment *Vampyroteuthis infernalis*, plus connu sous le nom évocateur de Vampire des abysses (Figure 6). Cette espèce ne dépasse pas 30 cm et vit typiquement entre 600 et 900 mètres de profondeur. Comme beaucoup de céphalopodes, elle est bioluminescente (Vérany, 1851 ; Otjacques et al., 2023) et Chun publie par la suite d'importants travaux sur cette particularité répandue dans le milieu privé de lumière des profondeurs marines. Le zoologiste August Brauer (1863-1917) publie quant à lui des études anatomiques des poissons abyssaux collectés au cours du voyage du *Valdivia* (Figure 7).

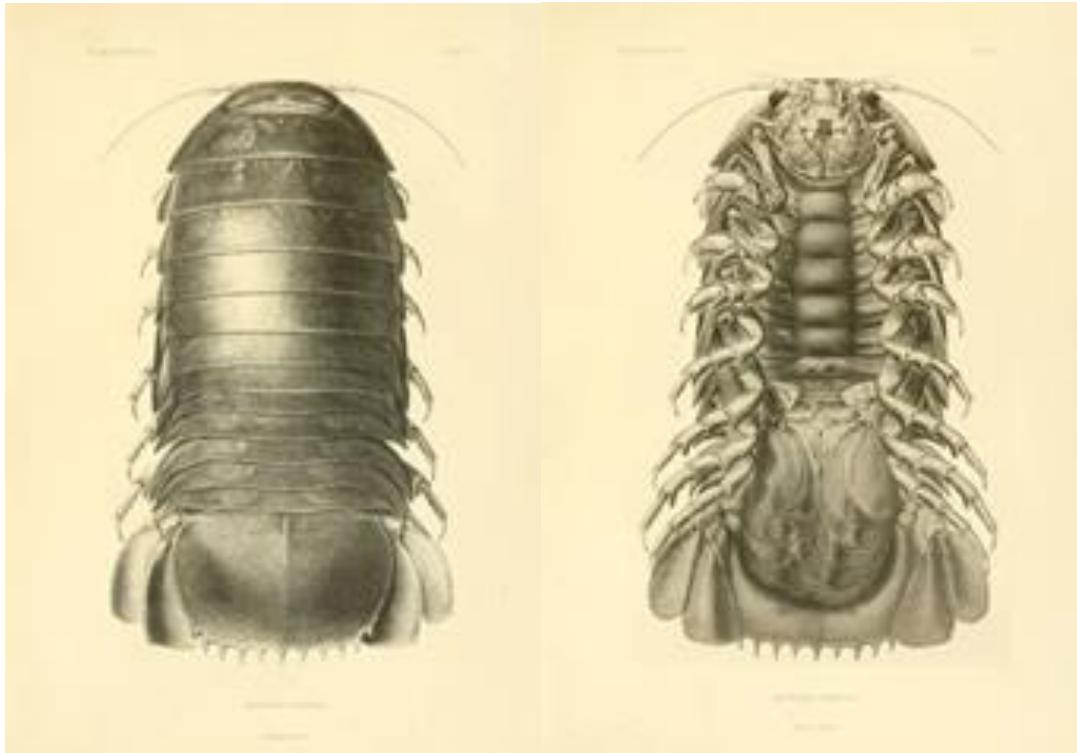


**Figure 6.** *Vampyroteuthis infernalis*, découvert dans les eaux du Cap Vert lors de l'expédition Valdivia (Chun, 1910-1915)



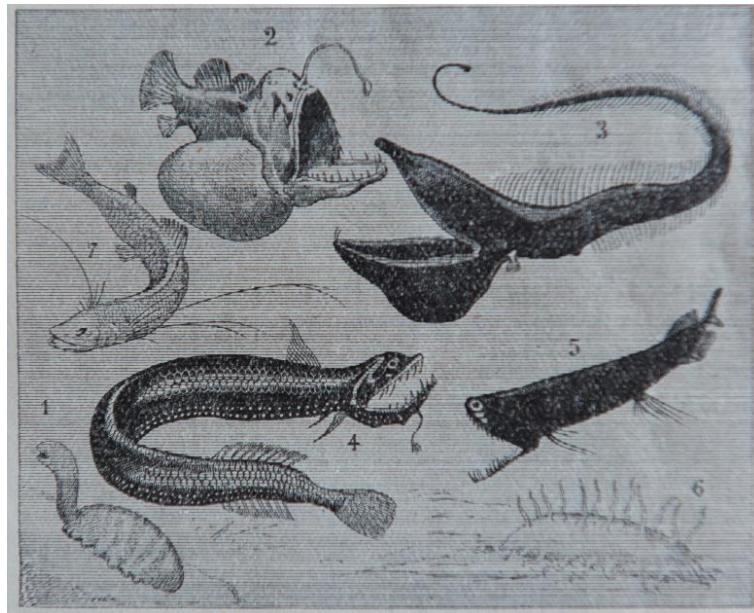
**Figure 7.** Poissons abyssaux collectés au cours la campagne du Valdivia, représentés par August Brauer : *Nemichthys scolopaceus* et *Lapocephalus mirabilis* (Brauer, 1906)

Bien que les poissons des profondeurs soient généralement de petite taille, d'autres organismes abyssaux ont évolué différemment. Un phénomène biologique particulier, le gigantisme abyssal, a ainsi ajouté un intérêt supplémentaire à l'étude des organismes des profondeurs : outre le cas bien connu des céphalopodes tel le calmar colossal (*Mesonychoteuthis hamiltoni*), certains crustacés et invertébrés marins des abysses sont sensiblement plus gros que leurs homologues des faibles profondeurs. C'est le cas de *Bathynomus giganteus* qui vit aux alentours de 2 300 m de profondeur et mesure typiquement 35 cm voire jusqu'à 50 cm. Alphonse Milne-Edwards publie une première description d'un spécimen de cet animal pêché dans le Golfe du Mexique lors de l'expédition du *Challenger* (Milne-Edwards, 1879), puis une étude plus détaillée est publiée en 1902, soit deux ans après la mort de Milne-Edwards (Milne-Edwards & Bouvier, 1902 ; Figure 8).



**Figure 8.** *Bathynomus giganteus* (Milne-Edwards & Bouvier, 1902).  
À gauche face dorsale, à droite face ventrale

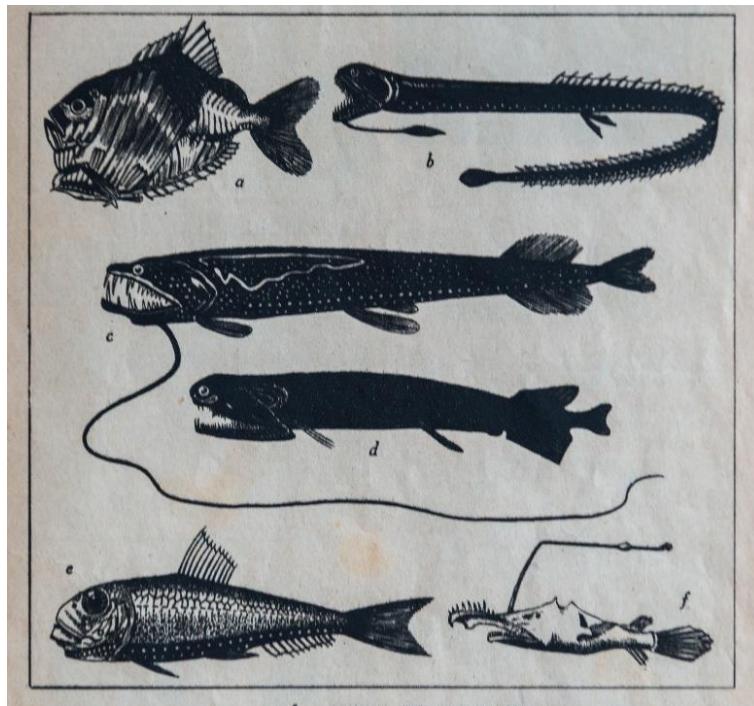
Les fonds marins étant toujours plus explorés, beaucoup d'espèces nouvelles ont été découvertes et représentées par la gravure ou l'aquarelle au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle et jusqu'au début du XX<sup>ème</sup>. Une planche du dictionnaire Larousse de 1922 dédiée aux abysses nous en fournit une illustration (Figure 9). Encore en 1946, le mensuel *Science et Vie* publiait dans un article sur les « êtres vivants lumineux » une planche représentant une variété de poissons des abysses (Puisségur, 1946 ; Figure 10). Ces représentations plus récentes se sont probablement inspirées du travail d'August Brauer pour l'expédition *Valdivia*.



**Figure 9.** Planche consacrée à la faune abyssale du dictionnaire

Larousse au début du XXème siècle (Larousse 1922)

1 : *Psychropotes* ; 2 : *Melanocetus* ; 3 : *Eurypharyx* (sic) ; 4 : *Stomias*  
*boa* ; 5 : *Malacosteus* ; 6 : *Oneirophanta* ; 7 : *Bathypterois*



**Figure 10.** Poissons abyssaux lumineux représentés dans un article de la revue *Science et Vie* de 1946 (Puisségur, 1946)

a : *Sternopyx diaphana* ; b : *Idiacanthus fasciola* ; c : *Lamprotoxus*  
*flabellibarba* ; d : *Malacosteus niger* ; e : *Ichthyococcus ovatus* ; f : *Lasognathus saccostoma*.

Beaucoup d'autres organismes des couches les plus obscures de l'océan sont venus enrichir les publications des océanographes, mais c'est alors la photographie qui a succédé aux aquarelles et aux lithographies. À son tour, la photographie a ouvert une perspective nouvelle pour l'étude des organismes abyssaux. Mais on peut choisir de partager l'avis d'Ernst Haeckel : « *la photographie en couleurs ne*

*pourra jamais remplacer l'image individuelle et subjective du peintre. »* (Haeckel, 1905). Il y a sans aucun doute encore beaucoup de créatures étranges à découvrir dans les couches les plus profondes de l'océan. Il suffit pour s'en convaincre de rappeler qu'en 1960, Don Walsh et Jacques Piccard, à bord du bathyscaphe inventé par Auguste Piccard, le père de Jacques, ont vu un poisson évoluer dans la lumière des projecteurs à 10 916 mètres de profondeur, dans le point le plus profond de notre planète, la fosse des Mariannes.

## Références

- Agassiz L., Gould A.A. 1851. *Principles of zoology: Touching the structure, development, distribution, and natural arrangement of the races of animals, living and extinct, with numerous illustrations.* Boston, Gould and Lincoln, Boston, MA (USA).
- Brauer A. 1906. *Die Tiefsee-Fische. I. Systematischer Teil. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee Expedition Valdivia 1898–1899.* G. Fischer, Jena.
- Chun C. 1910-1915. *Die Cephalopoden. Oegopsida. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee Expedition Valdivia 1898–1899*, 18, 1–522, G. Fischer, Jena.
- Cordier T., Barrenechea Angeles I., Henry N., Lejzerowicz F., Berney C., Morard R., Brandt A., Cambon-Bonavita M-A., Guidi L., Lombard F., Martinez Arbizu P., Massana R., Orejas C., Poulain J., Smith C.R., Wincker P., Arnaud Haond S., Gooday A.J., de Vargas C., Pawlowski J. 2022. Patterns of eukaryotic diversity from the surface to the deep-sea sediment. *Science Advances*, doi:10.1126/sciadv.abj9309
- De La Beche H. 1833. *Manuel géologique*, Levraud, Paris.
- Dolan J.R. 2023. Pioneers of plankton research: Carl Chun (1852-1914). *Journal of Plankton Research* 45, D, 777-784. doi:10.1093/plankt/fbad036
- Dolan J.R. 2024a. Jewels of scientific illustration from oceanographic reports in the library of the Institut de la Mer de Villefranche. *Arts et Sciences* 8, N° Spécial : Villefranche, 62-79, doi:10.21494/iste.op.2024.1185
- Dolan J.R. 2024b. The surprising microscopic wonders from the depths of Villefranche-sur-Mer. *Arts et Sciences* 8 (3), 95-109. doi:10.21494/iste.op.2024.1187
- Forbes E. 1844. Report on the *Mollusca* and *Radiata* of the Aegean Sea, and on Their Distribution, Considered as Bearing on Geology. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, London, 1844.
- Günther A. 1887. *Report on the deep-sea fishes collected by HMS Challenger during the years 1873-1876*, London.
- Haeckel E. 1904. *Kunstformen der Natur*. Bibliographisches Institut, Leipzig, Vienne.
- Haeckel E. 1905. *Ernst Haeckels Wanderbilder. Erste und zweite Serie: Die Naturwunder der Tropenwelt. Ceylon und Insulinde*. Gera-Untermhaus 1905. Holder C.F. 1906. *Half Hours with Fishes, Reptiles, and Birds*. American Book Company, New York.
- Inizan, C. 2011. L'institut océanographique de Paris. In Situ. *Revue des patrimoines* (17). doi:10.4000/insitu.865
- Larousse Universel, *Nouveau dictionnaire encyclopédique*, Tome 1, Paris, p.9.
- Michelet J. 1861. *La mer*. Hachette et Cie, Paris.
- Migon C., Dolan J.R., Weinbauer M.G. 2024. Correspondance de Nice en 1856 : carnet de voyage illustré d'Ernst Haeckel. *Arts et Sciences* 8 (2), 1-19, doi:10.21494/iste.op.2024.1213
- Milne-Edwards A. 1879. Sur un isopode gigantesque, des grandes profondeurs de la mer. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, 88, 21–23.
- Milne-Edwards A., Bouvier E.L. 1902. *Reports on the dredging in the Gulf of Mexico (1877-78) in the Caribbean Sea (1878-79), and along the Atlantic coast of the United States (1880) by the US Coast survey steamer Blake*. Cambridge, USA.
- Otjacques E., Pissarra V., Bolstad K., Xavier J.C., McFall-Ngai M., Rosa R. 2023. Bioluminescence in cephalopods : biodiversity, biogeography and research trends. *Frontiers in Marine Science*, 10, doi:10.3389/fmars.2023.1161049.
- Puisségur C. 1946. Les êtres vivants lumineux. *Science et Vie* 348, 109 116.
- Risso, A. 1810. *Ichthyologie de Nice ou Histoire naturelle des poissons du Département des Alpes Maritimes*. F. Schoell, Paris.

- Risso, A. 1816. *Histoire naturelle des crustacés des environs de Nice*. Librairie grecque-latine-allemande, Paris.
- Risso, A. 1826. *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes*. Vol. 3. F.-G. Levrault Librairie, Paris.
- Sardet C. 2013. *Plancton. Aux origines du vivant*. Ulmer, Paris.
- Sardet C. 2024. Deux siècles d'arts et de sciences à Nice et Villefranche-sur-Mer : 1) Les anciens : de 1800 à 1900. *Arts et Sciences* 8 (3), 6-27, doi:10.21494/iste.op.2024.1182
- Sars M. 1868. *Mémoires pour servir à la connaissance des crinoïdes vivants*. Imprimerie de BrØgger & Christie.
- Schott G. 1900. The oceanographical and meteorological work of the German Valdivia expedition. *The Geographical Journal* 15, 5, 518-528. doi:10.2307/1774266.
- Sonrel L. 1870. *Le fond de la mer*. Librairie Hachette & C<sup>ie</sup>, Paris.
- Théel H. (1879). Preliminary Report on the Holothuridae of the Exploring Voyage of HMS Challenger under Professor Sir C. Wyville Thomson F.R.S., Part 1. *Communication à la Royal Swedish Academy of Sciences*, Stockholm, 1879.
- Thomson C.W. 1873. *The Depths of the Sea*. MacMillan and Co.
- Thomson C.W. 1875. *Les abîmes de la mer : récits des expéditions de dragage des vaisseaux de SM le Porcupine & le Lightning pendant les étés de 1868, 1869 & 1870, sous la direction scientifique du Dr. Carpenter, de MJ Gwyn Jeffreys & du Dr. Wyville*. Thomson. Hachette.
- Vérany J.B. 1851. Mollusques méditerranéens, observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après nature: 1<sup>re</sup> partie. *Céphalopodes de la Méditerranée*. Vol. 1. Imprimerie des Sourds-Muets.