

Alimentation
Détoxification
Reproduction
Mytilidae
Sources hydrothermales

Feeding
Detoxication
Reproduction
Mytilidae
Hydrothermal vents

Alimentation et reproduction d'un Mytilidae des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental

Marcel LE PENNEC

Laboratoire de Zoologie, Université de Bretagne Occidentale, Faculté des Sciences, 6, avenue le Gorgeu, 29287 Brest Cedex, France.

RÉSUMÉ

Dès la découverte de mollusques bivalves sur les sites profonds d'hydrothermalisme de la ride du Pacifique oriental, deux questions essentielles ont été posées et qui concernent leur alimentation et leur reproduction. Pour y répondre, nous avons entrepris l'étude de la branchie, du tractus digestif et de la gonade d'un Mytilidae de grande taille. L'anatomie et l'histologie de la branchie renseignent sur le mode de fonctionnement de cet organe et le rôle primordial qu'il joue dans la nutrition. La microscopie électronique révèle l'existence de bactéries qui sont dégradées dans l'épithélium branchial. L'examen du tractus digestif montre que cette modiole ingère des bactéries hydrothermales et différents organismes provenant des couches profondes et aussi de la zone photique de l'océan. Son régime alimentaire est donc mixotrophe.

L'histologie de la gonade montre qu'en dépit de certaines particularités tissulaires chez le mâle, cette espèce se comporte comme la plupart des bivalves littoraux chez lesquels la gonade est volumineuse, les ovocytes matures ont un diamètre réduit, mais leur nombre est élevé et le développement larvaire est exotrophique. Le cycle sexuel se déroule sans phase de repos permettant une libération continue des gamètes, ce qui multiplie les chances de survie de cette espèce inféodée à un écosystème particulier.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris 4-7 novembre 1985, 181-190.

ABSTRACT

Feeding and reproduction of a deep-sea hydrothermal vent Mytilid from the East Pacific Rise.

Since the discovery of bivalve molluscs at deep-sea hydrothermal vents in the Eastern Pacific, fundamental questions have arisen concerning both nutrition and reproduction in these organisms. Studies of the gill, digestive gland, and gonads of a large mytilid from the 13° N hydrothermal vent site have led to insights concerning the histology and functional anatomy of the gill, as well as the role of this organ in the nutrition of the bivalve. Electron microscopic examination of the gill revealed numerous damaged bacteria within the gill epithelium. From observations of the digestive gland, it is concluded that this mytilid ingests bacteria, as well as other microscopic organisms of hydrothermal vent and euphotic surface water origin.

Histology of the gonad reveals that reproduction in this species is similar to that of shallow-water coastal bivalves: the gonad is voluminous, ovocytes are numerous with small diameters, and the larval development is planktotrophic. Gametogenesis appears to be continuous which, in turn, may be of adaptive significance in increasing the chances of survival of this species in the unique hydrothermal ecosystem.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris, 4-7 November 1985, Proceedings, 181-190.

INTRODUCTION

La découverte des communautés animales, près des sites hydrothermaux actifs sur l'axe de la dorsale du Pacifique oriental, constitue, pour les biologistes marins, l'événement majeur de ces dernières années. Situées entre 2500 et 2700 m de profondeur ces communautés sont représentées par divers groupes zoologiques où figurent essentiellement des pogonophores, des annélides, des mollusques et des crustacés.

Les différentes plongées effectuées sur les sites hydrothermaux par les Américains et les Français ont permis de recueillir de nombreux exemplaires de mollusques bivalves. Répartis de façon hétérogène le long de la dorsale, les bivalves, contrairement aux gastéropodes, sont représentés par un petit nombre d'espèces, mais comprenant pour certaines d'entre elles, un grand nombre d'individus. Parmi les bivalves récoltés, trois seulement ont été déterminés à ce jour ; un Vesicomidae : *Calyplogena magnifica* (Boss, Turner, 1980), un Mytilidae : *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk, Wilson, 1985) et un Pectinidae : *Bathypecten vulcani* (Schein-Fatton, 1985). Des Protobranches, présents aux Galapagos (Lutz, comm. pers.), semblent absents des sites hydrothermaux du 13° N où ont lieu les plongées françaises. En revanche, une modiole de grande taille est relativement commune. Cependant, certains caractères semblent la différencier de *Bathymodiolus thermophilus*, qui a été déterminée d'après les exemplaires récoltés près des Galapagos. Aussi, en l'absence d'éléments de comparaison, il est difficile d'assimiler le taxon du 13° N à cette même espèce.

La présence de ces invertébrés dans un tel écosystème pose de nombreuses interrogations, qui concernent principalement l'origine des ressources trophiques disponibles pour ces animaux, les mécanismes de détoxification vis-à-vis des fluides hydrothermaux et la pérennité des espèces.

Pour expliquer une telle luxuriance animale à des profondeurs où la faune est généralement très pauvre, plusieurs hypothèses ont été avancées. Les principales sont :

- l'advection de matériel organique des zones environnantes et leur concentration sur les sites hydrothermaux (Lonsdale, 1977; Enright *et al.*, 1981);
- une forte production chimiosynthétique bactérienne qui serait la base de la chaîne alimentaire. Ces bactéries, présentes à des concentrations très élevées dans les fluides hydrothermaux, de 108 à 109 cellules/ml selon Corliss *et al.* (1979), oxydent les composés sulfurés et tirent l'énergie nécessaire pour transformer le carbone minéral en carbone organique (Lonsdale, 1977 ; Arp, Childress, 1981) ;
- les mécanismes associant des bactéries et les invertébrés dans des relations de symbiose (Felbeck, 1981).

Pour tenter de résoudre quelques-unes des hypothèses ainsi formulées, nous avons entrepris des études anatomiques structurales et ultrastructurales de la branchie et du tractus digestif de la modiole, tout en gardant à l'esprit que les stratégies adaptatives développées par ce Mytilidae ne sont pas forcément identiques à celles utilisées par les autres invertébrés de cet écosystème hydrothermal profond.

D'autre part, la colonisation de tels sites laisse supposer, là encore, une stratégie particulière de la part de ces bivalves, qui peut-être comprise partiellement par l'analyse des coquilles larvaires et postlarvaires (Lutz *et al.*, 1980) et par l'étude de la gonade (Le Pennec *et al.*, 1984 a).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les Mytilidae ont été prélevés en mars 1982 et mars 1984, par le submersible Cyana, lors des campagnes *Biocytherm* et *Biocyarise* organisées par l'Institut Français pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER). Ces missions avaient pour but l'étude des sites hydrothermaux actifs de la ride du Pacifique oriental, à proximité des côtes du Mexique (12° 49'N, 103° 56' O) par 2630 m de profondeur. Le site est appelé "13° N".

Les prélèvements d'organe ont été fixés au glutaraldéhyde, post-fixés à l'acide osmique et inclus dans du Spurr en vue d'études au microscope électronique à transmission.

D'autres prélèvements ont été observés au microscope électronique à balayage après passage éthanol-point critique.

Les particules minérales ont été déterminées au microscope électronique à balayage et à l'analyseur Tracor.

RÉSULTATS

Branchie et nutrition

L'organe cténidial est constitué de deux lames, externe et interne, qui figurent classiquement un W en section transversale (pl. 1 : I). L'élément de base de la branchie est le filament. Tous les filaments sont disposés en séries uniformes, tous parallèles entre eux et tous bâtis sur le même type. Le mode de liaison des filaments et la ciliature ont été décrits par Le Pennec *et al.* (1983), Le Pennec, Hily (1984), Fiala-Médioni *et al.* (1985).

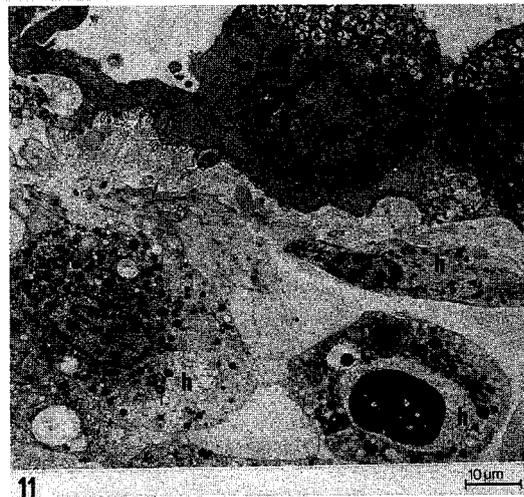
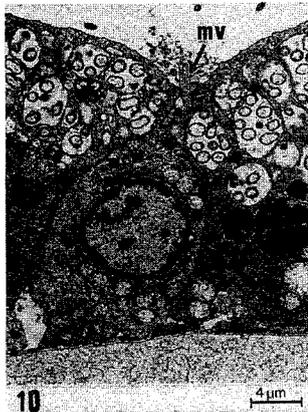
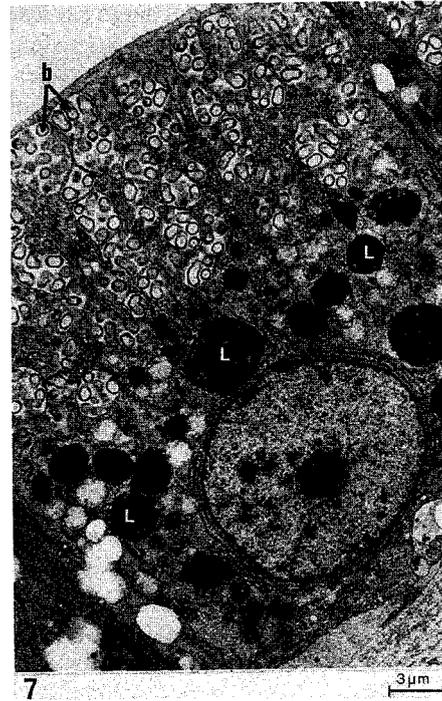
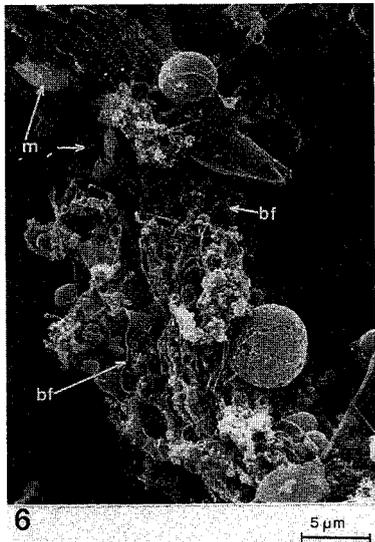
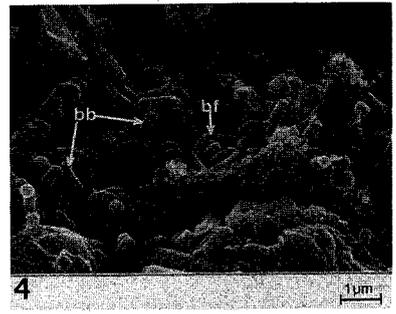
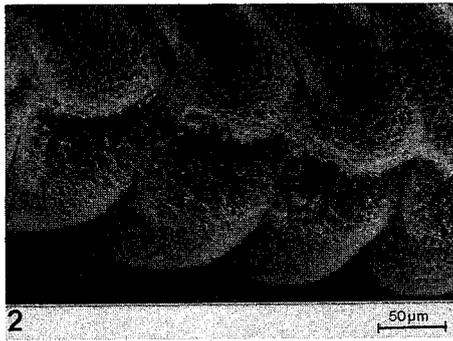
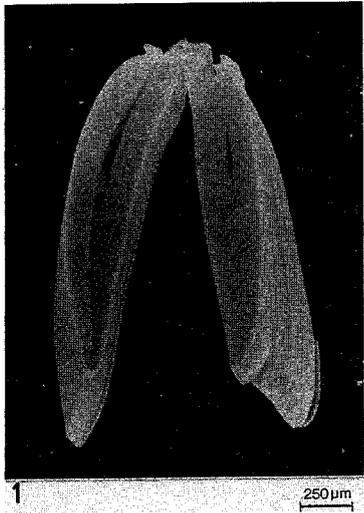
Captage de particules

Grâce à la ciliature latérale qui entretient un courant d'eau dans la cavité branchiale, les particules de diverses natures

Planche 1

1. : macrophotographie de filaments branchiaux. 2. : gouttière alimentaire à l'apex des filaments. 3. : sillon alimentaire à la base des filaments (f). 4. : bactéries filamenteuses (bf) et en bâtonnets (bb) sur des particules métalliques. 5. : particule minérale sulfureuse. 6. : cordon alimentaire près des palpes labiaux, particules minérales (pm), bactéries filamenteuses (bf). 7. : cellule épithéliale en dôme contenant des bactéries (b), lysosomes (l), noyau (n). 8. : bactéries Gram négatif. 9. : cratères à l'apex des cellules épithéliales contenant des bactéries. 10. : cellule épithéliale à microvillosités (mv). 11. : hémocytes dans la lumière du filament branchial.

1. : macrophotography of gill filaments. 2. : food groove at the top of the filament (f). 3. : food furrow at the base of the filaments. 4. : filamentous bacteria (bf) and stick bacteria (bb) on mineral particles. 5. : sulphide mineral particle. 6. : alimentary rope near labial palps, mineral particle (pm), filamentous bacteria (bf). 7. : dome epithelium cell filled with bacteria (b), lysosomes (l), nuclear (n). 8. : Gram-negative bacteria. 9. : craters at the apical pole of epithelium cells, containing bacteria. 10. : epithelium cell with microvilli (mv). 11. : hemocytes in the lumen of the gill filament.



parviennent au contact des filaments. Elles sont alors enrobées par les sécrétions de nombreux mucocytes de l'épithélium branchial, et sont progressivement conduites vers l'apex des lames où existe une gouttière alimentaire de faible dimension (pl. 1 : 2), et surtout vers la base des lames qui est parcourue par un profond sillon nourricier (pl. 1 : 3).

Des particules organiques aussi diverses que des bactéries, des pelotes fécales de copépodes, des débris non identifiables et des particules minérales, engorgent le sillon nourricier (pl. 1 : 4,5). Les particules minérales, dont la taille est comprise entre 1 et 40 μm , sont essentiellement composées de sulfures mixtes de zinc et de fer. Il s'agit de blende, de würtzite, de pyrite et de pyrrhotite bien cristallisés. Un seul sulfure de plomb, la galène, a été observé. Les sulfates sont rares, ce sont des cristaux de gypse en rosettes et de barytine en éventail. Des globules de silice, de 1 à 4 μm , parsèment les différents cristaux de sulfures (Fournier *et al.*, 1986).

Progressivement, par le jeu des battements ciliaires et des mouvements des lames branchiales, les particules organiques et inorganiques ainsi captées sont organisées en un cordon qui est dirigé vers les palpes labiaux (pl. 1 : 6).

Relation bactéries-épithélium

Plusieurs catégories cellulaires ont été signalées dans l'épithélium branchial à la suite d'études ultrastructurales (Le Penne, Hily, 1984 ; Fiala-Médioni *et al.*, 1985).

La majorité des cellules épithéliales sont caractérisées par la présence de vacuoles remplies de bactéries Gram négatif de 0,3 à 0,5 μm de long (Le Penne, Hily, 1984). Ces organismes procaryotes sont rassemblés par petits groupes pouvant atteindre une dizaine d'unités. Les vacuoles à bactéries occupent près de la moitié du volume cellulaire. Constamment disposées au pôle apical, elles provoquent une boursofflure qui donne à ces cellules un aspect en dôme caractéristique. D'autres vacuoles, remplies d'un matériel dense aux électrons, sont visibles à proximité du noyau (pl. 1 : 7,8).

Des observations plus fines montrent que certaines vacuoles bactériennes sont directement en contact avec le milieu extérieur par l'intermédiaire de pores membranaires (Herry, comm. pers.). D'autre part, au microscope électronique à balayage, des cratères sont visibles au pôle apical des cellules. Ils contiennent ces mêmes bactéries situées à différents niveaux (pl. 1 : 9).

Cellules à microvillosités

Comprimées entre les cellules en dôme renfermant des bactéries, on observe de place en place des cellules,

irrégulières en taille, qui possèdent de nombreuses microvillosités au pôle apical. Leur noyau est toujours en position basale (pl. 1 : 10).

Rôle détoxicateur de la branchie

Au niveau de chaque filament l'épithélium repose sur une lame basale épaisse qui délimite une lumière centrale où, s'observent des éléments cellulaires de type hémocytaire (pl. 1 : 11). Une étude ultrastructurale faite par Herry (rapport de DEA, non publié) montre que certains hémocytes, qualifiés de circulants, possèdent dans leur cytoplasme de nombreuses granulations dont certaines ressemblent à des sphérites. D'autres, situés contre la membrane basale, renferment aussi des particules. Enfin, une troisième catégorie ; à l'allure fibroblastique, constitue vraisemblablement des hémocytes peu différenciés. Ils sont toujours plaqués contre la membrane basale.

Le tractus digestif

Le cordon alimentaire formé par les branchies est pris en charge par les palpes labiaux qui, d'une part, éliminent les particules de grande dimension, d'autre part font pénétrer les particules de plus petites tailles, organiques et minérales, dans la cavité buccale.

Bien que de dimension réduite, le tractus digestif possède les quatre ensembles morphologiques classiquement rencontrés chez les bivalves. Ce sont : les palpes labiaux, la bouche et l'œsophage ; l'estomac et le sac du stylet ; les diverticules digestifs ; l'intestin et l'anus (pl. 2 : 1).

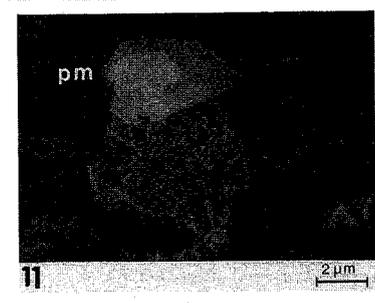
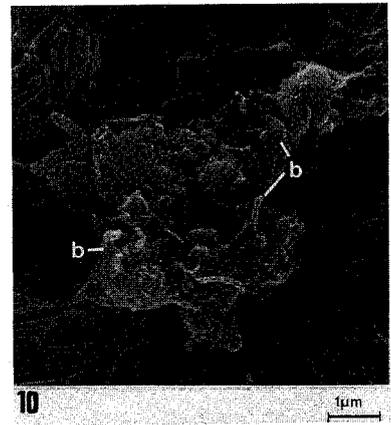
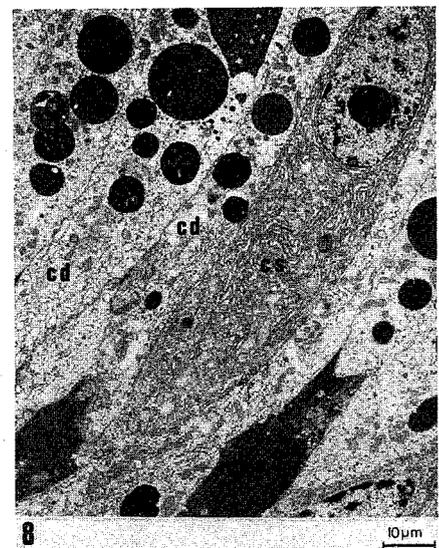
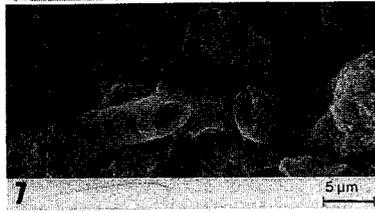
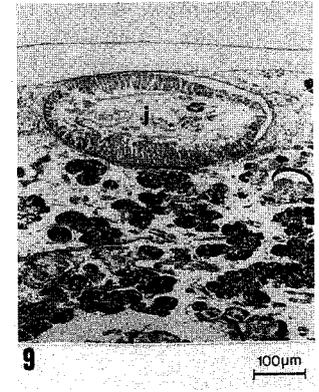
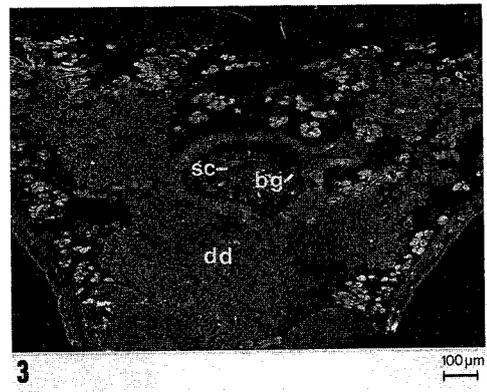
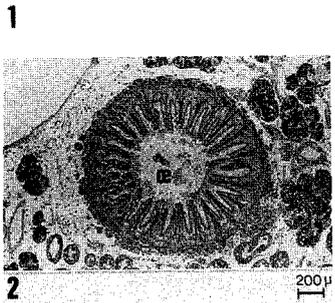
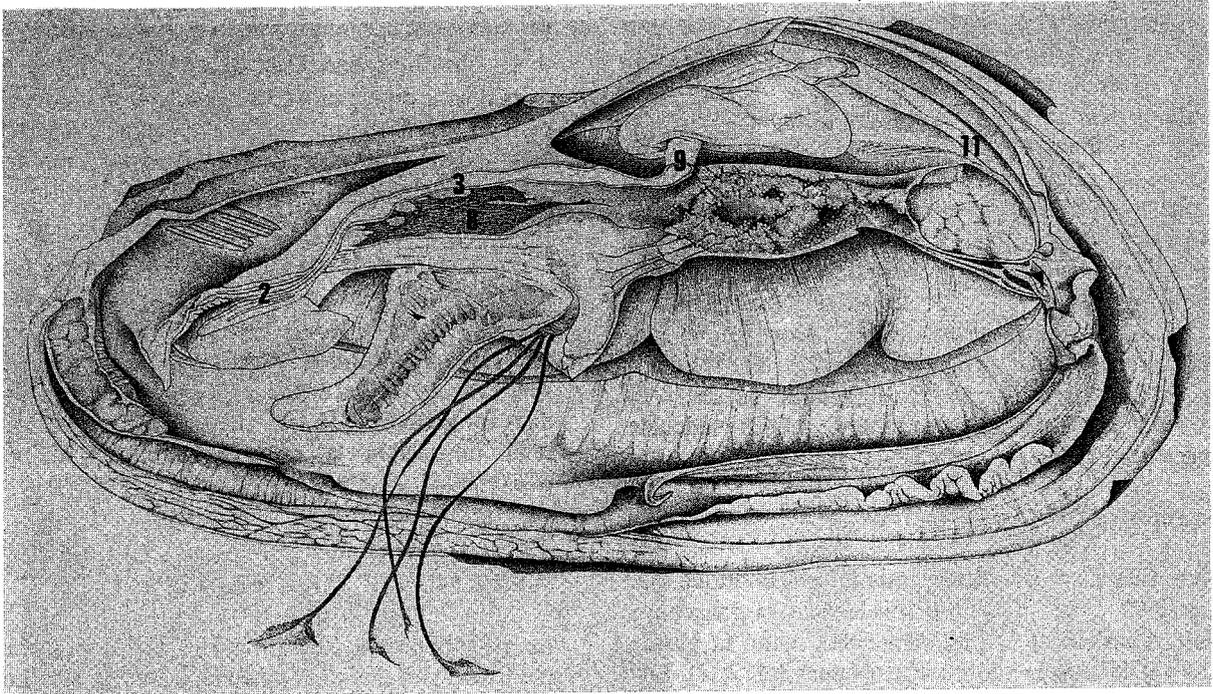
La description de ces différentes composantes a été réalisée récemment (Hily *et al.*, 1986 b); aussi nous ne rappellerons que les points essentiels suivants :

- les palpes labiaux sont développés, mais de dimensions inégales ;
 - l'œsophage est court et composé de cellules épithéliales hautes et pourvues de longs cils (pl. 2 : 2) ;
 - l'estomac a la forme d'une outre allongée. Il est formé d'une cavité antérieure où débouche l'œsophage et où s'ouvrent les conduits de la glande digestive, et d'une cavité postérieure contenant le sac du stylet. Cette deuxième cavité permet la liaison avec l'intestin (pl. 2 : 3).
- Une observation de la région stomacale au microscope électronique à balayage montre que le contenu est particulièrement riche en bactéries, en frustules de diatomées, en foraminifères benthiques et en divers débris, organique et minéral, non identifiables (pl. 2 : 4, 5, 6, 7).
- Les diverticules digestifs sont situés surtout ventralement à l'estomac. Les tubules sont constitués de deux catégories cellulaires. Les unes, digestives, possèdent dans leur

Planche 2

1. : représentation schématique de l'anatomie interne de la modiole. 2. : coupe transversale de l'œsophage (oe). 3. : coupe transversale passant par l'estomac (stylet cristallin (sc), bouclier gastrique (bg) et les diverticules digestifs (dd). 4,5,6,7. : contenu stomacal observé au SEM ; 4. : bactéries ; 5. : diatomée (d) ; 6. : foraminifères benthiques (f) ; 7. : tubules non identifiés. 8. : cellule sécrétrice (cc) et cellules digestives (cd) dans les diverticules digestifs. 9. : coupe transversale de l'intestin (i), éléments gonadiques (eg). 10. : particules dégradées, dans la lumière intestinale, bactéries (b). 11. : particules minérales dans le rectum (pm).

1. : schematic drawing of the internal anatomy of the mussel. 2. : transverse section of oesophagus (oe). 3. : transverse section through the stomach (crystalline stylet, sc, gastric shield, bg) and digestive tubules (dd). 4, 5, 6, 7. : SEM stomachal content. 4. : bacteria ; 5. : diatom (d), benthic foraminifera (f) ; 7. : unidentified tubules. 8. : secretive cell (cc) and digestive cells (cd) in the digestive tubules. 9. : transverse section in the intestine (i), gonadic elements (dg). 10. : damaged particles in the lumen of the intestine, bacteria (b). 11. : mineral particle in the rectum (pm).



cytoplasme de nombreuses vacuoles au contenu plus ou moins hétérogène. Les autres, sécrétrices, ont dans leur cytoplasme un ergatoplasme bien développé et un appareil de Golgi volumineux (Hily *et al.*, 1986 a).

- L'intestin, dont le trajet est souvent complexe chez de nombreux bivalves, est ici relativement simple. Sa paroi est formée de cellules ciliées et de mucocytes reposant sur une couche de tissu conjonctif renforcé par des fibres musculaires (pl. 1: 2: 9). Les cellules épithéliales présentent des évaginations cytoplasmiques dans la lumière intestinale (Hily *et al.*, 1986 b). Une observation au microscope électronique à balayage montre que les particules qui arrivent dans cette portion terminale du tractus digestif sont fortement dégradées; seules sont encore reconnaissables quelques bactéries et des particules minérales (pl. 2: 10, 11).

La reproduction

L'espèce peut être considérée comme gonochorique (Le Pennec *et al.*, 1983). Quel que soit le sexe, la gonade est localisée dorsalement et postérieurement, entre la glande digestive et le muscle adducteur postérieur (pl. 2: 1). Elle émet de nombreux prolongements qui s'insinuent entre les diverticules digestifs et parviennent jusqu'à la base des palpes labiaux. Contrairement aux Mytilidae littoraux, le manteau de cette espèce ne possède que rarement des éléments gonadiques.

Le système d'évacuation des gamètes comprend un réseau de canalicules qui se réunissent de chaque côté de la masse viscérale en un gonoducte débouchant au sommet d'une papille (pl. 1. 3 : 1, 7), longues de 3mm environ chez l'adulte, les papilles sont situées à droite et à gauche de la glande byssale.

Chez le mâle, comme chez la femelle, tous les stades de la gamétogenèse peuvent être observés dans un même animal (pl. 3 : 2, 8).

L'important réseau de canalicules spermatiques présente une structure originale (Le Pennec *et al.*, 1984 a). L'épithélium cilié a la forme d'un arc de cercle et les cellules ont un cytoplasme abondamment pourvu de granules glycoprotéiques. A la base de cet épithélium, un tissu d'apparence conjonctive pénètre plus ou moins profondément dans la lumière des canalicules. Les spermatozoïdes traversent ce tissu pour gagner la lumière des conduits (pl. 3 : 3, 4).

Une observation au microscope électronique à transmission montre que les spermatozoïdes ne constituent pas un modèle original chez les bivalves (pl. 3 : 5). Le noyau est coiffé par l'acrosome. A sa base, les quatre

sphères mitochondriales de la pièce intermédiaire sont présentes et entourent le système centriolaire. Le diamètre de chaque mitochondrie est de 0,5 µm. La masse nucléaire se présente comme un cylindre ou un tronc de cône (pl. 3 : 6). La tête spermatique, de l'extrémité apicale de l'acrosome à la base de la pièce intermédiaire, mesure 3,2 µm. Le flagelle mesure 15 µm.

Les ovocytes sont de petite taille puisque leur diamètre est compris entre 40 et 50 µm. Leur cytoplasme renferme de nombreux globules contenant des substances de réserve, notamment des lipides, nécessaires au développement des jeunes stades larvaires (pl. 3 : 9). Les gamètes femelles sont évacués par les canalicules qui confluent pour se jeter dans un gonoducte. La lumière de ce canal est étroite et rend impossible le passage simultané de plusieurs ovocytes (pl. 3 : 10).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le développement extraordinaire de la branchie de la modiole hydrothermale profonde, dont la surface est six fois supérieure à celle du Mytilidae littoral *Modiola barbata*, et dont le poids est cinq fois supérieur à celle de *Mytilus edulis*, laissait entrevoir des fonctions particulières pour cet organe. La découverte de l'anatomie ultrastructurale de l'organe cténidial permettait progressivement de mieux comprendre son rôle dans la nutrition (Le Pennec, Hily, 1984). Surtout, la présence de microorganismes associés à l'épithélium branchial permettait d'envisager l'existence de relations trophiques entre bactéries et cellules épithéliales.

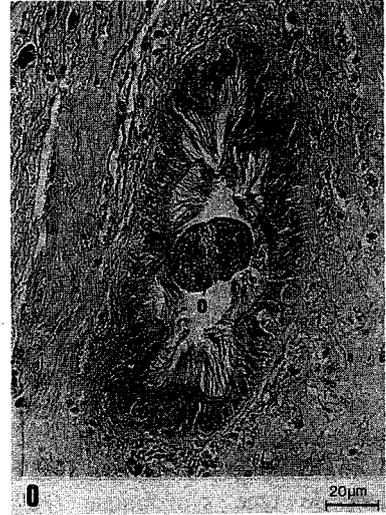
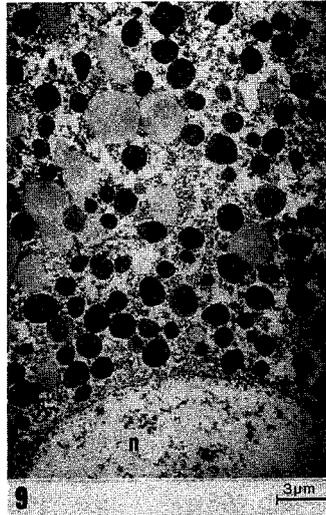
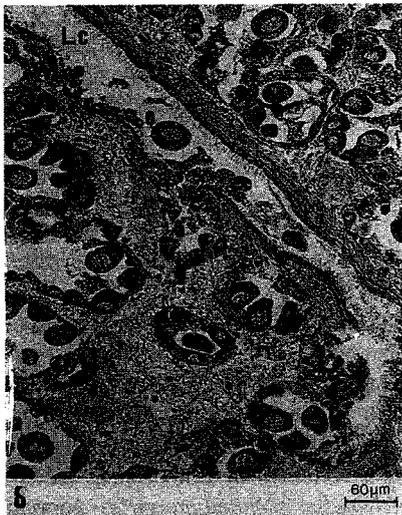
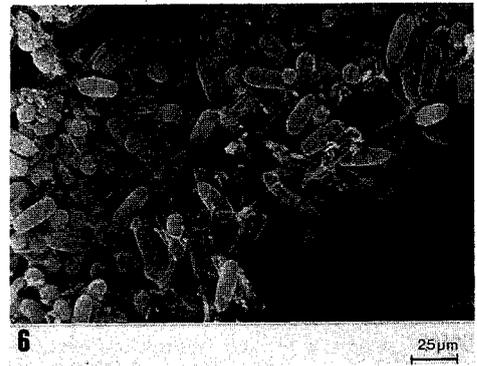
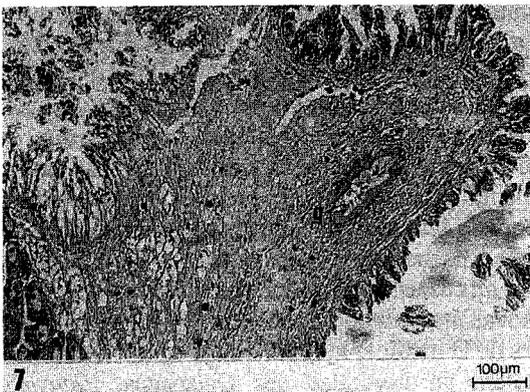
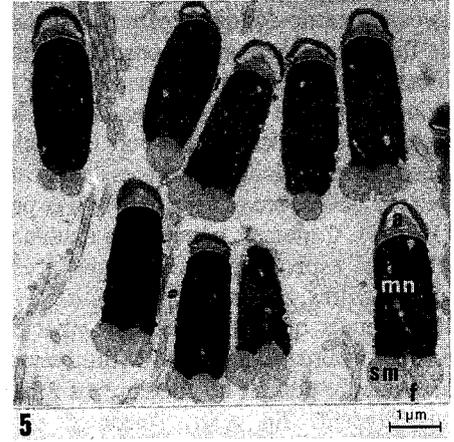
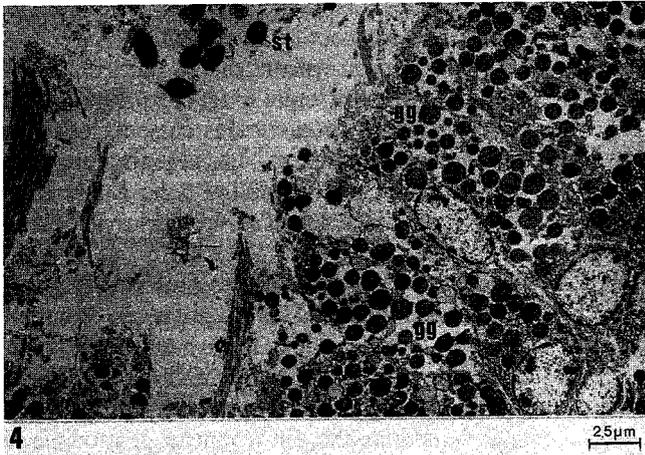
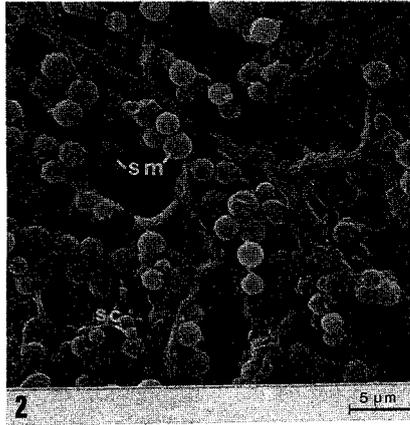
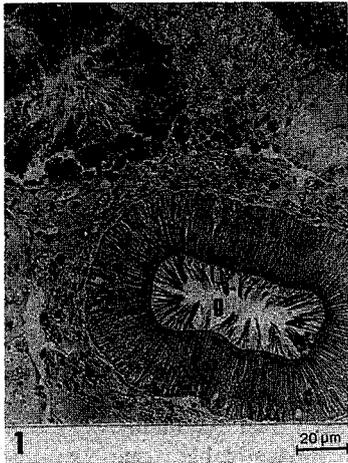
De telles associations sont connues chez les invertébrés marins, et notamment chez les éponges. En revanche, elles sont rares chez les mollusques bivalves (Henry *et al.*, 1981).

L'hypothèse d'une association de coopération de type symbiotique a été avancée par plusieurs auteurs, pour la modiole, à partir de résultats obtenus chez le pogonophore *Riftia pachytila* (Felbeck, 1981; Felbeck *et al.*, 1981; Cavanaugh *et al.*, 1981). Il semble cependant que les relations soient uniquement au profit du Mytilidae. De nombreuses observations révèlent en effet que les bactéries sont dégradées dans les cellules épithéliales sous l'action d'enzymes lysosomales. En outre, aucune division de ces éléments procaryotiques n'a encore été signalée chez cette espèce, alors que de telles figures sont communes chez l'autre bivalve *Calyptogena magnifica* (Fiala-Médioni, 1984).

Planche 3

1. : coupe transversal du gonoducte (g) dans la papille génitale mâle. 2. : gamétogenèse mâle, spermatogonies (sm); spermatocytes (sc). 3. : coupe transversale du gonoducte mâle, épithélium cilié (ec), tissu d'apparence conjonctive (tc), spermatozoïdes (sz). 4. : cellules épithéliales du gonoducte pourvues de granules glycoprotéiques (gg), spermatides (st). 5. : spermatozoïdes observés au MET, acrosome (a), masse nucléaire (mn), sphères mitochondriales (sm), flagelle (f). 6. : spermatozoïdes observés au MEB. 7. : coupe transversale du gonoducte (g) dans la papille femelle. 8. : Acinus débouchant dans un canalicule, lumière du conduit (lc), ovocyte (o). 9. : réserves lipidiques dans le cytoplasme ovocyttaire, noyau (n). 10. : ovocyte (o) dans le gonoducte.

1. : transverse section of the gonoduct inside the male papillae. 2. : male gametogenesis, spermatogonia (sm), spermatocytes (sc). 3. : transverse section of the female gonoduct, ciliated epithelium (ec), conjunctive like tissue (tc), spermatozoa (sz). 4. : epithelial cells of the gonoduct with glycoprotein granules (gg), spermatides (st). 5. TEM observations of spermatozoa, acrosome (a), nuclear body (mn), mitochondria (sm) flagellum (f). 6. : SEM observations of spermatozoa. 7. : transverse section of the gonoduct inside the female papillae. 8. : Acinus emerging in a duct, lumina of the duct (lc), ovocyte (o). 9. lipidic granules inside the ovocyte, nucleus (n). 10. : ovocyte (o) inside the gonoduct.



De nouvelles études enzymatiques devraient permettre d'établir les degrés des relations hétérospécifiques qui existent au sein de l'épithélium branchial. Dans l'immédiat, il est cependant possible d'affirmer que ces microorganismes constituent une source trophique pour ce bivalve.

Le rôle nutritionnel de la branchie ne s'arrête pas là, car des particules nutritives de petites tailles peuvent être absorbées directement par les cellules épithéliales grâce à des phénomènes de pinocytose. Ce sont vraisemblablement les cellules à microvillosités qui interviennent dans ce mode nutritionnel. Etant donné la surface exceptionnelle développée par la branchie, on peut penser qu'une fraction non négligeable de nourriture peut pénétrer par ce procédé.

Enfin, et c'est là un des rôles habituels de la branchie des bivalves, les particules qui pénètrent dans la cavité palléale par le flux d'eau sont captées par les filaments. Elles sont engluées par du mucus et progressivement entraînées vers la région antérieure où les palpes labiaux les prennent en charge, les trient et les dirigent vers la bouche.

La présence de particules nutritives dans l'estomac avait été révélée par Le Pennec et Prieur (1984), et par Le Pennec *et al.* (1984 *b*). Certaines, comme les diatomées appartenant à différentes espèces, proviennent de la couche photique océane : d'autres, comme les foraminifères, sont issues du benthos, tandis que les nombreuses bactéries de divers types sont vraisemblablement hydrothermales. L'analyse ultrastructurale permet de conclure au fonctionnement du tractus digestif. En effet, l'estomac est pourvu d'un bouclier gastrique et d'un stylet cristallin, tout comme les Mytilidae littoraux. De même, les diverticules digestifs assurent par leurs deux types cellulaires leur rôle digestif. Enfin, bien que le trajet de l'intestin soit sans circonvolution dans la masse viscérale, il semble que son rôle ne se limite pas à celui d'un simple conduit des particules dégradées. Les expansions cytoplasmiques observées dans la lumière intestinale pourrait contenir des enzymes digestives. Dans ce cas l'intestin renforcerait l'action des cellules des diverticules en utilisant secondairement du matériel en partie dégradé par ces dernières.

Compte tenu des observations préalables sur la branchie qui montrent des dégradations bactériennes par des enzymes lysosomales (Herry, comm. pers.) et des résultats d'analyses isotopiques qui indiquent que le carbone organique des tissus de la modiole vient essentiellement des processus chémoautotrophiques (Rau, Hedge, 1979; Williams *et al.*, 1981), on peut conclure à un régime alimentaire mixotrophe pour ce Mytilidae.

La comparaison avec *Calyptogena magnifica* montre que la modiole a adopté une stratégie différente pour son alimentation. Chez le Vesicomidae, les palpes labiaux sont réduits, l'estomac apparaît toujours vide en dehors d'un matériel muqueux, et le stylet cristallin est absent (Boss, Turner, 1980). Le rôle joué par le tractus digestif dans l'absorption et l'assimilation de particules nutritives semble donc extrêmement réduit. En revanche, les branchies sont abondamment pourvues de bactéries présentant couramment des figures de division (Fiala-Médioni, 1984), et les relations avec ces microorganismes seraient de type symbiotique (Felbeck *et al.*, 1981; Felbeck, Somero, 1982). *Calyptogena magnifica*

dépendrait essentiellement de cette association hétérospécifique pour sa nutrition.

Dans cet écosystème hydrothermal, où la concentration en oxygène est faible, de nombreux composés toxiques précipitent, dont des sulfures. Il faut donc que les animaux soient capables de mettre en jeu les mécanismes de protection contre l'intoxication par les composés sulfurés (Powell, Somero, 1983; Arp, Childress, 1983). Jusqu'à présent, les travaux entrepris dans ce domaine sont encore peu nombreux, mais il semble que la branchie joue un rôle important dans ces processus de détoxication. Les recherches que nous venons d'entreprendre dans ce domaine devraient permettre de mieux comprendre l'intervention des hémocytes et leur cheminement dans le corps de la modiole. En l'absence d'un véritable rein chez ce Mytilidae, il est vraisemblable que les cellules péricardiques interviennent dans la détoxication, de même que le tissu conjonctif sous-palléal.

Les sites hydrothermaux ont la particularité d'avoir une durée de vie brève, entre vingt et soixante ans. Or, dès que les émissions hydrothermales cessent, les animaux qui y sont inféodés meurent. La colonisation d'autres sites, souvent très éloignés, oblige donc à une stratégie toute particulière permettant d'assurer la survie et la propagation de l'espèce.

Chez la plupart des bivalves profonds la gonade est peu développée (Allen, 1979), mais en contre partie les ovocytes matures, dont le diamètre peut atteindre 200 à 300 μm , sont remplis de réserves vitellines. Après la fécondation, la jeune larve mène jusqu'à la métamorphose une vie endotrophe. En revanche, la modiole des sources hydrothermales se comporte par nombreux aspects comme la plupart des espèces littorales. La gonade est en effet volumineuse, le diamètre des ovocytes matures est réduit (de 40 à 50 μm), leur nombre élevé. Une des différences avec les Mytilidae littoraux réside dans le fait que l'étroitesse des conduits femelles implique que chez la modiole les ovocytes sont expulsés un par un, ce qui augmente les chances de fécondation. Chez *Mytilus edulis* et *Modiola barbata*, les ovocytes sont fréquemment libérés par petits paquets de plusieurs dizaines d'unités agglomérés par du mucus, et donc difficilement fécondables.

En revanche, comme chez les Mytilidae littoraux, les larves de la modiole hydrothermale sont exotrophes. Si on se réfère au Mytilidae des Galapagos, *Bathymodiolus thermophilus*, dont la prodissoconque I mesure 95 μm et la prodissoconque II 400 μm (Lutz *et al.*, 1980) on peut penser que la phase larvaire de la modiole du 13°N est de longue durée. Deux hypothèses peuvent être envisagées : ou bien les larves restent piégées par un système de courant au niveau des sites hydrothermaux, et dans ce cas leur alimentation se fait à partir de la biomasse bactérienne; ou les larves doivent s'alimenter de phytoplancton, et pour cela effectuent des migrations jusque dans les couches superficielles de l'océan. Seule la capture de ces larves pourrait permettre de résoudre le problème.

La modiole des sources hydrothermales du 13°N présente donc des caractères originaux par rapport à *Calyptogena magnifica* en ce qui concerne la nutrition, mais aussi par rapport aux autres invertébrés hydrothermaux étudiés à ce jour, l'annélide *Alvinella pompejana* et le pogonophore *Riftia pachyptila* chez lesquels la symbiose semble être

obligatoire (Cavanaugh *et al.*, 1981; Rau, 1981; Desbruyères *et al.*, 1983). Son régime alimentaire mixotrophe est une des raisons qui permettent d'expliquer que cette espèce soit une des dernières à se maintenir sur un site lorsque l'activité hydrothermale diminue (Hessler, Smithey, 1984).

La stratégie adoptée pour assurer sa pérennité permet de la rapprocher des mytilidae littoraux. La production élevée de gamètes, un cycle sexuel sans phase de repos et une grande capacité de dispersion larvaire sont les composantes principales de cette stratégie. En l'absence d'éléments de comparaison avec les autres invertébrés de cette biocénose, et notamment *Calyptogena magnifica*, il est impossible de conclure à l'originalité de cette espèce, dans le système hydrothermal profond, pour ce qui est de la reproduction.

RÉFÉRENCES

- Allen J.A., 1979, The adaptations and radiations of deep-sea bivalve, *Sarsia*, 64, 19-21.
- Arp A.J., Childress J.J., 1981. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm, *Science*, 213, 342-344.
- Arp A.J., Childress J.J., 1983. Sulfide binding by the blood of hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*, *Science*, 219, 295-297.
- Boss K.J., Turner R.D., 1980. The giant white clam from the Galapagos rift, *Calyptogena magnifica* species novum, *Malacology*, 20, 161-194.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannasch H.W., Waterbury J.B., 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : possible chemosymbiotic symbionts, *Science*, 213, 340-342.
- Corliss J.B., Dymond J., Gordon L.I., Edmond J.M., Von Herzen R.P., Ballard R.D., Green K., Williams D., Balmbridge A., Grane K., Van Andel T.H., 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos rift, *Science*, 203, 1073-1083.
- Desbruyères D., Laubier L., 1984. Primary consumers from hydrothermal vents animal communities, in : *Hydrothermal processes at sea floor spreading center*, edited by P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier and K. Smith, 711-734.
- Desbruyères D., Gaill F., Laubier L., Prieur D., Rau G.H., 1983. Unusual nutrition of the "Pompeii worm" *Alvinella pompejana* (Polychaetous Annelid) from a hydrothermal vent environment : SEM, TEM, 13C and 15N evidence, *Mar. Biol.*, 75, 201-205.
- Enright J.J., Newman W.A., Hessler R.R., Mac Gowan J.A., 1981. Deep-ocean hydrothermal vent communities, *Nature*, 289, 219-221.
- Felbeck H., 1981. Chemosynthetic potential of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera), *Science*, 13, 336-338.
- Felbeck H., Somero G.N., 1982. Primary production in deep-sea hydrothermal vent organisms : roles of sulfide-oxidizing bacteria, *Trend., Biochem., Sc.*, 7, 201-204.
- Felbeck H., Childress J.J., Somero G.N., 1981. Calvin-Benson cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulfide rich habitats, *Nature*, 293, 291-293.
- Fiala-Medioni A., 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de mollusques bivalves de sources hydrothermales profondes, *C.R. Acad., Sci, Paris*, 298, 487-492.
- Fiala-Medioni A., Metivier C., Herry A., Le Pennec M., 1985. Ultrastructure of the gill filament of the hydrothermal vent mytilid, *Mar. Biol.*, 92, 65-72.
- Fournier B., Le Pennec M., Hoffert M., 1986. Des pièges naturels de phases hydrothermales : les moules *Bathymodiolus thermophilus* sur la dorsale du Pacifique est, *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 8, 3, 457-460.
- Henry M., Vicente N., Cornet C., 1981. Analyse ultrastructure du filament branchial d'un mollusque bivalve *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789. Association particulière avec des microorganismes, *Haliotis*, 11, 101-114.
- Hessler R.R., Smithey K., 1984, in : *Hydrothermal processes at sea floor spreading center*, edited by P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier and K. Smith, 711-734.
- Hily A., Le Pennec M., Henry M., 1986 a. Ultrastructure des diverticules digestifs d'un mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental, *C.R. Acad., Sci, Paris*, 302, 13, 495-502.
- Hily A., Le Pennec M., Prieur D., Fiala-Medioni A., 1986 b. Anatomie et structure du tractus digestif d'un Mytilidae des sources profondes de la ride du Pacifique oriental, *Cah. Biol. Mar.*, 27, 235-241.
- Kenk V.D., Wilson B.R., 1985. A new mussel, *Bivalvia*, Mytilidae, from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone, *Malacology*, 26, 253-271.
- Le Pennec M., Hily A., 1984. Anatomie, structure et ultrastructure de la branchie d'un Mytilidae des sites hydrothermaux du Pacifique oriental, *Oceanol. Acta.*, 7, 4, 517-523.
- Le Pennec M., Prieur D., 1984. Observations sur la nutrition d'un mytilidae d'un site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 17, 493-498.
- Le Pennec M., Lucas A., Petit H., 1983. Etudes préliminaires sur un mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique, *Haliotis*, 13, 69-82.
- Le Pennec M., Hily A., Lucas A., 1984 a. Structures gonadiques particulières d'un mytilidae profond des sources hydrothermales du Pacifique oriental, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 18, 725-730.
- Le Pennec M., Prieur D., Lucas A., 1984 b. Studies on the feeding of a hydrothermal vent mytilid from the east Pacific rise, *Proc. 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth*, 159-166.
- Londsale P., 1977. Clustering of suspension feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers, *Deep-Sea Res.*, 24, 857-863.
- Lutz R.A., Jablonski D., Rhoads D., Turner R., 1980. Larval dispersal of a deep-sea hydrothermal vent Bivalve from the Galapagos rift, *Mar. Biol.*, 57, 127-133.
- Powell M.A., Somero G.N., 1983. Blood components prevent sulfide poisoning of respiration of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*, *Science*, 219, 297-299.
- Rau G.H., 1981. Hydrothermal vent clam and tube worm 13C: further evidence of non-photosynthetic food sources, *Science*, 213, 338-340.
- Rau G.H., Hedges J.I., 1979. Carbon 13 depletion in a

Remerciements

Les résultats exprimés dans cet article ont été obtenus grâce à la collaboration de plusieurs collègues qu'il m'est agréable de remercier : Angèle Herry, Anne Hily, Daniel Prieur et Michel Salaün de l'Université de Bretagne Occidentale (Brest), Aline Fiala-Médioni (Laboratoire Arago, Banyuls) et Monique Henry du Centre d'Études et de Recherches des Animaux Marins (CERAM, Marseille). Je remercie également Alain Le Mercier (UBO) pour les travaux photographiques et Gérard Sinquin (UBO) pour sa collaboration aux microscopes électroniques. J'associe également à ces remerciements le Centre de Tri Océanologique et Biologique (CENTOB, Brest) qui nous a confié les exemplaires de bivalves, et l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER) qui a subventionné ces études.

hydrothermal vent mussel : suggestion of a chemosynthetic food sources, *Science*, 203, 648-649.

Schein-Fatton E., 1987. Un Pectinacea (Bivalvia) très primitif : *Bathypecten vulcani* du site hydrothermal du 13° N (Pacifique oriental), *Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris, 4-7 November 1985, Proceedings, Oceanol. Acta*, n° sp., 83-

98 (this issue).

Williams P.M., Smith K.L., Druffel E.M., Linick T.W., 1981. Dietary carbon sources of mussels and tube worms from Galapagos hydrothermal vents determined from tissue C14 activity, *Nature*, 292, 448-449.