

Géochimie et écologie d'un microenvironnement hydrothermal : les sécrétions de mucus de *Paralvinella palmiformis*

Sources hydrothermales
Géochimie
Écologie
Mucus
Paralvinella palmiformis

Hydrothermal vents
Geochemistry
Ecology
Mucus
Paralvinella palmiformis

S. Kim JUNIPER

Institut Français de Recherche par l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de Brest, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France

Adresse actuelle : Department of Biology, University of Victoria, Victoria, B.C. Canada, V8W 2Y2.

RÉSUMÉ

La nature de l'environnement géochimique proche des orifices d'émission des fluides hydrothermaux sous-marins peut être influencée par la présence de structure et de composés biologiques tels que le mucus sécrété par un Alvinellidae, *Paralvinella palmiformis*, présent dans les sites du Pacifique Nord-Est. Ce mucus protège mécaniquement l'épiderme des polychètes de la pluie de particules métalliques émises par les sources, mais il joue peut-être aussi un rôle dans le transport de matières toxiques accumulées par le ver, car il contient des métallothionéines et de grandes quantités de soufre natif. Outre les minéraux sans forme particulière, le mucus concentre aussi certains éléments présents dans l'eau à l'état de traces tels que l'uranium. Le mucus est insoluble et est excrété par des bactéries et par une méiofaune spécifique et abondante. Ces microenvironnements ont certainement une influence sur les caractéristiques géochimiques des sites hydrothermaux, en particulier l'étendue des dépôts, étant donné la forte affinité du mucus pour les particules minérales. Actuellement, l'impact de ces processus biologiques n'est toutefois pas quantifiable. Cet exemple montre que l'étude de ces phénomènes est importante pour décrire la dynamique écologique des sources hydrothermales.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 167-172.

ABSTRACT

Geochemistry and ecology of a hydrothermal micro-environment : Mucus secretions of *Paralvinella palmiformis*.

The geochemical environment at hydrothermal vent openings can be modified by the presence of biological structures and debris. This paper describes how mucus secretions of *Paralvinella palmiformis*, an Alvinellid polychaete, accumulate within faunal aggregations at vents in the northeast Pacific. Mucus is continually secreted and shed by the worm as a means of clearing its epidermis of precipitating inorganic particles. The presence of metallothionine and large quantities of elemental sulfur in the mucus suggests that it may also function as a carrier of toxins secreted from the interior of the worm. Mucus deposits form a unique physiochemical microenvironment which traps mineral particles and concentrates trace elements such as uranium from seawater. Accumulating mucus also provides a microhabitat from bacteria and a unique and abundant meiofaunal community. Modification of the hydrothermal vent environment by biological processes is poorly

known. This example illustrates that study of this phenomenon will be important to understanding the ecological dynamics of this environment and the influence of vent organisms on geochemical processes.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris, 4-7 November, 1985, Proceedings, 167-172.

INTRODUCTION

Les sources hydrothermales sont le lieu d'activités géochimiques intenses, caractérisées par de nombreuses réactions d'oxydation et de réduction et de précipitation de sulfures, de sulfates et de silice. Ces activités ont lieu à l'interface des eaux oxygénées et anoxiques dans des zones restreintes proches de l'orifice des sources, où l'eau hydrothermale se mélange avec vigueur à l'eau de mer en créant de fortes turbulences. Au sein même de ces zones, des structures et des débris biologiques modifient les processus de mélange et/ou les processus géochimiques, engendrant des microenvironnements dont les caractéristiques physioco-chimiques sont actuellement mal connues. Leurs études ont été limitées à des mesures de la température à l'intérieur des colonies de vestimentifères (Tunnicliffe *et al.*, 1985 ; Fustec *et al.*, 1987), et à quelques enregistrements des variations de la température et de l'activité des sources au cours du temps (Tunnicliffe *et al.*, 1985 ; Johnson, Tunnicliffe, 1985).

L'étude des modifications créés par les structures et débris biologiques en milieu hydrothermal présente un intérêt pour les géologues compte tenu de leur influence possible sur les processus de précipitation minérale près des sources, et pour les biologistes par leur impact sur la nature et la diversité des habitats et des microhabitats dans ces zones. Cette publication décrit l'exemple de microenvironnements créés par le mucus sécrété par un polychète Alvinellidae, *Paralvinella palmiformis* (Desbruyères, Laubier, 1986).

Paralvinella palmiformis, surnommé "le ver palmier", se rencontre près des sources hydrothermales du Pacifique Nord-Est, où il colonise les édifices hydrothermaux et les tubes des vestimentifères. Il vit généralement plus près des zones d'émission des fluides que les autres espèces des sources du Pacifique Nord-Est et donc à des températures plus élevées. Ce "ver palmier" semble être un détritivore, il ne présente apparemment aucune bactérie épibionte contrairement à *Alvinella pompejana*, Alvinellidae colonisant les fumeurs à 13° N et 21° N (Desbruyères, Laubier, 1980). Bien qu'il reçoive une pluie continue de particules de métaux et de métalloïdes, il n'a aucun tube protecteur. Apparemment pour isoler son épiderme des particules métalliques, il sécrète du mucus qu'il répartit à la surface de son corps. Ce mucus s'accumule dans l'environnement hydrothermal ; des échantillons de ce mucus accumulé présentent de fortes teneurs en métaux, en peuplements bactériens et en méiofaune (Juniper *et al.*, 1986 ; Tunnicliffe *et al.*, 1985).

LA SÉCRÉTION ET L'ACCUMULATION DU MUCUS

Des échantillons de faune hydrothermal ont été collectés avec les submersibles Pisces IV et Alvin sur onze sources différentes de la région du Pacifique Nord-Est (fig. 1), pendant les campagnes effectuées entre 1983 et 1984

(Canadian American Seamount Expedition, 1985 ; Merge Group, 1984 ; Tunnicliffe *et al.*, 1986). Des accumulations importantes de mucus ont été observées, soit à la surface des vestimentifères, soit sur les dépôts de sulfures. Trois différents types d'enveloppes de mucus ont été trouvés sur les "vers palmiers" prélevés : 1) du mucus transparent fraîchement sécrété dans lequel il n'apparaît pas de accumulation de particules minérales ; 2) du mucus jaune contenant du soufre natif, de l'oxyde de fer et légèrement chargé de particules minérales microscopiques ; 3) du mucus gris chargé de diverses particules minérales (fig. 2).

Le mucus visqueux est extrêmement insoluble dans l'eau de mer et soluble uniquement dans les acides concentrés (Tunnicliffe *et al.*, 1985). Malgré sa nature visqueuse, la concentration en carbone organique des échantillons de

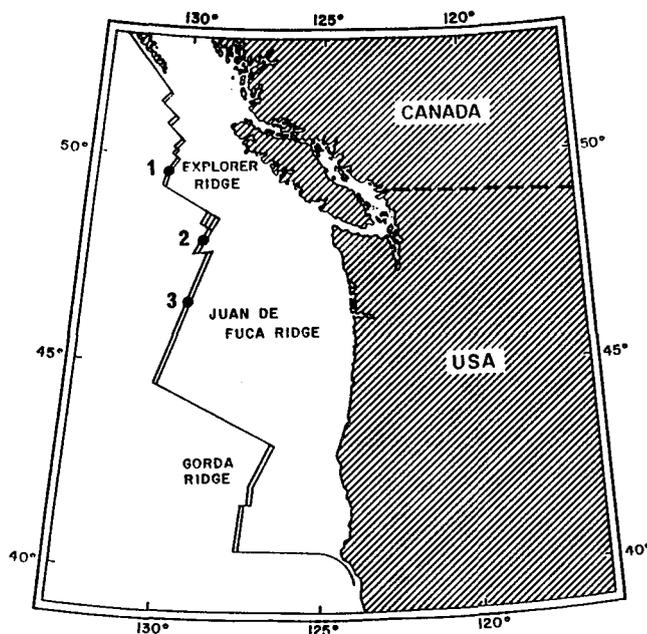


Figure 1
Sites de prélèvements des échantillons : 1) ride d'Explorer ; 2) segment d'Endeavour ; 3) volcan Axial.

Sites of mucus sample collection : 1) Explorer Ridge ; 2) Endeavour Segment ; 3) Axial Seamount.

mucus prélevés est assez faible, de 0,3 à 10,6 %. Le rapport moyen C:N atteint 4,6 ce qui correspond à une teneur en protéines importante (Juniper *et al.*, 1986). Le mucus est composé principalement d'éléments minéraux et de soufre. Le soufre y est présent sous 2 formes, natif et associé aux métaux sous forme de sulfures. La teneur des échantillons en composés minéraux varie, alors que le rapport du carbone organique au soufre natif est constant (fig. 3 ; Juniper *et al.*, 1986). Cette observation nous conduit à faire l'hypothèse que la sécrétion du mucus est en corrélation avec l'accumulation du soufre sur l'épiderme du ver et joue un rôle de détoxification vis-à-vis de cet élément.

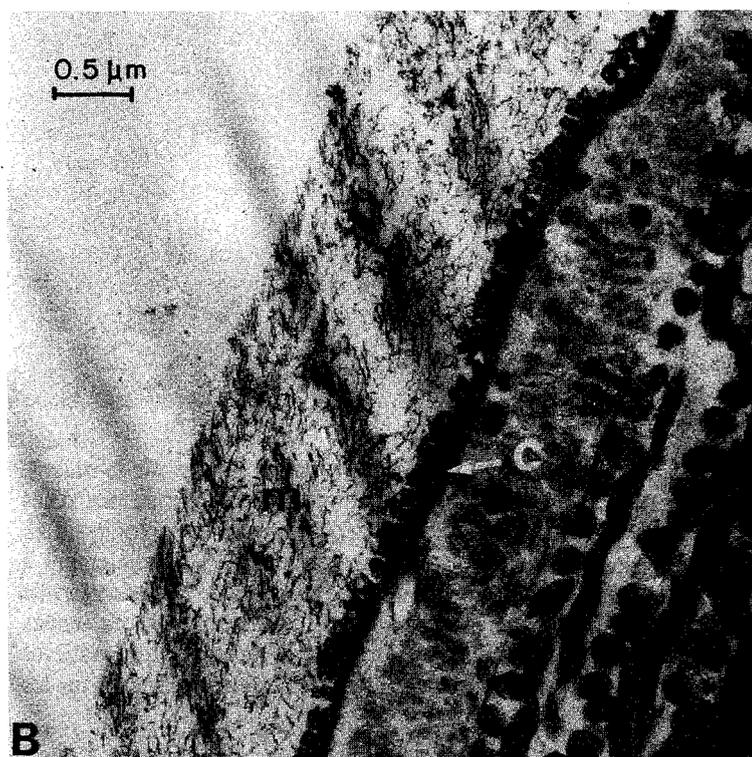
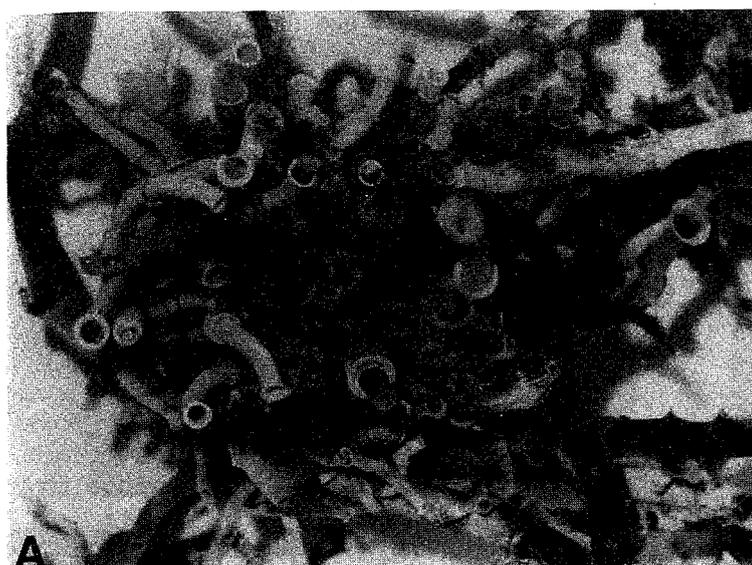


Figure 2

a) Echantillon typique de la faune associée aux sources hydrothermales du Pacifique Nord-Est. Du mucus adhère aux tubes de vestimentifères. Au centre un "ver palmier" est enveloppé d'un mucus gris chargé de particules minérales.

b) Ultrastructure de l'épiderme d'un "ver palmier" dont la cuticule (c) est recouverte d'une couche de mucus (m) contenant des particules denses aux électrons.

a) A typical hydrothermal vent faunal sample from the northeast Pacific. Mucus deposits can be seen adhering to vestimentiferan tubes. The "palm worm" in the centre of the photo is enveloped with a partially shed layer of grey, mineral-laden mucus.

b) Ultrastructure of the epidermis of the "palm worm", where the cuticle (c) is covered with a thin layer of mucus (m) containing diffuse electron-dense material.

L'origine du soufre sur l'épiderme résulte soit de la sécrétion du soufre accumulé par les tissus du ver, soit de la précipitation du soufre des fluides hydrothermaux cela demeure inconnu car l'ensemble des analyses a été conduit sur des dépôts de mucus et non sur du mucus frais entourant les polychètes. De tous, les quantités significatives de métallothionéines ont été mesurées dans prélèvements analysés, suggérant qu'en plus du rôle mécanique du mucus, l'existence de ces protéines lui fait jouer un rôle d'excrétion vis-à-vis des métaux lourds (Juniper *et al.*, 1986).

LA GÉOCHIMIE DU MUCUS PRÉLEVÉ

Lorsque le mucus a été réparti sur l'épiderme des vers, il piège des particules minérales, principalement des sulfures de fer, de cuivre et de zinc. Certains échantillons présentent une teneur en fer supérieure à 30 % (% poids) (Juniper *et al.*, 1986). Les études au microscope électronique à balayage ont montré que des particules minérales sont fixées à la matrice organique du mucus (fig. 4). Ces observations montrent que le mucus se comporte certainement comme un piège physique vis-à-vis des particules minérales contenues dans les fluides hydrothermaux. Ce phénomène activerait le dépôt de particules minérales près des sources, et réduirait donc leur dispersion dans les panaches hydrothermaux, phénomène dont l'intensité n'est actuellement pas quantifiable. L'insolubilité du mucus dans l'eau de mer et sa grande affinité pour les particules minérales peut conduire à terme sa minéralisation. Un exemple de ce phénomène est l'échantillon ED-1 (tab.) : celui-ci est si chargé en particules minérales, qu'il a été difficile de reconnaître, dans un premier temps, une matrice de mucus.

Des concentrations exceptionnellement élevées en uranium ont été détectées dans la plupart des échantillons de mucus, plus de 100 mg. kg⁻¹, soit 30 fois plus que dans la croûte terrestre (Mo *et al.*, 1973) et 10 000 fois plus que dans l'eau de mer ou l'eau hydrothermale (Juniper *et al.*, 1986). La matière organique en milieu réducteur ou hydrothermal est connue pour ses capacités d'absorption et de complexation de l'uranium (Veeh *et al.*, 1974; Nakashima *et al.*, 1984). C'est vraisemblablement par ce mécanisme, que cet élément s'accumule dans les dépôts de mucus (Juniper *et al.*, 1986).

LE MUCUS COMME MICROHABITAT POUR LES BACTÉRIES ET L'ENDOFAUNE

Dans les zones hydrothermales, les dépôts de mucus créent un microenvironnement pour les microorganismes, la méiofaune et les petits organismes de la macrofaune. Alors qu'il est encore sur l'épiderme du "ver palmier", le mucus peut être déjà colonisé par les bactéries et les protozoaires.

La figure 5a montre la colonisation d'une couche de mucus enveloppant un ver prélevé sur la "ride de l'Explorer". Les dépôts de mucus répandus dans les sources de cette ride contiennent une méiofaune originale qui diffère de celle habituellement rencontrée dans les sédiments abyssaux par son abondance et la dominance des copépodes par rapport aux nématodes (Dinet *et al.*, sous presse; Dinet, comm. pers.).

Une source située sur le "volcan Axial" (*cf.* fig. 1) présentait des dépôts de mucus très volumineux. A l'intérieur de ceux-ci, la colonisation par les bactéries (principalement des filamenteuses, fig. 5b) et l'endofaune

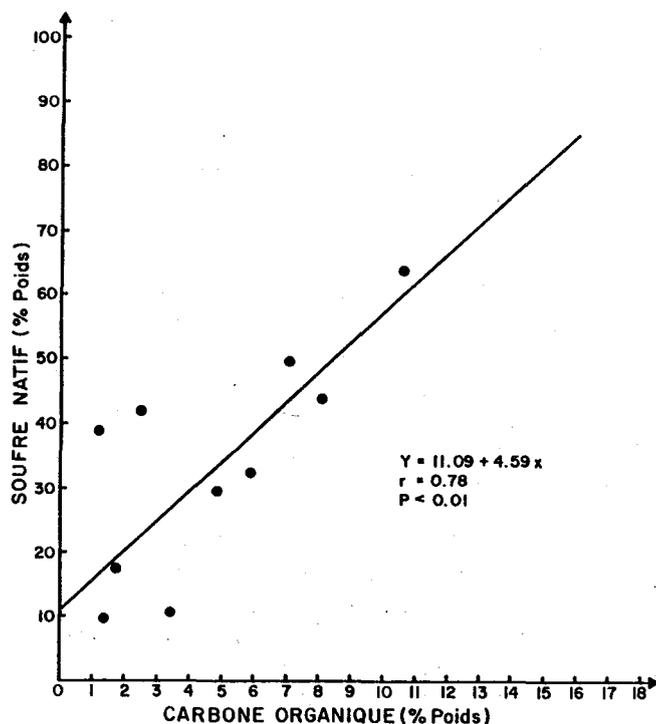


Figure 3
Relation entre les teneurs en carbone organique et soufre natif d'échantillons de mucus prélevés dans les sources hydrothermales du Pacifique Nord-Est.
Relation between organic carbon and elemental sulfur contents of mucus samples from hydrothermal vents in the northeast Pacific.

(copépodes, aplacophores, petits bivalves) est apparue plus dense et plus complexe que dans les autres sources préalablement observées dans le Pacifique Nord-Est. Des analyses effectuées à cette station ont révélé que le mucus et son endofaune constituaient 25% de la biomasse totale prélevée (Tunncliffe *et al.*, 1985). Les propriétés du mucus de ce site étaient assez différentes de celles des autres échantillons prélevés. Aucune particule minérale n'a été observée; celui-ci contenait principalement du soufre natif, du carbone organique et du fer amorphe (*cf.*; Juniper *et al.*, 1986). L'hypothèse selon laquelle l'absence de particules minérales empêcherait la minéralisation du mucus pourrait expliquer son accumulation en grandes quantités sur ce site (Juniper *et al.*, 1986) et le maintien de sa colonisation par les bactéries et l'endofaune. L'influence sur la méiofaune de la grande hétérogénéité de composition du mucus montrée par le tableau est actuellement en cours d'étude.

La présence de nombreuses bactéries et d'une communauté méiofaunique diversifiée et abondante dans le mucus suggère l'existence d'un réseau trophique détritique. De la matière organique comparable à celle du digestif des "vers palmiers" prélevés au "volcan Axial". Ce ver ingère donc une partie du mucus qu'il produit. Ce phénomène est comparable à la coprophagie observée chez des invertébrés détritivores qui réingèrent leur matière fécale, après qu'elle ait été colonisée par des bactéries et d'autres microorganismes (Hargrave, 1975). D'autres détritivores, tels les galathées, vivant dans les sources hydrothermales du Pacifique Nord-Est se nourrissent peut-être aussi des dépôts du mucus et de leurs organismes colonisateurs.

CONCLUSIONS

Cette publication illustre la manière par laquelle le mucus, qui protège l'épiderme du "ver palmier", joue des rôles divers dans les processus géochimiques et écologiques au sein des environnements hydrothermaux, parallèlement à ses fonctions initiales de protection et de détoxification de l'épiderme du "ver palmier". Ainsi, dans ces zones d'activité géochimique intense, la présence de matières biogéniques inertes peut avoir des effets importants sur les

Tableau

Teneur en carbone organique, soufre, méthalothionéine, cuivre, zinc, fer et uranium des échantillons de mucus prélevés sur la ride de Juan de Fuca au "segment d'Endeavour" (ED) et au "volcan Axial" (AX), et sur la "ride d'Explorer" (EX). Toutes valeurs en mg/kg.

Organic carbon, sulfur, metallothionein (MET), copper, zinc, iron and uranium contents of mucus samples from Endeavour Segment (ED) and Axial Seamount (AX) on the Juan de Fuca Ridge and from Explorer Ridge (all values expressed as mg/kg).

	C (Organique)	S (Total)	MET	CU	Zn	Fe	U
ED-1	3 000	310 000	43	47 000	15 800	382 000	<10
ED-2	14 000	360 000	67	45 000	10 600	332 000	<10
ED-3	34 000	150 000	84	600	6 400	44 000	100
ED-4	25 000	470 000	83	800	7 100	39 000	<10
ED-5	71 000	500 000	286	1 800	73 000	30 000	73
EX-1	49 000	340 000	150	1 500	20 200	3 000	138
EX-2	18 000	160 000	197	100	200	3 000	180
EX-3	81 000	550 000	286	3 200	10 900	45 000	45
EX-4	59 000	370 000	240	21 900	11 400	39 000	720
EX-5	12 000	460 000	108	1 000	29 900	9 000	75
AX-1	106 000	670 000	360	200	3 300	3 000	160

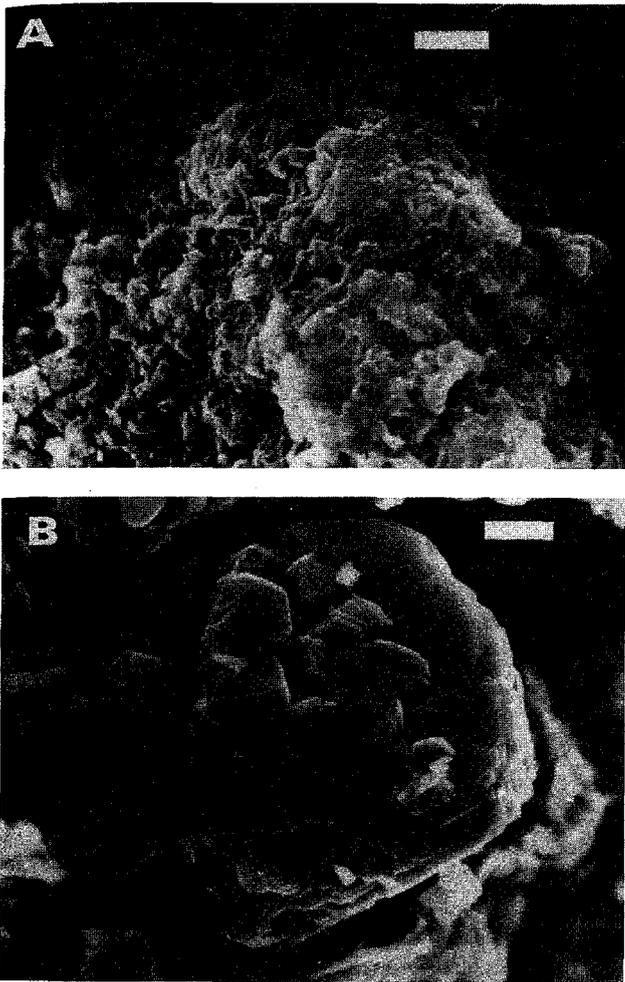


Figure 4

- a) Soufre natif fixé sur du mucus : barre = 10 μ m.
 b) Particules de calcopyrite (CuFeS₂) fixés sur du mucus : barre = 10 μ m.
 a) The elemental sulfur/organic matrix of the mucous : bar = 10 μ m.
 b) A particle of chalcopyrite (CuFeS₂) trapped in the elemental sulfur/organic matrix of the mucous bar = 10 μ m.

processus de précipitation et de concentration de minéraux et d'éléments à l'état de traces. De plus, les microenvironnements créés par les débris biologiques peuvent fournir des habitats à d'autres espèces, augmentant ainsi la complexité des communautés biologiques des sources hydrothermales. La modification progressive de l'environnement par les organismes colonisateurs est un facteur important d'évolution des écosystèmes. Elle augmente la diversité physique et géochimique de l'habitat, conduisant à une diversité spécifique élevée et à un niveau

d'interactions plus complexes entre les organismes et leur milieu. La colonisation initiale et la succession des communautés biologiques des sources hydrothermales restent encore inconnues. Cependant, l'exemple du mucus de "ver palmier" montre que l'étude de ces phénomènes est essentielle pour comprendre la dynamique écologique de ces milieux et l'influence des organismes des sources sur les processus géochimiques.

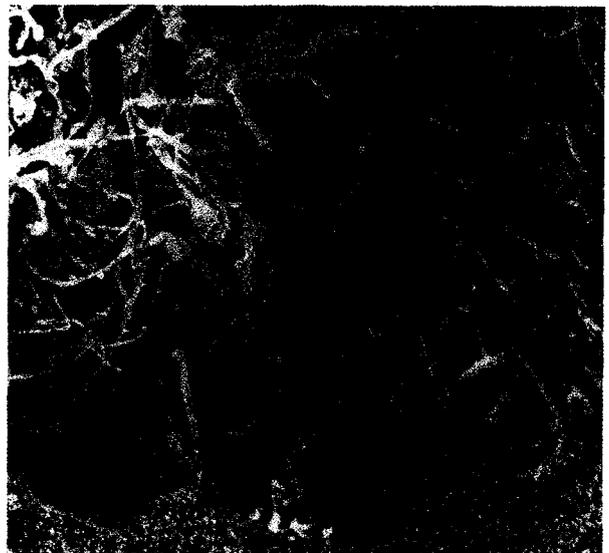


Figure 5

- a) Ultrastructure (M E T) d'un échantillon d'épiderme couvert de mucus colonisé par des protozoaires et des bactéries.
 b) Echantillon de mucus du "volcan Axial" colonisé par de nombreuses bactéries filamenteuses.
 a) TEM micrograph of "palm worm" epidermis covered in a layer of mucus colonized by bacteria and protozoa.
 b) Sample of mucous deposit from Axial Seamount showing extensive colonisation by filamentous bacteria.

RÉFÉRENCES

- Canadian-American Seamount Expedition, 1985. Hydrothermal vents on an axis seamount of the Juan de Fuca Ridge, *Nature*, 313, 212-214.
- Desbruyères D., Laubier L., 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique, *Oceanol. Acta*, 3, 267-274.
- Desbruyères D., Laubier L., 1986. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie, *Can. J. Zool.*, 64, 2224-2245.
- Dinet A., Grassle F., Tunnicliffe V., 1987. Premières observations sur la méiofaune des sites hydrothermaux de la dorsale Est-Pacifique (Guaymas, 21° N) et de l'Explorer Ridge, *Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Ecologie, Paris, 4-7 novembre 1985*, *Oceanol. Acta*, n° sp., 7-14 (ce vol.).
- Fustec A., Desbruyères D., Juniper S.K., 1987. Deep-sea hydrothermal vent communities at 13° N on the East Pacific Rise: microdistribution and temporal variations, *Biol. Oceanogr.*, 4, 121-164.
- Hargrave B.T., 1975. The central role of invertebrate faeces in sediment decomposition, in: *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, edited by J.M. Anderson and A. Macfadyen, Oxford, Blackwell, 1976, 301-321.
- Johnson H.P., Tunnicliffe V., 1985. Time-series measurements of hydrothermal activity on northern Juan de Fuca Ridge, *Geophys. Res. Lett.*, 12, 685-688.
- Juniper S.K., Thompson J.A.J., Calvert S.E., 1986. Accumulation of minerals and trace elements in biogenic mucus at hydrothermal vents, *Deep-Sea Res.*, 33, 339-347.
- Merge Group, 1984. *EOS Transactions. Am. Geophys. Un.*, 65-45 (Abstract), T42C-34.
- Mo T., Suttle A.D., Sackett W.M., 1973. Uranium concentrations in marine sediments, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 37, 35-51.
- Nakashima S., Disnar J.R., Perruchot A., Trichet J., 1984. Experimental study of mechanisms of fixation and reduction of uranium by sedimentary organic matter under diagenic or hydrothermal conditions, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48, 2321-2329.
- Tunnicliffe V., Juniper S.K., de Burgh M.E., 1985. The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge, in: *Hydrothermal vents of the Eastern Pacific: an overview*, edited by: M.L. Jones, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 453-464.
- Tunnicliffe V., Botros M., de Burgh M.E., Dinet A., Johnson H.P., Juniper S.K., McDuff R.E., 1986. Hydrothermal vents of Explorer Ridge, Northeast Pacific, *Deep-Sea Res.*, 33, 401-412.
- Veeh H., Calvert S.E., Price N.B., 1974. Accumulation of uranium in sediments and phosphorites on the southwest African shelf, *Mar. Chem.*, 2, 198-202.