

Synthèse sur les adaptations structurales liées à la nutrition des mollusques bivalves des sources hydrothermales profondes

Hydrothermalisme
Nutrition
Mollusques bivalves
Calyptogena
Bathymodiolus

Hydrothermal vents
Nutrition
Bivalve molluscs
Calyptogena
Bathymodiolus

Aline FIALA-MÉDIONI

Laboratoire Arago, Université Pierre et Marie Curie, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

RÉSUMÉ

La synthèse des résultats des différentes études ultrastructurales et biochimiques effectuées sur les mollusques bivalves trouvés en populations importantes sur les sites hydrothermaux profonds de la ride du Pacifique oriental, montre que ces organismes représentent des modèles écologiques et biologiques tout-à-fait originaux. La caractéristique la plus remarquable commune à ces espèces est le développement de leur branchie qui représente l'organe primordial dans les processus de nutrition et dont la majorité des cellules est colonisée par d'abondantes bactéries chémoautotrophes. Les modifications des dispositifs liés à l'utilisation du matériel particulaire ainsi que les adaptations structurales relatives à la colonisation bactérienne de la branchie sont cependant très différentes chez le Vesicomidae *Calyptogena magnifica* et les Mytilidae *Bathymodiolus thermophilus* et *Bathymodiolus* sp. Ces différents degrés d'adaptation indiquent plusieurs schémas possibles de nutrition. *Calyptogena magnifica* serait plus strictement dépendante d'une éventuelle symbiose avec ses bactéries endocellulaires alors que les Mytilidae utiliseraient cette possibilité, tout en ayant conservé la potentialité d'utilisation de la matière particulaire. Les différences observées dans les souches bactériennes associées pourraient correspondre à des schémas métaboliques et physiologiques différents des processus autotrophes. Dans le cas des Mytilidae, l'importance dans les apports énergétiques de voies autotrophes et hétérotrophes dépend vraisemblablement de la composition du milieu environnant, probablement très variable dans l'espace et dans le temps.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 173-180.

ABSTRACT

A review of structural adaptations related to the nutrition of bivalve molluscs from deep hydrothermal vents

A survey of the results of different ultrastructural and biochemical studies on bivalve molluscs found in dense populations on the sites of deep hydrothermal vents of the East Pacific Ridge shows that these organisms demonstrate specific ecological and biological features. The most remarkable characteristic of all species is a well-developed gill, constituting the main organ in the nutritive processes, with a majority of its cells colonized by abundant chemoautotrophic bacteria. Structural modifications related to the utilization of particulate material, as well as structural adaptations attributed to bacterial colonization of the gill, are different in the Vesicomidae *Calyptogena magnifica* and the Mytilidae *Bathymodiolus thermophilus* and *Bathymodiolus* sp. These differences in the degrees of adaptation indicate several possible nutritive pathways. *Calyptogena magnifica* would appear to be more strictly dependent on its associated bacteria, whereas mussels seem to use this possibility in addition to the potential utilization of dissolved and particulate organic material. The difference observed in the associated bacterial populations could correspond to different metabolic and physiological patterns of the autotrophic processes. Where mussels

are concerned, the respective importance, in terms of energetic gain, of the autotrophic and heterotrophic pathways probably depends on the composition of the medium, which seems to be extremely variable in space and time.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris, 4-7 November, 1985, Proceedings, 173-180.

INTRODUCTION

Les mollusques bivalves figurent parmi les organismes les plus caractéristiques et les plus abondants de l'écosystème hydrothermal profond. Trois espèces récoltées sur la ride du Pacifique oriental ont été plus particulièrement étudiées : un Vésicomidae *Calyptogena magnifica* (Boss, Turner, 1980), observé en abondance sur le site des Galapagos et à 21°N, et deux Mytilidae *Bathymodiolus thermophilus* décrite des Galapagos (Kenk, Wilson, 1985) et *Bathymodiolus* sp., récoltée sur le site de 13°N qui, d'après les premiers résultats de variations génétiques, pourrait être une espèce distincte de celle des Galapagos (Grassle, 1985).

Ces mollusques sont observés en populations importantes représentant des biomasses considérables. Ainsi il a été estimé que la population de *Bathymodiolus thermophilus*, sur le site des Galapagos, pouvait représenter 10 kg. m⁻² (Hessler, Smithy, 1983). L'origine des ressources trophiques utilisées par ces organismes pour développer une telle production a été l'un des problèmes majeurs abordés. Les études biochimiques, isotopiques et ultrastructurales ont mis en évidence des adaptations tout-à-fait remarquables, mettant en jeu des schémas plus complexes que ceux de la première hypothèse suggérant une nutrition classique par filtration du matériel particulaire en suspension sur les sites.

RÉSULTATS

Adaptations liées à l'entretien d'un courant d'eau alimentaire

Quelles que soient les ressources utilisées pour leurs besoins énergétiques, ces espèces profondes ont la même nécessité que les espèces littorales, d'entretenir un courant d'eau ayant, entre autres fonctions, celle d'approvisionner l'organisme en éléments nutritifs. La branchie très développée et abondamment vascularisée comprend classiquement deux demi-branches, formées chacune d'une lamelle ascendante et descendante composées par un assemblage de filaments de type homorhabdique (Boss, Turner, 1980 ; le Pennec, Hily, 1984 ; Kenk, Wilson, 1985). Les filaments présentent sur leurs bords frontal et latéro-frontal une ciliature normalement développée et composée classiquement de cils frontaux simples, de cirres latéro-frontaux pennés et de cils latéraux simples très longs (Fiala-Médioni, Métivier, 1985 ; Fiala *et al.*, 1986 b). La caractéristique originale des cellules ciliaires est de présenter des concentrations denses de mitochondries à crêtes très développées, attestant d'une activité métabolique intense (Fiala-Médioni, Métivier, 1985 ; Fiala-Médioni *et al.*, 1986 b).

Adaptations liées à la possibilité d'une nutrition hétérotrophe par filtration du matériel particulaire

Les dispositifs permettant aux organismes filtreurs la capture, le transport et l'absorption du matériel particulaire présentent des modifications très différentes chez *Calyptogena* et *Bathymodiolus*. Malgré une ciliature frontale et latéro-frontale normalement développée et une production évidente de mucus, les observations anatomiques sur *Calyptogena magnifica* permettent de conclure à l'absence de transit particulaire actif. Au niveau de la branchie, la gouttière alimentaire longitudinale du bord libre de chaque demi-branchie notée comme absente lors des observations en microscopie optique (Boss, Turner, 1980) s'est révélée en MEB présente mais très réduite (Fiala-Médioni, Métivier, 1985). Par ailleurs, on constate une réduction des palpes labiaux et du tube digestif, dans lequel on n'observe aucun contenu notable (Boss, Turner, 1980 ; Fiala-Médioni, Métivier, 1985).

Chez *Bathymodiolus* sp., les gouttières alimentaires semblent fonctionnelles, bien que plus réduites que chez la moule littorale (Le Pennec, Hily, 1984 ; Fiala *et al.*, 1986 b), les palpes labiaux sont développés, et des observations préliminaires avaient montré l'existence d'un transit digestif (Le Pennec, Prieur, 1984). L'étude anatomique et histologique du tube digestif confirme ce dernier comme fonctionnel (Hily *et al.*, 1986). Il faut cependant noter une simplification de ce tractus digestif, qui serait plus accentué chez l'espèce *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk, Wilson, 1985) récoltée aux Galapagos.

Adaptations liées à la possibilité d'une nutrition hétérotrophe par absorption de matière organique dissoute

La branchie, baignée directement par le milieu extérieur, présente chez ces espèces une surface encore plus étendue que celle des espèces littorales, et particulièrement favorable au transfert de molécules dissoutes. Les observations ultrastructurales montrent que la totalité des cellules branchiales de *Calyptogena magnifica*, y compris les bactériocytes, possèdent une bordure dense de microvillosités bien développées sur leur pôle apical directement en contact avec le milieu extérieur (Fiala-Médioni, Métivier, 1985). Chez *Bathymodiolus* sp., seules les cellules ciliaires frontales et latéro-frontales ainsi que les cellules intermé-diaires, séparant les cellules à bactéries, présentent une telle bordure (Fiala-Médioni *et al.*, 1986 b).

Des expériences préliminaires de marquage réalisées dans des enceintes *in situ* (Campagne *Biocyarise*, EPR 1984) ont confirmé la potentialité de *Bathymodiolus* sp.

d'absorber et d'incorporer des acides aminés dissous, l'organe primordial de ces processus étant la branchie (Fiala-Médioni *et al.*, 1986 a).

Adaptations liées à la possibilité d'une nutrition autotrophe par l'intermédiaire de bactéries endocellulaires associées à la branchie

L'adaptation la plus remarquable et commune aux espèces de mollusques bivalves des sources hydrothermales est la présence dans la grande majorité des cellules branchiales d'abondantes colonies de bactéries. La présence, signalée par Cavanaugh (1983), de cellules prokaryotiques associées à la branchie a été confirmée par les études ultrastructurales détaillées des filaments branchiaux. Des bactéries endocellulaires colonisent chez *Calyptogena magnifica* (Fiala-Médioni, 1984 ; Fiala-Médioni, Métivier, 1985) et chez *Bathymodiolus* sp. (Fiala-Médioni, 1984 ; Le Pennec, Hily, 1984 ; Fiala *et al.*, 1986 b) la plupart des cellules parfaitement intégrées dans les tissus branchiaux (Fiala-Médioni, 1984 ; Fiala-Médioni, Métivier, 1985 ; Fiala-Médioni *et al.*, 1986 b ; fig. 1).

Les modifications structurales liées à la présence des bactéries sont cependant très différentes chez *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus* sp.. Chez *Calyptogena magnifica* (Fiala-Médioni, 1984 ; Fiala-Médioni, Métivier, 1985), les bactéries occupent la totalité du cytoplasme, transformant les cellules en véritables bactériocytes. Peu d'organites cellulaires classiques sont visibles, à l'exception d'un noyau bien développé repoussé vers le pôle basal. Dans certains bactériocytes, des lysosomes sont présents ainsi que des zones granulaires plus ou moins étendues pouvant représenter des zones de lyse. Les bactéries de diamètre moyen 0,60 à 0,70

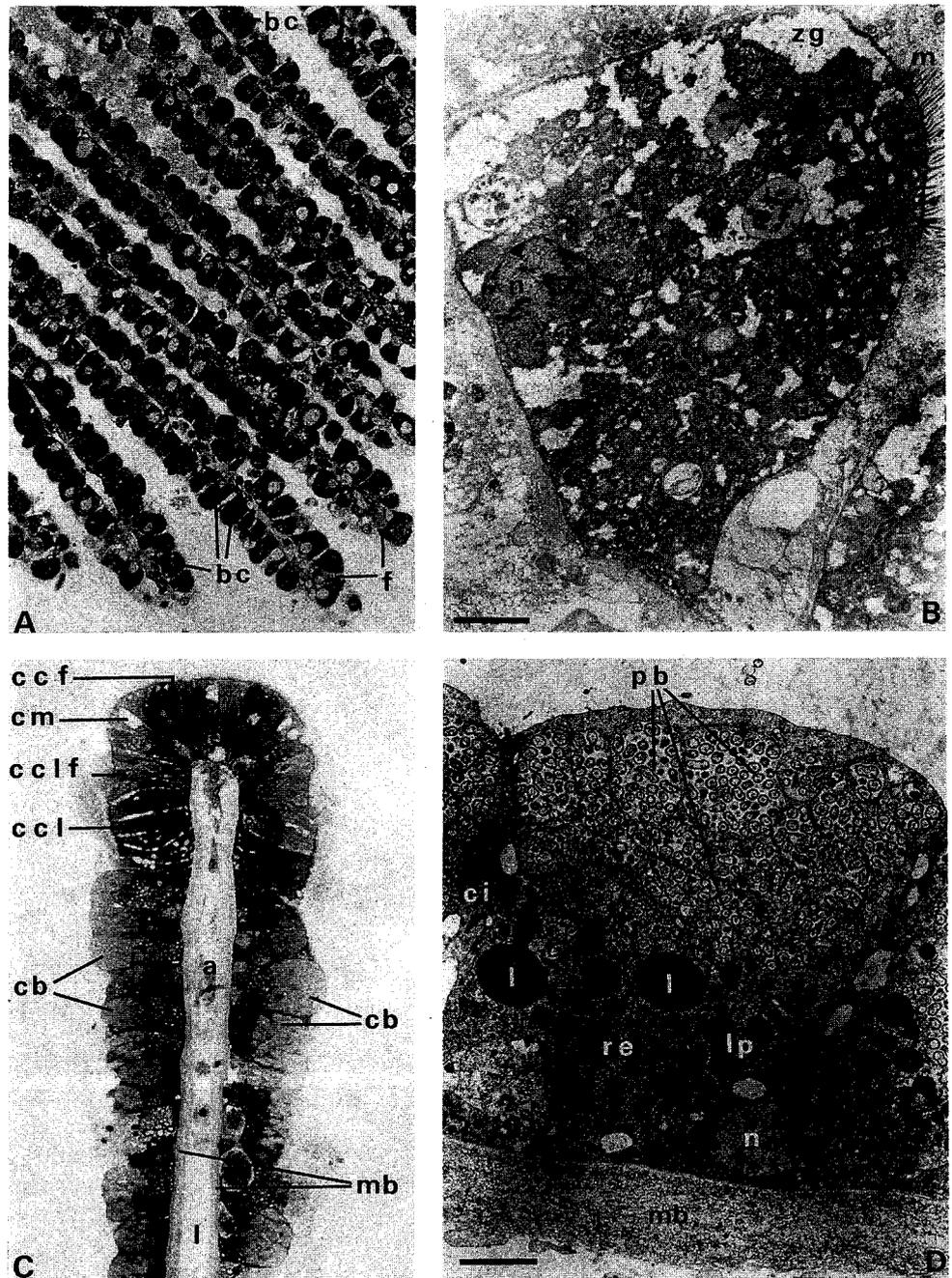


Figure 1
Calyptogena magnifica, A : coupe transversale semi-fine en microscopie optique de filaments branchiaux montrant l'abondance des bactériocytes ; f : filaments branchiaux ; bc : bactériocytes ; B : détail d'un bactériocyte en MET ; b : Bactéries ; n : noyau ; l : lysosome ; m : microvillosités ; zg : zones granulaires ; échelle : 3 μ m. *Bathymodiolus* sp., C : coupe transversale semi-fine en microscopie optique d'un filament branchial ; cb : cellules bactériennes sous la zone ciliaire ; ccf : cellules ciliaires frontales ; ccl : cellules ciliaires latéro-frontales ; ccl : cellules ciliaires latérales ; cm : cellule muqueuse ; mb : membrane basale ; ls : lacune sanguine ; a : amœbocytes ; D : détail d'une cellule bactérienne en MET ; pb : poches bactériennes ; l : lysosome ; lp : sécrétion lipidique ; n : noyau ; re : réticulum endoplasmique ; mb : membrane basale ; ci : cellule intermédiaire ; échelle : 3 μ m.

Calyptogena magnifica, A : light micrograph of thin transverse section through gill filaments, showing the abundance of bacteriocytes ; f : gill filaments ; bc : bacteriocytes ; B : high magnification of a bacteriocyte in TEM ; b : bacteria ; n : nucleus ; l : lysosome ; m : microvilli ; zg : granular zones ; scale bar : 3 μ m. *Bathymodiolus* sp., c : light micrograph of a thin transverse section of a gill filament ; cb, bacterial cells beneath the ciliary zone ; ccf : frontal ciliary cells ; cclf : latero-frontal ciliary cells ; ccl : lateral ciliary cells ; cm : mucus cell ; mb : basal membrane ; ls : blood space ; a : amoebocytes ; D : detail of a bacterial cell in TEM ; pb : bacteria pouches ; l : lysosome ; lp : lipid secretion ; n : nucleus ; re : endoplasmic reticulum ; mb : basal membrane ; ci : intermediary cell ; scale bar : 3 μ m.

µm présentent une double membrane et un cytoplasme dense contenant un génome diffus (fig. 2 a). De nombreuses images de division sont observées. Par leur taille, leur structure et leur mode de division, ces bactéries pourraient appartenir au genre *Thermococcus*, relatif à des archaebactéries thermophiles dépendantes du cycle du soufre (Stetter, Zilling, 1985).

Chez *Bathymodiolus* sp. (Fiala-Médioni, 1984 ; Le Pennec, Hily, 1984 ; Fiala et al., 1986 b), les cellules bactériennes sont beaucoup moins transformées. Les bactéries occupent le pôle apical externe de la cellule, qui présente dans le cytoplasme de sa partie basale un noyau bien développé et des organites cellulaires classiques : mitochondries, reticulum endoplasmique et golgi. Outre ces organites, on observe d'abondants globules lipidiques ainsi que de nombreux lysosomes. Les bactéries, plus

petites que chez *Calyptogena magnifica* (diamètre moyen de 0,30 à 0,50 µm pour les formes sphériques), présentent un cytoplasme dense à la périphérie et un génome diffus très développé (fig. 2 b). Bien que certaines formes allongées soient présentes, il est difficile de conclure à une division bactérienne. Ces bactéries sont regroupées à l'intérieur de poches délimitées par une membrane, et des processus pinocytotiques sont observés entre ces poches et le cytoplasme de la cellule hôte.

La mise en évidence dans la branchie de *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus* d'enzymes associés à la fixation du CO₂ via le cycle de Calvin Benson (Felbeck et al., 1981 ; 1983) indiquait la présence de processus chemoautotrophes associés à cet organe. Les expériences de marquage réalisées *in situ* (campagne *Biocyarise*, EPR 1984 ; Fiala et al., 1986 a) ont permis de montrer de façon directe la capacité d'absorption et



Figure 2
 A, *Calyptogena magnifica*, détail de bactériocytes en MET ; bc : bactériocytes ; b : bactéries ; des figures de divisions sont indiquées par les flèches ; échelle : 0,5 µm.
 B, *Bathymodiolus* sp., détail d'une poche bactérienne en MET ; mpb : membranes des poches bactériennes ; mb : membrane bactérienne ; cb : cytoplasme bactérien ; nu : nucléoïde ; échelle : 0,5 µm.
 A, *Calyptogena magnifica*, high magnification of bacteriocytes in TEM ; bc : bacteriocytes ; b : bacteria ; dividing stages are arrowed ; scale bar : 0.5 µm. B, *Bathymodiolus* sp., high magnification of a bacterial pouch in TEM ; mpb : membranes of bacterial pouches ; mb : bacterial membrane ; cb : bacterial cytoplasm ; nu : nucleoid ; scale bar : 0.5 µm.

d'incorporation de bicarbonate ^{14}C de *Bathymodiolus* sp. La branchie est également l'organe primordial dans ces processus. L'analyse autoradiographique de coupes transversales semi-fines de celle-ci démontre que l'activité est essentiellement concentrée dans la zone occupée par les bactéries endocellulaires. Le fait que les cellules ciliaires n'apparaissent pas marquées semble écarter l'hypothèse d'un phénomène de simple carboxylation des tissus, et confirmerait le potentiel chémoautotrophe des bactéries. L'assimilation de bicarbonate ^{14}C à un taux de $13 \text{ nmol C.mg}^{-1} \text{ protéines h}^{-1}$ a également été démontrée sur des homogénats de branchie de *Bathymodiolus thermophilus* (Belkin *et al.*, 1986).

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Les mollusques bivalves des sources hydrothermales présentent la caractéristique commune d'avoir une branchie très développée représentant incontestablement l'organe majeur dans les processus de nutrition.

L'adaptation structurale la plus remarquable chez ces espèces est la présence d'abondantes bactéries endocellulaires dans la grande majorité des cellules branchiales. Les indices, au niveau de la branchie, d'une activité chémosynthétique liée notamment à la présence d'enzymes du cycle de Benson Calvin (Felbeck *et al.*, 1981), ainsi que la découverte de ces bactéries, ont amené les auteurs à formuler l'hypothèse d'un gain nutritionnel primordial en liaison avec une relation symbiotique mollusques-bactéries analogue à celle proposée pour le vestimentifère *Riftia pachyptila* (Cavanaugh *et al.*, 1981; Felbeck *et al.*, 1981). Les bactéries de type autotrophe oxyderaient essentiellement les composés sulfurés, ce qui permettrait la libération de l'énergie nécessaire à la réduction du CO_2 et sa fixation dans les composés organiques selon un schéma métabolique proposé par Felbeck et Somero (1982) et Felbeck *et al.* (1983 ; fig. 3). Bien que la relation symbiotique ne soit pas encore démontrée, cette hypothèse semble être pour *Calyptogena magnifica* la seule qui puisse expliquer l'importance des biomasses observées, l'absence de processus de filtration excluant une nutrition hétérotrophe par absorption de matériel organique particulaire.

Le développement important des microvillosités directement en contact avec le milieu ambiant au pôle apical des cellules branchiales permet de formuler l'hypothèse d'un apport nutritionnel par absorption de matière organique dissoute. Cette potentialité bien connue chez les bivalves (Stephens, 1982 ; Manahan *et al.*, 1983 ; Jørgensen, 1983) et également mise en évidence chez le protobranch *Solemya reidi* (Felbeck, 1983), présentant une association bactérienne dans sa branchie, n'a toutefois jamais été démontrée comme suffisante pour couvrir l'ensemble des besoins énergétiques.

La transformation en véritables bactériocytes de la majorité des cellules branchiales de cette espèce renforce l'hypothèse de l'importance sur le plan nutritif d'une éventuelle symbiose. La dépendance de *Calyptogena magnifica* vis-à-vis de ses bactéries endocellulaires est étayée par les observations écologiques signalant cette espèce strictement limitée à proximité des effluents hydrothermaux (Hessler, Smithy, 1983), et comme étant l'une des premières à disparaître lors de la décroissance des émissions (Laubier, Desbruyères, 1984); par ailleurs, les analyses isotopiques (Rau, 1981 a ; b) indiquent une origine de la matière organique de ses tissus majoritairement de type chémosynthétique.

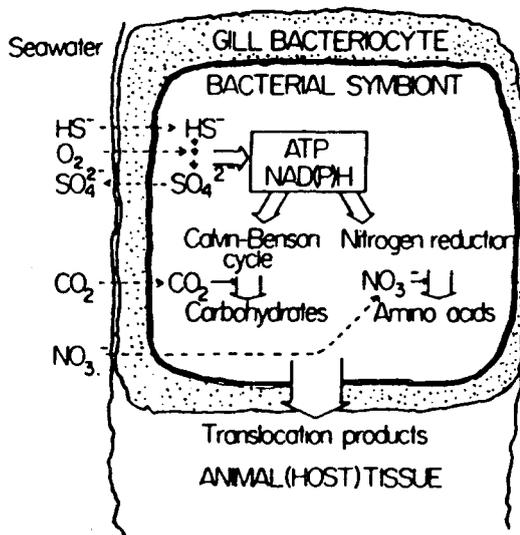
Cette éventuelle propriété de tirer des avantages énergétiques primordiaux de bactéries associées chémoautotrophes à dominance sulforéductrice est également suggérée pour d'autres mollusques de diverses zones riches en composés sulfurés, et ayant pour caractéristiques communes d'avoir dans leurs branchies des enzymes liés à des processus autotrophes et de présenter soit une réduction soit une absence de tube digestif. C'est le cas du Vesycomyidae *Calyptogena pacifica* (Felbeck *et al.*, 1981 ; 1983), des Solemyidae *Solemya reidi* (Felbeck, 1983) et *Solemya velum* (Cavanaugh, 1983), et caractérise probablement les Lucinidae (Berg, Atalo, 1984 ; Cavanaugh, 1983 ; Dando *et al.*, 1985 ; 1986 ; Felbeck *et al.*, 1981 ; Fisher, Hand, 1984 ; Schweismanns, Felbeck, 1985). La potentialité d'incorporation de bicarbonate a été démontrée chez *Solemya reidi* (Felbeck, 1983), *Solemya velum* (Cavanaugh, 1983 ; 1985), *Calyptogena pacifica* (Felbeck *et al.*, 1983), *Lucinoma borealis* (Dando *et al.*, 1986).

Pour *Bathymodiolus thermophilus* ou *Bathymodiolus* sp., le schéma de nutrition apparaît plus complexe dans la mesure où des processus hétérotrophiques aussi bien

Figure 3

Schéma de l'organisation métabolique découverte dans les branchies de mollusques bivalves présentant des bactéries symbiotiques oxydant les sulfures et qui comprend 3 composantes majeures : 1) oxydation des sulfures avec synthèse simultanée d'ATP et de pouvoir réducteur (NAD(P)H) ; 2) réduction du CO_2 et des nitrates (respectivement cycles de Calvin-Benson et de réduction des nitrates ; et 3) processus de translocation pourvoyant l'hôte en carbone réduit et composés azotés synthétisés à l'intérieur des bactéries symbiotiques (après Felbeck *et al.*, 1983).

Diagrammatic presentation of the metabolic organization found in the gills of bivalves harbouring sulphide-oxidizing symbiotic bacteria. This metabolic organization has three major components : 1) sulphide oxidation with concomitant synthesis of ATP and reducing power (NAD(P)H) ; 2) reduction of CO_2 and nitrate (Calvin-Benson cycles and nitrate-reducing reactions, respectively) ; and 3) translocation processes that supply the host with reduced carbon and nitrogen compounds that are synthesized within the symbiotic bacteria (after Felbeck *et al.*, 1983).



qu'autotrophiques par bactéries associées sont susceptibles d'intervenir. Il a été démontré que *Bathymodiolus* sp. était capable d'absorber et incorporer la matière organique sous forme dissoute (Fiala *et al.*, 1986 a). Elle est, par ailleurs, parfaitement apte à utiliser la matière organique particulaire. Ces possibilités de nutrition hétérotrophe permettraient d'expliquer sa répartition plus large jusqu'à la périphérie des sites (Hessler, Smithey, 1983), ainsi que son aptitude à subsister parmi les dernières espèces lors de l'affaiblissement des émissions hydrothermales (Laubier, Desbruyères, 1984). L'importance de l'apport énergétique par utilisation du matériel particulaire reste toutefois à déterminer. D'après Smith (1985), les concentrations en carbone organique particulaire sur le site des Galapagos seraient suffisantes pour couvrir les besoins métaboliques de *Bathymodiolus thermophilus*, estimés d'après des mesures de consommation d'oxygène. Toutefois, les densités de modioles sont 4 à 5 fois plus élevées le long des fissures d'effluents actifs, et les animaux des zones périphériques présentent des index de conditions physiologiques très inférieurs à ceux des animaux du site actif. Il n'est donc pas évident que, quantitativement, le matériel particulaire soit suffisant, dans la mesure où, selon Jørgensen (1955), les besoins énergétiques nécessaires à la croissance seraient de 3 à 4 fois supérieurs à ceux déduits de la demande métabolique. Bien qu'une partie du matériel organique particulaire semble être amenée sur les sites par des mouvements de convection (Lonsdale, 1977), il serait constitué majoritairement par une production bactérienne chémoautotrophe essentiellement sulfo-oxydante liée aux effluents des événements (Jannasch, Wirsen, 1979 ; Karl *et al.*, 1980 ; Ruby *et al.*, 1981 ; Jannasch, Mottl, 1985). Cette production ne saurait expliquer à elle seule le développement des biomasses observées (Enright *et al.*, 1981 ; Williams *et al.*, 1981 ; Tuttle *et al.*, 1983), et semble présenter par ailleurs une grande variabilité temporelle et spatiale (Comita *et al.*, 1984). Sur le site de 13°N, les analyses préliminaires confirment cette variabilité et laissent supposer des biomasses bactériennes plus faibles que celles des premières analyses sur les autres sites et des pourcentages en matière organique assez pauvres (Daumas *et al.*, 1988 ; Prieur, 1988). Cette variabilité, traduisant un approvisionnement vraisemblablement aléatoire, a certainement favorisé les adaptations, liées à une association avec des bactéries chémoautotrophes endocellulaires, qui ont été déterminantes dans le développement et le maintien de telles populations.

Les résultats sur les caractères anatomiques et structuraux

laissent supposer plusieurs schémas possibles de fonctionnement. *Calyptogena magnifica* serait plus strictement dépendante de ses bactéries associées, alors que *Bathymodiolus* aurait conservé des potentialités de mixotrophie avec une possible balance déterminée par les conditions environnantes vraisemblablement très instables. Par ailleurs, les souches bactériennes varient en taille et en structure suivant les espèces, et leur métabolisme est probablement diversifié ; si la majorité des résultats indiquent l'utilisation de sulfures comme source d'énergie, d'autres composés pourraient être impliqués dans les processus de chémosynthèse : des bactéries oxydantes du méthane et de la méthylamine auraient été isolées des tissus de *Calyptogena* (Jannasch, Mottl, 1985), et des données biochimiques récentes ont établi que les bactéries associées à la branchie de *Bathymodiolus thermophilus* utiliseraient comme donneur d'électron le thiosulfate (Belkin *et al.*, 1986).

Beaucoup de problèmes restent à l'heure actuelle posés et concernent d'une part les relations organisme-milieu, d'autre part les possibles transferts bactéries-hôte. Le mécanisme d'approvisionnement des bactéries en substrat indispensable aux processus autotrophes n'est pas actuellement connu. Les teneurs en sulfures importantes trouvées dans le sang et les branchies de *Calyptogena magnifica* ont amené Arp *et al.* (1984) à suggérer qu'ils seraient absorbés au niveau du pied, très vascularisé et baignant dans les effluents au niveau des fissures, puis transportés par un composé complexant du sérum sanguin et neutralisant leur toxicité, jusqu'aux branchies où ils pourraient être oxydés par les bactéries. Cette hypothèse n'est vraisemblablement pas applicable à *Bathymodiolus*, pour qui le problème reste posé.

Par ailleurs, les voies du transfert éventuel de molécules organiques des bactéries à l'hôte restent un des problèmes fondamentaux. Ce transfert pourrait s'effectuer par translocation de molécules, selon le schéma proposé par Felbeck (1983) et Felbeck *et al.* (1983), mais également, comme le suggèrent les images ultrastructurales (Fiala-Médioni, 1984 ; Fiala-Médioni *et al.*, 1986) et les premiers résultats de micro-analyse sur *Bathymodiolus* sp. (Chassard-Bouchaud *et al.*, 1986), faire intervenir des processus de digestion lysosomique.

Une meilleure connaissance des composants de ce milieu si complexe, ainsi que des expériences complémentaires sur les différentes espèces, s'avèrent nécessaires pour mieux comprendre ces relations et confirmer leur importance.

RÉFÉRENCES

- Arp A.J., Childress J.J., Fischer C.F., 1984. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent Bivalve *Calyptogena magnifica*, *Physiol. Zool.*, 57, 648-662.
- Belkin S., Nelson D.C., Jannasch H.W., 1986. Symbiotic assimilation of CO₂ in two hydrothermal vent animals, the mussel *Bathymodiolus thermophilus* and the tube worm *Riftia pachyptila*, *Biol. Bull.*, 170, 110-121.
- Berg C., Alato P., 1984. Potential of chemosynthesis in molluscan mariculture, in : *Recent innovations in cultivation of Pacific molluscs*, edited by D.E. Morse, K.K. Chew and R. Mann, Elsevier, Amsterdam, 165-179.
- 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., 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats, *Nature*, 302, 58-61.
- Cavanaugh C.M., 1985. Symbioses of chemoautotrophic bacteria and marine invertebrates from hydrothermal vents and reducing sediments, *Biol. Bull. Soc. Wash.*, 6, 373-388.

- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannash H.W., Waterbury J.B., 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : possible chemoautotrophic symbionts, *Science*, 213, 340-348.
- Chassard-Bouchaud C., Fiala-Médioni A., Galle P., 1986. Étude microanalytique de *Bathymodiolus* sp. (mollusque lamellibranche Mytilidae) provenant des sources hydrothermales de la Ride du Pacifique Oriental. Données préliminaires, *C.R.Acad. Sci. Sér. III*, 302, 117-124.
- Comita P.B., Gagosian R.B., Williams P.M., 1984. Suspended particulate organic material from hydrothermal vent waters at 21°N, *Nature*, 307, 450-453.
- Dando P.R., Southward A.J., Southward E.C., Terwilliger N.B., Terwilliger R.C., 1985. Observations on sulphur-oxidising bacteria and haemoglobin in the gills of the bivalve mollusc *Myrtea spinifera* and their ecological significance, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 23, 85-98.
- Dando P.R., Southward A.J., Southward E.C., 1986. Chemoautotrophic symbionts in the gills of the bivalve mollusc *Lucinoma borealis* and the sediment chemistry of its habitat, *Proc. R. Soc. Lond.*, 227, 227-247.
- Daumas R., Albéric P., Brault M., Khripounoff A., Hermin M.N., Marty J.-C., Salliot A., 1988. Matière organique présente dans les eaux d'un site hydrothermal actif du Pacifique Est (13°N), *Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, Oceanol. Acta*, n° sp. 31-43 (ce vol.).
- Enright J.J., Newman W.A., Hessler R.R., Mc Gowan J.A., 1981. Deep-ocean hydrothermal vent communities, *Nature*, 289, 219-221.
- Felbeck H., 1983. Sulfide oxidation and carbon fixation by the gutless clam *Solemya reidi* : an animal-bacteria symbiosis, *J. Comp. Physiol.*, 152, 3-11.
- Felbeck H., Somero G.N., 1982. Primary production in deep-sea hydrothermal vent organisms : roles of sulfide-oxidizing bacteria, *Trend Biochem. Sci.*, 7, 201-204.
- Felbeck H., Childress J.J., Somero G.N., 1981. Calvin-Benson Cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulphide-rich habitats, *Nature*, 293, 291-293.
- Felbeck H., Childress J.J., Somero G.N., 1983. Biochemical interactions between molluscs and their algal and bacterial symbionts, in : *The Mollusca, Vol. 2, Environmental Biochemistry and Physiology*, Academic Press, Inc., 331-358.
- Fiala-Médioni A., 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de mollusques bivalves des sources hydrothermales profondes, *C.R. Acad. Sci., Sér. III*, 298, 487-492.
- Fiala-Médioni A., Métivier C., 1985. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica* with a discussion on its nutrition, *Mar. Biol.*, 90, 215-222.
- Fiala-Médioni A., Alayse A.M., Cahet G., 1986 a. Evidence of *in situ* uptake and incorporation of bicarbonate and amino acids by an hydrothermal vent mussel, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96, 191-198.
- Fiala-Médioni A., Métivier C., Herry A., Le Pennec M., 1986 b. Ultrastructure of the gill filament of an hydrothermal vent Mytilidae, *Mar. Biol.*, 92, 65-72.
- Fisher M.R., Hand S.K., 1984. Chemoautotrophic symbionts in the bivalve *Lucina floridana* from seagrass beds, *Biol. Bull.*, 167, 445-459.
- Grassle J.F., 1985. Hydrothermal vent Animals : distribution and biology, *Science*, 229, 713-717.
- Hessler R.R., Smithey W.M. Jr., 1983. The distribution and community structure of megafauna at the Galapagos Rift hydrothermal vents, in : *Hydrothermal Processes at Sea Floor Spreading Centers*, edited by P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier and K.L. Smith Jr., NATO Conference Series, IV : Marine Science, Plenum Press, New York, 12, 735-770.
- Hily A., Le Pennec M., Prieur D., Fiala-Médioni A., 1986. Anatomie et structure du tractus digestif d'un Mytilidae des sources hydrothermales profondes de la ride du Pacifique oriental, *Cah. Biol. Mar.*, 27, 235-241.
- Jannasch H.W., Mottl M.J., 1985. Geomicrobiology of Deep-Sea Hydrothermal vents, *Science*, 229, 717-725.
- Jannasch H.W., Wirsen C.O., 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea-floor spreading center, *Bio-Science*, 29, 592-598.
- Jørgensen C.B., 1955. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates, *Biol. Rev. (Camb.)*, 30, 391-454.
- Jørgensen C.B., 1983. Patterns of uptake of dissolved amino acids in mussels (*Mytilus edulis*), *Mar. Biol.*, 73, 177-182.
- Karl D., Wirsen C., Jannasch H., 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents, *Science*, 207, 1345-1347.
- Kenk V.D., Wilson B.R., 1985. A new mussel (*Bivalvia mytilidae*) from hydrothermal vent in the Galapagos Rift zone, *Malacologia*, 26, 253-271.
- Laubier L., Desbruyères D., 1984. Les oasis du fond des océans, *La Recherche*, 161, 1505-1517.
- 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 on the nutrition of a Mytilidae from an hydrothermal vent of the East Pacific Rise, *C.R.Acad.Sci., sér. III*, 298, 493-498.
- Lonsdale P., 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers, *Deep-Sea Res.*, 24, 857-863.
- Manahan Dr., Wright S.H., Stephens G.C., 1983. Simultaneous determination of net uptake of 16 amino acids by a marine bivalve, *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 13, 832-838.
- Prieur D., 1988. Étude préliminaire de communautés bactériennes hétérotrophes associées à des invertébrés des sources hydrothermales profondes, *Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, Oceanol. Acta*, n° sp., 139-145 (ce vol.).
- Rau G.H., 1981 a. Hydrothermal vent clam and tube worm $^{13}C/^{12}C$: further evidence of non-photosynthetic food sources, *Science*, 213, 338-340.
- Rau G.H., 1981 b. Low $^{14}N/^{14}N$ in hydrothermal vent animals : ecological implications, *Nature*, 289, 484-485.
- Ruby E.G., Wirsen C.O., Jannasch H.W., 1981. Chemolithotrophic sulfuroxidizing bacteria from the Galapagos rift hydrothermal vents, *Appl. Environ. Microbiol.*, 42, 317-324.
- Schweismanns M., Felbeck H., 1985. Significance of the occurrence of chemoautotrophic bacterial endosymbionts in lucinid clams from Bermuda, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 24, 113-120.
- Smith K.L. Jr., 1985. Deep-sea hydrothermal vent mussels : nutritional state and distribution at the Galapagos Rift, *Ecology*, 66, 1067-1080.
- Stephens G.C., 1982. The trophic role of dissolved organic material, in : *Analysis of Marine Ecosystems*, edited by A.L. Longhurst, Academic Press, 271-291.
- Stetter K.O., Zillig W., 1985. Thermoplasma and the thermophilic sulfur-dependent Archaeobacteria, in : *The Bacteria, VIII*, edited by J.-C. Gunsalus et al., Academic Press, Inc., 85-170.
- Tuttle J.H., Wirsen C.D., Jannasch H.W., 1983. Microbial activities in the emitted hydrothermal waters of the Galapagos rift vents, *Mar. Biol.*, 73, 293-299.
- Williams P.M., Smith K.L., Druffel E.M., Linnick T.W., 1981. Dietary carbon sources of mussels and tubeworms from Galapagos hydrothermal vents determined from Tissue ^{14}C activity, *Nature*, 292, 448-449.