

Session 3 Technologies génériques de l'intervention sous-marine
Basic underwater technology

**ECOSYSTEMES BENTHIQUES PROFONDS ET CHIMIOSYNTHESE
BACTERIENNE : SOURCES HYDROTHERMALES ET
SUINTEMENTS FROIDS**

L. LAUBIER

*Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER)
155, rue J.-J. Rousseau, 92138 - ISSY LES MOULINEAUX Cedex, France*

RESUME - Depuis la découverte de communautés animales benthiques exceptionnellement riches autour de sources d'eau tiède près de l'archipel des Galapagos il y a douze ans, notre connaissance de la structure faunistique et de l'organisation trophique des communautés "hydrothermales" s'est rapidement développée. L'exploration ultérieure de peuplements également riches associés à des écoulements de saumures, de fluides froids et d'hydrocarbures, a conduit à la généralisation du concept d'écosystèmes fondés sur la chimiosynthèse.

Des communautés hydrothermales dont la composition spécifique est très variable ont été décrites dans le Pacifique oriental et occidental et dans l'Atlantique. Les suintements de saumures et de fluides froids et d'hydrocarbures ont été décrits au large de la Floride, des fosses de subduction de l'Oregon et du Japon, de l'éventail des Laurentides, des Barbades et de la Louisiane. Les biomasses varient entre 10 et 70 kg.m², en poids frais. Schématiquement, la microdistribution en auréoles autour des sources de fluides témoigne de niveaux différents d'adaptation à des conditions physico-chimiques rigoureuses.

Deux groupes de producteurs primaires peuvent être distingués : un groupe très efficace à basse température avec les grands vestimentifères et les bivalves, et les polychètes alvinellidés adaptés aux températures élevées. Les deux groupes sont exploités par des carnivores spécifiques.

Le réseau trophique repose sur des bactéries symbiotiques sulfoxydantes. Les rapports isotopiques, les indices biochimiques et les données expérimentales fournissent des conclusions claires (*Riftia* et *Calypogena*). Des bactéries symbiotiques méthanotrophes ont été récemment mises en évidence dans des bivalves au large de la Louisiane.

Environ 160 espèces nouvelles pour la science ont été décrites, avec une proportion exceptionnellement élevée d'espèces panchroniques. La courte durée de vie des sources hydrothermales soulève des questions concernant la propagation des espèces et la colonisation.

ABSTRACT - Since the discovery of unusually rich benthic animal assemblages around warm water vents near the Galapagos archipelago twelve years ago, our knowledge of the faunal structure and trophic organization of the so-called hydrothermal communities has increased rapidly. Later explorations of similarly rich benthic assemblages linked to brine and cold seeps and hydrocarbon-rich seepages have led to generalization of the concept of chemosynthetically based marine ecosystems.

Hydrothermal communities of various species compositions have been described from the eastern and western Pacific and Atlantic. Brine and cold seeps and hydrocarbon seepages have been found off Florida, off the Oregon and Japanese subduction systems, on the Laurentian Fan, near Barbados, and off Louisiana. Biomasses range from 10 to 70 kg.m², fresh weight. Basic microdistribution of species groups in aureoles centered around hydrothermal vents reveals different levels of adaptation to harsh physico-chemical conditions. Two groups of primary producers can be recognized : a highly efficient cool water group with large vestimentiferan tube worms and bivalves, and alvinellid polychaetes adapted to hot waters. Both groups are exploited by specific carnivores.

The food web is based on sulfoxidizing symbiotic bacteria. Isotopic ratios, biochemical indices and experimental evidence give clear-cut conclusions (*Riftia* and *Calyptogena*). Methanotrophic symbiotic bacteria have recently been found in bivalves off Louisiana.

Nearly 160 species new to sciences have been described, with an abnormally large number of panchronic species. The short life span of hydrothermal vents together with the world-wide distribution of several species raise questions of propagation and colonization.

INTRODUCTION - La découverte de peuplements animaux exubérants installés à proximité immédiate de sorties de fluides hydrothermaux sur la dorsale des Galapagos à 2.500 mètres de profondeur, au printemps 1977, a constitué pour les biologistes marins un événement totalement imprévu (CORLISS et al. 1979). A cette époque, les biologistes n'attendaient rien de fondamentalement nouveau de l'exploration des zones critiques mises en évidence par la théorie de la tectonique des plaques (dorsales d'accrétion et les fosses de subduction). Le paradigme d'un océan profond extrêmement pauvre, d'autant plus pauvre que la profondeur est grande, s'était imposé depuis l'exploration des plus grandes profondeurs, avec les chalutages de la Galathea dans la fosse des Mariannes en 1952. Il était désormais établi que, comme les autres écosystèmes de la planète, l'écosystème benthique profond était contrôlé par la quantité de nourriture disponible provenant du flux de particules organo-minérales produites dans la couche euphotique. La température très basse, la forte pression, l'obscurité totale, ne jouent aucun rôle dans la limitation des peuplements benthiques, contrairement à ce qui avait été admis pendant longtemps. Cette théorie trouvait à cette époque, avec les résultats des premières mesures du flux particulaire de carbone organique parvenant au fond, des arguments factuels importants. L'hypothèse selon laquelle des peuplements indépendants de la production photosynthétique de surface pouvaient exister dans l'océan profond était inimaginable. Les premières explorations des grandes profondeurs effectuées à partir des bathyscaphes depuis 1955 environ confirmaient ces résultats : l'observation directe révélait un morne désert, dont la monotonie n'était que rarement rompue par un poisson, une crevette, une holothurie ou un organisme sessile fixé sur un des rares substrats durs disponibles.

La découverte annoncée en 1977 par les géologues de peuplements extraordinaires, véritablement luxuriants, à proximité des Galapagos, a immédiatement suscité une extrême curiosité, accompagnée d'un grand scepticisme, tant les descriptions fournies paraissaient excessivement enthousiastes. Le cadre géologique de la découverte des peuplements hydrothermaux est aujourd'hui bien connu. A l'axe des dorsales océaniques, le fluide hydrothermal se déverse à la surface de la croûte océanique, à travers une série de crevasses et d'orifices. Ce fluide résulte de la circulation de l'eau de mer à travers le réseau de fissures qui s'étend en profondeur dans la masse du magma en cours de refroidissement. Au cours de cette circulation, l'eau de mer vient au contact du basalte porté à 600 à 800°C. Le fluide hydrothermal primaire résultant de ces réactions géochimiques complexes est un liquide totalement anoxique, dépourvu de sulfates et de magnésium, fortement acide, riche en sulfures divers dont l'hydrogène sulfuré et des sulfures de différents métaux (EDMOND and Von DAMM, 1983, 1985).

Les premières communautés ont été photographiées dès 1976 à partir d'un poisson remorqué au-dessus de la ride des Galapagos et de la dorsale du Pacifique oriental à proximité de l'équateur (LONSDALE, 1977). Un an plus tard, une campagne de plongées de l'Alvin à proximité des Galapagos rapporte les premiers échantillons de faune hydrothermale, en particulier les premiers spécimens du grand vestimentifère *Riftia pachyptila* et des bivalves *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*, et de nombreuses photographies de sites aux noms évocateurs : le Four aux Coquillages (Clam Bake), la Roseraie (Rose Garden) et le Banc de Moules (Mussel Bed). Ces peuplements contrastent très fortement avec ceux de l'océan profond ordinaire. Les animaux de profondeur ont habituellement un niveau métabolique et une croissance individuelle réduits, caractéristiques liées à la température très basse, aux fortes pressions et aux contraintes biochimiques des enzymes exposées à ces conditions extrêmes (GRASSLE, 1986). La découverte totalement imprévue de ces oasis de vie, constituées d'animaux de grande taille ayant des taux de croissance similaires à ceux des zones littorales, est évidemment d'un très grand intérêt.

Plusieurs années plus tard, des peuplements également très riches ont été découverts dans un contexte géologique totalement différent : il s'agit des zones de subduction, où existent des suintements de fluides froids chargés de composés minéraux réduits et d'hydrocarbures légers (HECKER, 1985, SUESS et al., 1985, KENNICUTT et al., 1985, LAUBIER et al., 1986). Autour de ces suintements, des peuplements benthiques d'une richesse comparable aux peuplements de type hydrothermal se sont installés. Malgré les différences fort importantes, ces deux types de peuplements ont en commun un fait essentiel : tous deux dépendent à la base de la chaîne alimentaire de l'activité de bactéries symbiotiques chimioolithotrophes vivant dans les tissus de divers invertébrés.

HISTORIQUE DES EXPLORATIONS - Ce rappel historique est limité aux principales campagnes organisées par des équipes de biologistes sur les différents sites connus actuellement, sites qui ont généralement été explorés pour la première fois par des géologues ou des géochimistes. Le site des Galapagos, découvert en 1977 par des géochimistes, a fait l'objet de la première campagne de biologie réalisée deux ans plus tard par des équipes américaines utilisant le submersible Alvin (Galapagos Biology Expedition Participants, 1979). Cette zone est caractérisée par des sorties de fluide hydrothermal à basse température (15 à 20°C au-dessus de la température ambiante de 2°C). Le grand vestimentifère *Riftia pachyptila*, les deux bivalves *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*, le crabe *Bythograea thermydron*, constituent les espèces les plus fréquentes.

La découverte suivante a été faite sur la dorsale du Pacifique oriental, à 21°N, par une équipe franco-américaine. Au printemps 1978, des photographies rapportées par le submersible français Cyana montraient de curieuses cimetières de grands bivalves du genre *Calyptogena*, dont les valves séparées formaient une couverture continue contrastant sur les teintes noires des laves basaltiques fraîches, à proximité d'étranges édifices fossiles de sulfures polymétalliques traversés par un conduit axial. Ces édifices furent interprétés comme des cheminées inactives construites par le fluide hydrothermal en cours de refroidissement (FRANCHETEAU et al., 1978, 1979, 1981). Un an plus tard, à quelques kilomètres de ces zones mortes, le submersible américain Alvin a la chance de découvrir l'écoulement direct dans l'eau de mer du fluide hydrothermal surchauffé sortant de la bouche d'une cheminée. La température du fluide mesurée à l'orifice de la cheminée dépasse 350°C (SPIESS et al., 1980). Exception faite de la modiole *Bathymodiolus thermophilus*, absente à 21°N, tous les animaux recueillis sur le site des Galapagos sont présents sur le nouveau site, et une annélide polychète type d'une famille nouvelle, les Alvinellidés, fait une apparition remarquable : ce ver, baptisé le ver de Pompéi par les pilotes de submersible (*Alvinella pompejana*), vit à proximité immédiate des sorties de fluide hydrothermal à très haute température. Il construit des colonies massives autour des diffuseurs à température intermédiaire (200 à 250°C) baptisés boules de neige par les observateurs et sur les parois des cheminées à haute température.

Au cours de l'année 1982, après plusieurs campagnes de plongées sur les sites découverts antérieurement et une reconnaissance générale le long de la dorsale du Pacifique oriental des anomalies positives de température et de teneur en manganèse et en hélium-3 d'origine mantélique au-dessus du fond, deux nouveaux sites hydrothermaux sont découverts par des submersibles : les Français explorent une série de sites localisée entre 11 et 13° N sur la dorsale du Pacifique oriental (DESBRUYERES et al., 1982), et les Américains étudient le premier site hydrothermal en milieu sédimentaire, dans le golfe de Californie. Dans ce site de Guaymas, la croûte océanique basaltique est recouverte d'une épaisseur de 500 m de sédiments hémipélagiques riches en matière organique et les laves qui envahissent la base des dépôts sédimentaires déterminent à sa surface des reliefs bien visibles, pouvant atteindre quelques dizaines de mètres. Le fluide hydrothermal traverse les couches de sédiments et entraîne une diagenèse accélérée de la matière organique : des hydrocarbures de composition variée se forment et se déposent à la surface du sédiment, couverte de matte bactérienne (GRASSLE, 1983, 1984). *Riftia pachyptila*, *Paralvinella grasslei*, et *Calyptogena pacifica*, forment des peuplements denses.

Une année plus tard, en 1983, les Canadiens utilisant leur submersible Pisces IV, explorent la dorsale de Juan de Fuca, par 46°N, à 1.580 mètres. Dans une large fissure située au sommet d'un mont volcanique axial, à proximité immédiate de sorties de fluide dont la température est comprise entre 25 et 310°C, se développent des communautés biologiques dominées par des vestimentifères et des alvinellidés, dépourvues de grands bivalves et différant sensiblement des peuplements déjà connus (TUNNICLIFFE et al., 1985). A l'heure actuelle, sur un total de 44 espèces identifiées sur le système de dorsales de Juan de Fuca et de l'Explorer (50°N, sites découverts deux ans plus tard par l'Alvin), sept espèces seulement sont communes avec les sites des Galapagos et de 21°N. Les vestimentifères appartiennent à un genre nouveau, le genre *Ridgeia*.

En 1984, les deux premières communautés de suintements froids sont découvertes dans deux situations géologiques très différentes. Le premier site est découvert par hasard par l'Alvin, au cours d'une exploration du bas de l'escarpement de Floride, par 3.260 mètres de profondeur. Au contact entre l'escarpement calcaire subvertical et la plaine abyssale, des sorties de fluide froid sont entourées de buissons de vestimentifères et de colonies de grands bivalves (PAULL et al., 1984, HECKER, 1985). La seconde découverte a lieu quelques mois plus tard, au large de l'Oregon, sur la côte pacifique de l'Amérique du Nord. Dans cette région tectoniquement active, des communautés animales composées d'un vestimentifère déjà connu (*Lamellibrachia barhami*, classé jusque là parmi les pogonophores vrais) ainsi que de plusieurs espèces de grands bivalves appartenant aux genres *Calyptogena* et *Solemya* sont découverts par l'Alvin (SUESS et al., 1985, KULM et al., 1986).

En 1985, dans le Pacifique Nord Est, Américains et Canadiens explorent la dorsale de l'Explorer, par 50°N, et y découvrent des monts sous-marins d'où sortent des fluides hydrothermaux. A proximité des sorties de fluide, des peuplements semblables à ceux trouvés deux ans auparavant sur la dorsale de Juan de Fuca, à 4° plus au Sud, sont installés (TUNNICLIFFE et al., 1986). Malgré le taux d'expansion très faible (1 à 2 centimètres/an) qui caractérise la dorsale médio-Atlantique, sur laquelle des dépôts ferro-manganeux avaient été observés près des Açores lors de l'expédition FAMOUS (French American Mid Ocean Undersea Survey) en 1974, des cheminées noires à haute température sont découvertes dans la zone TAG (Trans Atlantic Geotraverse de la NOAA) par 26°N (RONA et al., 1986) et un peu plus au Sud, dans la région de la zone de fracture Kane, par 23°N (DETRICK et al., 1986). Au cours de l'été 1985, le submersible français Nautilus, effectuant sa première campagne dans les fosses de subduction du Pacifique, observe, entre 3.000 et 6.000 mètres de profondeur, des peuplements très localisés de plusieurs espèces de bivalves du genre *Calyptogena*, accompagnés de divers Invertébrés. Jusqu'à présent, les communautés caractérisées par l'espèce *Calyptogena phaseoliformis* à la coquille très allongée, vivant à 5.950 mètres environ, constituent les communautés chimiosynthétiques les plus profondes connues (LAUBIER et al., 1986, OHTA et LAUBIER, 1987). C'est également en 1985 que des communautés de grands bivalves sont découvertes au cours de chalutages sur la marge continentale de la Louisiane, par 600 à 700 mètres de profondeur seulement, à proximité de sorties de d'hydrocarbures légers, méthane et éthane (KENNICUTT et al., 1985, CHILDRESS et al., 1986).

En 1986, une activité hydrothermale importante est observée dans le bassin arrière-arc insulaire de Manus, à proximité de la Nouvelle Bretagne (Nouvelle-Guinée). C'est la première fois que ces phénomènes sont mis en évidence dans le contexte géologique des bassins en extension (BOTH et al., 1986). Sur le prisme d'accrétion des Barbades, une faune de suintements froids est découverte par photographies systématiques à partir de la surface (FAUGERES et al., 1987). Enfin, les Soviétiques effectuent leur première campagne de plongée sur la dorsale de Juan de Fuca, utilisant un submersible de type Pisces d'origine canadienne.

Un an plus tard, en 1987, une équipe américaine utilisant l'Alvin découvre une communauté animale d'un type nouveau dans le bassin arrière-arc des Mariannes. Un gros gastéropode à la coquille recouverte de fines pilosités, *Alviniconcha hessleri*, paraît remplacer du point de vue fonctionnel les vestimentifères et les bivalves du Pacifique oriental (HESSLER et al., 1987). Quelques mois plus tard, une équipe franco-

japonaise explore un autre bassin d'extension en cours de formation au Nord-Ouest des îles Fidji : des photographies du fond mettent en évidence, à côté de formes de laves en coussins, des amas de sulfures oxydés en surface et une communauté animale en apparence identique à celle des Mariannes. Deux sites hydrothermaux sont enfin explorés dans le Pacifique central, au sommet d'un mont volcanique sous-marin, le mont Loihi, à des profondeurs relativement faibles de 1000 et 1200 mètres (KARL et al., 1988). Là, les sources hydrothermales émettent un fluide tiède (30°C), très riche en dioxyde de carbone (la concentration en CO₂ dans le fluide hydrothermale est 150 fois plus élevée que la concentration normale de l'eau de mer à cette profondeur). Autour des sources, il n'y a pas de macrofaune visible ; en revanche, une épaisse couche de bactéries (matte bactérienne) se développe sur les laves et les amas de sulfures à proximité des sources. L'absence totale de macrofaune peut s'expliquer par l'âge relativement jeune et l'isolement géographique extrême de ce mont sous-marin ou par les teneurs très élevées en CO₂ et en métaux dissous, fortement toxiques. Près du Japon, le submersible japonais Shinkai 2000 (shinkai, mot japonais signifiant profondeur) complète des observations préliminaires faites antérieurement à petite profondeur, entre 700 et 900 mètres, dans la baie d'Hatsushima, à proximité immédiate de la péninsule d'Izu (OKUTANI et EGAWA, 1985, MIURA, 1988). De grandes surfaces sont colonisées par les coquilles vivantes et mortes d'un grand bivalve (*Calyptogena soyoeae*) et un vestimentifère proche de l'espèce vivant dans la zone de subduction de l'Oregon (c'est-à-dire *Lamellibrachia barhami*) forme de place en place des bouquets élevés.

Au cours de l'année 1988, les Français explorent en détail la zone de fracture Kane dans l'océan Atlantique, où existent des peuplements de crevettes Bresiliidae et de crabes Bythograeidae.

De manière schématique, cette revue des principaux sites hydrothermaux et de suintements froids découverts depuis une douzaine d'années et explorés par des biologistes, permet de dégager quelques conclusions écologiques de portée générale :

- Des communautés animales exubérantes, constituées d'espèces de grande taille, souvent inconnues, s'installent à proximité immédiate des sources hydrothermales à moyenne et haute température qui existent dans des environnements géologiques différents : rides océaniques à taux d'expansion lent, moyen ou élevé, dans le Pacifique et dans l'Atlantique, et bassins d'extension situés derrière des arcs insulaires.

- Des communautés animales semblables, dont la survie repose également sur l'activité de bactéries chimolithotrophes vivant en symbiose à l'intérieur des tissus de divers invertébrés, se développent dans des contextes géologiques très variés, sur des marges actives ou passives, à proximité de sorties d'eau interstitielle enrichie en composés réduits, méthane (CH₄), ammoniac (NH₃), hydrogène sulfuré (H₂S).

- Dans les deux cas, la faune comprend une majorité d'espèces nouvelles pour la science, appartenant à des taxons nouveaux, depuis le genre jusqu'à l'embranchement. La proportion d'espèces panchroniques est élevée dans les sites hydrothermaux. Par rapport à l'océan profond ordinaire, les biomasses des peuplements hydrothermaux et de suintements froids sont beaucoup plus élevées, mais limitées à des surfaces très réduites.

- Les communautés animales hydrothermales et de suintements froids minéraux ou chargés d'hydrocarbures sont distribuées en auréoles plus ou moins régulières autour des points de sortie des fluides. Cette disposition en auréoles et l'existence de véritables cimetières de coquilles vides de bivalves à proximité d'évents taris témoignent de la force du lien qui unit ces communautés animales aux écoulements de fluides.

Quelques publications générales ont été publiées à propos de ces découvertes récentes : CHILDRESS et al. (1987), LAUBIER et DESBRUYERES (1984, 1985), HESSLER (1981, 1982), LUTZ and HESSLER (1983) et WOLFF (1985) et un ouvrage (LAUBIER, 1985). Trois colloques internationaux ont fait l'objet de publications : RONA, BOSTRÖM, LAUBIER et SMITH (1983), JONES (1985) et LAUBIER (1988).

CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DES BIOTOPES HYDROTHERMAUX ET DE SUINTEMENTS FROIDS - Les profondeurs des sources hydrothermales et des suintements froids diffèrent considérablement : les sources hydrothermales existent entre 1.500 et 2.500 mètres dans le Pacifique, jusqu'à 4.500 mètres dans l'Atlantique, les suintements froids de 600 à 6000 mètres. Les principales différences physiques entre les sites sont tout d'abord la température des fluides à l'émission, qui varie de 15°C à 350°C et même 380°C dans le cas des sources hydrothermales, alors que la température des suintements froids ne dépasse la température locale (comprise à ces profondeurs entre 1 et 4°C) que de quelques dixièmes de degrés Celsius, et la pression hydrostatique. A l'exception des bactéries ultrathermophiles qui pourraient vivre à des températures de 250°C sous des pressions de 200 atmosphères, les animaux hydrothermaux vivent à des températures comprises entre la température ambiante et une température maximale de 30-40°C dans le cas des vers de Pompéi *Alvinella pompejana* et *A. caudata* (DESBRUYERES et al., 1982). Les différences de composition chimique des fluides sont également très importantes. Les teneurs en métaux sont fortes dans les fluides hydrothermaux (Von DAMM et al., 1985a et 1985b) et négligeables dans les suintements froids. Les hydrocarbures peuvent exister en grande quantité : hydrocarbures légers sur le site de la marge de Louisiane, hydrocarbures lourds provenant de la diagenèse précoce sous influence hydrothermale de la matière organique des sédiments dans bassin de Guaymas.

La teneur en hydrogène sulfuré varie de 1 à 8,5 m. mol. kg⁻¹ dans les sources hydrothermales, en fonction de la dilution du fluide hydrothermal, alors qu'elle est généralement négligeable dans les zones de suintements froids (tout au moins dans la couche d'eau située au-dessus des sédiments ; l'eau interstitielle transporte vraisemblablement une certaine quantité d'hydrogène sulfuré, provenant de la réduction des sulfates de l'eau de mer par l'activité bactérienne dans la couche superficielle du sédiment). En revanche, le méthane biogénique est présent en grandes quantités dans les suintements froids : au-dessus du fond, les teneurs varient entre 180 et 420 nl. l⁻¹, concentrations trois à six fois plus grandes que les concentrations de méthane existant dans l'eau environnante. Du méthane d'origine géothermale est également présent en quantité parfois importante dans les fluides hydrothermaux. Ce fait suggère que l'utilisation du H₂S par les bactéries symbiontes est une adaptation largement répandue, comparée à l'utilisation du méthane. Dans certains cas, le fluide hydrothermal contient une quantité appréciable d'ammoniac (bassin de Guaymas), jusqu'à 10-15 m. mol. kg⁻¹. Les eaux au contact du fond dans la zone de subduction de l'Oregon à 2.000 mètres de profondeur montrent des anomalies positives de la température, de 0,3 à 0,6°C, semblables à celles enregistrées à 3.830 mètres sur le flanc de la fosse de Nankai, au Japon (KULM et al., 1986). Les saumures froides, riches en hydrogène sulfuré, de la zone de contact entre l'escarpement de Floride et les sédiments abyssaux, à une profondeur de 3.270 mètres, représentent en quelque sorte une situation intermédiaire.

Les fluides hydrothermaux empruntent un réseau compliqué de fractures et de fissures, modifié de façon permanente par les dépôts minéraux à l'intérieur des conduits. Les suintements d'eau interstitielle froide percolent à travers les sédiments, leur passage contribuant à maintenir une perméabilité suffisante de ces derniers.

Les concentrations élevées de sulfures de métaux et d'autres éléments que l'on rencontre dans les fluides hydrothermaux ont pour conséquence des concentrations également élevées des ces éléments dans les tissus des grands bivalves *Calyptogena magnifica* à 21°N (ROESIJADI et CRECELIUS, 1984). Par comparaison avec des moules littorales prélevées en zone non polluée, les concentrations observées pour différents métaux dans les bivalves hydrothermaux sont supérieures d'un ordre de grandeur ou plus. L'antimoine et l'argent présentent les enrichissements les plus élevés (respectivement 116x et 107x). D'autres métaux, Cr, As, Mo, Hg et Pb sont présents dans les tissus de *Calyptogena* à des concentrations trente fois supérieures à celles constatées dans les moules littorales. De telles concentrations, chez des bivalves comme la moule, entraîneraient des mortalités élevées dans d'autres milieux (ROESIJADI et al., 1985). Des résultats semblables ont été obtenus en analysant les grandes modioles de 13°N *Bathymodiolus thermophilus* et les vers de Pompéi *Alvinella caudata* (CHASSARD-BOUCHAUD et al., 1988a). Des quantités importantes de Ni et Sn ont été trouvées dans la glande digestive des modioles : les sphérocristaux et les lysosomes sont responsables de la concentration en métaux. De plus, les bactéries symbiotiques sont également capables de fixer des quantités élevées de métaux. Le ver de Pompéi contient une large gamme d'éléments à l'intérieur de ses tissus, en particulier Cr, Fe, Ti, Zn, Br, Sr, I, Ba, Pb, Al, La, Tm et Tl, alors que U est présent à la surface des cellules épidermiques. La relation entre les concentrations en métaux dans les organismes et dans les fluides hydrothermaux paraît assez bonne. Une situation comparable existe chez *Calyptogena phaseoliformis* qui vit dans les régions profondes des fosses de subduction du Japon (CHASSARD-BOUCHAUD et al., 1988b). Enfin, on a pu démontrer l'existence de molécules de type métallothionéine chez *Calyptogena magnifica*, *Riftia pachyptila* et le ver de Pompéi *Alvinella caudata* (ROESIJADI et CRECELIUS, 1984, COSSON-MANNEVY et al., 1986). La question de l'origine de ces substances, habituellement synthétisées par les organismes, lorsqu'elles existent, pour lutter contre des teneurs trop élevées en métaux toxiques, n'est pas résolue : proviennent-elles de l'activité des Invertébrés, ou de celle des bactéries symbiotes qu'elles abritent?

LA FAUNE DES SOURCES HYDROTHERMALES ET DES SUINTEMENTS

FROIDS - Nos connaissances des peuplements des sources hydrothermales et des suintements froids, ont beaucoup progressé au cours des années récentes (voir GRASSLE, 1986, JONES, 1985, LAUBIER, 1988b et WOLFF, 1985 pour les revues générales et DESBRUYERES et LAUBIER, 1986, DETINOVA, 1988, HUMES, 1987, 1988a et 1988b, McLEAN, 1988, McLEAN et HASZPRUNAR, 1987, METIVIER et al., 1986, OKUTANI et METIVIER, 1986, OKUTANI et OHTA, 1988, PETTIBONE, 1985a, 1985b, 1986, 1988, TURPAEVA, 1988, WAREN et BOUCHET, 1986 et WILLIAMS et RONA, 1986, pour les articles de référence non signalés dans ces revues). En 1985, une première estimation des espèces vivant près des sources hydrothermales et des zones de suintements froids du Pacifique oriental comprenait un total de 58 espèces (NEWMAN, 1985). Un an plus tard, près de 130 espèces animales étaient recensées dans les sites hydrothermaux (GRASSLE, 1986). Si l'on ajoute à ces données les descriptions parues depuis 1986, le total dépasse 160 espèces animales nouvelles pour la science, sans compter les bactéries ainsi que les animaux déjà connus dans d'autres biotopes, vivant le plus souvent en bordure des peuplements hydrothermaux et de suintements froids. La proportion de nouveautés entre les peuplements hydrothermaux et ceux de suintements froids est très inégale : dans ces derniers, on n'a guère trouvé plus d'une douzaine d'espèces. Mais ces peuplements n'ont été découverts que depuis quatre ans.

Parmi les espèces hydrothermales, les principaux groupes de métazoaires (en termes de richesse spécifique) appartiennent aux embranchements des mollusques avec 41 espèces (Bivalves, Gastéropodes et Aplacophores), des Annélides avec 41 espèces également (Polychètes, Hirudinées) et des Arthropodes avec 50 espèces (Crustacés Copépodes, Cirripèdes et Malacostracés, Acariens, Pycnogonides), ces trois embranchements totalisant à eux seuls 126 espèces, soit 77% du total actuel. Parmi les additions les plus importantes, il faut souligner

l'importance prise par les petits Gastéropodes patelliformes (une trentaine d'espèces supplémentaires), quelques Mésogastéropodes, les Aplacophores (9 espèces au moins encore inédites) et les Bivalves (quatre espèces nouvelles de *Calyptogena*, une ou deux espèces nouvelles de Mytilidae, un intéressant Pectinidae découvert à 13°N, SCHEIN-FATTON, 1985, 1988). Chez les Annélides, ce sont surtout des polychètes Polynoidae et Alvinellidae qui sont venus allonger la liste. Parmi les Arthropodes, les Copépodes Poecilostomatoida et Siphonostomatoida ont fourni à eux seuls 32 espèces nouvelles. Le premier Pycnogonide hydrothermal de la dorsale de Juan de Fuca vient d'être décrit. Les Bivalves restent peu nombreux, et les Crustacés péricarides (Isopodes et Amphipodes) ainsi que les Echinodermes semblent totalement absents (en fait, des Ophiures ont été observées mais non récoltées à 12°N sur la dorsale du Pacifique oriental, et des Amphipodes caprellidés ont été photographiés autour des accumulations de *Calyptogena phaseoliformis* des fosses du Japon.

Tableau I. Nombre d'espèces hydrothermales et de suintements froids décrites en 1988

Protozoaires	22	Hirudinées	1
Coelentérés	2	Copépodes	34
Bivalves	4	Cirripèdes	2
Gastéropodes	28	Leptostracés	1
Aplacophores	9	Isopodes	1
Vestimentifères	8	Décapodes	10
Polychètes	39	Acaris	1
Polynoidae	(13)	Pycnogonides	1
Alvinellidae	(9)	Poissons	3
Autres familles	(17)		
TOTAL GENERAL			166

L'embranchement nouveau des Vestimentifères comprend cinq familles et neuf espèces différentes décrites. La famille des Lamellibrachiidae, récemment créée, était connue de sédiments profonds depuis la description de *Lamellibrachia barhami* (WEBB, 1969). Une seconde famille appartenant au même ordre, les Escarpiidae, vit également dans des zones de suintements froids à température froide, alors que tous les autres Vestimentifères sont adaptés à des températures plus élevées (entre 2 à 29°C, d'après HESSLER et SMITHEY, 1983 et TUNNICLIFFE et al., 1985, pour des formes différentes). Récemment, il a été établi que des stades juvéniles venant de se fixer (quelques millimètres de longueur) de Vestimentifères du genre *Ridgeia* possèdent un tube digestif fonctionnel et des traces de ciliation larvaire, ce qui suggère qu'ils ont pu se développer à partir d'un stade larvaire trochophore planctonique. Le tube digestif cilié persiste quelques temps après l'installation des bactéries dans le trophosome (SOUTHWARD, 1988).

Tableau II. Age générique moyen de quelques Invertébrés hydrothermaux (en millions d'années)

Groupe zoologique	Age raisonnable	Age minimum
Vestimentifères (<i>Riftia</i> , etc.)	600	300
<i>Saxipendium</i> (Entéropneuste)	600	300
<i>Bathypecten</i> (Bivalve)	350	250
<i>Neomphalus</i> (Archaeogastéropode)	250	135
<i>Dahlella</i> (Leptostracé)	225	135
<i>Bathymodiolus</i> (Bivalve)	225	135
<i>Neolepas</i> (Cirripède)	160	135
<i>Scillaelepas</i> (Cirripède)	150	120
<i>Verruca</i> (Cirripède)	135	100
<i>Bythograea</i> (Décapode)	85	45
<i>Calyptogena</i> (Bivalve)	25	15

A l'heure actuelle, la majorité des espèces découvertes dans les sites hydrothermaux sont endémiques. Ce degré élevé d'endémisme peut s'expliquer, soit par une longue histoire évolutive dans ces milieux, soit par une vitesse d'évolution élevée. L'âge moyen d'un certain nombre de genres d'invertébrés hydrothermaux a été estimé en comparant ces genres avec des formes fossiles auxquelles il est possible d'attribuer un âge absolu (NEWMAN, 1985).

Les Vestimentifères ont été comparés aux Lophophoriens et les Entéropeustes aux Graptolithes. Quelques-unes des espèces endémiques appartiennent à des genres à vaste répartition dans l'océan profond, et doivent probablement être considérés comme des immigrations récentes dans le milieu hydrothermal, datant du Cénozoïque. En revanche, un grand nombre de formes hydrothermales appartiennent à des genres ou à des taxons de rang plus élevé (famille, superfamille, ordre) qui ne se rapprochent d'aucune forme connue dans la nature actuelle. Les critères biogéographiques et évolutifs (rang d'endémisme au-dessus du niveau de l'espèce, distribution actuelle, existence de fossiles) conduisent à considérer que ces formes sont des espèces relictives d'âge Paléozoïque et Mésozoïque. L'hypothèse généralement admise est que les ancêtres de ces formes hydrothermales profondes actuelles vivaient dans des eaux littorales chaudes et ont trouvé refuge dans les milieux hydrothermaux littoraux lorsque la pression de prédation et la compétition se sont brusquement accrues au cours du Mésozoïque. Ces organismes ont pu alors migrer vers les grandes profondeurs en suivant les zones géologiquement actives pour, finalement, s'installer autour des sources hydrothermales profondes où la pression de prédation est infiniment moins forte qu'en zone littorale. Des espèces telles que les bivalves *Bathypecten vulcani* trouvé à 13°N et aux Galapagos et la modiole *Bathymodiolus thermophilus* et les nombreux représentants des diverses radiations évolutives d'Archaeogastéropodes sont de véritables fossiles vivants (espèces panchroniques) remontant au Paléozoïque terminal et au début du Mésozoïque. D'autres genres, comme par exemple *Calyptogena*, *Isaacsicalanus*, *Munidopsis*, sont des immigrants d'âge Tertiaire.

La composition zoologique des communautés hydrothermales diffère d'une zone géographique à une autre. Les récentes explorations des bassins arrière-arc des Fidji et des Mariannes ont révélé l'existence de communautés hydrothermales d'un type très différent du modèle du système de dorsales du Pacifique oriental. Les Vestimentifères sont absents, ainsi que les grands bivalves *Calyptogena*. Un gastéropode appartenant à un genre nouveau, dont la position familiale est encore incertaine, semble les remplacer du point de vue fonctionnel. Récemment décrit sous le nom de *Alviniconcha hessleri*, cette espèce dont la taille atteint 5 centimètres, forme des revêtements continus denses sur le substrat basaltique. La coquille porte de très nombreux cils courts, qui ont valu à l'espèce le nom vernaculaire de "hairy gastropod" ! La présence de bactéries symbiotes abondantes groupées dans des poches du manteau indique que ce gastéropode vit, au moins de manière partielle, aux dépens de ces bactéries chimiosynthétiques (OKUTANI et OHTA, 1988).

Les différences de composition faunistique sont encore plus importantes dans le cas des faunes hydrothermales de la dorsale médio-atlantique, également de découverte récente, à 26 et 23°N. Les principales caractéristiques de cette faune atlantique résident certainement dans l'extraordinaire abondance de deux espèces de crevettes du genre *Rimicaris* (famille des Bresiliidae), qui se nourrissent de bactéries fixées sur des particules de sulfures polymétalliques émises dans les fluides hydrothermaux ! Ces crevettes forment une couche continue à la surface des laves. Un crabe voisin des Bythograeidae du Pacifique a été observé, ainsi qu'une forme de poisson rappelant les Zoarcidés (*Thermarces cerberus*) du Pacifique oriental. Par comparaison, les différences entre les faunes hydrothermales du Sud et du Nord du système de dorsales du Pacifique oriental sont moins marquées. L'étude détaillée des faunes des dorsales de Juan de Fuca et de l'Explorer au Nord, et des différents sites de la région Sud (21°N, 13°N, bassin de Guaymas, Galapagos) indique que la coupure entre les deux parties Nord et Sud de l'aire géographique initiale continue s'est produite assez récemment : les Vestimentifères diffèrent

au niveau familial, les bivalves sont absents de la zone Nord, des espèces jumelles sont connues chez les Alvinellidae (*Paralvinella palmiformis* et *grasslei*, *P. pandorae pandorae* et *P. pandorae irlandei*), etc. La faune vicariante des dorsales du Nord (Juan de Fuca et Explorer) a évolué depuis l'établissement de la coupure géographique pour former un peuplement endémique d'une diversité plus faible que celle trouvée sur les sites de la dorsale du Pacifique oriental. La séparation en deux aires géographiques s'est produite il y a 25 à 30 millions d'années, lorsque la plaque Amérique est venu recouvrir la dorsale océanique continue qui s'étendait à cette époque du Sud au Nord, au niveau de l'Oregon (TUNNICLIFFE, 1988).

Le problème de la propagation et de la dispersion des espèces hydrothermales présente un intérêt accru du fait de la durée de vie d'un site hydrothermal déterminé et du lien très strict existant entre la plupart des espèces et le milieu hydrothermal. Des datations faites avec les horloges isotopiques (isotopes naturels à vie courte de Th, Ra, Rn, Pb, etc) montrent que la durée de vie d'une cheminée est comprise entre 20 et 100 ans (LALOU et al., 1985). Une durée moyenne d'un demi-siècle, pour les systèmes hydrothermaux de 13 et 21°N, semble probable. Progressivement, les conduits de fluide sont obstrués par des dépôts de sulfures polymétalliques et d'anhydrite, et l'écoulement s'interrompt, une autre source hydrothermale prenant naissance à quelques centaines de mètres. Par ailleurs, la plupart des espèces hydrothermales sont incapables de survivre dans l'océan profond ordinaire. Curieusement, l'étude des Bivalves, des Polychètes, des Crustacés, des Vestimentifères et des Gastéropodes, montre qu'une majorité d'espèces hydrothermales possède des larves lécithotrophes, à fortes réserves vitellines, dépourvues de stade pélagique. Il est vrai que cela est également le cas pour de nombreuses espèces de l'océan profond ordinaire. Pour ces dernières, le problème de la discontinuité spatiale de l'aire de répartition ne se pose évidemment pas et le fait de ne pas disposer de larves capables d'assurer la dispersion de l'espèce par voie planctonique ne constitue pas une difficulté. Au contraire, en termes d'efficacité énergétique, les larves lécithotrophes ont une survie plus élevée que les larves planctotrophes à vie pélagique longue. On peut se demander dans quelle mesure, dans un milieu où les ressources nutritives sont rares, les larves dites lécithotrophes n'ont pas, au moins pendant quelques heures ou quelques jours, une certaine capacité de dispersion par voie pélagique. Pour les espèces hydrothermales, l'absence de stades pélagiques capables de parcourir sans trop de dommages une distance de quelques kilomètres constitue un handicap. Cependant, les larves lécithotrophes des animaux hydrothermaux peuvent être entraînées à quelques dizaines ou centaines de mètres dans la circulation convective locale engendrée par les écoulements de fluides hydrothermaux à haute température. Le panache hydrothermal s'élève à quelques centaines de mètres au-dessus du fond avant d'être entraîné latéralement et dispersé sur des dizaines de kilomètres par la circulation générale. Un tel mode de dispersion convient parfaitement aux quelques espèces hydrothermales possédant des larves à vie pélagique (*Bathymodiolus*, *Bythograea*), mais peut aussi convenir aux larves lécithotrophes à vie pélagique très brève ou normalement absente. Aux Galapagos, on a montré que les populations de modioles de petite et de grande taille de deux sites distants de 7,8 kilomètres sont génétiquement différentes : ces différences génétiques s'expliquent par l'existence de deux populations parentes distinctes (J. P. GRASSLE, 1985). D'un site hydrothermal à un autre, ces mécanismes, s'exerçant sur plusieurs plusieurs générations, permettent aux espèces de coloniser les différents sites disponibles au sein de ce que l'on peut appeler un "archipel hydrothermal". Le processus prend plusieurs années, voire plusieurs décennies, comme en témoigne l'existence de sites hydrothermaux actifs encore dépourvus de macrofaune. Alors que la propagation à courte distance au sein d'un même archipel hydrothermal peut être expliquée, le problème se pose de manière très différente dès lors qu'il s'agit de dispersion à longue distance. Le fait que les peuplements hydrothermaux du Pacifique occidental soient très différents de ceux du Pacifique oriental montre l'importance de l'isolement géographique total pendant des périodes d'au moins 100 millions d'années. Il est très peu probable que les phénomènes de points chauds (hot spots) formant des lignes de volcans sous-marins ou émergés, aient pu servir de relais pour la propagation des espèces hydrothermales entre l'Est et

l'Ouest. On ne connaît pas actuellement de peuplements animaux au sommet des volcans sous-marins étudiés, soit à Hawaï, soit en Polynésie française, et les distances à parcourir entre deux points chauds restent hors de portée des moyens de propagation de la plupart des espèces considérées.

CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES DES COMMUNAUTES HYDROTHERMALES ET DE SuintEMENTS FROIDS

- Nos connaissances sur les communautés des zones de suintements froids sont encore à un stade très préliminaire. La plupart des résultats qui suivent proviennent de l'étude des sites hydrothermaux du Pacifique oriental, connus pour la plupart depuis une demi-douzaine d'années au moins. La distribution spatiale en taches couvrant des surfaces de quelques mètres carrés à quelques hectares, avec formation d'auréoles concentriques pour un certain nombre d'espèces caractéristiques, peut s'appliquer aussi bien aux sources hydrothermales qu'aux sites de suintements froids. Les biomasses de 13°N, des Galapagos et des fosses de subduction du Japon ont été étudiées à partir des photographies et surtout des documents vidéoscopiques enregistrés en continu au cours des plongées des submersibles, puis analysés selon des techniques de photogrammétrie permettant de dresser des plans à petite échelle (1/100e) de chaque site hydrothermal (FUSTEC et al., 1987). Les résultats montrent que les biomasses sont légèrement plus élevées dans le cas des communautés hydrothermales que des peuplements de suintements froids, mais les données restent d'un ordre de grandeur comparable, entre 10 et 100 kg. m⁻² en poids frais, ce qui représente des chiffres extrêmement élevées par rapport aux biomasses habituelles de l'océan profond, et encore supérieurs aux biomasses marines les plus élevées connues (récifs coralliens, moulières littorales, etc.) (FUSTEC et al., 1988, HESSLER et SMITHEY, 1983, OHTA et LAUBIER, 1987). Il est possible qu'il existe des différences dans les durées de vie des sites hydrothermaux et de suintements froids ; ces derniers ont probablement une durée de vie supérieure à l'âge moyen des sites hydrothermaux, 50 ans. Dans le cas des suintements froids, l'eau interstitielle expulsée des sédiments contient peu d'éléments chimiques susceptibles de former des dépôts solides dans le réseau interstitiel. On peut par conséquent supposer que les suintements froids ont une durée de vie plus grande que les sources hydrothermales. Les communautés de suintements froids, à l'exception du site de l'escarpement de Floride, semblent présenter une diversité écologique plus faible que les communautés hydrothermales. Les peuplements associés aux sources hydrothermales apparaissent à la fois plus riches et plus variés que les peuplements de suintements froids. Dans le cas des sources hydrothermales, lorsque des fluides à très haute température (250°C à 350°C) sont émis en même temps que des sources de fluide plus ou moins dilué à plus basse température (15 à 50-100°C), deux pôles écologiques peuvent être distingués : "un pôle froid", avec les grands Vestimentifères et les bivalves, et un "pôle chaud" avec les colonies d'*Alvinella pompejana* et *A. caudata*, accompagnées de leurs prédateur spécifique (*Cyanagraea praedator*).

Les rapports des isotopes stables de l'oxygène ¹⁸O/¹⁶O et du carbone ¹³C/¹²C dans la carapace des Crustacés et la coquille des Bivalves ont été largement utilisés pour préciser les relations entre les animaux et le milieu environnant. Chez les Crustacés Décapodes *Alvinocaris lusca* et *Munidopsis subsquamosa*, l'analyse de ces rapports dans les sites des Galapagos montre que la carapace enregistre la température de l'eau et les conditions physico-chimiques existant au moment de la post-exuvie (quelques jours suivant la mue) (Van DOVER, 1986). Les crevettes et les galathéides, d'après ces résultats, occupent des milieux différents, bien définis en termes de δ ¹⁸O et δ ¹³C.

Les principales caractéristiques écologiques des sources hydrothermales et des suintements froids résident dans les biomasses extrêmement élevées des peuplements qui s'y développent, par comparaison avec les écosystèmes littoraux les plus riches, et dans la durée de vie relativement brève d'une source déterminée. La comparaison des mêmes sites à 13°N, à deux ans d'intervalle entre mars 1982 et mars 1984, a révélé de nombreuses modifications dans les peuplements hydrothermaux, pouvant aller jusqu'à des changements très importants. La

croissance significative des cheminées noires à haute température et leur colonisation rapide par les deux espèces d'*Alvinella* a été observée, ainsi que la régression des populations de Vestimentifères et de vers Serpulidae dans d'autres zones. Ces changements semblent directement contrôlés par les variations de débit et peut-être de taux de dilution du fluide hydrothermal. Trois ans et demi plus tard, en novembre 1987, les mêmes sites ont subi une évolution beaucoup plus importante : les populations de *Riftia pachyptila* ont totalement disparu sur des surfaces de plusieurs centaines de mètres carrés. Il ne subsiste que des fragments de tubes en voie de décomposition, et des modioles encore fixées sur les laves, auparavant cachées dans les touffes de Vestimentifères. A une faible distance de ce site moribond, des populations denses d'un autre Vestimentifère de plus petite taille, *Tevnia jerichonana*, se sont développées (LAUBIER, 1988b)

CHIMIOSYNTHESE ET PHOTOSYNTHESE - Les biomasses extraordinairement élevées des peuplements hydrothermaux ont, dès les premières découvertes, suscitées l'intérêt des scientifiques. Des photographies sous-marines prises à partir d'un "poisson" remorqué à quelques dizaines de mètres au-dessus du fond par le navire révélèrent, sur les laves basaltiques sombres des dorsales, des accumulations totalement inattendues de grands bivalves à proximité de fissures et de crevasses. LONSDALE (1977) proposa deux hypothèses pour tenter d'expliquer l'exubérance de ces peuplements. La première hypothèse fait intervenir une très forte production de matière organique par des bactéries libres utilisant des composés émis dans les fluides hydrothermaux sortant des crevasses. Ces bactéries serviraient ensuite de nourriture aux organismes filtreurs suspensivores. La seconde hypothèse repose sur la circulation engendrée par la convection : cette circulation advective au niveau du fond concentrerait à proximité immédiate de la sortie de fluide chaud les particules organiques provenant des couches éclairées de surface. Ni l'une, ni l'autre, de ces deux hypothèses n'a pu être démontrée. La biomasse et la production des bactéries libres ne sont pas suffisantes pour fournir l'énergie nécessaire aux peuplements d'Invertébrés hydrothermaux (TUTTLE et al., 1983). La cellule convective engendrée par le dégagement de chaleur produit par le rejet de fluide hydrothermal existe bien, mais les calculs démontrent que son influence, limitée à une surface extrêmement faible, n'est pas suffisante pour créer les courants d'advection susceptibles de drainer vers la source de chaleur une quantité même minime des particules organiques provenant des couches éclairées et déposées sur une vaste surface (ENRIGHT et al., 1981).

En réalité, des bactéries chimiolithotrophes appartenant, parmi les Eubactéries, au groupe des bactéries pourpres souvent photosynthétiques (LANE et al., 1985), vivent à l'intérieur des cellules de tissus particuliers de divers Invertébrés où elles effectuent la fixation du carbone minéral en utilisant l'énergie chimique libérée par l'oxydation de composés réduits, les sulfures, et en particulier l'hydrogène sulfuré. La physiologie des Invertébrés hôtes de ces bactéries chimiolithotrophes est adaptée aux fonctions à remplir, telles que le transport par le sang d'une source d'énergie fortement toxique, l'hydrogène sulfuré, en même temps que l'oxygène et le gaz carbonique indispensables à l'activité métabolique des bactéries prélevés dans le milieu extérieur.

Les premières preuves de cette étonnante symbiose ont été apportées par des analyses des rapports isotopiques d'isotopes stables du carbone et de l'azote dans divers Invertébrés contenant des bactéries (*Riftia pachyptila*, *Calyptogena magnifica*, *Bathymodiolus thermophilus*) ou sur leur cuticule (*Alvinella pompejana* et *A. caudata*) : les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ peuvent être utilisées comme traceurs de la chaîne alimentaire. Les différences constatées dans les rapports isotopiques entre les organismes hydrothermaux et la faune pélagique d'où provient la matière organique particulière, indiquent que des sources de matière organique locales et non d'origine photosynthétique apportent une contribution importante aux peuplements hydrothermaux (RAU, 1985). Des données comparables ont été obtenues dans le cas des peuplements de suintements froids de Floride et des suintements d'hydrocarbures de la Louisiane (PAULL et al., 1984, KENNICUTT et al., 1985, KULM et al., 1986). Toutefois,

les résultats sont plus difficiles à interpréter dans le cas de l'escarpement de Floride, pour lequel un réseau énergétique complexe a été imaginé pour rendre compte des valeurs du rapport isotopique observées dans les organismes (PAULL et al., 1985). L'hydrogène sulfuré vraisemblablement utilisé par les bactéries symbiotes chimiotrophes doit provenir de la réduction secondaire par des bactéries anaérobies du sédiment des sulfates de l'eau de mer. La même méthode a été utilisée avec succès pour identifier l'importance nutritionnelle des bactéries symbiotiques (SPIRO et al., 1986). On a notamment démontré que plusieurs Bivalves et divers Pogonophores de petite taille présentent dans leurs tissus une valeur beaucoup plus basse du $\delta^{13}\text{C}$ que les valeurs ordinaires pour des animaux se nourrissant à partir de la matière organique produite par le phytoplancton (-16 à -20 pour mille), atteignant -23 à -31 pour mille chez les bivalves et -35 à -46 pour mille chez les Pogonophores.

Les études ultrastructurales ont confirmé l'existence de nombreuses bactéries dans les tissus des Vestimentifères (le trophosome), des Bivalves (la branchie) ou à la surface de la cuticule chez les Polychètes Alvinellidae. De nombreux travaux ont été effectués selon cette orientation (voir la revue de CAVANAUGH, 1985), y compris quelques données sur l'évolution des populations de bactéries et de cellules hôtes (les bactériocytes) (BOSCH et GRASSE, 1984). Plus récemment, des résultats comparables ont été publiés à propos des grandes espèces de *Calyptogena* de la zone de subduction du Japon (FIALA-MEDIONI et LE PENNEC, 1988). Les données histologiques, chimiques et enzymatiques indiquent que les bactéries chimiosynthétiques sulfoxydantes existent aussi bien dans le trophosome des Vestimentifères que dans les branchies de mollusques bivalves littoraux comme *Solemya velum* ou *Codakia*. En outre, d'autres Invertébrés, Bivalves, Pogonophores, Oligochètes, vivant dans des habitats caractérisés par l'anoxie plus ou moins marquée, contiennent également des bactéries symbiotes chimiotrophes. A l'heure actuelle, il semble bien que les symbioses chimiotrophes sont largement répandues dans l'océan, aussi bien dans les zones profondes qu'en milieu littoral, dès lors que les conditions physico-chimiques voulues sont réunies (milieu réducteur permettant l'apparition d'hydrogène sulfuré par réduction des sulfates de l'eau interstitielle). Les bactéries des Bivalves vivant autour des sources d'hydrocarbures de la marge de la Louisiane constituent un cas particulier du point de vue ultrastructural : ces bactéries présentent une structure intracytoplasmique constituée de membranes en piles d'assiette caractéristique des bactéries méthanotrophes (CHILDRESS et al., 1986, CAVANAUGH et al., 1987).

Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote et l'ultrastructure des tissus renfermant les bactéries symbiotes ne permettent pas de conclure de manière définitive. Il a donc fallu poursuivre ces recherches en abordant de manière expérimentale la physiologie des Invertébrés hydrothermaux. Cela a été fait de manière très détaillée dans le cas du grand Vestimentifère *Riftia pachyptila*. Cette espèce de grande taille, comme les autres Vestimentifères et les Pogonophores qui sont très proches d'eux, est totalement dépourvue de tube digestif. Les nutriments indispensables à la vie sont fournis par les bactéries symbiotes hébergées dans le trophosome. Les bactéries symbiotes assurent la fixation du dioxyde de carbone présent dans l'eau de mer grâce à l'énergie qui leur est fourni par l'oxydation de composés réduits tels que l'hydrogène sulfuré. Le dioxyde de carbone, puisé dans l'eau de mer à travers les parois des cellules du panache terminal, est transporté sous forme dissoute et, après fixation dans le panache branchial, sous forme de composés à quatre atomes de carbone, principalement le malate et le succinate, dans le sang du Vestimentifère, jusqu'aux bactéries. Les bactéries assurent la décarboxylation de ces composés en C_4 ou fixent directement le dioxyde de carbone dissous par l'intermédiaire du cycle de Calvin-Benson (CHILDRESS et al., 1987). L'hydrogène sulfuré est apporté aux bactéries par l'intermédiaire d'une hémoglobine spécialisée abondante dans le sang du Vestimentifère. La fixation de l'hydrogène sulfuré sur cette hémoglobine s'oppose à l'oxydation spontanée du sulfure et protège les cellules du Vestimentifère des effets toxiques de ce composé. L'hémoglobine de *Riftia pachyptila* est une molécule particulièrement grosse (poids moléculaire de deux millions de daltons) qui circule librement dans le sang. Elle présente deux sites différents de fixation : le

site ordinaire de fixation de l'oxygène et un second site sur lequel se fixe l'hydrogène sulfuré. Une fois fixé, ce composé perd toute toxicité au cours de son transport jusqu'au trophosome, depuis le panache terminal. L'activité bactérienne fournit au Vestimentifère du carbone organique et produit des sulfates et des thiosulfates. Le carbone organique est directement assimilé par les cellules du *Riftia* (ce qui explique les rapports isotopiques identiques trouvés dans les divers tissus du ver, qu'ils contiennent ou non des bactéries symbiotes), et les sulfates rejetés dans le milieu extérieur à travers les parois du panache branchial (FELBECK et CHILDRESS, 1988).

Ces résultats ont conduit à un nouvel examen des mécanismes nutritionnels chez les Pogonophores, également dépourvus de tube digestif, et pour lesquels diverses théories avaient été proposées sans pouvoir être jamais démontrées expérimentalement. Tous les Pogonophores étudiés possèdent un tissu du type du trophosome des Vestimentifères et dépendent pour leur nourriture de l'activité de bactéries symbiotes chimiotrophes tirant leur énergie de l'oxydation de composés réduits, le méthane et, sans doute, d'autres composés comme l'ammoniac et l'hydrogène sulfuré (SOUTHWARD et al., 1986).

Des mécanismes semblables quoique simplifiés existent chez les grands bivalves (*Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*), la modiole étant mixotrophe, c'est-à-dire qu'elle combine la capacité d'absorber des particules organiques venues de la surface (on trouve dans son tube digestif réduit des frustules de Diatomées) avec l'utilisation des nutriments organiques synthétisés par les bactéries symbiotiques de sa branchie. L'hémoglobine existe dans le sang de *Calyptogena magnifica* et des autres espèces du même genre découvertes ultérieurement dans les fosses de subduction du Japon (ARP et al., 1984). Chez *C. magnifica*, une protéine sanguine spéciale assure le transport de l'hydrogène sulfuré jusqu'aux bactéries des cellules branchiales. Chez le crabe *Bythograea thermydron*, qui est dépourvu de bactéries symbiotes, l'hydrogène sulfuré dissous dans le sang est éliminé dans l'hépatopancréas par transformation en thiosulfate non toxique (ARP et CHILDRESS, 1981).

Jusqu'à présent, des résultats physiologiques et biochimiques expérimentaux n'ont pu être obtenus pour les espèces des zones de suintements froids, à l'exception de la moule qui vit, dans le golfe du Mexique, à proximité des sorties d'hydrocarbures légers. Cette espèce encore inédite consomme le méthane (qui constitue le composé principal du gaz naturel) à un taux élevé. On a pu montrer expérimentalement que la consommation du méthane est localisée à la branchie et résulte apparemment de l'activité des bactéries intracellulaires abondantes dans les cellules branchiales. La consommation de méthane dépend de la disponibilité de l'oxygène. Cette activité méthanotrophe s'accompagne d'un très fort accroissement de la consommation d'oxygène et de la production de dioxyde de carbone. Dans la mesure où la consommation de méthane excède de beaucoup la production de dioxyde de carbone, on peut penser que la symbiose est en mesure de satisfaire à la totalité des besoins nutritionnels de la moule grâce au méthane du milieu environnant. Le rapport isotopique du carbone est exceptionnellement bas ($\delta^{13}\text{C} = -51$ à -57 par mille), ce qui confirme les résultats physiologiques (CHILDRESS et al., 1986).

Le cas des vers de Pompéi *Alvinella pompejana* et *A. caudata* présente un intérêt particulier, du fait de l'absence de bactéries endocellulaires. Il existe en revanche chez ces animaux des bactéries épibiotes de différents types fixées sur la cuticule, affectant dans certains cas une disposition si régulière qu'elles ont d'abord été prises pour des attributs morphologiques des polychètes et non comme des cellules bactériennes agglutinées (GAILL et al., 1988). Des teneurs élevées en un certain nombre d'éléments, dont le soufre (LAUBIER et al., 1983, GAILL et al., 1984), ont été mises en évidence dans les tissus des deux espèces. Des expériences de marquage réalisées in situ ont montré qu'il existait une faible absorption de matière organique dissoute à travers l'épiderme (ALAYSE-DANET et al., 1986). Des incubations en conditions locales de pression et de température ont produit une intense précipitation de soufre, ce qui

suggère que les bactéries filamenteuses sont impliquées dans le métabolisme des composés soufrés (BAROSS et DEMING, 1985). Le ver, son tube et les bactéries associées fonctionnent comme un système biologique : le fluide hydrothermal acide, très pauvre en oxygène et à température élevée (20 à 50°C) circule à travers le tube ouvert aux deux extrémités. Les bactéries épibiotiques libèrent dans le tube des molécules organiques dissoutes qui peuvent être absorbées par le ver au niveau de certains points de la paroi du corps, ainsi que des éléments organiques figurés (corps bactériens en cours de lyse) que les polychètes récupèrent à l'aide de leurs tentacules buccaux protractiles. Les *Alvinella* possèdent un pigment sanguin adapté à la vie dans un milieu hypoxique (TERWILLIGER et TERWILLIGER, 1984).

Grâce à cette symbiose entre des bactéries chimiotrophes et des Invertébrés, les communautés hydrothermales et les peuplements de suintements froids sont les seuls systèmes biologiques de notre planète qui dépendent en totalité de l'énergie venant de la chaleur interne de notre planète, et par conséquent qui pourraient survivre en l'absence de soleil, tant que l'eau à l'état liquide continuerait d'exister sur terre.

TAUX DE CROISSANCE ET METABOLISME - Les taux métaboliques en mer profonde sont faibles. Une corrélation existe entre le taux de respiration et la biomasse de la macrofaune, et leur diminution avec l'accroissement de la profondeur est directement corrélée à la production primaire des couches euphotiques. Cependant, les données disponibles suggèrent que les animaux qui vivent le plus profondément ont à peu près les mêmes taux de consommation d'oxygène que leurs congénères littoraux, une fois supprimé l'effet des températures basses. Les espèces hydrothermales étudiées de ce point de vue (*Bythograea thermydron*, *Riftia pachytila* et *Calyptogena magnifica*) ont des taux de consommation d'oxygène dans la limite de variations de ceux trouvés pour des espèces littorales comparables ayant une activité soutenue. Ces taux suggèrent que les espèces hydrothermales sont elles aussi actives, ou contiennent des bactéries symbiotiques qui accroissent les besoins en oxygène (CHILDRESS et MICKEL, 1985).

Les bactéries barotolérantes de mer profonde présentent leur taux métabolique et leur taux de croissance les plus élevés dans les conditions de pression et de température ambiantes lorsqu'elles sont contenues dans le tube digestif de différents Invertébrés limivores (DEMING et COLWELL, 1981). Au contraire, des taux élevés d'incorporation de CO₂, d'utilisation de substrats divers et de concentrations de nucléotides suggèrent que les bactéries des sources hydrothermales ont un métabolisme et une vitesse de croissance élevés (KARL et al., 1980, JANNASCH et WIRSEN, 1979). Les densités bactériennes dans l'eau à proximité des sources hydrothermales atteignent 10⁵ à 10⁹ cellules par litre, ce qui peut être comparé aux valeurs trouvées en zone littorale. Dans le cas des Galapagos, où la température des fluides à l'émission ne dépasse pas 20°C et où ces fluides apparaissent chargés de nombreux agrégats bactériens, on a suggéré qu'une importante production bactérienne pouvait exister en profondeur, dans le réseau de crevasses emprunté par la circulation hydrothermal.

Par conséquent, les taux de croissance des Invertébrés ont été, dès les premières découvertes des peuplements hydrothermaux, un sujet d'intérêt. Les premiers résultats ont été obtenus avec des méthodes radiométriques chez *Calyptogena magnifica* : les taux de croissance obtenus sont de 4 cm/an et de 6,5 cm/an pour deux individus de 19 et 22 centimètres de longueur, sur le site des Galapagos (TUREKIAN et COCHRAN, 1981). A 21°N, un troisième individu de la même espèce, étudié avec les mêmes méthodes, présente un taux d'accroissement de 0,58 cm/an (TUREKIAN et al., 1983). Ces résultats ont été confrontés avec des mesures directes de la vitesse de croissance calculées sur des *Bathymodiolus thermophilus* marquées sur le site des Galapagos et reprises neuf mois après (RHOADS et al., 1982). Les courbes de croissance obtenues indiquent que les animaux les plus âgés ont 19-+7 ans. Une autre méthode, fondée sur la comparaison de la microstructure externe des coquilles avec les fluctuations des isotopes stables du carbone et de l'oxygène, a été utilisée chez *Calyptogena magnifica*, conduisant à un taux

de croissance moyen de 1,2 cm/an à 21°N (ROUX et al., 1983). Dans cette méthode, les événements géochimiques qui font varier les rapports isotopiques au cours de la formation de la coquille constituent des marques que l'on peut retrouver ensuite, à tout moment, chez les individus exposés au même milieu. En pratique, dans le cas d'organismes de mer profonde, inaccessibles sans l'emploi de submersibles, les méthodes radiométriques et de marquage-recapture ne peuvent être utilisées que pour de très petits échantillons : en 1983, les résultats disponibles reposaient sur l'analyse de trois individus de *Calyptogena magnifica* et dix de la modiole *Bathymodiolus thermophilus* (LUTZ et al., 1985). Ce constat a conduit à proposer une méthode plus élégante et en tout cas plus rapide, fondée sur l'hypothèse de la constance de la vitesse de dissolution de la couche externe de la coquille dans le milieu hydrothermal (le taux de dissolution serait de 218 µm/an ; il est indépendant de l'âge et de la taille de la coquille, ce qui implique également que les conditions physico-chimiques de l'eau environnant l'animal soient restées les mêmes durant toute sa vie, ce qui est loin d'être démontré). La courbe de croissance obtenue dans le cas de *C. magnifica* indique qu'un animal de 20 cm de long doit avoir 20 ans environ, et que le taux d'accroissement annuel diminue au cours de la croissance, de 55 à 5 mm/an (LUTZ et al., 1983, 1985).

RESEAUX TROPHIQUES DES COMMUNAUTES HYDROTHERMALES ET DE SUINTEMENTS FROIDS - Le premier modèle de réseau trophique d'un site hydrothermal a été proposé il y a plus de cinq ans dans le cas des Galapagos (HESSLER et SMITHEY, 1983). 75% environ de la biomasse d'un peuplement hydrothermal serait constitué par des espèces qui possèdent des bactéries symbiotes. La grande inconnue de ce modèle réside dans l'importance qu'il convient d'accorder au plancton, et à ses relations avec la production chimioautotrophe. Sur le site des Galapagos, les prédateurs sont constitués par les crabes *Bythograea* qui ont été observés en train de mordre l'extrémité des panaches des Vestimentifères. Des Gastéropodes Turridae, un Céphalopode blanc inconnu et des poissons Macrouridae existent autour des sites et sont également considérés comme des carnivores.

Un modèle synthétique du réseau trophique hydrothermal combinant les sites des Galapagos, de 13°N et de 21°N doit comprendre en outre le "pôle chaud" constitué par les colonies massives de Polychètes Alvinellidae et leur grand prédateur spécifique *Cyanograea*, qui n'existe pas aux Galapagos. A 13°N, les biomasses des trois principaux groupes trophiques (consommateurs primaires, carnivores et détritivores) dans deux sites à basse (Pogosud) et haute (Actinoir) températures ont été comparées (FUSTEC et al., 1988) (Tableau III).

Tableau III. Biomasses (par 100 m²) des trois principaux échelons trophiques à 13°N

Site	Consommateurs primaires	Carnivores	Détritivores
Pogosud	800 kg	45 kg	8 kg
Actinoir	220 kg	17 kg	2.8 kg

D'après ces données, les organismes contenant des bactéries symbiotiques représentent près de 90% de la biomasse totale. Les grandes modioles, généralement dissimulées à l'intérieur des buissons de *Riftia pachyptila*, n'ont pas été prises en compte dans ces résultats, qui sont par conséquent sous-estimés par rapport à la réalité. Les organismes déposivores dépendent en grande partie des bactéries libres vivant à la surface des substrats, alors que les suspensivores comme les polychètes serpulidés, les actinies, les moules, le pectinidé *Bathypecten vulcani*, qui sont plus importants en terme de biomasse que les déposivores, s'alimentent grâce à la matière organique particulière libérée par l'activité des principaux consommateurs primaires vivant en symbiose avec les bactéries chimioautotrophes et de manière très partielle à partir de la production phytoplanctonique de surface, comme en témoigne la présence de frustules de diatomées dans le tube digestif. Le rôle possible de la matière organique dissoute dans l'alimentation de ces organismes demeure encore inconnu. L'étude des particules organiques a été faite à 21°N : on a montré que la proportion de lipides extractibles décroît linéairement avec la température et que la proportion d'azote organique

particulaire baisse brusquement lorsque la température tombe au-dessous de 15°C. Les quantités de carbone organique particulaire et d'azote organique particulaire varient entre 91 mgC/l et 4,4 mgN/l au-dessus des laves en coussin, jusqu'à 139 mgC/l et 9,2 mgN/l au-dessus d'un banc de *Calyptogena magnifica*, et de 210 mgC/l et 22 mgN/l à la base d'un buisson de *R. pachyptila*. L'efficacité des différentes symbioses entre les invertébrés et les bactéries chimiolithotrophes a des conséquences directes sur la production de matière organique particulaire : la matière organique particulaire est maximale au-dessus des colonies d'alvinellidés, et minimale au-dessus des buissons de vestimentifères à 13°N (BRAULT et al., 1985). Plusieurs carnivores exploitent les principales espèces de consommateurs primaires, alvinellidés et vestimentifères : les décapodes *Bythograea* et *Cyanograea*, le poisson zoarcidé *Thermarces*. L'une des questions qui se pose est de savoir si ces ressources localement très concentrées peuvent être exportées vers l'océan profond, par exemple par l'intermédiaire de grands poissons démersaux charognards.

Le réseau trophique des colonies de grands bivalves du genre *Calyptogena* des fosses de subduction du Japon est plus simple. Les fortes biomasses occupant quelques mètres carrés de surface constituées par les grands bivalves *Calyptogena nautilei* and *laubieri* de la fosse de Nankai à 3800 mètres produisent de la matière organique particulaire utilisée par une série d'animaux suspensivores installés autour de la colonie de bivalves. Les plus grosses particules tombent sur le sol, dans une zone où les sédiments sont encore enrichis par l'activité de bactéries sulfoxydantes et méthanotrophes : les organismes limivores (déposivores) ne sont pas rares dans cette zone (holothuries, polychètes tubicoles). Dans la fosse des Kouriles, à des profondeurs supérieures (5900 mètres), le réseau trophique est plus simple, les petites taches de *Calyptogena phaseoliformis* étant presque totalement dépourvues de faune accompagnatrice, suggérant que la circulation d'eau interstitielle est beaucoup plus réduite et ne dépasse pas la zone occupée par les bivalves, ce que confirme la sédimentation très réduite. Sur les pentes du mont Kashima, à des profondeurs équivalentes (5600 mètres), les colonies de *Calyptogena phaseoliformis* sont entourées par des holothuries nageuses (*Peniagone elongata*), des polychètes tubicoles et de grands amphipodes caprellidés. Cet enrichissement pourrait provenir de la circulation des fluides froids à une certaine distance de la zone centrale peuplée par les Bivalves (JUNIPER et SIBUET, 1987, OHTA et LAUBIER, 1987). Dans tous les cas, la question de l'exportation de la matière organique hors des zones de production se pose. La présence de grands gastéropodes à coquille spiralée auprès des taches de *Calyptogena* montre que les colonies de bivalves sont exploitées par ces gastéropodes.

Dans le Pacifique occidental, la communauté hydrothermale récemment découverte présente de nombreuses originalités. Les gastéropodes *Alviniconcha hessleri* paraissent remplacer les *Riftia* en ce qui concerne la biomasse et la fonction dans la communauté. Les photographies qui ont été publiées montrent qu'il existe également de grands décapodes, des *Munidopsis* et un crabe proche du genre *Bythograea* de la dorsale du Pacifique oriental, vivant à la surface de la couche presque continue formée par les gastéropodes (HESSLER et al., 1988).

L'une des principales questions que se pose l'écologiste devant cette concentration ponctuelle de biomasse et de production est celle de l'existence d'un mécanisme permettant l'exportation d'une partie de cette production vers les zones moins favorisées de l'océan, par l'intermédiaire des grands requins et de poissons charognards comme les macrouridés. Jusqu'à présent, aucune observation factuelle n'est venue étayer cette hypothèse. Néanmoins, des considérations écologiques théoriques vont dans le sens de l'existence d'un mécanisme de dispersion de la matière organique concentrée autour des sorties hydrothermales.

COMMUNAUTES ANCIENNES HYDROTHERMALES ET DE SUINTEMENTS FROIDS - La première signalisation de restes fossiles dans des dépôts hydrothermaux anciens est celle des dépôts massifs de sulfures polymétalliques de Bayda, dans les ophiolites de Samail, sultanat d'Oman (HAYMON et KOSKI, 1985). Des tubes fossilisés d'âge Crétacé fournissent le premier exemple de restes animaux enfermés dans de tels dépôts. Le contexte géologique des dépôts de Bayda et les caractéristiques distinctives minéralogiques et texturales suggèrent qu'il s'agit de restes d'un ancien système hydrothermal océanique d'âge Crétacé. Les tubes fossilisés ont 1 à 5 mm de diamètre et sont orientés de manière aléatoire dans une matrice composée de sulfures de zinc et de fer. Ces tubes fossiles, par leurs dimensions, leur forme variable et leur disposition générale non orientée, rappellent beaucoup les tubes des colonies d'*Alvinella* existant sur les cheminées noires et les diffuseurs blancs de 21°N et 13°N. Ils sont trop petits et trop irréguliers pour correspondre aux tubes de *Riftia*. D'autres Vestimentifères de plus petite taille présentent également des points communs avec eux. Des structures semblables, elles aussi interprétées comme des tubes de vers hydrothermaux, ont été décrites dans des sulfures polymétalliques massifs d'âge Crétacé des ophiolites de Troodos, à Chypre (OUDIN et CONSTANTINO, 1984).

Des tubes de vers fossiles d'âge Carbonifère (environ 350 millions d'années) ont été découverts dans les dépôts de Tynagh, en Irlande (BANKS, 1985). Ces dépôts de sulfures de zinc et de plomb, localisés dans des sédiments, proviennent des produits de précipitation de fluides hydrothermaux déversés dans une couche épaisse de vase riche en carbonates. Les vers fossiles de Tynagh ont été remplacés par de la baryte et sont logés à l'intérieur de tubes de pyrite mélangée à des sédiments. Ils ont moins d'un centimètre de diamètre. Les fossiles de Tynagh diffèrent du point de vue morphologique et minéralogique de ceux des dépôts de Bayda ou de Troodos. Ils se sont formés dans un environnement également différent : les sources hydrothermales de Tynagh étaient actives dans un bassin de profondeur relativement faible et alimenté en sédiments terrigènes, situation comparable au site moderne du bassin de Guaymas, dans le golfe de Californie. Dans ces deux exemples, le processus de fossilisation a débuté bien avant l'arrêt de l'activité hydrothermale.

QUESTIONS SANS REPONSES : LES BACTERIES ULTRATHERMOHILES ET L'ORIGINE DE LA VIE - Alors que les composés organiques réduits présents dans les eaux interstitielles des zones de suintements froids proviennent de la dégradation de la matière organique enfouie dans les sédiments, les composés minéraux réduits des fluides hydrothermaux proviennent de l'interaction en profondeur entre l'eau de mer et le magma en cours de refroidissement. Ils ne dépendent nullement d'une source de matière organique. Les sources hydrothermales constituent un environnement remarquable, qui n'a sans doute pas changé fondamentalement au cours des 3,7 milliards d'années qui nous séparent de la formation de l'océan primordial. Les sources hydrothermales offrent une source de carbone, exposée sous de fortes pressions à des températures élevées, en présence des principaux éléments indispensables à la vie sous la forme de H₂, N₂, H₂S, CO, CO₂ et peut-être CH₄ (LILLEY et al., 1983). L'ensemble des systèmes hydrothermaux s'est trouvé protégé des effets destructeurs des radiations ultraviolettes et des impacts des météorites par l'épaisseur de l'océan primordial, formant une couche protectrice de l'ordre de 2000 mètres. Pour toutes ces raisons, on a très tôt émis l'hypothèse selon laquelle les sources hydrothermales de l'océan primordial avaient pu constituer le laboratoire nature et le lieu privilégié d'apparition de la vie sur terre (CORLISS et al., 1981). Les événements hydrothermaux offrent en particulier une multiplicité de gradients physiques et chimiques, résultat direct de l'interaction entre l'activité magmatique et l'océan. Il en résulte une très grande diversité dans la distribution spatio-temporelle des conditions physico-chimiques, offrant autant de voies différentes pour la réalisation de la synthèse abiotique de composés organiques, la formation et l'évolution des agrégats prébiotiques, enfin l'apparition et l'évolution des organismes vivants autonomes. Parmi les questions soulevées par cette hypothèse, une controverse est née de la publication de BAROSS et DEMING (1983)

annonçant qu'ils avaient pu obtenir la croissance de populations bactériennes prélevées quatre ans auparavant dans un fumeur noir du site de 21°N, dans des conditions de température considérées jusque là comme parfaitement létales : 250°C à la pression de 265 atmosphères. Une analyse détaillée des résultats suggère la possibilité d'artéfacts introduits au cours du traitement de l'échantillon (TRENT et al., 1984). A l'heure actuelle, la température maximale à laquelle des bactéries d'ailleurs d'origine hydrothermale se développent est de 120°C, sous une pression de 200 atmosphères (DEMING et BAROSS, 1986). De plus, des expériences entreprises en laboratoire sur la stabilité des composés organiques ont montré que les molécules biologiques essentielles (protéines, glucides) sont décomposées rapidement à haute température par hydrolyse. Toutes les données disponibles indiquent qu'à 200°C, les molécules essentielles ont une très courte durée de vie (BERNHARDT et al., 1984). L'exposition à de fortes pressions retarde peu la vitesse de décomposition : à 400 atmosphères, la vitesse de décomposition par hydrolyse n'est réduite que de 2,5 fois. Les températures très élevées qui règnent dans les cheminées hydrothermales interdisent la synthèse des composés organiques, et au contraire les décomposeraient à moins que le taux d'exposition ne soit très court. De plus, même si des molécules organiques se trouvaient disponibles dans le fluide hydrothermal, les étapes ultérieures de polymérisation et de conversion des polymères en agrégats prébiotiques ne pourraient se produire dans l'eau froide de l'océan primitif (MILLER et BADA, 1988).

En réalité, la question apparaît beaucoup plus complexe lorsque l'on prend en compte la variabilité extrême des conditions physiques et chimiques qui règnent dans les systèmes hydrothermaux. Dans un même site hydrothermal, tels que ceux de 21°N et de 13°N, il existe une gamme complète de températures de fluides, depuis les sorties à basses température, ne dépassant guère quelques dizaines de degrés, jusqu'aux cheminées noires à haute température (350°C) : entre ces deux extrêmes, les diffuseurs à eau claire et les fumeurs blancs fournissent des situations intermédiaires (températures comprises entre 150 et 250°C). Cette variabilité s'explique par les circulations secondaires et les mélanges de fluides (CORLISS, 1990). En outre, l'existence de cellules convectives locales rend possible le passage à plusieurs reprises d'une même molécule dans le système de circulation superficielle, avec exposition aux divers gradients physico-chimiques. Les conditions offertes par les systèmes hydrothermaux ne sont pas aussi simples à reproduire qu'une expérience strictement contrôlée dans un laboratoire. Enfin, concernant la question de la poursuite de la polymérisation des premières molécules organiques, il faut rappeler que les hypothèses actuelles les plus vraisemblables donnent à l'océan primitif une température comprise entre 70 et 120°C : on est donc fort éloigné des 2 à 4°C des eaux de l'océan profond moderne (KASTING et ACKERMAN, 1986, OHMOTO et FELDER, 1987).

Cette question demeurera certainement encore longtemps un sujet de controverses et de débats scientifiques d'un très grand intérêt, mais il n'en reste pas moins que le faible laps de temps qui s'est écoulé entre la formation de l'océan primitif et l'apparition des premières formes rudimentaires de vie sur la planète (stromatolithes) constitue un élément important. Les sources hydrothermales, dont on estime qu'elles sont commencées de fonctionner dans l'océan primitif, sont un des rares sites connus dans lesquels la vie a pu, sinon prendre naissance, du moins parcourir certaines étapes décisives. Une nouvelle hypothèse sur l'origine de la vie récemment proposée par WÄCHTERSCHÄUSER (1988) fait intervenir le métabolisme auto-catalytique de surface et fait appel à des conditions physico-chimiques voisines des conditions rencontrées dans les systèmes hydrothermaux. Cette hypothèse nouvelle fait suite à la proposition de WOESE (1982) de considérer les Archéobactéries comme un troisième règne, à côté des Eucaryotes et des Procaryotes.

CONCLUSION - L'accroissement rapide des connaissances depuis la période des premières découvertes, il y a une douzaine d'années seulement, montre qu'il faut s'attendre à de nouvelles découvertes. Il sera bientôt possible d'établir les relations qui existent entre l'évolution de la surface de la terre et le développement de ces associations intimes entre des bactéries et des animaux. De nouveaux groupements faunistiques, de nouvelles organisations fonctionnelles des communautés, seront découverts.

D'un point de vue plus général, il est essentiel de déterminer si ces communautés exubérantes, à la production très élevée, exportent une partie de la matière organique à d'autres zones de l'océan profond. Des évaluations très sommaires, fondées sur les anomalies thermiques et de teneur en Hélium-3, montrent que la production biologique d'origine hydrothermale peut représenter la millième partie de la production photosynthétique de surface. Il est indispensable de connaître le ou les mécanismes qui pourraient assurer l'exportation de matière organique.

La question de l'origine et de l'évolution de la symbiose est également intrigante. Comment les bactéries contaminent-elles leur hôte (chez *Riftia*, on a montré que les embryons sont toujours indemnes de toute infestation bactérienne)? Comment les animaux sélectionnent-ils les souches bactériennes qui leur conviennent, en fonction par exemple des substrats énergétiques disponibles localement (hydrogène sulfuré, méthane, etc.)? L'association entre les bactéries et leurs hôtes est-elle une véritable symbiose, c'est-à-dire que la même espèce de bactérie vit toujours avec le même hôte? La découverte de ces associations symbiotiques entre bactéries chimiotrophes et Invertébrés a d'autre part permis d'élucider le mécanisme encore incompris de la nutrition des Pogonophores, et de montrer que la chimiosynthèse est un phénomène beaucoup plus répandu dans l'océan qu'on ne l'imaginait jusqu'alors.

D'un point de vue géologique, les systèmes hydrothermaux doivent être considérés comme l'un des plus anciens systèmes apparus sur la planète, très tôt accompagné des premières formes de vie, alors que les zones de suintements froids et les sorties d'hydrocarbures, au contraire, sont des systèmes relativement récents qui impliquent l'existence d'une vie marine antérieure susceptible de déposer dans les sédiments la matrice organique qui donnera naissance, après une longue diagenèse, au méthane expulsé avec l'eau interstitielle sur les flancs des fosses de subduction. Du point de vue biologique, les deux systèmes sont caractérisés par des biomasses extraordinairement élevées, concentrées sur de très petites surfaces, qui contrastent singulièrement sur les écosystèmes habituels de l'océan profond, fortement contraints par la pauvreté de la nourriture disponible sous forme de particules organiques provenant des couches éclairées.

BIBLIOGRAPHIE

- ALAYSE-DANET A. M., F. GAILL and D. DESBRUYERES, 1986.-*In situ* experiments on the Pompeii worms. *Marine Ecology*, 7 (3), 233-240.
- ARP A. J. and J. J. CHILDRESS, 1981.-Functional characteristics of the blood of the deep-sea hydrothermal vent brachyuran crab. *Science*, 214, 559-561.
- ARP A. J., J. J. CHILDRESS and C. R. FISHER, Jr., 1984.-Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*. *Physiological Zoology*, 57, 648-662.
- BANKS D. A., 1985.-A fossil hydrothermal worm assemblage from the Tynagh lead-zinc deposit in Ireland. *Nature*, 313, 128-131.
- BAROSS J. A. and J. W. DEMING, 1983.-Growth of "black smoker" bacteria at temperatures of at least 250°C. *Nature*, 303, 423-426.
- BERNHARDT G., H. D. LÜDEMANN, R. JAENICKE, H. KONIG, K. O. STETTER, 1984.-Biomolecules are unstable under "Black Smoker" conditions. *Naturwissenschaften*, 71, 583-585.
- BOSCH C. and P. P. GRASSE, 1984.-Cycle partiel des bactéries chimioautotrophes symbiotiques et leurs rapports avec les bactériocytes chez *Riftia pachyptila* Jones (Pogonophore Vestimentifère).II. L'évolution des bactéries symbiotiques et des bactériocytes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 299 (série. III), 413-419.
- BOTH R., K. CROOK, B. TAYLOR, B. CHAPPELL, E. FRANKEL, K. KIU, J. SINTON and D. TIFFIN, 1986.-Hydrothermal chimneys and associated fauna in the Manus back-arc basin, Papua New Guinea. *EOS*, 67, 489-490.
- BRAULT M., J. C. MARTY, A. SALIOT and L. LAUBIER, 1985.-Traceurs biogéochimiques (hydrocarbures et acides gras) dans l'eau de mer environnant un peuplement hydrothermal de la ride Est-Pacifique, à 13°N. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 301, 1-8.
- CAVANAUGH, C. M., 1985.-Symbiosis of chemoautotrophic bacteria and marine invertebrates from hydrothermal vents and reducing sediments. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, 6, pp. 373-388.
- CAVANAUGH C. M., P. R. LEVERING, J. S. MAKI, R. MITCHELL and M. E. LIDSTROM, 1987.-Symbiosis of methylophilic bacteria and deep-sea mussels. *Nature, London*, 325, 345-348.
- CHASSARD-BOUCHAUD C, P. BOUMATI, F. ESCAIG, L. LAUBIER, D. DESBRUYERES, A. FIALA-MEDIONI, M. OUTREQUIN, R. L. INGLEBERT et P. GALLE, 1988a.-Microanalyse et hydrothermalisme océanique. Premiers résultats et perspectives dans le domaine de la biologie. *In* : Biologie et écologie des sources hydrothermales, L. LAUBIER editor, *Oceanologica Acta*, vol. spéc. n°8, 203-218.
- CHASSARD-BOUCHAUD C., A. FIALA-MEDIONI, P. BOUMATI, F. ESCAIG, F. KLEINAUER, J. BRISSARD et P. GALLE, 1988b.-*Calyptogena phaseoliiformis* (mollusque bivalve) indicateur biologique des phénomènes géochimiques associés aux zones de subduction situées au large du Japon. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 306 (série III), 237-244.
- CHILDRESS J. J. and T. J. MICKEL, 1985.-Metabolic rates of animals from the hydrothermal vents and other deep-sea habitats. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, 6, pp. 249-260.
- CHILDRESS J. J., H. FELBECK and G. N. SOMERO, 1987.-Symbiosis in the Deep Sea. *Scientific American*, 256 (5), 106-112.
- CHILDRESS J. J., C. R. FISHER, J.M. BROOKS, M.C., II, KENNICUTT, R. BIDIGARE and A.E. ANDERSON, 1986.-A methanotrophic marine molluscan (*Bivalvia*, Mytilidae) symbiosis : mussels fueled by gas. *Science*, 233, 1306-1308.
- CORLISS J.B., 1990.-Hot springs and the origin of life. *Nature*, 347, 18 octobre 1990, 624.
- CORLISS J. B., J. DYMOND, L. I. GORDON, J. L. EDMOND, R. P. Von HERZEN, R. D. BALLARD, K. GREEN, D. WILLIAMS, A. BAINBRIDGE, K. CRANE and T. H. Van ANDEL, 1979.-Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. *Science*, 203, 1073-1083.
- COSSON-MANNEVY M. A., R. COSSON et F. GAILL, 1986.-Mise en évidence de protéines de type métallothionéines chez deux invertébrés des sources hydrothermales, le pogonophore vestimentifère *Riftia pachyptila* et l'annélide polychète *Alvinella pompejana*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 302 (série III), 347-352.
- DEMING J. W. and R. R. COLWELL, 1981.-Barophilic bacteria associated with deep sea animals. *Bioscience*, 31, 507-511.
- DEMING J. W. and J. A. BAROSS, 1986.-Solid Medium for Culturing Black Smoker Bacteria at Temperatures to 120°C. *Applied and Environmental Microbiology*, 51 (2), 238-243.

- DESBRUYERES D., P. CRASSOUS, J. GRASSLE, A. KHRIPOUNOFF, D. REYSS, M. RIO and M. VAN PRAET, 1982.-Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 295 (série III), 489-494.
- DESBRUYERES D. and L. LAUBIER, 1983.-Primary consumers from hydrothermal vent animal communities. *In* : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers, P. A. RONA, K. BOSTRÖM, L. LAUBIER and K.L. SMITH, Jr, editors, Plenum Press, New York, pp. 711-734.
- DESBRUYERES D. and L. LAUBIER, 1986.-Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines : systématique, biologie et écologie. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 2227-2245.
- DETINOVA N. N., 1988.-Novie vidi mnogochietinkovikh tchervei iz zoni gidrotermalnoi aktivnosti na khrebtie Juan-de-Fuca (Tikhii Okean). *Zoologiceskii Zhurnal*, 67 (6), 858-864.
- EDMOND J. M. and K. L. VON DAMM, 1983.-Hot springs on the ocean floor. *Scientific American*, 248, 70-85.
- EDMOND J. M. and K. L. VON DAMM, 1985.-Chemistry of ridge crest hot springs. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, 6, pp. 43-47.
- ENRIGHT J. T., W. A. NEWMAN, R. R. HESSLER and J. A. MCGOWAN, 1981.-Deep-ocean hydrothermal vent communities. *Nature*, 289, 219-221.
- FAUGERES J. C., D. DESBRUYERES, E. GONTHIER, R. GRIBOULARD, J. POUTIERS, A. (de) RESSEGUIER et G. VERNETTE, 1987.-Témoins sédimentologiques et biologiques de l'activité tectonique actuelle du prisme d'accrétion de la Barbade. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 305 (série II), 115-18.
- FELBECK H. and J. J. CHILDRESS, 1988.-*Riftia pachyptila* : a highly integrated symbiosis. *In* : Biologie et écologie des sources hydrothermales, L. LAUBIER éd., *Oceanologica Acta*, vol. spéc. n°8, 131-136.
- FIALA-MEDIONI A. et M. LE PENNEC, 1988.-Structural adaptations in the gill of the Japanese subduction zone bivalves (*Vesicomidae*) *Calyptogena phaseoliformis* and *Calyptogena laubieri*. *Oceanologica Acta*, 11 (2), 185-192.
- FRANCHETEAU J., D. NEEDHAM, P. CHOUKROUNE, T. JUTEAU, M. SEGURET, R. D. BALLARD, J. FOX, W. NORMARK, A. CARRANZA, D. CORDOBA, J. GUERRERO, C. RANGIN, H. BOUGAULT, P. CAMBON and R. HEKINIAN, 1978.-Découverte par submersible de sulfures polymétalliques massifs sur la dorsale du Pacifique oriental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 287 (série D), 1365-1368.
- FRANCHETEAU J., D. NEEDHAM, P. CHOUKROUNE, T. JUTEAU, M. SEGURET, R. D. BALLARD, P. J. FOX, W. R. NORMARK, A. CARRANZA, D. CORDOBA, J. GUERRERO, C. RANGIN, H. BOUGAULT, P. CAMBON and R. HEKINIAN, 1979.-Massive deep-sea sulphide ore deposits discovered on the East Pacific Rise. *Nature*, 277, 523-528.
- FRANCHETEAU J., D. NEEDHAM, P. CHOUKROUNE, T. JUTEAU, M. SEGURET, R. D. BALLARD, P. J. FOX, W. R. NORMARK, A. CARRANZA, D. CORDOBA, J. GUERRERO, C. RANGIN, 1981.-First manned submersible dives on the East Pacific Rise at 21°N (Project Rita) : General results. *Marine Geophysical Research*, 4, 345-379.
- FUSTEC A., D. DESBRUYERES et S. K. JUNIPER, 1987.-Deep-sea hydrothermal vent communities at 13°N on the East Pacific Rise : microdistribution and temporal variations. *Biological Oceanography*, 4 (2), 121-164.
- FUSTEC A., D. DESBRUYERES et L. LAUBIER, 1988.-Estimation de la biomasse des peuplements associés aux sources hydrothermales profondes de la dorsale du Pacifique oriental à 13°N. *In* : Biologie et écologie des sources hydrothermales, L. LAUBIER editor, *Oceanologica Acta*, vol. spéc. n°8, 15-21.
- GAILL F., D. DESBRUYERES et L. LAUBIER, 1988.-Relationships between the "Pompeii worms" and their epibiotic bacteria. *In* : Biologie et écologie des sources hydrothermales, L. LAUBIER editor, *Oceanologica Acta*, vol. spéc. n°8, 147-154.
- GAILL F., S. HALPERN, C. QUINTANA et D. DESBRUYERES, 1984.-Présence intracellulaire d'arsenic et de zinc associés au soufre chez une Polychète des sources hydrothermales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 298, 331-335.
- Galapagos Biology Expedition Participants : GRASSLE J. F., C. J. BERG, J. J. CHILDRESS, J. P. GRASSLE, R. R. HESSLER, H. W. JANNASCH, D. M. KARL, R. A. LUTZ, T. J. MICKEL, D. C. RHOADS, H. L. SANDERS, K. L. SMITH, G. N. SOMERO, R. D. TURNER, J. H. TUTTLE, P. J. WALSK and A. J. WILLIAMS, 1979.-Galapagos '79 : initial findings of a biology quest. *Oceanus*, 22, 2-10.
- GRASSLE J. P., 1985.-Genetic Differentiation in Populations of Hydrothermal Vent Mussels (*Bathymodiolus thermophilus*) from the Galapagos Rift and 13°N on the East Pacific Rise. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, 6, pp. 429-442.
- GRASSLE J. F., 1983.-Introduction to the biology of hydrothermal vents. *In* : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers, P. A. RONA, K. BOSTRÖM, L. LAUBIER and K.L. SMITH, Jr, editors, Plenum Press, New York, pp. 665-676.

- GRASSLE J. F., 1984.-Animals in soft sediments near the hydrothermal vents. *Oceanus*, **27**, 63-66.
- GRASSLE J. F., 1985.-Hydrothermal vent animals : distribution and biology. *Science*, **229**, 713-717.
- GRASSLE J. F., 1986.-The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities. *Advances in marine Biology*, **23**, 301-362.
- HAYMON R. M. and R. A. KOSKI, 1985.-Evidence of an ancient hydrothermal vent community : fossil worm tubes in Cretaceous sulfide deposits of the Samail ophiolite, Oman. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 57-65.
- HECKER B., 1985.-Fauna from a cold sulfur-seep in the Gulf of Mexico : comparison with hydrothermal vents communities and evolutionary implications. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 465-473.
- HESSLER R. R., 1981.-Oasis under the sea - where sulphur is the staff of life. *New Scientist*, **92**, 741-747.
- HESSLER R. R. and W. M. SMITHEY, Jr , 1983.-The distribution and community structure of megafauna at the Galapagos rift hydrothermal vents. *In* : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers, P. A. RONA, K. BOSTRÖM, L. LAUBIER and K.L. SMITH, Jr, editors, Plenum Press, New York, pp. 735-770.
- HESSLER R. R., S. C. FRANCE and M. A. BOUDRIAS, 1987.-Hydrothermal vent communities of the Mariana back-arc basin *EOS*, **68** (44), 1531.
- HESSLER R. R., P. LONSDALE and J. HAWKINS, 1988.-Patterns on the ocean floor. *New Scientist*, 24 March 1988, 47-48.
- HUMES A. G. (1987) Copepoda from deep-sea hydrothermal vents. *Bulletin of marine Science*, **41** (3), 645-788.
- HUMES A. G., 1988.-*Bythocheres prominulus*, a new genus and species (Copepoda : Siphonostomatoidea) from deep-water cold seeps at the West Florida Escarpment. *Proceedings of the biological Society of Washington*, **101** (3), 568-575.
- HUMES, A. G., 1988.-Copepoda from deep-sea hydrothermal vents and cold seeps. *Hydrobiologia*, **167/168**, 549-554.
- JANNASCH H. W. and C. WIRSEN, 1979.-Chemosynthetic primary production at East Pacific seafloor spreading centres. *Bioscience*, **29**, 592-598.
- JONES M. L., editor, 1985.-Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview. *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, i-viii, 547 pp.
- JUNIPER S. K. and M. SIBUET, 1987.-Cold seep benthic communities in Japan subduction zones : spatial organization, trophic strategies and evidence for temporal evolution. *Marine Ecology Progress Series*, **40**, 115-126.
- KARL D., C. WIRSEN and H. JANNASCH, 1980.-Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, **207**, 1345-1347.
- KARL D. M., G. M. McMURTRY, A. MALAHOFF and M. O. GARCIA, 1988.-Loihi Seamount, Hawaii : a mid-plate volcano with a distinctive hydrothermal system. *Nature*, **335**, 532-535.
- KASTING J. F. and T. P. ACKERMAN, 1986.-Climatic Consequences of Very High Carbon Dioxide Levels in the Earth's Early Atmosphere. *Science*, **234**, 1383-1385.
- KENNICUTT II M. C., J. M. BROOKS, R. R. BIDIGARE, R. R. FAY, T. L. WADE and T. J. McDONALD, 1985.-Vent-taxa in a hydrocarbon seep region on the Louisiana slope. *Nature*, **317**, 351-353.
- KULM L. D., E. SUESS, J. C. MOORE, B. CARSON, B. T. LEWIS, S. D. RITGER, D. C. KADKO, T. M. THORNBURG, R. W. EMBLEY, W. D. RUGH, G. J. MASSOTH, M. G. LANGSETH, G. R. COCHRANE and R. L. SCAMMAN, 1986.-Oregon Subduction Zone : Venting, Fauna and Carbonates. *Science*, **231**, 561-566.
- LALOU C., E. BRICHET and R. HEKINIAN, 1985.-Age dating of sulfide deposits from axial and off-axial structures on the East Pacific rise near 12°50 N. *Earth and Planetary Science Letters*, **75**, 59-71.
- LANE D. J., D. A. STAHL, G. J. OLSEN and N. R. PACE, 1985.-Analysis of hydrothermal vent-associated symbionts by ribosomal RNA sequences. *In* : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 389-400.
- LAUBIER L., 1986.-Des oasis au fond des mers. *Sciences et Découvertes* n°3, Le Rocher édit., Paris, 1-155.
- LAUBIER L., 1988.-Les peuplements associés à l'hydrothermalisme sous-marin : biologie des populations et éléments de biogéographie. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **112** (3-4), 495-506.

- LAUBIER L., éditeur, 1988.-Biologie et écologie des sources hydrothermales. *Oceanologica Acta*, vol. spéc. 8, 233 pp.
- LAUBIER L., D. DESBRUYERES and C. CHASSARD-BOUCHAUD, 1983.-Microanalytical evidence of sulfur accumulation in a polychaete from deep-sea hydrothermal vents. *Marine Biology Letters*, 4, 113-116.
- LAUBIER L. et D. DESBRUYERES, 1984.-Les oasis du fond des océans. *La Recherche*, 15, 1506-1517.
- LAUBIER L. et D. DESBRUYERES, 1985.-Oases of the bottom of the oceans. *Endeavour* (new series), 9, 67-76.
- LAUBIER L., S. OHTA et M. SIBUET, 1986.-Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise Kaiko de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 303 (série III), 25-29.
- LILLEY M. D., J. A. BAROSS AND L. I. GORDON, 1983.-Reduced gases and bacteria in hydrothermal fluids : the Galapagos spreading center and 21°N East Pacific Rise. In : Hydrothermal processes at seafloor spreading centers, P. A. RONA, K. BOSTRÖM, L. LAUBIER and K.L. SMITH, Jr, editors, Plenum Press, New York, pp. 411-449.
- LONSDALE P., 1977.-Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research*, 24, 857-863.
- LUTZ R. A., P. BOUCHET, D. JABLONSKI, R. D. TURNER, A. WAREN, 1986.-Larval ecology of mollusks at deep-sea hydrothermal vents. *American Malacological Bulletin*, 4 (1), 49-54.
- LUTZ R. A., L. W. FRITZ and D. C. RHOADS, 1983.-Aragonite dissolution at a deep-sea hydrothermal vent : implication for determining molluscan growth rates. *EOS*, 64, 1017.
- LUTZ R. A., L. W. FRITZ and D. C. RHOADS, 1985.-Molluscan growth at deep sea hydrothermal vents. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, 6, pp. 199-210.
- LUTZ R. A. and R. R. HESSLER, 1983.-Life without sunlight - biological communities of deep-sea hydrothermal vents. *Science Teacher*, 50, 22-29.
- McLEAN J. H., 1988.-New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents : superfamily Lepetodrilacea I. Systematic descriptions. *Philosophical Transactions of the royal Society of London*, B 319, 1-32.
- McLEAN J. H. and G. HASZPRUNAR, 1987.-Pyropeltidae, a new family of cocculiniform limpets from hydrothermal vents. *Veliger*, 30, 196-205.
- METIVIER B., T. OKUTANI and S. OHTA, 1986.-*Calyptogena* (*Ectenagena*) *phaseoliformis* n. sp., an unusual vesicomid bivalve collected by the submersible Nautile from abyssal depths of the Japan and Kurile trenches. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 45 (3), 161-168.
- MILLER S. L. and J. L. BADA, 1988.-Submarine hot springs and the origin of life. *Nature*, 334, 609-611.
- OHMOTO H. and R. P. FELDER, 1987.-Bacterial activity in the warmer, sulphate-bearing, Archaean oceans. *Nature*, 328, 244-246.
- OHTA S. and L. LAUBIER, 1987.-Deep biological communities in the subduction of Japan from bottom photographs during "Nautile" dives in the Kaiko project. *Earth and Planetary Science Letters*, 83, 329-342.
- OKUTANI T. and B. METIVIER, 1986.-Description of three new species of vesicomid bivalves collected by the submersible Nautile from abyssal depths off Honshu, Japan. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 45 (3), 147-160.
- OKUTANI T. and S. OHTA, 1988.-A new Gastropod Mollusk Associated with Hydrothermal Vents in the Mariana Back-Arc Basin, Western Pacific. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, 47 (1), 1-9.
- LOUDIN E. and G. CONSTANTINO, 1984.-Black smoker chimney fragments in Cyprus sulphide deposits. *Nature*, 308, 349-353.
- PAULL C.K., B. HECKER, R. COMMEAU, R. P. FREEMAN-LYNDE, C. NEUMANN, W. P. CORSO, S. GOLUBIK, J. E. HOOK, E. SIKES and J. CURRAY, 1984.-Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa. *Science*, 226, 965-967.
- PAULL C. K., A. J. T. JULL, L. J. TOOLIN and T. LINICK, 1985.-Stable isotope force chemosynthesis in an abyssal seep community. *Nature*, 317, 709-711.
- PETTIBONE M. H., 1985a.-Additional branchiate scale-worms (Polychaeta, Polynoidae, Lepidonotopodinae) from hydrothermal vents off the Galapagos and East Pacific Rise at 21°N. *Proceedings of the biological Society of Washington*, 97, 849-863.
- PETTIBONE M. H., 1985b.-New genera and species of deep-sea Macellicephalinae and Harmothoinae (Polychaeta, Polynoidae) from the hydrothermal rift areas off the Galapagos and western Mexico at 21°N and from the Santa Catalina Channel. *Proceedings of the biological Society of Washington*, 98, 740-757.

- PETTIBONE M. H., 1986.-A new scale-worm commensal with deep-sea mussels in the seep-sites at the Florida escarpment in the eastern Gulf of Mexico (Polychaeta : Polynoidae : Branchipolynoinae). *Proceedings of the biological Society of Washington*, **99** (3), 444-451.
- PETTIBONE M. H., 1988.-New species and new records of scaled Polychaetes (Polychaeta : Polynoidae) from hydrothermal vents of the northeast Pacific Explorer and Juan de Fuca ridges. *Proceedings of the biological Society of Washington*, **101** (1), 192-208.
- RAU G. H., 1985.- $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in the hydrothermal vent organisms : ecological and biogeochemical implications. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 243-247.
- RHOADS D. C., R. A. LUTZ, R. M. CERRATO and E. C. REVELAS, 1982.-Growth and predation activity at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos Rift. *Journal of marine Research*, **40**, 503-516.
- ROESIJADI G. and E. A. CRECELIUS, 1984.-Elemental composition of the hydrothermal vent clam *Calyptogena magnifica* from the East Pacific Rise. *Marine Biology*, **83**, 155-161.
- ROESIJADI G., J. S. YOUNG, E. A. CRECELIUS and L. E. THOMAS, 1985.-Distribution of trace metals in the hydrothermal vent clam, *Calyptogena magnifica*. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 311-324.
- RONA P.A., K. BOSTRÖM, L. LAUBIER and K.L. SMITH, Jr, editors, 1983.-Hydrothermal processes at seafloor spreading centers, NATO Conf. ser. IV, Plenum Press publ., New York, pp. i-xiv, 1-796.
- RONA P., G. KLINKHAMMER, T. A. NELSEN, T. A. TREFRY and H. ELDERFIELD, 1986.-Black smokers, massive sulphides and vent biota at the mid-atlantic ridge. *Nature*, **321**, 33-37.
- ROUX M., M. RIO, E. FATTON, G. MARIEN and C. PACHIAUDI, 1983.-Taux de croissance des grands Lamellibranches et réconstitution de l'activité hydrothermale à 21°N (dorsale du Pacifique oriental) enregistrée par la coquille pendant environ 5 années. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, **297**, 313-318.
- SCHEIN-FATTON E., 1985.-Découverte sur la ride du Pacifique oriental à 13°N d'un Pectinidae (Bivalvia, Pteriomorpha) d'affinités paléozoïques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **301** (série III), 491-496.
- SCHEIN-FATTON E., 1988.-Un Pectinacea (Bivalvia) très primitif : *Bathypecten vulcani*, du site hydrothermal de 13°N (Pacifique oriental). In : Biologie et écologie des sources hydrothermales, L. LAUBIER editor, *Oceanologica Acta*, vol. spéc. n°8, 83-98.
- SOUTHWARD A. J., E. C. SOUTHWARD, P. R. DANDO, R. L. BARRETT and R. LING, 1986.-Chemoautotrophic function of bacterial symbionts in small Pogonophora. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **66**, 415-437.
- SOUTHWARD E. C., 1988.-Development of the gut and segmentation of newly settled stages of Ridgeia (Vestimentifera) : implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **68**, 465-487.
- SPIESS F. N., K. C. MACDONALD, T. ATWATER, R. BALLARD, A. CARRANZA, D. CORDOBA, C. COX, V. M. DIAZ GARCIA, J. FRANCHETEAU, J. GUERRERO, J. HAWKINS, R. HAYMON, R. HESSLER, T. JUTEAU, M. KASTNER, R. LARSON, B. LUYENDIK, J. D. MACDOUGALL, S. MILLER, W. NORMARK, J. ORCUTT, C. RANGIN, 1980.-East Pacific Rise : Hot Springs and Geophysical Experiments. *Science*, **207**, (4438), 1421-1433.
- SPIRO B., P. B. GREENWOOD, A. J. SOUTHWARD and P. R. DANDO (1986) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in marine invertebrates from reducing sediments : confirmation of nutritional importance of chemoautotrophic endosymbiotic bacteria. *Marine Ecology Progress Series*, **28**, 233-240.
- SUESS E., B. CARSON, S. D. RITGER, J. C. MOORE, M.L. JONES, L. D. KULM and G. R. COCHRANE, 1985.-Biological communities at vent sites along the subduction zone off Oregon. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 475-484.
- TERWILLIGER A. and M. TERWILLIGER, 1984.-Hemoglobin from the Pompeii worm, *Alvinella pompejana*, an annelid from a deep-sea hot hydrothermal vent environment. *Marine Biology Letters*, **5**, 191-201.
- TRENT J. D., R. A. CHASTAIN and A. A. YAYANOS, 1984.-Possible artefactual basis for apparent bacterial growth at 250°C (with a reply from J. A. BAROSS and J. W. DEMING). *Nature*, **307**, 737-740.
- TUNNICLIFFE V., M. BOTROS, M. E. DE BURGH, A. DINET, H. P. JOHNSON, S. K. JUNIPER and R. E. MACDUFF, 1986.-Hydrothermal vents of Explorer ridge, northeast Pacific. *Deep-Sea Research*, **33** (3), 401-412.
- TUNNICLIFFE V., 1988.-Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the eastern Pacific Ocean. *Proceedings of the royal Society of London*, **B 233**, 347-366.
- TUNNICLIFFE V., S. K. JUNIPER and M. E. DE BURGH, 1985.-The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 453-464.

- TUREKIAN KJ. K. and J. K. COCHRAN, 1981.-Growth rate of a vesicomid clam from the Galapagos Spreading Center. *Science*, **214**, 909-911.
- TUREKIAN K. K., J. K. COCHRAN and J. T. BENNETT, 1983.-Growth rate of a vesicomid clam from the 21°N East Pacific Rise hydrothermal area. *Nature*, **303**, 55-56.
- TURNER R. D., R. A. LUTZ and D. JABLONSKI, 1985.-Modes of Molluscan Larval Development at Deep-Sea Hydrothermal Vents. In : Hydrothermal vents of the eastern Pacific : an overview, M. L. JONES, editor, *Bulletin of the biological Society of Washington*, **6**, pp. 167-184.
- TURPAEVA E. P., 1988.-Nakhrozdenie mnogokolentchatikh (Picnogonida) v faune gidrotermali. *Zoologicheskii Zhurnal*, **67** (6), 950-953.
- TUTTLE J. H., C. O. WIRSEN and H. W. JANNASCH, 1983.-Microbial activities in the emitted hydrothermal waters of the Galapagos Rift vents. *Marine Biology*, **73**, 293-299.
- VAN DOVER C. L., 1986.-A comparison of stable isotope ratios ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) between two species of hydrothermal vent decapods (*Alvinocaris lusca* and *Munidopsis subsquamosa*). *Marine Ecology Progress Series*, **31**, 295-299.
- VAN DOVER C. L., B. FRY, J. F. GRASSLE, S. HUMPHRIS and P. A. RONA, 1988.-Feeding Biology of the Shrimp, *Rimicaris exoculata*, at Hydrothermal Vents on the Mid-Atlantic Ridge. In press.
- VON DAMM K. L., J. M. EDMOND, C.I. MEASURES and B. GRANT, 1985a.-Chemistry of submarine hydrothermal solutions at Guaymas Basin, Gulf of California. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **49**, 2221-2237.
- VON DAMM K. L., J. M. EDMOND, B. GRANT, C.I. MEASURES, B. WALDEN and R. F. WEISS, 1985b.-Chemistry of submarine hydrothermal solutions at 21°N, East Pacific Rise. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **49**, 2197-2220.
- WAREN A. and P. BOUCHET, 1986.-Four new species of *Provanna* Dall (Prosobranchia, Cerithiacea?) from east Pacific hydrothermal sites. *Zoologica Scripta*, **15** (2), 157-164.
- WÄCHTERSÄUSER G., 1988. Before enzymes and templates : theory of surface metabolism. *Microbiol. Rev.*, **52** (4), 453-484.
- WEBB M., 1969.-*Lamellibrachia barhami*, gen. nov., sp. nov. (Pogonophora), from the northeast Pacific. *Bulletin of marine Science*, **19**, 18-47.
- WILLIAMS A. B. and RONA P. A., 1986.-Two new Caridean shrimps (Bresiliidae) from a hydrothermal field on the mid-Atlantic Ridge. *Journal of Crustacean Biology*, **6** (3), 446-462.
- WOESE C. R., 1982. Archaeobacteria and cellular origins : an overview. *Zentralbl. Bakteriol; Parasitenkd. Infektionskr. Hyg.*, Abt. 1, Orig. Teil C **3**, 1-17.
- WOLFF T., 1985.-Oaser i dybhavet De hydrotermiske væld og deres fantastiske dyreliv. *Naturens Verden* **1985**, 393-416.