Article N° 524
Contribution C.O.B. N° 713

BIOLOGIE MARINE. — *Modalités de croissance et microstructure de la coquille de* Calyptogena *(Vesicomyidae, Lamellibranches), en relation avec les sources hydrothermales océaniques.* Note (*) de **Élisabeth Fatton** et **Michel Roux**, présentée par Théodore Monod.

— De grands lamellibranches du genre Calyptogena (Vesicomyidae) ont récemment été découverts sur la dorsale du Pacifique Est à 21°N, près de sources hydrothermales océaniques. Les résultats préliminaires d'une étude sur la microstructure et la croissance de la coquille sont présentés. Il y a des stries de croissance, mais sans continuité sur l'ensemble du test, et aucune périodicité régulière ne semble présider à leur formation. La croissance, dans ce biotope exceptionnel, serait plus ou moins continue, liée au fonctionnement des sources et à ses fluctuations.

Large bivalves of the genus Calyptogena (Vesicomyidae) have recently been discovered on the East Pacific Rise at 21°N, near submarine hydrothermal springs. Preliminary results of a study of shell microstructure and growth are given. The growth lines which are present do not show either continuity on the whole of the shell, or any evidence of regular periodicity. In this unusual deep-sea environment, growth could be more or less continuous, in relation with the hydrothermal activity and its fluctuations. —

Des populations de grands lamellibranches appartenant au genre *Calyptogena* (Vesicomyidae) ont été récemment découvertes par 2 500 à 2 700 m de fond, près des sources hydrothermales actives situées à l'axe du système de dorsales océaniques du Pacifique oriental, d'une part près des Galapagos [1], d'autre part au large du Mexique par 21°N [2]. Ces Mollusques font partie d'un écosystème très particulier dont la production primaire est assurée par l'activité bactérienne chemo-autotrophe, alors que les autres communautés animales océaniques dépendent plus ou moins directement de la production photosynthétique.

Le flux thermique (plus de 350°C) et l'apport de matière organique (jusqu'à 1 g/l), au niveau de sources ponctuelles à fort débit, ainsi que l'épaisseur et la taille des coquilles (25 à 30 cm selon l'axe antéropostérieur) évoquent une croissance rapide, inhabituelle dans les fonds abyssaux. Cette impression paraît confirmée par les estimations d'âge au moyen de méthodes isotopiques : les *Calyptogena* des sources hydrothermales des Galapagos vivraient environ 6 ans [3] tandis qu'un petit bivalve, du genre *Tindaria*, des plaines abyssales de l'Atlantique Nord atteindrait 100 ans [4]. Mais l'intervalle de confiance ($\pm$ 76 ans au niveau 95 % pour la deuxième mesure) [5] et les extrapolations nécessaires pour l'évaluation de l'âge grâce à de telles méthodes montrent que ces résultats ne peuvent être retenus sans certaines réserves, et demandent tout au moins confirmation.

Les données sur les rythmes et modalités de croissance des coquilles abyssales sont rares; des zones ou stries de croissance ont été signalées notamment chez les *Calyptogena* [6] mais leur analyse et leur interprétation restent imprécises. L'existence de cycles ou de stries annuels est très hypothétique en milieu profond, et l'aspect des figures de croissance semble assez différent de ce qui s'observe classiquement chez les lamellibranches littoraux.

Nous présentons ici les résultats préliminaires d'une étude menée sur l'organisation microstructurale et la croissance de plusieurs coquilles de *Calyptogena* [1] prélevées vivantes par le submersible Alvin, à 21°N, au cours des plongées effectuées en mai 1979 [7]. Deux couches principales constituent le test. L'examen au M.E.B. montre que la couche interne présente en différents points une structure lamellaire croisée typique (pl., *fig.* 6). La couche externe ne possède pas de microstructure bien caractérisée, elle apparaît finement granuleuse; vers le bord palléal, le périostracum qui la recouvre s'invagine parfois nettement au niveau de stries de croissance majeures (pl., *fig.* 4-5). Les seules structures prismatiques observées correspondent aux insertions musculaires (pl., *fig.* 7). le myostracum des muscles

adducteurs, bien développé, se situe entre les deux couches principales. Au niveau de l'insertion ligamentaire, on peut observer au sein de la couche interne de petites couches myostracales, discontinues et correspondant à des muscles moins importants.

Il convient donc de rejeter ici l'existence, admise par Killingley et coll. [8] pour ces coquilles de *Calyptogena* de 21°N, d'une couche externe prismatique et d'une couche interne nacrée, selon un schéma classique chez les lamellibranches. Ces auteurs remarquent aussi l'importante dissolution qui affecte la coquille et amène la plus grande part de la couche interne à affleurer sur la surface externe (*fig.* 1). Ils attribuent le phénomène au fait que le biotope se situerait en-dessous de la limite de compensation de l'aragonite. Néanmoins, des Mollusques abyssaux à test aragonitique vivent sous cette limite sans que leur surface externe soit dissoute de leur vivant. Nous pensons que l'ampleur de la dissolution chez les *Calyptogena* de 21°N pourrait être en partie attribuée à l'extrême richesse en gaz carbonique des eaux hydrothermales. Les spécimens provenant du site hydrothermal des Galapagos présentent une dissolution plus faible, ne semblant pas atteindre la couche interne [9].

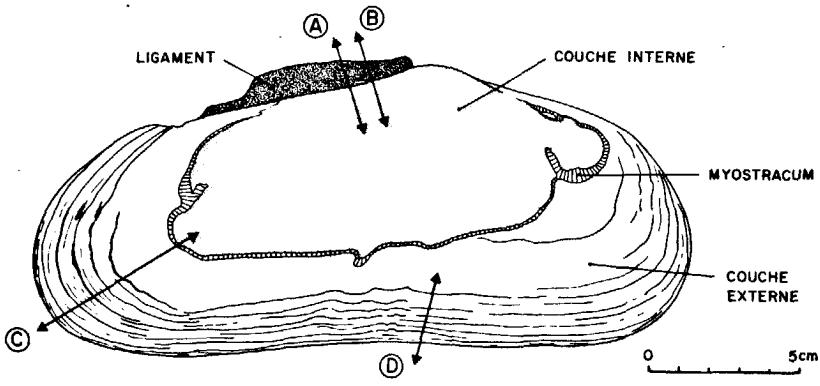


Fig. 1. — Schéma de la vue externe de la valve étudiée (spécimen ALV. 92 1 B2).

Pour étudier la croissance de la coquille, nous ne disposons donc essentiellement que des éléments les plus récents qui n'ont pas encore été dissouts. Seul, le repli ligamentaire dans la couche interne (coupes A et B, *fig.* 1) permet de remonter à un stade juvénile de la coquille (ce terme désigne, au niveau de l'insertion ligamentaire, l'épaississement du bord dorsal qui

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. 1-2. — Coupes du repli ligamentaire dans la couche interne, lames minces en lumière polarisée (G × 9). On notera la difficulté à définir les stries majeures de croissance et à les retrouver d'une coupe à l'autre. 1 : coupe B, 2 : coupe A (localisation texte-*fig.* 1). Sur la figure 1, la flèche indique la strie 7, agrandie (*fig.* 3); ex : surface externe; li : ligament.

Fig. 3. — Détail des stries de croissance sur la coupe B au niveau des stries majeures 6 et 7 (G × 55).

Fig. 4. — Strie majeure près du bord palléal, soulignée par une invagination du périostracum dans la couche externe (G × 112,5) (cassure du test perpendiculaire à la direction des stries de croissance).

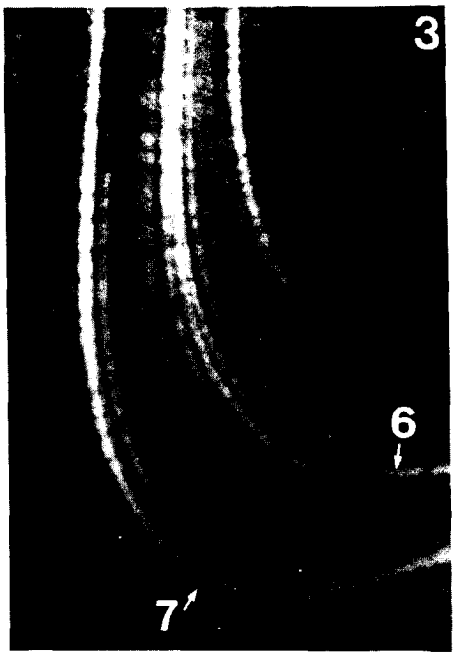
Fig. 5. — Microstructure granuleuse de la couche externe dans la même région (G × 400).

Fig. 6. — Figures en chevrons caractéristiques de la structure lamellaire-croisée dans la couche interne (G × 70).

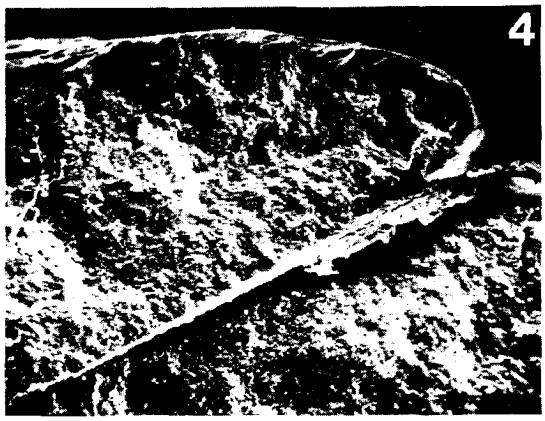
Fig. 7. — Aragonite prismatique du myostracum adducteur (my) sous la couche externe (ce) (G × 1 500).

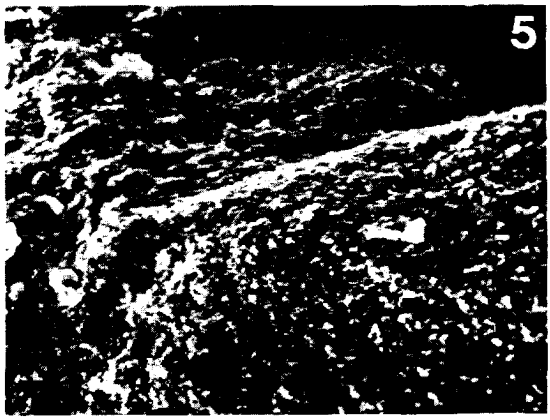
Les clichés des figures 4-7 ont été réalisés au M.E.B. à l'Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris 75005.

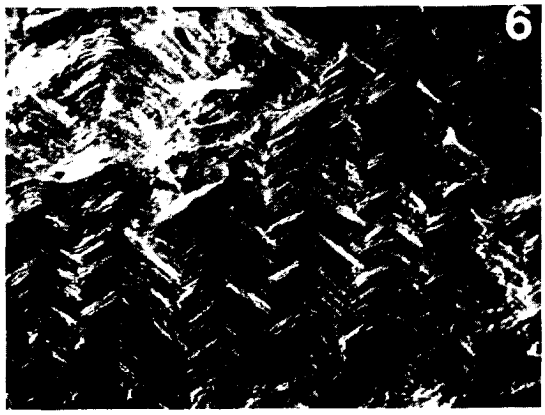

ex
li
1

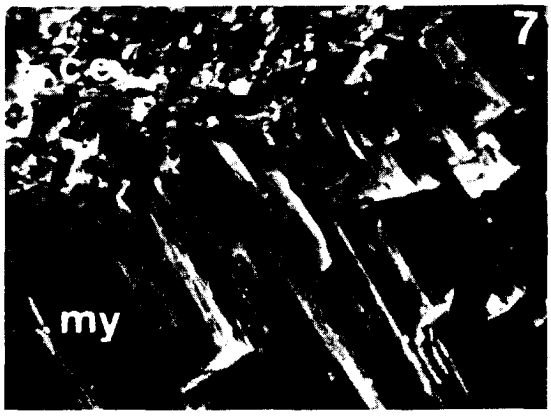

3
6
7


2


4


5


6


7
ce
my

dessine un repli vers l'intérieur des valves). D'emblée, des stries de croissance, d'importance variable, apparaissent (pl., *fig.* 1 et 2), nombre d'entre elles ne sont pas constantes d'une coupe à l'autre ou même disparaissent lorsqu'on tente de les suivre du repli ligamentaire vers la partie convexe du test. Dans ces conditions, définir une strie comme majeure est un choix délicat, voire subjectif. Néanmoins, nous avons retenu neuf stries majeures, assez bien repérables sur toutes les lames minces et les pellicules d'acétate réalisées. Au niveau du crochet et de la partie convexe de la coquille, l'intervalle entre ces stries varie peu (*fig.* 2), ce qui pourrait laisser supposer un rythme de croissance régulier, éventuellement annuel (dans ce cas l'âge minimal du spécimen serait de 10 ans). Cette hypothèse ne paraît pas confirmée par les mesures plus précises qui ont été effectuées au niveau de l'axe du repli ligamentaire les

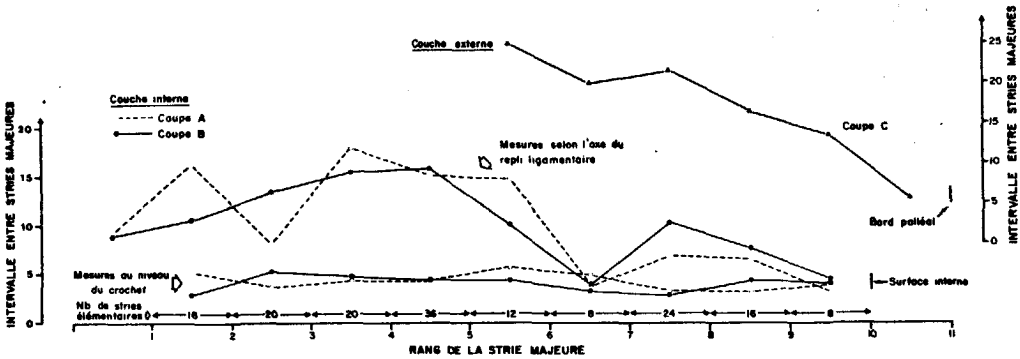


Fig. 2. — Croissance de la coquille selon des différentes coupes localisées sur la figure 1. L'échelle est en 1/10 de millimètre.

intervalles de croissance sont nettement plus irréguliers et surtout le nombre moyen de stries élémentaires entre deux stries majeures varie de 8 à 36, l'épaisseur de chaque strie élémentaire pouvant passer du simple au triple sans succession logique apparente. Par ailleurs, les stries majeures de croissance correspondent à des stries élémentaires dilatées, plus transparentes et pouvant même se subdiviser dans la zone considérée (pl., *fig.* 3). Cette configuration évoque plutôt une accélération de croissance, alors que classiquement, chez les lamellibranches littoraux, ce sont les arrêts de croissance qui déterminent les stries majeures. Dans la couche externe conservée près du bord palléal, il est encore plus difficile de distinguer des stries majeures et de les retrouver d'une coupe à l'autre. Pour les mesures reportées sur la figure 2, nous avons retenu celles qui sont soulignées par une invagination du périostracum au niveau de la coupe C et qui sont nettement visibles sur la surface externe de la coquille (*fig.* 1). Malheureusement, des observations détaillées montrent que latéralement elles perdent leur importance et sont relayées par d'autres stries devenues majeures au niveau de la coupe D. De plus, la croissance de la couche interne et celle de la couche externe ne semblent pas synchrones, difficulté supplémentaire qui justifie le décalage, exprimé sur la figure 2, entre la surface interne et le bord palléal.

CONCLUSION. — Nos premiers résultats ne permettent pas d'envisager une périodicité régulière au cours de la croissance de la coquille des *Calyptogena* vivant près des sources hydrothermales océaniques, contrairement à l'hypothèse envisagée par Killingley et coll. [8] à partir des mesures de rapports isotopiques de l'oxygène. Les stries majeures distinguées ne se retrouvent pas clairement sur l'ensemble de la coquille, elles paraissent souvent liées à des

allométries de croissance locales. La croissance des coquilles est probablement plus ou moins continue, le taux de croissance variant de façon irrégulière avec les modifications de débit et peut être de température des fluides hydrothermaux, mais probablement surtout avec l'apport de substances nutritives d'origine bactérienne qu'ils véhiculent.

De plus, la reproduction de cette espèce risque, elle aussi, de s'étaler dans le temps de manière plus ou moins continue, car des périodes de reproduction bien définies se traduiraient vraisemblablement sur le test par de nets arrêts ou ralentissements de croissance. En conséquence, il paraît logique de penser qu'au cours de la vie du spécimen étudié (probablement d'une durée supérieure à 5 ans), les sources hydrothermales du biotope ont fonctionné sans interruption, avec certainement des fluctuations irrégulières dont l'ampleur reste à préciser et que la coquille enregistre au cours de sa croissance.

F. N. Spiess nous a confié la valve analysée ici, J. Francheteau, T. Juteau et C. Rangin ont mis à notre disposition les spécimens de leur collection personnelle.

(*) Remise le 8 décembre 1980.

[1] J. B. Corliss, J. Dymond, L. I. Gordon, J. M. Edmond, R. P. von Herzen, R. D. Ballard, K. Green, D. Williams, A. Baindridge, K. Crane et T. H. van Andel, *Science*, 203, 1979, p. 1073.

[2] J. Francheteau, T. Juteau et C. Rangin, *Atlas Cyamex*, CNEXO, 1980, 86 p.

[3] K. K. Turekian, J. K. Cochran et Y. Nozaki, *Nature*, 280, 1979, p. 385.

[4] K. K. Terekian, J. K. Cochran, D. P. Kharkar, R. M. Cerrato, J. Rimas Vaišnys, H. L. Sanders, J. F. Grassle et J. A. Allen, *Proc. natn. Acad. Sc. U.S.A.*, 72, 1975, p. 2829.

[5] P. A. Jumars et E. D. Gallagher, *Ecosystem Processes in the Deep Ocean* (sous presse).

[6] D. C. Rhoads et G. Panella, *Lethaia*, 3, 1970, p. 143.

[7] F. N. Spiess, 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. Luyendyk, J. D. MacDougall, S. Miller, W. Normark, J. Orcutt et C. Rangin, *Science*, 207, 1980, p. 1421.

[8] J. S. Killingley, W. H. Berger, K. C. MacDonald et W. A. Newman, *Nature*, 287, 1980, p. 218.

[9] R. D. Ballard et J. F. Grassle, *National Geographic*, 156, n° 5, 1979, p. 689 (*voir* le cliché, p. 696).

M. R. : *Centre Océanographique de Bretagne (CNEXO), et L.A. C.N.R.S.*, n° 11, B.P. n° 337, 29273 *Brest Cedex;*

E. F. : *Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie*, Bât. n° 504, *Université Paris-XI*, 91405 *Orsay Cedex.*

Contribution n° 713, du Centre Océanologique de Bretagne.