

## Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-atlantique; 23°N, 3 480 m) : composition et microdistribution de la mégafaune

Michel SEGONZAC

**Résumé** – Des peuplements hydrothermaux ont été étudiés au cours de la campagne *Hydrosnake* menée sur le Snake Pit (dorsale médio-atlantique). Près de 50 espèces, en majorité vagiles, se répartissent autour de 4 sites composés de cheminées actives et de diffuseurs. Les crevettes, principaux consommateurs primaires, présentent des adaptations trophiques originales. Des hypothèses sont émises pour tenter d'expliquer les différences que ces peuplements présentent avec ceux du Pacifique.

### The hydrothermal vent communities of Snake Pit area (Mid-Atlantic Ridge; 23°N, 3,480 m) : megafaunal composition and microdistribution

**Abstract** – *Hydrothermal communities have been studied during the Hydrosnake cruise, conducted on the Snake Pit area (MAR). Nearly 50 species, mostly free-living, gather around 4 sites with active smokers and diffusers. Shrimps are the main primary consumers and display original trophic adaptations. The differences between these communities and those of Pacific vents are discussed.*

**Abridged English Version** – Two hydrothermally active zones have already been discovered on the MAR in 1985: the TAG and the Snake Pit area (Fig. 1) ([1], [2], [3]). During the *Hydrosnake* cruise (June 88), 10 dives were conducted with the submersible *Nautile* on the Snake Pit area [4]. The objective was to investigate animal communities associated with hot fluid venting, and to compare them with their Pacific counterparts. The Snake Pit hydrothermal field (23°22.94'N–44°56.09'W; 3,480 m) is located on the rift valley ([4], [5], [6]), and is made up of four active sites: *Les Ruches* (Bee Hive Diffusers), *L'Élan* (The Moose), *Le Sapin* (The Fir Tree), and *Le Clou* (The Nail). Fluid temperature was up to 330°C in a black smoker, 70°C at the surface and 345°C inside a diffuser [7]. Table I presents the Snake Pit fauna. Mouthparts of shrimps, the main primary consumers, are covered with bacteria (*Pl. I*), and their stomach is filled with mineral particles (iron sulfide and iron oxide). The shrimp population in *Les Ruches* is assessed to be 80,000, and the biomass 1.2 kg/m<sup>2</sup>. The Snake Pit fauna is quite different in composition and microdistribution from the fauna of the Pacific fast spreading centres, although fluid characteristics are quite similar ([8], [9], [10]). The morphology and size of the Snake Pit area also present similarities with the sites from the northeastern Pacific slow and intermediate spreading centres ([7], [11]). However, in the Snake Pit area, free-living species are dominant, particularly for shrimps, while sessile or slow-moving species dominate Pacific vents (tube-worms, alvinellids, serpulids, limpets and cirripeds). Low representativity of vicariant taxa could be explained by the addition of several factors such as substratum instability ([7], [11], [12]), and depth, here greater than 3,000 m, acting both as a trophic and biogeographical barrier ([13], [14]).

Although there is no evidence for a symbiotic association between the shrimp *Rimicaris* and chemoautotrophic bacteria ([15], [16]), shrimps seem to alternate stays in anoxic warm fluid, and stays in cold oxygenated seawater, thus creating variations in the chemico-physical factors that may favour the development of the bacteria growing on *Rimicaris* mouthparts. This kind of association is similar to that of alvinellid polychaetes from the Pacific,

Note présentée par Lucien LAUBIER.

that bear epibiotic bacteria suspected to be chemoautotrophs ([17], [18], [19]). At the bases of the smokers, the shrimps seem to graze on mineral particles and also probably on free-living thio-oxidizing bacteria, as suggested by evidence from sulfide surfaces. The biomass of *Rimicaris* is lower than for Pacific vents primary consumers (2.4 kg/m<sup>2</sup> for alvinellids and 8.5 kg/m<sup>2</sup> for vestimentifera [20]). While part of the biological production should be exported to the abyssal zone [31], no conspicuous fauna is found outside the vent fields. This phenomenon can also be observed on the East Pacific Rise, where there is very little dispersal of hydrothermal matter, which the regular deep-sea fauna cannot consume because of associated toxic mineral compounds [22].

Between two periods of hydrothermal activity, the Snake Pit ecosystem may be able to exist by relying on the survival of a small number of primary consumers feeding on thio-oxidizing bacteria growing at low temperature.

---

I. INTRODUCTION. — Alors que, depuis 1976, de nombreux peuplements d'organismes associés à des manifestations hydrothermales ont été décrits dans le Pacifique, c'est seulement en 1985 que des communautés semblables ont été signalées à l'axe de la dorsale médio-atlantique, suite à la découverte de deux champs hydrothermaux actifs : la zone TAG (Trans-Atlantic Geotraverse) et le Snake Pit (*fig. 1*) ([1], [2], [3]). Le champ hydrothermal du Snake Pit (23°22,94 N-44°56,09 W; 3 480 m) est situé dans la vallée axiale de la dorsale ([4], [5], [6]). Il se divise en 4 sites formés de cheminées actives et inactives, et de diffuseurs : les *Ruches* (100 m<sup>2</sup>), l'*Élan* (80 m<sup>2</sup>), le *Sapin* (quelques mètres carrés) et le *Clou* (40 m<sup>2</sup>). Les fluides ont des températures de 330°C dans les fumeurs noirs, 70°C en surface des diffuseurs et 345°C à l'intérieur [7]. Par ailleurs, leur composition en éléments majeurs est très voisine de celle des sites du Pacifique oriental ([8], [9]).

La mission *Hydrosnake* (chef de mission C. Mével, Université Paris-VI; juin 1988) avait pour but l'étude de la géologie et de la biologie de l'aire du Snake Pit [4]. Les 10 plongées du submersible *Nautilus* ont permis de réaliser de nombreuses observations complémentaires et des échantillonnages de sulfures, de fluides et de faune. L'objet de cet article est de décrire les communautés animales associées aux émissions du Snake Pit et de tenter d'expliquer pourquoi elles diffèrent de celles du Pacifique.

II. COMPOSITION ET MICRODISTRIBUTION DES PEUPELEMENTS. — Les deux sites « chauds » de la dorsale médio-atlantique (TAG et Snake Pit) sont caractérisés par une concentration insolite de crevettes autour des cheminées et des diffuseurs. Sur le Snake Pit, la densité peut atteindre ponctuellement 2 500 individus/m<sup>2</sup>. La composition du peuplement est présentée dans le tableau. La majorité des espèces est représentée sur le complexe des *Ruches* (*fig. 2*), à l'exception des bivalves *Bathymodiolus*, observés seulement sur l'*Élan* et le *Clou*. Le site du *Sapin* n'abrite qu'un échantillon réduit des principales espèces autour d'émissions moirées. Il n'existe pas de réelle distribution des espèces en auréole autour des sources, mais quelques organismes, au demeurant peu abondants, occupent une ceinture pluridécamétrique, indiquant ainsi toujours la proximité des sources : poissons Synphobranchidae, hydres *Candelabrum* et zoanthaires.

III. RÉSEAU TROPHIQUE. — Les crevettes *Rimicaris exoculata* constituent, en biomasse, l'essentiel des consommateurs primaires de l'écosystème du Snake Pit. L'examen des pièces buccales et l'analyse des contenus digestifs permettent de mettre en évidence, chez ces organismes, des caractères trophiques originaux. Certaines pièces buccales, notamment

le scaphognathite du maxille 2 et le premier maxillipède, sont hypertrophiées. L'augmentation de surface qui en résulte est mise à profit par plusieurs types de bactéries filamenteuses et en bâtonnets (*pl. D*). L'analyse préliminaire du contenu stomacal à la micro-sonde révèle la présence massive de particules minérales de sulfures et d'oxydes de fer, ainsi que des phosphates et/ou sulfates de calcium, présentant un classement antéro-postérieur : particules ocre/particules plus fines gris clair/pâte amorphe gris noir. Les crevettes *Chorocaris chacei* ont les mêmes caractéristiques trophiques, avec une tendance à la nécrophagie, suggérée par la présence de nombreux individus dans les nasses appâtées et de débris de carapace de crustacés dans les contenus stomacaux. Le compartiment des consommateurs primaires est complété par les modioles qui ingèrent de fines particules de sulfures parmi lesquelles on distingue des micro-organismes semblables à des bactéries. Elles hébergent un polychète Polynoïdae commensal, *Branchipolynoe seepensis*.

L'échelon des suspensivores-détritivores est représenté par les actinies, les ophiures et la macrofaune des sédiments hydrothermaux, notamment les polychètes. Ces organismes profitent probablement pour une large part de l'importante production libérée par l'activité biologique des crevettes. La capture par nasse de crevettes *Alvinocaris markensis*, d'une galathée *Munidopsis crassa* et de crabes *Segonzacia mesatlantica*, montre clairement leur comportement nécrophage qui s'exerce au moins en partie aux dépens des crevettes mortes et des exuvies dont des fragments ont été observés dans l'estomac d'un crabe. Le gastéropode *Phymorhynchus* est, occasionnellement, nécrophage des crevettes *Rimicaris* fraîchement mortes. L'estomac des juvéniles de *Rimicaris* contient parfois un copépode siphonostome (prédation ou ingestion de mue?). Les poissons Zoarcidae ont un comportement très indolent et sont moins attirés par les appâts que les Synphobranchidae. Seul le Macrouridae *Nematonurus armatus*, fréquemment observé autour des fumeurs, constitue un prédateur direct des crevettes *Rimicaris* dont une vingtaine d'individus ont été identifiés dans l'estomac d'un spécimen capturé par nasse.

IV. DISCUSSION. — Les sites hydrothermaux de l'Atlantique présentent, avec la plupart des sites de dorsales rapides du Pacifique, des similitudes notables concernant la nature et la composition des sulfures, le pH et la température des fluides ([8], [9], [10]). Des ressemblances existent avec les dorsales lentes et intermédiaires du NE Pacifique, portant sur la disposition, la morphologie et la taille des sites ([7], [11]). En revanche, la composition et la microdistribution des peuplements sont différentes de celles de tous les sites connus du Pacifique. Les espèces vagiles y sont largement représentées, ce qui explique que la zonation autour des sources ne soit pas aussi marquée que dans le Pacifique où les espèces sessiles ou peu mobiles dominent, notamment pour les consommateurs primaires (vestmentifères, alvinelles) et une bonne partie du cortège des consommateurs secondaires (serpules, patelles, cirripèdes). La faible représentation de taxons vicariants sur un site présentant autant de points communs avec les autres sites peut s'expliquer par la combinaison de plusieurs facteurs. Le Snake Pit, à l'instar des autres sites de dorsales lentes, est le résultat d'une activité hydrothermale épisodique liée à des cycles tectono-volcaniques fréquents se produisant à la même place. Il en résulte une accumulation importante de dépôts hydrothermaux suivie de fissurations et d'éboulements ([7], [11], [12]). Cette instabilité du substrat, accentuée par un relief plus prononcé, constitue vraisemblablement un facteur défavorable à l'installation d'espèces sessiles. Par ailleurs, la profondeur importante, associée à la rareté des apports trophiques de surface d'une région océanique considérée comme oligotrophe, joue très probablement le rôle de barrière biogéographique prohibant l'accès de nombreuses espèces (hydrothermales ou

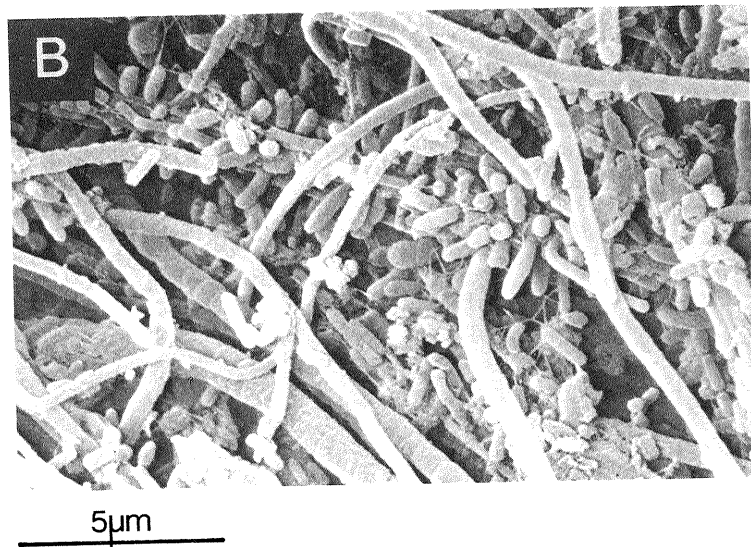
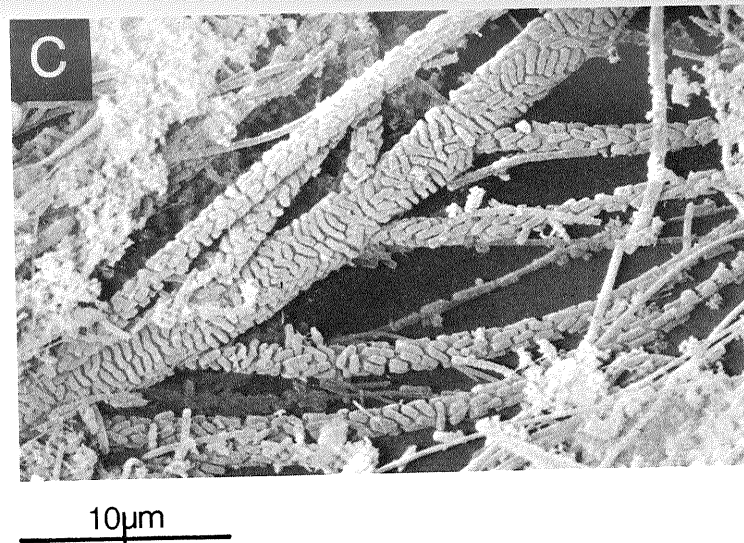
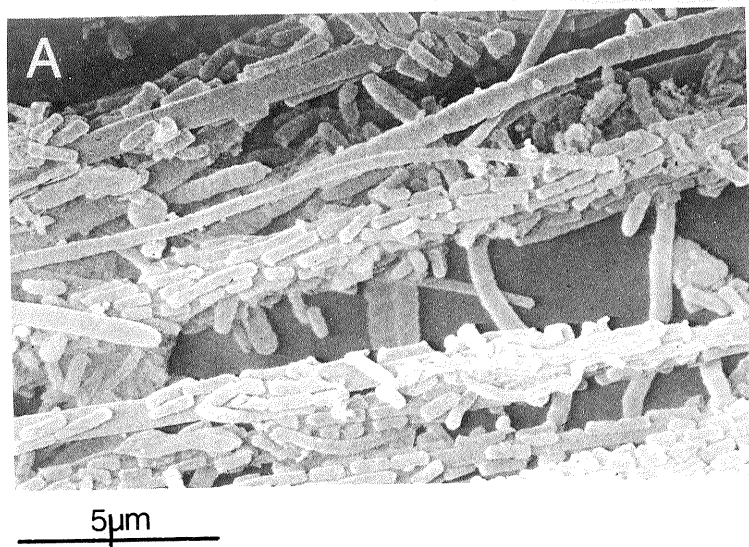
TABLEAU

Liste des espèces récoltées et/ou observées, et distribution en fonction des habitats spécifiques.

List of sampled and/or observed species, and distribution according to specific habitats.

LISTE DES ESPECES LIST OF SPECIES			LAVES PILLOW AREA	DEPOTS SULFUREUX SULFIDE DEPOSITS	FLUIDES MOIRES DIFFUSE VENTING	FUMEURS NOIRS DIFFUSEURS BLACK SMOKERS BEEHIVE DIFFUSERS
PORIFERA CNIDARIA	Demospongiae	<i>Asbestopluma</i> sp. C. LEVI		---	---	
	Hydrozoa	<i>Candelabrum</i> sp. W. VERVOORT	—	---	---	
		<i>Halisiphonia arctica</i> Kramp, 1932		---	---	
	Actinaria	<i>Parasicyonis ingolfi</i> Carlgren, 1942	—	---	---	
	Zoantharia	gen. sp.	observés	---	---	
NEMATODA	Chromadoridae	<i>Chromadorita</i> sp. N. GOURBAULT		---	---	
	Anticomidae	<i>Anticoma</i> sp.		---	---	
	Trefusiidae	<i>Rhabdocoma</i> sp.		---	---	
	Diplopeltidae	<i>Araeolaimus</i> sp.		---	---	
	Desmodoridae	<i>Acanthopharynx</i> sp.		---	---	
	Linhomoeidae	<i>Megadesmolaimus</i> sp.		---	---	
NEMERTA POLYCHAETA	Lineidae	<i>Lineus</i> sp. G. VERNET	observés	---	---	
	Spionidae	gen. sp. D. DESBRUYERES	3	---	---	
	Capitellidae	gen. sp. "	4	---	---	
	Ampharetidae	gen. sp. "	1	---	---	
	Amphinomidae	gen. sp. "	1	---	---	
GASTROPODA	Polynoidae	<i>Branchiopolynoë seepensis</i> Pettibone, 1986	10	---	---	
	Scissurellidae	<i>Sutilizona</i> sp. J. MC LEAN	5	---	---	
	Clypeosectidae	<i>Pseudorimula mesatlantica</i> J. MC LEAN	21	---	---	
	Skeneidae	<i>Protolira valvatooides</i> Warén & Bouchet, 1991	5	---	---	
	Turridae	<i>Phymorhynchus</i> sp. 1 A. WAREN & BOUCHET	9	---	---	
BIVALVIA	Mytilidae	<i>Bathymodiolus</i> sp. B. METIVIER	25	---	---	
	Vesicomyidae	gen. sp.	1	---	---	
ARTHROPODA	Halacaridae	<i>Agauopsis auzendei</i> Bartsch, 1990	4	---	---	
	Pycnogonida	<i>Sericosura mitrata</i> (Gordon)	1	---	---	
	Ostracoda	<i>Poseidonamicus</i> sp. A.M. BODERGAT	2	---	---	
	Copepoda Siphonostomatoida					
		<i>Stygiopontius pectinatus</i> Humes, 1987	109	---	---	---
		<i>Stygiopontius</i> sp. A A. HUMES	1	---	---	---
		<i>Stygiopontius</i> sp. B "	4	---	---	---
		<i>Stygiopontius</i> sp. C "	35	---	---	---
	Copepoda Harpacticoida					
		4 sp. A. DINET	7	---	---	---
	Amphipoda	<i>Euandania</i> aff. <i>ingens</i> M. THURSTON	1	---	---	---
	Tanaidacea	<i>Typhlotanais</i> sp. M. GUTU	2	---	---	---
	Decapoda Bresiliidae					
		<i>Alvinocaris markensis</i> Williams, 1988	10	---	---	---
		<i>Chorocaris chacei</i> (Williams & Rona, 1986)	98	---	---	---
		<i>Rimicaris exoculata</i> Williams & Rona, 1986	400	---	---	---
	Decapoda Nephropidae					
		<i>Thimopides</i> sp. M. DE SAINT-LAURENT	1	---	---	---
	Decapoda Bythograeidae					
		<i>Segonzacia mesatlantica</i> (Williams, 1988)	8	---	---	---
	Decapoda Galatheidae					
		<i>Munidopsis crassa</i> Smith, 1885	1	---	---	---
ECHINODERMATA	Holothuroidea	<i>Chiridota</i> aff. <i>laevis</i> D. PAWSON	1	---	---	---
	Ophiacanthidae	gen. sp. M. SIBUET	80	---	---	---
PISCES	Synphobranchiidae	gen. sp. P. GEISTDOERFER	observés	---	---	---
	Macrouridae	<i>Nematonurus armatus</i> "	1	---	---	---
	Zoarcidae	gen. sp.	observés	---	---	---
	Bythitidae	gen. sp.	observés	---	---	---

— VAGILE    — SESSILE    - - ABSENCE D'ECHANTILLONNAGE DE MACROFAUNE  
ABSENCE OF SMALL FAUNA SAMPLING



Photographies au MEB des bactéries filamenteuses et en bâtonnet sur pièces buccales de crevettes. A : *Rimicaris exoculata*; B : *Chorocaris chacei*; C : *Chorocaris chacei* juvénile.

SEM photographs of filamentous and rod-shaped bacteria on the shrimps' mouthparts. A: *Rimicaris exoculata*; B: *Chorocaris chacei*; C: *Chorocaris chacei* juvenile.

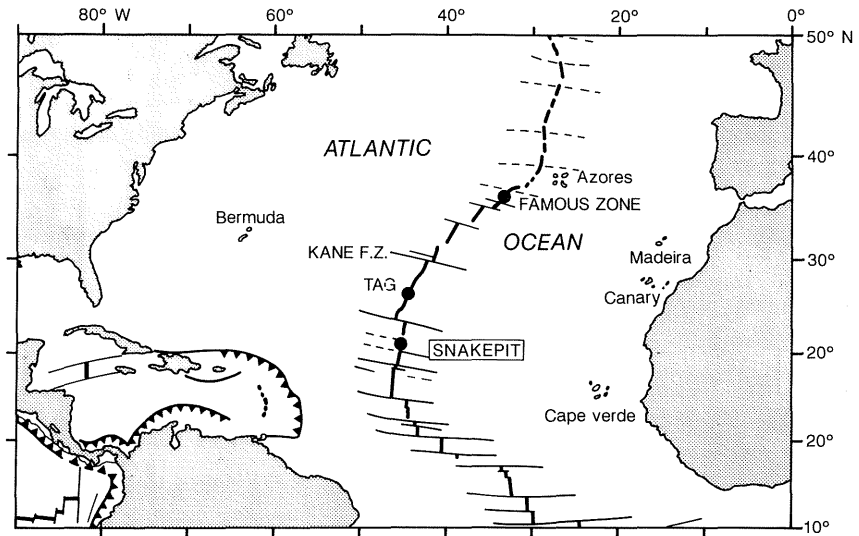


Fig. 1

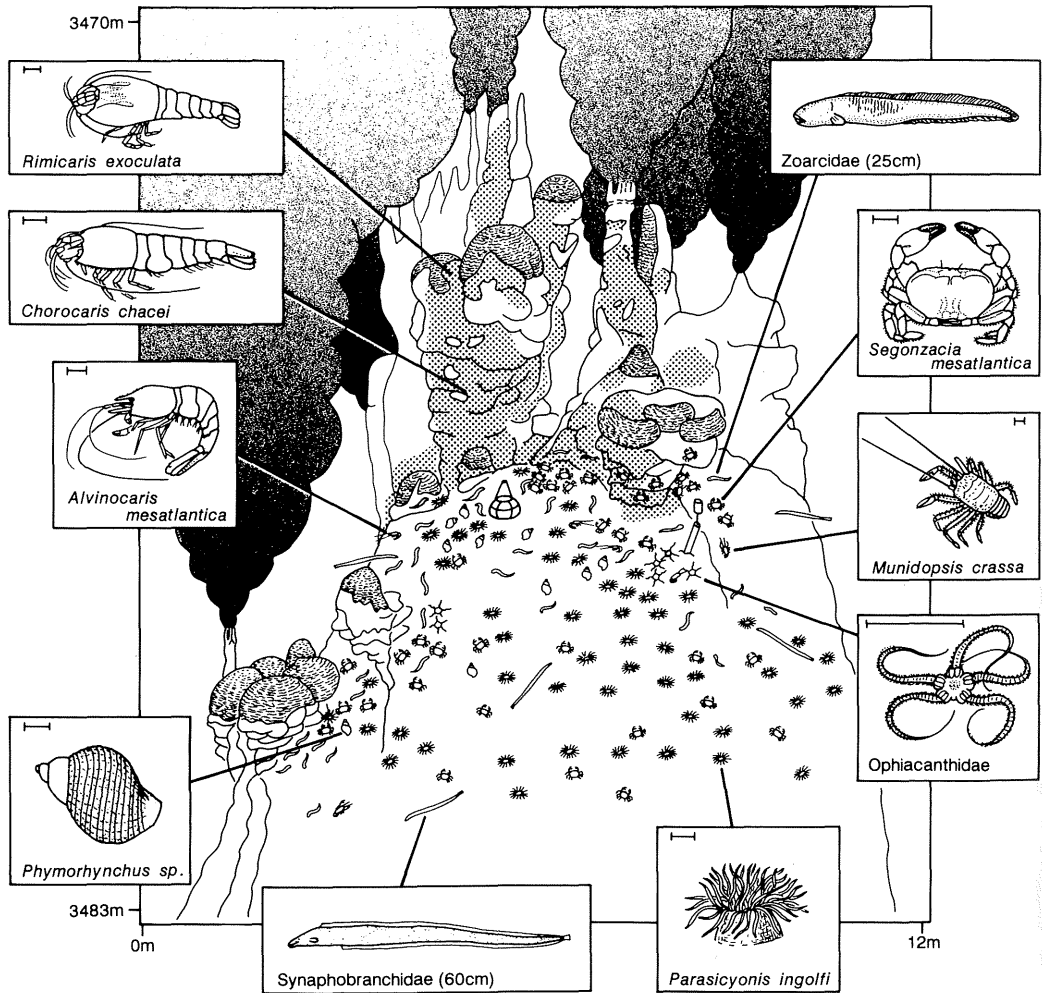


Fig. 2



## EXPLICATIONS DE LA PLANCHE II

Fig. 1. — Carte de la dorsale médio-atlantique et localisation de l'aire du Snake Pit.

Fig. 1. — Location map of Mid-Atlantic Ridge and location of Snake Pit area.

Fig. 2. — Représentation de la face sud du complexe des *Ruches* et distribution de la mégafaune. Les surfaces grisées représentent les aires occupées par les crevettes. Chaque échelle représente 1 cm.

Fig. 2. — South side of Les Ruches and megafaunal distribution. Greyish surfaces show the shrimp areas. Scale bar = 1 cm.

non) à des profondeurs supérieures à 3 000 m. Cette profondeur est généralement considérée comme une des discontinuités bathymétriques de la faune de grande taille ([13], [14]).

Les bactéries chimioautotrophes endosymbiotiques, qui sont à la base de tous les écosystèmes hydrothermaux, n'ont pas été mises en évidence chez les crevettes *Rimicaris* [15]. Toutefois, une forte activité de la RuBPCase sur leurs pièces buccales a été signalée [16]. L'observation *in situ* suggère aussi l'existence d'un système symbiotique. On peut penser en effet que les crevettes s'agglutinent autour des sources chaudes pour rechercher les éléments chimiques nécessaires au métabolisme des bactéries épibiontes des pièces buccales. Un système analogue a été décrit chez les espèces de polychètes *Alvinella* du Pacifique oriental qui portent des bactéries épibiontes. Certaines de ces bactéries se sont révélées chimioautotrophes et pourraient participer à la nourriture du ver. Les bactéries filamenteuses, qui n'ont pas montré une capacité chimiosynthétique, pourraient être impliquées dans des processus de détoxification [17]. Le fonctionnement de ce système serait étroitement dépendant des variations temporelles des facteurs physico-chimiques du fluide dans lequel vivent ces vers ([18], [19]). Par leur mobilité, les crevettes peuvent créer elles-mêmes ces variations en alternant leurs séjours en milieu anoxique (fluide tiède sulfureux) et en milieu oxygéné (eau de mer froide). De fait, on observe que les crevettes séjournent au pied des édifices où elles semblent brouter des particules minérales et sans doute aussi des bactéries sulfo-oxydantes, dont des populations ont été mises en évidence à la surface de sulfures massifs. L'existence de la symbiose précédemment décrite chez les crevettes pose néanmoins le problème de la ré-infestation bactérienne après chaque mue.

En dépit de leur importance numérique (80 000 individus estimés pour le complexe des *Ruches*), les crevettes représentent une biomasse faible (poids humide de 1 à 1,2 kg/m<sup>2</sup>) comparée à celle des consommateurs primaires des sites du Pacifique, estimée à 2,4 kg/m<sup>2</sup> sur les « pôles chauds » (*Alvinellidae*) et 8,5 kg/m<sup>2</sup> sur les « pôles froids » (vestimentifères) [20]. Compte tenu de la faible représentation des autres compartiments trophiques, on peut penser qu'une bonne partie de la production engendrée par cette biomasse est exportable vers les zones abyssales environnantes [21] soit à travers le réseau alimentaire, soit directement par migrations. En réalité, en dehors des *Macrouridae*, prédateurs occasionnels des crevettes, ces zones n'abritent aucune faune visible susceptible de profiter de cette production. Cette constatation est à rapprocher des expériences, réalisées sur la dorsale pacifique à 13°N, qui ont révélé que l'exportation des débris d'origine hydrothermale est faible et s'accompagne de composés minéraux toxiques pour des organismes non adaptés [22].

Comment comprendre le problème de la pérennité des peuplements du Snake Pit? Si l'on admet, comme on l'a vu précédemment, la cessation et la reprise périodiques de l'activité hydrothermale au même endroit, le problème, pour les consommateurs primaires, n'est plus de se déplacer pour coloniser un site plus favorable, mais de survivre sur un

site à l'environnement instable. On peut penser que les bactéries sulfo-oxydantes libres, capables de se développer sur les sulfures à basse température, et autres bactéries présentes, peuvent constituer une source trophique-relai susceptible de maintenir un stock de consommateurs primaires entre deux périodes hydrothermales.

Les informations faunistiques ont été utilisées avec l'agrément de leur auteur : C. Lévi (spongiaires), W. Vervoort (hydrides), D. Doumenc (actiniaires), N. Gourbault (nématodes), G. Vernet (némertes), D. Desbruyères (polychètes), P. Bouchet, J. McLean et A. Warén (gastéropodes), B. Métivier (bivalves), I. Bartsch (halacariens), A. Child (pyncogonides), A. M. Bodergat (ostracodes), A. Humes et A. Dinot (copépodes), M. Thurston (amphipodes), M. Gutu (tanaïdacs), M. de Saint-Laurent (néphropidée et galathée), D. Guinot (crabes), D. Pawson (holothuries), M. Sibuet (ophiures), P. Geistdoerfer (poissons).

Note remise le 26 février 1992, acceptée le 9 avril 1992.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] P. A. RONA et coll., *Nature*, 321, 1986, p. 33-37.
- [2] O. D. P. LEG 106 SCIENTIFIC PARTY, *Geology*, 14, 1986, p. 3739-3762.
- [3] J. F. GRASSLE, *Advances in marine Biology*, 23, 1986, p. 301-362.
- [4] C. MEVEL et coll., *C. R. Acad. Sci. Paris*, 308, série II, 1989, p. 545-552.
- [5] J. A. KARSON et coll., *Mar. Geophys. Res.*, 10, 1988, p. 92-107.
- [6] G. THOMPSON et coll., *Can. Mineral.*, 26, 1988, p. 697-711.
- [7] P. GENTE et coll., *Tectonophysics*, 190, 1991, p. 1-29.
- [8] A. C. CAMPBELL et coll., *Nature*, 335, 1988, p. 514-519.
- [9] P. JEAN-BAPTISTE et coll., *Earth Planet. Sci. Lett.*, 106, 1991, p. 17-28.
- [10] Y. FOUQUET et coll., *Econ. Geol.* (accepté).
- [11] V. TUNNICLIFFE, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 29, 1991, p. 319-407.
- [12] C. LALOU et coll., *Earth Planet. Sci. Lett.*, 97, 1990, p. 113-128.
- [13] N. G. VINOGRADOVA, *Deep-Sea Research*, 8, 1962, p. 245-250.
- [14] R. S. CARNEY et coll., in G. ROWE éd., *Deep-Sea Biology, the Sea*, 8, Wiley Interscience Publication, 1983, p. 371-398.
- [15] C. L. VAN DOVER et coll., *Mar. Biol.*, 98, 1988, p. 209-216.
- [16] H. W. JANNASCH et coll., *Ridge Events*, 2, 1991, p. 19.
- [17] D. DESBRUYÈRES et coll., *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6, 1985, p. 103-116.
- [18] K. S. JOHNSON et coll., *Deep-Sea Research*, 35, 1988, p. 1723-1744.
- [19] P. CHEVALDONNE et coll., *Deep-Sea Research*, 38, 1991, p. 1417-1430.
- [20] A. FUSTEC et coll., *Oceanol. Acta*, 8, 1988, p. 15-21.
- [21] L. LAUBIER, *Actes de Colloques IFREMER*, 12, 1991, p. 134-160.
- [22] A. KHRIPOUNOFF et coll., *Deep-Sea Research*, 38, 1991, p. 729-744.