

Ride du Pacifique oriental
Sources hydrothermales
Biomasses
Benthos abyssal

East Pacific Ridge
Hydrothermal vents
Biomass
Deep-sea animals

Estimation de la biomasse des peuplements associés aux sources hydrothermales profondes de la dorsale du Pacifique oriental à 13°N

Alain FUSTEC ^a, Daniel DESBRUYÈRES ^a, Lucien LAUBIER ^b

^a Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de Brest, B.P. 337, 29273 Brest Cédex, France.

^b IFREMER, 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris, France.

RÉSUMÉ

Les peuplements hydrothermaux qui se développent autour des sources hydrothermales actives de la dorsale du Pacifique oriental (EPR) sont biologiquement très riches, surtout si on les compare à l'extrême pauvreté des basaltes environnants.

Pour tenter d'estimer la biomasse de ces peuplements, nous nous sommes appuyés sur une étude téléanalytique effectuée à partir des clichés et des enregistrements vidéoscopiques recueillis sur le site 13°N par le submersible habité français Cyana au cours des campagnes *Biocyatherm* et *Biocyarise*. Les biomasses individuelles moyennes de chacune des populations ont été estimées à partir d'une petite collection réalisée sur différents sites de la dorsale.

Nous avons considéré à l'intérieur de l'écosystème hydrothermal, les deux pôles de peuplement associés aux manifestations "chaudes" et "froides", c'est-à-dire aux manifestations liées aux venues hydrothermales comprises entre 2 et 30°C et celles associées avec les "fumeurs" et les "diffuseurs" dont la température interne est très élevée : 200°C à 350°C. Les premiers sont dominés par les vestimentifères et les bivalves, les seconds par les "vers de Pompéi" (annélides polychètes Alvinellidae). Les biomasses de ces deux peuplements d'un même écosystème sont très inégales, dominées par des peuplements du pôle froid dont la biomasse moyenne peut atteindre 8,5 kg poids frais/m² alors que celle des peuplements "chauds" est de l'ordre de 2,40 kg de poids frais/m². Cette différence de richesse ne semble pas liée à une moindre production primaire mais beaucoup plus à la présence, dans les peuplements du pôle froid, d'association de type "symbiose trophique" entre les producteurs primaires et les producteurs secondaires.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 15-21.

ABSTRACT

Biomass estimation of animal communities associated with deep-sea hydrothermal vents near 13°N/EPR

Luxuriant populations thriving close to deep-sea hydrothermal vents on the EPR are, biologically, far more abundant than the usual fauna elsewhere in the deep ocean. In order to estimate the biomass, we used photogrammetric and videogrammetric data collected at 13°N/EPR by the French manned submersible Cyana during the *Biocyatherm* and *Biocyarise* cruises. Mean individual biomasses were estimated from samples collected in different EPR vent areas.

Within the hydrothermal ecosystem, we considered the two distinct faunal assemblages associated respectively with low- and high-temperature vents (i.e. 2-30°C and 200-360°C). The former assemblage is characterized by giant tube worms and bivalves, the latter by the so-called "Pompeii worms" (Polychaetous annelids Alvinellidae). The biomasses in the two assemblages differ dramatically: the cold vent biomass may reach 8.5 kg (wet weight)/m²,

far in excess of the hot vent biomass which amounts to 2.4 kg (wet weight)/m². Such a difference does not appear to be linked to lower primary production, but due rather to a higher integrated symbiosis between primary and secondary producers in cold vent assemblages, hot vent secondary production being dependent upon separate ingestion/digestion processes.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris, 4-7 November, 1985, Proceedings, 15-21.

INTRODUCTION

Depuis la découverte initiale de Lonsdale (1977) sur la ride des Galapagos, de nombreuses autres régions d'hydrothermalisme actif profond ont été signalées : la ride du Pacifique oriental (E.P.R.) à 21°N (Hékinian *et al.*, 1980 ; Spiess *et al.*, 1980), à 13°N (Desbruyères *et al.*, 1982), à 17°S (Renard, comm. pers.), le bassin des Guaymas (Grassle, 1984 ; Grassle *et al.*, 1985) enfin le système de rides Juan de Fuca/Explorer (Chase *et al.*, 1985 ; Tunnicliffe *et al.*, 1985).

A chaque nouvelle découverte, les observateurs soulignent la luxuriance des peuplements animaux qui prospèrent autour des événements. Cette richesse est d'autant plus remarquable que la faune qui colonise les basaltes environnants est pauvre et éparse. Cependant, jusqu'à ce jour, aucune tentative de quantification n'a été menée et seules trois publications ont abordé ce problème : Childress (cité par Somero *et al.*, 1983) et Laubier

(1982) ont estimé la biomasse d'un bouquet de *Riftia pachyptila* à 10-15 kg/m² ; d'autre part, Hessler et Smithey (1983) évaluent la biomasse d'une population de *Bathymodiolus thermophilus* à Mussel Bed (Galapagos) à 10,1 kg/m² pour une densité de 312 individus/m². L'absence de données plus complètes est avant tout liée à l'extrême difficulté à dénombrer la faune de substrat dur, en particulier dans les zones très tourmentées de la dorsale. Il nous a paru intéressant de tenter d'estimer la biomasse des populations les plus abondantes sur les sites où notre équipe a installé une station permanente et qui font l'objet d'un programme d'étude pluriannuel : la zone située par 13°N sur la ride du Pacifique oriental (fig. 1). Nous avons choisi de comparer les biomasses des peuplements de pôles froids et chauds de l'écosystème hydrothermal (Fustec, 1985) en deux sites où ils sont isolés et bien individualisés, ainsi que la répartition de la biomasse des différents échelons trophiques.

Fondée sur des échantillons de petite taille et l'hypothèse, sans doute non vérifiée, de l'unimodalité de distribution des tailles individuelles, cette estimation ne peut être considérée que comme contribution préliminaire à l'étude de la richesse comparée des différents peuplements de l'écosystème hydrothermal profond.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Depuis quelques années, l'un de nous (Fustec, 1985 ; Fustec *et al.*, 1987) s'est attaché à développer une méthodologie d'exploitation des images photographiques et vidéoscopiques recueillies par les submersibles habités.

La difficulté de quantification est due à la position oblique des capteurs d'images sur le submersible et à ses variations d'assiette. Les tailles sont estimées à partir de comparaisons directes avec celles d'objets de taille connue (marqueurs, nasses, boîtes d'expérimentation) situés dans le même plan. A partir de ces estimations de taille ou de longueur, une cartographie des zones est réalisée, par itérations successives, en tenant compte de relèvements d'amers et d'alignements successifs permettant de construire une esquisse des sites, chaque zone ayant été observée selon de nombreux relèvements au cours de l'ensemble des plongées réalisées. Les zones étant trop petites pour être cartographiées au moyen du sondeur multifaisceau (seabeam), la bathymétrie est réalisée à partir des données des capteurs de pression et d'altitude du submersible, à l'intérieur de l'esquisse géographique des sites. Une telle approche ne peut être que préliminaire et ne peut remplacer l'utilisation de méthodes plus précises, telles que la vidéogrammétrie ou la photogrammétrie stéréoscopique (Smithey, Hessler, 1985).

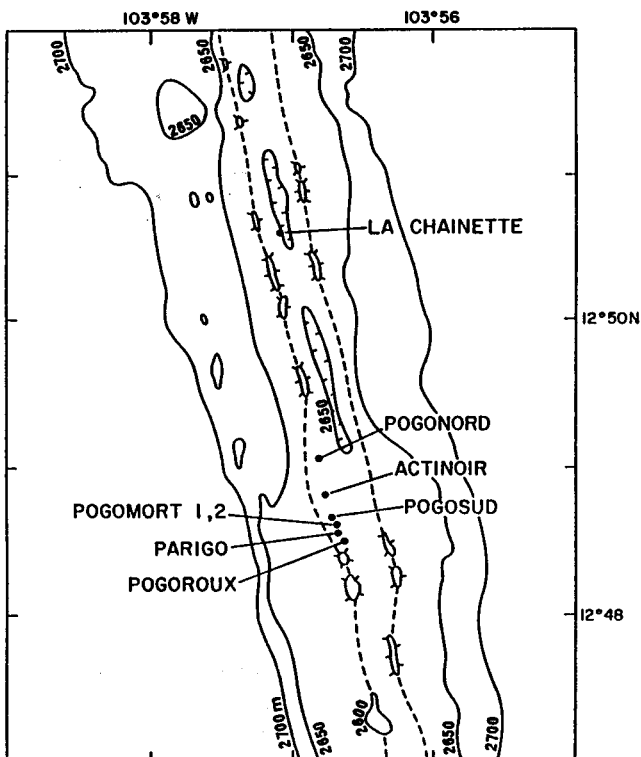


Figure 1
Portion de graben de la ride du Pacifique oriental étudiée au cours des missions de biologie *Biocytherm* (mars 1982) et *Biocyarise* (mars 1984). Les escarpements qui encadrent le graben et le dominant d'une cinquantaine de mètres sont figurés en traits pointillés.
EPR segment studied during the Biocytherm (March 1982) and Biocyarise (March 1984) biological cruises. The graben walls, some fifty metres in height, are outlined on the map by dashed lines.

Sur les sept sites explorés au cours des missions de plongée *Biocytherm* (mars 1982) et *Biocyarise* (mars 1984), 200 heures d'enregistrement vidéoscopiques et 9000 diapositives ont été analysées.

Les biomasses sont déduites des densités de chaque population, en affectant à chaque individu la biomasse individuelle moyenne d'une petite collection prélevée sur la zone 13°N ou sur le site des Galapagos au cours de la mission *Galapagos 85* (Felbeck, comm. pers.).

Une bonne estimation des biomasses nécessiterait, bien entendu, un échantillonnage plus rigoureux, en particulier au niveau des populations de grande importance pondérale. Cependant, étant donné l'ampleur des variations constatées, même visuellement, entre les différents peuplements, nous pensons qu'une estimation préliminaire permet de fixer les idées quant à l'ordre de grandeur du phénomène.

RÉSULTATS

Pogosud

Morphologie du site

Les anomalies thermiques mesurées sur le site de Pogosud sont contenues dans une aire de 100 m² (fig. 2). Elles sont localisées sur un plateau incliné vers l'Ouest et limité à l'Est par un escarpement approximativement orienté Nord-Sud. Au centre du site, des dépôts de sulfures et des petits édifices éteints témoignent d'une activité ancienne de haute température. Les mesures effectuées lors de nos campagnes ne révèlent pas de températures supérieures à 20°C. En observant le mouvement des particules en suspension, au-dessus des principaux groupes dressés de vestimentifères de l'espèce *Riftia pachyptila*, nous avons pu estimer que la vitesse d'émission de fluide est de l'ordre de 1 dm/s. Cette observation est en accord avec les vitesses mentionnées par Corliss *et al.* (1979), 2 à 10 cm/s sur les événements des Galapagos où les températures mesurées ont une valeur maximale de 17°C.

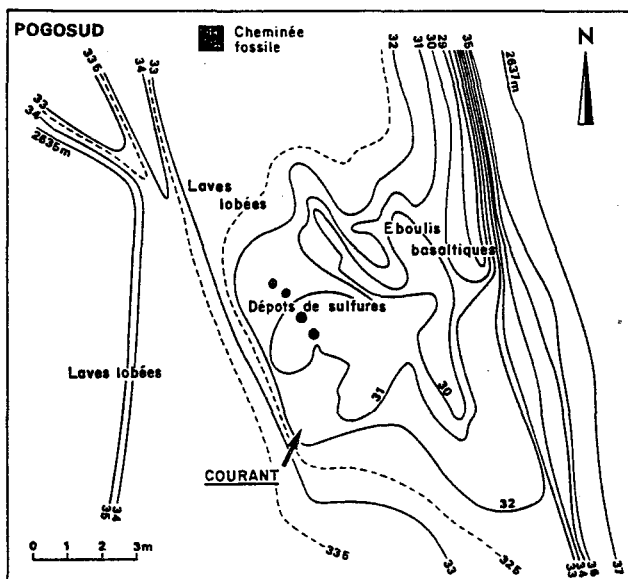


Figure 2
Levé bathymétrique du site Pogosud.
Bathymetry of the Pogosud site.

Consommateurs primaires

La faune de ce site est dominée par *Riftia pachyptila*, qui se présente sous deux aspects : d'une part, des groupes denses d'individus dressés, dont les plus centraux sont aussi les plus grands et donnent une forme pyramidale à l'ensemble ; d'autre part un ensemble de groupes peu denses, aux individus couchés, où l'on observe de nombreux tubes vides. Les premiers se développent autour des sources les plus chaudes sur une surface totale d'environ 14 m², les seconds dans des zones où la température ne dépasse pas 5°C et sur une surface plus réduite estimée à 6 m² (fig. 3).

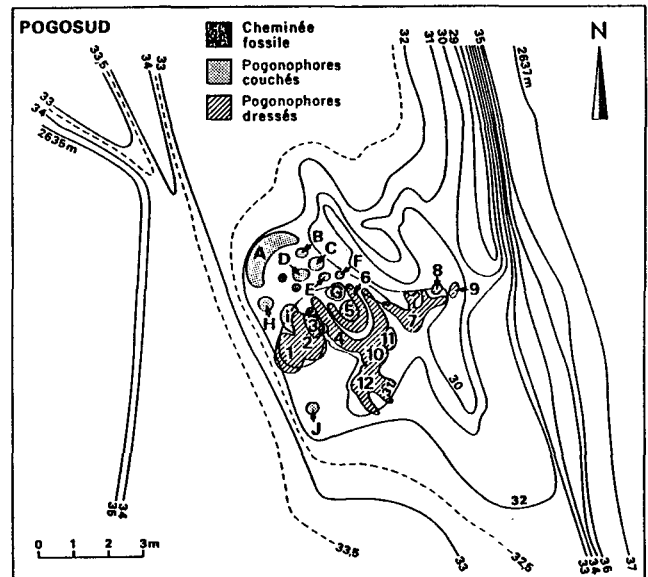


Figure 3

Cette carte montre la répartition des vestimentifères de l'espèce *Riftia pachyptila* sur le site Pogosud. Les groupes désignés par des chiffres (de 1 à 12) sont constitués d'animaux dressés. Ceux désignés par des lettres sont constitués d'animaux couchés (A à J) ; ils sont moins denses.

Vestimentiferan populations of Pogosud. At the centre is an area of sulphide deposits and dead chimneys where Riftia pachyptila is abundant. A dozen dense and standing vestimentiferan groups were distinguished (n° 1-12) and about ten sparse and recumbent groups were observed (letters A-J).

La biomasse individuelle obtenue, aux Galapagos, sur 52 spécimens dont la taille moyenne est de 47 cm est, en poids frais, de 250 g (Felbeck, comm. pers.). Les huit individus prélevés dans la première zone au cours de la campagne *Biocyarise* ont une taille individuelle moyenne de 48 cm. Nous avons donc retenu comme estimation vraisemblable, un poids frais total individuel de 300 g, tube compris (50 g) pour les vestimentifères de ce site. Dans la zone où ils sont dressés, environ 2500 panaches branchiaux ont été dénombrés. Deux cents autres branchies ont été comptées dans les zones où les tubes sont peu denses. Dans les zones où les individus sont dressés, la biomasse des vestimentifères est de l'ordre de 53,5 kg/m² tube compris (44,6 kg/m², les tubes étant exclus). Dans la zone de faible densité, la biomasse moyenne est de l'ordre de 10 kg/m² (tubes compris).

Sur le site Pogosud, la biomasse totale des vestimentifères est de 810 kg répartis sur 20 m².

Aucun calcul global n'a pu être effectué sur la population de *Bathymodiolus thermophilus*, car le dénombrement de la population est rendu impossible par la position des individus, cachés sous les tubes de *Riftia* ou les blocs

basaltiques. On doit cependant noter que les modioles tiennent, sur certains sites où les densités atteignent ou dépassent 40 individus/m², une place non négligeable dans la pyramide des biomasses : le poids moyen calculé sur 107 spécimens des Galapagos par Felbeck (comm. pers.) est de 55 g de poids frais par individu (hors coquille).

La biomasse des Serpulidae est négligeable : les individus d'une espèce nouvelle attribuée au genre *Protis*, *Protis hydrothermica*, ont un poids moyen de 15 mg (dix individus pesés) ; ceux qui appartiennent à une nouvelle espèce d'un genre nouveau, *Laminatubus alvini*, ont un poids individuel moyen de 60 mg. La biomasse des Serpulidae ne pourrait donc dépasser, même dans les cas les plus favorables, 24 g/m² (400 individus/m² de la seconde espèce), et peut être négligée en regard de la biomasse des vestimentifères.

Les consommateurs primaires du site Pogosud représentent donc une biomasse supérieure à 800 kg de poids frais.

Carnivores

L'effectif de la population de poissons Zoarcidae appartenant à l'espèce *Thermarces cerberus*, sur l'ensemble du site, a été grossièrement estimé à 300 individus : en déplaçant le bras télémanipulateur à l'intérieur d'une population isolée de vestimentifères, on a provoqué la fuite d'un groupe de Zoarcidae que nous avons dénombré. L'effectif obtenu a été extrapolé à l'ensemble de la population en supposant une répartition homogène à l'intérieur des "buissons" de vestimentifères. Le poids moyen d'un Zoarcidae étant de 130 g (moyenne sur 8 individus), leur biomasse représente 40 kg de poids frais. Cette biomasse importante ne recouvre pas l'ensemble de celle de l'échelon carnivore sur ce site : en effet, si l'effectif de la population du brachyoure *Bythograea thermydron* n'a pu être estimé (ces animaux sont le plus souvent cachés) sa biomasse n'est sans doute pas négligeable. Ces crabes ont un poids frais moyen de 50 g (moyenne sur 4 individus). La population estimée visuellement sur

l'ensemble du site était de 50 individus alors qu'une nasse appâtée avait permis de capturer un nombre comparable d'individus de cette espèce en deux jours de pêche sans qu'il y ait diminution du stock visible. Les carnivores représentent donc sur ce site une biomasse d'au moins 45 kg de poids frais.

Détritivores

Les galathées, dont tous les individus appartiennent à une ou plusieurs espèces du genre *Munidopsis*, sont réparties dans une aire d'environ 100 m² autour du centre d'émission du fluide. Sur cette aire, l'effectif de la population est d'environ 400 individus. Le poids moyen des galathées capturées étant de 19 g (7 individus pesés), on peut estimer la biomasse totale à environ 8 kg. Le poids des autres espèces de détritivores, en particulier des décapodes natantia, n'a pu être estimé, mais peut être négligé en comparaison de celui des galathées. Les détritivores ne représentent sur ce site qu'une biomasse d'environ 8 kg de poids frais.

La biomasse totale du site Parigo est supérieure à 875 kg de poids frais, soit une biomasse moyenne de 8,5 kg/m².

Actinoir

Morphologie du site

Le site est dominé par un grand édifice hydrothermal d'une quinzaine de mètres de hauteur (fig. 4, 5). Ses parois laissent diffuser un fluide opalescent par une partie de leur surface, tandis que d'autres parties sont minéralisées ; la

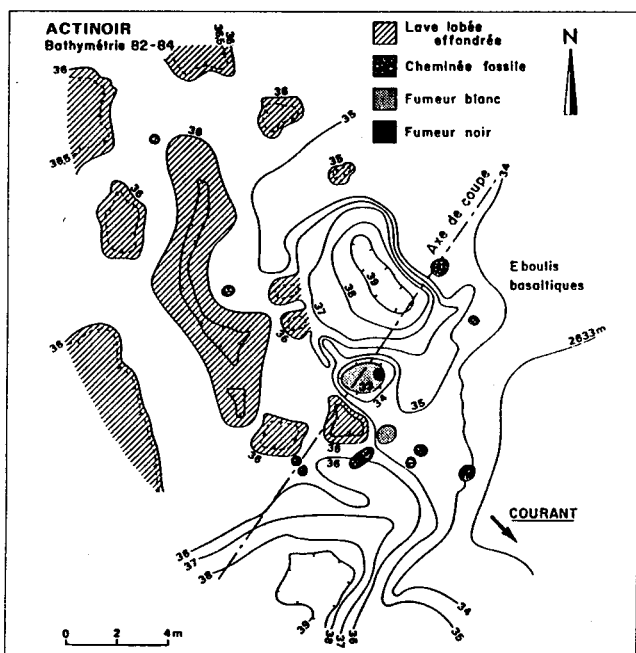


Figure 4
Levé bathymétrique du site Actinoir.
Bathymetry of the Actinoir site.

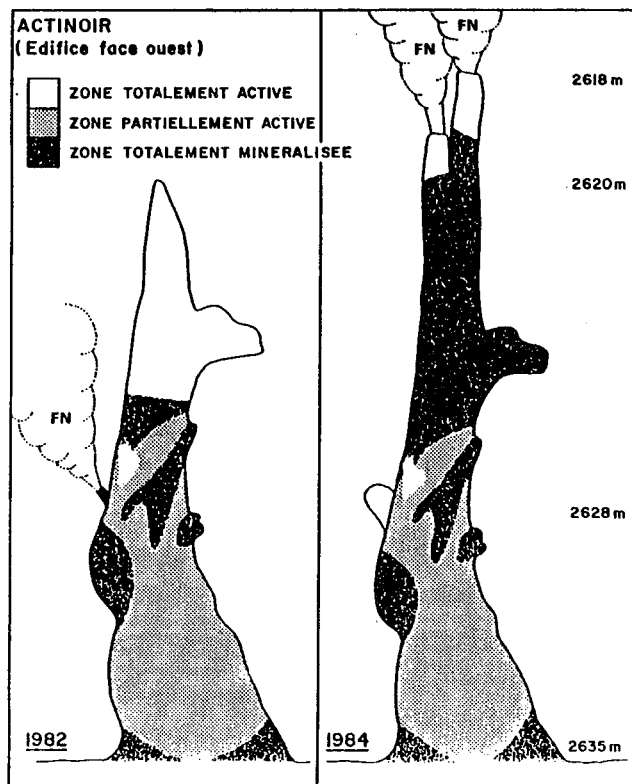


Figure 5
Évolution de l'édifice actif central d'Actinoir entre 1982 et 1984.
Temporal evolution of the active smoker of Actinoir between 1982 and 1984: increase in height and gradual clogging of the walls; increased outflow at the top and formation of two active black smokers; vertical growth of the edifice (at least 2 m).

base de l'édifice a un diamètre d'environ 3 m. En 1982, à mi-hauteur, un fumeur noir émet un fluide hydrothermal chargé dont la température mesurée est de 320°C ; la vitesse d'émission est de l'ordre de quelques mètres par seconde. En 1984, l'édifice a grandi de 2 m et deux ouvertures apicales émettent un fluide noir. Les polychètes Alvinellidae couvrent les parties actives de l'édifice, soit environ 50 % de la surface, alors que les parties minéralisées ont été désertées par la faune à l'exception de quelques actinies. Au sud-est de ce site, un petit édifice sphérique actif d'un mètre de diamètre est couvert de tubes d'Alvinellidae qui lui donnent un aspect hirsute. Comme tous les sites "haute température", Actinoir est dominé par les Alvinellidae : *Alvinella pompejana* et *Alvinella caudata* sont les plus abondants ; *Paralvinella grasslei* y est accessoire. Au pourtour de ce site, on observe quelques Serpulidae en densité très faible, et qui sont fréquemment recouverts par des particules de sulfure.

Consommateurs primaires

Les Alvinellidae secrètent un réseau complexe de tubes organiques qui s'enchevêtrent et qui pénètrent pour une part à l'intérieur de la paroi de sulfures constituant le diffuseur. Un prélèvement dans cette masse biogène riche en éléments minéraux, effectué avec la pince "à godets" du submersible (0,02 m²), a récolté environ 100 g de tubes et 50 g de vers appartenant aux deux espèces d'*Alvinella*. Le contenu minéral des tubes de ce prélèvement est de l'ordre de 25 %. Si l'on assimile l'édifice central à un cône régulier de 15 m de hauteur et de 3 m de diamètre à la base, on peut penser que la biomasse totale, tubes compris, serait de l'ordre de 220 kg de matière organique fraîche pour 35 m² de surface active. De même, le petit diffuseur sphérique situé au Sud-Est serait couvert par une biomasse de 22 kg de vers (tubes compris).

Carnivores

Le nombre de carnivores a été estimé par extrapolation du nombre d'individus contenus dans une partie du site. L'effectif de la population de Zoarcidae de l'espèce *Thermarces cerberus* est d'environ 30, c'est-à-dire représente une biomasse estimée à 4 kg. Les crabes *Cyanograea praedator*, dont l'effectif est voisin, représenteraient un poids frais de 13 kg environ. La biomasse des carnivores du site Actinoir totalise donc 17 kg.

Détritivores

Sur ce site, les détritivores sont essentiellement représentés par les galathées appartenant au genre *Munidopsis*. Une population de 150 individus a été dénombrée sur une aire de 100 m² autour de l'édifice central, soit une biomasse de 2,8 kg. La biomasse totale du site Actinoir serait supérieure à 260 kg, soit environ une biomasse moyenne de 2,6 kg/m².

DISCUSSION

La comparaison des biomasses entre les différents écosystèmes marins est rendue délicate par le manque de cohérence des techniques d'échantillonnage (arts traînants,

engins ponctuels, photographie...), des méthodes d'estimation et des unités employées (poids frais, poids sec, poids sec libre de cendres, poids de carbone...). On peut cependant déduire de ces estimations préliminaires que, quelles que soient les erreurs inhérentes à la méthode adoptée, la biomasse estimée sur les deux sites hydrothermaux est supérieure, d'un facteur 500 à 1000, à celle des peuplements benthiques les plus riches rencontrés à même profondeur (voir revue par Rowe, 1983 ; Sibuet *et al.*, 1984 ; Dinet *et al.*, 1985). Si l'on compare les mêmes échelons trophiques (e.g. dans le domaine profond sédimentaire, quasi exclusivement les détritivores) le rapport est plus faible mais représente un coefficient de l'ordre de 1,5 à 4 entre le peuplement détritivore des sources hydrothermales et le benthos des zones de résurgence d'eau profonde du Pérou (Rowe, *op.cit.*), considérée comme une zone exceptionnellement riche dans le domaine profond.

De même, si l'on considère les biomasses des consommateurs primaires (en réalité de systèmes symbiotiques consommateurs primaires/producteurs primaires), elles sont probablement les plus élevées de tous les écosystèmes marins : ainsi elles sont très nettement supérieures à celle des parcs ostréicoles exploités où le poids d'huîtres mises en cultures atteint 80 t/ha, soit environ 1 kg de chair/m², ou celui de moules exploitées : 250 t/ha, soit 4 à 5 kg/m². Seuls certains producteurs primaires végétaux tels que les algues géantes *Macrocystis pyrifera* peuvent atteindre des biomasses comparables ou bien supérieures : 3 à 22 kg/m² en Basse-Californie (North, 1971), 95 à 606 kg/m² aux îles Kerguelen (Grua, 1964).

Si l'on considère uniquement les biomasses totales, les peuplements du "pôle froid" de l'écosystème hydrothermal (type Galapagos) sont beaucoup plus riches (d'un facteur quatre environ) que ceux du "pôle chaud". Cette richesse pondérale correspond-elle à une production biologique plus importante ?

Les populations animales qui dominent les deux pôles de l'écosystème hydrothermal (Alvinellidae et vestimentifères) ont des stratégies de production secondaire très dissimilables.

Riftia pachyptila forme, avec ses bactéries symbiotiques, un système trophique très fermé où les processus d'ingestion/digestion/excrétion sont remplacés par des mécanismes d'endosymbioses cellulaires (Cavanaugh *et al.*, 1981 ; Bosch, Grassé, 1984 *a et b*), les bactéries étant alimentées en composés réduits et en carbone minéral grâce à un transport actif dans le compartiment sanguin et une concentration des sulfures au niveau de l'obturatorium (Childress *et al.*, 1984). Les excréta de l'animal sont en grande partie recyclés et l'exportation de matière organique d'un tel peuplement est faible (Brault *et al.*, 1985). Les endosymbiotiques ont un spectre métabolique limité par les possibilités de transport du sang : bien qu'ils soient capables d'utiliser le CH₄ en cultures, il est peu probable qu'ils aient l'occasion de le faire dans les conditions *in vivo* car le ver est incapable de leur acheminer ce composé (Childress *et al.*, *op.cit.*). Les apports nutritifs sous forme de composés dissous et en particulier d'acides aminés sont sans doute importants : Childress *et al.* (1984) montrent que *Riftia pachyptila* a une capacité très élevée de fixation des acides aminés qui pourraient constituer une forte proportion des apports si les concentrations au niveau du

panache branchial atteignaient $0,5 \mu\text{M}$ ($0,1 \mu\text{M}$ mesurés sur notre site : Daumas *et al.*, cet ouvrage). Selon un modèle proposé par Hallock (1981) dans le cas des symbioses entre les algues unicellulaires et les animaux, la production de matière organique pourrait dépasser d'un facteur 100 ou 1000 celui d'un système producteur primaire/producteur secondaire disjoints dans le cas où la source d'énergie, ici les sulfures, ne serait pas limitante. L'estimation de la production d'une population de *Riftia pachyptila* est complexe, et ne sera pas tentée ici ; cependant une indication préliminaire nous est donnée par Fustec (1985), qui estime la croissance des groupes de tubes dressés de vestimentifères à Pogosud à 20-50 cm/2 ans. Si cette croissance n'affecte que les tubes, on peut estimer la production minimale des tubes de vestimentifères à $3,50 \text{ kg poids frais/m}^2/\text{an}$ ($20 \text{ cm} \times 178 \text{ individus/m}^2 \times 1 \text{ g/cm}$).

Dans le cas des peuplements à Alvinellidae, les producteurs primaires ne sont pas associés aussi intimement aux producteurs secondaires : il n'existe pas d'endosymbioses mais des épibioses, dont les plus importantes ne semblent pas constituer d'association au sens trophique du terme (Alayse *et al.*, 1986). Ces annélides ingèrent leur nourriture (Michel *et al.*, soumis ; Baross, Deming, 1985) par voie orale ou l'absorbent sous forme dissoute, principalement par voie branchiale. L'étude du rapport isotopique entre les isotopes naturels du carbone montre que la source de carbone est d'origine chimiosynthétique autochtone, et l'étude des bactéries ingérées montre qu'au moins certaines d'entre elles sont thermophiles (Baross, Deming, 1985). L'examen des contenus digestifs montre que des particules d'origine sédimentaire sont aussi ingérées (frustules de diatomées), bien qu'en concentration faible par rapport aux particules de sulfures et de barytine. Il est très vraisemblable que la source la plus importante de nourriture soit constituée par les bactéries qui se développent dans l'épaisseur de la paroi de l'édifice, et qui sont par la suite entraînées par la circulation du fluide vers l'extérieur. Les conditions physico-chimiques dans la paroi forment un écotone entre un milieu propice au développement des méthanogènes thermophiles et ultra-thermophiles et un milieu propice aux bactéries sulfo-oxydantes. Ces peuplements bactériens dans lesquels les interactions entre espèces sont complexes (chimiotrophie/hétérotrophie/ mixotrophie) doivent, comme toutes les écoclines, avoir une production primaire élevée ; Karl (1983) montre, à 21°N , que les particules récoltées dans un fumeur noir ont une biomasse bactérienne élevée et une production de $25 \mu\text{g C/g poids sec/h}$ à 50°C . Brault *et al.* (1985) montrent que ce système exporte une quantité importante de matière organique d'origine bactérienne. Un bref calcul tenant compte des concentrations de matière organique à la périphérie des édifices ($1,42 \text{ mg C/l}$) et du flux centrifuge supposé ($>10 \text{ cm/s}$) rendrait compte d'un flux organique particulaire centrifuge de $205 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$. Si les conditions sont optimales pour que la production chimiosynthétique soit élevée, les mécanismes de collecte des particules et d'absorption de matière organique par les vers rendent moins efficace le transfert de biomasse entre les deux échelons primaires et secondaires de la chaîne alimentaire du pôle chaud (Hallock, 1981). Comme dans le cas des vestimentifères, on peut estimer une production minimale

correspondant à la quantité de matière organique synthétisée entre les deux campagnes sur le même site sous forme de tubes : Fustec (1985) a estimé à environ 2 m la croissance de la cheminée d'Actinoir. Cette zone néoformée a, entre les deux campagnes distantes de deux ans, été colonisée par les Alvinellidae qui ont quitté les zones inférieures de cet édifice. La production organique sous forme de tubes est de $3,7 \text{ kg/m}^2$ sur les 3 m^2 néoformés.

En l'absence de données sur la croissance individuelle et la durée de vie des principales espèces, il est inutile de poursuivre cette comparaison de la production des deux pôles "chaud" et "froid" de l'écosystème hydrothermal. On peut cependant présumer à partir de nos observations, que l'utilisation de l'énergie chimique (sulfures) est beaucoup plus efficace dans les systèmes "froids" que dans les

Tableau

Biomasses, rapportées à 100 m^2 , des trois principaux niveaux trophiques (consommateurs primaires, carnivores et détritivores) dans deux sites caractéristiques des pôles froid (Pogosud) et chaud (Actinoir) de l'écosystème hydrothermal.

Biomass (1100 m²) of the three main trophic levels (primary consumers, carnivorous and detritus feeders) in two sites typical of high (Actinoir) and low temperature (Pogosud) range of the hydrothermal ecosystem.

	Consommateurs primaires	Carnivores	Détritivores
Pogosud	800 kg	45 kg	8 kg
Actinoir	220 kg	17 kg	2,8 kg

systèmes "chauds", surtout les plus ouverts, comme dans le cas des fumeurs noirs.

Il est aussi intéressant de comparer les deux sites du point de vue des transferts trophiques de biomasse entre les trois niveaux identifiés (tab.).

A travers l'étude de ce tableau, on constate que les rapports entre les biomasses des différents échelons trophiques sont assez semblables d'un site à l'autre : 5,62 %/18,9 % dans le cas de Pogosud, 6,5 %/16,5 % dans le cas d'Actinoir. Ces deux chiffres s'écartent de la règle des 10% entre deux niveaux trophiques successifs (Lindeman, 1942), sans doute du fait d'une sous-estimation de la biomasse des carnivores et de l'ignorance de l'apport organique sous forme de seston au niveau du substrat environnant. On peut cependant noter que le rapport entre les producteurs secondaires et les détritivores est bien de l'ordre de 1%, comme le veut la théorie de Lindeman.

Pour approximatifs qu'elles soient, ces données montrent l'importance des biomasses des peuplements associés aux sources hydrothermales, et précisent les différences entre les deux pôles de l'écosystème.

Remerciements

Nous remercions Jim J. Childress (Université de Santa Barbara) et Horst Felbeck (Scripps Institution of Oceanography) d'avoir bien voulu nous communiquer le résultat des mesures et des pesées qu'ils ont effectuées au cours de la campagne *Galapagos 85*.

RÉFÉRENCES

- Alayse A.M., Gaill F., Desbruyères D., 1986. *In situ* bicarbonate uptake by bacteria-*Alvinella* associations, *Mar. Ecol.*, 7, 3, 233-240.
- Baross J.A., Deming J.W., 1985. The role of bacteria in the ecology of black-smoker environments, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 355-371.
- Bosch C., Grassé P.P., 1984 a. Cycle partiel des bactéries chimiotrophes symbiotiques et leurs apports avec les bactériocytes chez *Riftia pachyptila* Jones (pogonophore vestimentifère). I : Le trophosome et les bactériocytes, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 299, 9, 371-376.
- Bosch C., Grassé P.P., 1984 b. Cycle partiel des bactéries chimiotrophes symbiotiques et leurs rapports avec les bactériocytes chez *Riftia pachyptila* Jones (pogonophore vestimentifère). II : L'évolution des bactéries symbiotiques et des bactériocytes, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 299, 10, 413-419.
- Brault M., Marty J.-C., Sallot A., Laubier L., 1985. Traceurs biogéochimiques (hydrocarbures et acides gras) dans l'eau de mer environnant un peuplement hydrothermal de la ride Est-Pacifique, à 13°N, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 301, 1, 1-8.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M.L., Jannash H.W., Waterbury J.B., 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbiosis, *Science*, 213, 340-341.
- Chase R.L., Delaney J.R., Karsten J.L., Johnson H.P., Juniper S.K., Lupton J.E., Scott S.D., Tunncliffe V., Haymond S.R., Mc Duff R.E., 1985. Hydrothermal vents on an axis seamount of the Juan de Fuca ridge, *Nature*, 313, 212-214.
- Childress J.J., Arp A.J., Fisher C.R., 1984. Metabolic and blood characteristics of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*, *Mar. Biol.*, 83, 109-124.
- Corliss J.B., Dymond J., Gordon L.I., Edmond J.M., Von Herzen R.P., Ballard R.D., Green K., Williams D., Bainbridge A., Crane K., Van Andel T.H., 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos rift, *Science*, 203, 1073-1083.
- Daumas R., Alberic P., Brault M., Khrpounoff A., Hermin M.N., Marty J.-C., Sallot A., 1988. Matière organique présente dans les eaux d'un site hydrothermal actif du Pacifique Est (13°N), *Actes du Colloque Hydrothermalisme, Biologie et Écologie Paris, 4-7 novembre 1985, Oceanol. Acta*, n° sp (ce vol.), 31-43.
- Desbruyères D., Crassous P., Grassle J.F., Khrpounoff A., Reyss D., Rio M., Van Praët M., 1982. Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 295, 489-494.
- Dinet A., Desbruyères D., Khrpounoff A., 1985. Abondance des peuplements macro- et méiobenthiques : répartition et stratégie d'échantillonnage, in : *Peuplements profonds du Golfe de Gascogne*, édité par L. Laubier et C. Monniot, IFREMER, Paris, 121-142.
- Grassle J.F., 1984. Animals in soft sediments near hydrothermal vents, *Oceanus*, 27, 3, 63-66.
- Grassle J.F., Brown-Léger L.S., Morse-Porteus L., Petrecca R., Williams I., 1985. Deep-sea fauna of sediments in the vicinity of hydrothermal vents, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 443-452.
- Hallock P., 1981. Algal symbiosis: a mathematical analysis, *Mar. Biol.*, 62, 249-255.
- Hékinian R., Février M., Bischoff J.L., Picot P., Shanks W.C., 1980. Sulfide deposits from the East Pacific Rise near 21°N, *Science*, 207, 1433-1444.
- Hessler R.R., Smithey W.M., 1983. The distribution and community structure of megafauna at the Galapagos rift hydrothermal vents, in: *Hydrothermal processes at seafloor spreading centers*, edited by P.A. Rona, K. Bostrom, L. Laubier et K.L. Smith Jr., Plenum Press, New York and London, 735-770.
- Fustec A., 1985. Microdistribution et variations temporelles de la faune hydrothermale des sites de la zone "13°N" sur la ride du Pacifique oriental, *Thèse Doct., Univ. Rennes, France*, 147 p.
- Fustec A., Desbruyères D., Juniper K., 1987. Deep-sea hydrothermal vents community at 13°N on the east Pacific rise: microdistribution and temporal variations, *Biol. Oceanogr.*, 4, 1, 121-164.
- Grua P., 1964. Premières données sur les biomasses de l'herbier à *Macrocystis* de la baie du Morbihan (Archipel Kerguelen), *La Terre et la Vie*, 2, 215-220.
- Karl D.M., 1983. Productivity of microbial populations discharged from deep-sea hydrothermal vents, *EOS, Trans. Am. Geophys. Union*, 64, 1017 (Résumé).
- Laubier L., 1982. Les communautés animales associées à l'hydrothermalisme sous-marin, *Rev. Palais Découverte*, 10, 97, 22-40.
- Lindeman R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, 23, 399-418.
- Lonsdale P., 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers, *Deep-Sea Res.*, 24, 857-863.
- North W.J., 1971. *The biology of giant kelp beds (Macrocystis) in California*, J. Cramer Publisher, Lehre, RFA, 600 p.
- Rowe G.T., 1983. Biomass and production of the deep-sea macrobenthos, in: *Deep-sea biology*, edited by G.T. Rowe, Wiley-Interscience Publication, 97-121.
- Sibuet M., Monniot C., Desbruyères D., Dinet A., Khrpounoff A., Rowe G.T., Segonzac M., 1984. Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara, *Oceanol. Acta*, 7, 3, 345-358.
- Smithey W.M. Jr., Hessler R.R., 1985. Megafaunal distribution at deep-sea hydrothermal vents: an integrated photographic approach, in: *Underwater photography and television for scientists*, edited by J.D. George, G.I. Lythgoe and J.N. Lythgoe, Clarendon Press, Oxford, UK, 165-176.
- Somero G.N., Siebellner J.F., Hochachka P.H., 1983. Biochemical and physiological adaptations of deep-sea animals, in: *Deep-sea biology*, edited by G.T. Rowe, Wiley-Interscience Publication, 261-330.
- Spiess F.N., McDonald K.C., Atwater T., Ballard R., Carranza A., Cordoba D., Cox C., Diaz Garcia V.M., Francheteau J., Guerrero J., Hawkins J., Haymon R., Hessler R.R., Juteau T., Kastner M., Larson R., Luyendik B., Mc Dougall J.D., Miller S., Normark W., Orcutt J., Rangin C., 1980. East Pacific Rise: hot springs and geophysical experiments, *Science*, 207, 1438, 1421-1433.
- Tunncliffe V., Juniper S.K., de Burgh M.E., 1985. The hydrothermal vent community on axial sea-mount, Juan de Fuca ridge, *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 6, 453-464.