

L'impact d'une épibiose bactérienne sur la morphologie fonctionnelle de crevettes associées à l'hydrothermalisme médio-Atlantique¹

B. Casanova*, M. Brunet* et M. Segonzac**

*Biologie animale (Plancton), Université de Provence 3, place Victor Hugo, F. 13331 Marseille

** IFREMER, BP 70, F. 29280 Plouzané

Résumé : Cette étude porte sur la comparaison morphologique de deux espèces de carides, *Rimicaris exoculata* et *Chorocaris chacei*, associées à une riche épibiose bactérienne, de l'hydrothermalisme médio-atlantique et d'une troisième espèce, *Alvinocaris markensis*, dépourvue de bactéries. Chez ces deux espèces, des bactéries, filamenteuses en majorité, se fixent sur divers emplacements protégés (membrane interne de la carapace : épimère et soies des appendices gnathaux). Ces sites sont tous localisés sur le trajet des courants d'eau qui parcourent une chambre prébranchiale formée par les extensions antérieures et latérales de la carapace. Dans cette "chambre de culture", les bactéries autotrophes trouvent des conditions favorables : multiples points d'ancrage, en particulier sur les barbes des soies et sur l'épimère, sulfure de fer amené par les courants d'eau et utilisé pour leur métabolisme. L'étude comparée des appendices gnathaux, ainsi que la réduction de la région buccale et des mandibules, montrent que *Rimicaris* offre des modifications plus profondes que *Chorocaris*. Des investigations ont été faites également au niveau des armatures stomacales, des tubules hépatopancréatiques, des contenus digestifs et des branchies. L'observation des bactéries sur le revêtement tégumentaire indique qu'elles sont implantées sur l'épicuticule. La disparition de la procuticule sous-jacente, au niveau de l'épimère, sous lequel existent d'importantes lacunes hémolymphatiques chez *Rimicaris*, suggère la possibilité d'une absorption transcuticulaire directe de substance dissoute qui serait un complément de l'absorption particulière par ingestion à la fois de bactéries épisymbiotiques et de bactéries libres. Cette épibiose bactérienne cuticulaire des crevettes atlantiques rappelle par certains points celle qui a été décrite chez les vers de Pompéi du Pacifique ; en particulier, la carapace jouerait un rôle comparable à celui du tube.

Abstract : This study deals with a morphological comparison between two carid species, *Rimicaris exoculata* and *Chorocaris chacei*, living with a rich bacterian epibiosis of the mid-Atlantic vents and a third one, *Alvinocaris markensis* which have no bacteria. On these two species, filamentous bacteria are dominant and fixed on different protected places (inner sheet of carapace : epimera and setae of gnathal appendages). All these sites are located on the way of current water which run along a prebranchial chamber constituted by anterior and lateral expansion of carapace. In this "culture chamber", autotrophic bacteria found favourable conditions : numerous anchoring points, particularly on setules of setae and on epimera, iron sulfur brought by currents of water and used of their metabolism. A compared study of gnathal appendices as also the reduction of the mouth area and mandibles show that *Rimicaris* is more modified than *Chorocaris*. Studies have also been done on internal gastric armature, digestive contents and gills. Observations of bacteria on integument show that they are on epicuticle. The disappearance of the procuticle at the level of epimera under which exist important hemolymph lacunae in *Rimicaris* suggest a possible direct transcuticle absorption of dissolved substances which will be a complementary part supply to a particular absorption of episymbiotic and free bacteria. This bacterian cuticular epibiosis of the prawns of Atlantic vents recalls that observed for the Pompeii worms from the Pacific, particularly the carapace which would act a part of the tube.

1. Les résultats de cette note ont été présentés sous forme de poster à la première conférence européenne sur les crustacés (Paris, 31 août-5 septembre 1992).

INTRODUCTION

En juin 1988, lors de la mission Hydrosnake (Mével *et al.*, 1989) qui avait pour but de prospecter la dorsale médio-atlantique, sur le site du Snake Pit par 23° N et 3 480 m de profondeur, l'un d'entre nous (M. S.) a récolté trois espèces de carides *Rimicaris exoculata* Williams et Rona, 1986, *Chorocaris chacei* (Williams et Rona, 1986) et *Alvinocaris markensis* Williams, 1988. Seule la première espèce vit en essaim autour des édifices actifs du site. *Rimicaris exoculata* et, à un degré moindre, *Chorocaris chacei*, représentent les consommateurs primaires des écosystèmes hydrothermaux atlantiques décrits par Galkin *et al.* (1990) et Segonzac (1992), et occupent la même place trophique que les organismes sessiles ou peu mobiles (vestmentifères, bivalves, gastéropodes et polychètes) des zones hydrothermales pacifiques. Dans ces écosystèmes, les producteurs primaires sont essentiellement des bactéries chimioautotrophes qui tirent leur énergie de l'oxydation de composés réduits contenus dans le fluide hydrothermal. Sur les sites atlantiques, elles sont représentées par des bactéries libres (Jannasch *et al.*, 1991, 1992) et par des bactéries associées qui ont été observées chez *Rimicaris* (Van Dover *et al.*, 1988 ; Gal'chenko *et al.*, 1989 ; Wirsen *et al.*, 1993), puis également chez *Chorocaris* (Gebruck *et al.*, 1992 ; Pimenov *et al.*, 1992 ; Segonzac, 1992). L'examen des espèces recueillies a montré que l'association avec les bactéries est très différente chez ces deux espèces et une étude approfondie a été entreprise pour cerner les relations entre l'épibiose bactérienne et la morphologie de ces carides par comparaison avec la troisième, *Alvinocaris markensis*, dépourvue de bactérie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens récoltés par aspiration ou à l'aide de nasses sur le site des Ruches du Snake Pit ont été fixés au formol et conservés à l'éthanol. Au total, l'examen a porté sur 18 *Rimicaris*, 10 *Chorocaris* et 4 *Alvinocaris* (mâles, femelles et juvéniles). L'étude morphologique externe et interne a été réalisée sur des spécimens entiers ou sectionnés selon le plan sagittal. Les sections, effectuées à l'aide de ciseaux d'ophtalmologie, ont été photographiées avec un système vidéo couleur équipé d'un objectif zoom spécial macro (caméra Prolabo CCD, moniteur Sony PVM1444, imprimante Sony UP5000 P). Des préparations cuticulaires des estomacs ou de certains appendices ont été éclaircies après passages successifs dans l'hypochlorite de soude dilué, l'acide lactique pur, et un mélange acide lactique-éthanol, puis colorées dans l'éthanol additionné de quelques gouttes d'une solution de noir de chlorazol dans une coupelle couverte et sur plaque chauffante. Après déshydratation à l'acétone, passage au point critique et métallisation, plusieurs préparations ont été observées au microscope électronique à balayage (JEOL type JSM 35 du Service de Microscopie Électronique de l'Université de Provence). Dans le même temps, des microanalyses par spectrographie de rayons X (système X Tracer N 2000) ont été faites sur les contenus du tube digestif métallisés au carbone. Enfin, certains échantillons (estomac,

hépatopancréas, branchies, épimère) ont été inclus dans l'araldite ou l'épon après traitement par l'éthanol et l'oxyde de propylène, et étudiés sur coupes semi-fines réalisées à l'aide d'un ultramicrotome LKB UM 5 et colorées au bleu de Unna.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Localisation des bactéries

Les espèces *Rimicaris exoculata* et *Chorocaris chacei* présentent, sur certaines régions de leur cuticule, un important développement bactérien, bacillaire et filamenteux. En revanche, les spécimens d'*Alvinocaris markensis* en étaient dépourvus. Les bactéries en bâtonnets se trouvent de préférence sur les régions externes : base des soies sensorielles, régulièrement espacées par groupes de 3 à 8 sur toute la carapace, et sur les scaphocérites de *Rimicaris* (Fig. 1A-B) ; bordure externe de la carapace pourvue de quelques sensilles isolées chez *Chorocaris* (Fig. 1C). Les bactéries en filaments recouvrent les fouets antennulaires et antennaires chez *Chorocaris* (Fig. 1D) mais se développent surtout dans les régions protégées chez les deux espèces : membrane interne épimérale de la carapace (Fig. 1E-F), soies de la bordure des branchiostèges (Fig. 1G), base des antennes le long de l'épistome (Fig. 1H), dents des maxillules (Fig. 1I) et soies des maxilles et des premiers maxillipèdes, où coexistent également des bactéries en bâtonnets particulièrement abondantes chez les juvéniles (Fig. 1J). Cette observation ainsi que diverses images peuvent suggérer que certaines bactéries pionnières en bacilles pourraient évoluer sous forme de filaments sur les divers supports offerts par les crevettes.

Les dimensions (L/I) des bacilles sont de 0,5 à 0,8 μm / 0,2 à 0,4 μm . Les filaments existent sous deux formes : l'une rare, de petit diamètre (0,2 à 0,5 μm) ; l'autre plus commune, de grand diamètre (0,8 à 2,5 μm chez *Rimicaris* et 0,5 à 1 μm chez *Chorocaris*). Ces gros filaments, constitués par des cellules cylindriques dont la hauteur est sensiblement égale au diamètre, forment des chaînes mesurant 0,5 à 1,5 mm chez *Rimicaris* et 0,2 à 0,5 mm chez *Chorocaris*.

Adaptations morphologiques des appendices et de la carapace

Toutes les régions protégées, propices au développement bactérien, sont localisées sur les trajets des courants d'eau générés par les scaphognathites maxillaires. Ces trajets, dont on connaît le sens général de circulation chez les décapodes (Mc Mahon & Wilkens, 1983), sont matérialisés par les particules minérales ocre ou noires déposées sur les spécimens. L'observation d'un spécimen juvénile de *Rimicaris*, sur lequel la partie libre de la carapace a été supprimée (Fig. 1K-L), permet de comprendre le positionnement des appendices porteurs de bactéries sur le trajet des courants et le rôle de certaines ornements appendiculaires dans le déterminisme de ces trajets. C'est ainsi que la morphologie de l'antenne facilite l'écoulement du courant exhalant selon trois branches : la première, supérieure, s'insinue entre le repli épiméral du branchiostège et la coxa ; la deuxième, externe, suit

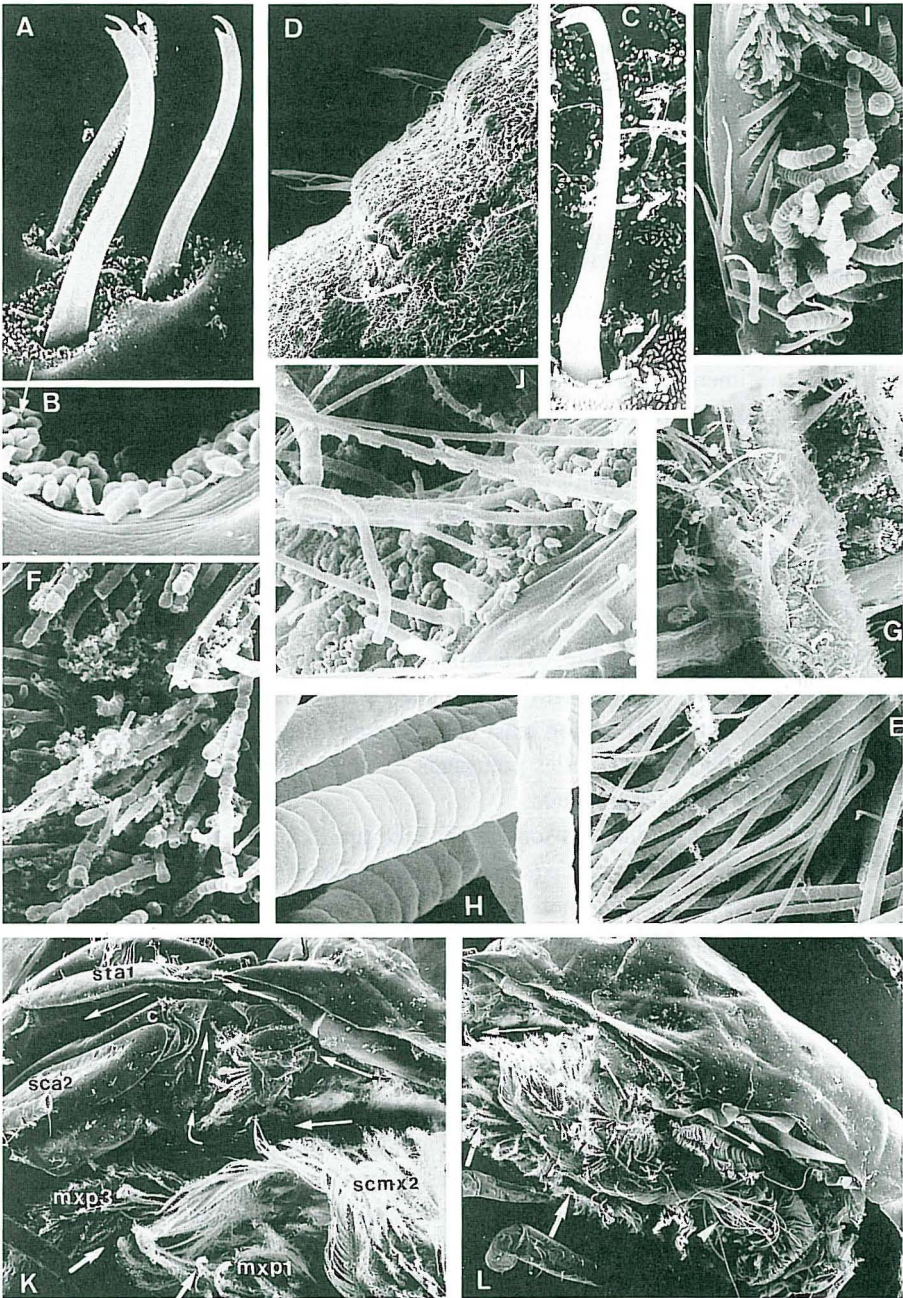


Fig. 1 : *Rimicaris exocolata* - A : sensille sur la carapace x 2000 ; B : bactéries en bâtonnets à la base d'une sensille x 10000 ; E : bactéries en filaments sur l'épimère x 1000 ; H : bactéries en filaments le long de l'épistome x 10000 ; J : bactéries en bâtonnets et en filaments sur scaphognathite d'un juvénile x 6000 ; K-L : spécimen juvénile, branchiostège découpé (flèche blanche épaisse : courant inhalant, flèche blanche fine : courant exhalant) ; K : partie antérieure du céphalothorax x 30 ; L : partie postérieure du céphalothorax x 15, pointe de flèche : soies postérieures du scaphognathite. c : crête longitudinale du scaphocerite ; mxp1 : maxillipède 1 ; mxp3 : maxillipède 3 ; sca2 : scaphocerite de l'antenne ; scm2 : scaphognathite de la maxille ; sta1 : stylocerite de l'antennule.

Chorocaris chacei - C : sensille sur la carapace x 2000 ; D : bactéries en filaments sur fouet antennulaire x 300 ; F : bactéries en filaments sur l'épimère x 6000 ; G : bactéries en filaments sur une soie en bordure des branchiostèges x 700 ; I : bactéries en filaments sur maxillule x 4000.

l'articulation déprimée et bordée de soies entre les deux articles du protopodite (Fig. 1K) ; la troisième, ventrale, s'écoule le long de l'épistome, puis longe l'articulation déprimée et frangée de soies entre le basipodite et l'article proximal de l'endopodite (Fig. 3B). Ces trois branches confluent le long de la crête longitudinale du scaphocérite, tandis que le stylocérite de l'antennule, très aplati, disposé au-dessus, canalise finalement la sortie d'eau. Le courant inhalant pénètre sous la carapace au niveau de l'extrémité du troisième maxillipède (Fig. 1K) où sont disposés le premier maxillipède et la maxille qui ont subi des modifications fonctionnelles dont on peut mesurer l'importance en les comparant chez les trois espèces. En effet, les exopodites de ces appendices offrent des caractères tout à fait remarquables. Chez *Rimicaris*, ils sont hypertrophiés (Williams & Rona, 1986) et s'étalent sur les deux tiers de la longueur de la carapace ; de plus, ils sont recouverts d'une abondante pilosité (Fig. 2A-B) due à la présence, sur leurs deux faces, de longues soies à base mobile dont les barbules, courtes et très denses au sommet, servent de support à des panaches de bactéries filamenteuses (Fig. 2C). Chez *Chorocaris*, les exopodites, de longueur comparable à celle notée chez *Alvinocaris* (Tabl. 1), n'occupent pas plus du tiers de la longueur de la carapace et offrent une pilosité réduite ; ils présentent, cependant, une touffe de soies médianes, courtes, à longues barbules (Fig. 2E), au niveau des maxilles et des soies éparses sur le premier maxillipède qui possède un épipodite bien développé intervenant dans le courant respiratoire (Fig. 2F). Chez *Alvinocaris*, les deux faces des exopodites sont glabres. Toutes ces soies, caractérisées par une grande flexibilité, se comportent, chez *Rimicaris* et *Chorocaris*, comme de véritables "bactériophores" (Segonzac *et al.*, ce volume), servant de support et de point d'ancrage aux bactéries (Fig. 2G-H). De plus, les soies de la bordure des branchiostèges, plus longues et plus abondantes chez *Chorocaris* que chez *Rimicaris*, prennent naissance dans une gouttière riche en bactéries (Fig. 1G) ; elles filtrent également le courant d'eau circulant dans la chambre branchiale (Fig. 1L) à l'instar des longues soies plumeuses alignées sur le bord externe des derniers maxillipèdes et des deux premiers péréiopodes (articles distaux exceptés).

Les appendices ne sont pas les seuls éléments à subir des modifications. La carapace est également agrandie de façon spectaculaire chez *Rimicaris* (Fig. 3A), vers l'avant d'une part, puisque son bord antérieur, accolé à une rainure courbe du basipodite de l'antenne, s'étend jusqu'aux régions distales des scaphocérites et des pédoncules antennulaires, lesquels, élargis, concourent à refermer la région frontale (Martin & Hessler, 1990) ; ventralement d'autre part, en englobant la quasi-totalité des péréiopodes, le premier en particulier, trop court pour permettre à la pince de sortir (Fig. 3B). Chez *Chorocaris*, l'extension antérieure de la carapace est plus réduite (Tabl. 1), son bord libre atteignant la région médiane des scaphocérites ; les branchiostèges restent en position latérale, comme chez *Alvinocaris*, laissant tous les péréiopodes apparents (Fig. 3C). L'agrandissement de la carapace a pour conséquence la formation d'une enceinte plus vaste. De plus, sa membrane interne épimérale, directement en contact avec les soies "bactériophores" portées par les appendices sous-jacents, est également colonisée par les bactéries filamenteuses, principalement dans la région antérieure et au niveau du repli épiméral du branchiostège. La région postérieure qui

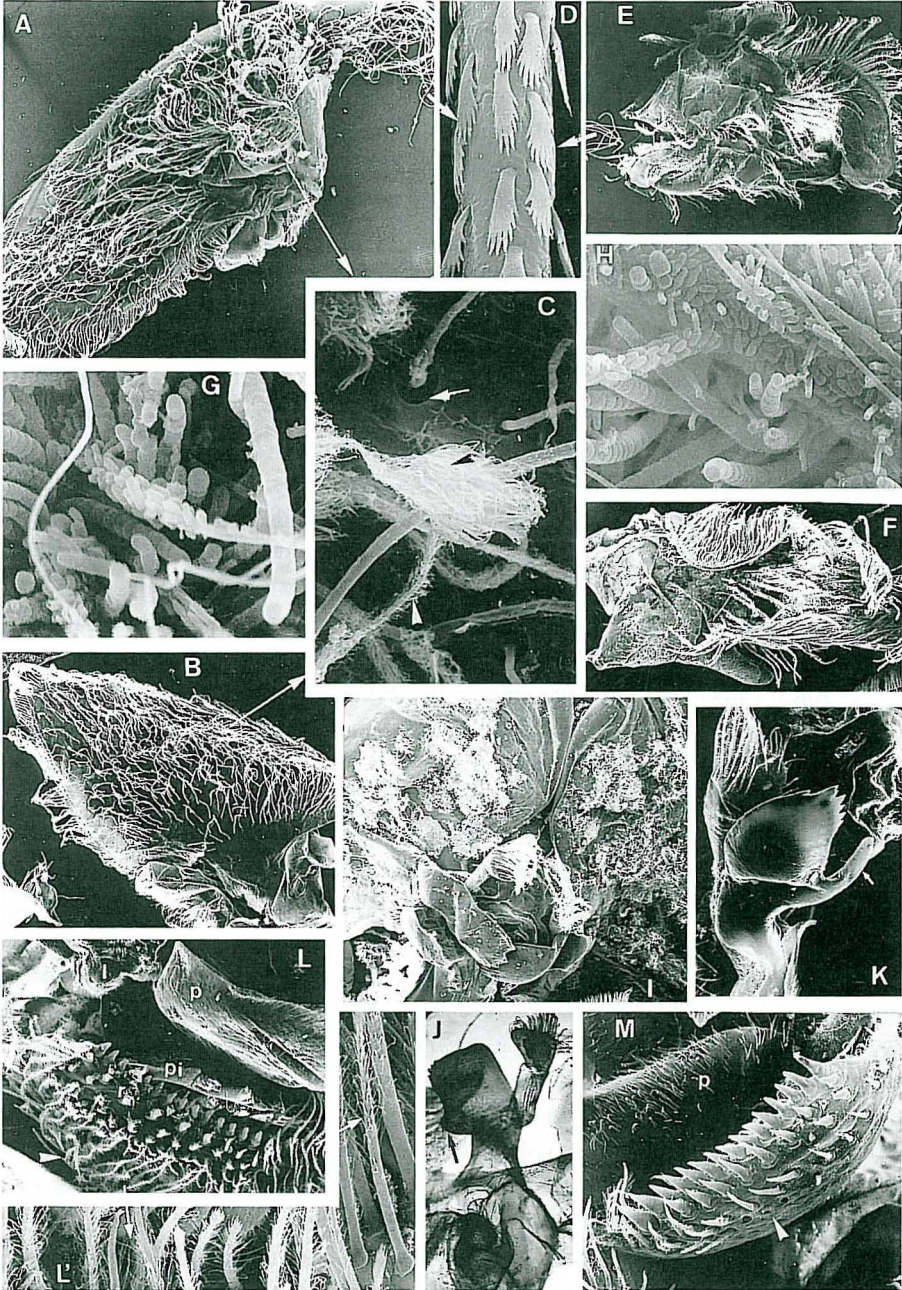


Fig. 2 : *Rimicaris exoculata* - A : maxille x 10 ; B : premier maxillipède x 10 ; C : soie "bactériophore" sur exopodites maxille et premier maxillipède x 160 (flèche blanche : base mobile, pointe de flèche blanche : barbules, pointe de flèche noire : panache de bactéries filamenteuses) ; G : bactéries en bâtonnets et en filaments sur maxille x 7500 ; L : ouverture buccale et endite de la maxillule x 300 ; I : épistome et mandibules en place x 20 ; J : mandibule x 25, pointe de flèche : processus molaire. l : labre, p : paragnathe, pi : processus incisif de la mandibule.
Chorocaris chacei - E : maxille x 10 (flèche : soies médianes) ; F : premier maxillipède x 10 (flèche : soies médianes) ; H : bactéries en filaments et bâtonnets sur soies médianes des exopodites de la maxille et du premier maxillipède x 6000 ; K : mandibule x 25 (flèche : processus molaire) ; M : endite de la maxillule x 150 (pointe de flèche : bordure externe dépourvue de soie).
 Chez les deux espèces, D : écailles digitées sur soies postérieures des scaphognathites des maxilles x 3000.

recouvre les branchies (Fig. 1L) est relativement moins envahie par les bactéries en raison sans doute du balayage de cet espace par les longues soies postérieures des scaphognathites munies d'écaillés nettoyeuses simples ou digitées (Fig. 2D). Grâce à ses extensions antérieures et latéro-ventrales remarquables, particulièrement développées chez *Rimicaris* (Fig. 3A), la carapace constitue donc une véritable "chambre de culture" prébranchiale, parcourue par le courant d'eau chargé de particules de sulfures qui doit être anormalement ralenti par l'abondante pilosité des exopodites. Ces particules, retenues par les longues soies marginales des appendices gnathaux, peuvent servir, en se dissolvant, au métabolisme des bactéries épibiontes autotrophes implantées sur le revêtement cuticulaire. La carapace jouerait de ce fait un rôle comparable à celui du tube qui renferme les polychètes Alvinellidae (Gaill & Hunt, 1986). L'exceptionnelle abondance des bactéries filamenteuses nous amène à considérer que l'on est bien en présence de conditions qui facilitent leur prolifération car, dans les zones abyssales non hydrothermales, des bactéries ont été trouvées en petit nombre dans les sédiments ingérés par des chaetognathes benthopélagiques profonds (J.-P. Casanova, 1986) ou dans le tractus digestif de la macrofaune benthique profonde (Deming *et al.*, 1981 ; Wirsén & Jannasch, 1983 ; Bensoussan *et al.*, 1984).

TABLEAU I

Mesures en mm des trois espèces. LT : longueur totale de la pointe médiodorsale à l'extrémité du telson ; L : longueur de l'encoche oculaire à la fin du telson ; C : longueur de la carapace de l'encoche oculaire au bord postérieur ; Ca : longueur de l'extension antérieure de la carapace, de l'encoche oculaire au bord antérieur (*épine ptérygostomienne exclue) ; mx2 : longueur du scaphognathite (soies postérieures exclues) ; mxpl : longueur de l'exopodite du premier maxillipède ; B/C : longueur de la région buccale (pointe du clypeus à l'insertion postérieure des paragnathes) sur longueur de la carapace ; pi et pm : longueurs des processus incisifs et molaires des mandibules ; Le et l : longueur et largeur des estomacs.

	LT	L	Carapace		mx2	mxpl	B/C	Md		Estomac	
			C	Ca				pi	pm	Le	l
<i>Rimicaris exoculata</i>	46	45	16,8	4,4	15,0	11,0	0,13	0,49	0,07	4,9	2,7
	51	50	20,0	5,5	16,5	13,0	0,14	0,51	0,10		
<i>Chorocaris chacei</i>	52	50	14,2	2,2	9,0	6,6	0,24	0,82	0,27	6,6	3,8
	54	52	16,4	3,3	9,4	7,8	0,25	0,92	0,44		
<i>Alvinocaris markensis</i>	65	56	16,7	0,8*	8,8	7,7	0,25	0,88	0,45	12,6	6,2
	74	65	19,2	1,1*	9,9	8,8	0,25	0,99	0,55		

Structure de la région buccale et du tube digestif

Chez *Rimicaris*, la région buccale est fortement réduite comme le révèle le rapport sa longueur et celle de la carapace, inférieur de moitié à celui obtenu pour *Chorocaris* (Tab. I), chez lequel cette région est normalement développée. De plus, elle est décalée vers l'arrière au tiers du céphalothorax chez la première (Fig. 3B), alors qu'elle se situe plus à

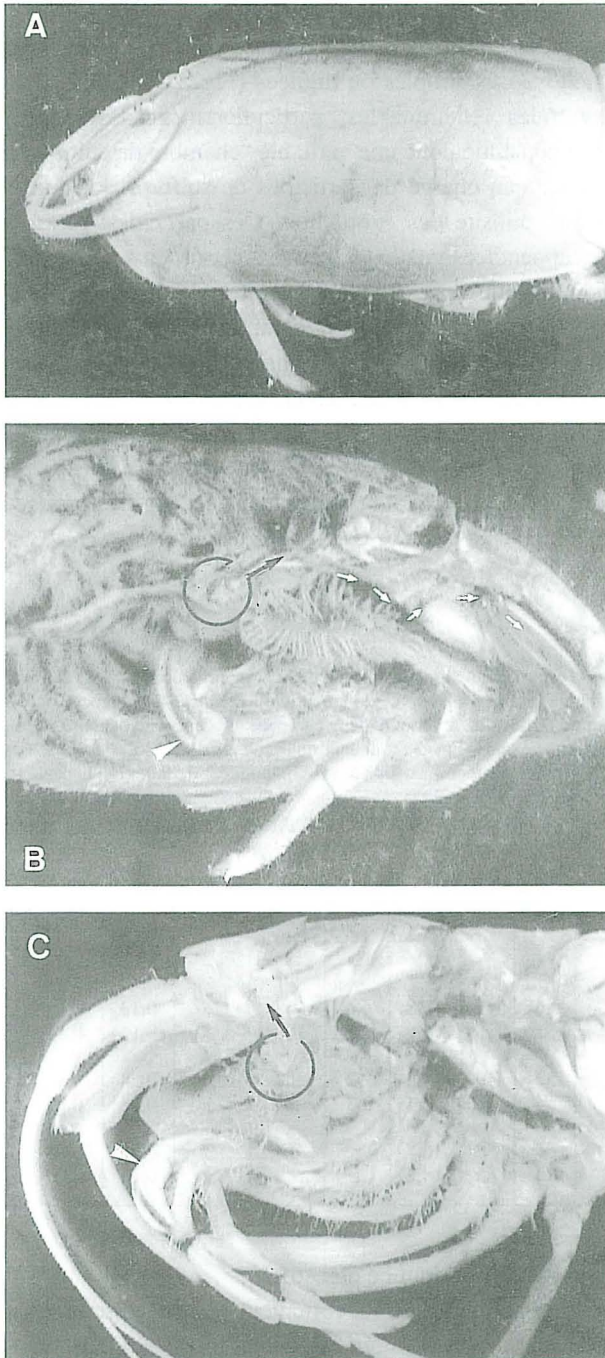


Fig. 3 : *Rimicaris exoculata* - **A** : carapace vue externe x 5 ; **B** : coupe sagittale du céphalothorax, vue interne x 4. *Chorocaris chacei* - **C** : coupe sagittale du céphalothorax, vue interne x 3. Cercle noir : région buccale ; flèche noire : œsophage dirigé vers l'avant ; pointe de flèche : pince du premier périopode à l'intérieur de la carapace chez *R. exoculata*, à l'extérieur de la carapace chez *C. chacei* ; flèche blanche : trajet du courant exhalant ventral le long de l'épistome et de l'antenne.

l'avant au quart du céphalothorax chez la seconde (Fig. 3C). Dans les deux cas, la bouche s'ouvre vers l'arrière, l'œsophage étant dirigé vers l'avant au lieu d'être vertical comme c'est généralement le cas chez les carides. Ces dispositions s'observent chez l'euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica* qui s'alimente par filtration, ainsi que chez la plupart des crustacés filtreurs (Dahl, 1956). Comme chez ces derniers, les palpes mandibulaires sont bien développés chez les deux espèces, mais les mandibules diffèrent nettement, surtout par leur taille. Chez *Rimicaris*, les processus incisifs peu importants portent 4 à 5 petites dents et sont simplement jointifs devant la bouche (Fig. 2I) ; les processus molaires, individualisés par une encoche peu marquée, sont réduits à un petit lobe postérieur (Fig. 2J). Le complexe musculo-tendineux intermandibulaire et les apodèmes sont peu développés. Tous ces caractères plaident en faveur d'une faible utilisation des parties gnathales des mandibules, voire d'une certaine atrophie qui est à rapprocher de la réduction de la région buccale. Chez *Chorocaris*, les processus incisifs portent 6 à 8 fortes dents et se croisent devant l'orifice buccal ; les processus molaires, nettement séparés des précédents par une encoche profonde, présentent un lobe plus long (Fig. 2K). Les longueurs des deux types de processus sont nettement supérieures à celles de *Rimicaris* (Tabl. 1). Le complexe musculo-tendineux intermandibulaire et les apodèmes sont bien représentés. Ces mandibules apparaissent donc normalement développées comme celles d'*Alvinocaris*. Quant aux maxillules, elles offrent des différences au niveau de l'endite distal qui est orné de rangées d'épines simples ou serrulées chez les deux espèces (Fig. 2L-M) ; chez *Rimicaris*, celui-ci porte, en plus, des soies parfois denticulées au sommet et dont les barbules sont recourbées en crochets (Fig. 2L'). Ces soies garnissent la bordure externe de l'endite et servent de dernier filtre prébuccal.

L'anatomie et l'histologie du tube digestif ne semblent pas différer de ce que l'on connaît chez les carides. Le volume stomacal, variable en fonction du coefficient de remplissage de la chambre cardiaque, est plus réduit chez *Rimicaris* que chez *Chorocaris* ; chez *Alvinocaris*, il est le double de celui de *Chorocaris* (Tabl. 1). Les armatures gastriques internes sont caractérisées par un revêtement constitué principalement par des soies correspondant au type III défini par Felgenhauer et Abele (1989). Ce revêtement soyeux a la même organisation chez *Rimicaris* et *Chorocaris*, mais il est plus dense et plus fourni chez ce dernier. Dorsalement, des replis, plutôt que de véritables plaques, portent des soies plus ou moins espacées ; les dents médianes sont absentes mais de petites dents latérales courtes sont portées par les deux valves latérales, seuls éléments dentés de ces stomodeums (Fig. 4B-C : vl). Les plaques ventrales sont bien représentées. Les deux inféro-latérales sont couvertes de longues soies qui s'alignent au-dessus des canaux cardiaques latéraux (Fig. 4B-C : pil). La plaque inférieure, creusée par un sillon médian, est pourvue latéralement d'une pubescence dense et homogène (Fig. 4B-C : pi) ; elle se termine par la valve cardio-pylorique qui est garnie de soies plus longues et moins abondantes chez *Chorocaris* que chez *Rimicaris* (Fig. 4B-C : vc). Les filtres pyloriques sont identiques (Fig. 4D) et les valves de la partie postérieure du pylore présentes.

L'organisation histologique de la partie postérieure de la chambre pylorique chez *Rimicaris* ne semble pas très différente de celle de *Palaemonetes* (Le Roux, 1971). Elle

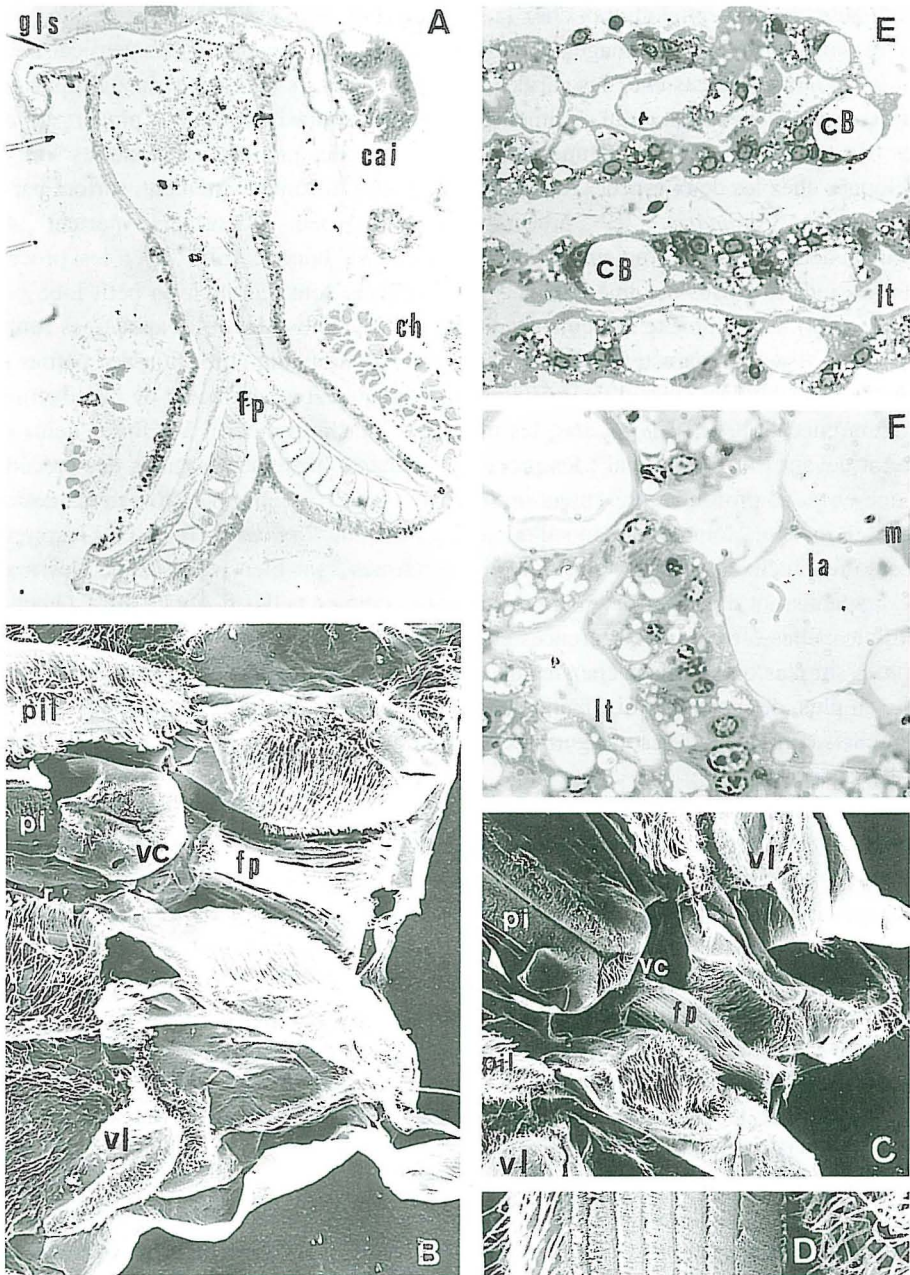


Fig. 4: *Rimicaris exoculata* - A : coupe histologique semi-fine au niveau de la chambre pylorique x 50 ; E-F : coupes semi-fines au niveau des tubules hépatopancréatiques, E : chez l'adulte x 200 ; F : chez un spécimen juvénile x 200. Armatures stomacales B : chez *Rimicaris exoculata* x 50 ; C : chez *Chorocaris chacei* x 40 ; D : filtre pylorique chez *R. exoculata* x 300. cai : caecum intestinal antérieur ; cb : cellule B vacuolaire ; ch : caecum hépatopancréatique ; fp : filtre pylorique ; gls : gouttière latérale supérieure ; la : lacune ; lt : lumière du tubule ; m : mésentère ; pi : plaque ventrale inférieure, pil : plaque ventrale inféro-latérale, vc : valve cardio-pylorique ; vl : valve latérale.

révèle cependant l'existence d'un caecum dorsal antérieur issu de l'intestin moyen (Fig. 4A : cai) dont la présence n'est pas constante chez les carides (Dall & Moriarty, 1983). Chez les adultes, l'hépatopancréas est normalement développé ; sur le plan histologique, les tubules hépatopancréatiques montrent un épithélium dont l'organisation cellulaire paraît classique avec notamment de grandes cellules vacuolaires ou cellules B (Fig. 4E). Chez les jeunes, le volume considérable de l'hépatopancréas, qui occupe la majeure partie du céphalothorax et le début de l'abdomen, est dû au développement remarquable d'un mésentère péritubulaire dont les vastes lacunes (Fig. 4F : la) doivent constituer un site d'accumulation de réserves lipidiques.

L'observation du contenu du tube digestif montre que les bactéries filamenteuses, très abondantes dans les zones de balayage des palpes mandibulaires (Fig. 2I) et sur les endites des maxillules, se retrouvent également au début de l'œsophage. Dans les régions axiales des stomodeums des éléments minéraux très abondants sont mélangés au chyme qui forme une masse blanchâtre ventrale à l'entrée du filtre pylorique. Au niveau du pylore, on retrouve également de nombreuses particules minérales maintenues par les longues soies des parois. Chez *Chorocaris*, on peut trouver dans les estomacs des débris d'organismes tels que des restes cuticulaires provenant de copépodes et de crevettes. *Rimicaris* en est généralement dépourvu ; cependant, dans un estomac, une pelote composée de restes de maxilles représente, peut-être, l'ingestion de sa mue. Les microanalyses des particules minérales déposées sur les pièces buccales, dans l'œsophage, dans les chambres stomacales et dans la partie proximale de l'intestin, indiquent la présence de fer (prédominant sous forme de sulfure), soufre, calcium, éléments les plus constants et, plus rarement, baryum, zinc, cuivre et silicium. Les rassemblements de crevettes, à la base des diffuseurs, vus sur une image vidéo (Segonzac *et al.*, ce volume), correspondent peut-être à un comportement de "grattage" de la couche superficielle de sulfure de fer dont les particules sont ensuite filtrées.

L'ensemble de ces observations montre la mise en place de divers dispositifs relatifs à une alimentation de type filtreur dont certains sont communs aux deux espèces : orientation vers l'arrière de l'ouverture buccale, palpes mandibulaires développés, armature stomacale réduite. Mais la réduction et le décalage vers l'arrière de la région buccale, et le faible développement des parties gnathales des mandibules sont propres à *Rimicaris* et indiquent que cette espèce est probablement moins apte que *Chorocaris* à utiliser une source de nourriture autre que les bactéries "cultivées" dans la chambre prébranchiale. Bien qu'elles n'aient pas été retrouvées intactes dans les contenus stomacaux, les bactéries filamenteuses sont sans doute activement consommées par les crevettes et doivent constituer une part importante de la nourriture ingérée par *Rimicaris*, contrairement à l'opinion de Van Dover *et al.*, (1988) qui attribue ce rôle aux bactéries libres.

Implantation des bactéries sur la cuticule

Les bactéries sont implantées sur le tégument constitué par l'épiderme et sa production, la cuticule composée de l'épicuticule externe, très mince, et de la procuticule plus épaisse. Pour préciser leur implantation sur le revêtement cuticulaire, une étude histologique a été faite chez *Rimicaris* au niveau de deux régions intéressantes : l'épimère *sensu* Secretan

(1977) et les branchies. La première est une zone particulièrement riche en bactéries puisqu'il s'agit de la membrane interne de la carapace au niveau du repli épiméral. La procuticule, d'importance variable, s'amincit et disparaît au niveau de l'épimère (Fig. 5A). Les bactéries sont implantées sur l'épicuticule, quelle que soit l'épaisseur de la procuticule (Fig. 5B) ; la minceur de cette cuticule au niveau de l'épimère (Fig. 5C) est comparable, voire supérieure, à celle que l'on trouve sur les lamelles branchiales (Fig. 5D). Sous l'épiderme, des lacunes hémolympatiques très importantes (Fig. 5A : h) s'insinuent entre les deux membranes tégumentaires du branchiostège et communiquent par ailleurs avec le complexe lacuneux hémolympatique très développé entourant le cœur. Ces observations suggèrent que, si certaines bactéries sont mixotrophes, des échanges transcuticulaires peuvent se réaliser à ce niveau, avec notamment un passage direct de matière organique dissoute dans l'hémolymphe. Cette absorption tégumentaire expliquerait, peut-être, nos observations sur la relative atrophie des mandibules et de la région buccale chez *Rimicaris*. La réduction du tractus digestif de certains représentants de la macrofaune liée à l'hydrothermalisme a souvent été mentionnée, en particulier chez les bivalves *Calyptogena laubieri* et *C. phaseoliformis* (Le Pennec & Fiala-Medioni, 1988) et les gastéropodes *Alviniconcha* et *Ifremeria* (Bouchet & Waren, 1991).

En revanche, chez les deux espèces de crevettes, les lamelles branchiales des pleuro et des arthrobranchies, à la cuticule pourtant amincie, sont toujours dépourvues de feutrage bactérien (Fig. 5D), car balayées par les longues soies postérieures des scaphognathites (Fig. 1L) déjà mentionnées chez les Atyidae (Felgenhauer & Abele, 1983). Cependant les arthrobranchies de *Rimicaris* présentent la particularité de porter, sur le rachis, des soies latérales (Fig. 5E) qui n'ont jamais été observées chez d'autres décapodes. Des bactéries sont présentes le long du rachis et sur les soies dont la procuticule est également très amincie (Fig. 5F), mais elles disparaissent sur les lamelles branchiales. Cette observation montre, d'une part, que le nettoyage du feutrage bactérien est lié au bon fonctionnement de ces organes et, d'autre part, que *Rimicaris* développe davantage de sites pour la "culture bactérienne" que *Chorocaris*. Par ailleurs, les coupes histologiques pratiquées sur les deux types de branchies ne révèlent pas de bactéries endotissulaires ou endocellulaires, comme c'est le cas dans celles des bivalves *Calyptogena* (Fiala-Médioni, 1984) ou dans les trophosomes des vestimentifères *Riftia* (Bosch & Grassé, 1984) des sites hydrothermaux de la dorsale pacifique. Mais des recherches doivent être poursuivies avant d'affirmer l'absence d'une endobiose bactérienne.

CONCLUSIONS

Au terme de cette étude, on peut dégager quelques points intéressants. En premier lieu, nous retiendrons la fixation préférentielle des bactéries sur des emplacements identiques chez *Rimicaris* et *Chorocaris* : appendices, soies et épimère, tous localisés sur le trajet des courants d'eau qui parcourent non seulement la chambre branchiale mais également une

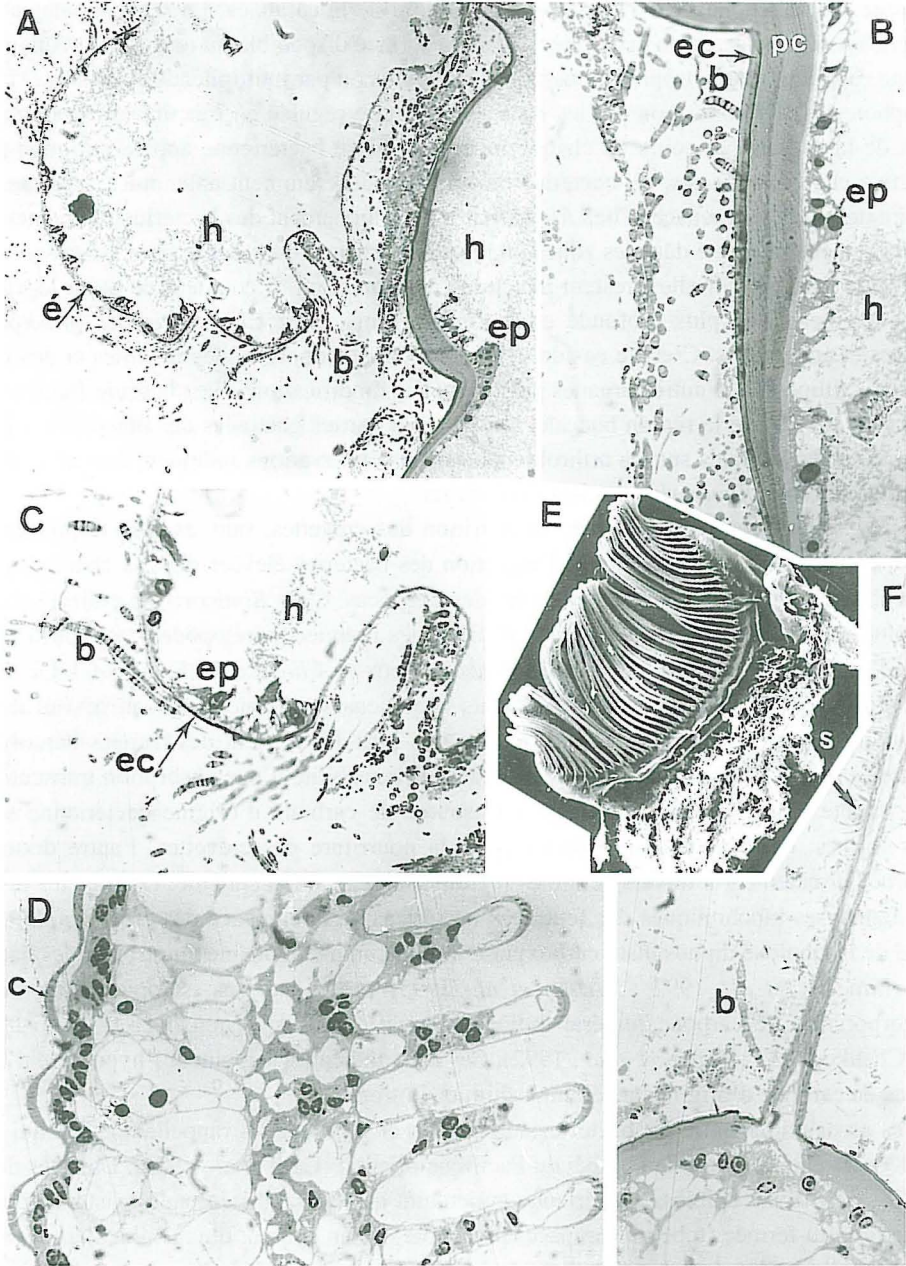


Fig. 5 : *Rimicaris exoculata* - Coupes histologiques semi-fines au niveau du repli épiméral A : vue générale x 100 ; B : bactéries fixées sur la cuticule épaisse x 200 ; C : bactéries sur l'épimère x 200. Arthropod branchie E : vue générale avec soies latérales du rachis x 30 ; D : coupe histologique semi-fine des lamelles branchiales limitées par une cuticule mince dépourvue de bactéries x 200 ; F : bactéries fixées sur la cuticule d'une soie latérale d'une arthropod branchie x 200. b : bactéries ; c : cuticule ; ec : épicuticule, ep : épiderme, e : épimère, h : hémocoel, pc : procuticule, s : soie.

chambre prébranchiale due à l'extension antérieure de la carapace. La réponse adaptative des crevettes consiste en un accroissement de la surface disponible du revêtement cuticulaire, que ce soit par hypertrophie de certaines structures ou par multiplication des soies "bactériophores". La colonisation par les bactéries doit être régulée en fonction du renouvellement de la cuticule au cours de chaque mue. L'épibiose bactérienne apparaît comme peu sélective chez *Chorocaris*, les bactéries colonisant indifféremment antennules, antennes et paroi externe de la carapace. Chez *Rimicaris*, le développement des bactéries filamenteuses est davantage concentré dans les zones protégées, alors que les zones externes, hérissées de touffes de soies sensorielles, restent intactes. En second lieu, il convient de noter la transformation beaucoup plus profonde chez *Rimicaris* que chez *Chorocaris* des principaux organes et appendices. C'est le cas de la carapace, des exopodites des maxilles et des premiers maxillipèdes ; d'autres organes présentent des modifications chez la seule *Rimicaris* : réduction et recul de la région buccale, atrophie des parties gnathales des mandibules, présence de soies latérales sur les arthrobranchies. Ces observations indiquent une adaptation plus poussée chez *Rimicaris* que chez *Chorocaris*.

Enfin, si l'on considère le mode de nutrition des crevettes, sans exclure la possibilité d'un "broutage" de bactéries libres, l'ingestion des bactéries élevées dans la chambre prébranchiale est fortement probable chez les deux espèces. Chez *Rimicaris*, la collecte d'une nourriture autre que bactérienne semble difficile, les premiers péréiopodes, très courts, restant à l'intérieur de la carapace, à la différence de ceux de *Chorocaris* (Fig. 3B-C). De plus, chez *Rimicaris*, l'implantation des filaments bactériens sur l'épicuticule au niveau de la membrane interne épimérale de la carapace, sous laquelle existent des lacunes hémolympatiques particulièrement importantes, suggère la possibilité d'une absorption transcuticulaire directe. On peut donc envisager une source de carbone d'origine bactérienne sous deux formes, l'une particulière participant à la nourriture des crevettes, l'autre dissoute absorbée directement à travers certaines régions amincies de la cuticule. D'après les résultats d'analyses biochimiques des feutrages bactériens de la carapace des crevettes, le taux élevé de la ribulose diphosphate carboxylase indique un métabolisme autotrophe des bactéries (Pimenov *et al.*, 1992 ; Wirsén *et al.*, 1993) et les analyses isotopiques montrent l'incorporation de carbone minéral radioactif dans les tissus (Van Dover *et al.*, 1988 ; Gal'Chenko, 1989 ; Pimenov *et al.*, 1992). Ces deux indications appuient l'hypothèse d'une source de carbone d'origine bactérienne chimioautotrophe.

Ces associations entre les bactéries autotrophes et les crevettes rappellent celles qui ont été décrites chez les vers de Pompéi du Pacifique oriental (Gaill *et al.*, 1984). Dans les deux cas, il s'agit d'une épibiose bactérienne cuticulaire qui est favorisée par l'existence d'une enceinte semi-fermée (tube ou carapace) parcourue par un courant d'eau véhiculant les sulfures métalliques et dans laquelle les bactéries trouvent des points d'ancrage à la fois sur l'enceinte et sur l'invertébré. Une différence existe cependant entre les deux, le tube des Alvinellidae ne peut être qu'un support passif alors que la membrane interne de la carapace de *Rimicaris*, mince et richement vascularisée, présente apparemment les caractéristiques d'un organe susceptible d'absorption directe de métabolites. Or, chez les polychètes

Alvinella, des expérimentations *in situ* ont montré une absorption de matière organique dissoute forte au niveau des branchies et plus faible au niveau de l'épiderme (Alayse-Danet *et al.*, 1986). Par ailleurs, des communautés bactériennes chimioorganotrophes sont capables de profiter des rejets respiratoires et métaboliques des vers et interviendraient dans les processus de détoxification des fluides (Prieur, 1988 ; Gaill *et al.*, 1988). De telles relations pourraient parfaitement s'établir entre les crevettes et d'éventuelles bactéries hétérotrophes. Les crevettes semblent particulièrement bien équipées pour maintenir leur fonction respiratoire grâce, d'une part, à leur mobilité, leur permettant de rechercher les eaux abyssales plus oxygénées et, d'autre part, à leur dispositif de nettoyage des lamelles branchiales, les préservant de l'envahissement bactérien, ainsi que nous l'avons observé. Cependant, il est nécessaire de reprendre sur du matériel fixé de manière adéquate et d'étendre à d'autres organes (cœur et lacunes hémolymphatiques notamment) les recherches ultrastructurales dans le but de détecter une éventuelle endosymbiose bactérienne.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALAYSE-DANET, A.M., F. GAILL & D. DESBRUYÈRES, 1986. *In situ* experiments on the Pompeii worms. *Mar. Ecol.*, 7 (3) : 233-240.
- BOSCH, C. & P.P. GRASSÉ, 1984. Cycle partiel des bactéries chimio-autotrophes 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*, t. 299, série III, 10 : 413-419.
- BOUCHET, P. & A. WAREN, 1991. *Ifremeria nautilei*, nouveau gastéropode d'événements hydrothermaux, probablement associé à des bactéries symbiotiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 312, série III : 495-501.
- BENSOUSSAN, M.G., P.M. SCODITTI, & A.J.M. BIANCHI, 1984. Bacterial flora from echinoderm guts and associated sediment in the abyssal Vema Fault. *Mar. Biol.*, 79 : 1-10.
- CASANOVA, J.-P., 1986. Quatre nouveaux Chaetognathes atlantiques abyssaux (genre *Heterokrohnia*) : description, remarques éthologiques et biogéographiques. *Oceanol. Acta*, 9 (4) : 469-477.
- DALH, E., 1956. On the differentiation of the topography of the crustacean head. *Acta Zool.*, 37 : 123-192.
- DALL, W. & D. MORIATY, 1983. Functional aspects of nutrition and digestion. In *The biology of Crustacea*, vol. 5 : 215-261. *L.H. Hantel ed., Academic Press*, New York.
- DEMING, J.W., P.S. TABOR & R.R. COLWELL, 1981. Barophilic growth of bacteria from intestinal tracts of deep-sea invertebrates. *Microb. Ecol.*, 7 : 85-94.
- FELGENHAUER, B.E. & L.G. ABELE, 1983. Ultrastructure and functional morphology of feeding and associated appendages in the tropical fresh-water shrimp *Atya innocous* (Herbst) with notes of its ecology. *J. Crust. Biol.*, 3 (3) : 336-363.
- FELGENHAUER, B.E. & L.G. ABELE, 1989. Evolution of the foregut in the lower Decapoda. In *Crustacean issues*, 6 : 205-219. *F.R. Shram ed., A.A. Balkema*, Rotterdam.
- FIALA-MEDIONI, A., 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de mollusques bivalves des sources hydrothermales profondes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 298, série III : 487-492.
- GAILL, F., D. DESBRUYÈRES, D. PRIEUR & J.P. GOURRET, 1984. Mise en évidence de communautés bactériennes épibiontes du "Ver de Pompéi" (*Alvinella pompejana*). *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 298, série III, 19 : 553-558.
- GAILL, F., D. DESBRUYÈRES, & L. LAUBIER, 1988. Relationships between the "Pompeii worms" and their epibiotic bacteria *Oceanologia acta*, n° sp., 147-154.
- GAILL, F. & S. HUNT, 1986. Tubes of deep sea hydrothermal vent worms *Riftia pachyptila* (Vestimentifera) and *Alvinella pompejana* (Annelida). *Mar. Ecol. Progress Ser.*, 34 : 267-274.
- GAL'CHENKO, V.F., N.V. PIMENOV, A.Y. LEIN, S.V. GALKIN, L.I. MOSKALEV & M.V. IVANOV, 1989. Autotrophic CO₂-assimilation in tissues of the shrimp *Rimicaris exoculata* from a hydrothermal region in the Mid-Atlantic range. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 308 (6) : 1478-1480.

- GALKIN, S.V. & L.I. MOSKALEV, 1990. Study of the abyssal fauna of the North Atlantic Ocean from deep-water manned submersibles. *Oceanology*, 30 (4) : 502-507.
- GERBRUCK, A.V., N.V. PIMENOV & A.S. SAVVICHEV, 1992. Bacterial farm on mouth parts of shrimps. *Priroda* (en Russe), 8 : 37-39.
- JANNASCH, H.W., C.O. WIRSEN & S.J. MOLYNEAUX, 1991. Chemosynthetic microbial activities at the 23° and 26° N Mid-Atlantic Ridge vent sites. *Ridge Events*, 2 (2) : 19.
- JANNASCH, H.W., C.O. WIRSEN & S.J. MOLYNEAUX, 1992. Chemosynthetic Oxidation of Polymetal Sulfides and the Formation of Biomass at the 23° and 26°N Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vent sites. *Eos*, 73 : 585.
- LE ROUX, A.A., 1971. Étude anatomique et fonctionnelle du proventricule des larves et des juvéniles du premier stade de *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapodes, Natantia). I. Données anatomiques. *Bull. Soc. Zool.*, 96 : 127-140.
- LE PENNEC, M. & A. FIALA-MEDIONI, 1988. The role of the digestive tract of *Calyptogena laubieri* and *Calyptogena phaseoliformis*, vesicomyid bivalves of the subduction zones of Japan. *Oceanol. Acta*, 11 (2) : 193-198.
- MARTIN, J.W. & R.R. HESSLER, 1990. *Chorocaris vandoverae*, a new genus and species of hydrothermal vent shrimp (Crustacea, Decapoda, Bresiliidae) from the Western Pacific. *Contributions in Science*, 417 : 1-11.
- MC MAHON, B.R. & J.L. WILKENS, 1983. Ventilation, perfusion, and oxygen uptake. In *The biology of Crustacea*, vol. 5 : 289-372. L.H. Hantel ed., Academic Press, New York.
- MÉVEL, C., J.M. AUZENDE, M. CANNAT, J.P. DONVAL, J. DUBOIS, Y. FOUQUET, P. GENTE, D. GRIMAUD, J.A. KARSON, M. SEGONZAC & M. STIEVENARD, 1989. La ride du Snake Pit (dorsale médio-atlantique, 23°22'N) : résultats préliminaires de la campagne HYDROSLAKE. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 308, série II : 545-552.
- PIMENOV, N.V., A.S. SAVVICHEV, A.V. GERBRUCK, L.I. MOSKALEV, A.W. LEIM & M.V. IVANOV, 1992. Trophic specialisation of shrimp Bresiliidae from Hydrothermal region of TAG. *Doklady Akad. Nauk SSSR*, 323 (3) : 567-571.
- PRIEUR, D., 1988. Étude préliminaire de communautés bactériennes hétérotrophes associées à des invertébrés des sources hydrothermales profondes. *Oceanol. Acta*, n° sp. : 139-145.
- SECRETAN, S., 1977. La notion d'épimère chez les Crustacés Décapodes. Epimère et connexions épiméro-endophragmiales chez les Astacoures. *Bull. Soc. Zool. France*, 102 (4) : 345-374.
- SEGONZAC, M., 1992. Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-atlantique ; 23°N, 3480 m) : composition et microdistribution de la mégafaune. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 314, série III : 593-600.
- SEGONZAC, M., M. de SAINT LAURENT & B. CASANOVA, 1993. L'énigme du comportement trophique des crevettes Alvinocarididae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique. *Cah. Biol. Mar*; 34 : 535-571.
- VAN DOVER, C.L., B. FRY, J.F. GRASSLE, S. HUMPHRIS & P.A. RONA, 1988. Feeding biology of the shrimp *Rimicaris exoculata* at hydrothermal vents on the Mid-Atlantic Ridge. *Mar. Biol.*, 98 : 209-216.
- WILLIAMS, A.B., 1988. New marine decapod crustaceans from waters influenced by hydrothermal discharge, brine, and hydrocarbon seepage. *Fish. Bull.*, 86 (2) : 263-287.
- WILLIAMS, A.B. & P.A. RONA, 1986. Two new caridean shrimps (Bresiliidae) from a hydrothermal field on the Mid-Atlantic Ridge. *J. Crust. Biol.*, 6 (3) : 446-462.
- WIRSEN, C.O. & H.W. JANNASCH, 1983. *In situ* studies on deep sea amphipods and their internal microflora. *Mar. Biol.*, 78 : 69-73.
- WIRSEN, C.O. & H.W. JANNASCH & S. J. MOLYNEAUX, 1983. Chemosynthetic microbial activity at mid-atlantic ridge hydrothermal vent sites. *J. Geophys. Res.*, 93 (86) : 9693-9703.