

L'énigme du comportement trophique des crevettes Alvinocarididae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique¹

M. Segonzac*, M. de Saint Laurent** et B. Casanova***

*IFREMER, BP 70, F - 29280 Plouzané ; (***) Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Carcinologie, 61 rue Buffon, F - 75005 Paris ; (****) Biologie Animale (Plancton), Université de Provence, 3 place Victor Hugo, F - 13331 Marseille

Résumé : Cette étude porte sur la comparaison de la morphologie et du comportement *in situ* de trois espèces de crevettes Alvinocarididae de l'aire hydrothermale du Snake Pit (dorsale médio-atlantique) explorée lors de la mission *Hydrosnake* en 1988. La distribution sur le site de ces trois espèces est décrite et illustrée. L'espèce *Rimicaris exoculata* est largement dominante. Des modifications, apparemment plus morphologiques que fonctionnelles, lui ont permis de s'accommoder d'un milieu aux conditions physico-chimiques extrêmes, mais riche en populations bactériennes. Cette espèce a même développé une culture bactérienne sur ses appendices buccaux et sous sa carapace, complétant ainsi l'apport trophique représenté par la production bactérienne des parois des édifices actifs. Les agrégats de *Rimicaris* ont, par ailleurs, un effet sur la minéralisation de ces édifices. La comparaison morphologique des trois espèces de crevettes permet de reconnaître trois niveaux adaptatifs différents. *Rimicaris exoculata* est considérée comme un consommateur primaire, *Chorocaris chacei* est peut-être nécrophage facultatif et *Alvinocaris markensis* nécrophage obligatoire ; ces deux espèces n'ont pas la même distribution spatiale que la première. En outre, on remarque la relation probable entre la différence de pigmentation et le régime alimentaire, et on propose des hypothèses sur leurs moyens de détection des zones trophiques. La spécialisation trophique, qui se traduit par des transformations graduées des pièces buccales d'*Alvinocaris* à *Rimicaris* en passant par *Chorocaris*, s'accompagne du développement progressif d'un organe oculaire dont la fonction exacte demeure non-élucidée.

Abstract : This study deals with comparison of morphology and *in situ* behaviour of three Alvinocarididae species from the Snake Pit hydrothermal area (mid-Atlantic ridge), explored during the *Hydrosnake* cruise (1988). Spatial distribution on the site is described and illustrated for the three species. *Rimicaris exoculata* highly predominates. Modifications, apparently more morphological than functional, allowed adaptation to an environment characterised by extreme physico-chemical conditions and richness in bacteria. This species has developed a culture of bacteria on its mouthparts and under the carapace to complement nutrient input drawn from bacterial production from the surface of active chimneys. *Rimicaris exoculata* aggregates on active diffusers and affect the mineralization processes. Morphological comparison between the three card species enables to recognize three different levels in their trophic adaptation. *Rimicaris exoculata* is considered as a primary consumer, *Chorocaris chacei* may be optionally necrophagous and *Alvinocaris markensis* is necrophagous. The latter two species do not have the same spatial distribution as *Rimicaris*. We notice a possible relation between the different pigmentation of cards and their diet and we make assumptions about their ability in detecting trophic areas. The trophic specialization, represented by a morphological series of changes in the mouthparts, from *Alvinocaris* to *Rimicaris* through *Chorocaris*, goes with a gradual spread of a bilobed ocular organ, whose function is still unknown.

INTRODUCTION

Dans tous les écosystèmes hydrothermaux profonds, la base du réseau trophique est représentée par les bactéries chimioautotrophes qui tirent leur énergie de l'oxydation des composés réduits contenus dans le fluide hydrothermal. Cette production primaire est utilisée par les invertébrés, soit directement par ingestion (filtreurs et dépositoires), soit par le

¹ Une partie des résultats de cette note a fait l'objet d'une communication présentée par M. S. et B. C. à la première conférence européenne sur les crustacés (Paris, 31 août - 5 septembre 1992).

biais de symbioses intracellulaires. Production chimiosynthétique et symbioses sont ainsi à l'origine de la biomasse très élevée des consommateurs primaires autour des sites. Les exemples les plus célèbres en sont : les vestimentifères, les bivalves Vesicomyidae et Mytilidae, les mésogastéropodes *Alviniconcha* et *Ifremeria*, et peut-être les polychètes Alvinellidae. Dans le Pacifique, chaque site hydrothermal est ainsi abondamment colonisé par un ou plusieurs de ces groupes. En revanche, sur la dorsale médio-atlantique, les sites hydrothermaux TAG (26° N) et Snake Pit (23° N), récemment décrits (Galkin *et al.* 1990 ; Segonzac, 1992) abritent une communauté différente, composée en particulier d'une importante population de crevettes Alvinocarididae². Ces organismes, qui vivent en agrégats très denses, se concentrent à proximité des sites chauds et, de la même manière que les consommateurs primaires du Pacifique précédemment cités, semblent strictement liés aux sorties de fluide hydrothermal. Dans les recherches relatives aux systèmes hydrothermaux, c'est la première fois qu'on observe une communauté dominée par des organismes vagiles appartenant à un groupe de réputation plutôt carnivore-nécrophage, présentant de surcroît une intense activité, inhabituelle dans le milieu abyssal. Ce comportement a incité de nombreux chercheurs à s'interroger sur la nature du bénéfice que les crevettes semblent tirer de la zone de mélange fluide hydrothermal-eau de mer dans laquelle elles se maintiennent préférentiellement. Van Dover *et al.* (1988) ont été les premiers à décrire les particularités de l'espèce *Rimicaris exoculata*, telles que la présence de bactéries filamentueuses sur les pièces buccales et de particules de sulfure dans le tube digestif. Toutefois, ils ne remarquent pas d'activité de la RuBPCCase, une enzyme clé de la fixation autotrophe du CO₂, ni dans l'hépatopancréas, ni dans les muscles. Par contre, des équipes de microbiologistes russes (Gal'chenko *et al.*, 1989, Gebruck *et al.*, 1992, Pimenov *et al.*, 1992) et américains (Jannasch *et al.*, 1991 et 1992), mettent en évidence d'une part d'importantes quantités de matériel bactérien dans les fluides chauds, et d'autre part une activité élevée de la RuBPCCase dans les bactéries qui recouvrent les pièces buccales et la carapace des crevettes. Ces auteurs concluent que les crevettes ingèrent, entre autres, des bactéries filamentueuses épibiotiques. Cependant, dans l'état actuel des connaissances, on n'est parvenu ni à observer d'association bactérienne endosymbiotique (processus si efficace sur les sites du Pacifique), ni à définir le véritable régime alimentaire de *Rimicaris exoculata*.

Ces différentes études ont porté sur une seule des trois espèces de crevettes présentes sur les sites (*Rimicaris exoculata*) et les résultats étaient principalement basés sur l'expérimentation. Le présent article se propose d'élaborer des hypothèses sur le comportement tro-

² Christoffersen (1989) a créé la famille nouvelle des Alvinocarididae pour les genres *Alvinocaris* et *Rimicaris* classés, au moment de leur description, dans les Bresiliidae. Il n'en a pas donné de diagnose précise, mais cette création est justifiée car, en dépit de plusieurs traits communs avec le genre *Bresilia*, les Alvinocarididae s'en distinguent par l'absence totale d'exopodites sur les appendices thoraciques postérieurs à pmx1 et par la conformation des pédoncules oculaires, plus ou moins réduits et fusionnés entre eux et avec les régions avoisinantes. Les "exopodites" des deux premières paires de maxillipèdes mentionnés par les auteurs correspondent à des formations coxales, donc épipodiales, pourvues de podobranches vestigiales (note de M. de S. L.).

phique des trois espèces de crevettes observées et récoltées sur le site du Snake Pit, à partir d'une étude comparative de leur morphologie (appendices céphaliques essentiellement), de l'analyse du contenu stomacal et de l'observation *in situ* de leur comportement. Nous nous proposons : 1) de décrire l'habitat des crevettes, leur distribution spatiale et leur comportement, 2) de comparer la morphologie et les contenus stomachaux des trois espèces, 3) de décrire les populations bactériennes libres et associées. Les mécanismes de la production bactérienne, le comportement trophique des crevettes et son influence sur leur habitat seront ensuite discutés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'aire hydrothermale du Snake Pit (23°22' N - 44°56' W) a été explorée lors de huit plongées du sous-marin *Nautilus*, réalisées pendant la mission *Hydrosnake* en juin 1988 (Mével *et al.*, 1989). La plongée HS 10 a permis à l'un d'entre nous (M. S.) de faire des observations directes sur le site des *Ruches* et ses environs. Les échantillons de crevettes proviennent des plongées HS 03, HS 08 et HS 10. Les prélevements ont été réalisés en plusieurs endroits (Pl. VI), à l'aide d'une nasse appâtée (morceaux de poissons et de viande rouge), déposée au pied des cheminées actives du site des *Ruches* pendant une durée de 74 h, et d'une nasse sans appâts déposée dans un agrégat de crevettes pendant quelques heures sur le même site. D'autres individus ont été récoltés avec un système d'aspiration opérant successivement dans un agrégat d'adultes et sur un groupe de juvéniles posés sur le replat d'un diffuseur faiblement actif (eau légèrement moirée). A l'exception d'un lot fixé à l'alcool 70%, toutes les crevettes ont été fixées au formol 10% dès leur arrivée à bord du navire, c'est-à-dire moins de trois heures après leur prélèvement. De nombreux individus, récoltés à l'aide du système aspirateur, étaient encore vivants, bien que peu vigoureux, à leur arrivée à bord. Les effectifs des crevettes récoltées sur le site des *Ruches* (tableau I) ne reflètent en aucun cas la proportion des trois espèces, du fait, d'une part de l'hétérogénéité des méthodes et des lieux de récolte, d'autre part des différences de comportement des crevettes vis-à-vis des nasses appâtées.

TABLEAU I

Effectifs des récoltes de crevettes sur le site des *Ruches*.

(*) QU : casier à crevettes "Quiberon" ; panier : récolte aléatoire du panier solidaire du sous-marin ; PT : casier "Pêche tout" ; NR : casier à crevettes "Noirmoutier", utilisé sans appât, comme piège déposé sur une zone à forte densité de *Rimicaris exoculata* (Pl. VI) ; Asp. : système aspirateur fixé sur le sous-marin, avec embout télémanipulé par le pilote. (**) cf. addendum.

Plongée	HS 03		HS 08			HS 10			TOTAL
	QU 01	Panier	QU 02	PT 01	Panier	NR 01	Asp.	Panier	
<i>Alvinocaris markensis</i>	1		4	4			1		10
<i>Chorocaris chacei</i>			75				27**		102
<i>Rimicaris exoculata</i>		20	2		2	218	165	7	414

Le sous-marin était équipé de caméras photo et vidéo (VHS et U-matic). Le dépouillement des photos et des bandes vidéo provenant de l'ensemble des plongées a permis : 1) de cartographier tous les édifices du site des *Ruches* (Pl. VI, VII et VIII), 2) de localiser les aires occupées par les crevettes, 3) d'observer le comportement de ces dernières. La densité des crevettes a été estimée à partir des documents photographiques.

La température du fluide a été mesurée dans plusieurs types d'émissions : 1) dans le conduit du fumeur noir *Laussel* (Pl. VIII) après cassure de la cheminée (330° C) et à 20 cm du panache de sortie (35° C), 2) à l'intérieur d'un diffuseur du *Clou* (Gente *et al.*, 1991), par enfoncement de la sonde à travers la paroi poreuse (335° C) et à l'interface paroi-eau de mer du même diffuseur (70° C) ; 3) dans un fluide sortant des blocs de sulfures (4° C) au pied de l'édifice éteint du *Sapin* (Fouquet *et al.*, 1993), 4) dans un essaim de crevettes nageant dans une zone de moirage (10 et 15° C), le fluide s'échappant d'une fissure située au pied des édifices des *Ruches* signalée par un marqueur déposé lors de la plongée HS 03 (Pl. VI).

La carapace et diverses pièces buccales des crevettes ont fait l'objet de préparations cryoscopiques et histologiques pour observation au microscope électronique à balayage et au microscope optique. Des contenus stomacaux avaient déjà fait l'objet d'une analyse préliminaire (Segonzac, 1992). Leur examen a été repris dans le cadre de cet article, ainsi que celui d'échantillons supplémentaires, soit au total : 37 adultes et 8 juvéniles pour *Rimicaris*, 20 adultes et 14 juvéniles pour *Chorocaris* et 5 adultes pour *Alvinocaris*. Les estomacs entiers de quelques individus de chaque espèce ont été prélevés et inclus dans la résine avant d'être coupés longitudinalement pour étude de la composition minérale du bol alimentaire (oesophage, chambre gastrique et pylore) au microscope polarisant et à la microsonde.

RÉSULTATS

HABITAT, DISTRIBUTION SPATIALE ET COMPORTEMENT DES CREVETTES

Habitat : le site des *Ruches*

Ce site abrite la communauté la plus abondante de l'aire hydrothermale du Snake Pit. Occupant les 100 à 150 m² du sommet d'une colline haute de 50 m formée de blocs de sulfures et de cheminées écroulées, il est constitué de deux édifices élargis à la base et surmontés de diffuseurs de 20 à 80 cm de diamètre et de cheminées actives et inactives de plusieurs mètres de haut (Pl. I, VI et VII). Un troisième complexe adventif (Pl. VIII), formé d'un fumeur noir (*Laussel*) et de trois gros diffuseurs (*Les Cornets*), est situé quelques mètres plus bas sur le versant est. Sous le nom de diffuseur, on entendra aussi bien des formations coniques régulières, ayant l'aspect de ruches de paille, que des bourrelets de forme et de dimension variables, plus ou moins proéminents, et accolés à la base des édifices ou le long des parois des fumeurs noirs. L'activité de ces édifices se manifeste par plusieurs types d'émissions de fluide. Les cheminées émettent un fluide de fort débit formant un large panache gris noir. Sur les diffuseurs actifs, le fluide, limpide à la sortie, s'écoule lentement sur toute la surface des parois et précipite en partie avant d'atteindre le sommet de l'édifice.

Du fluide transparent est également émis à la base de certains diffuseurs ou entre les blocs de sulfure entourant les édifices, à la faveur de microfissures. Les cheminées ont un conduit central et sont composées de sulfures métalliques et de sulfates. Les diffuseurs n'ont pas de conduit axial bien défini ; ils sont composés également de sulfures mais sont dépourvus de sulfates. Il existe une zonation radiaire peu nette correspondant à la précipitation des composés selon un gradient de température du fluide soit, de l'extérieur (70 °C), vers l'intérieur (350 °C) : pyrite et marcasite (gris clair), pyrite et sphalérite (gris noir), pyrrhotite et chalcopyrite. La chimie du fluide et la paragénèse minérale de ces deux types de construction sont semblables, de sorte que les géochimistes attribuent la forte variabilité morphologique de ces édifices aux variations de la vitesse de sortie du fluide (Fouquet *et al.*, 1993).

Distribution et comportement des crevettes

1/ *Rimicaris exoculata*. C'est de loin la plus abondante des trois espèces. Elle forme des agrégats³ parfois considérables sur les parois des édifices actifs. On distingue deux types de distribution :

a. Distribution en agrégats qui recouvrent la plupart des parois verticales des grands édifices (Pl. II, A), les parois des fumeurs noirs (Pl. I, A), et la base de certains diffuseurs (Pl. II, C). Ces agrégats estompent le relief par remplissage des microcavités et dépressions des édifices, ne laissant apparaître ça et là que des parties de diffuseur en forme de mamelons ou de lunules, très nettement dégagées. Par endroits, la concentration des crevettes est telle que la densité est difficile à évaluer et ne peut être exprimée qu'en volume : des calculs grossiers, effectués à partir des documents photo et vidéo, permettent d'estimer la densité à quelque 40 à 50 individus/l au niveau des plus fortes concentrations d'adultes. Formant un tapis compact, les crevettes se meuvent peu ; seuls les individus de la couche superficielle s'écartent parfois de l'agrégat, pour y revenir rapidement, en un va-et-vient incessant. La température, à ce niveau, ne doit pas excéder 5 °C. Émergeant de ces agrégats, on observe parfois des émissions de fluide dont la turbulence entraîne les crevettes qui forment alors un véritable essaim ; leur nage est d'autant plus active qu'elles s'approchent des points d'émission apparemment les plus chauds. Deux températures ont été mesurées dans un essaim de crevettes nageant dans un fluide s'échappant des blocs de sulfures, au pied d'un des édifices des *Ruches* : 10 à 15 °C (Pl. VI), mais il est probable que ces crevettes peuvent évoluer dans des fluides de température supérieure. On fera ici deux observations : 1) des crevettes isolées, nageant horizontalement à quelques décimètres du substrat, se dirigent brusque-

³ Le terme d'agrégat est employé ici pour désigner une population dont le rassemblement est lié à un facteur externe (ici, la recherche de nourriture, comme on le verra dans la discussion). Le terme d'essaim (swarm), utilisé par les auteurs américains, ne convient pas car il sous-entend un comportement social lié à un facteur social propre à l'espèce (phéromones des insectes sociaux, par exemple). Toutefois, cette distinction ne saurait être rigoureuse dans le cas de l'espèce *Rimicaris exoculata* pour laquelle on a peu de renseignements sur la biologie et l'éthologie. C'est pourquoi nous emploierons parfois le terme d'essaim, mais dans un sens descriptif, par analogie avec les essaims d'abeilles autour des ruches.

ment vers le bas dès qu'elles rencontrent un courant ascendant de fluide hydrothermal (visible par le moirage qu'il engendre) ; 2) des individus, se détachant des agrégats formés à la base d'un diffuseur actif, se retirent violemment dès que leurs appendices frôlent les parois du diffuseur ; ces "zones interdites", où une température de 70° C a été mesurée, se situent pourtant à quelques centimètres seulement de la limite de l'agrégat.

b. Distribution dispersée. Des individus plus ou moins immobiles reposent sur les parois des fumeurs noirs et sur les blocs de sulfures entourant les grands édifices où la température est à peine supérieure à celle de l'eau de mer ambiante (2,4° C). Leur densité, maximale à proximité des agrégats (10 ind./dm²), décroît progressivement sur quelques dizaines de cm.

2/ *Chorocaris chacei*. Cette espèce est nettement moins bien représentée que la précédente. Elle ne participe pas aux agrégats de l'espèce précédente dont elle occupe préférentiellement les parties limitrophes. Son aire s'étend jusqu'aux environs des édifices, sur les blocs de sulfures, principalement autour de points de faibles émissions de fluide, avec une densité de 2 à 3 ind./dm² (Pl. II, B).

3/ Juvéniles. On les reconnaît aisément à leur petite taille (14 à 40 mm) et à leur couleur rouge s'étendant du céphalothorax au milieu de l'abdomen. En revanche, il n'est pas possible de distinguer les espèces par observation directe ou sur les bandes vidéo. C'est l'échantillonnage à l'aide du système d'aspiration d'une aire occupée par ces organismes, qui a révélé la présence simultanée de *Rimicaris exoculata* et *Chorocaris chacei*⁴. Ces juvéniles forment souvent des amas de type contagieux parmi les agrégats de *Rimicaris exoculata*, avec une densité de 6 à 10 ind./dm². Dans ce cas, il est vraisemblable qu'il s'agit de *R. exoculata* et non de *C. chacei*, car cette espèce est totalement absente de la récolte effectuée à l'aide de la nasse sans appâts déposée pendant quelques heures dans un essaim. Toutefois, au stade juvénile, les deux espèces peuvent occuper la même aire, c'est-à-dire des surfaces d'édifice faiblement actif d'où s'échappe un fluide tiède légèrement moiré (5° C). Leur densité atteint une quinzaine d'ind./dm². Ils ne sont pas observés nageant en essaims comme peuvent l'être les *Rimicaris* adultes.

4/ *Alvinocaris markensis*. Cette crevette occupe à peu près les mêmes aires que *Chorocaris chacei*. Son effectif est toutefois nettement inférieur, mais il est difficile de déterminer dans quelle proportion pour l'ensemble du site des *Ruches*. Comme *Chorocaris chacei*, elle est presque toujours observée immobile ou se déplaçant sur le substrat (Pl. II, B).

La population de crevettes du site des *Ruches* a été estimée à 80 000 individus à partir des documents photo et vidéo ayant servi à la reconstitution du site (Pl. VI, VII et VIII), et par extrapolation de quelques zones mal couvertes par ces documents. L'effectif de la population de *Chorocaris chacei* est plus difficile à établir du fait que les individus sont souvent dispersés entre les blocs de sulfures ; mais il est probablement inférieur à celui des *Rimicaris exoculata* d'un facteur 100.

⁴ Quelques juvéniles de très petite taille se rapportent sans doute à une espèce différente (cf. addendum).

MORPHOLOGIE COMPARÉE DES ALVINOCARIDIDAE

Les Alvinocarididae, famille de crevettes Caridea liée aux habitats hydrothermaux, se composent d'une dizaine d'espèces actuellement réparties en trois genres : *Alvinocaris* Williams et Chace, 1982, toujours présent dans les différents sites explorés à ce jour ; *Chorocaris* Martin et Hessler, 1990, dont les deux espèces décrites proviennent, la première de la dorsale médio-atlantique, la seconde du Pacifique occidental ; et *Rimicaris* Williams et Rona, 1986, dont l'unique espèce décrite à ce jour est atlantique. Les trois genres sont représentés sur les sites hydrothermaux actifs de la dorsale médio-atlantique par : *Alvinocaris markensis* Williams, 1988, *Chorocaris chacei* (Williams et Rona, 1986) et *Rimicaris exoculata* Williams et Rona, 1986.

En dépit de faciès fort différents, ces trois espèces sont phylétiquement très voisines, comme le montrent la similitude de la région thoracique postérieure, de l'abdomen et du telson, et la structure de la plupart des appendices céphalothoraciques.

TABLEAU II

Dimensions en mm des trois espèces de crevettes. LT : longueur totale mesurée de la pointe antérieure du céphalothorax à l'extrémité du telson ; LC : longueur du céphalothorax mesurée de la pointe antérieure au bord postérieur. Les chiffres entre parenthèses représentent les tailles extrêmes.

* Les valeurs de *Rimicaris exoculata* sont données avec la réserve d'une séparation difficile entre les jeunes femelles et les juvéniles (cf. addendum).

	Mâles			Femelles			Juvéniles*		
	LT	LC	n	LT	LC	n	LT	LC	n
<i>Alvinocaris markensis</i>	44 (41-47)	19 (17,3-20,2)	3	53 (46-74)	23 (19,8-31,8)	6	38	19,1	1
<i>Chorocaris chacei</i>	52,3 (47,3-66,2)	17 (15,5-21,3)	9	50,1 (42,3-57,4)	16,5 (13,8-19,1)	10	16,5 (14-27,8)	6 (4-9,1)	27
<i>Rimicaris exoculata</i>	43,9 (31,3-50,2)	17,5 (12,5-20,1)	64	42,1 (42,3-57,4)	17 (11,3-23,8)	97	29,8 (23-47,4)	12,5 (9,2-23,7)	204

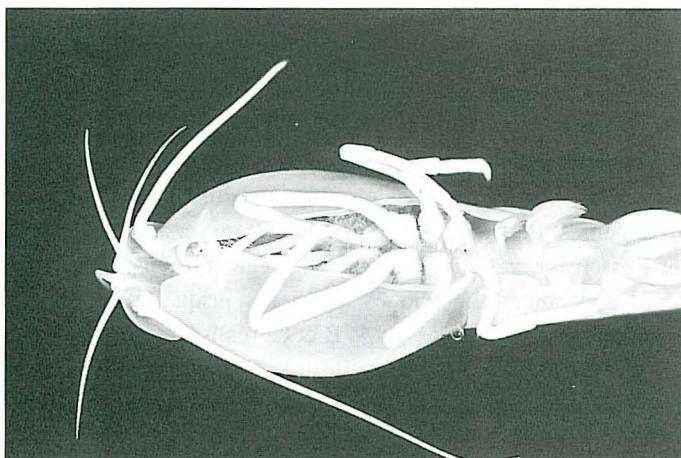
Le tableau II donne les dimensions des trois espèces de crevettes. En raison de la morphologie très différente de la région antérieure du corps (rostre très long chez *Alvinocaris*, réduit ou inexistant chez *Chorocaris* et *Rimicaris*, et allongement notable de la région pré-buccale chez cette dernière), les dimensions relatives à chacune des trois espèces correspondent en fait, à valeur égale, à des crevettes de tailles nettement distinctes. La longueur totale de l'animal est estimée avec une certaine approximation en raison de la flexion de l'abdomen, plus ou moins prononcée suivant les individus, celle du céphalothorax est beaucoup

plus précise. L'abdomen représentant cependant l'essentiel de la masse musculaire, et donc de la biomasse des crevettes, nous avons estimé, dans nos comparaisons, la longueur de l'abdomen, évaluée par soustraction entre LT et LC, comme dimension de référence. Très approximativement, nous estimons qu'une longueur totale de 44 mm pour *Alvinocaris markensis*, 38 mm pour *Chorocaris chacei* et 42 mm pour *Rimicaris exoculata* correspondent à des individus de biomasses comparables.

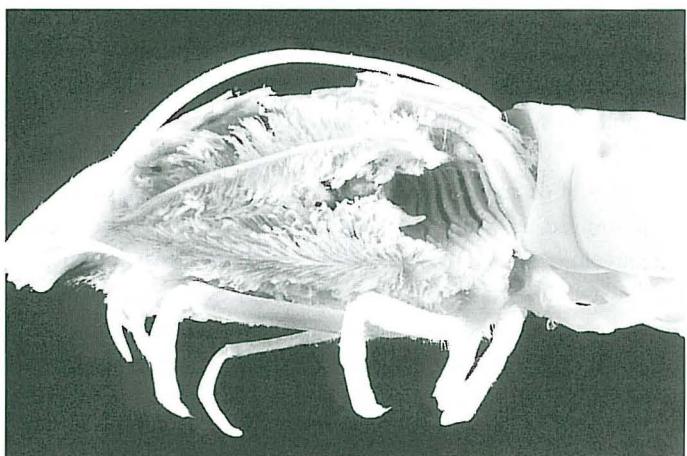
L'habitus d'*Alvinocaris markensis* (Pl. III, A) est celui d'une crevette caride épibenthique typique : céphalothorax légèrement comprimé latéralement, carapace pourvue d'un long rostre caréné dorsalement et armé d'une série d'épines aiguës, avec une épine sous-orbitaire et une épine ptérygostomienne, longues antennes susceptibles d'explorer l'espace environnant dans toutes les directions, proportions très normales du corps et des différents appendices. La seule particularité notable des espèces de ce genre réside dans la réduction des pédoncules oculaires, fusionnés entre eux et avec les régions avoisinantes, et à cornées mal délimitées et très faiblement pigmentées. Fréquente chez les décapodes Reptantia de grande profondeur, cette réduction-fusion des pédoncules oculaires est exceptionnelle chez des Caridea.

Le faciès de *Chorocaris chacei* (Pl. III, B) diffère surtout de celui d'*Alvinocaris markensis* par : 1) la réduction du rostre qui ne dépasse guère l'extrémité antérieure des yeux, et qui a perdu son armature et sa carénation dorsale (celle-ci s'observe cependant chez les très jeunes individus) ; 2) la réduction plus accentuée de la région cornéenne des pédoncules oculaires ; 3) l'extension antérieure assez marquée des bords antérolatéraux de la carapace dont les épines sous-orbitaires et ptérygostomiques sont atténuées ; 4) une fusion plus accentuée des pédoncules oculaires, qui ne sont séparés que par une faible encoche médiane ; des cornées vestigiales subsistent cependant. On note aussi l'épaississement et le raccourcissement des antennules et des antennes.

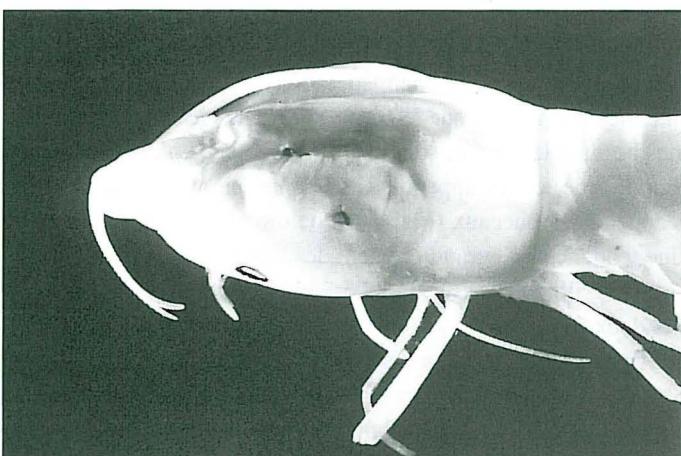
Rimicaris exoculata (Pl. III, C), dont les agrégats denses forment la masse essentielle des peuplements de crevettes, présente un aspect si manifestement différent de celui des deux espèces précédentes, qu'il paraît difficile, à première vue, de classer cette espèce dans la même famille. Le céphalothorax est comprimé dorso-ventralement, une extension considérable des régions antérolatérales de la carapace déborde vers l'avant la presque totalité des pédoncules antennulaires et antennaires, et enserre ventralement les appendices thoraciques antérieurs ; le rostre n'est plus représenté que par un lobe faiblement convexe à l'extrémité antérieure du céphalothorax. Les pédoncules oculaires ne sont plus individualisés et subsistent sous la forme d'une courte plaque rectangulaire impaire en avant du lobe frontal ; toute trace de cornée a disparu. Les pédoncules antennulaires et antennaires sont encastrés dans les avancées antérieures des lobes de la carapace ; les fouets antennaires, dont la longueur ne dépasse pas celle de la carapace, se replient vers l'arrière le long de celle-ci. Les deux premières paires de péréiopodes courts et grêles sont cachées sous la carapace (Fig. 1, A). La conformation des appendices thoraciques, comme celle de l'abdomen et du telson, est cependant très proche de celle observée chez *Alvinocaris* et *Chorocaris* et montre bien qu'il s'agit de formes apparentées.



A : Vue ventrale montrant la position des appendices céphaliques à l'intérieur des branchiostèges.



B : Vue latérale, branchiostègue gauche enlevé ; on remarque la place occupée par le scaphognathite au-dessus du maxillipède pm x 1. Les branchies occupent la partie postérieure du thorax.



C : Branchiostègue perforé.

Fig. 1 : Vues du céphalothorax de *Rimicaris exoculata*.

L'évolution morphologique d'*Alvinocaris* à *Rimicaris*, qui traduit très probablement un changement notable de leur écologie, a été illustrée sur une série de figures que nous allons maintenant commenter.

Les figures 2 : A, B et C représentent une vue médiane du céphalothorax des trois espèces, coupé suivant le plan sagittal, et illustrent plus ou moins schématiquement les différences majeures entre les trois genres. La figure 3 est une coupe transversale du céphalothorax de *Rimicaris* montrant l'extension ventrale des branchiostèges qui enserrent, outre les appendices céphaliques, les appendices thoraciques antérieurs jusqu'à p2 dans une chambre prébranchiale presque close. Sur les figures 4 : A, B et C, réalisées à partir de préparations d'animaux de tailles comparables, nous avons illustré, à une même échelle, les appendices buccaux des trois espèces. Le revêtement, parfois très dense, de soies de types variés, a été volontairement omis afin de mieux montrer les changements dans la taille relative et la forme des différents articles des appendices.

Alvinocaris markensis (Fig. 2, A). On constate, chez cette espèce à rostre bien développé et denté, que les appendices thoraciques débordent très largement de la carapace, celle-ci laissant libres les bases des antennules et de la plus grande partie des pédoncules antennaires. Sur la première paire de péréiopodes, l'organe de nettoyage des antennes, habituel chez les crevettes carides, est présent sous forme d'une touffe de courtes soies à l'extrémité du carpe et de quelques très fines soies à la base de la main. Les bords externes des pinces sont armés d'une rangée d'épines courtes et rigides. Les appendices buccaux (Fig. 4, A) ont un développement classique : la mandibule présente un processus incisif denticulé et un processus molaire réduit à un lobe aigu. Les exopodites de la maxille (scaphognathite) et du premier maxillipède présentent en bordure une rangée de soies plumeuses, mais leurs faces ne portent qu'un nombre réduit de soies. L'organisation interne montre un estomac assez volumineux, occupant plus du tiers de la cavité céphalique, faisant suite à un oesophage légèrement dirigé vers l'avant. Les yeux sont très réduits, entièrement situés dans les pédoncules oculaires relativement bien délimités et pourvus d'une cornée.

Chorocaris chacei (Fig. 2, B). On note chez cette espèce, par rapport à *Alvinocaris*, une nette extension des branchiostégites vers l'avant et une réduction des longueurs relatives du troisième maxillipède et de la première paire de chélipèdes. Sur ces derniers appendices, l'organe de nettoyage des antennes est présent sur le carpe ; en revanche, toute trace en a disparu sur la main. Les épines bordant les pinces sont peu développées. La deuxième paire de péréiopodes, également chéliforme, et les appendices suivants, paraissent au contraire plus robustes. L'examen des appendices buccaux (Fig. 4, B) ne montre pas de réduction de la mandibule, mais on note une tendance à l'agrandissement des lobes antérieurs des exopodites de la maxille et du premier maxillipède, et surtout la présence de soies plumeuses relativement nombreuses sur leurs deux faces. En ce qui concerne l'organisation interne, l'estomac est légèrement plus petit, l'oesophage est nettement dirigé vers l'avant. Les yeux sont modifiés en organe oculaire bilobé débordant largement la région des pédoncules oculaires, et qui s'étend dorsalement et vers l'arrière, au delà de la région antérieure de l'estomac. La masse cérébrale est refoulée vers le bas.

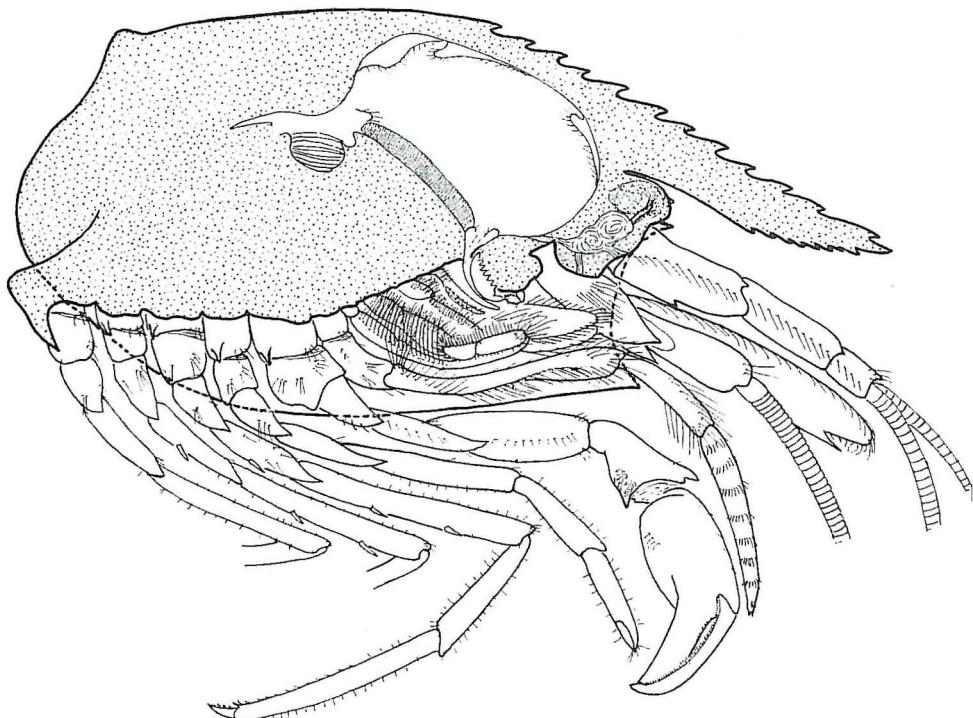


Fig. 2A : *Alvinocaris markensis*, vue médiane du céphalothorax coupé dans le plan saggital.

Rimicaris exoculata (Fig. 2, C). Toute la région antérieure du céphalothorax a subi un allongement important. L'extension des branchiostèges vers l'avant et vers la face ventrale forme une vaste chambre englobant entièrement les appendices buccaux et les deux premières paires de péréiopodes (p1 et p2). Sur p1, l'organe de nettoyage des antennes est absent. Les péréiopodes p3 à p5 sont proportionnellement très développés. La structure des pièces buccales (Fig. 1, B et fig. 4, C) est particulièrement modifiée au niveau des exopodites des maxilles et du premier maxillipède dont les lobes antérieurs occupent la plus grande partie de la chambre prébranchiale ; ces lobes sont entièrement recouverts de longues soies très nombreuses. Les régions gnathales des maxilles et du premier maxillipède ont un développement normal, mais la mandibule est régressée. Les deux paires de chélipèdes, nous l'avons dit, sont relativement petites et ne sont guère susceptibles de sortir de la chambre branchiale ; mais les articulations de leurs articles proximaux, entre le basis et l'ischion, et surtout entre l'ischion et le mérus, confèrent à ces deux appendices une très grande mobilité. Leurs pinces, bordées d'épines longues et molles, sont susceptibles d'atteindre et de nettoyer la totalité de la surface des appendices de cette chambre, et de porter les éléments prélevés jusqu'à la brosse terminale de l'endopodite des pmx2, qui les

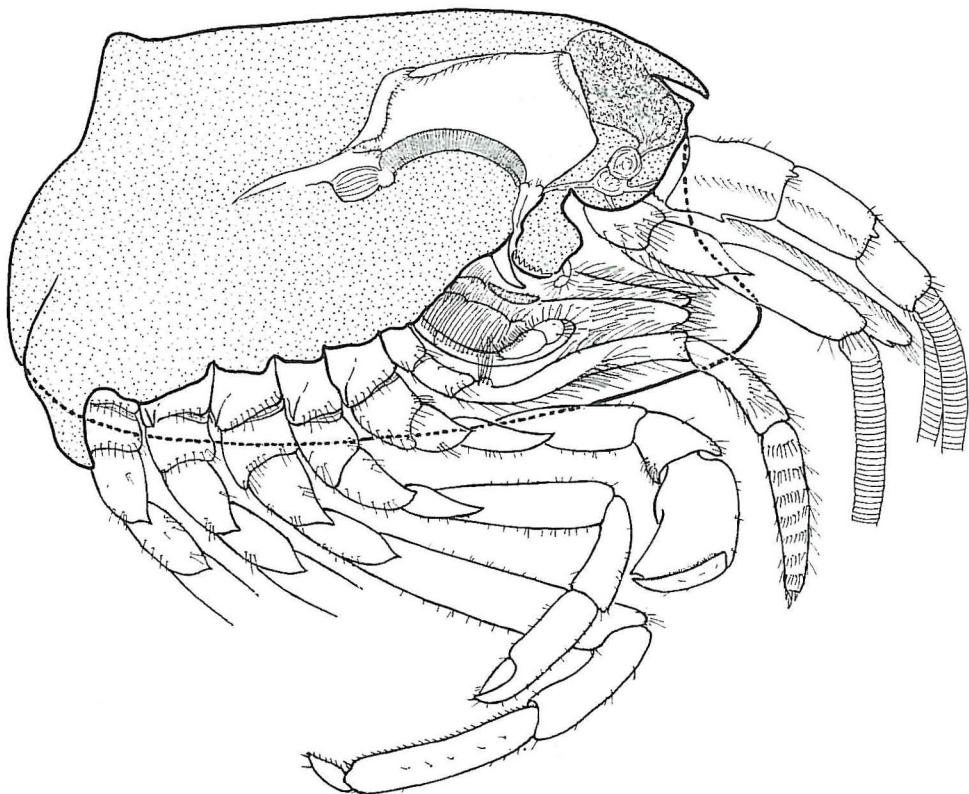


Fig. 2B : *Chorocaris chacei*, vue médiane du céphalothorax coupé dans le plan sagittal.

dirige ensuite vers l'orifice buccal (Van Dover *et al.*, 1988). L'estomac occupe un volume réduit ; il débouche d'un oesophage long et étroit, orienté vers l'avant. Fusionnés au niveau de la plaque oculaire, les deux lobes de l'organe oculaire s'étendent dorsalement sous la carapace, en formant un V allongé, jusqu'au tiers environ de la longueur du céphalothorax. La masse cérébrale est située en avant de l'estomac.

Coloration des crevettes

Les adultes des trois espèces de crevettes présentent des colorations différentes à l'état frais. Chez *Alvinocaris*, la zone oculaire se présente comme une tache blanche entourant les yeux, suivie postérieurement d'une tache brune correspondant à l'estomac. Le céphalothorax est rouge vif, cette couleur pouvant s'étendre jusque dans les trois premiers segments abdominaux (Pl. III, A). Chez *Chorocaris*, deux taches blanches s'étendent sur quelques mm également vers l'arrière ; elles correspondent à des organes oculaires formés de deux lobes moins développés que ceux de *Rimicaris*. Le céphalothorax est ocre clair sur les côtés et orangé sur le dessus ; l'abdomen est rose-orangé pâle (Pl. III, B). *Rimicaris* est l'espèce la moins colorée. Les organes oculaires sont blancs, très finement pigmentés ventralement ;

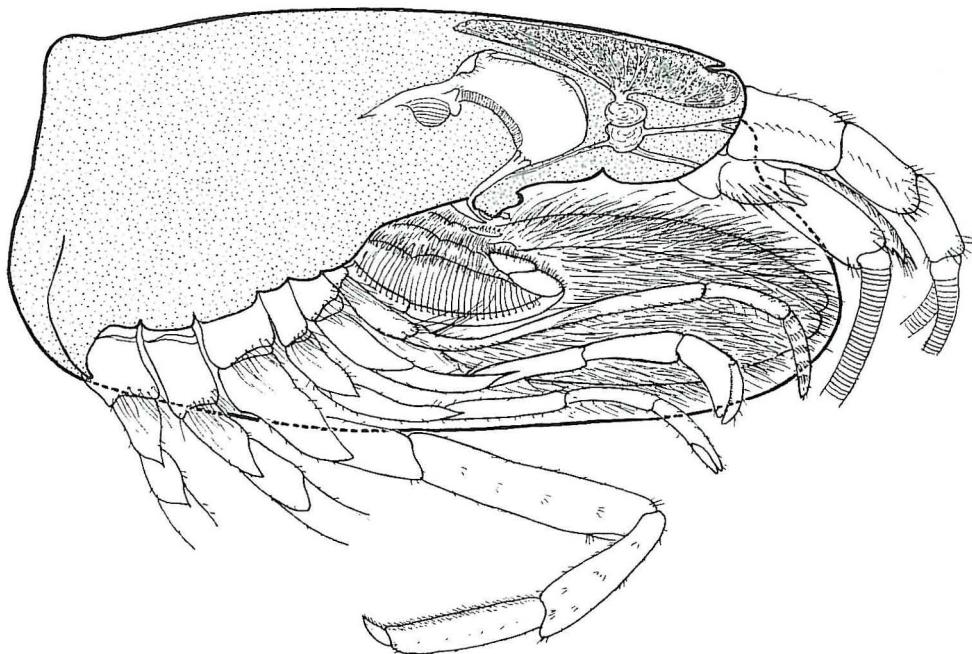


Fig. 2C : *Rimicaris exoculata*, vue médiane du céphalothorax coupé dans le plan sagittal.

la région cardiaque est rose. Les branchiostèges, généralement gris sombre à noirs (Pl. III, C), peuvent fréquemment paraître blancs *in situ*. L'abdomen est gris-rosâtre très clair. Sur le céphalothorax et l'abdomen des trois espèces, on remarque quelques réseaux isolés de "veinules" sous-cuticulaires rouges. Enfin, chez les juvéniles de *Rimicaris* et de *Chorocaris* le céphalothorax et les trois premiers segments abdominaux sont rouges, ce qui correspond à un hépatopancréas très développé et particulièrement riche en cellules adipeuses (Casanova *et al.*, ce volume).

COMPARAISON DES CONTENUS STOMACAUX

Dans les estomacs de *Rimicaris exoculata* prélevés sur le site TAG, Van Dover *et al.* (1988) ont trouvé des sulfures métalliques et des traces d'anhydrite (CaSO_4), composé abondant sur le site TAG. L'analyse préliminaire que nous avions réalisée sur les estomacs de crevettes prélevées sur le Snake Pit par aspiration et piège (Segonzac, 1992) révélait la présence, outre de sulfure de fer et d'oxyde de fer, de phosphate et de sulfate de calcium. L'examen approfondi de nouveaux échantillons confirme bien la présence simultanée de minéraux de haute et basse température : sulfures métalliques (pyrite et marcasite FeS_2 ,

pyrrhotite FeS , sphalérite ZnS et isocubanite CuFe_2S_3), oxyde de fer et phosphate-sulfate de calcium ; toutefois, on remarque que le taux de particules minérales est moins élevé que ne l'indiquaient les premières analyses. Ces particules sont noyées dans une masse homogène résultant très probablement de sécrétions organiques ; elles présentent une couleur ocre dans la chambre cardiaque, gris clair dans la chambre pylorique et noire au niveau du pylore (Pl. IV, A). Ces colorations, qui pourraient correspondre à différents stades d'oxydation des particules minérales, sont une caractéristique fréquente des contenus stomachaux examinés. Les estomacs sont très souvent peu remplis, surtout chez les femelles ; dans ce cas, c'est la partie antérieure qui est vide. Un estomac contenait des fragments de cuticule provenant probablement d'une mue de crustacé. Des copépodes siphonostomes *Stygiopontius pectinatus* Humes, 1987 sont fréquemment observés parmi le feutrage bactérien et considérés, de ce fait, comme des commensaux ; on pense qu'ils peuvent être occasionnellement ingérés par les crevettes. Chez les juvéniles, on ne trouve qu'une pâte noire de même nature que celle de la chambre pylorique des adultes.

Chez les adultes de *Chorocaris chacei*, tous récoltés avec la nasse appâtée, on trouve dans les estomacs des débris d'appâts mélangés à des particules minérales ocres d'oxyde de fer et peu de sulfure de fer, le tout enrobé d'une sorte de mucus (Pl. IV, B). On n'observe pas les masses gris clair et noires des contenus de l'espèce précédente. Quelques débris de pièces buccales de crevettes sont présents. Chez les juvéniles, récoltés avec le système d'aspiration, les estomacs sont parfois presque vides. On trouve toutefois, noyés dans des tissus indéterminés, des débris très fins de crustacés dont des carapaces bien reconnaissables de copépodes siphonostomes. Enfin, un nématode a été trouvé dans un estomac.

Chez *Alvinocaris markensis*, également récoltées avec la nasse appâtée, les estomacs étaient bien remplis. Dans trois d'entre-eux on a observé, outre des débris d'appâts, des particules d'oxyde de fer et de pyrite, ainsi que des fragments provenant de pièces buccales, d'antennes et de soies de crevettes, certains relatifs à *Chorocaris chacei*. Tous contenaient, dans la chambre pylorique, des masses homogènes formées de granules blancs de 0,5 mm de diamètre (Pl. IV, C), qui font penser aux flocons blancs qui s'échappent d'entre les blocs de sulfures.

LES DIFFÉRENTES POPULATIONS BACTÉRIENNES

Les bactéries associées aux substrats minéraux

Plusieurs types de formations supposées organiques sont observées sur le substrat. Il s'agit : 1) soit de légers voiles blancs sur les blocs de sulfures oxydés, autour des édifices actifs ou à plusieurs mètres de distance, soit d'épais tapis blancs à grisâtres, à la base de certains diffuseurs (Pl. V, A et B), 2), d'encroûtements granuleux d'un blanc pur, visibles sur certaines surfaces gris noir d'édifices (Pl. V, C), 3), de flocons blancs qui, soit sont accrochés sur les parois de diffuseurs apparemment inactifs (Pl. V, A) et s'en détachent de temps en temps, soit s'échappent d'entre les blocs de sulfures oxydés environnants. L'examen au MEB de quelques échantillons de paroi externe d'un diffuseur actif (*Les Cornets*,

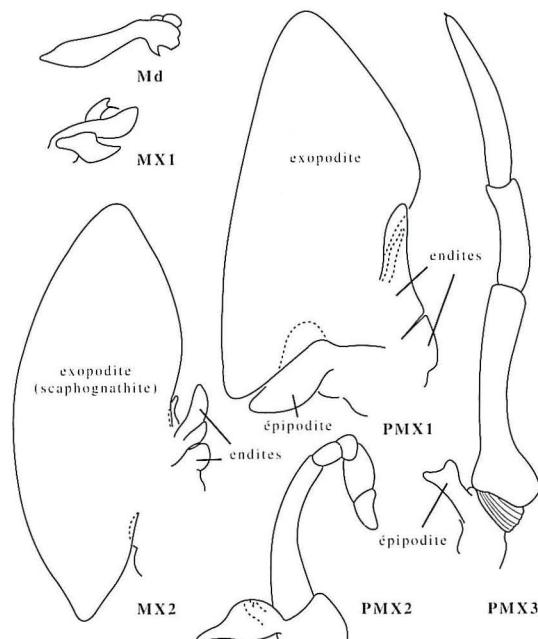
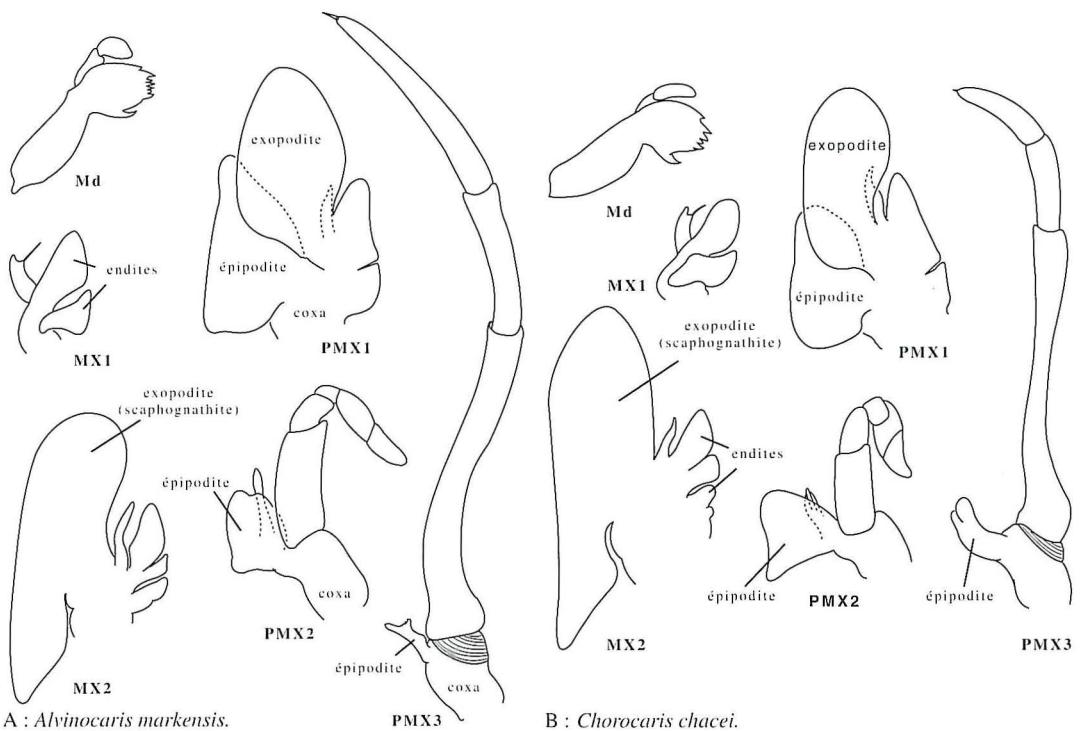
C : *Rimicaris exoculata*.

Fig. 4 : appendices buccaux sans leur pilosité, ramenés à la même échelle.

Pl. VIII), prélevés lors de notre mission, n'a révélé la présence d'aucune population bactérienne fixée.

Les bactéries associées aux crevettes et les sites d'implantation

Le matériel bactérien porté par les crevettes est constitué par au moins deux types morphologiques de bactéries : filamenteuses et en bâtonnets. Les bactéries filamenteuses se présentent en chaînes flexibles de longueur et de diamètre très variables fixées au support par une extrémité (Casanova *et al.*, ce volume). Les bactéries en bâtonnets ont entre 1,2 et 1,5 μm de longueur ; elles adhèrent au support sur toute leur longueur et sont agencées entre elles de façon à occuper totalement des portions de surfaces autour des points d'implantation de soies, ou sur des soies spécialisées (Segonzac, 1992). Les bactéries sont rares chez *Alvinocaris* ; dans la région proximale du scaphognathite et de l'exopode des premiers maxillipèdes (pmx1) sont implantées un petit nombre de soies plumeuses sur lesquelles on observe parfois des bactéries filamenteuses. Chez *Chorocaris*, les bactéries sont indifféremment implantées sur le revêtement cuticulaire externe : carapace, antennes, soies en bordure des branchiostèges, et sur le revêtement protégé : paroi interne de la carapace, soies portées par les scaphognathites et les exopodites des pmx1 (Casanova *et al.*, ce volume). Ces dernières localisations sont précisément celles qui sont colonisées par une riche épibiose bactérienne chez *Rimicaris*. Il pourrait donc exister chez *Chorocaris* une ébauche de développement privilégié des bactéries sur des zones spécialisées. Chez *Rimicaris*, en effet, les bactéries sont préférentiellement cantonnées sur des organes spécialisés tels que les longues soies plumeuses, que nous appellerons "bactériophores", abondantes sur les substrats suivants : faces dorsales et ventrales des exopodites des mx2 et des pmx1, articles proximaux des appendices thoraciques, rachis des arthrobranchies, région épistomienne, et revêtement interne de la carapace au niveau de la chambre prébranchiale (Fig. 3).

En conclusion, on peut dire qu'on est en présence de deux communautés bactériennes différentes au moins dans leur distribution spatiale : d'une part des bactéries fixées vivant dans les couches périphériques des édifices actifs, d'autre part des bactéries épibiontes vivant sur les appendices buccaux et thoraciques et sous la carapace des *Rimicaris*. Dans la discussion nous tenterons de décrire les conditions de vie de ces bactéries et d'en comprendre le rôle fonctionnel.

DISCUSSION

L'activité intense des crevettes *Rimicaris exoculata* sur les parois des édifices actifs suggère naturellement qu'elles trouvent là leur principale ressource alimentaire. Or, l'analyse de leur contenu stomacal révèle invariablement la présence de composés minéraux et d'une substance probablement organique mais d'origine non définie. Par ailleurs, la présence de bactéries dans le bol alimentaire ne peut être que suggérée car non vérifiée à ce jour, probablement à cause d'une fixation inadéquate des échantillons (Van Dover *et al.*, 1988) et

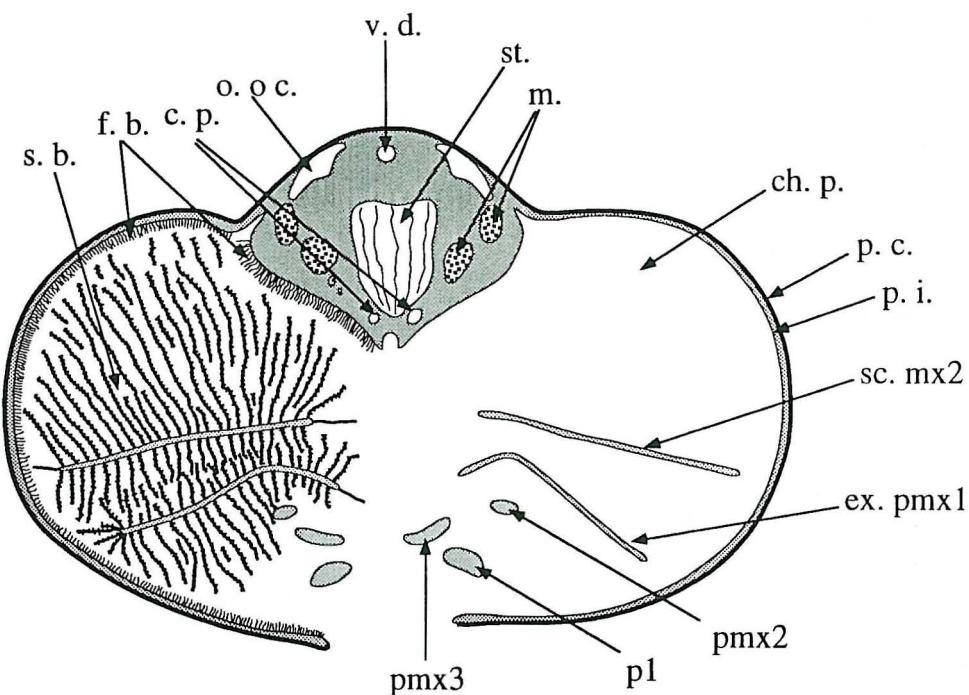


Fig. 3 : *Rimicaris exoculata*, coupe transversale schématique du céphalothorax au niveau du bord antérieur de l'estomac.

c.p. : commissures périoresophagiennes	p.e. : paroi externe
ch. p. : chambre "prébranchiale"	p.i. : paroi interne
ex. pmx1 : exopodite pmx1	s.c. mx2 : scaphognathite (exopodite mx2)
f.b. : feutrage bactérien	s.t. : estomac
m. : muscles antennaires	v.d. : vaisseau dorsal
o. oc. : organes oculaires	

d'une digestion certainement très rapide. Plusieurs hypothèses sont donc proposées pour tenter de comprendre : 1) les mécanismes de la production primaire engendrée au niveau des édifices actifs et le rôle des bactéries épibiontes, 2) le rôle des adaptations favorisant l'utilisation de cette production, 3) les conséquences du comportement grégaire des crevettes sur la morphologie des édifices, 4) les moyens que les crevettes utiliseraient pour détecter les sites de production primaire.

LES MECANISMES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE SUR LE SITE DU SNAKE PIT

Cas des bactéries fixées sur les substrats minéraux. On considère généralement que les caractéristiques physico-chimiques des sites hydrothermaux de la dorsale atlantique sont très voisines de celles des sites du Pacifique (Jean-Baptiste *et al.*, 1991), notamment en ce qui concerne les complexes métallifères réduits dissous susceptibles d'être les donneurs

d'électrons nécessaires au métabolisme des bactéries. La teneur en soufre total est, par exemple, à peu près identique. Or, Jannasch *et al.*, (1992) estiment que l'activité chimiosynthétique bactérienne mesurée dans les fluides des sites atlantiques (7,4 mg C/m³/jour) est deux à quatre fois plus élevée que dans celle des fluides des sites pacifiques. Dans le cas du Snake Pit, nous pensons que cette différence résulte essentiellement de la combinaison de deux facteurs :

1- La présence d'une eau de mer environnante sensiblement plus oxygénée que dans le Pacifique. Les masses d'eau de fond, d'origine arctique, contiennent en effet deux fois plus d'oxygène dissous : 5,7 ml/l (Bougault *et al.*, 1990) que les masses d'eau du Pacifique : 2,6 ml/l (Charlou *et al.*, 1991). Cette plus forte teneur en oxygène dissous favorise très probablement les processus d'oxydation des sulfures.

2- La structure poreuse des couches périphériques des édifices actifs. Celle-ci se traduit par la présence de multiples microcavités qui augmentent la surface colonisable par les bactéries. De plus, elle permet une circulation plus ou moins lente du fluide hydrothermal qui, grâce aux phénomènes hydrodynamiques d'advection, se mélange avec l'eau de mer environnante, entraînant ainsi l'existence de gradients de température, de composés oxydants dissous et de pH, donc une grande variété de microhabitats dans les couches périphériques des édifices. Ces derniers constituerait ainsi le coeur de la production primaire de l'écosystème car c'est là que sont réunies toutes les conditions favorisant une forte production bactérienne basée sur une chimiosynthèse aérobie.

Les composés réduits, qu'ils soient dissous dans le fluide (hydrogène sulfuré) ou sous forme de précipités solides (pyrrhotite, pyrite, marcasite), s'oxydent via plusieurs composés intermédiaires selon une cinétique propre à chacun d'eux et fonction des gradients de pH, de température et d'oxygène (ou de composés oxydants). Gal'chenko *et al.* (1988) notent par exemple que l'hydrogène sulfuré H₂S est spontanément oxydé en thiosulfate S₄O₆²⁻ avec une demi-vie de 1 heure à 25° C et de quelques minutes à 60° C. Dans le même ordre d'idée, Rudnicki *et al.* (1992) remarquent que la moitié du fer des fluides chauds est transformée en sulfure de fer en quelques secondes ; le reste est rapidement oxydé en oxyhydroxyde de fer FeOOH qui précipite. Il est probable que la distribution spatiale des populations bactériennes dans les couches périphériques des édifices est commandée : 1) par la répartition de ces différents composés qui sont autant de sources d'énergie utilisables, 2) par le fait que les bactéries doivent entrer en compétition avec l'oxydation spontanée des sulfures réduits qui doit débuter dès leur sortie. Ces populations doivent se retrouver sur les particules de sulfure mises en suspension dans le fluide, en partie par désagrégation bactérienne, mais aussi par grattage continu exercé par les crevettes avec leurs appendices locomoteurs. Cette mise en suspension a d'ailleurs été notée par observation directe sur des diffuseurs. Nous avons vu que l'analyse au microscope à balayage de sulfures prélevés sur un diffuseur n'a révélé aucune trace de bactéries. Il faut toutefois noter qu'il s'agit d'échantillons pris sur un diffuseur dépourvu de crevettes (*Les Cornets*). Des échantillons de voiles et de flocons, précédemment décrits, ont été prélevés par les équipes américaines sur les sites du Snake Pit et TAG. Leur analyse révèle une activité chimiosynthétique modeste et un faible taux de carbone organique, de sorte que ce matériel ne semble pas constituer un

grand intérêt trophique pour les crevettes (Jannasch *et al.*, 1992). De fait, en dehors d'un cas où des petits groupes de crevettes juvéniles sont entourés de dépôts indurés grisâtres à la base d'un diffuseur (Pl. V, D), l'observation *in situ* ne permet pas d'affirmer que les crevettes se concentrent sur ces formations. Gebruck *et al.*, (1992) et Pimenov *et al.* (1992) font la même remarque pour le site TAG.

Ces bactéries associées aux crevettes. Les communautés bactériennes portées par les crevettes sont constituées de deux principaux types morphologiques de bactéries : filamenteuses et en bâtonnets. Gebruck *et al.* (1992) ne distinguent que deux formes filamenteuses (0,2 à 0,5 µm et 1 à 3 µm) qu'ils attribuent au type *Thiothrix*. De nombreuses formes de bactéries filamenteuses sont connues pour leur activité sulfoxydante. On a vu par ailleurs que les microbiologistes russes et américains ont mis en évidence une importante activité de fixation chimioautotrophe du CO₂ au niveau des pièces buccales et de la carapace des crevettes, c'est à dire là où l'on observe les plus fortes concentrations de bactéries filamenteuses. Le métabolisme de celles-ci pourrait donc se trouver favorisé par la circulation d'eau chargée de CO₂ et d'éléments réduits dissous, créée par les crevettes lorsqu'elles séjournent près des parois diffusantes. Dans le cas des formes épibiontes des polychètes Alvinellidae du Pacifique, certains auteurs ont évoqué la possibilité d'un rôle important dans les processus de détoxicification ; il est possible, en effet, que les bactéries filamenteuses soient capables de réguler les concentrations excessives de composés toxiques du milieu ambiant (Cosson-Mannevy *et al.*, 1986 ; Desbruyères *et al.*, 1991). Un rôle identique pourrait se concevoir dans le cas des bactéries épibiontes des crevettes, mais des études sont encore nécessaires pour comprendre les processus de cette fonction. On ne sait rien de l'activité des bactéries en bâtonnets, mais on peut suggérer une parenté avec certains *Thiobacillus* qui, en milieu acide et oxygéné, et à des températures inférieures à 55° C, peuvent utiliser le fer ferreux, la pyrite et les sulfures solubles comme substrats énergétiques. Compte tenu des sources d'énergie disponibles, il est vraisemblable que ces deux types morphologiques de bactéries correspondent à des métabolismes autotrophes différents, ce qui n'exclut pas l'existence de bactéries mixotrophes sulfoxydantes ou hétérotrophes comme cela a été montré sur plusieurs sites du Pacifique (Jannasch *et al.*, 1979 ; Durand, 1992). On peut donc estimer que c'est à l'interface parois diffusantes/eau de mer qu'a lieu l'essentiel de la production primaire de l'écosystème, qu'il s'agisse des communautés bactériennes associées aux sulfures ou des épibiontes des crevettes.

LES ADAPTATIONS TROPHIQUES DES CREVETTES

L'étude comparée de la morphologie de la partie antérieure du corps et de ses appendices a mis en évidence une série de transformations graduelles qui, d'*Alvinocaris* à *Rimicaris* en passant par *Chorocaris*, ne peuvent être interprétées que comme des modifications significatives de leur régime alimentaire, sans doute en rapport direct avec la prolifération bactérienne au voisinage des sources chaudes des sites hydrothermaux.

Alvinocaris markensis, qui se tient à la périphérie des sources chaudes, a sans doute le comportement trophique habituel des crevettes épibenthiques. Les individus capturés dans

les nasses ont consommé les appâts dont les éléments sont retrouvés dans les contenus stomacaux, mais aussi des fragments d'appendices attribuables, semble-t-il, aux deux autres espèces de crevettes, ce qui démontre sa tendance nécrophage ou prédatrice. Certains individus peuvent présenter sur leur revêtement cuticulaire externe ou sur leur pièces buccales, des bactéries en nombre plus ou moins abondant, mais il ne peut s'agir que d'une infestation passive, dans un milieu riche en matériel bactérien. Dans ce cas, les bactéries seraient absorbées avec la nourriture habituelle, mais ne représenteraient pas un apport nutritionnel significatif. Ces crevettes seraient donc principalement des consommateurs secondaires obligés.

Rimicaris exoculata est la seule des trois espèces recherchant activement la proximité des parois d'édifices actifs. Elle possède des particularités morphologiques originales telles que des soies plumeuses bactériophores recouvrant entièrement les exopodites, considérablement développés, des maxilles et de la première paire de maxillipèdes, ainsi qu'une extension de l'épistome et des parois internes de la carapace. Ces modifications augmentent dans une large mesure les surfaces d'implantation des bactéries épibiontes (Fig. 1, B et fig. 3). En outre, si la taille réduite des chélipèdes et leur enserrement dans la carapace ne permettent pas aux crevettes de prélever de la nourriture sur le substrat, ces appendices sont susceptibles, grâce à leur extrême mobilité, d'atteindre et de nettoyer la totalité des surfaces colonisées. Enfin, l'extension antéro-latérale du céphalothorax semble être de nature à protéger l'ensemble des éléments céphaliques décrits des conditions physico-chimiques extrêmes (température élevée du fluide et des particules, pH acide). En effet, les fréquentes nécroses - parfois même les perforations - de la carapace (Fig. 1, C) que présentent les crevettes sont interprétées comme le témoignage de l'agressivité du milieu dans lequel elles évoluent. Les courants provoqués par les battements du scaphognathite sont canalisés postéro-antérieurement vers la chambre prébranchiale presque close. On constate que les aires d'implantation des bactéries correspondent précisément à celles qui reçoivent les courants irrigant normalement les chambres branchiales (Casanova *et al.*, ce volume). Ces courants ont donc sans doute une fonction trophique, par apport d'éléments réduits dissous favorisant la croissance des bactéries, mais également une fonction respiratoire par apport d'eau de mer oxygénée sur les branchies. Ces deux fonctions, dont l'une au moins est vitale, sont réalisées grâce aux mouvements de va-et-vient constants des crevettes entre les parois diffusantes et l'eau de mer oxygénée. Les bactéries filamenteuses autotrophes et/ou mixotrophes peuvent être utilisées comme source de carbone soit par ingestion directe à l'aide des appendices buccaux, soit par absorption des métabolites qu'elles produisent. En revanche, on peut supposer que les bactéries en bâtonnets, plus difficiles à décrocher des pièces buccales auxquelles elles adhèrent, n'ont pas une fonction trophique directe. Quoiqu'il en soit, un tel scénario permet d'avancer l'idée qu'on est en présence d'une véritable culture bactérienne au sein de la chambre prébranchiale des crevettes, ce qui est également l'opinion de Gebruck *et al.* (1992). Cette symbiose est entretenue par le comportement des crevettes qui, en se maintenant activement à proximité des parois diffusantes, favorisent le métabolisme des bactéries qu'elles portent et qu'elles peuvent utiliser aussi

bien comme source trophique que pour un probable rôle de détoxication du milieu. Dans le même temps, elles peuvent ingérer des particules de sulfure riches en bactéries provenant des parois diffusantes, et qu'elles mettent en suspension à l'aide de leurs appendices locomoteurs p3 à p5 dont les régions ventrales des propodes et dactyles sont garnies de nombreuses soies épineuses. Rappelons que les griffes de ces appendices présentent souvent des lésions noires qui pourraient provenir des contacts fréquents avec les surfaces brûlantes des diffuseurs. Enfin, des formes bactériennes libres, détachées des populations colonisant les couches minérales où elles se développent, sont également susceptibles, avant leur dispersion dans le milieu, de participer à l'alimentation des crevettes.

Chorocaris chacei se situe dans une position intermédiaire. Attirée par l'appât des nasses, et donc certainement consommateur secondaire classique, elle témoigne d'adaptations encore peu marquées vers une association du type *Rimicaris*/bactéries. Le nombre relativement plus réduit des soies bactériophores semble indiquer un apport plus faible des bactéries dans son régime alimentaire. Il convient cependant de remarquer que les aires particulières d'implantation des bactéries épibiontes se situent, comme chez *Rimicaris*, sur le passage des courants respiratoires, c'est-à-dire au niveau du scaphognathite et des soies bordant les branchiostèges.

On retiendra que, d'une part *Rimicaris exoculata* n'est pas récoltée dans les nasses appâties pourtant placées à proximité des agrégats, ce qui indique un comportement trophique différent de celui des deux autres espèces, et d'autre part que les soies bactériophores, absentes chez *Alvinocaris*, présentes mais peu nombreuses chez *Chorocaris* et bien représentées chez *Rimicaris*, témoignent d'une évolution adaptative favorisant l'implantation de bactéries épisymbiontes.

Hormis le cas des *Rimicaris exoculata* adultes, la coloration des crevettes correspond au type mésopélagique "half-red" (Herring et Roe, 1988), c'est-à-dire à abdomen translucide et céphalothorax à larges bandes rouges. Les caroténoïdes sont les pigments les plus couramment mis en évidence chez les crustacés (Lénel *et al.*, 1978). Ils colorent différents tissus ou organes et sont impliqués dans diverses fonctions physiologiques telles que la croissance, la mue, la reproduction, l'adaptation chromatique et différents autres processus (régulation de l'oxydation cellulaire, photoprotection...). Incapables de synthétiser les pigments caroténoïdes, les crustacés peuvent stocker ou transformer ceux qu'ils trouvent dans la nourriture (bactéries, phytoplancton et zooplancton). Dans le cas des crevettes du Snake Pit, on remarque d'une part que l'organe le plus coloré est l'hépatopancréas et d'autre part que cette coloration affecte essentiellement les deux espèces nécrophages ainsi que les juvéniles de *Rimicaris* et *Chorocaris*. Les raisons pour lesquelles les espèces nécrophages ont des organes plus colorés (donc plus riches en caroténoïdes) que *Rimicaris exoculata* ne sont pas évidentes car les seuls éléments susceptibles de constituer une source de caroténoïdes pour ces crevettes (copépodes siphonostomes, mues, appendices de crevettes) n'entrent que pour une faible part dans leur alimentation. Par ailleurs, la présence d'éléments d'origine photosynthétique est douteuse car cette zone de l'Atlantique est considérée comme oligotrophe. Dès lors, l'existence d'une source complémentaire bactérienne apparaît possible. L'hypothèse d'une origine bactérienne des pigments, démontrée chez des mol-

lusques (Branden *et al.*, 1980), n'a été émise que récemment chez les crustacés (DeBevoise *et al.*, 1990). Ces auteurs, étudiant le régime alimentaire de deux populations de crabes hydrothermaux de la dorsale du Pacifique oriental, attribuent l'origine de certains pigments caroténoïdes aux bactéries hydrothermales dont ils se nourriraient soit directement, soit par nécrophagie d'invertébrés renfermant des bactéries capables de synthétiser des pigments.

IMPACT DES CREVETTES *RIMICARIS EXOCULATA* SUR LA MORPHOLOGIE DES EDIFICES ACTIFS

Une observation attentive des documents photo et vidéo révèle que les crevettes semblent jouer un rôle dans les variations de croissance des édifices qu'elles occupent. Le meilleur exemple est celui des diffuseurs proches du *Chandelier* (Pl. II, C). Sur l'un d'eux on remarque une partie convexe gris clair, dépourvue de crevettes, flanquée de deux parties concaves dont une est occupée par un agrégat de crevettes tandis qu'une autre, occupée par quelques individus seulement, laisse apparaître une surface gris noir, piquée de formations blanches. On trouve de nombreux cas semblables sur l'ensemble des édifices des *Ruches*. Tout se passe comme si les agrégats se formaient sur une paroi d'édifice actif, se maintenaient là pendant un certain temps, puis abandonnaient ce substrat qui se présente alors comme une surface noire d'aspect "érodé" et sans diffusion apparente. Deux questions se posent : 1) comment les crevettes peuvent-elles s'installer sur des parois de diffuseurs dont on a vu que la température atteint 70° C, 2) comment engendrent-elles l'altération du substrat ? Les diffuseurs ont une structure interne poreuse, sans conduit axial bien défini, c'est-à-dire ne présentant pas de paroi étanche de chalcopyrite comme celui des cheminées ; toutefois, certains édifices présentent des structures intermédiaires se traduisant par des degrés d'étanchéité variables le long du conduit axial (Fouquet *et al.*, 1993). La circulation du fluide de chaud s'effectue donc irrégulièrement, de sorte que la température de certaines zones de l'édifice peut être assez basse pour permettre l'installation d'agrégats, notamment à la base, où a lieu préférentiellement l'advection d'eau froide. Par leurs incessants mouvements de va-et-vient, et à l'aide de leurs appendices locomoteurs, les crevettes sont susceptibles de mettre en suspension, entre autres, les particules minérales gris clair qu'on retrouve en partie dans les contenus stomachaux. Il est probable que leur action, comme celle de l'hydrodynamisme, dans la mise en suspension des particules, ne constitue que la phase finale de l'"érosion" du substrat. En effet, la dégradation des parois doit résulter en premier lieu d'une fragilisation de la structure des couches externes due à l'oxydation des sulfures. Celle-ci peut être engendrée par processus chimique spontané et/ou par processus biologique résultant du métabolisme bactérien. Remarquons que les diffuseurs des *Cornets*, dépourvus de crevettes et dont les échantillons de paroi prélevés ne révèlent aucune trace de bactéries, ont une géométrie régulière et ne présentent pas de surfaces dégradées. Ceci pourrait être interprété comme une preuve que la dégradation des parois a une origine double : physico-chimique et biologique (bactérienne), mais que seule l'action des agrégats de crevettes est susceptible de la révéler. Quoiqu'il en soit, la dégradation progressive de la couche minérale externe, qui semble se faire de la base des édifices vers le sommet, va favoriser les processus d'advection par lesquels l'eau de mer froide pénètre à la base du dif-

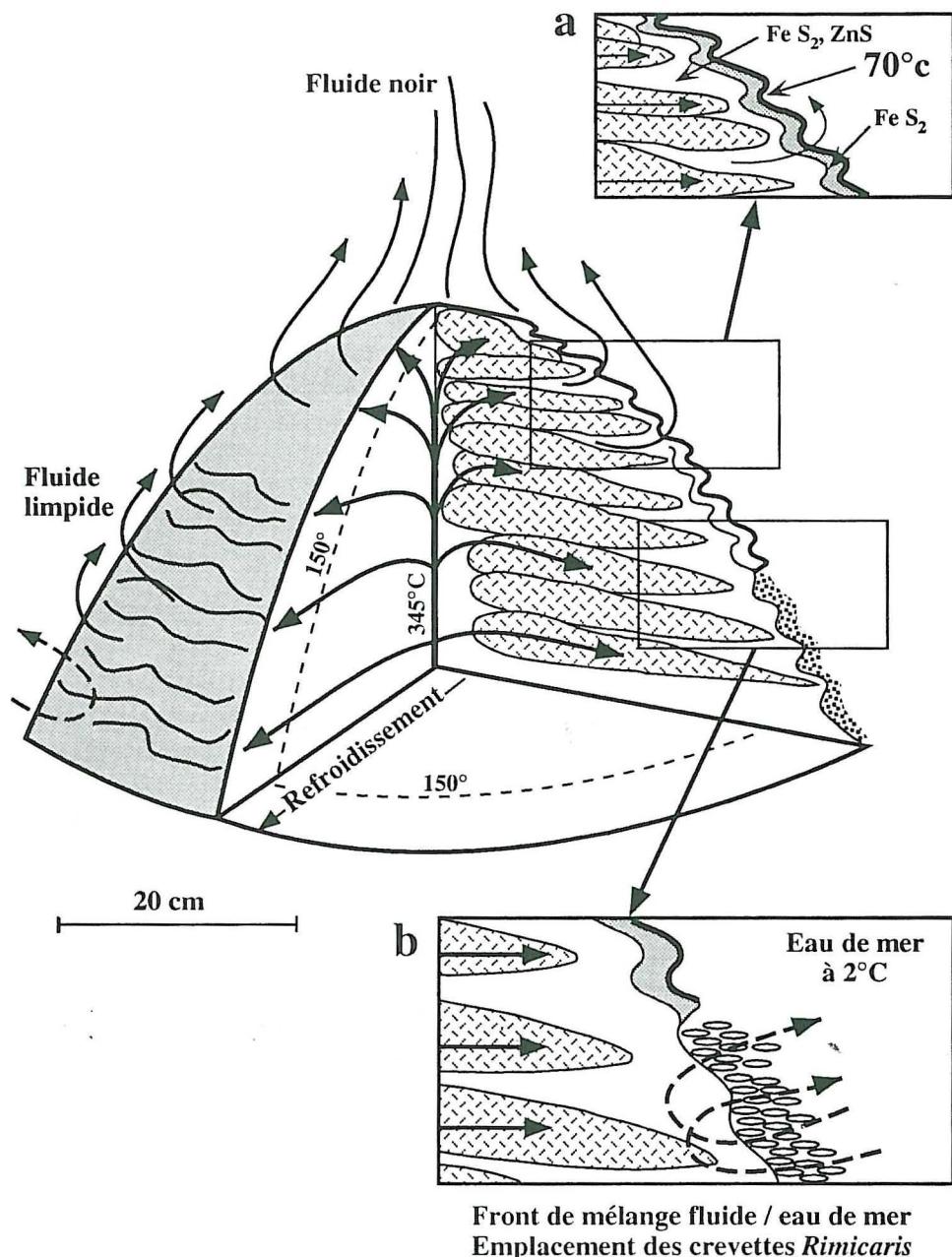


Fig. 5 : Structure macroscopique d'un diffuseur actif.

a : détail des couches minérales périphériques ;

b : détail représentant la position d'un agrégat de *Rimicaris exoculata* au niveau de la zone de mélange du fluide hydrothermal avec l'eau de mer. D'après Fouquet *et al.* (1993), modifié.

fuseur et se mélange au fluide hydrothermal à travers la paroi poreuse (Fig. 5). L'accélération du refroidissement va perturber les paragénèses minérales internes, donc entraîner une modification de la croissance de l'édifice. On pense également que, pendant le ralentissement des précipitations minérales au niveau des agrégats, les parties contigües, dépourvues de crevettes, continuent leur croissance minérale normale ; il en résulte une accentuation du relief de la surface des édifices (Pl. II, C et Pl. I, B). Lorsque les crevettes abandonnent un édifice dont les parois ne seraient plus diffusantes, elles laissent une partie concave qui a souvent perdu sa structure en "pile d'assiettes" et dont la couleur gris noir correspond à une couche minérale où prédominent les sulfures de zinc. On note très souvent que ces surfaces sont tachetées de formations plus ou moins encroûtantes d'un blanc pur (Pl. I, B) ; celles-ci pourraient résulter d'une biominéralisation de silice à basse température selon un processus décrit par Juniper & Fouquet (1988), qui remarquent que la silice précipite généralement selon une disposition directement liée à la morphologie de microorganismes (champignons, bactéries filamenteuses) présents sur le substrat. Si les formations observées sur les diffuseurs ont la même origine, on peut penser que le départ des crevettes favorise la précipitation de la silice sur des restes de populations bactériennes. On peut se demander si ces formations sont de même nature que les flocons blancs qui se forment sur les diffuseurs et s'en détachent de temps en temps (Pl. V, A).

LES CREVETTES ET LEUR PERCEPTION DU MILIEU

La spécialisation trophique que les conditions de vie extrêmes semblent avoir déterminée chez l'espèce *Rimicaris exoculata* a dû nécessairement s'accompagner d'une évolution des moyens de perception du milieu pour la recherche de la nourriture. C'est dans ce sens que Van Dover *et al.* (1989) ont interprété le rôle de l'organe en V. Ces auteurs avaient également mis en évidence, à la sortie d'évents sur des sites du Pacifique nord, une émission de lumière bleu-vert de faible intensité dans la gamme de longueur d'onde 450-550 nm, correspondant au spectre d'absorption de la rhodopsine, pigment visuel qu'ils observent par ailleurs dans cet organe. Ils ont alors suggéré que cet "oeil" était adapté à une fonction présentant deux avantages : la détection indirecte des zones trophiques et l'évitement des zones de hautes températures, létales pour l'animal. Concernant ce dernier point, on a vu que les crevettes utilisent leur sens tactile pour éviter certaines parois brûlantes des diffuseurs. Rappelons que les températures généralement supérieures à 300° C, données pour les fluides des fumeurs noirs, ne peuvent constituer un danger pour les crevettes. En effet, sur l'évent du fumeur *Laussel*, par exemple, nous avons mesuré une température de 330° C dans le conduit axial et 20° C à 30 cm au-dessous de la sortie ; à 20 cm environ au-dessus de l'évent, elle n'est plus que de 35° C. Comme nous l'avons vu, il semble que les nombreuses nécroses observées sur les appendices et la carapace des crevettes, proviennent, au moins en partie, de contacts malencontreux avec les parois des édifices actifs (Fig. 1, C). Il est donc probable que cet organe n'a pas un rôle de perception des températures extrêmes. Les crevettes détectent-elles la lumière provenant des événements ? L'application de formules de physique expérimentale (transmission de photons dans l'eau distillée) a incité Pelli et

Chamberlain (1989) à proposer l'hypothèse que les crevettes peuvent repérer la présence d'un événement à 2,3 m de distance. Toutefois, ces auteurs ne semblent pas tenir compte de plusieurs facteurs tels que l'étroitesse de la fenêtre spectrale de l'eau de mer dans le visible (laquelle présente de surcroît une forte turbidité autour des événements), le rôle d'écran, même minime, de la carapace, et surtout la position inadéquate de l'organe pour capter des signaux lui parvenant frontalement. Tous ces facteurs ne peuvent que réduire notablement la distance maximale de détection des événements. Remarquons en outre que les projecteurs du sous-marin, émettant une lumière de très forte intensité dans le spectre visible du bleu-vert, ne provoquent aucune réaction notable chez les crevettes.

En plongée, il n'est pas rare d'observer des individus isolés de *Rimicaris* ou de *Chorocaris*, nageant en pleine eau, à plusieurs dizaines de mètres des sites actifs. On peut se demander par quels moyens ces crevettes peuvent détecter la présence des aires de production primaire. Plusieurs hypothèses sont proposées.

1. Les crevettes seraient capables de mémoriser la topographie des sites en détectant et en enregistrant les microvariations spatiales du champ magnétique local ; bien que séduisante cette voie est difficile à concevoir en raison de l'importance des fluctuations du champ magnétique à proximité du fond. Toutefois, une littérature relativement récente sur le biomagnétisme (Kirschwink *et al.*, 1981 ; Le Gall, 1989) signale que des organismes (bactéries, invertébrés et vertébrés) sont capables d'accumuler de la magnétite (Fe_3O_4). La présence de ce matériau n'est pas une preuve de magnétoréception, mais il est intéressant d'évoquer les travaux de Semm *et al.* (1990 et 1991) qui notent, au cours d'expériences réalisées sur des oiseaux migrateurs, que la rhodopsine, pigment habituellement connu pour réagir à des stimuli photoniques, est également capable de réagir à des stimuli magnétiques.

2. Les crevettes pourraient détecter les vibrations acoustiques engendrées par l'émission des fluides hydrothermaux. Bleckman (1991), étudiant les processus d'orientation des crustacés aquatiques, signale que des vibrations d'origine hydrodynamique peuvent être captées par des mécanorécepteurs antennaires. De même, Sainte-Marie (1992) met en évidence, chez les amphipodes, la capacité de réagir aussi bien à l'onde émise par l'impact d'un appât arrivant sur le fond, qu'aux bruits de mastication de leurs congénères sur la proie. Des études récentes ont révélé que les événements du site TAG émettraient un signal acoustique légèrement supérieur au bruit de fond de la mer (Little, 1988). Bien que ces recherches nécessitent une amélioration des techniques d'écoute et d'analyse (Juvé *et al.*, 1992), l'hypothèse selon laquelle les crevettes pourraient capter de tels signaux sonores à l'aide de mécanorécepteurs est envisageable.

3. Les crevettes pourraient localiser les événements par chimiotaxie en réagissant à des stimuli chimiques. On sait par exemple que des composés gazeux tels que le méthane (Charlou *et al.*, 1993) ou des particules d'oxyhydroxyde de fer (German *et al.*, 1993), contenus dans le panache hydrothermal, peuvent être entraînés par les courants le long de la vallée axiale.

4. Les crevettes seraient capables d'enregistrer les gradients de température du milieu ambiant. A l'appui de cette hypothèse, on rappellera le comportement d'individus qui, nageant en pleine eau, s'orientent brusquement vers le bas lorsqu'ils rencontrent du fluide hydrothermal ascendant.

Enfin, l'observation montre que c'est vraisemblablement par le sens tactile que chaque individu de *Rimicaris exoculata* perçoit, au moyen de ses antennes et autres appendices, la présence de ses congénères, aussi bien au moment de la formation progressive d'un agrégat que dans son maintien sur les parois diffusantes. Ceci expliquerait la netteté des limites de certains agrégats, notamment au niveau des zones dont la température est très élevée.

Seule l'expérimentation *in situ* permettra de confirmer ou non ces différentes hypothèses. Concernant le rôle de l'organe oculaire, il est difficile, même dans le cadre de ces hypothèses de lui attribuer une fonction sensorielle de détection directe ou indirecte des zones de production primaire. En outre, l'observation montre que, à de rares exceptions près, les crevettes vivent en permanence sur les sites actifs et leurs abords immédiats. Or, on sait que l'une des caractéristiques des sites des dorsales à vitesse d'expansion moyenne est d'avoir une activité épisodique, mais changeant peu de localité, de sorte que la longévité des manifestations hydrothermales sur un site peut atteindre plusieurs milliers d'années (Lalou *et al.*, 1993). Dans ces conditions, il ne semble pas réaliste d'attribuer à cet organe une fonction de recherche des sites actifs de type chimiotaxie. On notera seulement que le développement de sa taille d'*Alvinocaris* à *Rimicaris* s'effectue parallèlement à la spécialisation trophique des trois espèces.

CONCLUSION

Au terme de cette étude, on retiendra que les crevettes *Rimicaris exoculata* trouvent sans doute l'essentiel de leurs besoins nutritifs dans les bactéries épibiontes présentes dans la chambre prébranchiale ; la part relative des bactéries libres et de celles associées aux particules de sulfures représente toutefois certainement un complément non-négligeable. Cela suffit-il à assurer la totalité des besoins organiques ? Seul un bilan énergétique, incluant notamment l'utilisation probable des pelotes fécales par les bactéries, permettrait de répondre. Rappelons qu'on ne trouve aucune trace de métazoaire dans les estomacs et que, par ailleurs, les crevettes ne sont pas attirées par les appâts des nasses. Pour le moment, on ne peut que souligner l'existence d'une adaptation morphologique complexe et d'un comportement de consommateur primaire suspensivore. La réduction de la taille de l'estomac par rapport à celui des deux autres espèces va dans le même sens évolutif et n'est pas sans rappeler, à un degré moindre, l'atrophie morphologique, et parfois fonctionnelle, de l'appareil digestif de certains mollusques hydrothermaux possédant des endosymbioses bactériennes (Fiala-Médioni, 1988).

L'espèce *Rimicaris exoculata* représente un modèle biologique, écologique et évolutif singulier qui, dans l'état actuel de nos connaissances, est endémique du système hydrothermal de deux sites de la dorsale atlantique (Snake Pit et TAG). Le modèle le plus comparable est celui des polychètes Alvinellidae du Pacifique qui présentent des similitudes fonctionnelles (exosymbiose bactérienne) et écologiques (Chevaldonné *et al.*, 1993) avec d'une part l'alternance de séjours dans le fluide hydrothermal hypoxique et l'eau de mer environ-

nante, et d'autre part l'influence sur la construction des édifices. On remarquera en outre que le tube digestif de ces vers contient également des particules minérales associées à des sécrétions organiques (Desbruyères *et al.*, 1991). La distribution agrégative de la population de *Rimicaris exoculata* traduit une répartition spatiale très localisée des ressources alimentaires ou, ce qui revient au même, des facteurs physico-chimiques indispensables à leur production. Or, on a vu que ces agrégats pouvaient influencer la croissance des édifices. On peut penser que c'est précisément cette action qui favorise le renouvellement des microhabitats propices au développement bactérien. Mais, comme tous les sites hydrothermaux connus, le site du Snake Pit peut être soumis à des événements tectoniques susceptibles de modifier brutalement les conditions de croissance des édifices actifs, donc de production primaire, et d'avoir ainsi des conséquences de type catastrophique sur la population des consommateurs primaires. On a déjà suggéré (Segonzac, 1992) que, dans ce cas, une population de *Rimicaris exoculata* de faible effectif pourrait se maintenir sur place en utilisant d'autres types de bactéries qui se développent à basse température sur les blocs de sulfure. La migration de leurs larves planctoniques et le régime nécrophage de leurs juvéniles représentent une chance de survie supplémentaire qui pourrait permettre la colonisation d'autres sites plus éloignés. Toutefois, contrairement à ce que l'on observe dans le Pacifique, et malgré une exploration intense de la vallée axiale, aucun site-relai n'a été mis en évidence à ce jour. Ceci pose un problème biogéographique particulier car on explique mal comment un flux génique pourrait exister entre les sites Snake Pit et TAG, séparés par une distance de plus de 300 km et l'importante faille transformante Kane.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement les collègues suivants pour leur aide technique et leurs conseils : Catherine Mével (Paris VI, chef de la mission *Hydrosnake*), Patrick Briand et Violaine Martin (IFREMER, photos en laboratoire, microcartographie du site des *Ruches* et dessins), Philippe Crassous (id., microscope électronique à balayage), Gilbert Floch et Ronan Apprioual (id., inclusion et préparation des estomacs), Marcel Bohn (id., microsonde), Alain Le Ven (id., pathologie, préparations histologiques) ainsi que Yves Fouquet (id., minéralogie), Jean Guézennec (id., chimie), Michel Le Haître (id., instrumentation océanographique), Bertrand Sichler (id., magnétisme), Daniel Prieur (Roscoff, microbiologie), Jean-Paul Truchot (Bordeaux, physiologie), Geneviève Nègre-Sadargues (Montpellier, éco-physiologie), Pierre Chevaldonné, Daniel Desbruyères et Lucien Laubier (IFREMER, écologie).

REFERENCES

- BLECKMANN, H., 1991. Orientation in the aquatic environment with aid of hydrodynamic stimuli. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 84 : 105-124.

- BOUGAULT, H., J.L. CHARLOU, Y. FOUQUET & D. NEEDHAM, 1990. Activité hydrothermale et structure axiale des dorsales est-Pacifique et médio-atlantique. *Oceanol. Acta*, Vol. Spécial 10 : 199-207.
- BRANDEN, C., VAN DEN, M. GILLIS & A. RICHARD, 1980. Carotenoid producing bacteria in the accessory nidamental glands of *Sepia officinalis* L.. *Comp. Biochem. Physiol.*, B, 66 (2) : 331-334.
- CASANOVA, B., M. BRUNET & M. SEGONZAC, 1993. L'impact d'une épibiose bactérienne sur la morphologie fonctionnelle des crevettes associées à l'hydrothermalisme médio-atlantique. *Cah. Biol. Mar.*, 34 : 573-588.
- CHARLOU, J.L., H. BOUGAULT, P. APPRIOU, P. JEAN-BAPTISTE, J. ETROUBLEAU & A. BIROLLEAU, 1991. Water column anomalies associated with hydrothermal activity between 11°40' and 13° N on the East Pacific Rise : discrepancies between tracers. *Deep-Sea Res.*, 38, 5 : 569-596.
- CHARLOU, J.L. & J.P. DONVAL, 1993. Hydrothermal Methane Venting Between 12°N and 26°N Along the Mid-Atlantic Ridge. *J. Geophys. Res.*, 98, B6 : 9625-9642.
- CHEVALDONNÉ, P. & D. JOLLIVET, 1993. Videoscopic study of deep-sea hydrothermal vent alvinellid polychaete populations : biomass estimation and behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 95 : 251-262.
- CHRISTOFFERSEN, M.L., 1989. Phylogenetic relationships between Oplophoridae, Atyidae, Pasiphaeidae, Alvinocaridae Fam. N., Bresiliidae, Psalidopodidae and Disciadidae (Crustacea Caridea Atyoidea). *Bolm Zool., Univ. S. Paulo*, 10 : 273-281.
- COSSON-MANNEVY, M.A., R. COSSON & F. GAILL, 1986. Mise en évidence de protéines de type métallothionéine chez les deux invertébrés des sources hydrothermales, le pogonophore vestimentifère *Riftia pachyptila* et l'annelide polychète *Alvinella pompejana*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, sér. III, 302 (9) : 347-352.
- DEBEVOISE, A.E., J.J. CHILDRESS & N.W. WITHERS, 1990. Carotenoids indicate differences in diet of the hydrothermal vent crab *Bythograea thermidron* (Brachyura). *Mar. Biol.*, 105 : 109-115.
- DESBRYERES, D. & L. LAUBIER, 1991. Systematics, Phylogeny, and Distribution of the Alvinellidae (Polychaeta) from Deep-Sea Hydrothermal Vents. *Ophelia*, Suppl. 5 : 31-45.
- DURAND, P., 1992. Taxonomie des bactéries oxydant les composés soufrés réduits en milieu hydrothermal profond : cas du Sud-Ouest Pacifique. Thèse U. B. O. : 184 p.
- FIALA-MÉDIONI, A., 1988. Synthèse sur les adaptations structurales liées à la nutrition des mollusques bivalves des sources hydrothermales profondes. *Oceanol. Acta*, Vol. Spécial 8 : 173-180.
- FOUQUET, Y., A. WAFIK, P. CAMBON, C. MÉVEL, G. MEYER & P. GENTE, 1993. Tectonic Setting, Mineralogical and Geochemical Zonation in the Snake Pit Sulfide Deposit (MAR at 23° N). Special issue of *Economic Geology*, on Seafloor Hydrothermal Mineralization, *in press*.
- GALCHENKO, V.F., S.V. GALKIN, A.Y. LEIN, L.I. MOSKALEV & M.V. IVANOV, 1988. Role of Bacterial Symbionts in Nutrition of Invertebrates from Areas of Active Underwater Hydrotherms. *Oceanology*, 28 (6) : 786-794.
- GALCHENKO, 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) : 1478-1481.
- GALKIN, S.V. & L.I. MOSKALEV, 1990. Hydrothermal Fauna of the Mid-Atlantic Ridge. *Oceanology*, 30 (5) : 624-627.
- GEBRUCK, A.V., N.V. PIMENOV & A.S. SAVVICHÉV, 1992. Bacterial "farm" on the shrimp mouthparts of shrimps. *Priroda* (Moscow), 6 : 37-39 (en russe).
- GENTE, P., C. MÉVEL, J.M. AUZENDE, J.A. KARSON & Y. FOUQUET, 1991. An example of a recent accretion on the Mid-Atlantic Ridge : the Snake Pit neovolcanic ridge (MARK area, 23°22'N). *Tectonophysics*, 190 : 1-29.
- GERMAN, C.R., R. MILLS, J. BLUSZTAIN, A.P. FLEER, M.P. NACON, N.C. HIGGS, H. ELDERFIELD & J. THOMSON, 1993. A geochemical study of metalliferous sediment from the TAG hydrothermal mound, 26°08' N, Mid-Atlantic Ridge. *J. Geophys. Res.*, 98, B6 : 9683-9692.
- HERRING, P.J. & H.S. ROE, 1988. The photoecology of pelagic ocean decapods. In : Aspects of Decapod Crustacean Biology. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 59 : 263-290.
- JANNASCH, H.W. & C.O. WIRSEN, 1979. Chemosynthetic primary production at east Pacific seafloor spreading centers. *Bio Sci.*, 29 : 592-598.
- 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 1992. Chemosynthetic Oxidation of Polymetal Sulfides and the Formation of Biomass at the 23° and 26° N Mid-Atlantic Ridge Hydrothermal Vent Sites. *E. O. S.*, 73 : 585.
- JEAN-BAPTISTE, P., J.L. CHARLOU, M. STIEVENARD, J.P. DONVAL, H. BOUGAULT, & C. MÉVEL, 1991. Helium and methane measurements in hydrothermal fluids from the mid-Atlantic ridge : the Snake Pit site at 23° N. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 106 : 17-28.
- JUNIPER, S.K. & Y. FOUQUET, 1988. Filamentous iron-silica deposits from modern and ancient hydrothermal sites. *Canad. Mineral.*, 26 : 859-869.

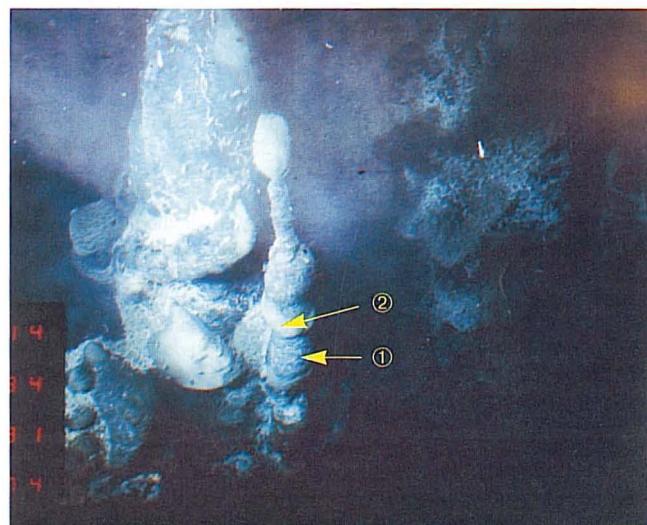
- JUVÉ, D., P. BLANC-BENON ET G. COMTE-BELLOT, 1992. Etude Acoustique des Events. Rapport technique, *Ecole Centrale de Lyon*, 34 p. (diffusion restreinte).
- KIRSCHWINK, J.L. & J.L. GOULD, 1981. Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems*, 13 : 181-201.
- LALOU, C., J.L. REYSS, E. BRICHET, M. ARNOLD, G. THOMPSON, Y. FOUQUET & P. RONA, 1993. New Age Data for Mid-Atlantic Ridge Hydrothermal Sites : TAG and Snakepit Chronology Revisited. *J. Geophys. Res.*, 98, B6 : 9705-9713.
- LENEL, R., G. NEGRE-SADARGUES & R. CASTILLO, 1978. Les pigments caroténoïdes chez les Crustacés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 119 : 297-334.
- LITTLE, S.A., 1988. Fluid Flow and Sound Generation at Hydrothermal Vents Fields. Ph. D. *Mass. Inst. Tech. and Woods Hole Oceanographic Inst.*, WHOI-88-21, 152 p.
- MARTIN, J.W. & R.R. HESSLER, 1990. *Chorocaris vandoverae*, a genus and species of hydrothermal vent shrimp (Crustacea, Decapoda, Bresiliidae) from the western Pacific. *Contributions in Science, Los Angeles*, 417 : 1-11.
- MEVEL, 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 HYDROSNAKE. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 308 (II) : 545-552.
- PELLI, D.G. & S.C. CHAMBERLAIN, 1989. The visibility of 350° C black-body radiation by the shrimp *Rimicaris exoculata* and man. *Nature*, 337 : 460-461.
- PIMENOV, N.V., A.S. SAVVICHEV, A.V. GEBRUCK, L.I. MOSKALEV, A.J. LEIN & A.Y. IVANOV, 1992. Tropical specialization of Bresiliid shrimps in the TAG site hydrothermal community. *Dokl. Akad. Nauk*, 323 (3) : 567-571 (en russe).
- RUDNICKI, M. D. & H. ELDERFIELD, 1992. A chemical model for the hydrothermal plume above the TAG vent field, 26° N, Mid-Atlantic Ridge. *E.O.S.*, 73 (27-52) : 585.
- SAINTE-MARIE, B., 1992. Foraging of scavenging deep-sea lysianassoid amphipods. In : Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle. *G.T. Rowe and V. Pariente (eds.)* : 105-124.
- 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 (III) : 593-600.
- SEMM, P. & R.C. BEASON, 1990. Sensory basis of bird orientation. *Experientia*, 46 : 372-377.
- SEMM, P. & T.H. SCHNEIDER, 1991. Magnetic responses in the central nervous system of birds. Effects of atmospheric and geophysical variables in biology and medicine, *edited by H. Lietb* : 3-13.
- 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.
- VAN DOVER, C.L., E.Z. SZUTS, S.C. CHAMBERLAIN & J.R. CANN, 1989. A novel eye in "eyeless" shrimp from hydrothermal vents of the Mid-Atlantic Ridge. *Nature*, 337 (6206) : 458-460.
- WILLIAMS, A.B. & P.A. RONA, 1986. Two new caridean shrimps (Bresiliidae) from a hydrothermal field on the Mid-Atlantic Ridge. *J. Crust. Biol.*, 2 (1) : 136-147.
- WILLIAMS, A.B., 1988. New marine decapod crustaceans from waters influenced by hydrothermal discharge, brine and hydrocarbon seepage. *Fish. Bull.*, 86 (2) : 263-287.

ADDENDUM

La présence, au sein de la population de crevettes juvéniles, d'une espèce supplémentaire d'Alvinocarididae a été soupçonnée lors d'un examen détaillé des plus petits spécimens (14 mm de longueur totale), tous attribués dans cette note à *Chorocaris chacei*. L'étude très préliminaire d'une partie du matériel récolté en juin 1993 lors de la mission franco-américaine MAR 93 (chefs de mission : Cindy Van Dover, Woods Hole, et Aline Fiala, Banyuls/Mer) semblerait confirmer l'existence, sur le site du Snake Pit, d'une espèce nouvelle dont les caractéristiques paraissent intermédiaires entre celles de *Rimicaris exoculata* et de *Chorocaris chacei*. La morphologie externe des premiers stades juvéniles semble par ailleurs très voisine chez ces trois espèces.



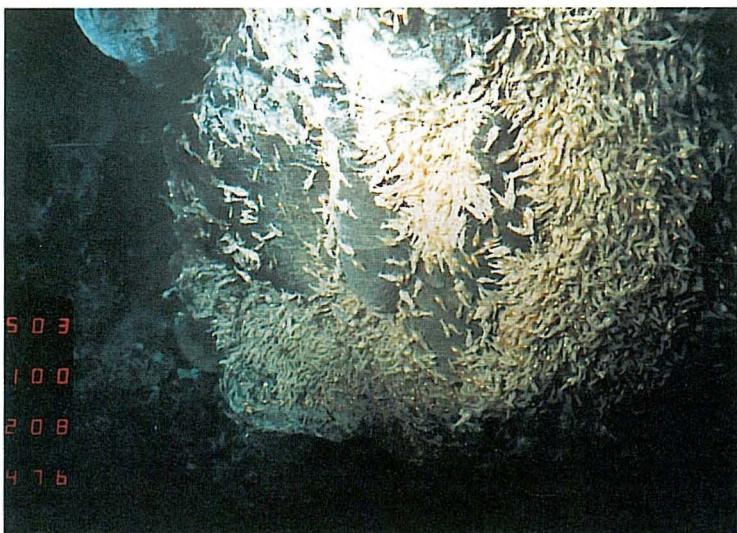
A : Fumeur noir "La Torchère", le seul du site des *Ruches* dont les parois sont aussi abondamment couvertes de crevettes *Rimicaris exoculata*.



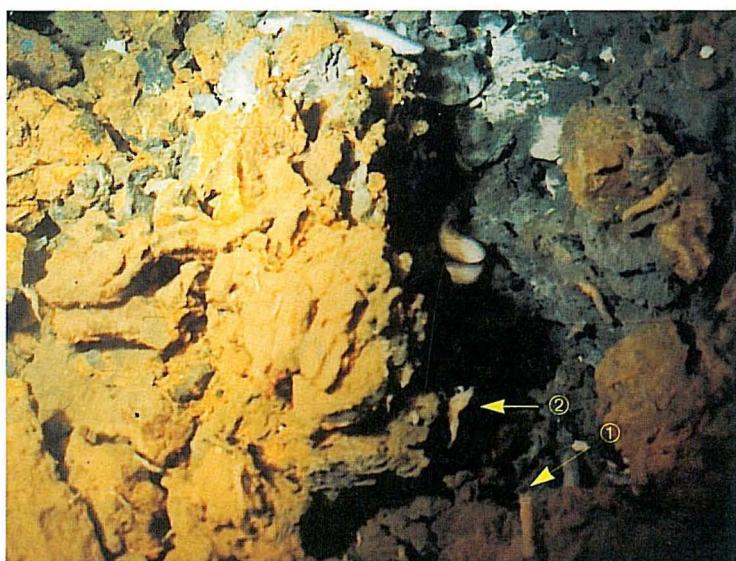
B : Fumeur noir "Le Candélabre" sur lequel on distingue les zones supposées avoir été antérieurement occupées par des agrégats de *Rimicaris* (1), alternant avec des zones n'ayant pas été occupées (2).



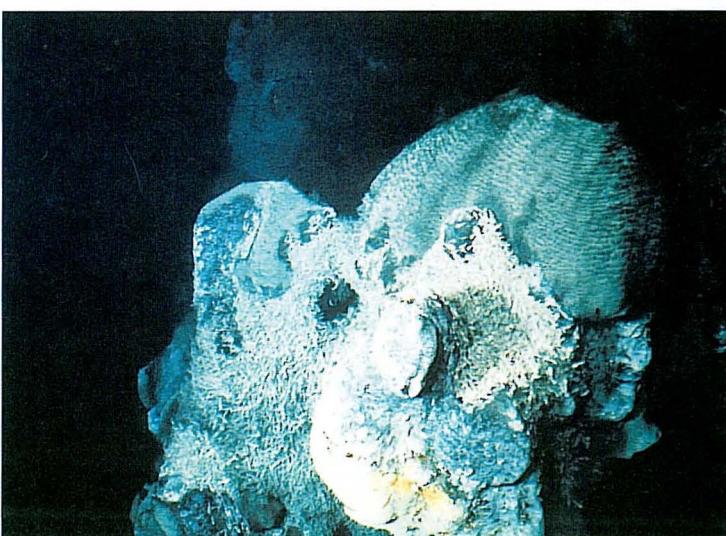
C : Fumeur noir "Laussel" dépourvu de crevettes ; la couleur de la partie inférieure est le signe d'une oxydation avancée des sulfures.



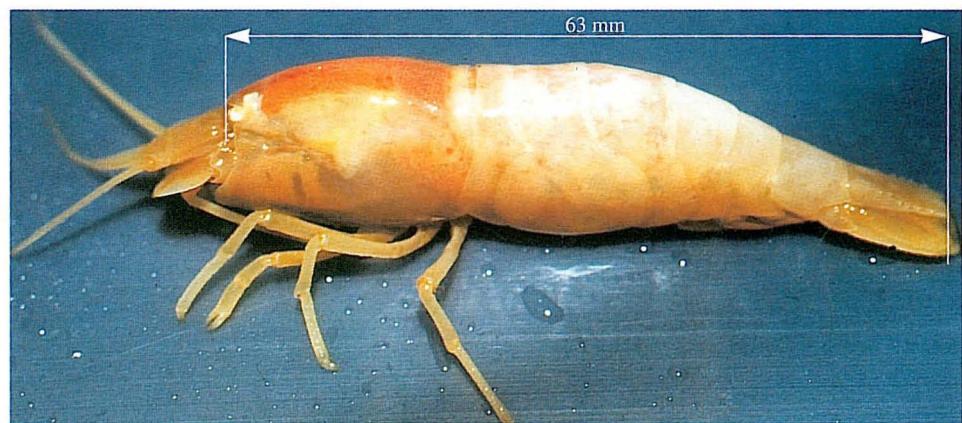
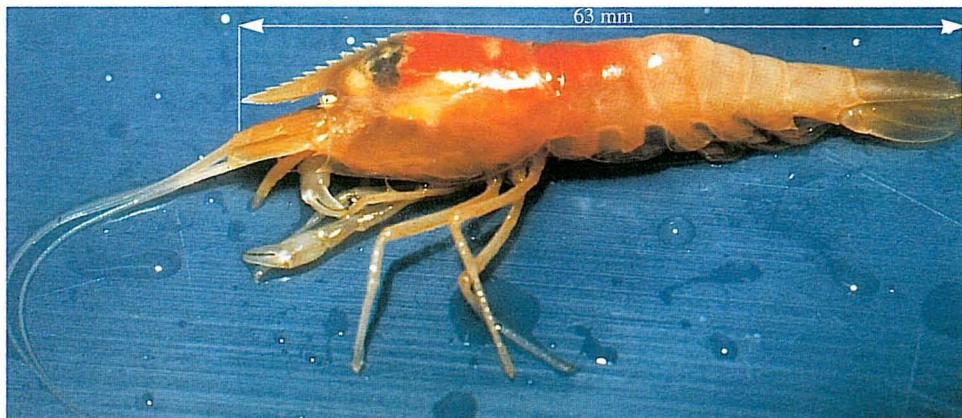
A : Paroi d'un des deux complexes du sommet des *Ruches*, couverte d'un épais tapis de crevettes *Rimicaris* adultes et de juvéniles reconnaissables à leur couleur rouge.



B : Crevettes *Chorocaris chacei* (1) et *Alvinocaris markensis* (2) disséminées sur des sulfures oxydés, à la base des édifices actifs.



C : Diffuseurs situés près du fumeur noir "Le Chandelier". On remarque les différents stades d'altération des parois provoquée par le séjour temporaire des crevettes *Rimicaris*.



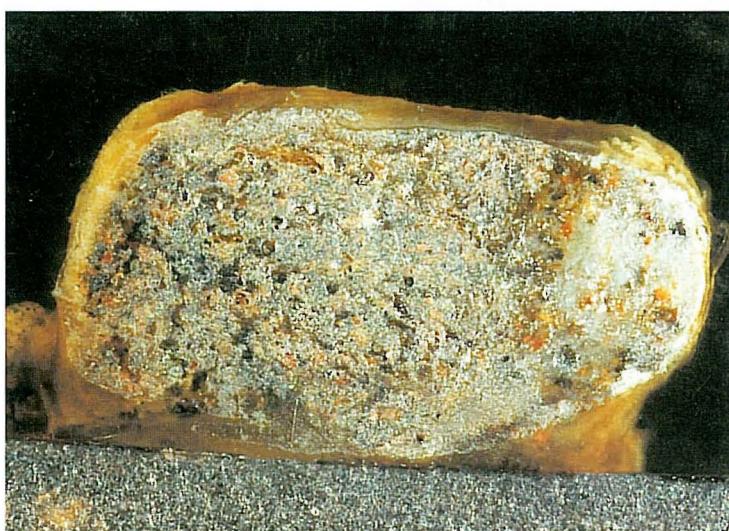
Les trois espèces de crevettes Alvinocarididae du Snake Pit. A : *Alvinocaris markensis*, B : *Chorocaris chacei*, C : *Rimicaris exoculata*.



A : *Rimicaris exoculata*.



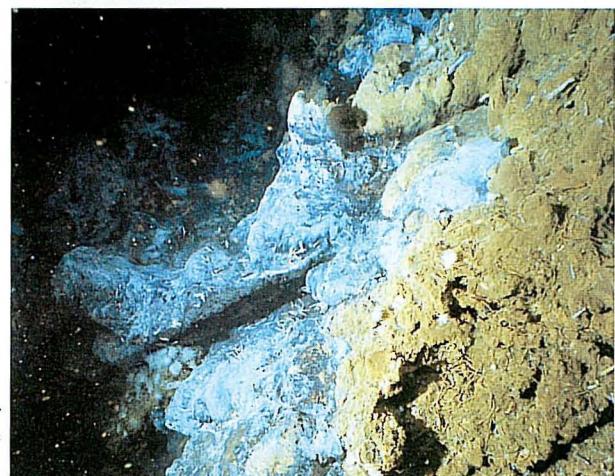
B : *Chorocaris chacei*.



C : *Alvinocaris markensis*.



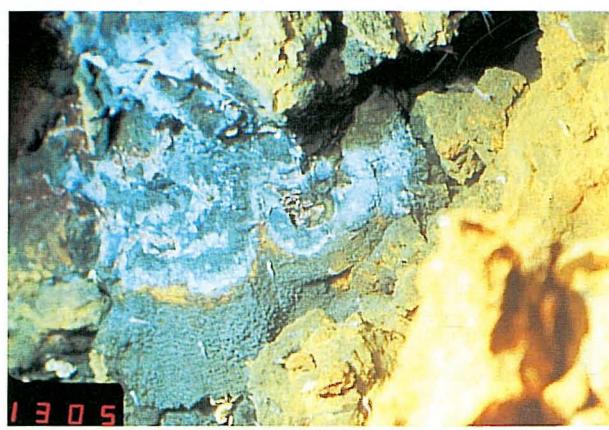
A : Portion de diffuseur (*Les Cornets*) présentant des tapis bactériens à la base et des flocons blancs accrochés sur les parois et s'en détachant de temps à autre.



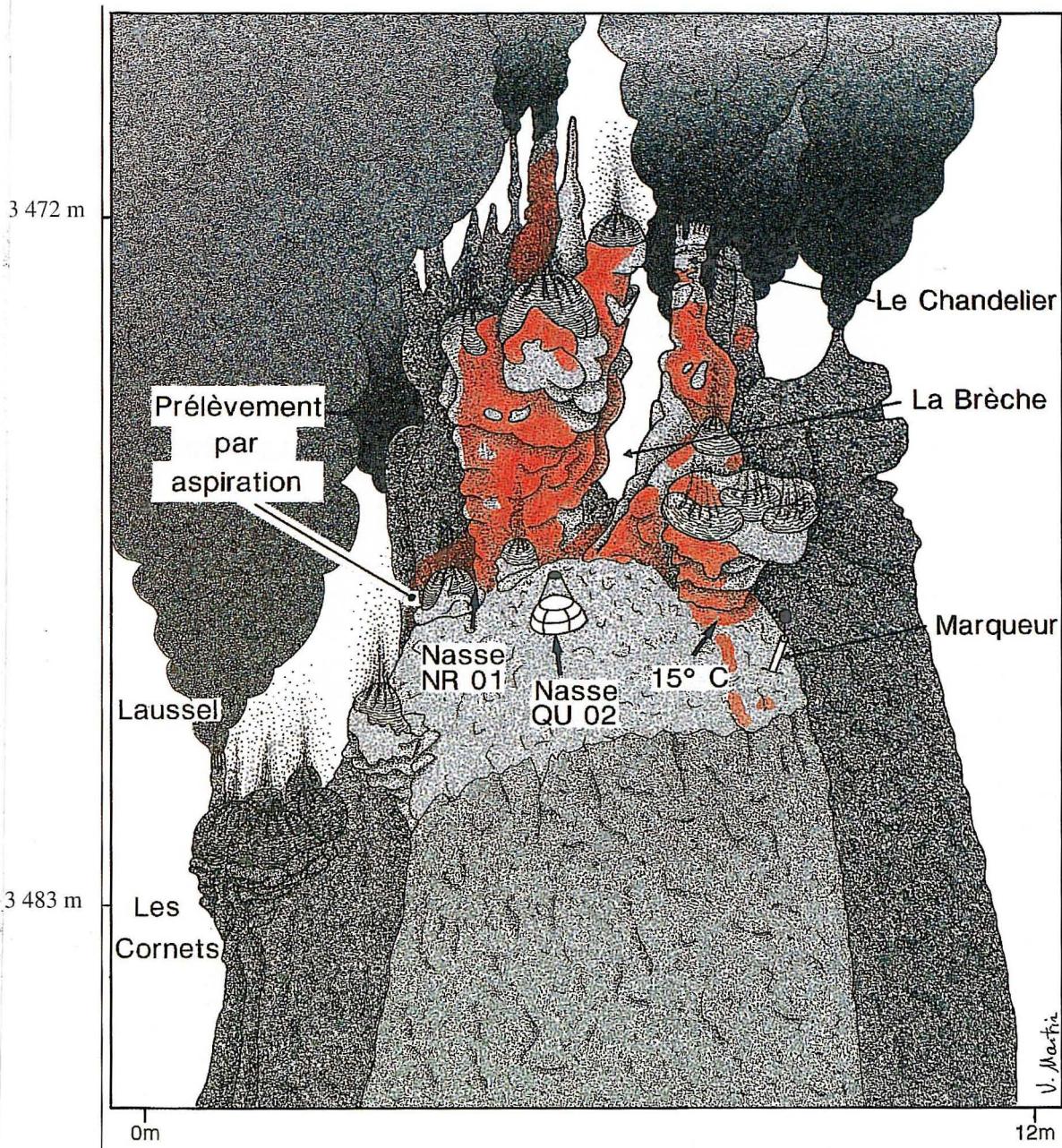
B : Tapis bactérien se développant sur des blocs de sulfure oxydés près du site du *Clou*.



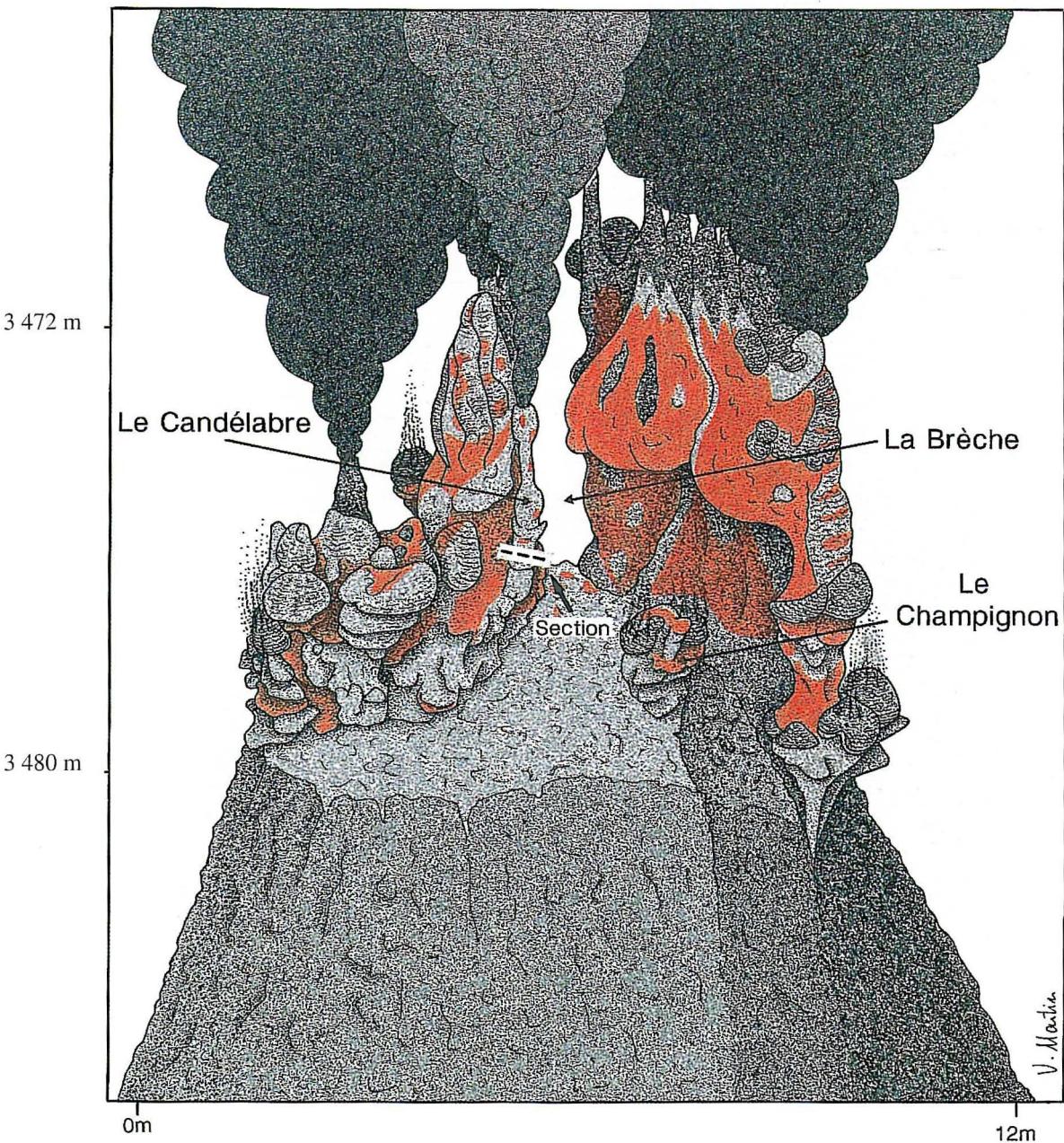
C : à droite, portion de la cheminée active du *Candélabre* montrant l'alternance des structures de type diffuseur et des zones à encroûtements blancs supposées avoir été occupées par des agrégats de *Rimicaris exoculata*.



D : Encroûtemens gris bordés de blanc entourant des petits groupes de crevettes juvéniles, à la base des *Cornets*.

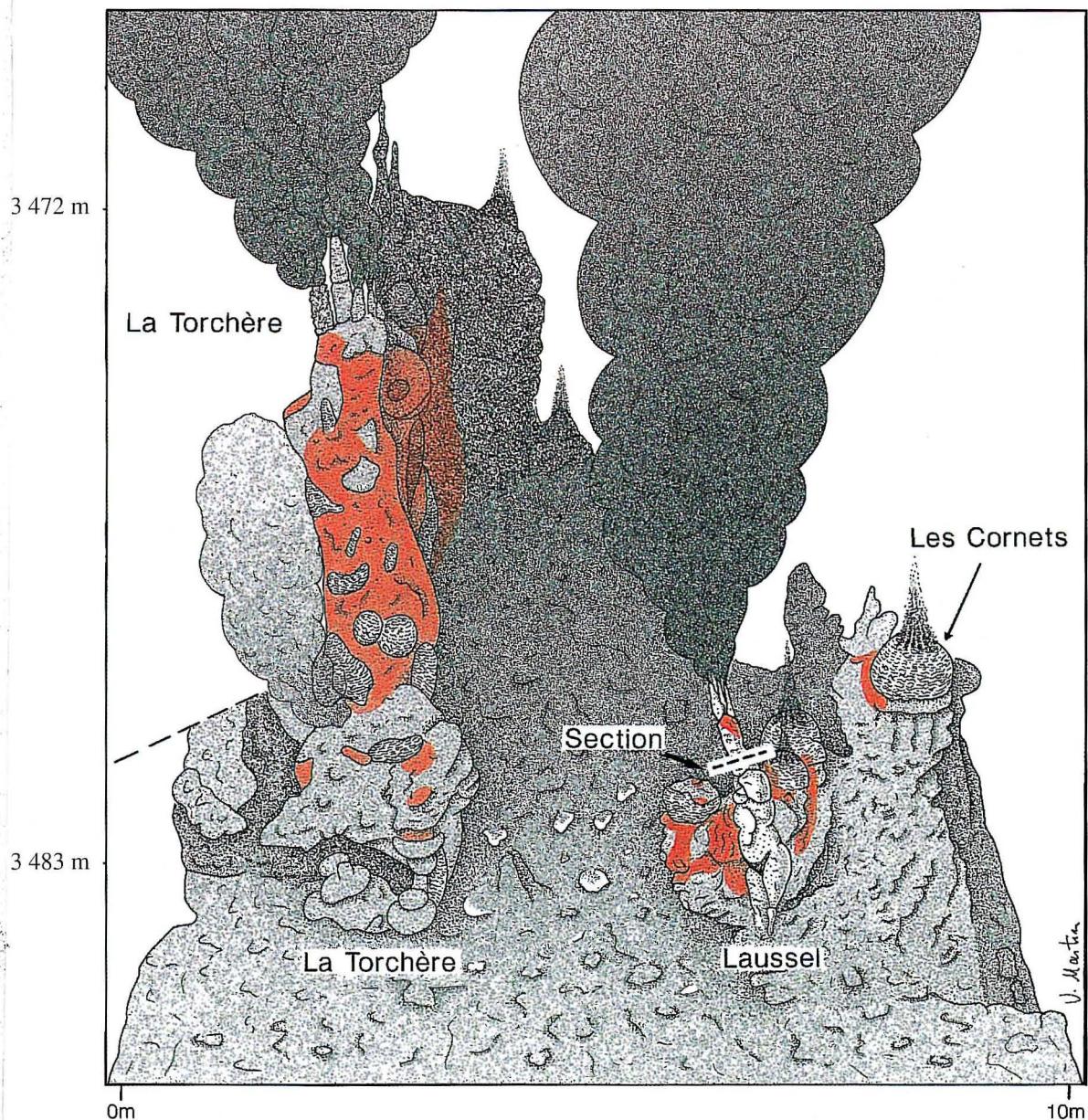


Face sud du site des *Ruches* ; localisation des opérations de récolte des crevettes et de prise de température.
Les parties colorées représentent les aires occupées par les agrégats de *Rimicaris exoculata*.



Face nord du site des *Ruches*.

Les parties colorées représentent les aires occupées par les agrégats de *Rimicaris exoculata*.



Face est du site des *Ruches*.

Les parties colorées représentent les aires occupées par les agrégats de *Rimicaris exoculata*.