



HAL
open science

Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du pacifique oriental

D. Prieur, C. Jeanthon, E. Jacq

► **To cite this version:**

D. Prieur, C. Jeanthon, E. Jacq. Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du pacifique oriental. Vie et Milieu / Life & Environment, 1987, pp.149-164. hal-03028181

HAL Id: hal-03028181

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03028181v1>

Submitted on 27 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DES SOURCES HYDROTHERMALES PROFONDES DU PACIFIQUE ORIENTAL

*Bacterial communities of east Pacific deep sea
hydrothermal vents*

D. PRIEUR *, C. JEANTHON **, E. JACQ **

* LP 4601. CNRS. Station Biologique 29211 Roscoff, France

** Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 Brest Cédex, France

SOURCES HYDROTHERMALES
BACTÉRIES
PACIFIQUE ORIENTAL

RÉSUMÉ - Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental jouent un rôle primordial dans la chaîne trophique de ces écosystèmes particuliers. Ces Bactéries, de morphologie très variée sont abondantes à la fois dans l'eau, sur les surfaces inertes et vivantes, et en associations symbiotiques avec plusieurs espèces d'Invertébrés. La majorité de ces communautés bactériennes est très vraisemblablement chimiolithotrophe et tire son énergie de l'oxydation de composés soufrés réduits. D'autres métabolismes, autotrophes et hétérotrophes ont été mis en évidence, et notamment des Bactéries méthanogènes qui pourraient contribuer à la production d'une partie du méthane présent en forte concentration dans les fluides hydrothermaux. Ceci explique l'existence de microorganismes thermophiles vivant jusqu'à des températures de 120°C. Dix ans après la découverte des premières sources hydrothermales sur le site des Galapagos, cet article se propose d'effectuer la revue des travaux publiés sur ce sujet. En raison de leurs caractéristiques écophysiologicals uniques, les Bactéries des sources hydrothermales profondes pourraient faire l'objet d'applications dans le domaine des biotechnologies.

HYDROTHERMAL VENTS
BACTERIA
EAST PACIFIC

ABSTRACT - Bacterial communities living in the deep-sea hydrothermal vents of the east Pacific play a primary role in the food web of these ecosystems. These bacteria exhibit a large diversity of morphologies and are abundant in sea water, on living and non-living surfaces, and in symbiotic associations with several species of invertebrates. Most of these microorganisms are presumed to be chemolithotrophic and to obtain energy from the oxidation of reduced sulfur compounds. Other autotrophic and heterotrophic metabolisms have been demonstrated, and particularly that of methanogenic bacteria, organisms which could contribute to the production of methane, an abundant gas in hydrothermal fluids. This point involves the existence of thermophilic bacteria living at temperatures to 120°C or possibly higher. Ten years after the discovery of the first hydrothermal vents on the Galapagos rift, the topic of this article is a review of the papers published on this subject. Because of their unique ecophysiological features, the deep-sea hydrothermal vent bacteria could be used in the field of Biotechnology.

INTRODUCTION

La découverte des sources hydrothermales profondes (2000 à 3000 m) et des communautés animales qui leur sont associées, le long de la ride du Pacifique oriental constitue sans nul doute le fait majeur de ces dernières années dans le domaine de l'Océanographie biologique. En février 1977, sur le site des Galapagos (Corliss *et al.*, 1979), le sous-marin « Alvin » découvrait à 2500 mètres de profon-

deur des communautés animales étonnantes par leur densité, et composées principalement d'espèces de grande taille, complètement inconnues. Cette découverte constituait une réelle surprise car cette série de plongées avait été organisée par des géologues, en vue de mettre en évidence les phénomènes d'hydrothermalisme suggérés par les campagnes antérieures, et aucune grande nouveauté biologique n'était attendue. Bien vite, les découvertes de ce type se multiplièrent avec l'exploration successive des sites du 21°N et 13°N respectivement, par des

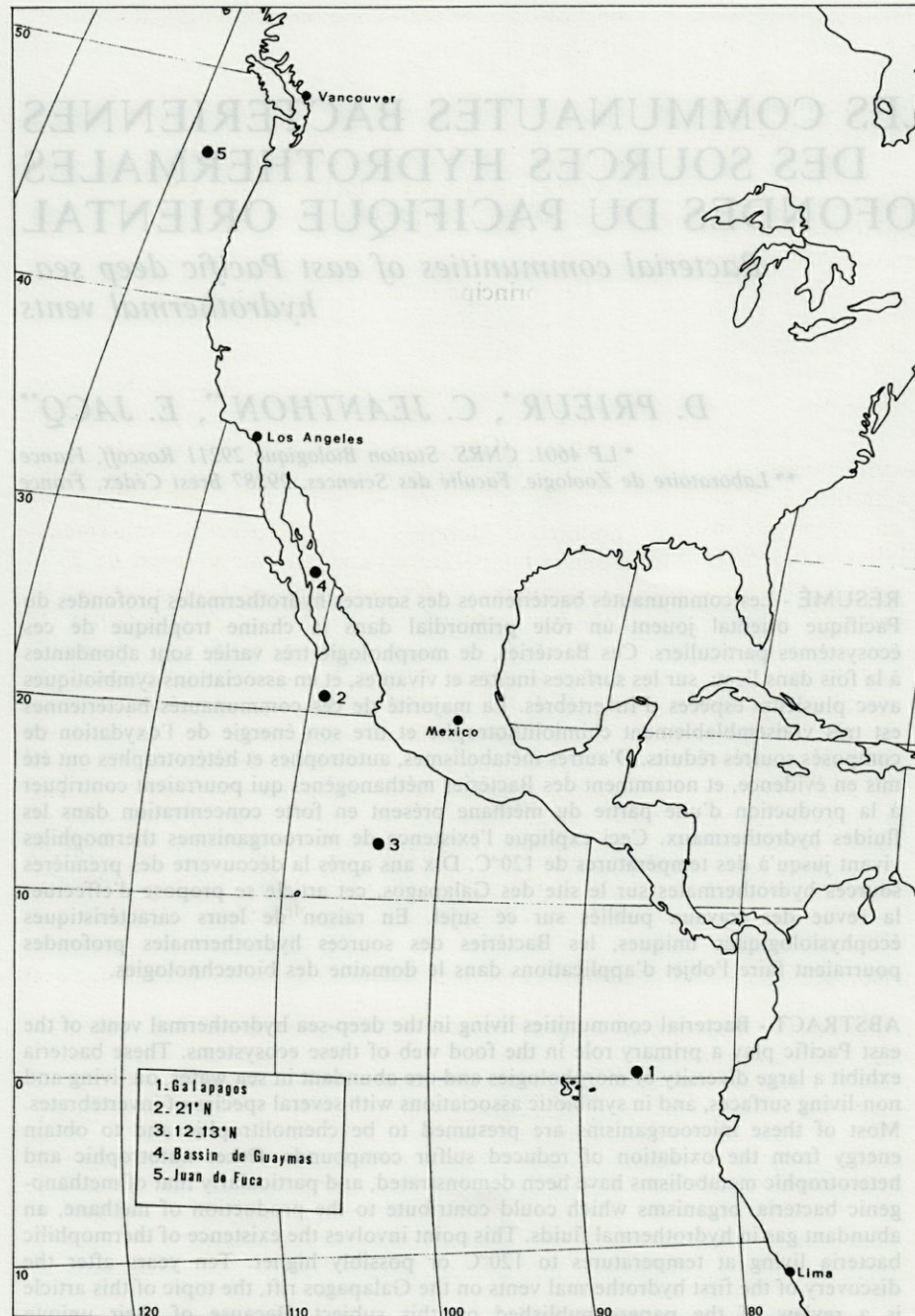


Fig. 1. — Localisation des principaux sites hydrothermaux actifs explorés dans le Pacifique oriental.
Location of the principal active hydrothermal vents explored in the East Pacific.

équipes américaines et françaises, puis du Golfe de Californie (équipes américaines) et de la dorsale Juan de Fuca (Colombie Britannique) par des équipes canadiennes.

Tous ces sites se révélèrent peuplés de communautés animales de caractéristiques communes (Laubier et Desbruyères, 1984) : très forte biomasse, dépendance des sources hydrothermales actives, dominance d'espèces nouvelles de grande taille, faible diversité spécifique et composition relativement constante.

Davantage que les fortes pressions hydrostatiques ou les températures basses (2°C), la quantité de nourriture disponible est considérée comme le facteur principal qui limite la vie dans les grandes profondeurs (Grassle, 1977). Pour expliquer les fortes biomasses rencontrées au voisinage des sources actives, Lonsdale (1977) formula l'hypothèse selon laquelle les émissions d'eaux chaudes hydrothermales provoqueraient des courants de fond, entraînant vers les sites actifs la matière particulaire provenant de la zone euphotique. Bien que cette

hypothèse ne puisse être exclue totalement, un grand nombre de travaux ont mis en évidence le rôle primordial des Bactéries chimiosynthétiques dans la chaîne trophique de l'écosystème hydrothermal (Tuttle *et al.*, 1983; Jannasch et Wirsén, 1979; Wirsén *et al.*, 1986).

En effet, des communautés bactériennes extrêmement variées, notamment sur le plan morphologique, libres, épibiontes et endobiontes, ont été décrites (Jannasch et Wirsén, 1981; Gail *et al.*, 1984; Cavanaugh *et al.*, 1981; Le Pennec et Prieur, 1984). D'un point de vue métabolique, ces Bactéries sont surtout sulfoxydantes, et utilisent l'hydrogène sulfuré d'origine hydrothermale comme source d'énergie (Jannasch et Wirsén, 1979).

Cependant, la plupart des métabolismes bactériens (autotrophes, mixotrophes, hétérotrophes, aérobies et anaérobies) ont été mis en évidence dans les sites hydrothermaux explorés (Lilley *et al.*, 1983). Ainsi, une partie du méthane, présent en fortes concentrations sur les sites actifs, pourrait être d'origine bactérienne, et produite par des microorganismes thermophiles ou ultrathermophiles (Baross *et al.*, 1984). Ces derniers résultats, importants dans le domaine de la biogéochimie (Jannasch et Mottl, 1985) ont également conduit à formuler de nouvelles hypothèses en ce qui concerne les origines de la vie (Corliss *et al.*, 1981), mais aussi à évoquer de nouveaux procédés biotechnologiques.

Cet article se propose, dix années après la découverte du site des Galapagos, d'effectuer une revue

des travaux consacrés à la microbiologie des sources hydrothermales.

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES GEOLOGIQUES ET FAUNISTIQUES DES SITES EXPLORÉS

Les principales caractéristiques des sites hydrothermaux actifs du Pacifique oriental sont résumées dans le tableau I.

Le site des Galapagos fut le premier site hydrothermal actif découvert en 1977 par le sous-marin « Alvin » (Corliss *et al.*, 1979) à une profondeur de 2480 m. Quatre sites actifs, de dimensions échelonnées de 30 à 100 m ont été identifiés lors des premières plongées. Les fluides hydrothermaux, dont la température maximale mesurée est de 23°C s'échappent de fissures des laves basaltiques. La température maximale des zones colonisées par les Invertébrés ne dépasse pas 17°C (site « Garden of Eden »). Parmi les consommateurs primaires, les espèces dominantes, et les plus étudiées, sont le Vestimentifère *Riftia pachyptila* (Jones, 1981) et les grands Bivalves *Calyptogena magnifica* (Boss et Turner, 1980) et *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk et Wilson, 1985). C'est sur ce site qu'a été effectué le plus grand nombre de travaux microbiologiques (Jannasch et Wirsén, 1979, 1981; Ruby et Jannasch, 1982; Tuttle *et al.* 1983; Lilley *et al.*, 1983).

Tabl. I. — Principales caractéristiques géologiques et faunistiques des sites explorés. Données microbiologiques disponibles : M = microscopie, C = cultures, A = mesures d'activité, T = thermophiles.

Principal geologic and faunistic features of explored hydrothermal vents. Available microbiological data : M = microscopy, C = cultures, A = activity measurements, T = thermophiles.

Appellation commune du site et N° sur la carte	Coordonnées géographiques et profondeur	Année de la découverte	Nature des sources	Températures maximales mesurées	Principales espèces animales (a)	Données microbiologiques disponibles
Galapagos (1)	00° 18' N 86° 13' W 2480m	1977	Laves basaltiques fracturées	23° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Calyptogena magnifica</i> (B) <i>Bathymodiolus thermophilus</i> (B) <i>Paralvinella grasslei</i> (P) Gastéropodes	M, C, A
21° N (2)	20° 50' N 109° 06' W 2616m	1979	Laves basaltiques fracturées cheminées (fumeurs noirs)	23° C 350° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Alvinella pompejana</i> (P) <i>Calyptogena magnifica</i> (B) Gastéropodes <i>Paralvinella grasslei</i> (P)	M, C, A, T,
12-13° N (3)	12° 48' N 103° 56' W 2630m	1982	Laves basaltiques fracturées cheminées (fumeurs noirs)	340° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Bathymodiolus thermophilus</i> <i>Paralvinella grasslei</i> (P) <i>Alvinella pompejana</i> (P) Gastéropodes	M, C, A, T,
Bassin de Guaymas (4)	27° 02' N 111° 22' W 2020m	1982	Injection de laves au travers de sédiments épais	315° C	<i>Calyptogena pacifica</i> (B) <i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Paralvinella grasslei</i> (P)	M
Juan de Fuca (5)	45° 57' N à 46° 53' N 129° 17' W à 130° 01' W 1544 à 2370m	1983	Basaltes fracturés et cheminées.	35° C 345° C	<i>Ridgeia piscesae</i> (V) <i>Paralvinella sp.</i> (P) Gastéropodes	M, T

Deux années plus tard, l'exploration du site du 21°N, toujours par l'« Alvin », allait révéler les cheminées de sulfure d'où s'échappent les fluides hydrothermaux à une température de l'ordre de 350°C (Edmond, 1982). Des émissions de plus basse température (23°C) existent également. Tandis que l'on retrouve à proximité de ces sources le même cortège d'Invertébrés que sur le site des Galapagos, les flancs des cheminées d'où sortent les fluides à haute température sont colonisés par le Polychète *Alvinella pompejana* (Desbruyères et Laubier, 1980). Des communautés bactériennes thermophiles ont été mises en évidence dans les échantillons d'eaux prélevés de ces fumeurs (Baross *et al.*, 1982, 1984).

Le site du 13°N, exploré par les équipes françaises et le submersible « Cyana » en 1982 et 1984, présente des caractéristiques très voisines de celles du 21°N, tant sur le plan géologique que biologique. Toutefois, il n'y a pas été trouvé d'exemplaires vivants du grand Bivalve *Calyplogena magnifica*, mais seulement des coquilles vides (Laubier et Desbruyères, 1984).

Le site des Guaymas dans le golfe de Californie est d'un tout autre aspect. Exploré dès 1982, par l'« Alvin », il se caractérise par la présence d'épaisses couches sédimentaires (plusieurs centaines de mètres) qui recouvrent le socle basaltique. Les fluides hydrothermaux de haute température (315°C) s'échappent au travers de ces sédiments directement ou via des structures en pagode (Edmond, 1982). Le Vestimentifère *Riftia pachytilia* est la seule espèce commune aux sites précédents et au site de Guaymas. Les Bivalves sont représentés par une autre espèce : *Calyplogena pacifica* (Grassle, 1985). Ce site a été relativement moins étudié que les précédents sur le plan microbiologique, mais se caractérise par la présence de tapis bactériens blanchâtres, très denses, riches en formes filamenteuses qui recouvrent le sédiment (Grassle, 1985).

Le site de Juan de Fuca, découvert en 1983 par les équipes canadiennes à bord du submersible « Pisces IV » est différent des précédents en ce qui concerne la faune associée. Elle se distingue par la quasi absence de Bivalves (Tunnicliffe *et al.*, 1985). Les Vestimentifères sont représentés par une autre espèce : *Ridgeria piscesae* tandis que les Polychètes appartiennent essentiellement à deux espèces du genre *Paralvinella*. Des Bactéries thermophiles ont été cultivées à partir d'échantillons de ce site (Deming et Baross, 1986).

A l'exception du site des Galapagos, tous les sites explorés à ce jour dans le Pacifique oriental présentent à la fois des émissions de fluides à basse et haute température. La faune associée, relativement constante, se répartit soit dans un habitat « froid » (inférieur à 20°C) où dominant les Vestimentifères et les Bivalves, soit dans un habitat « chaud » (20 à 40°C) peuplé par les Polychètes du genre *Alvinella*. Dans tous ces sites, la présence de microorganismes

abondants dans l'eau, sur les surfaces, ou associés aux Invertébrés, a été mise en évidence, au moins par des méthodes microscopiques. Mais le plus souvent, des mesures d'activité et des cultures, permettant de préciser le métabolisme de ces Bactéries et leur rôle dans l'écosystème, ont été réalisées.

CARACTERISTIQUES CHIMIQUES DES FLUIDES HYDROTHERMAUX ET METABOLISMES BACTERIENS POTENTIELS

Les processus physicochimiques qui caractérisent l'hydrothermalisme ont fait l'objet de nombreuses publications dont celles synthétiques de Edmond *et al.* (1982), Edmond et Von Damm (1983), Baross et Deming (1985), et peuvent être résumés ainsi. L'eau de mer s'infiltre au travers de la croûte océanique jusqu'à une profondeur de plusieurs kilomètres sous le fond de l'océan. Elle réagit avec le basalte chaud du magma, forme des précipités minéraux, s'acidifie et s'enrichit en éléments métalliques. La solution hydrothermale chaude remonte vers le plancher océanique. A la sortie, le fluide hydrothermal se mélange avec l'eau de mer froide, ce qui conduit à des précipitations de sulfures métalliques et de sulfure de calcium, formant des cheminées. Selon le degré de mélange avec l'eau de mer avant leur émission, les fluides hydrothermaux présentent des caractéristiques physicochimiques différentes d'une source à l'autre, et ce pour un même site. Cependant, ils se distinguent nettement de l'eau de mer environnante par le pH faible (exception faite du site de Guaymas où le pH est très alcalin), de fortes concentrations en gaz dissous (H_2S , CH_4 , CO , CO_2 , H_2) et en métaux (Si, Fe, Mn, Zn, etc...). Ainsi, Baross *et al.* (1982) mesurent dans divers échantillons d'eaux hydrothermales du 21°N des pH de 4,24 à 7,53, des concentrations d' H_2S atteignant $4300 \mu M.l^{-1}$, des concentrations de Fe et de Mn atteignant 1055 et $206 \mu M.l^{-1}$. Ces différents composés constituent des sources d'énergies utilisables par les Bactéries chimiosynthétiques autotrophes, capables de transformer le dioxyde de carbone en carbone organique. Les réactions d'oxydoréduction concernées nécessitent la présence d'accepteurs d'électrons (O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}) qui se trouvent dans l'eau de mer ambiante. Le tableau II, tiré en partie de Karl (1987) et de Jannasch et Mottl (1985) résume les métabolismes bactériens potentiels et démontrés dans les écosystèmes hydrothermaux. Les métabolismes hétérotrophes, également mis en évidence par plusieurs auteurs (Tuttle *et al.*, 1983; Jannasch et Wirsén, 1985; Prieur, 1987) figurent également dans ce tableau.

Il apparaît très nettement que la plupart des métabolismes bactériens potentiels, compte tenu des caractéristiques chimiques du milieu hydrothermal, ont été mis en évidence. L'origine des échantillons

Tabl. II. — Métabolismes bactériens possibles, et démontrés, dans les principaux sites hydrothermaux profonds.
Possible and demonstrated bacterial metabolisms in the principal deep sea hydrothermal vents.

Donneurs d'électrons Sources d'énergie	Accepteurs d'électrons	Source de carbone	Type métabolique	Origine de l'échantillon	Mise en évidence par culture (C) ou microscopie (M)	Dénombrement	Souches isolées
H ₂	O ₂	CO ₂	Oxydation de l'hydrogène	NP		Lilley et al 1983	
HS ⁻ , S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	O ₂	CO ₂	Oxydation des sulfures	Eau, surfaces diverses, invertébrés	Jannasch (1985) (M) (C)	Wirsen et al. (1986) Tuttle et al. (1983)	Ruby et Jannasch (1982.) Ruby et al. (1981) Jannasch et al. (1985)
Fe ²⁺ , Mn ²⁺	O ₂	CO ₂	Oxydation Fer et Manganèse	Surfaces	Jannasch (1985) (M)	Lilley et al. (1983)	Ehrlich (1983)
NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻	O ₂	CO ₂	nitrification	Eau, invertébrés	Jannasch (1985) (C) Lilley et al. (1983)		
CH ₄ et CO	O ₂	CH ₄ , CO, CO ₂	Oxydation du méthane et monoxyde de carbone	Surfaces, eaux invertébrés	Jannasch(1985)(M)(C) Lilley et al 1983) (M)	Lilley et al (1983)	Jannasch et Nelson (1984)
Composés organiques	O ₂	C. Org.	Hétérotrophes aérobies	Surfaces diverses, eau invertébrés	Jannasch (1981) (M)(C)	Lilley et al (1983) Bianchi (1986) Prieur (1987)	Weiner et al (1985) Prieur (1987)
H ₂	NO ₃ ⁻	CO ₂	dénitrifiants				
H ₂	S ⁰ , SO ₄ ²⁻	CO ₂	Sulfatoréduction				
H ₂	CO ₂	CO ₂	méthanogènes	Eaux, surfaces	Baross et al (1982) (C)	Lilley et al (1983)	Jones et al (1983)
S ²⁻ , S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	NO ₃ ⁻	CO ₂	Dénitrification et sulfoxydation	Eaux, surfaces sédiments	Lilley et al (1983) (C)		
C. Organique	NO ₃ ⁻	C. Org.	dénitrification				
C. Organique	SO ₄ ²⁻	C. Org.	Sulfatoréduction	Eaux invertébrés		Lilley et al (1983) Bianchi (1986)	
C. Organique	C. Org.	C. Org.	fermentation	Eau	Deming et Baross (1986) (C)		Harwood et al (1982)

étudiés indique que les microorganismes des sites hydrothermaux sont en fait répartis en trois niches écologiques qui seront envisagées successivement : l'eau, les surfaces et les invertébrés.

ABONDANCE ET ACTIVITE BACTERIENNE DANS L'EAU

L'abondance bactérienne dans l'eau a été estimée par la microscopie à épifluorescence. Dans ce paragraphe, les résultats concernent uniquement les fluides hydrothermaux de température modérée (inférieure à 50°C). Les caractéristiques bactériologiques des fluides à haute température et la question des Bactéries thermophiles et ultrathermophiles seront évoquées plus loin.

Tabl. III. — Densité bactérienne par ml estimée en microscopie à épifluorescence dans les eaux (températures < 50°C) de divers sites hydrothermaux.

Bacterial densities (per ml) in water samples from various hydrothermal vents, estimated by epifluorescence microscopy.

Densité bactérienne par ml	Site	Température de l'eau	Référence
8 x 10 ⁷ à 10 ⁹	Galapagos	< 16,4°C	Lilley et al. 1983
5 x 10 ⁵ à 10 ⁶	Galapagos	23°C	Karl et al. 1980
1,8 x 10 ⁵ à 8,6 x 10 ⁵	21°N	< 44°C	Lilley et al. 1983
7,47 x 10 ⁴ à 1,2 x 10 ⁵	21°N	20°C	Wirsen et al. 1986
6 x 10 ⁴ à 8,5 x 10 ⁴	13°N	5 à 30°C	Prieur 1987

Le tableau III résume les résultats des dénombrements obtenus par plusieurs auteurs sur les sites des Galapagos du 21°N et du 13°N.

Les premiers dénombrements effectués sur le site des Galapagos, dans l'eau de couleur blanchâtre, laiteuse, très chargée en particules (Lilley *et al.*, 1983) ont donné des densités très élevées, atteignant 10^9 cellules par ml. Les dénombrements effectués ultérieurement sur ce même site ainsi qu'au 13°N et 21°N donnèrent des résultats bien plus faibles, compris entre 6×10^4 et 1×10^6 cellules par ml, soit des concentrations plus élevées que dans l'eau de mer des fonds océaniques non hydrothermaux, mais du même ordre de grandeur que dans les eaux de surface littorales (Ferguson et Rublee, 1976). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer ces disparités, particulièrement sur le site des Galapagos. Le mélange du fluide hydrothermal et de l'eau de mer ambiante est fluctuant, et les dilutions inconstantes (Jannasch et Wirsén, 1979). De plus, les échantillons d'eaux ne sont pas prélevés rigoureusement à la même distance des émissions d'eaux chaudes.

D'autre part, le prélèvement peut entraîner des fragments du tapis filamenteux recouvrant le fond océanique, ou développé à l'intérieur des fractures. Ceci est confirmé par la présence dans les échantillons d'agrégats bactériens (Jannasch et Mottl, 1985).

Plusieurs types de métabolismes bactériens (essentiellement les métabolismes autotrophes sulfoxydants et hétérotrophes) ont été dénombrés dans ces mêmes échantillons d'eaux. Les chiffres fournis pour les premiers varient selon les échantillons et les sites de 10 à $2,2 \times 10^6$ bactéries par ml (Wirsén *et al.*, 1986; Tuttle *et al.*, 1983; Lilley *et al.*, 1983). Quant aux hétérotrophes, ils sont souvent plus abondants que les sulfoxydants (Lilley *et al.*, 1983) et fluctuent entre des concentrations de 10^2 et 2×10^7 cellules par ml (Lilley *et al.*, 1983; Prieur, 1987). Trop peu de données sont disponibles pour expliquer ces fluctuations mais il est vraisemblable que l'on puisse avancer les mêmes explications que pour les dénombrements en épifluorescence.

Les biomasses correspondant à ces communautés bactériennes ont fait l'objet de plusieurs évaluations, soit en transformant les abondances en poids sec ou en poids de carbone à l'aide de coefficients usuels (Corliss *et al.*, 1979; Prieur, 1987), soit à partir de mesures d'ATP, également transformées par les coefficients appropriés. Dans ce dernier cas, Karl *et al.* (1980) ont estimé que sur le site des Galapagos, il y avait environ 100 à $250 \mu\text{g}$ de carbone bactérien par litre de fluide hydrothermal, ce qui contraste nettement avec les concentrations en carbone organique particulaire totale des milieux océaniques profonds : inférieurs à $10 \mu\text{gC.l}^{-1}$.

En complément à ces dénombrements et estimations de biomasse, des mesures d'activité bactérienne

ont été effectuées sur le site des Galapagos et du 21°N en vue d'estimer la production bactérienne et la part revenant aux divers métabolismes (Tuttle *et al.*, 1983; Wirsén *et al.*, 1986). Les résultats obtenus présentent une assez grande variabilité d'une source à l'autre, mais également pour une même source en raison de problèmes méthodologiques (Karl, 1987), et de la rapide dilution du fluide hydrothermal dans l'eau de mer ambiante. L'essentiel de la production bactérienne semble se réaliser sous le fond de l'océan, préalablement à l'émission, au niveau des surfaces ou dans les tissus des Invertébrés (Tuttle *et al.*, 1983).

La production bactérienne dans l'eau semble donc insuffisante pour assurer à elle seule la nutrition des Invertébrés. L'activité chimiolitotrophe est le plus souvent dominante, mais la production hétérotrophe n'est pas négligeable.

En réalité, il semble que la majorité des Bactéries intervenant dans ces processus soit mixotrophe ou chimiolitotrophe facultative (Jannasch et Wirsén, 1985), ce qui est confirmé par les caractéristiques des souches pures isolées (Ruby *et al.*, 1981). De même (Karl, 1987) estime que l'assimilation de CO_2 mesurée sur le site du 21°N représente seulement un faible pourcentage de la production totale de carbone, estimée à partir de la mesure de synthèse de DNA. Cet auteur suggère la possibilité que les communautés bactériennes hydrothermales assimilent d'autres sources de carbone que le CO_2 , y compris du carbone organique.

LES COMMUNAUTES BACTERIENNES COLONISANT LES SURFACES

La colonisation par les Bactéries des surfaces inertes présentes sur les sites hydrothermaux a été notée en premier lieu par les observateurs embarqués dans les submersibles. Cette colonisation, qui se présente sous la forme de tapis blanchâtre est particulièrement spectaculaire dans le site de Guyamas (Grassle, 1985).

A une échelle plus fine, il s'avère que toutes les surfaces exposées sont recouvertes de communautés bactériennes de morphologies très variées. Des fragments de larves, de cheminées, de coquilles de Bivalves ou de Gastéropodes ont été examinés en microscopie électronique à balayage et transmission (Jannasch et Wirsén, 1981; Lilley *et al.*, 1983; Baross et Deming, 1985). En complément, des surfaces artificielles (verre, membranes de polycarbonates) immergées pendant des périodes allant de plusieurs jours à presque un an ont fait l'objet d'observations similaires (Jannasch et Wirsén, 1981). Les surfaces vivantes, et notamment les téguments de Polychètes se sont également révélés colonisés par les Bactéries. Ce point sera évoqué plus loin à propos des associations Bactéries-Invertébrés.

Les matériaux prélevés sur le site des Galapagos (Jannasch et Wirsén, 1981) sont couverts d'un biofilm pouvant atteindre 5 à 10 μm d'épaisseur. Ce film est surtout constitué de microorganismes unicellulaires de forme coccoïde d'un diamètre d'environ 1 μm , disposés parfois en couches multiples. Parmi ces petites cellules se dressent des formes filamenteuses variées. De nombreuses cellules sont englobées dans des incrustations de métal, essentiellement de fer et de manganèse. L'examen du biofilm en microscopie électronique à transmission révèle que de très nombreuses cellules bactériennes contiennent des cytomembranes, structures caractéristiques des Bactéries nitrifiantes et méthanoxydantes (Davis et Whildenbury, 1970; Watson et Mandel, 1971). Les formes filamenteuses observées appartiennent à plusieurs types. L'un d'entre eux est constitué par des filaments proches du genre *Beggiatoa*, de dimensions variables et contenant des granules de soufre. Les autres formes filamenteuses dépourvues de granules de soufre intracellulaires peuvent être rapprochées des genres *Leucothrix*, *Thriothrix*, *Leptothrix*, etc... et sont parfois incrustées dans des dépôts métalliques. La position taxonomique des filaments observés n'est en fait pas établie avec certitude, en raison de variations, parfois mineures, entre les caractères des espèces décrites et les caractères observés. Jannasch et Wirsén (1981) notent d'autre part des similitudes morphologiques entre certains types de filaments et des cyanobactéries, et rappellent l'hypothèse de Lewin (1962) à propos des genres doubles : l'un chimiohétérotrophe, l'autre chimioautotrophe.

A côté de ces formes filamenteuses de grande taille, des petites formes pédonculées, proches du genre *Hyphomicrobium* ou *Pedomicrobium* ont été observées. Après culture et isolement, certaines souches ont été classées dans le genre *Hyphonomas* (Weiner *et al.*, 1985).

Des essais de colonisation de surface pendant de courtes durées ont été réalisés par Prieur et Fera (en préparation) afin d'évaluer les cinétiques de formation du biofilm. Des échantillons de verre et d'acier, immergés de 3 à 10 jours sur le site du 13°N ont été rapidement colonisés par des microorganismes variés. Les densités estimées à partir des microorganismes unicellulaires (les formes filamenteuses ont été exclues du comptage) fluctuent de $2,3 \times 10^4$ bactéries. cm^{-2} à $5,2 \times 10^5$ bactéries. cm^{-2} pour les échantillons immergés 3 jours, et de $1,3 \times 10^5$ à $5,2 \times 10^7$ Bactéries. cm^{-2} pour les échantillons immergés 10 jours. Ces chiffres sont supérieurs à ceux obtenus dans le golfe de Gascogne après 3 mois d'immersion à 3000 m (Fera, non publié), mais par contre très proches de valeurs obtenues en eaux de mer littorales tempérées, au printemps (Fera et Prieur, 1986). Les morphologies bactériennes observées sur les substrats colonisés en milieu hydrothermal sont variées. Des formes filamenteuses, des

formes circulaires ressemblant à *Microcycclus*, et des formes torsadées très proches de *Gallionella* ont été reconnues.

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES SOUCHES BACTERIENNES MESOPHILES ISOLEES DE L'EAU ET DES SURFACES

Les types métaboliques auxquels appartiennent les souches bactériennes hydrothermales étudiées à ce jour ont été rappelés dans le tableau II. Les Bactéries thermophiles signalées dans ce tableau, de même que les Bactéries hétérotrophes associées à des Invertébrés seront envisagées ultérieurement.

Les diverses souches isolées à ce jour sont répertoriées par Jannasch et Mottl (1985) et Karl (1987). La plupart d'entre elles sont des Bactéries sulfooxydantes (Ruby *et al.*, 1981; Ruby et Jannasch, 1982; Jannasch *et al.*, 1985). Parmi ces souches, figurent des Bactéries chimioolithotrophes obligatoires qui ont été classées dans le genre *Thiomicrospira*. Il s'agit de cellules présentant une forme de virgule ou de légère spirale, d'une dimension $0,3-0,4 \mu\text{m} \times 0,7-2,0 \mu\text{m}$, obtenues essentiellement à partir d'enrichissement de fragments de periostracum du Bivalve *Bathymodiolus thermophilus*, du site des Galapagos. Les souches isolées sont pratiquement identiques et l'une d'entre elles a fait l'objet d'une étude détaillée (Ruby et Jannasch, 1982). Elle présente un optimum de croissance à pH 8 et nécessite 2000mM de Na^+ , ainsi que la présence de cations Ca^{2+} et Mg^{2+} . Cette Bactérie est microaérophile et tolère 300 μM de sulfure sans diminution du taux d'incorporation de CO_2 . L'optimum de température pour la croissance est de 25°C. A partir de l'extérieur d'un tube de *Riftia pachyptila*, Jannasch *et al.* (1985) ont isolé une autre souche de *Thiomicrospira* pour laquelle l'espèce nouvelle *crunogena* a été décrite. Cette Bactérie se différencie des autres souches décrites par la composition en bases de son DNA et un taux de croissance plus élevé. Cependant, la majorité des Bactéries sulfooxydantes isolées présente également un métabolisme hétérotrophe (Ruby *et al.*, 1981), et peut être soit mixotrophe, soit chimioautotrophe facultative. Ces Bactéries peuvent oxyder le thiosulfate en sulfate (acidification) ou en polythionates (alcalinisation). Ces deux groupes correspondent respectivement à des microorganismes proches des thiobacilles et des *Pseudomonas*.

La mixotrophie a également été observée chez une Bactérie présumée autotrophe, qui oxyde le manganèse, à l'aide d'un système enzymatique inductible et non constitutif comme c'est le cas des Bactéries associées aux nodules de manganèse (Ehrlich, 1983). Ces Bactéries ont été isolées du periostracum de Mytilidae, et de lames de verre immergées pendant 10 mois sur le site des Galapagos. Les periostracum

de Mytilidae ont également fourni des nouvelles espèces de Bactéries pédonculées, *Hyphomonas oceanitis*, *hirschiana* et *jannaschiana*, décrites par Weiner *et al.* (1985).

Bien que mises en évidence et dénombrées par plusieurs auteurs, les Bactéries hétérotrophes de l'eau ont été étudiées par Prieur (1987). La collection isolée est composée en totalité de bacilles Gram négatif mobiles; la majorité de ces souches ne fermentent pas le glucose et moins de la moitié réduit les nitrates en nitrites. Ces Bactéries se caractérisent essentiellement par la production d'hydrogène sulfuré à partir des acides aminés soufrés.

Tous les métabolismes évoqués précédemment sont aérobies ou aérobies facultatifs (Bactéries hétérotrophes fermentant le glucose). La seule Bactérie anaérobie stricte isolée est un Spirochète d'espèce indéterminée (Harwood *et al.*, 1982), qui tolère l'hydrogène sulfuré. La présence d'un tel microorganisme dans l'eau prélevée dans un site hydrothermal est en faveur de l'existence de zone anoxiques, non dépourvues de matière organique.

LES COMMUNAUTES BACTERIENNES ASSOCIEES AUX INVERTEBRES DES SITES HYDROTHERMAUX

Les premiers auteurs qui ont décrit les communautés d'Invertébrés vivant au voisinage des sources hydrothermales ont proposé plusieurs hypothèses pour expliquer la présence de telles biomasses, inhabituelles en milieu abyssal. Ces hypothèses reposent sur la présence de ressources trophiques abondantes, ce qui contraste avec les caractéristiques trophiques habituelles des grands fonds marins (Sanders et Hessler, 1969). Cette nourriture abondante pourrait avoir deux origines (Lonsdale, 1977; Enright *et al.*, 1981) : du matériel particulaire venant de la zone euphotique et concentré sur les sites hydrothermaux par des courants advectifs, ou une intense production bactérienne locale, de nature chimiosynthétique.

Pour élucider le fonctionnement de cet écosystème particulier, les biologistes ont utilisé trois types d'approche : l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (Rau et Hedges, 1979), la recherche d'enzymes caractéristiques de la fixation autotrophe du CO₂ (Felbeck, 1981), et l'observation fine des Invertébrés en microscopie électronique à balayage et à transmission (Cavanaugh *et al.*, 1981; Gaill *et al.*, 1984; Le Pennec et Prieur, 1984; Fiala-Médioni, 1984). Ces trois approches ont concerné les 4 espèces de consommateurs primaires dominant sur la plupart des sites explorés : le Vestimentifère *Riftia pachyptila*, les Bivalves *Calypotogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*, le Polychète *Avinella pompejana*.

Riftia pachyptila et les Vestimentifères

Cette espèce de Vestimentifères a été trouvée sur presque tous les sites explorés, où elle forme de véritables buissons dont la hauteur peut atteindre 1,50 m et la densité de 180 à 200 individus au m² (Desbruyères, 1984). L'animal vit dans un tube d'où émerge une branchie très vascularisée qui se rétracte.

L'analyse des isotopes stables du carbone et du rapport ¹³C/¹²C chez *Riftia pachyptila* indique nettement une origine locale du carbone utilisé par cette espèce (Rau, 1981b, 1985; Williams *et al.*, 1981). Cependant cet animal, comme les représentants des Pogonophores ne possède pas de tractus digestif. Par contre, le trophosome, organe vascularisé représentant la plus grande partie du tronc de l'animal, s'est révélé entièrement rempli de cellules procaryotiques Gram négatif (Cavanaugh *et al.*, 1981), dont la densité peut atteindre 3,7 x 10⁹ cellules par gramme de poids humide. Les cellules sont le plus souvent sphériques, avec un diamètre compris entre 3 et 5 µm, mais peuvent présenter des formes bacillaires ou pléomorphiques. Bosch et Grassé (1984a et b) ont décrit en détail les relations Bactéries-cellules hôtes dans le trophosome et proposent le processus suivant : les cellules du trophosome sont contaminées par une ou plusieurs Bactéries en forme de bacilles, les Bactéries se multiplient tandis que les bactériocytes commencent à dégénérer, les Bactéries grossissent puis dégèrent elles-mêmes, et enfin se lysent tandis que le bactériocyte se désorganise. Les produits de la lyse bactérienne et de la dégénérescence du bactériocyte passent dans le système circulatoire du Pogonophore.

Le type métabolique de ces bactéries a été précisé par des analyses des enzymes caractéristiques de l'oxydation des sulfures (rhodanèse, APS-réductase, ATP-sulfurylase) et de la fixation autotrophe du CO₂ via le cycle de Calvin-Benson (ribulose-1,5-biphosphate carboxylase, ribulose-5-phosphate kinase) (Felbeck, 1981; Felbeck et Somero, 1982).

L'oxydation des sulfures par les Bactéries du trophosome nécessite la présence à ce niveau des composés nécessaires à ce processus métabolique : H₂S, CO₂, O₂. La question du transport du CO₂ a été étudiée par Felbeck (1985), Felbeck *et al.* (1985). Selon ces auteurs, le CO₂ serait incorporé au niveau du panache branchial dans un sucre en C4 (vraisemblablement du malate) grâce à des carboxylases, transporté sous cette forme dans le sang, et décarboxylé au niveau du trophosome, restituant le CO₂. Le transport de l'oxygène est assuré par un pigment respiratoire de type hémoglobine (Terwilliger *et al.*, 1980; Wittenberg *et al.*, 1981). Les problèmes posés par le transport de l'H₂S ont été solutionnés par Arp et Childress (1983), Childress *et al.* (1984), qui ont mis en évidence dans le sang de *Riftia* une protéine spécifique capable de fixer de manière réversible l'hydrogène sulfuré. Le rôle de cette protéine est en

fait multiple (Childress *et al.*, 1984). Elle assure le transport des sulfures, protège le cytochrome C oxydase de l'empoisonnement par les sulfures (Powell et Somero, 1983), permet à *Riftia* de concentrer les sulfures à partir du milieu externe, et inhibe l'oxydation spontanée des sulfures par l'oxygène (Fisher et Childress, 1984). Cette protéine spécifique pourrait en fait correspondre à une fraction de l'hémoglobine, différente de celle impliquée dans le transport de l'O₂ (Childress *et al.*, 1984).

Riftia pachyptila, espèce caractéristique des sites hydrothermaux du Pacifique oriental est absente du site Juan de Fuca où se trouvent d'autres Invertébrés, et notamment *Ridgeia piscesae* (Tunnicliffe *et al.*, 1985). Ces Vestimentifères, découverts plus récemment, présentent le même type d'organisation que *Riftia pachyptila*, et possèdent notamment un trophosome riche en Bactéries (De Burgh, 1986; Tunnicliffe *et al.*, 1985).

Les Mollusques Bivalves : *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*

Calyptogena magnifica appartient à la famille des Vesicomidae et est bien représenté sur le site des Galapagos et du 21°N. Cette grande espèce de bivalve (30 cm) a été tout d'abord considérée comme un utilisateur classique de matière particulaire et de Bactéries (Lonsdale, 1977). Cependant, l'examen anatomique de plusieurs spécimens a révélé la petite taille des palpes labiaux, organes impliqués dans le transport des particules alimentaires. De plus, le tube digestif est apparu réduit, généralement vide, et ne contenant pas de matériel identifiable (Boss et Turner, 1980). Plus récemment, Fiala-Médioni et Métivier (1986), ont montré que la branchie de cette espèce était peu adaptée au transport de matériel particulaire.

Comme chez *Riftia pachyptila*, les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote, se révèlent en faveur d'une source de carbone locale (Rau, 1981 a et b). La recherche d'enzymes caractéristiques de la fixation autotrophe du CO₂ s'est révélée positive au niveau de la branchie (Felbeck *et al.*, 1981), et des cellules de nature procaryotique ont été effectivement observées à ce niveau (Cavanaugh, 1983). Ces cellules qui présentent la structure typique des Bactéries Gram négatif se présentent sous forme de coques ou de bacilles courts d'un diamètre d'environ 0,64 µm. Les Bactéries sont situées à l'intérieur des cellules des lamelles branchiales, et regroupées dans une poche à Bactéries (Fiala-Médioni, 1984). De nombreuses cellules sont en division, et aucune figure de dégradation n'a été remarquée. Toutes les cellules branchiales ne renferment pas de Bactéries et les bactériocytes présentent différents stades, ce qui permet à Fiala-Médioni et Métivier (1986) d'envisager l'existence d'un processus cyclique : croissance bactérienne, résorption et lyse de bacté-

ries, transfert de molécules organiques via le système circulatoire du Mollusque, infestation de cellules donnant de nouveaux bactériocytes. Arp *et al.* (1984) ont suggéré que le sang de *Calyptogena magnifica* avait des propriétés assez voisines de celui de *Riftia* et pouvait assurer à la fois le transport de l'oxygène, du dioxyde de carbone et de l'hydrogène sulfuré indispensables à la symbiose.

Bathymodiolus thermophilus a été observé en abondance sur le site des Galapagos et sur le site du 13°N (Grassle, 1985). Sur la base des analyses des isotopes stables du carbone, Rau et Hedges (1979) ont montré que cette espèce de Mytilidae, d'une longueur maximale de 15-16 cm (Kenk et Wilson, 1985), se nourrissait de Bactéries produites localement. Cependant, le processus nutritionnel de cette espèce est quelque peu différent de celui de *Calyptogena*. Le tractus digestif possède en effet des palpes labiaux très développés (Hily *et al.*, 1986a). Bien que plus simple que celui des Mytilidae littoraux, ce tractus est fonctionnel et la glande digestive présente les catégories cellulaires classiques des Mollusques bivalves (Hily *et al.*, 1986b). L'estomac volumineux contient des particules alimentaires identifiables parmi lesquelles des Bactéries de formes diverses, des Foraminifères benthiques, mais également des débris de Diatomées (Le Pennec et Prieur, 1984). Ces résultats indiquent clairement que *Bathymodiolus* se nourrit, en partie de particules en suspension, parmi lesquelles figure du matériel venant de la zone euphotique. Toutefois, en complément à cette nutrition classique, les branchies de *Bathymodiolus* possèdent aussi des microorganismes associés. Certaines formes filamenteuses, épibiontes, pourraient rappeler les Actinomycètes (Le Pennec et Prieur, 1984). Les cellules des filaments branchiaux contiennent des Bactéries Gram négatif, d'un diamètre moyen de 0,5 µm, regroupées en petites poches, contenant une dizaine de cellules bactériennes (Fiala-Médioni, 1984; Le Pennec *et al.*, 1985). Certaines de ces cellules semblent en dégénérescence, et aucune figure de division n'a été observée. L'existence au sommet des cellules branchiales de sortes de cratères contenant des Bactéries (Le Pennec et Prieur, 1984), a permis d'avancer l'hypothèse d'une endocytose des bactéries par les cellules branchiales (Le Pennec, 1987), comme cela a été également proposé pour un Gastéropode récolté sur le site Juan de Fuca (De Burgh et Singla, 1984). Belkin *et al.* (1986) ont montré que les branchies de *Bathymodiolus* et plus particulièrement les Bactéries associées étaient capables de fixer le CO₂. De même, Fiala-Médioni *et al.* (1986) ont montré que les cellules branchiales les plus riches en Bactéries incorporaient davantage de CO₂ marqué. Ces résultats sont en faveur d'un métabolisme autotrophe de ces Bactéries symbiontes. En définitive, il semble que cette espèce au régime plutôt mixotrophe (Le Pennec *et al.*, 1985), soit moins dépendante que *Calyptogena* des émissions hydrothermales, ce qui

correspond à des observations de ces Invertébrés à la périphérie des zones hydrothermales actives (Grassle, 1985). Les essais de culture des Bactéries associées aux tissus de *Bathymodiolus* se sont à ce jour révélés négatifs excepté l'isolement de quelques Bactéries hétérotrophes par Prieur (1987).

L'Annélide Polychète *Alvinella pompejana*

Cette espèce de Polychète a été découverte sur les sites à haute température du 21°N et du 13°N, où elle construit des tubes à la périphérie des cheminées de sulfure, supportant ainsi une température de 20 à 40°C (Desbruyères *et al.*, 1982). Cette espèce décrite initialement comme comportant deux formes (Desbruyères et Laubier, 1980) a été ultérieurement séparée en deux espèces distinctes (Desbruyères et Laubier, 1986) : *A. pompejana* et *A. caudata*. Les deux espèces possèdent un tube digestif fonctionnel dans lequel des Bactéries et des particules de sulfure ont été observées (Desbruyères *et al.*, 1983). L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (Desbruyères *et al.*, 1983) indique, comme pour les espèces précédentes, une origine locale, vraisemblablement bactérienne, de la nourriture. Mais *Alvinella* est surtout caractérisé par l'abondance de la microflore épibionte qui recouvre les téguments (Gaill *et al.*, 1984, 1987). Chez les deux espèces, on rencontre dispersés à la surface de l'animal trois types bactériens principaux correspondant respectivement à des bacilles, à des formes pédonculées et à des formes spiralées, ces dernières formes ressemblant aux genres *Hyphomicrobium* et *Spirillum* (Gaill *et al.*, 1984). Des communautés bactériennes en « bouquet » ont également été décrites au niveau des espaces intersegmentaires des deux espèces. Ces « bouquets » insérés sur un axe de nature organique sont composés de Bactéries aux formes variées : bacilles, coques et filaments, certains comportant un fourreau.

Les deux espèces se distinguent par des associations bactériennes spécifiques. Chez *Alvinella pompejana*, l'épiderme dorsal porte, au niveau des espaces intersegmentaires, des expansions visibles à l'œil nu. Sur celles-ci sont insérées des Bactéries filamenteuses de diamètre variant de 0,3 à 1 µm et d'une longueur de 100 à 200 µm, formées de cellules cylindriques enfermées dans un mince fourreau (Gaill *et al.*, 1984). Chez *Alvinella caudata*, les parapodes postérieurs sont transformés et portent des bactéries filamenteuses atteignant 600 µm de long pour un diamètre de 2,5 µm. Ces filaments, dépourvus de fourreaux, sont formés de cellules longues d'une longueur de 6 µm (Gaill *et al.*, 1987). Enfin, les deux espèces vivent dans des tubes de nature organominérale (Vovelle et Gaill, 1986), dont la face interne est entièrement tapissée de formes bactériennes diverses, et en majorité filamenteuses (Desbruyères *et al.*, 1983).

Le rôle de ces communautés bactériennes très complexes n'a pas encore été établi complètement. Des expériences *in situ* en utilisant du bicarbonate marqué (Alayse-Danet *et al.*, 1985) ont montré que les Polychètes incorporent davantage le marqueur en l'absence d'antibiotiques. Les Bactéries épibiontes du Polychète pourraient donc jouer un rôle trophique, en complément de la nourriture ingérée par voie digestive et riche en Bactéries produites dans l'environnement des fumeurs (Baross et Deming, 1985). Ces auteurs ont d'ailleurs isolé des Bactéries thermophiles du contenu stomacal d'*Alvinella* (Deming et Baross, 1986). Cependant, compte tenu de l'environnement à priori hostile dans lequel vivent ces Polychètes, un rôle de détoxification a été suggéré pour ces communautés bactériennes (Gaill *et al.*, 1987). En effet, Gaill *et al.* (1984) ont noté la présence de différents minéraux dans les tissus d'*Alvinella*.

Les plus abondants, S, As et Zn ont été détectés dans les cellules épidermiques, mais aussi dans les Bactéries épibiontes. De plus, Cosson-Mannevy *et al.* (1986) ont pu mettre en évidence des protéines de type métallothionéine chez *Alvinella*, plus particulièrement dans les tissus auxquels sont associées des Bactéries. Ces auteurs ont d'ailleurs suggéré que les Bactéries pourraient être à l'origine de la synthèse de ces méthallothionéines. La mise en évidence d'éléments minéraux, chez *Riftia pachyptila* (Cosson-Mannevy *et al.*, 1986) mais aussi chez *Calyptogena magnifica* (Roesijadi et Creelius, 1984) et *Bathymodiolus sp.* (Chassard-Bouchaud *et al.*, 1986), toujours dans des tissus associés à des Bactéries, pourrait permettre d'élargir cette hypothèse de détoxification par les Bactéries aux espèces majeures des communautés hydrothermales.

Lors des expériences de marquage (Alayse-Danet *et al.*, 1985), il a été remarqué que toutes les formes bactériennes observées n'incorporaient pas le bicarbonate, ce qui serait en faveur d'une diversité métabolique de ces communautés bactériennes. Des Bactéries hétérotrophes ont en effet été isolées de divers prélèvements d'*Alvinella* (Prieur, 1987), et leur propriété la plus marquante est la production d'hydrogène sulfuré à partir d'acides aminés soufrés. Cette propriété, si elle est effective *in situ* est en faveur d'interactions entre les différents types métaboliques qui composent ces communautés bactériennes complexes. Parmi les souches isolées (Prieur, 1987), certaines provenant de l'épiderme d'*Alvinella* peuvent croître à 50°C, ce qui correspond à la température estimée du biotope de l'animal (Desbruyères *et al.*, 1982).

LES COMMUNAUTES BACTERIENNES THERMOPHILES

Dès les premières analyses microbiologiques en milieu hydrothermal, des essais de cultures à partir

d'échantillons de fluides hydrothermaux ont été effectués. Baross *et al.* (1982), ont les premiers signalé l'existence de communautés bactériennes, productrices de CH_4 , H_2 et CO se développant à 100°C à la pression atmosphérique, avec des temps de génération de 37 à 65 minutes. Ces auteurs ont proposé qu'une partie des gaz des émissions hydrothermales soit d'origine biologique. Cependant, pour qu'une telle hypothèse soit confirmée, il était nécessaire de vérifier que ces communautés bactériennes pouvaient se développer dans les conditions physiques de l'environnement des fumeurs noirs, soit à haute température (250 à 300°C) et sous une pression hydrostatique élevée (250 atmosphères). Baross et Deming (1983), publièrent des résultats de cultures mixtes réalisées sous une pression de 265 atmosphères et à des températures allant de 150 à 250°C , conditions pour lesquelles l'eau de mer demeure liquide. Les temps de génération observés varient de 8 heures à 150°C à 1,5 heure à 200°C et 40 minutes à 250°C . Ces résultats furent à l'origine d'une polémique : des résultats contradictoires (Trent *et al.*, 1984; White, 1984), et d'autres plus favorables (Yanagawa et Kojima, 1985) ont été publiés. A ce jour, malgré plusieurs tentatives, des résultats similaires à ceux de Baross et Deming (1983) n'ont pas été obtenus.

Néanmoins, si l'existence de ces communautés bactériennes ultrathermophiles n'est pas définitivement établie, des communautés thermophiles ont été cultivées, et de nouvelles souches isolées. Ainsi, du matériel particulaire collecté d'un fumeur noir sur le site du 21°N s'est révélé riche en microorganismes viables, actifs sous une atmosphère, à des températures s'échelonnant de 21 à 90°C , la plus haute température testée (Karl *et al.*, 1984). Dans ces conditions d'incubation, Karl *et al.* (1984) ont estimé que la production de carbone à 90°C était de $19 \mu\text{g Cg}^{-1}\text{h}^{-1}$.

Une nouvelle espèce de méthanogène, *Methanococcus jannaschii* (Jones *et al.*, 1983), a été isolée d'échantillons du site du 21°N et décrite. Il s'agit d'une Bactérie en forme de coque, pourvue d'un système flagellaire complexe. Son temps de génération, dans un milieu contenant 80 % d' H_2 et 20 % de CO_2 est de 26 minutes à 85°C , le pH optimal étant de 6. La souche exige du NaCl à une concentration de 2 à 3 %. Aucune croissance n'a été détectée pour des températures de 37°C ou de 95°C mais cette souche semble plus performante (en terme de croissance à haute température) que les méthanogènes disponibles à ce jour en culture pure. Compte tenu du taux de croissance élevé de cette souche et de son optimum de température, Jones *et al.* (1983) estiment que les Bactéries méthanogènes jouent un rôle important dans la production du méthane des sites hydrothermaux, hypothèse déjà avancée par Baross *et al.* (1982).

Fiala *et al.* (1986) ont décrit un nouveau genre

d'Archaéobactérie, isolé à la fois de sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental, et de sédiments marins de la côte italienne, chauffés par des processus géothermaux. *Staphylothermus marinus* est une bactérie hétérotrophe, anaérobie stricte, qui métabolise le soufre élémentaire. Elle se présente sous forme de coque, immobile, d'un diamètre de $0,5$ à $1 \mu\text{m}$, isolée, en courtes chaînes, ou de façon plus caractéristique en grappes réunissant jusqu'à 100 cellules. L'acétate, l'isovalérate, le CO_2 et l' H_2S figurent parmi les produits du métabolisme. La souche est exigeante en NaCl , croît à pH 4.5 à 8.5, et son optimum de température est de 85 à 92°C (maximum 98°C), selon les conditions nutritionnelles.

En utilisant un nouveau milieu de culture qui demeure solide jusqu'à des températures de 120°C , Deming et Baross (1986), ont réussi à isoler des colonies bactériennes thermophiles à partir d'échantillons du site de Juan de Fuca. Ces Bactéries, en forme de coques ou de bacilles, possèdent des parois très épaisses et des membranes internes.

Comme les souches précédemment citées, les Bactéries cultivées par Baross et Deming (1986) sont anaérobies. Les conditions anaérobies sont d'ailleurs les plus probables pour des températures supérieures à $8-10^\circ\text{C}$ (Corliss *et al.*, 1979). Les premiers résultats obtenus sur les sources hydrothermales mettaient en évidence le rôle essentiel des bactéries sulfoxydantes. La culture de diverses communautés anaérobies modifie quelque peu cette première perception et Karl (1985) pose même la question de la réelle contribution des communautés sulfoxydantes dans la production bactérienne totale des sites hydrothermaux.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La découverte des sources hydrothermales profondes a conduit à la publication de nombreux travaux dans les domaines de la géologie, de la géochimie, de la biologie et de la microbiologie. Ce dernier domaine s'est révélé particulièrement fructueux en raison du rôle primordial des communautés bactériennes de ces écosystèmes particulièrement au niveau trophique. En effet, pour la première fois, des écosystèmes indépendants de l'énergie solaire (Lutz et Hessler, 1983) étaient découverts, le premier maillon trophique étant constitué par des Bactéries.

Le rôle des Bactéries dans l'alimentation des Invertébrés marins a été signalé à plusieurs reprises, mais était considéré jusqu'alors comme complémentaire d'une nourriture phytoplanctonique (Newell, 1965). Dans le cas des sources hydrothermales, même si des particules provenant de la zone euphotique peuvent être ingérées par certains Invertébrés (Le Pennec et Prieur, 1984), le carbone bactéri-

rien, produit localement par des microorganismes chimiolithotrophes, constitue la ressource principale. Cependant, la progression des connaissances dans la microbiologie des sources hydrothermales modifie quelque peu le schéma initial : Bactéries sulfoxydantes-consommateurs primaires. Ainsi, Karl (1987) estime que les données expérimentales disponibles actuellement ont probablement conduit à surestimer le rôle des Bactéries chimiolithotrophes sulfoxydantes. Cet auteur rappelle en effet que les souches mixotrophes sont dominantes parmi les Bactéries sulfoxydantes, et que les métabolismes anaérobies sont aussi très importants. La découverte récente de Bactéries méthano-oxydantes dans les branchies d'un Mytilidae nouveau du Golfe du Mexique (Childress *et al.*, 1986), ainsi que dans le trophosome d'un Pogonophore de la mer du Nord (Schmaljohann et Flügel, 1987) montre que d'autres schémas trophiques sont possibles. Il faut, de plus, rappeler que pratiquement tous les métabolismes bactériens connus ont été trouvés au niveau des sources hydrothermales, et que les interactions entre différents types métaboliques bactériens sont vraisemblables. Enfin, si les sources de carbone ont retenu l'attention des microbiologistes, les sources d'azote n'ont été que très peu envisagées. La quantification de ces types métaboliques constitue donc l'un des axes de recherche à développer.

Si les méthodes biochimiques permettent d'évaluer les activités bactériennes, elles ne peuvent informer complètement sur la physiologie des communautés impliquées. La réalisation de cultures mixtes ou l'isolement de souches pures permettront d'apporter des renseignements sur le fonctionnement des associations bactériennes, tant au niveau trophique qu'au niveau de la détoxification. Mais à ce propos, il faut reconnaître que les échecs sont très nombreux. D'une part les Bactéries symbiontes ont très certainement des exigences difficiles à satisfaire par les techniques de culture, d'autre part, l'obtention d'une culture pure ne permet pas d'affirmer indiscutablement que c'est bien le microorganisme recherché que l'on détient *in vitro*. Pour tenter de pallier ces difficultés, différentes approches sont possibles. Les sources profondes étant difficiles d'accès, la recherche de modèles hydrothermaux côtiers peut s'avérer intéressante (Jacq *et al.*, 1987). Ces modèles côtiers peuvent aussi ne pas être hydrothermaux : les Bivalves vivant en milieu littoral réduit, et possédant des symbiontes au niveau des branchies (Dando *et al.*, 1985) constituent un matériel intéressant. En ce qui concerne la reconnaissance formelle du symbionte dans une culture, les méthodes de séquençage des ARN ribosomiaux (Lane *et al.*, 1985) pourraient s'avérer fort utiles.

Indépendamment du ou des types métaboliques des Bactéries associées aux Invertébrés hydrothermaux, une question importante est celle de l'infestation des invertébrés, ou de la transmission éventuelle des symbiontes de l'adulte à la larve. Ce

problème, qui semble actuellement sans réponse, pourrait être résolu par l'examen détaillé, et donc la récolte, de formes larvaires et post-larvaires, ainsi que par des élevages expérimentaux d'Invertébrés littoraux. De plus, il est vraisemblable que la découverte d'un site hydrothermal très jeune, à l'état initial, permettrait d'étudier ces phénomènes d'infestation et peut-être de déterminer la nature des communautés bactériennes pionnières qui permettent l'installation et le développement des communautés animales.

Ces communautés bactériennes pionnières appartiennent très vraisemblablement au groupe des thermophiles. Si l'existence de ces Bactéries ne fait pas de doute, la température exacte à laquelle elles se développent en réalité demeure le point fondamental à établir (Karl, 1987). En raison des articles contradictoires publiés à la suite des travaux de Baross et Deming (1983), il semble qu'une conclusion ne puisse être apportée que par la mise en culture de nouvelles communautés ultrathermophiles, et la répétition de ces cultures dans différents laboratoires. La technologie complexe, qu'il est nécessaire de mettre en oeuvre pour ces cultures à haute température et sous pression hydrostatique élevée, risque cependant de limiter les progrès dans ce domaine.

Alors que les sites hydrothermaux connus du Pacifique oriental n'ont pas tous été explorés en détail, que d'autres sont certainement à inventorier le long de la dorsale, des sites de même nature, avec des dépôts de sulfures et des fumeurs noirs, ont été découverts dans l'Atlantique (Rona *et al.*, 1986). Dans le Pacifique occidental cette fois, dans la zone de subduction du Japon, des gisements de bivalves du genre *Calyptogena* ont été également découverts (Laubier *et al.*, 1986). Il faut donc s'attendre à une intensification des travaux dans le domaine de l'hydrothermalisme ces prochaines années.

Les travaux sur l'hydrothermalisme, importants en Océanographie, concernent également d'autres domaines comme celui de l'origine de la vie sur terre, et ont conduit plusieurs auteurs (Corliss *et al.*, 1981; Baross et Hoffman, 1985) à proposer de nouvelles hypothèses à ce sujet. En particulier, la série de réactions permettant de passer des composés comme le méthane, l'ammoniac, l'hydrogène aux acides aminés, puis aux protéines, polymères, structures ordonnées et métabolisantes, cellules vivantes, aurait pu se réaliser au sein de sources hydrothermales profondes. Les microorganismes ultrathermophiles cultivés par Baross *et al.* (1984), pourraient être physiologiquement analogues aux premiers groupes de microorganismes apparus sur terre.

Bien qu'appartenant essentiellement à des types métaboliques connus, les microorganismes hydrothermaux possèdent des propriétés originales en raison de leur adaptation à des conditions environnementales particulières (forte pression hydrostatique, concentrations métalliques élevées, tempéra-

ture). Il est donc vraisemblable que les microorganismes des sources hydrothermales trouveront des applications dans le domaine des biotechnologies. En effet, les microorganismes actuellement utilisés dans les procédés microbiologiques sont peu nombreux et la recherche de souches nouvelles, capables de résister à des conditions extrêmes (température, pH, éléments toxiques) est pratiquée dans de nombreux laboratoires. Outre les Bactéries thermophiles, dont l'utilisation risque cependant d'être limitée en raison de la technologie complexe à mettre en oeuvre (Deming, 1986), d'autres potentialités existent : lixiviation, récupération assistée de métaux, enzymes thermostables, nouveaux polymères bactériens, etc. La constitution de collections de microorganismes en provenance des sources hydrothermales en vue de criblages divers, est un préalable indispensable.

L'intérêt des sources hydrothermales et des phénomènes microbiologiques associés apparaît donc multiple car des domaines à priori aussi différents que l'Océanographie, l'origine de la vie ou les biotechnologies sont concernés. Après une dizaine d'années de recherche, le sujet s'avère de plus en plus riche et nécessite l'intervention de disciplines scientifiques de plus en plus variées. Les approches pluridisciplinaires et les coopérations internationales indispensables vont donc se développer dans les années à venir. C'est ainsi qu'un programme franco-américain pour l'étude de l'hydrothermalisme atlantique, un programme franco-japonais pour le Pacifique occidental sont actuellement en cours d'élaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- ALAYSE-DANET A.M., GAILL F. & DESBRUYERES D. 1985. Preliminary studies on the relationship between the Pompeii worm, *Alvinella pompejana* (Polychaeta : Ampharetidae) and its epibiotic bacteria. In : Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, 1984 (Ed. Gibbs P.E.). Cambridge University Press. pp 167-172
- ARP A.J. & CHILDRESS J.J. 1981. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science*, 213 : 342-344.
- ARP A.J. & CHILDRESS J.J. 1983. Sulfide binding by the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219 : 295-297.
- ARP A.J., CHILDRESS J.J. & FISHER C.R. 1984. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*. *Physiol. Zool.*, 57(6) : 648-662.
- BAROSS J.A., LILLEY M.D. & GORDON L.I. 1982. Is the CH₄, H₂ and CO venting from submarine hydrothermal systems produced by thermophilic bacteria ? *Nature*, 298 : 366-368
- BAROSS J.A. & DEMING J.W. 1983. Growth of « black smoker » bacteria at temperatures of at least 250°C. *Nature*, 303 : 423-426.
- BAROSS J.A., DEMING J.W. & BECKER R.R. 1984. Evidence for microbial growth in high-pressure, high-temperature environments. In « Current perspectives in Microbial Ecology »; Eds Klug M.J. & Reddy C.A. American Society for Microbiology, Washington, D.C., pp. 186-195.
- BAROSS J.A. & DEMING J.W. 1985. The role of bacteria in the ecology of black-smoker environments. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 355-371.
- BAROSS J.A. & HOFFMAN S.E. 1985. Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life. *Origins of life*, 15 : 327-345.
- BELKIN S., NELSON D.C. & JANNASCH H.W. 1986. Symbiotic assimilation of CO₂ in two hydrothermal vent animals, the mussel *Bathymodiolus thermophilus* and the tube worm *Riftia pachyptila*. *Biol. Bull.*, 170 : 110-121.
- BIANCHI A. 1986. Présence et activité bactériennes dans deux sites d'hydrothermalisme océanique profond du Pacifique. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 303, Sér. III(3) : 561-564.
- BOSCH C. & GRASSE P.P. 1984. Cycle partiel des bactéries chimioautotrophes symbiotiques et leurs rapports avec les bactériocytes chez *Riftia pachyptila* Jones (Pogonophore Vestimentifère) : a - Le trophosome et les bactériocytes. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 299, Sér. III(9) : 371-376. b - L'évolution des bactéries symboliques et des bactériocytes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 299, Sér. III(10) : 413-419.
- BOSS K.J. & TURNER R.D. 1980. The giant white clam from the Galapagos rift, *Calyptogena magnifica*, sp. nov. *Malacologia*, 20 (1) : 161-194.
- CAVANAUGH C.M. 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature*, 302 : 58-61.
- CAVANAUGH C.M., GARDINER S.L., JONES M.L., JANNASCH H.W. & WATERBURY J.B. 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : possible chemoautotrophic symbionts. *Sciences*, 213 : 340-342.
- CHASSARD-BOUCHAUD C., FIALA-MEDIONI A. & GALLE P. 1986. Etude microanalytique de *Bathymodiolus* sp. (Mollusque Lamellibranche Mytilidae) provenant des sources hydrothermales de la ride du Pacifique oriental. Données préliminaires. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 302, Sér. III(4) : 117-124.
- CHILDRESS J.J., ARP A.J. & FISCHER C.R. 1984. Metabolic and blood characteristics of the hydrothermal vent tube-worm *Riftia pachyptila*. *Mar. Biol.*, 83 : 109-124.
- CHILDRESS J.J., FISHER C.R., BROOKS J.M.S., KENNICUTT II M.C., BIDIGARE R. & ANDERSON A.E. 1986. A methanotrophic marine Molluscan (Bivalvia, Mytilidae) symbiosis : mussels fueled by gas. *Science*, 233 : 1306-1308.
- CORLISS J.B., DYMOND J., GORDON L.I., EDMOND J.M., VON HERZEN R.P., BALLARD R.D., GREEN K., WILLIAMS D., BAINBRIDGE H., CRANE K. & VAN HANDEL T.H. 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. *Science*, 203 : 1073-1083.
- CORLISS J.B., BAROSS J.A. & HOFFMAN S.E. 1981. An hypothesis concerning the relationship between submarine hot springs and the origin of life on Earth. Proceedings of the 26th International Geology Conference; Geology of Oceans Symposium. Paris, 7-17 July, 1980. *Oceanologica Acta*, Special Issue : 59-69.

- COSSON-MANNEVY M.A., COSSON R. & GAILL F. 1986. Mise en évidence de protéines de type métallothionéine chez deux invertébrés des sources hydrothermales, le pogonophore vestimentifère *Riftia pachyptila* et l'annélide polychète *Alvinella pompejana*. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 302 Sér.III(9) : 347-352.
- DANDO P.R., SOUTHWARD A.J., SOUTHWARD E.C., TERWILLIGER N.B. & TERWILLIGER R.C. 1985. Sulphur-oxidizing bacteria and haemoglobin in the gills of the bivalve mollusc *Myrtea spinifera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23 : 85-98.
- DAVIS S.L. & WHITTENBURY R. 1970. Fine structure of methane and other hydrocarbon - utilizing bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 61 : 227-232.
- De BURGH M.E. 1986. Evidence for a physiological gradient in the vestimentiferan trophosome : size-frequency analysis of bacterial populations and trophosome chemistry. *Can. J. Zool.*, 64 : 1095-1103.
- De BURGH M.E. & SINGLA C.L. 1984. Bacterial colonization and endocytosis on the gill of a new limpet species from a hydrothermal vent. *Mar. Biol.*, 84 : 1-6.
- DEMING J.W. 1986. The biotechnological future for newly described, extremely thermophilic bacteria.
- DEMING J.W. & BAROSS J.A. 1986. Solid medium for culturing black smoker bacteria at temperatures to 120°C. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51 (2) : 238-243.
- DESBRUYERES D. 1984. Relations trophiques dans l'écosystème hydrothermal à l'axe des dorsales océaniques du Pacifique oriental. *Oceanis*, 10(6) : 663-673.
- DESBRUYERES D. & LAUBIER L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. *Oceanologica Acta*, 3(3) : 267-274.
- DESBRUYERES D., CRASSOUS P., GRASSLE J., KHRIPOUNOFF A., REYSS D., RIO M. & VAN PRAET M. 1982. Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 295 : 489-494.
- DESBRUYERES D., GAILL F., LAUBIER L., PRIEUR D. & RAU G.H., 1983. Unusual nutrition of the « Pompei worm » *Alvinella pompejana* (polychaetous annelid) from a hydrothermal vent environment : SEM, TEM, ¹³C and ¹⁵N evidence. *Mar. Biol.*, 75 : 201-205.
- DESBRUYERES D. & LAUBIER L. 1986. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'Annélides Polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous marines : systématique, biologie et écologie. *Can. J. Zool.*, 64(10) : 2227-2245.
- EDMOND J.M. 1982. Ocean hot springs : a status report. *Oceanus* : 22-27.
- EDMOND J.M., VON DAMM K.L., Mc DUFF R.E. & MEASURES C.I. 1982. Chemistry of hot springs on the East Pacific Rise and their effluent dispersal. *Nature*, 297 : 187-191.
- EDMOND J.M. & VON DAMM K.L. 1983. Les sources chaudes des fonds océaniques. *Pour la Science*, 68 : 34-49.
- ENRIGHT J.T., NEWMANN W.A., HESSLER R.R. & Mc GOWAN J.A. 1981. Deep ocean hydrothermal vent communities. *Nature*, 289 : 219-221.
- EHRlich H.L. 1983. Manganese oxidizing bacteria from a hydrothermal active area on the Galapagos Rift. *Environ. Biogeochem. Ecol. Bull.*, Stockholm, 35 : 357-366.
- FELBECK H. 1981. Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* (Vestimentiferan). *Science*, 213 : 336-338.
- FELBECK H. 1985. CO₂ fixation in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* (Jones). *Physiol. Zool.*, 58(3) : 272-281.
- FELBECK H., CHILDRESS J.J. & SOMERO G.N. 1981. Calvin-Benson cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulphide-rich habitats. *Nature*, 293 : 291-293.
- FELBECK H. & SOMERO G.N. 1982. Primary production in deep-sea hydrothermal vent organisms : role of sulfide-oxidizing bacteria. *Trends in Biochemical Sciences*, 7(6) : 201-204.
- FELBECK H., POWELL M.A., HAND S.C. & SOMERO G.N. 1985. Metabolic adaptations of hydrothermal vent animals. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 261-272.
- FERA P. & PRIEUR D. 1986. Etude expérimentale de la colonisation de surfaces par les bactéries, en eau de mer circulante. Deuxième Colloque International de Bactériologie marine, CNRS, Brest IFREMER, Actes de Colloques, 3 : 219-228.
- FERGUSON R.L. & RUBLEE P. 1976. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.* 21 : 141-145.
- FIALA G., STETTER K.O., JANNASCH H.W., LANGWORTHY T.A. & MADON J. 1986. *Staphylothermus marinus* sp. nov. represents a novel genus of extremely thermophilic submarine heterotrophic Archaeobacteria growing up to 98°C. *System. Appl. Microbiol.*, 8 : 106-113.
- FIALA-MEDIONI A. 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de Mollusques bivalves de sources hydrothermales profondes. *C.R.Acad.Sc. Paris*, 298 Ser III(17) : 487-492.
- FIALA-MEDIONI A. & METIVIER C. 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*, with a discussion of its nutrition. *Mar. Biol.*, 90 : 215-222.
- FIALA-MEDIONI A., ALAYSE A.M. & CAHET G. 1986. Evidence of *in situ* uptake and incorporation of bicarbonate and amino acids by a hydrothermal vent mussel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96 : 191-198.
- FISHER C.R.jr. & CHILDRESS J.J. 1984. Substrate oxidation by trophosome tissue from the *Riftia pachyptila* Jones (phylum Pogonophora). *Mar. Biol. Lett.*, 5 : 171-183.
- GAILL F., DESBRUYERES D., PRIEUR D. & GOURRET J.P. 1984. Mise en évidence de communautés bactériennes épibiontes du « Ver de Pompéi » (*Alvinella pompejana*). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 298 Sér III (19) : 553-558.
- GAILL F., DESBRUYERES D. & PRIEUR D. 1987. Bacterial communities associated with « Pompei worms » from the East Pacific Rise hydrothermal vents : SEM, TEM observations. *Microb. Ecol.*, 13 : 129-139.
- GRASSLE J.F. 1977. Slow colonization of deep-sea sediment. *Nature*, 265 : 618-619.
- GRASSLE J.F. 1985. Hydrothermal vent animals : distribution and biology. *Science*, 229 : 713-717.
- HARWOOD C.S., JANNASCH H.W. & CANALE-PAROLA E. 1982. Anaerobic spirochete from a deep-sea hydrothermal vent. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44(1) : 234-237.
- HILY A., LE PENNEC M., PRIEUR D. & FIALA-MEDIONI A. 1986a. Anatomie et structure du tractus digestif d'un mytilidae des sources hydrothermales

- profondes de la ride du Pacifique oriental. *Cah. Biol. Mar.*, 27 : 235-241.
- HILY A., LE PENNEC M. & HENRY M. 1986b. Ultrastructure des diverticules digestifs d'un Mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302, Sér III(13) : 495-502.
- JACQ E., GEESEY G. & PRIEUR D. 1987. Etude préliminaire des communautés bactériennes d'un site hydrothermal côtier (White-Point, Californie, USA). *Vie Milieu*, 37(2) : 59-66.
- JANNASCH H.W. 1985. Microbial processes at deep-sea hydrothermal vents. In « Hydrothermal processes at seafloor spreading centers ». Eds Rona P.A., Broström K., Laubier L. & Smith K.L. jr. Plenum Press. New-York : 411-419.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O. 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea floor spreading centers. *Bioscience* 29(10) : 592-598.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O. 1981. Morphological survey of microbial mats near deep-sea thermal vents. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41(2) : 428-538.
- JANNASCH H.W. & NELSON D.C. 1984. Recent progress in the microbiology of hydrothermal vents. In « Current perspectives in Microbial Ecology » Eds. Klug. M.J. & Reddy C.A. American Society of Microbiology; Washington D.C. : 170-176.
- JANNASCH H.W. & MOTTI M.J. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science*, 229 : 717-725.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O. 1985. The biochemical versatility of chemosynthetic bacteria at deep-sea hydrothermal vents. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 325-334.
- JANNASCH H.W., WIRSEN C.O., NELSON D.C. & ROBERTSON L.A. 1985. *Thiomicrospira crunogena* sp. nov., a colorless, sulfur-oxidizing bacterium from a deep-sea hydrothermal vent. *Int. J. Syst. Bact.*, 35 (4) : 422-424.
- JONES M.L. 1981. *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift geothermal vents (Pogonophora). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93 (4) : 1295-1313.
- JONES W.J., LEIGH J.A., MAYER F., WOESE C.R. & WOLFE R.S. 1983. *Methanococcus janaschii* sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from submarine hydrothermal vent. *Arch. Microbiol.*, 136 : 254-261.
- KARL D.M. 1985. Effects of temperature on the growth and viability of hydrothermal vent microbial communities. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 345-353.
- KARL D.M. 1987. Bacterial production at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps : evidence for chemosynthetic primary production. In « Ecology of microbial communities », M. Fletcher, T.R. Gary and J.G. Jones eds., Proceedings of the fourth first Symposium of the Society for General Microbiology, 1987, Cambridge University Press.
- KARL D.M., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, 207 : 1345-1347.
- KARL D.M., BURNS D.J., ORRETT K. & JANNASCH H.W. 1984. Thermophilic microbial activity in samples from deep-sea hydrothermal vents. *Mar. Biol. Lett.*, 5 : 227-231.
- KENK V.C. & WILSON B.R. 1985. A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26(1-2) : 253-271.
- LANE D.J., STAHL D.A., OLSEN G.J. & PLACE N.R. 1985. Analysis of hydrothermal vent-associated symbionts by ribosomal RNA sequences. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 389-400.
- LAUBIER L. & DESBRUYERES D. 1984. Les oasis du fond des océans. *La Recherche*, 15 : 1506-1517.
- LAUBIER L., OTHA S. & SIBUET M. 1986. Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise KAIKO de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 303 Sér. III(2) : 25-29.
- LE PENNEC M. 1987. Alimentation et reproduction d'un Mytilidae des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental. *Oceanologica Acta*, sous presse.
- LE PENNEC M. & PRIEUR D. 1984. Observations sur la nutrition d'un mytilidae d'un site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 298, Sér. III(17) : 493-498.
- LE PENNEC M., PRIEUR D. & LUCAS A. 1985. Studies on the feeding of hydrothermal-vent mytilid from the East Pacific rise. In : Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, 1984 (Ed. Gibbs P.E.). Cambridge University Press : 159-166.
- LEWIN R.A. 1962. *Saprospira grandis* gross and suggestions for reclassifying helical, apochlorotic, gliding organisms. *Can. J. Microbiol.*, 8 : 555-563.
- LILLEY M.D., BAROSS J.A. & GORDON L.I. 1983. Reduced gases and bacteria in hydrothermal fluids : the Galapagos spreading center and 21°N East Pacific Rise. In « Hydrothermal processes of Seafloor spreading centers » Eds. Rona P.A., Boström K., Laubier L., Smith K.L.jr. Plenum Press. New York : 411-419.
- LONSDALE P. 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-sea Research*, 24 : 857-863.
- LUTZ R.A. & HESSLER R.R. 1983. Life without sunlight. Biological communities of deep-sea hydrothermal vents. *The Science Teacher*, 50(3) : 22-29.
- NEWELL R.C. 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae*, and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 143 : 25-45.
- POWELL M.A. & SOMERO G.N. 1983. Blood components prevent sulfide poisoning of respiration of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219 : 297-299.
- PRIEUR D. 1987. Preliminary study of heterotrophic bacterial communities in waters and invertebrates from deep sea hydrothermal vents. *Proc. 21st European Marine Biology Symposium Gdansk*. sous presse.
- RAU G.H. 1981a. Low ¹⁵N/¹⁴N in the hydrothermal vent animals : ecological implications. *Nature*, 289 : 484-485.
- RAU G.H. 1981b. Hydrothermal vent clam and tube worm ¹³C/¹²C : further evidence of non photosynthetic food sources. *Science*, 213 : 338-340.
- RAU G.H. 1985. ¹³C/¹²C and ¹⁵N/¹⁴N in the hydrothermal vent organisms : ecological and biogeochemical implications. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 243-247.
- RAU G.H. & HEDGES J.I. 1979. Carbon-13 depletion in a hydrothermal vent mussel : suggestion of chemosynthetic food source. *Science*, 203 : 648-649.
- ROESIJADI G. & CRECELIUS E.A. 1984. Elemental composition of the hydrothermal vent clam *Calyptogena magnifica* from the East Pacific Rise. *Mar. Biol.*, 83 : 155-161.
- RONA P.A., KLINKHAMMER G., NELSEN T.A., TREFRY J.H. & ELDERFIELD H. 1986. Black smo-

- kers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic ridge. *Nature*, 321 : 33-37.
- RUBY E.G., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1981. Chemolithotrophic sulfur-oxidizing bacteria from the Galapagos rift hydrothermal vents. *Appl. Environ. Microbiol.*, 42(2) : 317-324.
- RUBY E.G. & JANNASCH H.W. 1982. Physiological characteristics of *Thiomicrospira* sp. strain L-12 isolated from deep-sea hydrothermal vents. *J. Bact.*, 149(1) : 161-165.
- SANDERS H.L. & HESSLER R.R. 1969. Ecology of the deep sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SCHMALJOHANN R. & FLUGEL H.J. 1987. Methane-oxidizing bacteria in Pogonophora. *Sarsia*, 72 : 91-98.
- TERWILLIGER R.C., TERWILLIGER N.B. & SCHABTACH E. 1980. The structure of hemoglobin from an unusual deep-sea worm (Vestimentifera). *Comp. Biochem. Physiol.*, 65B : 531-535.
- TRENT J.D., CHASTAIN R.A. & YAYANOS A.A. 1984. Possible artefactual basis for apparent bacterial growth at 250°C. *Nature*, 307 : 737-740.
- TUNNICLIFFE V., JUNIPER S.K. & De BURGH M.E. 1985. The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 453-464.
- TUTTLE J.H., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1983. Microbial activities in the emitted hydrothermal waters of the Galapagos Rift vents. *Mar. Biol.*, 73 : 293-299.
- VOVELLE J. & GAILL F. 1986. Données morphologiques, histochimiques et microanalytiques sur l'élaboration du tube organominéral d'*Alvinella pompejana*, Polychète des sources hydrothermales, et leurs implications phylogénétiques. *Zoologica Scripta*, 15(1) : 33-43.
- WATSON S.N. & MANDEL M. 1971. Comparison of the morphology and deoxyribonucleic acid composition of 27 strains of nitrifying bacteria. *J. Bact.*, 107 : 563-569.
- WEINER R.M., DEVINE R.A., POWELL D.M., DAGASAN L. & MOORE R.L. 1985. *Hyphomonas oceanitis* sp. nov., *Hyphomonas hirschiensis* sp. nov., and *Hyphomonas jannaschiana* sp. nov. *Intern. J. Syst. Bact.*, 35 : 237-243.
- WHITE R.H. 1984. Hydrolytic stability of biomolecules at high temperatures and its implication for life at 250°C. *Nature*, 310 : 430-432.
- WILLIAMS P.M., SMITH K.L., DRUFFEL E.M. & LINICK T.W. 1981. Dietary carbon sources of mussels and tubeworms from Galapagos hydrothermal vents determined from tissue ¹⁴C activity. *Nature*, 292 : 448-449.
- WIRSEN C.O., TUTTLE J.H. & JANNASCH H.W. 1986. Activities of sulfur-oxidizing bacteria at the 21°N East Pacific Rise vent site. *Mar. Biol.*, 92 : 449-456.
- WITTENBERG J.B., MORRIS R.J., GIBSON Q.H. & JONES M.L. 1981. Oxygen binding by hemoglobin of the Galapagos rift vent worm *Riftia pachyptila* Jones (Pogonophora : Vestimentifera). *Bioch. Biophys. Acta*, 670 : 255-259.
- YANAGAWA H., & KOJIMA K., 1985. Thermophilic microspheres of peptide-like polymers and silicate formed at 250°C. *J. Biochem.*, 97 : 1521-1524.
- JONES M.L. 1981. *Riftia pachyptila* new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift hydrothermal vents (Pogonophora). *Proc Biol Soc Lond* 97 (4) : 1292-1313.
- JONES W.J., LEIGH J.A., MAYER F., WOESSE C.R. & WOLFE R.S. 1983. *Methanococcus jannaschii* sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from submarine hydrothermal vent. *Arch. Microbiol.*, 136 : 254-261.
- KARL D.M. 1985. Effects of temperature on the growth and viability of hydrothermal vent microbial communities. *Biol Soc Wash Bull* 6 : 342-352.
- KARL D.M. 1987. Bacterial production at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps: evidence for chemosynthetic primary production. In « Ecology of microbial communities », M. Fischer, T.R. Gary and J.G. Jones eds., Proceedings of the fourth international symposium of the Society for General Microbiology, 1987, Cambridge University Press.
- KARL D.M., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science* 207 : 1345-1347.
- KARL D.M., BURNS D.J., ORRETT K. & JANNASCH H.W. 1984. Thermophilic microbial activity in samples from deep-sea hydrothermal vents. *Mar Biol* 81 : 223-231.
- KENK V.C. & WILSON B.R. 1985. A new mussel (Bivalvia: Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26(1-2) : 251-271.
- LANE D.J., STAHL D.A., OLSEN G.L. & PLACE N.R. 1985. Analysis of hydrothermal vent-associated sym-