

Annexe C

Écosystèmes à base chimiosynthétique

par Aline Fiala-Médioni

C.0 GÉNÉRALITÉS

En 1977, à 2 600 m de profondeur sur la ride des Galápagos, dans une zone oligotrophe, des communautés animales exubérantes ont été pour la première fois observées, associées à des sources hydrothermales rejetant des fluides dont la température atteignait parfois 450 °C. Cette découverte a rapidement débouché sur le concept nouveau **d'écosystèmes à base chimiosynthétique**, et a fait apparaître un nouveau schéma de chaîne trophique, différent de celui, largement dominant, issu de la photosynthèse.

L'exploration systématique des zones bathyales et abyssales a permis de montrer que ces écosystèmes à base chimiosynthétique pouvaient se développer dans des zones géologiques très variées. Le seul point commun des différents environnements est la présence de composés réduits, majoritairement l'hydrogène sulfuré (H_2S), le méthane (CH_4) et des hydrocarbures, pouvant servir de source d'énergie pour une production primaire bactérienne (Fig. C.1). Des études récentes ont identifié la quantité de fluide émise (donc d'énergie potentielle) comme un paramètre fondamental dans l'extension et la structuration de ces peuplements.

En quelques années, l'étude de ces écosystèmes a remis en cause nos connaissances dans de nombreux domaines fondamentaux : histoire biologique des océans, adaptations aux milieux extrêmes et limites de la vie, mécanismes de production de matière organique et flux de matière dans l'océan profond. Elle a ouvert des perspectives nouvelles dans de nombreux domaines : écologie, physiologie, microbiologies fondamentale et appliquée. Le potentiel d'exploitation de ces zones est actuellement en évaluation et les biotechnologies en plein développement.

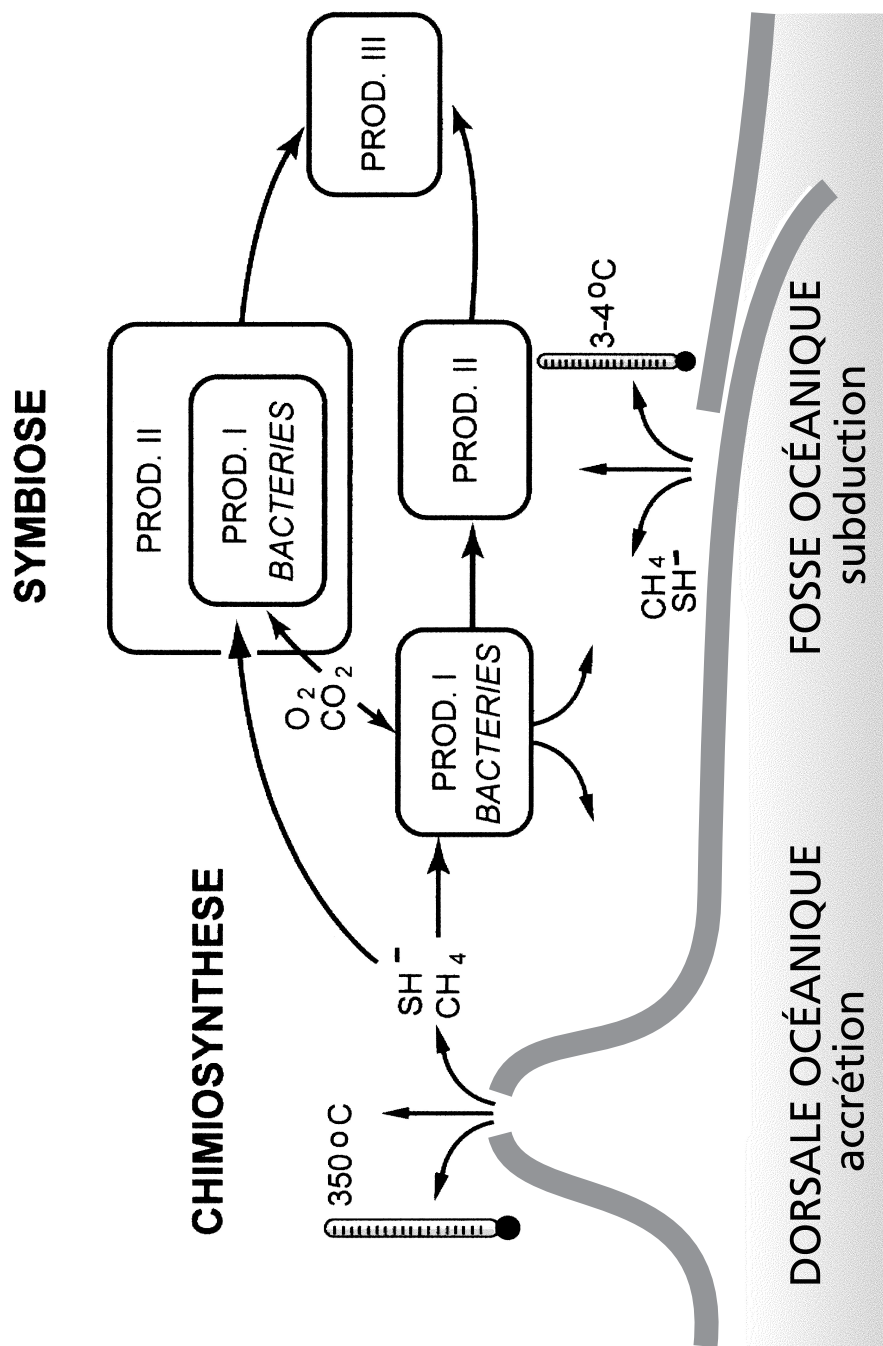


Figure C.1 Écosystème à base chimiosynthétique. Schéma simplifié des sites de production et des chaînes alimentaires.

C.1 DIFFÉRENTS TYPES DE BIOTOPES ET DE PEUPELEMENTS

Des peuplements de physionomies différentes ont été découverts essentiellement dans deux types de biotopes, associés l'un à des émissions de fluides chauds (**hydrothermalisme**) ; l'autre à des rejets de fluides froids (**suintements froids**). D'autres environnements présentant un contexte de « *sulfuretum* » ont été également décrits, peuplés d'associations diverses mais moins spectaculaires : sédiments réduits dans les zones d'herbiers littoraux et de mangroves, squelettes de baleines, bois coulés, etc.

Déjà remarquables par la taille importante de leurs espèces sessiles, les communautés exubérantes des sources hydrothermales et de certains suintements froids sont probablement les populations les plus denses jamais rencontrés à la surface de la terre (biomasse entre 10 et 100 kg/m²). Le plus grand champ de Clams observé (fosses du Pérou) a une surface de 1 000 m² et contient des colonies comprenant jusqu'à 1 000 individus par m².

Malgré une faible diversité, la faune de ces environnements comprend un très grand nombre d'espèces nouvelles parmi les 443 recensées actuellement, dont beaucoup sont endémiques. Plusieurs taxa ont un caractère primitif, indiquant que la divergence évolutive de la plupart de ces espèces s'est produite au cours du Mésozoïque.

Les peuplements hydrothermaux ont généralement une répartition spatiale limitée, s'étendant rarement sur plus de quelques dizaines de mètres carrés autour de la même source. Par contre, plusieurs cheminées ou émissions peuvent être associées dans un même champ hydrothermal. En revanche, les peuplements de suintement froids peuvent s'étendre sur de vastes champs sédimentaires dans les zones abyssales.

Une autre différence est peut-être liée à l'instabilité temporelle des peuplements hydrothermaux. Les émissions hydrothermales ne resteraient actives que pendant 20 à 100 ans ; par ailleurs, du fait des mouvements d'accrétion et des événements tectoniques (qui modifient les trajets des fluides), les conditions du milieu peuvent varier de manière drastique sur des périodes allant de la seconde au mois. Les peuplements de suintement froids seraient, eux, beaucoup plus stables et évolueraient plus lentement dans le temps.

C.1.1 Sites et peuplements hydrothermaux

Depuis la découverte des peuplements des Galápagos, de nombreuses explorations en submersibles ont démontré la colonisation systématique, par des communautés chimiosynthétiques, des dorsales océaniques entre 800 et 3 000 m, qu'elles soient en expansion rapide (dorsales Pacifique, Juan da Fuca, Explorer, Gorda) ou lente (Dorsale Atlantique). D'autres contextes hydrothermaux (bassins arrière-arcs : Lau, Fidji, Manus, Mariannes ; *seamounts* : Loihi ; bassins sédimentaires : Guaymas) présentent des faunes comparables à celles des dorsales. Les organismes observés sur le site des Galápagos sont caractéristiques, en fait, de tous les peuplements de la

dorsale Pacifique et des dorsales de Juan da Fuca, Explorer et Gorda. Le peuplement « type » de ces zones est le suivant :

– Des **Bactéries chimio-autotrophes**, qui occupent la base de toute la chaîne alimentaire et vivent soit libres, soit en matras sur les substrats durs (Bactéries filamenteuses), soit encore en symbiose avec des Invertébrés. Bien que les métabolismes soient très variés, la plupart des Bactéries qui ont été isolées sur ces sites sont capables d'oxyder les produits soufrés (thiosulfate, sulfures, soufre libre), et appartiennent au genre *Thiomicrospora*. Dans les fluides de température inférieure à 113 °C (à ce jour, température optimale de survie de la souche bactérienne la plus thermophile), des concentrations importantes d'Archae hyperthermophiles ont été isolées (jusqu'à 1 011 Bactéries par ml de fluide) ; elles représentent la cible majeure des recherches biotechnologiques actuelles, qui sont orientées vers la recherche d'enzymes thermostables, de nouveaux polysaccharides ou de molécules pharmacologiquement actives.

– Un **Vestimentifère** : *Riftia pachyptila*, ver géant vivant dans un tube pouvant atteindre 1 m de haut et 3 cm de diamètre, d'où émerge un panache branchial très vascularisé.

– Des **Mollusques Bivalves** : *Calyptogena magnifica*, la plus grande espèce connue de Bivalve avec ses 34 cm de long, et *Bathymodiolus thermophilus*, Modiole de 18 cm de long, peuvent être très abondants.

– Un **Mollusque Gastéropode** : *Neomphalus fretterae*, véritable fossile vivant.

– Un **Polychète** : *Alvinella pompejana*, ver annelé vivant dans des tubes souples et formant des « boules de neige » autour des fumeurs blancs. Espèce de la macrofaune la plus thermophile, il vit probablement à une température moyenne de 40 °C, tout en supportant ponctuellement (bien à l'abri de son tube) des températures de 60 à 70 °C.

– Des **Crustacés**. Les Galathées constituent le premier repère d'un tel site. *Munidopsis subsquamosa* est une espèce ubiquiste de grands fonds, attirée par l'abondante nourriture présente sur des sites hydrothermaux. Les Crabes *Bythogrea thermidron* et *Cyanogrea praedator* sont, par contre, endémiques de ces environnements.

– Des **Poissons**, représentés essentiellement par deux familles : les Bythitidae, endémiques de ces sites, et les Zoarcidae, qui viennent s'y nourrir.

Les peuplements des bassins d'arrière-arc (Lau, Fidji, Mariannes, Manus), dans le Pacifique sud-ouest, sont caractérisés par une nouvelle famille : les Provannidae (grands Gastéropodes) accompagnés de nouvelles espèces de bivalves Mytilidae, de Vestimentifères (*Lamellibrachia*, *Ridgea*), de Cirripèdes Pédonculés, de Crabes Macrouridae et de Crevettes Bresiliidae. Des Polychètes Alvinellidae se retrouvent associés aux basaltes ou fixés sur les coquilles de Gastéropodes.

Les peuplements de la dorsale Atlantique sont dominés par les Modioles du genre *Bathymodiolus* et les Crevettes Brésiliidae.

C.1.2 Sites et peuplements des suintements froids

Des peuplements de composition faunistique voisine, comparables par leur répartition en îlots, ont été signalés aussi dans des contextes tectoniques différents, mais dans un biotope toujours constitué d'une interface entre un pôle chargé en minéraux réduits (sulfures, hydrocarbures, sources d'énergie) et un pôle bien oxygéné. C'est au niveau de cette interface oxiq-anoxiq, qui apporte les conditions favorables

aux réactions chimiques d'oxydation et permet la croissance bactérienne par chimio-autotrophie, que se développent des populations exubérantes.

Dans les zones de suintements froids, des fluides pauvres en oxygène mais généralement riches en méthane diffusent dans les sédiments le long des marges continentales. Le flux a une vitesse variable mais, le plus généralement, faible (de quelques mètres par an à quelque centimètre par seconde). L'écart de température dans les différents sites est inférieur à 2 °C dans les zones profondes, à 7 ou 8 °C dans les sites de la pente de Louisiane (800-1 000 m). Ces environnements sont, de façon prédominante, sédimentaires et plutôt réduits ; mais des surfaces dures peuvent être présentes sous forme de concrétions de carbonates formées par l'oxydation du méthane, d'éboulis le long de pentes (cas des fosses du Pérou), de coquilles de Clams, ou d'hydrates de méthane. On trouve des peuplements denses au niveau des marges actives des zones de subduction (fosses du Japon, du Pérou, du Mexique, de la Barbade, jusqu'à 6 000 m, limite d'intervention des submersibles), au niveau des prismes d'accrétion (au large de l'Oregon ou de la Barbade) ou des volcans de boue Méditerranéens (au sud de la Crête et de la Turquie, dans le delta profond du Nil). Ils caractérisent également certaines marges passives telles que les zones de fluides hypersalés de l'escarpement de Floride, à 3 260 m, ou les suintements d'hydrocarbures du Golfe de Mexico, à 800 m, ou la marge du Congo/Angola.

Le méthane est un gaz produit fréquemment de manière thermogénique dans les sédiments, mais il peut également être généré par des processus microbiens (Bactéries de type méthanogénique). Les fluides peuvent être enrichis en sulfures dans la partie superficielle des sédiments par la sulfato-réduction microbienne couplée à l'oxydation du méthane. Récemment, un consortium bactérien (constitué d'Archae associées à des sulfato-réducteurs), capable de produire l'hydrogène sulfuré indispensable aux organismes hébergeant des Bactéries sulfo-oxydantes, a été mis en évidence dans la partie superficielle des sédiments.

Ces assemblages présentent une similarité avec ceux des zones hydrothermales : les Mollusques Bivalves (Mytilidae, Vesicomidae et Solemyidae), les Vestimentifères Lamellibrachiidae, et les Polychètes Polynoidae commensaux des Modioles (Mytilidae) sont abondants dans les deux types d'environnements. Au niveau des genres, les bivalves *Bathymodiolus* et *Calypptogena*, les Vestimentifères *Lamellibrachia* sont très répandus. Plus récemment, des peuplements à Mollusques Lucinidae, Vesicomidae, Mytilidae et à Vestimentifères (*Lamellibrachia*) ont été observés associés à des volcans de boue ou à des lacs de méthane en Méditerranée orientale.

Bien que les populations diffèrent dans le détail d'un site à un autre, on peut remarquer la présence dans des sites très éloignés d'éléments comparables. Tous les peuplements sont caractérisés par une faible diversité et un fort endémisme.

Les processus biologiques sont identiques pour les espèces de sources hydrothermales ou de suintements froids. Ils sont liés, d'une part, à la présence d'une énergie chimique utilisable par les Bactéries chimiosynthétiques, qui se trouvent à la base de toutes les chaînes alimentaires de ces zones ; d'autre part, à la très grande richesse

des eaux en éléments chimiques parfois très toxiques, nécessitant des adaptations physiologiques particulières.

C.1.3 Origine de la faune des communautés à base chimiosynthétique

Les premières études génétiques, incluant des taxons des sources hydrothermales et des sources de fluides froids, tendent à montrer que les espèces hydrothermales dériveraient d'espèces de marges continentales (environnements à fluides froids). Des études du polymorphisme enzymatique et du polymorphisme de restriction de l'ADN mitochondrial permettent d'avancer l'hypothèse d'une colonisation des dorsales Atlantiques et Est-Pacifiques par les *Modiololes* à partir des zones de suintement froids du Golfe du Mexique ; une même hypothèse a été émise pour les *Vestimentifères*.

Les associations symbiotiques Bivalves-Bactéries thiotrophiques, dont l'émergence a été indispensable à la colonisation de ces zones, seraient un phénomène très ancien (probablement antérieur à – 250 millions d'années), qui a été déterminant dans l'évolution et la répartition de toutes les lignées de Bivalves.

C.2 FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES À BASE CHIMIOSYNTHÉTIQUE

Le fonctionnement des écosystèmes à base chimiosynthétique est conditionné, comme celui de tous les peuplements profonds, par les contraintes liées à l'absence de lumière, aux pressions élevées, et à la pauvreté en apports organiques d'origine photosynthétique. La particularité de ces biotopes est la présence de concentrations élevées en composés réduits (sulfures, thiosulfate, méthane, hydrogène sulfuré), sources d'une énergie chimique importante pour les Bactéries et sans cesse renouvelée, ainsi qu'en éléments très toxiques tels sulfures, CO₂, métaux lourds, hydrocarbures.

Les animaux se répartissent à l'interface fluide-eau de mer selon leurs besoins nutritionnels et leur capacité à résister à la toxicité d'un milieu parfois « chaud », pauvre en oxygène et riche en hydrogène sulfuré. Particulièrement dans les écosystèmes hydrothermaux, ces habitats sont caractérisés par une extrême variabilité des conditions physico-chimiques (température, pH, oxygène, sulfures, CO₂), même sur de très courtes distances ou périodes de temps.

C.2.1 Réseaux trophiques

Bien que les métabolismes soient très variés (même diversité physiologique que dans les habitats terrestres), la richesse exceptionnelle des peuplements de ces zones s'explique par la présence, à la base de la chaîne alimentaire, de producteurs primaires bactériens. Les Bactéries de type chimiosynthétique ont un schéma métabolique comparable à celui des végétaux ou des Algues mais qui substitue l'énergie chimique à l'énergie lumineuse.

Ces Bactéries tirent leur énergie de l'oxydation de composés sulfurés réduits tels que l'hydrogène sulfuré (H₂S) ou le méthane (CH₄), et utilisent cette énergie produite sous forme d'adénosine triphosphate (ATP) ou de NADPH pour la chimiosynthèse – incorporation du carbone du CO₂ et de l'azote sous ses différentes formes (azote moléculaire, nitrates ou ammoniac) dans des molécules organiques (hydrates de carbones, acides aminés) selon la réaction globale :



De formes très variées (coques, bâtonnets, ou filamenteuses proches des genres *Beggiatoa* et *Thiothrix*), les Bactéries chimiosynthétiques se développent à des températures comprises entre quelques degrés et 113 °C (hyperthermophiles). Elles peuvent être libres dans les fluides, ou associées à des particules dans l'eau, ou former d'épais tapis à la surface des rochers ou du sédiment, ou encore associées symbiotiquement à des Invertébrés.

Si le métabolisme sulfo-oxydant est le plus répandu, les oxydations anaérobies et aérobies du méthane sont aussi très importantes dans les processus chimiosynthétiques des zones de suintements froids riches en méthane. Cependant le méthane est également une source de carbone, et dans le cas où le carbone proviendrait de la réduction de matière organique, il peut s'agir alors simplement d'un recyclage du carbone fixé lors d'une photosynthèse ancienne.

Un peuplement important d'Archae ultrathermophiles, dont les températures optimales de croissance sont supérieures à 80 °C (jusqu'à 113 °C) a été mis en évidence dans la partie chaude de la zone de mélange du fluide avec l'eau environnante.

Les consommateurs primaires occupent la zone d'interface fluide-eau de mer ou fluide-sédiment, et y forment des peuplements denses et productifs où les biomasses atteignent plusieurs kilos de matière fraîche par m².

La production secondaire est le fait des Mollusques Gastéropodes broutant les mattes bactériennes et constituant, avec certaines Annélides et les Crevettes (sites de l'Atlantique), un compartiment brouteur. Un compartiment filtreur est représenté par des Annélides et des Crustacés Cirripèdes (bassin Pacifique est), qui récupèrent les particules organiques plus ou moins colonisées par des Bactéries.

Mais le fait le plus remarquable est la présence de Bactéries (Eubactéries du groupe des « Bactéries photosynthétiques rouges ») installées à l'intérieur des tissus des principales espèces de la macrofaune, et qui assurent l'apport d'énergie nécessaire à leur développement et à leur maintien (Fig. C.2). L'importance des modifications structurales et biochimiques liées à la présence de ces Bactéries démontre une relation hôte-Bactéries de type symbiotique. Ces associations représentent des modèles écologiques comparables aux symbioses Chlorelles-Madréporaires des zones tropicales. Les estimations montrent qu'entre 75 % et plus de 90 % de la biomasse totale est composée de taxons associés à des bactéries chimio-autotrophes formant un complexe symbiotique, dans lequel les symbiotes sont parfaitement intégrés à l'hôte et indispensables à sa survie.

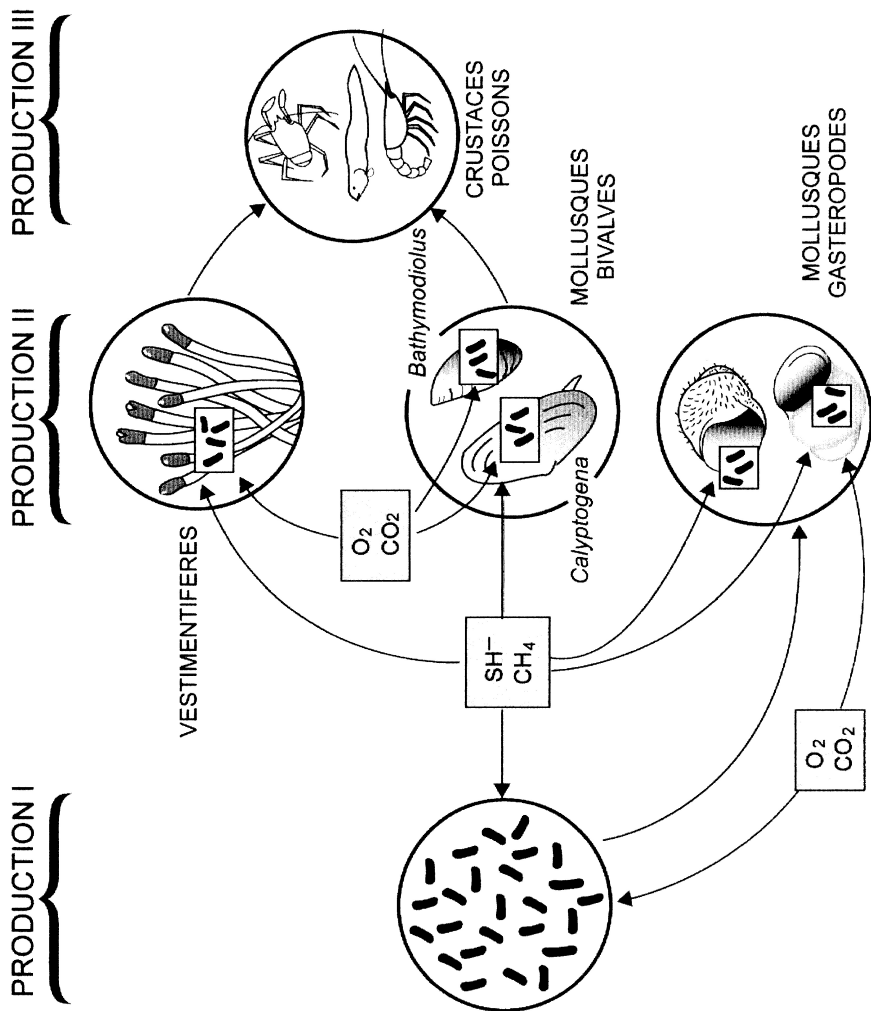


Figure C.2 Détail de la chaîne alimentaire symbiotique. Le compartiment de production primaire (symbiotes) est à l'intérieur du compartiment de production secondaire (hôtes), formant une chaîne raccourcie.

Les preuves de ces associations sont d'abord été attestées par les mesures isotopiques (^{13}C , ^{15}N), indiquant une origine de la matière organique non photosynthétique (de -27 à -72%) mais d'un fractionnement de type majoritairement chimiosynthétique. Les dosages enzymatiques ont montré la présence d'enzymes tout à fait spécifiques aux organismes autotrophes, telles que la RuBPCase (ou RUBISCO) permettant la fixation du CO_2 dans le cycle de Calvin-Benson, ou la nitrate réductase permettant la réduction des nitrates.

La visualisation de ces associations a ensuite été obtenue en microscopie électronique. Actuellement les méthodes moléculaires basées sur l'ARN ribosomal 16S permettent d'identifier les symbiotes et de caractériser leurs relations phylogénétiques. Chez *Calyptogena*, la comparaison des arbres phylogénétiques des hôtes et de leurs symbiotes met en évidence un phénomène remarquable de co-évolution.

Une partie de la production secondaire est transférée dans un compartiment tertiaire représenté par les prédateurs (Fig. C.2). Les Vestimentifères supportent une très forte prédation par les Crabes, les Poissons et les Polychètes Polynoides ; les jeunes Moules sont utilisées préférentiellement par les crabes. Des transports non négligeables de production secondaire hydrothermale peuvent être effectués hors du système par des prédateurs n'appartenant pas à la faune hydrothermale, tels les Céphalopodes, Crabes, Poissons Macrouridae, qui fréquentent les événements pour de courtes périodes. Des nécrophages participent à la récupération.

Dans les milieux hydrothermaux, la nature du substrat, la composition et les fluctuations des émissions hydrothermales déterminent une multitude de micro-habitats qui ont une action discriminante sur la colonisation des organismes. L'âge, la minéralogie et la porosité du substrat d'un fumeur jouent un rôle prépondérant dans la répartition des espèces. D'autre part, la dynamique du milieu hydrothermal constitue un important facteur dans la structuration des communautés animales. Les émissions hydrothermales plus ou moins diluées et présentant des caractéristiques physico-chimiques différentes évoluent au cours du temps. Cette évolution est rapide et de courte durée, et dépend du colmatage des conduits par les précipitations minérales, de l'activité sismique, et des fluctuations intrinsèques de l'activité hydrothermale. Cette dynamique du milieu conduit à des habitats variés, abritant des associations d'espèces dominées par un ou deux consommateurs primaires qui ont leur propre réseau trophique.

C.2.2 Reproduction, dispersion

Peu de données sont disponibles sur les cycles de reproduction des espèces hydrothermales, dans la mesure où aucun échantillonnage régulier n'a pu être effectué sur un même site. Des observations réalisées sur *Bathymodiola azoricus*, la Moule des sites de la dorsale Atlantique de la zone des Açores, indiquent que cette espèce ne se reproduit pas toute l'année (comme supposé pour les espèces profondes) mais semble avoir une période de reproduction bien définie, probablement de février à avril.

D'après les premières observations, tous les types de développement sont présents : développement direct, avec larves lécitotrophiques à dispersion courte ; développement indirect, avec larves planctotrophiques à développement lent. Ces

données indiquent que les espèces des sites n'ont pas obligatoirement le comportement opportuniste que l'on pourrait attendre dans un environnement éphémère et dispersé.

Les mécanismes de dispersion restent à déterminer : au transport des larves par les courants (processus majeur de dispersion dans l'océan), il faut ajouter les possibilités de transport par le panache hydrothermal ou par les organismes vagiles (des larves de Moules ont été observées dans les cavités branchiales de crabes).

C.2.3 Biomasse et croissance

Très peu d'estimations de biomasse et de production sont disponibles pour ces environnements. Les Bactéries libres auraient des concentrations de 10^5 à 10^6 cellules par millilitre d'eau de mer. La mesure de la production primaire reste difficile : la diversité bactérienne est très grande et de nombreuses souches sont hétérotrophes. Pour les assemblages de la macrofaune, les estimations de biomasse sont très variables : de 2 à 15 kg/m² en poids frais pour les consommateurs primaires ; de 0,03 à 0,5 pour les détritivores et les carnivores (sources hydrothermales de la dorsale Pacifique Est). Dans les suintements froids, où la grande majorité de la biomasse est composée de bivalves symbiotiques, les estimations vont de 2 à 20 kg/m². Ces valeurs sont quatre fois supérieures à celles des environnements profonds classiques.

Les estimations d'âge effectuées sur *Calyptogena magnifica*, présentant des coquilles ayant jusqu'à 34 cm de long, indiquent une longévité de 20 à 40 ans. Sur le site du Golfe de Mexico, la longévité des *Lamellibrachia* est estimée à 200 ans.

Les taux de croissance sont élevés, bien que variables en fonction des sites : les Moules peuvent grandir de 1 cm par an, et les Vestimentifères établissent un record avec jusqu'à 1 m par an.

C.3 ADAPTATIONS SPÉCIFIQUES

C.3.1 Acquisition de l'énergie

Le ver Vestimentifère *Riftia pachyptila* est l'espèce la plus spectaculaire des sites de la dorsale Pacifique. Cette espèce ne possède ni bouche ni tube digestif, et les éléments nutritifs sont prélevés par les filaments branchiaux très vascularisés qui forment une vaste surface d'échanges. Une forte concentration d'un complexe d'hémoglobines dans les vaisseaux sanguins de chaque filament branchial lui donne sa couleur rouge caractéristique.

Le sang peut transporter l'oxygène, les sulfures et le CO₂ aux Bactéries localisées dans un organe spécial remplissant la plus grande partie du tronc de l'animal : le **trophosome** (contenant jusqu'à $3,7 \cdot 10^9$ Bactéries par gramme de poids frais), très richement vascularisé lui aussi. Le complexe d'hémoglobines dissous dans le sang fixe l'oxygène et les sulfures sur des sites moléculaires différents, évitant ainsi

l'oxydation spontanée de ces derniers, tout en les transportant sous une forme prévenant l'empoisonnement de la cytochrome C-oxydase.

Dans les symbiotes, les sulfures sont oxydés grâce aux enzymes du métabolisme du soufre, spécifiques aux Bactéries (comme l'adenylsulphate-réductase ou APS-réductase, et la sulfate adényl-transférase) ou communes aux tissus de l'hôte et à ses symbiotes (comme l'Adenosine Triphosphate sulfurilase ou ATP sulfurilase, et la sulfure-oxydase). L'énergie libérée par l'oxydation des sulfures est utilisée par les symbiotes pour incorporer le CO₂ dans le cycle de Calvin-Benson grâce à des enzymes telles la RuBPCase (Ribulose-biphosphate- carboxylase) et la Phosphoribulokinase. Une activité malate-déhydrogénase importante semble confirmer les indications isotopiques (¹³C) indiquant que le métabolisme de fixation du carbone serait proche de celui des plantes dites « en C4 » (avec passage malate-oxaloacétate ou malate-pyruvate, selon le coenzyme NADP + ou NAD(P)H+, respectivement) (Fig. C.3).

Le CO₂ est incorporé au niveau de la branchie sous forme de malate à un taux estimé à 16 μmoles par heure et par gramme de poids frais. Il passe alors dans le sang, qui le transporte jusqu'au trophosome. Les analyses sur la distribution des isotopes stables du carbone dans les tissus indiquent un transfert du carbone fixé par voie bactérienne, jusqu'aux cellules de l'hôte.

Toutes les espèces de Mollusques bivalves présentent une branchie très développée et richement vascularisée, constituant l'organe majeur dans le processus de nutrition. Le développement de cette branchie est associé à une simplification (cas des Mytilidae) ou à une réduction importante (cas des Vesicomidae) des structures liées à la nutrition particulière. Le tube digestif reste, cependant, potentiellement fonctionnel chez la plupart des espèces, en particulier chez la Moule.

Un métabolisme de type autotrophe a également été démontré par la mise en évidence d'enzymes du cycle de Calvin-Benson (notamment la RuBPCase) en liaison avec des populations denses de Bactéries endocellulaires de type gram négatif, colonisant la presque totalité des cellules branchiales. Ces Bactéries, appartenant à des Protéobactéries de type gamma, ont de 0.3 à 5 μm de diamètre, et sont regroupées à l'intérieur de vacuoles. Bien intégrées dans les tissus branchiaux elles s'y reproduisent normalement.

Chez la Moule, les bactériocytes sont baignés par le flux d'eau inhalant créé par les battements ciliaires, et sont d'autre part en contact étroit, par leur base, avec les sinus sanguins du filament branchial. Ainsi, l'épithélium branchial a un accès aussi bien au milieu interne qu'au milieu externe. Les sulfures, le gaz carbonique et l'oxygène pénètrent au niveau de la branchie (Fig. 3). Chez ces espèces n'ayant ni hémoglobine, ni protéine de transport, un acide aminé soufré (la thiotaurine) assurerait le transport des sulfures sans toxicité pour l'hôte.

Chez les *Calyptogena*, les sulfures sont absorbés par le pied et amenés aux symbiotes par le courant sanguin, qui contient un facteur coaptant et de la thiotaurine, alors que le gaz carbonique et l'oxygène sont distribués directement à la branchie par le courant d'eau respiratoire.

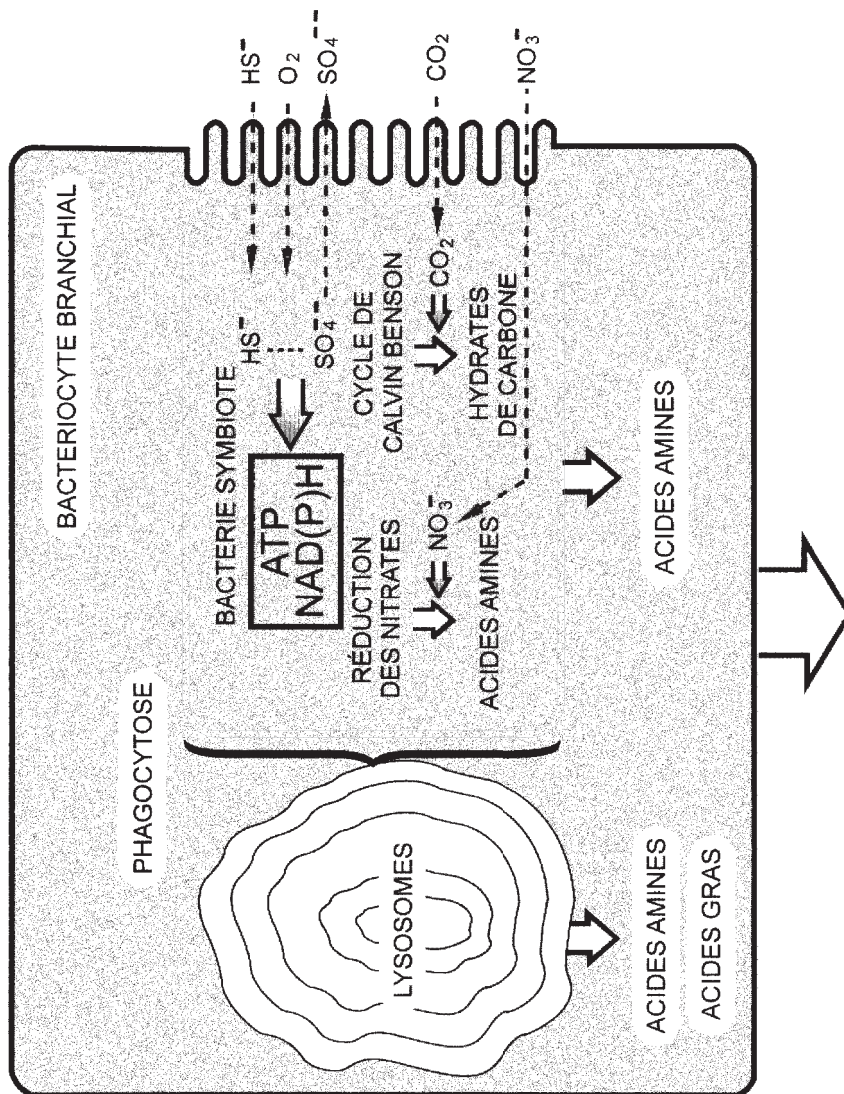


Figure C.3 Métabolisme sulfo-oxydant des symbiotes et voies de transfert des molécules à l'hôte.

(D'après Fiala-Médioni et al. 1990.)

Chez les Mollusques hébergeant des bactéries de type sulfo-oxydant, ce qui est le cas de tous les Vesicomylidae (*Calyptogena*, *Vesicomyla*) et de certains Mytilidae tels *Bathymodiolus thermophilus* (dorsale Est Pacifique), *B. brevior* ou *B. elongatus* (Bassins arrière-arcs de Lau et des Fidji), des activités enzymatiques liées à l'oxydation des sulfures (APS-réductase et l'ATP-sulfurilase) et des sulfates (sulphate-oxydase) ont été mis en évidence. Par ailleurs, des expériences ont montré que la fixation du CO₂ était stimulée par la présence de composés sulfurés réduits.

Chez les Moules hébergeant des Bactéries méthylo ou méthanotrophes, telles *B. heckeri* (suintements froids de l'escarpement de Floride) et *B. chiliastique* (Golfe du Mexique au large de la Louisiane), une activité méthanol-déhydrogénase a été mise en évidence. La RuBPCase ne s'exprime pas mais, par contre, on note une grande activité de l'hexulosephosphate-synthétase dans la branchie, indiquant que les symbiotes utilisent la voie ribulose-monophosphate pour l'assimilation du carbone – ce qui est typique des Bactéries méthanotrophes de type I. Les Moules des environnements hydrothermaux, telles *B. puteoserpentis* et *B. azoricus* (dorsale Atlantique), possèdent les deux types de symbiotes, ce qui leur permet de coloniser aussi bien les milieux riches en sulfures que ceux où le méthane est abondant. Cette aptitude se traduit par une flexibilité écologique plus grande, et sans doute une meilleure compétitivité. Les preuves du métabolisme méthanotrophe chez ces Moules incluent :

- la présence de Bactéries méthanotrophes plus grosses (3 à 5,5 µm) et caractérisées par des membranes intracytoplasmiques ;
- la déplétion importante dans les tissus des Moules du rapport isotopique du carbone (jusqu'à - 74,3), valeurs caractérisant le méthane et les autres hydrocarbures légers ;
- enfin, la démonstration expérimentale de la consommation de méthane.

Localisés dans les bassins arrière-arcs et les sources hydrothermales de l'Océan Indien, les gastéropodes Provannidae survivent également grâce à des Bactéries symbiotiques. Si le type sulfo-oxydant est largement majoritaire dans les tissus, les méthodes moléculaires ont détecté des symbiotes de type méthanotrophes, mais beaucoup moins abondants. Des symbioses extra-cellulaires sont aussi présentes chez les Polychètes Alveinidae et les Crevettes Bresiliidae. Leur rôle n'est pas totalement éclairci (nutritionnel et/ou protecteur dans la détoxification des sulfures ?).

Si les communautés des zones hydrothermales et des suintements froids représentent des exemples spectaculaires du rôle possible des composés inorganiques réduits dans la nutrition des Bactéries et des Invertébrés marins, les conditions nécessaires pour supporter la chimiosynthèse, et donc des symbioses similaires, ne sont pas limitées à ces écosystèmes profonds. De telles symbioses sont en effet très largement répandues chez des Mollusques littoraux de sédiments réduits riches en matière organique (Solemyidae, Lucinidae, Thyasiridae, Mactridae...). Chez ces espèces, les expériences de marquage isotopique ont montré que 70 à 98 % de leur carbone seraient d'origine symbiotique.

C.3.2 Résistance à la toxicité

Compte tenu, d'une part, de la spécificité de leur environnement exceptionnellement riche en composés métalliques, d'autre part, de leur taille et leurs biomasses, les Mollusques profonds représentent un matériel de choix pour l'étude des processus de bioaccumulation et détoxification, ainsi que de l'impact de ces processus sur les cycles de matière dans ces zones. Mais s'il existe de nombreuses données sur la bioaccumulation de métaux par des Mollusques littoraux (particulièrement dans les zones soumises à forts rejets anthropogéniques) il y a peu de résultats concernant les espèces hydrothermales.

Certains métaux (Fe, Cu, Zn, Ni, Co) sont essentiels au fonctionnement de la cellule car ils interviennent dans de nombreuses synthèses biochimiques. Ces métaux, bien qu'essentiels à l'état de traces, se sont révélés, chez de nombreuses espèces marines, toxiques à de plus fortes concentrations. Dans l'environnement hydrothermal, les sulfures polymétalliques sont essentiellement à base de Fe, Mn, Cu et Zn, avec des traces de Cd, Pb, Ag et Hg, métaux hautement toxiques. Les premières données de bioaccumulation suggèrent que des métaux, essentiels ou non, se trouvent sous des formes biologiquement disponibles pour l'ensemble des espèces des milieux hydrothermaux. Les résultats montrent également que plus le milieu est riche en éléments métalliques et plus les concentrations tissulaires sont importantes.

L'ensemble des données confirme que *les espèces hydrothermales ont développé plusieurs stratégies adaptatives pour stocker, immobiliser ou réguler les éléments métalliques apportés, sous forme particulière ou dissoute, par l'activité hydrothermale.*

Les tissus de *Calyptogena magnifica* (dorsale Est Pacifique à 21°N) ont des teneurs importantes en différents métaux, avec un facteur de concentration qui peut aller jusqu'à 10. Les recherches en microanalyse au niveau cellulaire (émission ionique) et ultrastructural (spectrométrie de rayons X) ont démontré leur grande capacité à concentrer de nombreux éléments, principalement S, Ba, Si, Mn, Al, Fe et Ni, ainsi que des métaux très toxiques comme Ti, Pb ou Sn. La comparaison des données bibliographiques sur la composition des fluides avec l'analyse de la composition des tissus permet de proposer ces organismes comme des indicateurs biologiques des phénomènes géochimiques de ces zones.

Les analyses réalisées sur *Riftia pachyptila* révèlent de fortes bioconcentrations de plusieurs métaux dans différents organes, en particulier du cuivre et du zinc, éléments dominants dans les sulfures poly-métalliques du milieu hydrothermal.

Les organismes hydrothermaux présentent les deux grandes catégories de processus de détoxification démontrés chez les organismes littoraux : (i) l'insolubilisation des métaux dans des organites cellulaires cibles (lysosomes) ou dans des sphérocristaux ; (ii) la synthèse de protéines soufrées spécifiques (métallothionéines) à très forte affinité pour certains métaux tels que Cu, Zn, Cd et Hg. Dans les suintements froids, on ne connaît pas les effets de concentrations importantes en hydrocarbures. Il a cependant été démontré que, chez les Invertébrés marins, de telles molécules pouvaient avoir des effets mutagènes et pouvaient affecter toutes les composantes physiologiques (nutrition, respiration, excrétion, reproduction).

C.4 LES SOURCES HYDROTHERMALES : BERCEAU DE LA VIE ?

Une hypothèse américaine a relancé le débat sur l'origine de la vie : elle propose que la vie ait pu naître au niveau des zones hydrothermales. À l'appui de cette hypothèse, les conditions comparables à celles de la terre primitive au moment de l'émergence de vie, mais également la présence de tous les éléments nécessaires : eau liquide, monoxyde de carbone, sulfure d'hydrogène, cobalt, nickel et ammoniac, le tout à la surface d'un catalyseur solide constitué de sulfure de fer. Les géochimistes ont montré que les synthèses organiques étaient possibles dans des environnements hydrothermaux qui existaient, il y a plus de 4 milliards d'années, avant l'émergence de la vie.

Récemment, des sites hydrothermaux hors dorsales océaniques, formés de dépôts carbonatés et avec un fluide très alcalin et relativement froid (40 à 75 °C), ont été décrits en Atlantique (Lost City). De tels sites seraient de plus compatibles avec l'hypothèse « du monde à ARN », selon laquelle les organismes à ARN auraient précédé les organismes à ADN. Cette hypothèse implique, en effet, que l'environnement primitif ait été riche en phosphates et pas trop chaud.

La question est, bien sûr, loin d'être tranchée, d'autant qu'une autre hypothèse, soutenue par les exo-biologistes, postule que les premiers stades de vie seraient apparus sur Mars. La découverte des environnements hydrothermaux aura permis de relancer l'intérêt pour des études de chimie pré-biotique initiées au début du siècle par Oparine et Miller, et abandonnées vers 1960. Des travaux expérimentaux, prenant en compte la pression, la température et la présence de sulfures (conditions prédominantes dans les sources hydrothermales) ont permis d'obtenir de nouvelles molécules constituant les « briques du vivant », et fait avancer le problème. On ne sait toujours pas, toutefois, (et sans doute pour longtemps encore) reconstituer « LUCA », l'ancêtre universel de toute cellule.

C.5 CONCLUSION

La faible diversité spécifique des peuplements à base chimiosynthétique par rapport à celle des peuplements profonds classiques, indique que peu d'espèces ont été capables de coloniser, de se maintenir et de se perpétuer dans les conditions extrêmes de ces habitats. Les densités, biomasses, et productivités élevées de ces populations suggèrent, par contre, un net avantage pour les espèces capables de s'adapter à un environnement profond très pauvre en apports nutritifs, et toxique.

D'un point de vue général, l'importance de l'hydrothermalisme océanique est aujourd'hui bien démontrée : on sait que les dorsales océaniques représentent un énorme « échangeur » de matière et d'énergie. Les eaux hydrothermales sont sans doute la principale source des métaux de l'eau de mer, et le contenu chimique de l'eau des cheminées aurait une importance déterminante dans le recyclage des éléments, et donc dans la composition chimique de l'ensemble des océans.

Fantastiques champs d'observation et d'expérimentation, ces zones présentent des témoignages d'événements passés ou présents, déterminants dans le devenir de toute notre planète. Du point de vue biologique, ces sites représentent une des découvertes majeure de ces 30 dernières années en océanographie. Ils ont aussi apporté des modèles précieux pour des études de biologie marine, de biologie fondamentale, aussi bien que pour les biotechnologies.

Les projets de mise en place d'observatoires dans des zones hydrothermales du Pacifique (dorsale Juan da Fuca) et de l'Atlantique (zone des Açores) devraient, dans l'avenir, permettre d'une part de réaliser des observations à long terme sur les sites (phénomènes physiques, géochimiques, biologiques), d'autre part de planifier une expérimentation permettant de quantifier les différents processus. Cette quantification permettra d'inclure les différentes variables, physiques, chimiques et biologiques dans des modèles mathématiques pouvant prédire l'évolution des écosystèmes en fonction des variations de l'environnement.