

La Vie dans les Abysses Océaniques

par

André PEQUEUX

Docteur en Biologie animale

Chef de travaux honoraire

Chargé de Cours adjoint honoraire à l'Université de Liège

Introduction générale – Avant-propos

Aussi incroyable que cela puisse paraître, force est de constater que nous ne possédons encore que très peu d'informations sur 99 % environ de la partie habitable de notre planète. Exprimée en volume plutôt qu'en superficie, c'est en effet la proportion qu'en représentent les mers et les océans. Et à cet égard, hormis les zones côtières et la couche des 200 premiers mètres environ, leurs profondeurs nous sont encore largement inconnues.

Pendant très longtemps, les grands fonds océaniques ont été considérés comme des déserts. Le monde des abysses, couvrant plus de 300 millions de kilomètres carrés, semblait, en effet, hostile à la mise en place du moindre écosystème. Sans photosynthèse, cette partie obscure de la biosphère apparaissait comme nécessairement peu productive et l'on a cru que la vie y était impossible, donc absente. C'est ainsi qu'en 1844, le naturaliste anglais Edward Forbes, se fondant sur les résultats de ses dragages en mer Egée, n'hésitait pas à affirmer qu'il n'y avait plus de vie dans les mers au-delà de 600 mètres. Pourtant, à cette époque déjà, de nombreuses observations allaient à l'encontre de ces affirmations. Entre autres, un corail solitaire (scléactiniaire) et des mollusques bivalves furent découverts, en 1860, fixés sur un câble télégraphique sous-marin reliant la Sardaigne à l'Algérie, remonté de 2.180 mètres de profondeur pour une réparation. Cette anecdote souligne que l'intérêt grandissant pour les grands fonds marins n'était pas purement académique. Les années 1850-1860 correspondent en effet à la période de pose des câbles télégraphiques sous-marins, ce qui nécessitait une bonne connaissance du relief des mers et des océans. L'océan, dans sa totalité, et dès lors les profondeurs marines deviennent ainsi objet d'études intensives. De manière plus générale, ces années de la seconde moitié du XIX^e siècle marquent en fait la véritable naissance de l'océanographie, les études marines

éléments nécessaires à la navigation (hydrographie, courants de surface, marées, vagues, végétaux et animaux littoraux).

Pour démontrer que les zones profondes n'étaient pas azoïques, les premières grandes expéditions océanographiques furent initiées, dès 1868, dans l'Atlantique nord-est et en Méditerranée, par l'anglais Charles Wyville Thomson. Elles se multiplieront, par la suite, dans de nombreux pays tels la France (1880 à 1884), l'Allemagne (1899), les Pays-Bas (1900), les Etats-Unis (1888), ...

Les campagnes océanographiques britanniques marquent donc les débuts de l'océanographie et, tout particulièrement les débuts de l'étude des profondeurs marines. C'est ainsi que les navires océanographiques *Lightning* et *Porcupine* descendent leurs dragues jusqu'à 4.550 mètres de profondeur et y établissent la présence d'une vie abondante et variée caractérisée par « des organismes différents de ceux des eaux de surface ». La confirmation définitive que la vie existe à toutes les profondeurs des océans sera apportée par la célèbre campagne de la corvette *HMS Challenger* dirigée, de 1872 à 1876, par le même Wyville Thomson. Près de 60.000 milles marins sont parcourus, des pêches sont effectuées jusque sur des fonds de 5.200 mètres et une profondeur de 8.810 mètres est découverte près des îles Marianne (Océan Pacifique). L'abondante moisson de résultats réunis à l'occasion de cette campagne fit l'objet de la publication d'une cinquantaine de volumes constituant le véritable fondement de nos connaissances sur les océans. En bref, il en ressort que les abysses sont froides, mouvantes et « peuplées d'une faune plus riche et plus variée que celle qui pullule dans la zone connue des bas-fonds qui bordent la mer (...ces organismes sont encore plus finement et plus délicatement construits, d'une beauté plus exquise, avec les nuances adoucies de leurs coloris et les teintes irisées de leur merveilleuse phosphorescence.)» (Wyville Thomson, 1874¹).

Peu de temps par la suite (en 1883), un éclaircur d'escadre, le *Talisman*, fut aménagé en France en vue d'une campagne d'exploration sous-marine mise sur pied par Alphonse Milne-Edwards, professeur de zoologie au Muséum de Paris. Le *Talisman* fit des récoltes profondes aux îles du Cap Vert, dans la mer des Sargasses et au large des Açores, découvrant une profondeur de 6.250 mètres. La vie dans les grands fonds marins y fut définitivement confirmée, mais, en outre, la découverte de roches volcaniques dans les dragues et l'observation du relief sous-marin au large des Açores suggéra l'existence d'une « grande chaîne volcanique parallèle à la côte d'Afrique ». Il s'agit là bien sûr de la première indication de l'existence de la fameuse dorsale médio-atlantique (reliefs résultant de la remontée de lave basaltique à la limite entre les plaques tectoniques) qui ne sera pourtant véritablement mise en évidence que plus d'un demi-siècle plus tard.

A la suite de ces expéditions pionnières, d'autres campagnes océanographiques ont continuellement reculé la profondeur limite de la vie océanique. Entre autres, c'est en 1952 que l'expédition danoise de la *Galathea* établit la présence de vie jusqu'aux plus grandes profondeurs océanes (10.000 mètres) après que le *Challenger II* eût détecté par sonar, en 1951, la plus profonde fosse au monde (à environ 11.000 mètres) au large de l'île de Guam. La première plongée à plus de 4.000 mètres a été effectuées en 1954, au large de

¹ Source : « Marine et découverte des mers et des océans », dans *Marine et sciences des Océans* : Bulletin d'études de la Marine. N°27. décembre 2003. p. 18-27

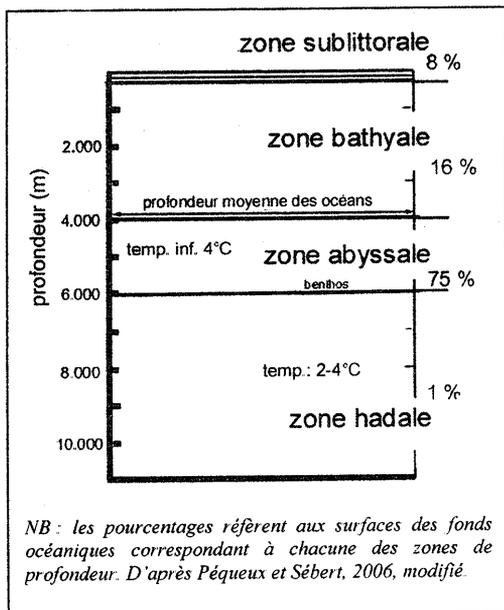
Dakar, au moyen du bathyscaphe français FNRS III. Le plus profond de la mer sera atteint en 1960 par Jacques Piccard et Don Walsh à bord du bathyscaphe italo-américain *Trieste*. Ils touchèrent en effet le plancher océanique de la fosse Mariana à 10.916 mètres. Cette profondeur ne sera atteinte qu'une seule fois. Il faudra attendre 1977 pour que les géologues embarqués à bord du submersible américain *Alvin* fassent une découverte majeure au cours de l'exploration de la dorsale des Galapagos. A 2.500 mètres de profondeur, ils découvrirent des communautés exubérantes d'organismes de tailles et de formes étonnantes proliférant à proximité de sources sous-marines d'eau chaude, les *sources hydrothermales*.

La vie existe dans les abysses mais, à ce jour, nous n'avons pratiquement exploré que quelques dizaines de kilomètres carrés sur les 300 millions que comptent les fonds océaniques. Certains auteurs n'hésitent dès lors pas à dire que l'on connaît mieux la lune que le fond des océans de la Terre.

1. Caractérisation des milieux marins profonds

Près des deux tiers de la planète Terre sont immergés. L'eau de mer occupe 90 % de la biosphère, mais comme nous l'avons déjà mentionné, en termes de volume, la proportion que représentent mers et océans a été estimée à près de 99 % de la partie habitable du globe. Environ 90 % de la surface couverte par les océans est à une

profondeur supérieure à 1.000 mètres, la profondeur moyenne des océans étant de 3.800 mètres, avec un maximum dans la fosse Marianne (Océan Pacifique, à l'est des Philippines) qui atteint environ 11.000 mètres (10.916 à 11.033 mètres selon les sources). Les abysses occupent donc près de 80 % de la surface océanique, soit plus de la moitié de la surface de la planète. Comme l'illustre le diagramme, les eaux profondes ont été réparties en différentes zones océaniques dont les limites précises font encore parfois l'objet de divergences. Beaucoup d'auteurs s'entendent à reconnaître que le mot « abysses » désigne les profondeurs dépassant les 1.000 mètres (voire parfois les 2.000 mètres). Toutefois, une distinction est souvent opérée entre zones « sublittorale » (0 à 200 m), « bathyale » (200 à 4.000 m),



«abyssale » (4.000 à 6.000 m) et «hadale » (6.000 à 11.000 m).

Lors de l'examen des caractéristiques des milieux marins profonds, un traitement tout à fait particulier et spécifique sera réservé à la thématique des *sources hydrothermales*, ces sites de sortie de fluides hydrothermaux dans les zones de formation du plancher océanique, dont la découverte remonte à la fin de la décennie 1970.

1.1. L'environnement abyssal

L'environnement abyssal est souvent considéré comme un environnement exotique particulier où les conditions de vie sont très différentes de celles rencontrées ailleurs dans la biosphère. Il oppose, en effet, un ensemble relativement complexe de contraintes environnementales susceptibles de façonner profondément les organismes qui y sont confrontés. Outre le paramètre pression hydrostatique évident, d'autres paramètres physiques et physico-chimiques importants le caractérisent: basses températures, absence totale de lumière, disponibilité de la nourriture, courants et composition chimique de l'eau de mer.

1.1.1. La pression hydrostatique

La pression hydrostatique correspond à la force exercée par une colonne de liquide sur une surface (généralement exprimée en kg/cm^2 ou atmosphère atm^2). Dans le milieu aquatique, la pression, hydrostatique, augmente de 1 atmosphère par tranche d'environ 10 mètres d'eau. Dans les fosses océaniques les plus profondes, la pression hydrostatique atteint donc les 1.100 atm auxquelles il faut conviendra d'ajouter, pour s'exprimer en termes de pression absolue (ATA), l'atmosphère due à l'enveloppe atmosphérique qui s'applique à la surface de l'océan³.

Les pressions hydrostatiques rencontrées dans l'environnement abyssal sont, de par leur ampleur, particulièrement stables et constantes à toute profondeur déterminée (toute variation de hauteur de colonne d'eau due aux marées et aux vagues ne pourra engendrer une variation de pression que de quelques fractions de pour cent, voire de pour mille).

² Selon le système international MKS, l'unité de base de pression est le **newton/mètre carré** ou **pascal** ($1 \text{ N.m}^{-2} = 1 \text{ Pa}$, le **newton N** étant la force qui, appliquée à une masse de 1 kilogramme, produit une accélération de 1 mètre par seconde) :

$1 \text{ Pa} = 1 \text{ N.m}^{-2} = 1.10^{-5} \text{ bar}$ $1 \text{ bar} = 10^5 \text{ N.m}^{-2}$ $1 \text{ mm Hg} = 1,33 \text{ mbar}$
 $1 \text{ atm} = 101,325 \text{ kN.m}^{-2} = 1,033227 \text{ kg.cm}^{-2} = 14,696 \text{ lb.in}^{-2} (\text{psi}) = 1,013 \text{ bar}$

³ L'expression en termes de pression absolue est logiquement la seule qui devrait être prise en compte, car reflétant le plus précisément les véritables conditions de pression supportées. Ainsi, la pression régnant à 10 mètres de profondeur en mer, ou dans un lac situé au niveau de la mer est de 2 ATA alors que dans un lac de montagne situé à 5500 m d'altitude, elle est de 1,5 ATA à la même profondeur.

Il est très vite apparu que la pression hydrostatique est le facteur qui a le plus grand impact sur les organismes, qui est dès lors susceptible d'imposer des limites drastiques à la répartition des diverses espèces animales. Cette constatation revêt d'autant plus d'importance qu'elle concerne, comme il vient d'être souligné, la portion de loin la plus importante de la biosphère.

1.1.2. La température

Si la température de l'eau de surface varie selon la situation géographique, la saison et l'état de la mer, elle est particulièrement stable et basse dans les eaux profondes. Elle diminue en fait progressivement jusqu'à une profondeur de maximum 1.000 mètres, puis se stabilise aux environs de 2-4° C, constituant une véritable zone isothermale dépourvue de toute variation annuelle ou saisonnière. Il existe cependant dans l'océan profond des endroits où la température est ponctuellement plus élevée, voire considérable (300° C et plus): les sources hydrothermales. La thématique de ces sources sera abordée plus loin.

1.1.3. La lumière

Si une partie des rayons lumineux qui rencontrent la surface des océans est réfléchiée, le reste pénètre l'eau mais est atténué de façon considérable par absorption⁴. Plus l'épaisseur d'eau est importante, plus la quantité de lumière absorbée est grande, ce qui explique pourquoi aucun rayon lumineux ne parvient jusque dans les grands fonds.

L'océan a été réparti en trois étages en fonction de l'intensité lumineuse et de la capacité de la lumière solaire à pénétrer le milieu. De 0 à 200 mètres de profondeur s'étend la *zone photique*. Entre 200 et 1.000 mètres, se situe la *zone disphotique* (assimilée à la zone mésopélagique) où la lumière pénètre encore (mais très peu, surtout les longueurs d'ondes bleues) et où elle peut être produite par bioluminescence. La *zone aphotique*, dépourvue de lumière solaire, est située au-delà des 1.000 mètres. L'étendue de ces trois zones peut fluctuer en fonction de divers éléments comme la proximité des côtes, l'heure de la journée et la saison, la turbidité de l'eau (les eaux tropicales ayant une turbidité faible élargiront la zone photique jusqu'à 600 mètres, au contraire des eaux des mers tempérées à turbidité élevée qui la limiteront à 100 mètres).

1.1.4. La composition chimique

Au-delà des 1.000 premiers mètres, la salinité de l'eau de mer devient pratiquement constante. Le taux d'oxygénation diminue, quant à lui, avec la profondeur, pour atteindre

⁴ Absorption = transfert de l'énergie des rayons solaires aux atomes qui constituent le milieu, à savoir l'eau qui absorbe les rayons lumineux dont la longueur d'onde se situe aux alentours des 720 nm ; les autres longueurs d'onde sont absorbées par les substances organiques en suspension. Les sels n'absorbent pratiquement pas la lumière.

des pressions partielles d'O₂ extrêmement faibles dans les zones abyssales (par exemple, pO₂=0.8 kPa à 700 mètres). Il semble que l'oxygénation se fasse essentiellement par le biais des mouvements globaux des masses d'eau (*down-welling*).

1.1.5. La disponibilité en nourriture

Comme nous venons de le voir, les rayons lumineux ne descendent pas à plus de 600-1.000 mètres. La lumière pouvant être utilisée pour la photosynthèse n'a réellement une intensité suffisante que jusqu'au début de la zone disphotique. Au-delà, la photosynthèse n'est plus possible et la chaîne alimentaire des zones profondes repose entièrement sur le carbone organique synthétisé en surface, dans la mince couche superficielle éclairée. La quasi-totalité de la matière organique y est recyclée, mais une petite quantité sédimente. Lors de leur descente, ces déjections et les cadavres d'organismes planctoniques sont dissociés et dégradés par des micro-organismes. Quelques pour cent auxquels il convient d'ajouter les cadavres des grands animaux pélagiques (poissons, mammifères marins, ...) tombent au fond de l'océan où ils nourrissent des animaux détritivores ou filtreurs. De cette manière, les plantes restent bien à la base de la chaîne alimentaire de la plupart des animaux des grands fonds puisque ceux-ci se nourrissent de résidus des végétaux et de cadavres d'animaux qui leur parviennent de la surface. Le maillon *herbivores* des chaînes alimentaires classiques est ainsi remplacé par un maillon *détritivores* composé d'animaux qui se nourrissent de la pluie biologique ou pluie de plancton, de la précipitation des déjections et des cadavres des animaux vivant dans la zone photique. A leur tour, ces détritivores constituent le repas des animaux carnivores des abysses, alimentant de ce fait une chaîne alimentaire classique qui s'établit tout le long du gradient de profondeur. En conclusion, les habitants des abysses doivent donc leur survie à la matière organique issue de la photosynthèse pratiquée en surface.

Les cadavres des grands animaux pélagiques coulent relativement rapidement (5.000 mètres en quelques dizaines d'heures) mais la descente des petites particules est significativement plus lente (0.1 à 1 mètre par jour). Selon Desbruyères (1994), les apports de matière organique particulaire varient selon les saisons (variation d'un facteur dix entre l'hiver et le printemps dans le golfe de Gascogne par 2.100 mètres de profondeur). Cette matière organique va alimenter une couche de fond parfois épaisse constituée de pelotes fécales, de mues de crustacés, ... et être colonisée par divers micro-organismes benthiques (bactéries hétérotrophes) qui s'en nourrissent, la dégradent et vont servir, à leur tour, de proies à des flagellés barophiles. Cet apport de matière organique provoque la prolifération d'espèces opportunistes tels de petits crustacés, des vers polychètes et des bivalves, dont les populations peuvent devenir supérieures de plusieurs ordres de grandeur à celles de la faune habituelle. Il a été établi que la biomasse benthique décroît avec la profondeur et l'éloignement des côtes, étant plus importante dans les régions où les transferts verticaux sont rapides que dans les régions océaniques stratifiées, comme les eaux tropicales.

Les cadavres des grands animaux pélagiques constituent évidemment une source importante de matière organique pour les communautés benthiques abyssales et tout particulièrement pour les carnivores comme des requins (jusqu'à 3.000 mètres de profondeur), des mollusques gastéropodes, des crustacés amphipodes lysianassidés de

grande taille (du type Eurythene), des poissons macrouridés (les grenadiers), brotulidés ou mauridés, voire des crustacés nécrophages du type de ceux rencontrés en abondance à plus de 9.000 mètres dans la fosse des Philippines par les chercheurs de l'Institut Scripps (USA).

Il existe cependant, dans certaines zones du fond des mers, des formes de vie qui échappent totalement aux règles rappelées ci-dessus, qui ont trouvé une autre source de nourriture que la matière organique en provenance de la surface. Cette spécificité sera analysée dans la section 1.2. ci-après.

1.2. Les sources hydrothermales

Les sources hydrothermales, telles que découvertes et décrites à la fin de la décennie 1970, apparaissent comme des structures minérales aux allures de termitières crachant un fluide chargé de minéraux réduits (CH_4 , H_2S), ayant un pH voisin de 2 et une température proche de 350°C .

1.2.1. Localisation et formation

La localisation des sources hydrothermales se superpose à celle des dorsales océaniques qui les génèrent. Il y aurait ainsi 60.000 kilomètres de dorsales océaniques susceptibles d'abriter des sources hydrothermales. Celles-ci se situent à une profondeur variant de 800 à 3.500 mètres au sommet des rides océaniques actives et des chaînes de montagne sous-marines. On en trouve aussi bien dans l'Océan Atlantique que dans l'Océan Pacifique.

Lors du refroidissement de la nouvelle croûte océanique formée au niveau des dorsales, les déformations dues aux pressions qui s'exercent sur cette nouvelle portion du plancher océanique forment de fines fissures. Par ces fissures, de l'eau de mer froide (2°C) s'infiltre, descend dans les profondeurs de la Terre et se réchauffe à l'approche du magma. Il s'ensuit un appauvrissement en oxygène, un enrichissement en métaux (Fe, Cu, Zn), en H_2S et une diminution du pH (voisin de 2). Cette eau chargée remonte ensuite vers la croûte océanique et ressort par des *cheminées*. Le contact entre cette eau très chaude et l'eau froide environnante provoque la précipitation des sels métalliques, générant ainsi un panache de fumées noires (« fumeurs noirs »). Ces fumées anoxiques sont caractérisées par une température de l'ordre de 350°C , un pH acide et des teneurs élevées en sulfures polymétalliques, H_2S , CH_4 , He, H, Zn, Mn, Fe, Li, Cu, Pb et SiO_2 . Une partie des eaux de profondeur ne pénètre pas aussi profondément dans la croûte océanique et est rejetée sous forme de panaches blancs (« fumeurs blancs ») riches en CaSO_4 , SiO_2 , baryte et anhydrites et d'une température proche de 200°C . En plus de ces fumeurs blancs et noirs, on distingue les émissions diffuses qui résultent des flux d'eau de mer se déplaçant dans les interstices de la croûte océanique.

1.2.2. Des oasis de vie sans photosynthèse

Les premiers indices de l'existence d'une vie à proximité des sources hydrothermales remontent à 1976 lorsque Peter Lonsdale, voulant localiser des anomalies thermiques dues à d'hypothétiques sorties de fluides hydrothermaux au moyen de l'*Angus* (châssis équipé de caméras et de thermistances) observa, sur la zone axiale de la dorsale des Galapagos, de « curieux objets blancs, oblongs » que ses collègues biologistes assimilèrent à des bivalves géants.

Il est très vite apparu, par la suite (campagne de l'*Alvin* en 1977 aux îles Galapagos et nombreuses autres explorations systématiques des diverses dorsales océaniques de 1979 à 1982), que ces formations géologiques particulières hébergeaient des communautés biologiques exubérantes, constituées d'animaux géants, pour la plupart inconnus, qui visiblement avaient trouvé une autre source de nourriture que la matière organique en provenance de la surface ou d'une quelconque activité photosynthétique. Il s'est très rapidement avéré que, pour les écosystèmes observés aux alentours des sources hydrothermales, la matière organique est produite par chimiosynthèse. Des bactéries chimiosynthétiques libres abondent sur les cheminées des sources chaudes ainsi que dans leur panache noir (dans les particules en suspension). On les trouve également dans les cavités (symbiotiques), voire les tissus (endosymbiotiques) de certains invertébrés. De manière très réductrice, on pourrait dire que ces bactéries cassent les molécules de sulfure d'hydrogène rejetées par les sources et en tirent de l'énergie qu'elles utilisent pour fixer le carbone et produire les molécules organiques indissociables de la vie. On soulignera que si la température de l'eau qui jaillit des sources est voisine des 120-400°C, la grande majorité des animaux qui habitent les lieux baignent dans une eau significativement refroidie par le milieu environnant (2-30°C sur les parois des cheminées).

Force est de constater que la faune et la biologie des sources hydrothermales restent encore largement méconnues. Cependant, il est clair que ce sont les bactéries chimiosynthétiques et non un quelconque producteur primaire tributaire de l'apport d'énergie solaire qui sont à la base des écosystèmes que l'on trouve à ce niveau, ayant développé diverses formes de symbioses avec les nombreuses espèces présentes ou leur servant directement de nourriture. La biomasse des sources et autour des sources est particulièrement élevée. Estimée entre 50 et 100 Kg/m², elle est répartie en différentes zones en fonction des préférences écologiques de chaque espèce et de leur résistance à la toxicité du milieu (H₂S, métaux lourds, ...).

2. Biodiversité des peuplements benthiques

2.1. Généralités

Individuellement, les contraintes spécifiques évoquées dans ce qui précède sont susceptibles d'opposer aux organismes vivants de nombreux problèmes distincts requérant, pour chacun d'entre eux, le développement de mécanismes adaptatifs spécifiques. Leur

action combinée a dès lors représenté, pour les organismes des grandes profondeurs, une synergie de contraintes unique en son genre dans l'environnement naturel.

Par ailleurs, à la suite d'observations concluant à une réduction significative de la vitesse de dégradation bactérienne en milieu marin profond, des expériences ont permis d'établir que les processus biologiques sont caractérisés par une dynamique particulièrement lente dans le milieu abyssal. La dynamique de l'écosystème abyssal serait, en fait, inférieure de deux ordres de grandeur à celle du milieu littoral (Desbruyères, 1994). Cette particularité était encore invoquée, dans les années 1960-1970 pour rendre compte de la « faible densité de la biomasse benthique abyssale ». Malgré cette relative pauvreté et une dynamique lente, les grands fonds renferment des peuplements opportunistes abondants capables de se mobiliser pour exploiter une ressource nutritive aléatoire (d'occurrence imprévisible et discontinue).

2.2. Biodiversité des grands fonds

La biodiversité des peuplements benthiques est considérable (Sanders, 1968). Desbruyères (1994) rapporte que sur une surface de seulement 21 m² au large de la Nouvelle-Angleterre, Sanders et ses collaborateurs ont dénombré 798 espèces d'invertébrés appartenant à 171 familles et à 14 lignées. Cette biodiversité ne cesse, en outre, de croître suite à la description régulière et continue de nouvelles espèces. A l'heure actuelle, on estime à plusieurs milliers, voire plusieurs dizaines de milliers, le nombre de ces espèces. Toutefois, il semble bien que la diversité soit, d'une manière générale, limitée au niveau spécifique ; il y a beaucoup d'espèces différentes mais elles sont peu abondantes.

Toute tentative de dresser un *inventaire faunistique exhaustif des abysses* serait tâche pratiquement impossible et d'ailleurs, ne présenterait pas un intérêt majeur. Nous nous attacherons plutôt à relever quelques particularités fréquemment rencontrées chez de nombreuses espèces non nécessairement proches phylogéniquement et nous nous attarderons sur quelques stratégies mises en œuvre par certains groupes d'organismes pour faire face aux conditions environnementales extrêmes rencontrées dans les grands fonds marins.

2.2.1. Quelques particularités des espèces abyssales – Galerie de portraits

- tendances générales

Comme le démontrent les observations consignées dans le tableau ci-dessous, l'organisation anatomique des espèces animales abyssales apparaît généralement très simplifiée. Ceci pourrait être dû à un métabolisme moyen particulièrement faible. On note par exemple une consommation d'O₂ 100 fois plus basse dans les sédiments des fonds abyssaux que dans ceux des eaux de surface. On note aussi, chez les poissons et les crustacés, que la teneur en eau des tissus augmente avec la profondeur tandis que les

	Espèces mésopélagiques	Espèces bathypélagiques
squelette	bien ossifié	peu ossifié
myotomes	bien développés	peu développés
système branchial	nombreux filaments & lamelles	quelques filaments ; surfaces lamellaires réduites
coeur	grand	petit
reins	grands, nombreux tubules	petits, quelques tubules
vessie natatoire	souvent présente	absente ou vestigiale
yeux	grands ; sensibilité élevée	petits ou vestigiaux

- le paradoxe des tailles

Les animaux abyssaux sont généralement de petite taille en comparaison à celle des organismes du même groupe vivant en surface. Pourtant, certaines espèces font preuve de gigantisme. Ainsi, l'isopode *Bathynomus giganteus* atteint la taille de 42 cm et le copépode *Gausia princeps* celle de 10 mm (10 fois plus que la taille moyenne des copépodes de surface). Les céphalopodes décapodes *Architeuthis dux* (dit calmar géant) et *Mesonychoteuthis hamiltoni*, l'octopode *Haliphron atlanticus* peuvent atteindre, quant à eux, respectivement 18 mètres (des tailles estimées à 20 et 30 m ont également été signalées), 6 mètres et 4 mètres de longueur (au total). Néanmoins, le gigantisme reste rare et, par conséquent, ne peut être considéré comme la caractéristique principale des organismes abyssaux. Il n'est d'ailleurs pas une exclusivité des eaux profondes.

La plupart des invertébrés benthiques (vers polychètes, crustacés et mollusques) présentent le plus souvent de petites tailles. Le fond des océans étant constitué d'une vase tendre, les organismes qui y vivent ont développé des corps fragiles sur de longs appendices pouvant s'y ancrer ou sur de longues pattes. Certains poissons benthiques possèdent également cette adaptation convergente au niveau de leurs longues et fines nageoires.

- la bouche

Beaucoup de poissons abyssaux présentent une bouche disproportionnée par rapport à leur taille. Les dents sont généralement très grandes, assurant un rôle de « grille buccale ». Le crâne et les mâchoires sont articulés de telle façon que la bouche ouverte soit plus large que le corps de l'animal. Celui-ci peut dès lors capturer des proies plus grosses et plus grandes que lui. Cette particularité constitue une adaptation intéressante à la rareté de la nourriture disponible dans ce milieu. A titre d'exemple, le poisson-hachette, *Melanocetus sp.*, présente ce type de bouche équipée de surcroît d'un organe bioluminescent utilisé comme leurre pour les proies potentielles, alors aspirées à une vitesse très élevée, de l'ordre du centième de seconde.

- les yeux

De la zone mésopélagique jusqu'au début de la zone aphotique (zone bathypélagique), les poissons présentent des yeux plus volumineux et plus larges que ceux

des poissons épipélagiques. Ces yeux étant capables de détecter le peu de lumière présente, leurs photorécepteurs saturent très vite lorsque l'intensité lumineuse augmente, ce qui se produit notamment lors des importantes migrations nocturnes que certaines espèces peuvent effectuer vers la zone épipélagique. L'adaptation principale réside dans l'augmentation de surface rétinienne par augmentation du volume de l'œil. Cependant, le pigment visuel lui-même (un dérivé de la rhodopsine) est aussi plus sensible à la lumière.

Bien que n'étant pas propre aux seules espèces abyssales tout en représentant pour elles un avantage certain, une structure particulière caractérise les requins : le *tapedum lucidum* constitué de cristaux de guanine formant des miroirs derrière la rétine. A l'obscurité, les cellules pigmentaires qui les recouvrent glissent et permettent à la lumière d'être réfléchi (les rayons lumineux traversent donc une deuxième fois la couche de photorécepteurs). Cette adaptation concerne tous les séliaciens.

Pour les poissons vivant au-delà de 2.000 mètres, dans les zones abyssale et hadale, la tendance est différente. Beaucoup de ces animaux ont de très petits yeux, voire pas d'yeux du tout.

L'espèce mésopélagique *Argyropelecus lychnus* présente un autre type d'adaptation : l'œil tubulaire. L'œil tubulaire est formé d'un court cylindre noir couvert à une extrémité d'une lentille translucide hémisphérique. Chaque œil possède deux rétines : l'une à l'autre extrémité du cylindre et l'autre sur les parois. La focalisation des rayons lumineux se fait sur la rétine basale pour les objets proches, alors que la rétine pariétale est utilisée pour les objet éloignés.

Chez les invertébrés, certains calmars de la famille des Histioteuthidés possèdent un œil gauche beaucoup plus grand que le droit. Habitant la zone mésopélagique, à des profondeurs comprises entre 500et 700 mètres, ils orientent leurs tentacules et leur petit œil vers le bas, tandis que le grand est dirigé vers le haut pour capter le peu de lumière venant de la surface et les ombres de ses proies éventuelles. L'autre œil dirigé vers le bas capte lui la lumière provenant des photophores d'autres proies éventuelles ou d'un partenaire. Il s'agit bien là d'une adaptation à la vie dans la zone de transition entre le milieu photique/disphotique et les eaux profondes aphotiques.

- la couleur

En général, la coloration d'un animal est extrêmement variable et rend compte d'une multitude de fonctions telles que le camouflage, la thermorégulation, la dissuasion des prédateurs, le leurre, l'appel sexuel, Chez les espèces des grands fonds, on ne lui reconnaît qu'une signification cryptique (de dissimulation). La coloration de cette faune est, en effet, remarquablement semblable que ce soit au niveau des espèces, des familles, voire même des phyla. La plupart des espèces mésopélagiques sont soit mauves (cnidaires), rouges ou orange (crustacés), soit gris argenté uniforme sans contre-ombrage à noires (poissons) et les couleurs des espèces des eaux plus profondes vont du jaune pâle au rouge, voire au blanc. Elles peuvent aussi être incolores en l'absence de pigmentation (Johnsen, 2005). C'est particulièrement vrai pour les organismes vivant sur le fond, pour qui la signification cryptique est évidente, tandis que les poissons sont généralement noirs, se confondant alors avec les eaux profondes noires. D'après Young (1983), une

pigmentation rouge protégerait l'animal contre ses prédateurs qui utilisent des flashes bleu bio-luminescents pour les révéler dans l'obscurité. Chez toutes ces espèces, les autres usages de la couleur (leurre, dissuasion, appel, ...) sont assurés par la bioluminescence (Widder, 2001 ; Johnsen, 2005).

- la bioluminescence

Si la bioluminescence n'est pas une aptitude propre aux espèces abyssales, 70 % des organismes de la zone mésopélagique (disphotique) possèdent cette capacité à produire de la lumière. Le mécanisme de production de lumière (photons) est identique dans de nombreux groupes : un substrat, la *luciférine* (en réalité, du luciféryl-adénylate), est oxydé irréversiblement par de l'O₂ en oxyluciféryl-adénylate lié à de la *luciférase*. La lumière est émise par le complexe oxyluciférine-luciférase. La luciférine et la luciférase peuvent différer selon les organismes, mais la réaction reste similaire. Le spectre d'émission est compris entre 460 et 480 nm de longueur d'onde, soit des longueurs d'ondes proches de celles de la lumière solaire qui arrive encore dans la zone disphotique.

Les organismes bioluminescents complexes, tels les poissons et les calmars notamment, ont développé des organes spécifiques pour concentrer et émettre cette lumière : les *photophores*. Les photophores peuvent n'être constitués que de quelques cellules glandulaires où se déroule l'oxydation du substrat. Ils peuvent être un peu plus complexes, en forme de coupe (une coupe glandulaire hébergeant des bactéries *photobacterium* productrices de lumière, et composée de cellules synthétisant un pigment noir permettant une émission directionnelle de lumière). Ce type de structuration est propre à quelques groupes de poissons, calmars et tuniciers. Enfin, ils peuvent atteindre un niveau de complexité beaucoup plus élevé, incorporant même des structures additionnelles telles que : une lentille focalisant la lumière, un filtre coloré, un diaphragme constitué de cellules pigmentaires, des lambeaux de peau jouant le rôle d'interrupteur, un couplage avec des muscles permettant d'améliorer l'efficacité du leurre, voire une organisation en couches associée, comme chez les calmars, à des chromatophores permettant de modifier la couleur et l'intensité de l'éclairage.

Pour les espèces animales des grands fonds, l'acquisition de la bioluminescence apparaît donc comme une adaptation significative puisqu'elle est devenue prépondérante chez elles et qu'on observe une complexité croissante des organes qui la produisent. Parmi les nombreuses hypothèses qui ont été émises à propos de son utilité, la capture de nourriture et la défense contre les prédateurs sont généralement retenues comme les plus significatives. En effet, de nombreux poissons présentent sur la face ventrale des photophores qui produisent une lumière de camouflage identique en intensité et en longueur d'onde à celle venant de la surface, ce qui rend le poisson invisible par le dessous pour tout prédateur. Une autre stratégie de défense utilisant la bioluminescence consiste à produire un flash lumineux aveuglant pour le prédateur et permettant de ce fait la fuite. Certains calmars comme *Histioteuthis dispar* produisent un nuage bio-luminescent aveuglant comme les espèces de surface produisent un nuage d'encre pour couvrir leur fuite.

On notera qu'il existe des patrons de photophores différents pour chaque espèce, voire parfois entre mâle et femelle au sein de la même espèce.

Enfin, certaines espèces se protègent de la bioluminescence en développant, comme certains poissons carnivores, une ligne de pigmentation noire au niveau du coelome. Cela leur éviterait d'être repérés par leurs propres prédateurs tant que la proie ingérée continue d'être bio-luminescente.

2.3. Biodiversité des sources hydrothermales

La faune vivant près des sources hydrothermales est depuis longtemps séparée de celle vivant sur le reste de la planète. Elle fait preuve d'un grand nombre d'adaptations à ce mode de vie extrême: résistance à la toxicité du milieu ambiant, résistance aux hautes pressions, résistance à la chaleur, ... Ces adaptations, combinées avec son éloignement génétique, confèrent à cette faune un aspect archaïque. Certains auteurs considèrent même qu'elle serait composée de groupes survivant d'ères géologiques anciennes, qui auraient trouvé refuge dans ce milieu.

Une caractéristique que peuvent aussi présenter certaines espèces de la faune des sources hydrothermales est le gigantisme. A titre d'exemple, le ver annélide vestimentifère *Riftia pachyptila* peut atteindre jusqu'à 2 mètres de longueur et certains mollusques bivalves comme *Calypptogena magnifica* présentent des coquilles de 50 centimètres de diamètre.

Il est étonnant de constater que 92 % des espèces vivant à proximité des sources hydrothermales appartiennent à 3 embranchements seulement (annélides, arthropodes et mollusques). En outre, sur près de 500 espèces rencontrées, seulement 9 % ne sont pas endémiques.

La précarité temporelle de ces sources soulève le problème de la survie des espèces présentes et de leur mode de dissémination. Des hypothèses sont en faveur d'une dispersion des larves planctoniques d'un bon nombre d'entre elles via des courants qui rencontreraient, sur leur trajet, d'autres sources potentiellement colonisables. Ainsi, selon Van Dover (Van Dover *et al.*, 2001), le crustacé *Rimicaris exoculata* aurait colonisé l'Océan Indien en passant d'une source à l'autre depuis l'Océan Atlantique.

Se superposant aux dorsales océaniques comme nous l'avons précisé plus haut, les sources hydrothermales sont présentes aussi bien dans l'Océan Atlantique que dans l'Océan Pacifique. Or, ces deux sites peuvent présenter des différences substantielles aux niveaux physique et chimique, différences ayant elles-mêmes généré des différences significatives de composition faunistique. Dans l'Atlantique, les plaques tectoniques s'écartent à une vitesse de 2,4 cm/an et, au niveau des sources présentes à cet endroit, la concentration en CO₂ voisine les 3.100 mM. La faune locale est composée de poissons blancs Zoarcidae, de mollusques Bathymodiolidae et de nombreux crustacés (crevettes *Rimicaris exoculata*, *Chorocaris chacei* et *Microcaris fortunata* ; crabes *Bythograeidae*). Dans le Pacifique, les plaques s'écartent beaucoup plus rapidement (6,5 à 10,5 cm/an) et la concentration en CO₂ est nettement supérieure (12.000 mM). On y trouve généralement

des mollusques (*Vesicomiyidae*, *Bathymodiolus thermophilus*, *Calyptogena magnifica*) et des annélides (vestmentifères *Riftia pachyptila* ; *Alvinellidae*).

A ce jour, plus de 500 espèces animales vivant à proximité des sources chaudes des Océans Atlantique, Pacifique et Indien ont été décrites. Les trois-quarts d'entre elles sont strictement restreintes à ce type de milieu. On y a également décrit une cinquantaine d'espèces de poissons. A titre d'exemple, près de 60 espèces animales (principalement des crustacés et des mollusques) fréquentent les zones d'évents des Galapagos, dans les eaux du Pacifique oriental. Selon Desbruyères (1994), ces espèces se répartissent en auréoles concentriques selon leur capacité à supporter la toxicité des composés libérés dans les fluides. Lorsque l'on progresse dans l'axe de la vallée en direction des sources, la faune présente sur les basaltes frais est clairsemée, surtout constituée d'éponges et d'anémones installées à des endroits où la vitesse des courants de fond favorise un comportement filtreur. A l'approche des sites, les premiers animaux observés sont des crustacés (*Bythograea*, *Cyanograea*, *Munidopsis*) et des poissons du type *Zoarcidae*. A la limite externe des peuplements, se rencontre une auréole d'animaux filtreurs fixés. Cet endroit du Pacifique oriental héberge, par exemple, des espèces de vers annelés serpulidés protégés dans leurs tubes calcaires et déployant un panache branchial qui filtre les particules de sulfure contenant des bactéries chimiotrophes. Plus à l'approche des sources, le substrat est occupé par des bivalves du type *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus* ainsi que par des vers annélides vestimentifères du type *Riftia pachyptila* et des vers polychètes alvinellidés du type *Alvinella pompejana* (ver de Pompéi) et *Paralvinella grasslei*. Cet inventaire faunistique est évidemment loin d'être exhaustif ; il pourra aussi varier d'un site à l'autre. C'est ainsi que les bassins du Sud-Ouest Pacifique sont dominés par les bivalves et des grands gastéropodes du type *Ifremeria nautilei* et *Alviniconcha hessleri*. Cependant, on retrouvera en abondance des espèces identiques, voire très proches, de vers, crustacés, poissons et autres coelentérés.

Il n'entre pas non plus dans le cadre de ce travail de dresser un inventaire complet de la faune rencontrée au voisinage des sources hydrothermales. Un tel inventaire s'étoffe d'ailleurs continuellement de nouvelles espèces et ne présenterait pas grand intérêt. Nous nous contenterons de relever quelques particularités et adaptations spécifiques à la vie dans cet environnement si particulier chez quelques espèces parmi les plus représentatives.

2.3.1. Le ver *Riftia pachyptila*

Riftia appartient au groupe des vers annélides vestimentifères géants inféodés aux sources hydrothermales pacifiques. Ils vivent dans des tubes chitino-protéiniques (30 % de chitine et 50 % de protéines) qu'ils ne quittent jamais (ils y sont ancrés grâce aux muscles du vestimentum).

Le ver est constitué de trois parties : la plume (branchie formée d'un grand nombre de lamelles ou tentacules lui donnant un aspect de plume d'oiseau), le vestimentum (région musculaire située sous la plume) et le tronc (partie du corps la plus longue enfouie dans le tube chitino-protéinique et contenant le trophosome qui héberge une grande abondance de

bactéries sulfures-oxydantes) (Meglitsch & Schram, 1991). Ces vers ne présentent pas de tube digestif.

- adaptations respiratoires

Eut égard à la faible teneur en O₂ du milieu proche des sources hydrothermales, les vestimentifères ont développé des adaptations tant au niveau de leur système circulatoire que de leur hémoglobine. Leur système circulatoire est particulièrement bien développé dans la plume, irriguant chaque tentacule au moyen de vaisseaux connectés à de plus grands collecteurs irriguant le trophosome. De ce fait, la prise d'O₂ est maximisée (Goffredi *et al.*, 1999). De plus, le liquide vasculaire circulant ainsi que le liquide coelomique sont riches en hémoglobines extracellulaires dont les propriétés physico-chimiques et d'affinité pour l'O₂ sont en parfaite adéquation avec les exigences métaboliques et la variabilité de teneur en O₂ du milieu environnant (Hourdez & Weber, 2005 ; Arp & Childress, 1981).

- adaptations trophiques

Ne possédant pas de tube digestif, le ver absorbe les molécules énergétiques du fluide hydrothermal ainsi que l'O₂ et CO₂ de l'eau par son panache branchial, la plume. Ces composés sont transportés par le sang jusqu'aux bactéries symbiotiques localisées dans le trophosome. Ces bactéries sont capables d'oxyder les sulfures. Ainsi alimentées, elles se multiplient et fournissent la matière organique nécessaire à la vie et au développement du ver. De ce fait, toute perte est totalement minimisée. Le taux de fixation du carbone par les vestimentifères est ainsi très élevé, ce qui leur permet d'avoir une croissance très rapide (Nelson *et al.*, 1995 ; Truchet *et al.*, 1998).

- adaptations à la vie en milieu toxique

De par leur lieu de vie, les vestimentifères sont soumis à un environnement toxique, où les sulfures, les radicaux libres, le radon (gaz radioactif) et les métaux lourds abondent. De telles conditions de vie peuvent entraîner l'apparition de tumeurs et produire des mutations délétères pouvant être transmises à la descendance (Pruski & Dixon, 2003). On connaît, en effet, le pouvoir des métaux lourds à produire des radicaux hydroxyles hautement toxiques et à inhiber les enzymes de réparation de l'ADN. *Riftia* se défend en produisant une grande quantité d'enzymes antioxydantes (superoxyde dismutase, peroxydase), de métallothionéines qui fixent les métaux lourds et de composés amino-sulfurés jouant le rôle d'antioxydants (Pruski & Dixon, 2003). Les sulfures, quant à eux, sont pris en charge après diffusion dans la plume par l'hémoglobine. Celle-ci lie les HS⁻ en formant des ponts S-S ou persulfures et les apporte aux bactéries. Cette prise en charge du sulfure par l'hémoglobine est intéressante puisqu'elle permet d'éviter l'intoxication de l'animal par inhibition de la cytochrome-c-oxydase et la formation de radicaux libres par réaction de l'H₂S avec l'O₂ (risque de tumeurs ou de mutations de l'ADN) (Goffredi *et al.*, 1999 ; Pruski & Dixon, 2003). Celle-ci joue donc le rôle d'une « sulfure-binding-protein ». Il est intéressant de souligner qu'une oxydation des sulfures se produit au niveau des parois du corps de l'animal par des oxydases spécifiques (Somero *et al.*, 1989). Celle-ci n'a évidemment aucun rôle trophique mais participe aux mécanismes de détoxification des sulfures. En ce qui concerne l'élimination des protons produits par l'activité oxydante des

bactéries, il semble que celle-ci dépende d' H^+ -ATPases (en concentration importante au niveau de la plume), d'échangeurs Na^+/H^+ , K^+/H^+ ou d'une combinaison des trois systèmes. Ce système permettrait de contrôler le pH extracellulaire en présence d'un important flux de CO_2 entrant et de protons relâchés par les bactéries (Goffredi *et al.*, 1999).

2.3.2. Les vers *Alvinella pompejana* et *Paralvinella grasslei*

Les vers polychètes alvinellidés (ainsi nommés en hommage au submersible Alvin) sont un élément dominant de la faune des sources hydrothermales du Pacifique. Ils abondent sur les parois des cheminées des fumeurs blancs, où ils vivent dans des tubes organiques qu'ils peuvent au besoin quitter pour se déplacer en pleine eau (Gaill *et al.*, 1987). Comme tous les organismes vivant à proximité des sources hydrothermales, ils ont développé des adaptations à différents niveaux.

- adaptations respiratoires

Les Alvinellidés ont développé un système branchial tout à fait particulier (2 rangées opposées sur un axe de lamelles –*A. pompejana*– ou de filaments –*P. grasslei*– présents en très grand nombre –700 lamelles par branchie chez *A. pompejana*) de manière à maximiser les surfaces d'échange à l'extrême. Celle-ci est en effet de $12\text{ cm}^2/\text{g}$ chez *A. pompejana* et de $47\text{ cm}^2/\text{g}$ chez *P. grasslei*, contre $4\text{ cm}^2/\text{g}$ chez *Arenicola marina* (Jouin & Gaill, 1990). Parallèlement, la distance de diffusion entre les capillaires et le milieu est considérablement réduite ($3\text{ }\mu\text{m}$) et les éléments respiratoires sont abondamment ciliés, favorisant par là l'établissement du courant d'eau nécessaire à la respiration.

Si l'hémoglobine des Alvinellidés est comparable à celle des autres polychètes en termes de structure, de dimension et de composition en acides aminés, elle présente des caractéristiques fonctionnelles tout à fait particulières (Hourdez & Weber, 2005). Cette hémoglobine présente, par exemple, une affinité très élevée pour l' O_2 , avec des valeurs de P_{50} (pression partielle d' O_2 à laquelle le pigment respiratoire est à moitié saturé) situées entre 0,2 et 0,4 Torr (à titre de comparaison, la P_{50} chez l'annélide *Arenicola marina* déjà bien adaptée à l'hypoxie est de 4,8 Torr). Les Alvinellidés sont donc efficacement équipés pour exploiter au maximum la faible quantité d' O_2 présente dans leur milieu de vie. De plus, cette hémoglobine présente un effet Bohr important (diminution d'affinité lors d'une diminution de pH, favorable à une libération d' O_2 dans les tissus au niveau desquels le pH est plus faible que dans les branchies). Les Alvinellidés sont donc capables de capter l' O_2 du milieu de manière très efficace (affinité élevée), mais aussi de le redistribuer dans l'organisme de manière tout aussi efficace (effet Bohr important) (Jouin & Gaill, 1990).

- adaptations trophiques

Les Alvinellidés se caractérisent par deux modes de prise de nourriture. Un premier mode d'alimentation repose sur la filtration et la récolte de particules organiques en suspension dans l'eau de mer. Toutefois, la majorité des substances nutritives provient de bactéries ectosymbiotiques (épibiontes) vivant sur l'épiderme de l'animal ou sur la paroi

interne de son tube. Les colonies bactériennes sont principalement localisées au niveau d'expansions épidermiques dorsales et des espaces intersegmentaires au niveau desquels on observe une activité d'endocytose élevée (Gaill *et al.*, 1987).

- adaptations à la température

Vivant sur la paroi des cheminées des fumeurs blancs, le Alvinellidés peuvent être exposés à des températures extrêmement élevées, mais très fluctuantes (variations de plusieurs dizaines de degrés C en quelques secondes). Lorsque la température monte trop, le ver peut aller jusqu'à quitter son tube afin de rejoindre activement des masses d'eaux plus froides. Malgré cela, la température à l'intérieur des tubes de *A. pompejana* est généralement comprise entre 30 et 80°C alors que la température des masses d'eaux voisines n'est proche que de 2°C.

On ne connaît pas encore très bien le mécanisme par lequel les vers parviennent à résister à de telles températures. Au-delà des stratégies générales et communes à tous les organismes des sources hydrothermales, telles la production de HSP –heat-shock-proteins- le développement de mitochondries thermorésistantes, il semble que la couverture épibiontique bactérienne puisse agir comme un véritable « manteau » isolant (Di Meo-Savoie *et al.*, 2004).

- adaptations à la vie en milieu toxique

Une partie des espèces chimiques toxiques est éliminée directement dans le tube offrant des microenvironnements où ont lieu des phénomènes physico-chimiques complexes qui ne sont que rarement observés au cœur des masses d'eau. C'est ainsi qu'on y observe la formation et la précipitation de cristaux de pyrite (FeS) à partir des sulfures et du fer dissous dans l'eau. Sous cette forme, ces éléments ne sont plus à même d'exercer leur toxicité (Di Meo-Savoie *et al.*, 2004).

Une autre partie des sulfures est oxydée en thiosulfates ($S_2O_3^{2-}$) ou en sulfates (SO_4^{2-}) par les bactéries épibiontiques. Ces bactéries jouent également un rôle dans la détoxification des métaux lourds (Durand *et al.*, 1990).

Il semble aussi que le mucus qui recouvre l'épiderme des vers soit riche en métallothionéines, protéines bien connues pour leur capacité à fixer les métaux lourds (Cosson & Vivier, 1997).

Enfin, la fraction toxique qui atteint l'animal lui-même est majoritairement détoxiquée au niveau des branchies. Les métaux lourds y sont principalement précipités sous forme de granules intracytoplasmiques insolubles (Jouin & Gaill, 1990 ; Cosson & Vivier, 1997).

2.3.3. Les mollusques *Calyptogena magnifica*, *Bathymodiolus thermophilus* et *Alviniconcha hessleri*

Différents mollusques vivent à proximité des sources hydrothermales bien que ne présentant pas tous les mêmes adaptations à ce mode de vie.

Calyptogena magnifica est un bivalve Vesicomydé vivant à proximité des colonies de vers *Riftia pachyptila*, dans le Pacifique Est. Il est le seul bivalve des milieux hydrothermaux à posséder de l'hémoglobine, de plus contenue dans des érythrocytes. Cependant, celle-ci ne présente qu'une affinité modérée pour l'O₂ ; elle ne fixe pas les sulfures mais est sensible à leur présence (transformation en sulfhémoglobine) et elle n'est pas affectée par les variations de température (Hourdez & Weber, 2005). En ce qui concerne les adaptations trophiques et la détoxification des sulfures, *C. magnifica* présente plusieurs similitudes avec le ver *Riftia* bien qu'il puisse aussi se nourrir de particules organiques: bactéries sulfoxydantes nécessaires au développement localisées dans les cellules branchiales, présence de sulfure oxydase active dans le pied et le manteau jouant un rôle protecteur pour l'animal, enzymes antioxydantes, métallothionéines et composés amino-sulfurés (Childress & Fischer, 1992 ; Pruski & Dixon, 2003).

Bathymodiolus thermophilus est un bivalve Mytilidé du Pacifique vivant dans une zone plus éloignée des événements hydrothermaux que *C. magnifica*. D'autres représentants du même genre vivent à proximité des fumeurs atlantiques. Contrairement à *C. magnifica*, il ne possède pas d'adaptation respiratoire particulière et donc pas de pigment respiratoire. Bien que ce bivalve possède des bactéries symbiotiques (oxydant des composés soufrés) agglomérées à la surface des bactériocytes, au niveau des branchies, cette voie de fixation du carbone ne serait que secondaire. Le système digestif et de prise de nourriture sont ici beaucoup plus développés que chez les Vesicomydés suggérant que la modiole est capable d'utiliser préférentiellement sa nourriture comme source de carbone (Childress & Fischer, 1992 ; Nelson *et al.*, 1995). *B. thermophilus* vivant dans des zones plus éloignées des événements est nettement moins confronté au problème de la toxicité des sulfures ; il ne possède d'ailleurs pas de système de symbiose aussi poussé que *Calyptogena* ou le ver *Riftia* chez qui on observe une hypertrophie des tissus hébergeant les endosymbiontes. En fait, les bactéries de *Bathymodiolus* fixent plus les thiosulfates que les sulfures. Les sulfures sont transformés en thiosulfates par des enzymes au niveau du manteau et des branchies, protégeant de ce fait la cytochrome-c-oxydase. Comme *Calyptogena* ou le ver *Riftia*, la modiole possède également une activité enzymatique antioxydante, des taux très élevés de métallothionéines et de composés amino-sulfurés jouant un rôle d'antioxydants (Pruski & Dixon, 2003).

Alviniconcha hessleri est un gastéropode dominant la faune hydrothermale du Pacifique Ouest. Lui aussi possède de l'hémoglobine capable de fixer plus facilement l'O₂ du milieu environnant et susceptible de se transformer en sulfhémoglobine pouvant intoxiquer l'animal (Hourdez & Weber, 2005). A beaucoup d'égards, *A. hessleri* présente des adaptations comparables à celles décrites à propos du bivalve *C. magnifica*.

2.3.4. Les crustacés

Les crustacés vivant à proximité des sources hydrothermales appartiennent principalement aux groupes des décapodes brachyours (crabes) et des décapodes

macroures (surtout des crevettes). Ces groupes diffèrent sur un certain nombre de points relatifs aux adaptations qu'ils ont développées pour vivre à proximité des sources hydrothermales. Ainsi, les brachyoures sont des prédateurs dépourvus de symbiotes et se nourrissant de vestimentifères ou d'Alvinellidés, tandis que les macroures possèdent des ectosymbiotes bactériens, voire se nourrissent en « broutant » les tapis de bactéries.

- les décapodes brachyoures

Les espèces les plus étudiées sont *Bythogrea therydron* et *Cyanagraea praedator* vivant à proximité des sources hydrothermales du Pacifique ainsi que *Segonzacia mesatlantica* qui vit dans l'Atlantique.

On rencontre, chez eux aussi, d'intéressantes adaptations pour faire face aux conditions particulières de leur milieu de vie. Par exemple, le pigment respiratoire des brachyoures, l'hémocyanine, montre des caractéristiques fonctionnelles comparables à celles rencontrées dans l'hémoglobine des groupes décrits plus haut : une affinité élevée pour l'O₂ et un effet Bohr important, une relative insensibilité aux variations de température, ... Il a également été établi que l'affinité de l'hémocyanine pour l'O₂ peut être modulée (augmentée en l'occurrence) par certaines substances comme le thiosulfate ou le lactate, deux produits respectivement de la détoxication des sulfures et de métabolisme anaérobie présents en quantité dans l'hémolymphe des espèces considérées (Chausson *et al.*, 2004). D'autres particularités fonctionnelles concernent la respiration de ces espèces : diminution de pression critique d'O₂ suite à la liaison de thiosulfate à l'hémocyanine, structure polymérique des molécules d'hémocyanine permettant de moduler le pouvoir tampon de l'hémolymphe, résistance élevée à l'absence d'O₂. Plusieurs stratégies ont également été développées pour contrer les effets délétères des substances toxiques : bioaccumulation marquée des métaux lourds dans l'hémocyanine, dans des métallothionéines, mécanismes endogènes de détoxication des sulfures, imperméabilisation de la cuticule aux sulfures, détoxication des sulfures par l'hépatopancréas (oxydation par des oxydases), excrétion du thiosulfate produit par diffusion et par transport actif au niveau des branchies, ...

- les décapodes macroures

Les espèces les plus représentées et étudiées sont essentiellement les crevettes des genres *Alvinocaris*, *Chorocaris* et *Rimicaris*. Plus particulièrement, *Rimicaris exoculata* abonde au niveau des sources hydrothermales de l'Atlantique, vivant en essaims qui peuvent regrouper plusieurs milliers d'individus. Par un certain nombre d'aspects de leurs adaptations à la vie près des sources, les macroures se rapprochent plus des vers annélides Alvinellidés que des crustacés brachyoures pourtant plus proches du point de vue taxonomique : haute affinité de l'hémocyanine pour l'O₂ toutefois modulable par un cofacteur non encore identifié, effet Bohr important, insensibilité à la température, abondance de bactéries épibiotiques de types divers sur les soies bactériophores de la grande cavité prébranchiale de *Rimicaris*, séquestration des métaux lourds grâce aux métallothionéines, même modes de détoxication des sulfures, ...

3. Conclusions

Après plusieurs siècles d'imagination et de spéculations, voire de fantasmes, après 50 années d'exploration plus intensive des abysses, notre perception de l'environnement profond ne cesse d'évoluer, voire d'être régulièrement remise en cause. En dépit des récents efforts d'exploration et de recherches, force est, en effet, de constater que les profondeurs de l'océan restent, à nos yeux, largement mystérieuses puisqu'inconnues (quelques dizaines de km² sur les 300 millions de km² que comptent nos fonds marins). On se souviendra que la mission projetant d'envoyer un homme sur la lune a commencé pratiquement au moment où Piccard et Walsh atteignaient les profondeurs de la fosse Mariana. Si une bonne dizaine d'humains ont depuis foulé le sol de la lune, aucun n'est retourné dans les plus grandes profondeurs de l'océan.

Il est plus que probable que ces profondes lacunes résultent en bonne partie du fait que ces milieux, et en particulier celui des abysses, furent et restent d'un accès très difficile. L'être humain ne peut descendre à plus de 50 mètres sans une aide spécialisée et toute manoeuvre de pêche ou de chalutage s'avère rapidement aléatoire, délicate et souvent préjudiciable pour les espèces prélevées. Restent bien sûr les sous-marins et autres bathyscaphes mais ils sont peu nombreux et leur utilisation extrêmement coûteuse, voire malheureusement terrorisante pour la faune locale.

Néanmoins, il est actuellement clairement établi que la biodiversité des peuplements benthiques et pélagiques est considérable, constituée d'une faune étrange et parfaitement adaptée. Si nous sommes encore très loin de pouvoir en dresser un inventaire exhaustif (à cet égard, cette biodiversité est probablement aussi variée sinon plus que la biodiversité terrestre), nous sommes évidemment encore plus loin de pouvoir en déterminer les places respectives au sein de l'écosystème. Une somme considérable de travail reste à mener dans ce domaine.

En ce qui concerne la faune des sources hydrothermales, il est clair que ses représentants sont particulièrement bien adaptés aussi à un milieu qui, en première analyse, s'avérerait tout à fait hostile à la vie. Cette parfaite adéquation lui a permis de développer des individus de dimensions importantes à des densités de population bien supérieures à celles rencontrées dans les autres milieux abyssaux. Il convient de souligner que si certains mécanismes adaptatifs sont propres à certains taxons, de très nombreuses adaptations identiques se retrouvent par convergence dans la plupart des groupes examinés. Remarquable également est la grande diversité des moyens de détoxification des sulfures rencontrés chez les organismes des sources.

Il est intéressant de souligner par ailleurs que l'étude des sources hydrothermales n'intéresse pas que les seuls secteurs de la recherche fondamentale. De nombreuses applications exploitant les performances de la faune microbienne par exemple sont en effet envisagées et font l'objet d'actives recherches.

Malgré l'abondance des travaux évoqués dans ce qui précède, force est de constater que la connaissance des sources hydrothermales reste loin d'être complète. Ces travaux apportent continuellement leur lot de nouveautés et de particularismes. Dans ce contexte,

l'originalité des organismes hydrothermaux a par exemple conduit à formuler d'intéressantes hypothèses sur l'origine de la vie.

En profond accord avec les propos de Ron Douglas, de l'Université de Cambridge et de l'Université de la Cité de Londres, « La découverte des fonds marins sera probablement aussi passionnante pour les générations futures que ne l'a été l'exploration spatiale pour les générations précédentes ».

Remerciements

L'auteur tient à remercier, pour leur aide dans la recherche de documentation, Mesdemoiselles I. Asbil, M. Bourmonville et D. Pête, ainsi que Messieurs M. Bastin, G. Lefèvre, Q. Mauguit, L. Michel et B. Theyskens.

Références bibliographiques

Arp, A.J., Childress, J.J. (1981) Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science*, **213**: 342-344.

Chausson, F., Sanglier, S., Leize, E., Hagège, A., Bridges, C.R., Sarradin, P.M., Shillito, B., Lallier, F.H., Zal, F., (2004) Respiratory adaptations to the deep-sea hydrothermal vent environment: the case of *Segonzacia mesatlantica*, a crab from the Mid-Atlantic ridge. *Micron*, **35**: 31-41.

Childress, J.J., Fisher, C.R. (1992) The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry and autotrophic symbioses. *Ocean. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **30**: 337-441.

Cosson, R.P., Vivier, J.P. (1997) Interactions of metallic elements and organisms within hydrothermal vents. *Cah. Bio. Mar.*, **38**: 43-50.

Desbruyères, D. (1994) La vie au fond des océans. Dans : « La Vie dans les Milieux extrêmes ». *Pour la science* – Dossier hors série – octobre 1994, pp 58-66.

Di Meo-Savoie, C.A., Luther, G.W., Craig, C.S. (2004) Physiochemical characterization of the microhabitat of the epibionts associated with *Alvinella pompejana*, a hydrothermal vent annelid. *Geochim. Cosmochim. Acta*. **68**: 2055-2066.

Durand, P., Prieur, D., Jeanthon, C., Jacq, E., (1990) Présence et activité de bactéries hétérotrophes mangano-oxydantes associées aux Alvinellidés (Annélides polychètes) dans un site d'hydrothermalisme profond de la dorsale du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **310**: 273-278.

Gaill, F., Desbruyères, 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.

Goffredi, S.K., Childress, J.J., Lallier, F.H., Desaulniers, N.T. (1999) The ionic composition of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* – Evidence for the elimination of SO₄ and H⁺ and for a Cl⁻/HCO₃⁻ shift. *Physiol. Biochem. Zool.*, **72**: 296-306.

Hourdez, S., Weber, R.E. (2005) Molecular and functional adaptations in deep-sea hemoglobins. *J. Inorg. Biochem.*, **99**: 130-141.

Johnsen, S. (2005) The Red and the Black : Bioluminescence and the Color of Animals in the Deep Sea. *Integr. Comp. Biol.*, **45**: 234-246.

Jouin, C., Gaill, F. (1990) Gills of hydrothermal vent annelids: structure, ultrastructure and functional implications in two alvinellid species. *Prog. Oceanog.*, **24**: 59-69.

Meglitsch, P.A., Schram, F.R. (1991) *Invertebrate Zoology* – 3rd Edition. Oxford University Press, New York, pp 623.

Nelson, D.C., Hagen, K.D., Edwards, D.B. (1995) The gill symbiont of the hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus thermophilus* is a psychrophilic, chemoautotrophic, sulfur bacterium. *Marine Biology*, **121**: 487-495.

Péqueux, A., Sébert, Ph. (2006) Pression hydrostatique. Dans : « Physiologie animale – Chapitre 6 : Environnement extérieur – Partie 3 », R.Gilles, Editions De Boeck Université, pp 644-658.

Prusky, A.M., Dixon, D.R. (2003) Toxic vents and DNA damage: first evidence from a naturally contaminated deep-sea environment. *Aquatic Toxicology*, **64**: 1-13.

Sanders, H.L. (1968) Marine benthic diversity : a comparative study. *American Naturalist*, **102**: 243-282.

Somero, G.N., Childress, J.J., Anderson, A.E. (1989) Transport, Metabolism and Detoxification of Hydrogen Sulfide in Animals from sulfide-rich environments. *Aquatic Sciences*, **1**: 591-614.

Truchet, M., Ballan-Dufrançais, C., Jeantet, A.Y., Lechaire, J.P., Cosson, R. (1998) Le trophosome de *Riftia pachyptila* et *Tevnia jerichonana* (Vestimentifera) : bioaccumulations métalliques et métabolisme du soufre. *Cah. Biol. Mar.*, **39** : 129-141.

Van Dover, C.L., Humphris, S.E., Fornari, D., Cavanaugh, C.M., Collier, R., Goffredi, S.K., Hashimoto, J., Lilley, M.D., Reysenbach, A.L., Shank, T.M., Von Damm, K.L., Banta, A., Gallant, R.M., Götz, D., Green, D., Hall, J., Harmer, T.L., Hurtado, L.A., Johnson, P., McKiness, Z.P., Meredith, C., Olson, E., Pan, I.L., Turnipseed, M., Won, Y., Young, C.R., Vrijenhoek, R.C. (2001) Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents. *Science*. **294**: 818-823.

Widder, E.A. (2001) Bioluminescence and the pelagic visual environment. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.*, **35**: 1-26.

Young, R.E. (1983) Oceanic bioluminescence: an overview of general functions. *Bull. Mar. Sci.*, 33: 829-845.

Coordonnées de l'auteur: Université de Liège, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège (Belgique).