

# Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna

*Edited by Daniel Desbruyères & Michel Segonzac*





# Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna

*Edited by Daniel Desbruyères & Michel Segonzac*

Département Environnement Profond,  
centre de Brest de l'IFREMER, France

Illustrations edited by V. Martin & P. Briand



## Foreword

Discovery of deep-sea hydrothermal vents and the associated biological communities (1977) profoundly changed our perception of the deep-sea. Since the initial observation at the Galapagos Spreading Center, many scientific cruises have been devoted to the study of hydrothermal vents in the Pacific and Atlantic Oceans, on Oceanic Ridges and in Back-Arc Basins. During the last two decades, specimens have been collected in a number of active areas and a substantial number of new taxa have been described (see table) even at a high level of the zoological classification. Conversely, even within the most sampled ridge segment, a number of undescribed taxa are known to be still present both within the vent field area itself (e.g. protozoans, nematods, nemertes, amphipods, ...), and at its immediate periphery and within the *graben* (fishes, octopuses, sponges, actinarians, echinoderms...). Moreover, the faunal composition of some "hydrothermal environments" such as the hydrothermal plumes or cold polysulfide deposits are still very poorly studied and have not been sampled. Finally, South-Atlantic and Indian Oceanic Ridges remain unknown as do high latitude areas; their exploration would obviously provide new insights on hydrothermal vent fauna assemblages.

The use of manned submersibles and ROVs allows us to describe new communities from direct observations on the bottom, from videotapes or photographs; but frequently scientists are faced with taxonomical uncertainties and suffer from a lack of information that make them unable to name organisms observed even at a high level of classification. Moreover, non-biologists and pilots working at deep-sea vents are not told of the usefulness of collecting or observing precisely one or another organism.

The aim of the first edition of the present manual, published under the auspices of InterRidge, is (1) to help on site pilots and scientists to describe the faunal communities living at active deep-sea spreading centers, (2) to help people sorting the samples, and (3) to improve the spreading of the sorted fauna among an international web of taxonomists. Most of the faunal sheets included herein are not made from original observations but are

taken from published documents. A short list of references may help a more precise identification based on the original source. The coverage of the manual is not exhaustive and some species, even though found frequently, were not treated herein because of a lack of information. We plan to edit periodic addenda to the first edition of the manual as and when required (new observations, new sites, etc...) and we request all scientists involved in InterRidge and national programs on ridges to contribute to these addenda by sending formatted photographs, drawings and texts to the editors.

## Remark

A few contributors sent us faunal sheets dealing with cold-seep species (*Nichomache ohtai*, *Natsushima bifurcata*, *Nautiliniella calyptogenicola*, *Shinkai sagamiensis*, *Protomystides hatsushimaensis*, *Calyptogena fausta*, *Calyptogena soyoae*). Although the presentation of cold-seep species was not the main aim of the manual, the taxonomical proximity between the two faunal stocks led us to include these sheets.

## Acknowledgements

We would like to thank all the contributors whose knowledge of the faunas and taxonomic expertise allowed us to complete this manual (see list). We thank also Verena Tunnicliffe and Cindy Van Dover for help in assembling the species animal list for North East Pacific. We are grateful to P. Briand (photographs and videotapes), V. Martin (drawings and page-making), P. Crassous and M. Burel (SEM), D. Minvielle (typing): this work would not have been possible without their help and their disponibility. We express our heartfelt thanks to Heather Sloan (from InterRidge office Durham, U.K.) who supported the project enthusiastically since the origin and gave us help in contacts with the taxonomists. We thank Peter Rona and Mike Kennish for their help in editing the introduction. We are greatly indebted to Ruth Williams from InterRidge office who, kindly and efficiently, corrected the faunal sheet spelling and language.

## Contributors

BARTSCH, Ilse

Biologist Anstalt Helgoland  
Zentrale Hamburg, Notkestr. 31  
D-22607 Hamburg, Germany

BELLAN-SANTINI, Denise

Université d'Aix-Marseille 2,  
Centre d'Océanologie de Marseille  
Station Marine d'Endoume - Luminy  
Rue de la Batterie des Lions,  
13007 Marseille, France

BISCOITO, Manuel

Museu Municipal do Funchal  
Rua da Mouraria, 31  
9000 Funchal, Madeira, Portugal

BLAKE, James A.

ENSR (Consulting, Engineering, Remediation)  
89, Water Street, Woods Hole, MA 02543, USA

BOUCHET, Philippe

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins  
et Malacologie  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
55, rue Buffon, 75005 Paris, France

BOURY-ESNAULT, Nicole

Université d'Aix-Marseille 2,  
Centre d'Océanologie de Marseille  
Station Marine d'Endoume - Luminy  
Rue de la Batterie des Lions,  
13007 Marseille, France

BURON (de), Isaure

Division of Natural Sciences and Engineering  
University of South Carolina Spartanburg  
Spartanburg, SC 29303, USA

CHILD, C. Allan

Department of Invertebrate Zoology  
National Museum of Natural History  
Smithsonian Institution, Washington,  
DC 20560, USA

COSEL (von), Rudo

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins  
et Malacologie  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
55, rue Buffon, 75005 Paris, France

DESBROYÈRES, Daniel

Département "Environnement Profond"  
IFREMER, Centre de Brest  
BP 70, 29280 Plouzané, France

DOUMENC, Dominique

Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins  
et Malacologie  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
55, rue Buffon, 75005 Paris, France

DUHAMEL, Guy

Laboratoire d'Ichthyologie Générale et Appliquée  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05, France

FAUTIN, Daphne G.

Division of Biological Sciences  
The University of Kansas  
Lawrence, KS 66045-2106, USA

GEISTDOERFER, Patrick

Laboratoire d'Ichthyologie Générale et Appliquée  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
43, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05, France

GUINOT, Danièle

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes)  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
61, rue Buffon, 75005 Paris, France

HASHIMOTO, Jun

Japan Marine Science and Technology Center  
(JAMSTEC)  
2-15, Natsushima-Cho, Yokosuka, 237 Japan

HUMES, Arthur G.

Boston University Marine Program  
Marine Biological Laboratory  
Woods Hole, MA 02543, USA

LEDOYER, Michel

CERAM, Faculté des Sciences et Techniques  
de Saint-Jérôme,  
13397 Marseille Cédex 20, France

LUTZ, Richard A.

Center for Deep-Sea Biology & Biotechnology  
Rutgers University, Dudley Road  
New Brunswick, NJ 08903-0231, USA

MIURA, Tomoyuki

Faculty of Fisheries  
Kagoshima University  
4-50-20, Shimoarata, Kagoshima 890 Japan

NEWMAN, William A.

Scripps Institution of Oceanography  
University of California, San Diego  
La Jolla, CA 92093-0202, USA

OKUTANI, Takashi

Tokyo University of Fisheries  
Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo, 108 Japan

PUGH, Philip R.

Southampton Oceanography Centre  
European Way, Empress Dock,  
Southampton, SO14 3ZH, UK

SALDANHA, Luiz

Guia Marine Laboratory  
University of Lisbon  
Estrada do Guincho, 2750 Cascais, Portugal

SEGONZAC, Michel

Département "Environnement Profond"  
IFREMER, Centre de Brest  
BP 70, 29280 Plouzané, France

SHANK, Timothy M.

Center for Deep-Sea Biology & Biotechnology  
Rutgers University, Dudley Road  
New Brunswick, NJ 08903-0231, USA

SHEIN-FATTON, Elisabeth

Laboratoire des Sciences de la Terre  
Université de Reims Champagne-Ardennes  
Faculté des Sciences, B.P. 347, 51062 Reims,  
France

SIBUET, Myriam

Département "Environnement Profond"  
IFREMER, Centre de Brest  
BP 70, 29280 Plouzané, France

SOUTHWARD, Eve C.

Plymouth Marine Laboratory  
Citadel Hill, Plymouth, PL1 2PB, UK

TYLER, Paul A.

Department of Oceanography  
University of Southampton  
Southampton Oceanography Centre  
European Way, Empress Dock,  
Southampton, SO14 3ZH, UK

VACELET, Jean

Université d'Aix-Marseille 2,  
Centre d'Océanologie de Marseille  
Station Marine d'Endoume - Luminy  
Rue de la Batterie des Lions,  
13007 Marseille, France

VAN DOVER, Cindy L.

West Coast National Undersea Research Center  
School of Fisheries and Ocean Sciences  
University of Alaska Fairbanks  
P.O. Box 757220 Fairbanks, AK 99775-7220, USA

VERVOORT, Willem

National Museum of Natural History  
P.O. Box 9517, 230 RA Leiden, The Netherlands

**VOIGHT, Janet R.**

Department of Zoology  
The Field Museum of Natural History  
Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago,  
IL 60605, USA

**VRIJENHOEK, Robert C.**

Center for Theoretical and Applied Genetics  
Rutgers University, Dudley Road  
New Brunswick, NJ 08903-0231, USA

**WARÉN, Anders**

Swedish Museum of Natural History  
Box 50007, S-10405 Stockholm, Sweden

**WILLIAMS, Austin B.**

National Marine Fisheries Service  
Systematics Laboratory, MRC 153  
National Museum of Natural History  
Washington DC 20560, USA



# The fauna of deep-sea hydrothermal vents

## an introduction

Pierre Chevaldonné

*Center for Deep-Sea Ecology & Biotechnology, IMCS, Rutgers University, New Brunswick, NJ 08903-0231, USA and IFREMER, Centre de Brest, France.*

Life — at least as we conceive it — requires a source of energy, and practically all life forms on our planet directly or indirectly use solar radiation to achieve this goal. Direct access to this energy is only available for photosynthetic organisms, whose primary production benefits the other biotic compartments. Light, however, only penetrates  $\approx 300$  m into the oceans, prompting nineteenth-century British biologist Edward Forbes to propose that life could not logically exist at depths greater than 550 m. Later discoveries proved him wrong, since life has been found in the deepest oceanic trenches. Forbes' logic was rapidly supplanted by another paradigm: the deep-sea is a desert deprived of local primary production, exclusively dependent on the weak flux of organic matter settling from the sea surface. Thus, this ecosystem has long been considered one of the poorest on Earth in terms of biomass.

Today, sending people into outer space is no longer astonishing, but, because much of our unexplored Earth is made of seawater, oceanography can still provide great surprises. An excursion of a few miles to the deep-sea floor of the Pacific Ocean would indeed bring us such a surprise: in February 1977, at a depth of 2500 m on the crest of the Galapagos Rift, John Corliss and John Edmond were the first to directly witness luxurious animal communities developing around hot springs. These communities challenged contemporary knowledge concerning deep-sea life at that time (see for example 1-5).

The spectacular views of these “oases of the abyss” rapidly circulated around the world. They are now renowned and almost familiar. The communities are not only spectacular, but they have proved to be scientifically unique, and have transformed many of our traditional views of deep-sea ecology. Today, 20 years after the initial discovery, hydrothermal vents are still at the centre of heated debates within the scientific community: did life appear at hydrothermal vents (6-8)? What is the upper limit for life of different groups of organisms (9-13)? Was photosynthesis engineered at vents (14-16)? Are El Niño events controlled by hydrothermal activity (17)? Is the volume of the oceans regulated by hydrothermal processes (18, 19)? Can we dump oil platforms into deep-sea hydrothermal vents (20, 21)? Is the Earth's deep subsurface thriving with a chemoautotrophic thermophilic biomass that is higher than the biomass produced at its surface (22)? Are there hydrothermal systems on Mars (23, 24)? Therefore, it is no wonder that some science fiction writers found inspiration in images of vent animal communities (25, 26).

Anyone who observes an active “black smoker” — one of the most spectacular manifestations of hydrothermalism — can sense the energy produced there: the fluid, superheated to more than  $350^{\circ}\text{C}$  and laden with black sulfide particles, is expelled from the seafloor at velocities of  $0.4$  to  $3\text{ m s}^{-1}$  (27) through an orifice at the top of chimney-like constructions. And indeed a smoker can generate power equivalent to 50 MW (28).

While some individuals are interested in this aspect of such energy production at vents and even have plans to use it (29), another type of energy makes this system even more interesting: the chemical energy produced by the oxidation of the fluid's reduced compounds (primarily sulfides). Chemoautotrophic microorganisms, capable of utilising this energy to synthesize organic matter, are at the base of the hydrothermal trophic web (30, 31). They enter the trophic chain either as free-living organisms consumed by primary consumers, or through epibiotic and endosymbiotic associations with invertebrates (32, 33).

The hydrothermal fauna is largely fuelled by this chemosynthetic primary production, and many species are endemic to vents with a more or less strong dependence on the fluid. Their biomass is much higher than in other non-vent abyssal environments. The unexpected Galapagos Rift discovery launched a long series of deep-sea submersible research cruises conducted by scientific teams of several nations (mainly the United States, France and Canada; later Japan and the Soviet Union). These efforts resulted in detailed descriptions of the community organisation and various aspects of the biology of some of the most prominent members of the vent fauna.

Animal communities are often distributed in concentric rings or halos (34) around the vent emissions, mainly concentrating where the diluted fluid is 10-20°C. Ambient deep-sea temperature is usually only 2-3°C.

Numerous additional chemosynthetically-based animal communities have been discovered at other active oceanic ridges, as well as at subduction zones and some passive margins characterised by particular geological features (e.g. seepage of brines or carbonates). At these so-called deep-sea "cold-seeps", community structure is very similar to that of hot vents, and numerous taxonomic affinities (mostly at the genus and family level) exist between the two systems (35, 36).

More recently, new discoveries have demonstrated that similar communities can develop around the sunken carcasses of large marine vertebrates

(37-40), or even around other masses of organic material derived from natural (41) or man-made sources (42).

These discoveries shed new light on another ecosystem found in virtually all shallow marine sediments, a few cm (sometimes mm) below the sediment-water interface, at the "chemocline" or redox potential discontinuity (RPD). Here, hydrogen sulfide produced by decaying organic matter and by anaerobic sulfate-reducing microorganisms (43) accumulates as oxygen disappears (44, 45). This complex environment has been termed the "sulfide system" by Fenchel (45) and animal communities (dominated by primitive groups of micro- and meiofauna) inhabiting the sediments have been termed "thiobios" by Boaden and Platt (46).

At the chemocline, some of the H<sub>2</sub>S produced is utilised by chemoautotrophic microorganisms, either free-living or symbiotic, associated with meiofaunal taxa and some bivalve species (Lucinidae, Thyasiridae, Solemyidae) adapted to the steep chemical gradients in this environment (47-49). The chemical environment of the "sulfide system", and that of other sulfide-rich habitats (sea-grass beds, swamps, salt marshes, mangroves, sludge outfalls), thus is similar in many respects to that of the deep-sea chemosynthetic communities, except that gradients occur in bottom sediments rather than the water column. Many of the "exceptional" adaptations observed in hydrothermal vent fauna (endosymbiosis, epibiosis, detoxification, etc.) also can be found in the thiobios. The uniqueness of hydrothermal vent faunas lies in their high productivity relative to non-vent deep-sea fauna, the large size of some of the organisms, the patchy and ephemeral nature of their habitat, and sometimes the adaptation of the fauna to high temperatures.

At seafloor spreading centres, basaltic crust becomes permeable due to numerous faults and fissures. Dense, cold ( $\approx 2^\circ\text{C}$ ) seawater penetrates into the seafloor to unknown depths and is superheated near the roof of a shallow magmatic

chamber ( $\approx 1200^\circ\text{C}$ ) beneath the ridge axes. The heated seawater is chemically altered by leaching of the surrounding rocks. The heated and buoyant fluid is then advected to the seafloor in highly localised emissions known as hydrothermal vents. When the fluid is not diluted in the subsurface, it is typically hot ( $\approx 350^\circ\text{C}$ , maximum  $404^\circ\text{C}$ ), anoxic, and acidic (pH as low as 3 and below), with a variable salinity (from a tenth to twice that of seawater). It is also usually enriched with reduced compounds such as  $\text{H}_2\text{S}$  (up to  $110 \text{ mmol kg}^{-1}$ ),  $\text{CH}_4$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $^3\text{He}$ ,  $\text{H}_2$ , and with trace elements (Li, Mn, Fe, Ba, Cu, Zn, Cd, Pb).

Hydrothermal fluids are depleted or deprived of magnesium, sulfates, nitrates and phosphates (27, 50-54). When the fluids are expelled without prior dilution, polymetallic sulfides and anhydrite (calcium sulfate) precipitate as they mix with seawater, and produce chimney-like edifices called "smokers" (55, 56). If the fluid partially mixes with seawater before reaching the seafloor, precipitation occurs mainly in the subsurface network of fissures, and a warm, almost translucent fluid diffuses at a slow rate over less localised areas. These two types of hydrothermal venting can co-occur at a single hydrothermal site.

Hydrothermal vents characterised by diffuse flow were first discovered on the Galapagos Rift, while "black smokers" were first observed at  $21^\circ\text{N}$  on the East Pacific Rise ( $21^\circ\text{N}/\text{EPR}$ ) (57). Later they were noted at other latitudes on the EPR, as well as in the Guaymas Basin, Gulf of California (all known venting sectors of this geographic area are listed in 58). Hydrothermal-vent animal communities were subsequently discovered on the northeast Pacific ridges (Explorer, Juan de Fuca, and Gorda), on the Mid-Atlantic Ridge (MAR), and at back-arc basin spreading centres in the western Pacific. Hydrothermal venting is also known to occur at the summit or flanks of some seamounts, but are not always colonised by animal communities. Shallow-water vents likewise exist in the littoral zones of active volcanic regions, but there have been very few studies of their impact on surrounding communities. Finally,

hydrothermal vents occur in some lacustrine systems such as Baikal and Tanganyika; however, they are not always associated with a specific fauna. Table 1 summarizes the general features of all known hydrothermal zones with available information on associated fauna. The location of these zones is presented in figure 1.

Life forms concentrate in the zone of mixing between the hydrothermal fluid and seawater, where environmental conditions are extremely variable. Life also exists in the periphery of this zone, in the hydrothermal plume and at inactive sulfide deposits, but has not been extensively studied there. Microbial life is highly diversified, including Bacteria and Archaea, chemoautotrophs and heterotrophs, and free-living (benthic or planktonic) or symbiotic forms, whose densities sometimes exceed those encountered in the littoral zones (59-61). These microorganisms grow at temperatures ranging from  $2^\circ\text{C}$  (seawater) to at least  $110^\circ\text{C}$  (hyperthermophiles).

Free-living forms may exist as thick bacterial mats which attract macrofaunal species (gastropods, polychaetes, small crustaceans). According to Fustec *et al.* (62), animal species living in close association with chemoautotrophic bacteria may account for up to 75-90% of the biomass observed at a vent site. These species have developed special adaptations to the hydrothermal fluid's toxicity, in order to be able to provide their symbionts with essential nutrients (32, 33, 63, 64). Communities develop around vents as small assemblages of organisms, like "islands" (sites) along the ridge axes. Many sites are relatively short-lived, with the life-span of a hydrothermal field (sites and fields: *sensu* Chevaldonné *et al.*, 58) estimated to be 10-100 years (65). In addition, since hydrothermal zones are located at spreading centres, they are affected by aperiodic volcanic and tectonic events that greatly affect the normal pattern of ecosystem development. At present, four important eruptions have been documented:  $9^\circ50'\text{N}$  on the EPR in 1991 (66, 67); CoAxial on the Juan de Fuca Ridge in 1993 (68);  $42^\circ40'\text{N}$  on the Gorda Ridge in early 1996 (69); and Loihi

Seamount in July 1996 (70). It appears, however, that the rate of temporal instability of venting activity depends on the ridge system considered. Greater instability has been observed at fast- to intermediate-spreading ridges (EPR, Juan de Fuca) than at slow-spreading ridges, such as the Mid-Atlantic Ridge (71).

Hydrothermal vent animal communities are also spectacular for their novelty: 93% of the  $\approx$  350 species (to date) occurring at vents are endemic to these systems and are new to science (72, 73). Some taxa are new at high taxonomic levels (Family and above), and some species can be considered as "living fossils" with Palaeozoic affinities (74-76). Hence, today's vent communities may derive from a global Palaeozoic vent assemblage (72). The list of hydrothermal species is

increasing every day, as new active zones are discovered or known zones are being studied in greater detail. The overall pattern is a dominance by certain groups such as molluscs, polychaetes and arthropods which make up 93% of the described species (72). Remarkably, some other important groups including echinoderms, sponges, brachiopods, bryozoans, etc., are absent (or almost so) from vents.

After 20 years of discoveries and descriptions of new species, it has become difficult to develop a global view of this fauna. References are highly dispersed in the literature. The present work, long-awaited, should provide such a comprehensive view. With its format allowing additions, it will undoubtedly become a classic companion for researchers from the international community for at least another 20 years.

# La faune des sources hydrothermales profondes

## Introduction

Toute vie, du moins telle que l'être humain la conçoit, nécessite une source d'énergie, et pratiquement toutes les formes de vie de notre planète utilisent directement ou indirectement le soleil à cette fin. L'accès direct à cette énergie n'est possible que pour les organismes photosynthétiques, dont la production primaire bénéficie aux autres compartiments biotiques. La lumière ne pénétrant environ que les quelque 300 premiers mètres des océans, c'est donc en toute logique et après quelques extrapolations que l'Anglais Forbes, au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, établit la limite de la vie à 550 m de profondeur. On a progressivement découvert par la suite que la vie était présente jusqu'au plus profond des fosses océaniques. La logique de Forbes a vite été remplacée par un autre paradigme : l'écosystème abyssal étant dénué de production primaire photosynthétique, l'abondance et la répartition des organismes dépendent essentiellement du faible flux de matière organique en provenance de la surface éclairée des océans. Cet écosystème a par conséquent longtemps été considéré comme l'un des plus pauvres de notre planète en termes quantitatifs.

Cependant, et c'est un des grands plaisirs que procure l'océanographie à une époque où la présence de l'homme dans l'espace ne surprend plus guère, un voyage de quelques kilomètres dans les profondeurs de l'Océan Pacifique suffira pour faire une surprenante découverte : en février 1977 à 2500 m de fond sur la ride des Galápagos, John Corliss et John Edmond sont les premiers hommes à observer directement des communautés animales luxuriantes qui se développent autour de sources hydrothermales, et qui défient les lois d'alors sur l'organisation de la vie à cette profondeur (voir par exemple 1-5).

Les images spectaculaires de ces " oasis " des abysses ont fait le tour du monde et sont désor-

mais presque familières. Mais ces communautés ne sont pas seulement photogéniques ; elles se sont également rapidement avérées extraordinaires sur le plan scientifique, et ont remis en cause beaucoup d'idées reçues. Aujourd'hui, 20 ans après leur découverte, les sources hydrothermales sont encore au centre de nombreux débats, parfois passionnés, qui animent régulièrement la communauté scientifique en général : l'environnement hydrothermal a-t-il été le lieu d'apparition de la vie (6-8) ? Quelle est la température limite des différents groupes d'organismes (9-13) ? La photosynthèse a-t-elle été élaborée au niveau des sources hydrothermales (14-16) ? Les phénomènes climatologiques El Niño sont-ils contrôlés par l'activité hydrothermale (17) ? Le volume des océans lui-même est-il contrôlé par l'hydrothermalisme (18, 19) ? Peut-on utiliser les sources hydrothermales comme sites d'accueil pour plates-formes pétrolières hors d'usage (20, 21) ? La croûte terrestre est-elle le siège d'une biomasse endogée thermophile chimioautotrophe supérieure à celle vivant à sa surface (22) ? Existe-t-il des systèmes hydrothermaux sous la surface de la planète Mars (23, 24) ? Aussi, il n'est pas surprenant que les communautés animales hydrothermales inspirent les auteurs de science-fiction (25, 26).

Quiconque a vu un " fumeur noir " en activité, une des manifestations hydrothermales les plus spectaculaires, ne peut qu'en retirer une impression d'énergie : un fluide chauffé à plus de 350°C, chargé de particules de sulfures noirs, est expulsé entre 0,4 et 3 m s<sup>-1</sup> (27) par un orifice situé au sommet de formations minérales en forme de cheminées. Et en effet, un seul fumeur peut ainsi développer une puissance atteignant jusqu'à 50 MW (28). Bien que certains s'intéressent à cet aspect physique de l'énergie hydrothermale et envisagent même son exploitation (29), c'est un

tout autre type d'énergie qui fait la particularité de l'écosystème hydrothermal : l'énergie chimique provenant de l'oxydation des composés réduits (principalement les sulfures) présents dans le fluide émis. Les microorganismes chimioautotrophes, capables d'utiliser cette énergie pour produire de la matière organique, sont à la base du réseau trophique hydrothermal (30, 31). Ils sont soit libres et entrent dans la chaîne alimentaire par l'intermédiaire de consommateurs primaires, soit impliqués dans des associations avec des invertébrés allant de l'épibiose à des symbioses très étroites (32, 33).

La faune alimentée (en grande partie) par cette production primaire chimiosynthétique est composée d'espèces pour la plupart endémiques et souvent strictement dépendantes du fluide, dont la biomasse est exceptionnelle pour cette profondeur. Leur découverte inattendue sur la ride des Galápagos a été le début d'une longue série de campagnes de plongées en submersibles scientifiques impliquant plusieurs nations (principalement les Etats-Unis, la France et le Canada, puis le Japon et l'Union Soviétique) qui ont depuis permis de décrire ces communautés ainsi que certains aspects de la biologie des principaux invertébrés récoltés. Ainsi, la faune est souvent distribuée en auréoles concentriques (34) autour des points d'émission de fluide hydrothermal dilué à une température voisine de 10-20°C contrastant fortement avec les 2°C du milieu ambiant. De nombreuses communautés animales à base chimiosynthétique ont depuis été découvertes sur d'autres zones actives des dorsales océaniques, mais également dans les zones de subduction et sur les marges passives présentant des contextes géologiques particuliers (résurgences carbonatées ou salines). Dans ces zones de "suintements froids", les communautés s'organisent de manière relativement similaire à celles des sources hydrothermales, et de nombreuses affinités taxonomiques (principalement aux niveaux des genres et familles) ont été observées entre ces deux systèmes (35, 36). Plus récemment, il a été observé que des communautés d'un type similaire pouvaient se

développer au niveau de carcasses de grands vertébrés marins (37-40), voire même au niveau de débris organiques divers naturels (41) ou anthropogéniques (42).

Toutes ces découvertes extraordinaires ont permis de jeter un regard nouveau sur un système beaucoup plus discret, mais aussi beaucoup plus proche de nous, et connu (méconnu ?) depuis plus longtemps. Dans pratiquement tous les sédiments marins littoraux, à quelques cm (parfois mm) de l'interface, au delà de la "chimiocline" ou "zone de discontinuité redox" (RPD), le sulfure d'hydrogène issu de la décomposition de la matière organique et de la sulfatoréduction anaérobie des microorganismes (43), s'accumule dans l'eau interstitielle, en même temps que l'oxygène disparaît (44, 45). Cet environnement complexe a été appelé "sulfide system" (45) et les communautés animales (dominées par des groupes primitifs de micro- et méiofaune) habitant ce système ont été dénommées "thiobios" (46).

Au niveau de la chimiocline, une partie de l' $H_2S$  produit est utilisé par des microorganismes chimioautotrophes, soit libres, soit symbiontes de la méiofaune ou de bivalves (Lucinidae, Thyasiridae, Solemyidae) tirant profit de cet environnement et de sa variabilité spatiale et temporelle (47-49). L'environnement chimique du "sulfide system", et des autres environnements riches en sulfures (herbiers de phanérogames marines, marécages, mangroves, zones de rejet d'effluents organiques) présente ainsi de nombreuses analogies avec celui des communautés profondes à base chimiosynthétique, mais le gradient n'y est pas situé en pleine eau.

Les nombreuses adaptations "exceptionnelles" observées chez la faune hydrothermale (endosymbioses, épibioses, détoxification, etc.) sont souvent également connues chez les organismes du thiobios, qui offrent ainsi un parallèle intéressant, et plus proche de nous. L'originalité des communautés hydrothermales réside plutôt dans leur production très forte pour le milieu abyssal, la grande taille des organismes, la distribution éparse des sites hydrothermaux et leur faible

durée de vie, ainsi que, dans certains cas, dans l'adaptation à des températures élevées.

Au niveau des zones d'accrétion océaniques que sont les dorsales, le plancher océanique est rendu perméable du fait d'une fissuration importante. L'eau de mer dense et froide ( $\approx 2^\circ\text{C}$ ) s'infiltré dans la croûte océanique, mais on ignore encore jusqu'où et quel est le degré de contact avec la chambre magmatique ( $\approx 1200^\circ\text{C}$ ) ici plus proche de la surface que partout ailleurs. Les constituants de l'eau de mer subissent alors de nombreuses altérations au contact des roches environnantes. L'eau s'échauffe, devient moins dense, puis rejaillit hors de la croûte basaltique en des points focalisés, les sources hydrothermales. Lorsqu'il ne subit pas de dilution lors de sa remontée, le fluide émis est chaud (typiquement  $\approx 350^\circ\text{C}$ , maximum  $404^\circ\text{C}$ ), anoxique, acide (pH atteignant 3,1), à salinité variable (de 0,1 à 2 fois celle de l'eau de mer), et riche en composés réduits tels que  $\text{H}_2\text{S}$  (jusqu'à  $110 \text{ mmol kg}^{-1}$ ),  $\text{CH}_4$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $^3\text{He}$ ,  $\text{H}_2$ , et de nombreux éléments normalement peu représentés dans l'eau de mer (Li, Mn, Fe, Ba, Cu, Zn, Cd, Pb) ; le fluide hydrothermal ne contient que peu ou pas de magnésium, sulfates, nitrates, et phosphates (27, 50-54). Lorsque le fluide est émis sans dilution préalable, sulfures polymétalliques et sulfates de calcium (anhydrite) précipitent pour former les édifices hydrothermaux lors du mélange avec l'eau de mer environnante (55, 56). Si un premier mélange avec l'eau de mer a eu lieu lors de la remontée, la précipitation se produit partiellement dans le réseau de fissures et le fluide s'en échappe lentement à des températures plus faibles. Dans le premier cas, l'hydrothermalisme se manifeste sous forme de fumeurs, et dans l'autre sous forme d'aires plus ou moins étendues d'émissions diffuses fréquemment translucides ou peu chargées en particules. Ces deux formes d'émission ne sont pas exclusives au sein d'un même site hydrothermal.

Après la découverte de l'hydrothermalisme de diffusion sur la ride des Galápagos, les premiers fumeurs noirs ont été observés à  $21^\circ\text{N}$  sur la dorsale du Pacifique oriental ( $21^\circ\text{N/EPR}$ ) (57), puis

en de nombreux autres endroits de cette dorsale ainsi que son prolongement dans le Bassin de Guaymas, Golfe de Californie (listés dans 58). Des communautés hydrothermales ont également été découvertes sur les dorsales du Pacifique nord-est (Explorer, Juan de Fuca, Gorda), la dorsale médio-atlantique (MAR), et au niveau des zones d'accrétion des bassins arrière-arc du Pacifique occidental. D'autres manifestations hydrothermales se produisent au sommet de certains monts sous-marins (seamounts), mais ne présentent pas toutes des communautés animales. L'hydrothermalisme littoral est assez répandu dans les régions volcaniques, mais peu étudié, et son impact sur les communautés avoisinantes est mal connu. Enfin, des sources hydrothermales existent dans certains grands lacs tels que Baïkal et Tanganyika, mais dans le cas de ce dernier, on ne signale pas de faune associée. Le tableau 1 fait la synthèse des caractéristiques générales des zones hydrothermales connues à ce jour pour lesquelles des informations sur la faune associée sont disponibles. Ces zones sont reportées sur la figure 1.

C'est dans la zone de mélange entre le fluide hydrothermal et l'eau de mer, où les conditions du milieu sont extrêmement fluctuantes, que se concentre la vie hydrothermale. Elle est cependant également présente en périphérie des sites, bien que pratiquement pas étudiée, du fait de son caractère moins spectaculaire, au niveau du panache de fluide et des dépôts de sulfures inactifs. Le compartiment microbien est très diversifié, composé de Bacteria et d'Archaea, chimioautotrophes et hétérotrophes, libres (benthiques ou planctoniques) ou symbiontes, dont la densité avoisine ou dépasse celles des eaux littorales de surface (59-61). Ces microorganismes se développent à des températures comprises entre  $2^\circ$  (celle de l'eau de mer) et au moins  $110^\circ\text{C}$  (ultrathermophilie). Les microorganismes libres forment parfois d'épais tapis sur lesquels on observe des espèces de la macrofaune (polychètes, gastéropodes, petits crustacés). De nombreuses espèces animales vivent en association plus ou moins étroite avec des bactéries chimioautotrophes. Elles constitueraient entre

75 et 90 % de la biomasse totale des sources hydrothermales (62). Ces invertébrés ont développé des adaptations particulières pour résister à la toxicité du fluide hydrothermal pour assurer les besoins nutritionnels de leurs symbiontes (32, 33, 63, 64).

Ces peuplements se regroupent autour des émissions hydrothermales, formant des populations de petite taille, distribuées en îlots (sites) le long des dorsales. Les sites sont éphémères : la durée de vie d'un champ hydrothermal (sites et champs : *sensu* Chevaldonné *et al.*, 58) est estimée entre 10 et 100 années (65). De plus, les zones hydrothermales se trouvant par définition au niveau des zones d'accrétion de la croûte océanique, elles sont épisodiquement le siège d'éruptions volcaniques remettant en cause de manière catastrophique la maturation de ces écosystèmes ; jusqu'à présent, les effets de quatre éruptions importantes ont été observés et décrits, à 9°50'N sur la dorsale du Pacifique oriental en 1991 (66, 67), à CoAxial sur la dorsale de Juan de Fuca en 1993 (68), à 42°40'N sur la dorsale de Gorda début 1996 (69), et à Loihi Seamount en juillet 1996 (70). Il apparaît cependant que le degré d'instabilité temporelle des émissions diffère selon les dorsales. L'instabilité est la plus forte au niveau des dorsales à taux d'accrétion rapide ou intermédiaire (EPR, Juan de Fuca), mais bien moindre sur la dorsale médio-atlantique, dont la vitesse d'accrétion est plus lente (71).

Les communautés animales hydrothermales sont également spectaculaires du fait de leur originalité : elles sont constituées à 93 % d'organismes nouveaux endémiques à ce système, dont plus de 350 espèces ont été décrites à ce jour (72, 73). L'originalité de ces taxa concerne parfois des niveaux taxonomiques élevés (familles et au-delà), et certaines de ces espèces présentant des caractères de " fossiles vivants " d'affinités paléozoïques (74-76), ces communautés pourraient dériver d'un assemblage datant de cette période (72). La liste des espèces hydrothermales s'agrandit de jour en jour, au fil des découvertes de nouvelles zones, ou de l'étude détaillée de sites déjà connus. On peut cependant déjà observer la dominance de certains groupes tels que mollusques, polychètes et arthropodes, qui constituent 93 % des espèces décrites (72). Certains autres groupes sont curieusement absents ou faiblement représentés, tels les échinodermes, spongiaires, brachiopodes, bryozoaires, etc.

Après 20 ans de découvertes et de descriptions de nouvelles espèces hydrothermales, il devient difficile aujourd'hui d'avoir une vue d'ensemble de cette faune, tant la bibliographie est dispersée. Le présent ouvrage, attendu depuis longtemps, devrait enfin permettre de remédier à ce problème, et son format permettant des additions, il est certain qu'il deviendra un classique indispensable aux chercheurs de la communauté internationale, pendant au moins 20 ans encore.



## References

1. R. D. Ballard, *Oceanus* **20**(3), 35-44 (1977).
2. J. B. Corliss, R. D. Ballard, *Natl. Geogr.* **152**, 440-453 (1977).
3. P. Lonsdale, *Deep-Sea Res.* **24**, 857-863 (1977).
4. J. B. Corliss, *et al.*, *Science* **203**, 1073-1083 (1979).
5. Galapagos Biology Expedition Participants, *Oceanus* **22**(2), 1-10 (1979).
6. J. B. Corliss, J. A. Baross, S. E. Hoffman, *Oceanol. Acta N°SP.4*, 59-69 (1981).
7. J. A. Baross, S. E. Hoffman, *Origins of Life* **15**, 327-345 (1985).
8. S. L. Miller, J. L. Bada, *Nature* **334**, 609-611 (1988).
9. J. W. Deming, J. A. Baross, *Geochim. Cosmochim. Acta* **57**, 3219-3230 (1993).
10. J. A. Baross, J. W. Deming, *Nature* **303**, 423-426 (1983).
11. J. D. Trent, R. A. Chastain, A. A. Yayanos, *Nature* **307**, 737-740 (1984).
12. M. Kurr, *et al.*, *Arch. Microbiol.* **156**, 239-247 (1991).
13. P. Chevaldonné, D. Desbruyères, J. J. Childress, *Nature* **359**, 593-594 (1992).
14. E. G. Nisbet, J. R. Cann, C. L. Van Dover, *Nature* **373**, 479-480 (1995).
15. J. F. Allen, *Nature* **376**, 26 (1995).
16. L. O. Björn, *Nature* **376**, 25-26 (1995).
17. D. A. Walker, *Eos Trans. Am. Geophys. Union* **76**, 33-36 (1995).
18. J. F. Kasting, N. G. Holm, *Earth Planet. Sci. Lett.* **109**, 507-515 (1992).
19. N. G. Holm, *Deep-Sea Res. II* **43**, 47-52 (1996).
20. E. G. Nisbet, M. R. Fowler, *Nature* **375**, 715 (1995).
21. H. Elderfield, *et al.*, *Nature* **376**, 208 (1995).
22. T. Gold, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **89**, 6045-6049 (1992).
23. L. L. Griffith, E. L. Shock, *Nature* **377**, 406-408 (1995).
24. H. E. Newsom, *Nature* **379**, 205-206 (1996).
25. A. C. Clarke, *2010: odyssey two*. (Del Rey, New York, 1982).
26. M. J. Costello, *La chose des profondeurs*. (Presses de la Cité, Paris, 1992).
27. R. P. Lowell, P. A. Rona, R. P. Von Herzen, *J. Geophys. Res., B* **100**, 327-352 (1995).
28. K. G. Bemis, R. P. Von Herzen, M. J. Mottl, *J. Geophys. Res., B* **98**, 6351-6365 (1993).
29. Y. V. Bubis, Z. N. Molochnikov, Y. V. Bruyakin, *Mar. Georesour. Geotechnol.* **11**, 259-261 (1993).
30. H. W. Jannasch, C. O. Wirsen, *Bull. Biol. Soc. Wash.* **6**, 325-334 (1985).
31. H. W. Jannasch, M. J. Mottl, *Science* **229**, 717-725 (1985).
32. C. R. Fisher, *Rev. Aquat. Sci.* **2**, 399-436 (1990).
33. J. J. Childress, C. R. Fisher, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30**, 337-441 (1992).
34. D. Desbruyères, *et al.*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* **295**, 489-494 (1982).
35. L. Laubier, in *Oceanography 1988 A*. Ayala-castañares, W. Wooster, A. Yáñez-Arancibia, Eds. (UNAM Press, Mexico, 1989) pp. 129-148.
36. R. A. Lutz, *Oceanus* **34**(4), 75-83 (1992).
37. C. R. Smith, H. Kukert, R. A. Wheatcroft, P. A. Jumars, J. W. Deming, *Nature* **341**, 27-28 (1989).
38. J. A. Hogler, *Palaios* **9**, 42-47 (1994).
39. B. A. Bennett, C. R. Smith, B. Glaser, H. L. Maybaum, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **108**, 205-223 (1994).
40. H. Wada, *et al.*, *JAMSTEC J., Deep-sea Res.* **10**, 37-47 (1994).
41. C. L. Van Dover, *Deep-Sea Newslett.* **14**, 5-7 (1988).
42. P. R. Dando, *et al.*, *Nature* **356**, 667 (1992).
43. B. B. Jørgensen, T. Fenchel, *Mar. Biol.* **24**, 189-201 (1974).
44. H. Theede, A. Ponat, K. Hiroki, C. Schlieper, *Mar. Biol.* **2**, 325-337 (1969).
45. T. M. Fenchel, R. J. Riedl, *Mar. Biol.* **7**, 255-268 (1970).

46. P. Boaden, H. M. Platt, *Thalassia Jugosl.* **7**, 1-12 (1971).
47. A. Fiala-Médioni, H. Felbeck, in *Animal nutrition and transport processes. 1. Nutrition in wild and domestic animals*. J. Mellinger, Ed. (Karger, Basel, 1990) pp. 49-69.
48. D. C. Nelson, B. B. Jørgensen, N. P. Revsbech, *Appl. Environ. Microbiol.* **52**, 225-233 (1986).
49. J. Ott, G. Rieger, R. Rieger, F. Enderes, *P. S. Z. N. I: Mar. Ecol.* **3**, 313-333 (1982).
50. A. C. Campbell, *et al.*, *Nature* **335**, 514-519 (1988).
51. K. L. Von Damm, *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **18**, 173-204 (1990).
52. K. L. Von Damm, in *Water-rock interaction*. Y. K. Kharaka, A. S. Maest, Eds. (Balkema, Rotterdam, 1992) pp. 1679-1680.
53. K. L. Von Damm, J. L. Bischoff, *J. Geophys. Res.*, **B 92**, 11334-11346 (1987).
54. K. L. Von Damm, *et al.*, *Nature* **375**, 47-50 (1995).
55. R. M. Haymon, *Nature* **301**, 695-698 (1983).
56. Y. Fouquet, G. Auclair, P. Cambon, J. Etou-bleau, *Mar. Geol.* **84**, 145-178 (1988).
57. F. N. Spiess, *et al.*, *Science* **207**, 1421-1433 (1980).
58. P. Chevaldonné, D. Jollivet, A. Vangriesheim, D. Desbruyères, *Limnol. Oceanogr.* **42**(1), 67-80 (1997).
59. D. M. Karl, C. O. Wirsen, H. W. Jannasch, *Science* **207**, 1345-1347 (1980).
60. M. D. Lilley, J. A. Baross, L. I. Gordon, in *Hydrothermal processes at seafloor spreading centers*. P. A. Rona, K. Boström, L. Laubier, K. L. Smith, Jr., Eds. (Plenum Press, New York, 1983) pp. 411-449.
61. D. Prieur, in *Proceedings of the 21st European Marine Biology Symposium, Gdansk, 14-19 September 1986*. R. Z. Klekowski, Ed. (Ossolineum, Wroclav, 1989) pp. 393-401.
62. A. Fustec, D. Desbruyères, L. Laubier, *Oceanol. Acta N° SP.* **8**, 15-21 (1988).
63. M. A. Powell, G. N. Somero, *Biol. Bull.* **171**, 274-290 (1986).
64. G. N. Somero, J. J. Childress, A. E. Anderson, *Rev. Aquat. Sci.* **1**, 591-614 (1989).
65. C. Lalou, *J. Mar. Syst.* **1**, 403-440 (1991).
66. R. M. Haymon, *et al.*, *Earth Planet. Sci. Lett.* **119**, 85-101 (1993).
67. R. A. Lutz, *et al.*, *Nature* **371**, 663-664 (1994).
68. C. G. Fox, *Geophys. Res. Lett.* **22**, 129-130 (1995).
69. T. M. Shank, comm. pers.
70. C. Holden, *Science* **273**, 1177 (1996).
71. D. J. Fornari, R. W. Embley, in *Seafloor hydrothermal systems: physical, chemical, biological and geological interactions*. S. E. Humphris, R. A. Zierenberg, L. S. Mullineaux, R. E. Thomson, Eds. (American Geophysical Union, Washington, 1995) pp. 1-46.
72. V. Tunnicliffe, C. M. R. Fowler, *Nature* **379**, 531-533 (1996).
73. V. Tunnicliffe, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **29**, 319-407 (1991).
74. J. H. McLean, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **319**, 1-32 (1988).
75. W. A. Newman, *Bull. Biol. Soc. Wash.* **6**, 231-242 (1985).
76. V. Tunnicliffe, *Palaios* **7**, 338-350 (1992).

Name	Location	Type	Depth (m)	Dominant fauna	Ref.
Galapagos *	E Pacific	Oceanic ridge	2450-2700	Vestimentifera, Mytilidae, Vesicomidae, Alvinellidae, Bythograeidae, enteropneusts	(3, 4)
North EPR *	E Pacific	Oceanic ridge	2000-2620	Vestimentifera, Mytilidae, Vesicomidae, Alvinellidae, Bythograeidae, Zoarcidae	(5-8)
South EPR *	E Pacific	Oceanic ridge	2600-3100	Vestimentifera, Cirripedia, actinians, Vesicomidae, Bythograeidae, Mytilidae, Zoarcidae, Alvinellidae	(9, 10)
Guaymas *	E Pacific	Sedimented ridge	2000-2050	Vestimentifera, Vesicomidae, Alvinellidae, <i>Nuculana</i>	(1, 8, 11)
Explorer	NE Pacific	Oceanic ridge	1800-1870	Vestimentifera, gastropods, Alvinellidae, Ampharetidae, actinians	(12)
Juan de Fuca	NE Pacific	Oceanic ridge	1540-2950	Vestimentifera, Vesicomidae, gastropods, pycnogonids, Alvinellidae, Ampharetidae, actinians	(1, 13)
Gorda	NE Pacific	Oceanic ridge	2700-3300	Vestimentifera, Vesicomidae, gastropods, pycnogonids, Alvinellidae, Ampharetidae, actinians	(14)
Lau	W Pacific	Back-arc basin	1600-2000	<i>Alviniconcha</i> , <i>Ifremeria</i> , <i>Acharax</i> , Mytilidae, Cirripedia, Lithodidae, Vestimentifera, Bythograeidae	(15)
Fiji	W Pacific	Back-arc basin	2000-3000	<i>Alviniconcha</i> , <i>Ifremeria</i> , Mytilidae, Bythograeidae, Alvinellidae, Cirripedia, holothurians, Lithodidae	(15, 16)
Manus	W Pacific	Back-arc basin	1630-2500	<i>Alviniconcha</i> , <i>Ifremeria</i> , Alvinocarididae, Vestimentifera, Bythograeidae, Alvinellidae, Cirripedia, holothurians	(17, 18)
Mariana	W Pacific	Back-arc basin	2500-3750	<i>Alviniconcha</i> , Mytilidae, Alvinellidae, Bythograeidae, Alvinocarididae, <i>Marianactis</i>	(19)
Okinawa	W Pacific	Back-arc basin	680-1550	Vestimentifera, Vesicomidae, Alvinellidae, Alvinocarididae, Mytilidae, Zoarcidae	(20)
Aden	Gulf of Aden	Young ridge	1400-1600	Shrimp aggregations, actinians and galatheid crabs	(9)
MAR **	Atlantic	Oceanic ridge	1575-3700	Alvinocarididae, Bythograeidae, Zoarcidae, Mytilidae, Polynoidae	(21)
Menez Gwen	W Azores	Oceanic ridge	840-870	Mytilidae, Alvinocarididae,	(22)
14°45'N	Atlantic	Oceanic ridge	2940-3005	Mytilidae, Alvinocarididae, Bythograeidae	(23)
Kaikata	S Japan	Seamount	440-910	Mytilidae, Polynoidae, gastropods, Bythograeidae	(24-26)
Nikko	S Japan	Seamount	433	Vestimentifera, cynoglossid fish	(20, 27)
Mokuyo	S Japan	Seamount	1256	Mytilidae, Vestimentifera, shrimps	(28)
Suiyo	S Japan	Seamount	1320-1371	Mytilidae, Bythograeidae, Polynoidae, shrimps	(28)
Edison	W Pacific	Seamount	1450	Vesicomidae, worms, gastropods, galatheids, shrimps, actinians	(29)
Loihi	S Hawaii	Seamount	980	Bresiliid shrimps, pogonophorans	(30, 31)
Piyp	Bering Sea	Seamount	360-450	Vesicomidae + aggregation of non-endemics	(32)
Kraternaya	Kuriles Islands	Littoral	0-30	High faunal concentration : echinoderms, bivalves <i>Conchocele</i> sp., cerianths	(33, 34)
Palos Verdes	California	Littoral	1-10	<i>Haliotis</i> concentrations	(35)
Kagoshima	S Japan	Littoral	82-110	Vestimentifera, Solemyidae, polychaetes, galatheids, shrimps	(36)
Kolbeinsey	N Iceland	Littoral	100-106	Concentration of non-endemic species: sponges, hydrozoans	(37, 38)
Milos	Aegean Sea	Littoral	3-115	Concentrations of gastropods, echiurians, polychaetes, nematodes	(39)
Capo Palinuro	Tyrrhenian Sea	Littoral	9	Concentrations of chaetopterid polychaetes, sponges, Cnidaria, oligochaetes	(40, 41)
Capo Miseno	Gulf of Naples	Littoral	0-?	Concentrations of some polychaetes	(42)
Bay of Plenty	New Zealand	Littoral	0-167	<i>Siboglinum</i> sp. Pogonophora, nematodes + concentration of local meio- and macrofauna	(43)
Baikal	Siberia	Lake	420-430	Sponges, planarians, fish, amphipods, gastropods	(44)

\* The position of all known or suspected vent sites of the EPR, Galapagos Rift and Guaymas Basin, is detailed in Chevaldonné et al. (45).

\*\* The MAR (Mid-Atlantic Ridge) zone comprises well distinct sectors: from south to north, Snake Pit, TAG, Broken Spur, and Lucky Strike. They have been grouped here since their dominant fauna is rather similar.

Table 1: Characteristics of the hydrothermal zones known to date. Only zones where associated animal communities (specialized or opportunistic) have been reported, are here mentioned. Additional useful information can be found in the review papers by Tunnicliffe (1) and Rona & Scott (2).



## References

1. V. Tunnicliffe, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **29**, 319-407 (1991).
2. P. A. Rona, S. D. Scott, *Econ. Geol.* **88**, 1935-1976 (1993).
3. R. R. Hessler, *et al.*, *Deep-Sea Res.* **35**, 1681-1709 (1988).
4. R. R. Hessler, W. M. Smithy, Jr., in *Hydrothermal processes at seafloor spreading centers* P. A. Rona, K. Boström, L. Laubier, K. L. Smith, Jr., Eds. (Plenum Press, New York, 1983) pp. 735-770.
5. D. Desbruyères, *et al.*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* **295**, 489-494 (1982).
6. A. Fustec, D. Desbruyères, S. K. Juniper, *Biol. Oceanogr.* **4**, 121-164 (1987).
7. D. Jollivet, Doctoral Thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest (1993).
8. R. A. Lutz, *Oceanus* **34**, 75-83 (1992).
9. S. K. Juniper, V. Tunnicliffe, D. Desbruyères, in *Gorda Ridge: a seafloor spreading center in the United States Exclusive Economic Zone* G. R. McMurray, Ed. (Springer-Verlag, New York, 1990) pp. 265-278.
10. P. Geistdoerfer, *et al.*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. II a* **320**, 47-54 (1995).
11. J. F. Grassle, *Adv. Mar. Biol.* **23**, 301-362 (1986).
12. V. Tunnicliffe, *et al.*, *Deep-Sea Res.* **33**, 401-412 (1986).
13. Canadian American Seamount Expedition, *Nature* **313**, 212-214 (1985).
14. C. L. Van Dover, J. F. Grassle, M. Boudrias, in *Gorda Ridge: a seafloor spreading center in the United States Exclusive Economic Zone* G. R. McMurray, Ed. (Springer-Verlag, New York, 1990) pp. 285-287.
15. D. Desbruyères, *et al.*, *Mar. Geol.* **116**, 227-242 (1994).
16. D. Jollivet, *et al.*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* **309**, 301-308 (1989).
17. S. V. Galkin, *Okeanologiya* **32**, 1102-1110 (1992).
18. W. Tufar, *Mitt. Österr. geol. Ges.* **82**, 183-210 (1990).
19. R. R. Hessler, P. F. Lonsdale, *Deep-Sea Res.* **38**, 185-199 (1991).
20. J. Hashimoto, S. Ohta, K. Fujikura, T. Miura, *Deep-Sea Res.* **42**, 577-598 (1995).
21. C. L. Van Dover, in *Hydrothermal vents and processes* L. M. Parson, C. L. Walker, D. R. Dixon, Eds. (Geological Society, London, 1995) pp. 257-294.
22. D. Desbruyères, *et al.*, *InterRidge News* **3**, 18-19 (1994).
23. Y. Bogdanov, *et al.*, *BRIDGE Newslett.* **9**, 9-13 (1995).
24. J. Hashimoto, M. Horikoshi, *Deep-Sea Newslett.* **15**, 32-34 (1989).
25. T. Miura, J. Hashimoto, *Proc. Biol. Soc. Wash.* **104**, 166-174 (1991).
26. T. Okutani, H. Saito, J. Hashimoto, *Venus Jap. J. Malacol.* **48**, 223-230 (1989).
27. M. B. Black, Ph.D. thesis, Rutgers University, New Brunswick (1996).
28. J. Hashimoto, T. Okutani, *Venus Jap. J. Malacol.* **53**, 61-83 (1994).
29. P. Herzig, *et al.*, *Eos Trans. Am. Geophys. Union* **75**, 513-516 (1994).
30. A. B. Williams, F. C. Dobbs, *Proc. Biol. Soc. Wash.* **108**, 228-237 (1995).
31. C. L. Moyer, pers. comm.
32. A. M. Sagalevich, P. V. Torokhov, V. V. Matveyenkov, S. V. Galkin, L. I. Moskalev, *Int. Geol. Rev.* **34**, 1200-1209 (1992).
33. A. V. Zhirmunsky, V. G. Tarasov, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **65**, 95-102 (1990).
34. A. P. Kuznetsov, V. P. Strizhov, S. I. Kiyashko, *Proc. U.S.S.R. Acad. Sci. (Biol.)* **3**, 301-311 (1992).
35. J. L. Stein, *Science* **223**, 696-698 (1984).
36. J. Hashimoto, T. Miura, K. Fujikura, J. Osaka, *Zool. Sci.* **10**, 1063-1067 (1993).
37. J. Ólafsson, *et al.*, in *Oceanography 1988* A. Ayala-Castañares, W. Wooster, A. Yáñez-Arancibia, Eds. (UNAM Press, Mexico, 1989) pp. 121-127.