

Mémoire

Auteur : Thérasse, Logan

Promoteur(s) : Michel, Loïc; 24012

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2023-2024

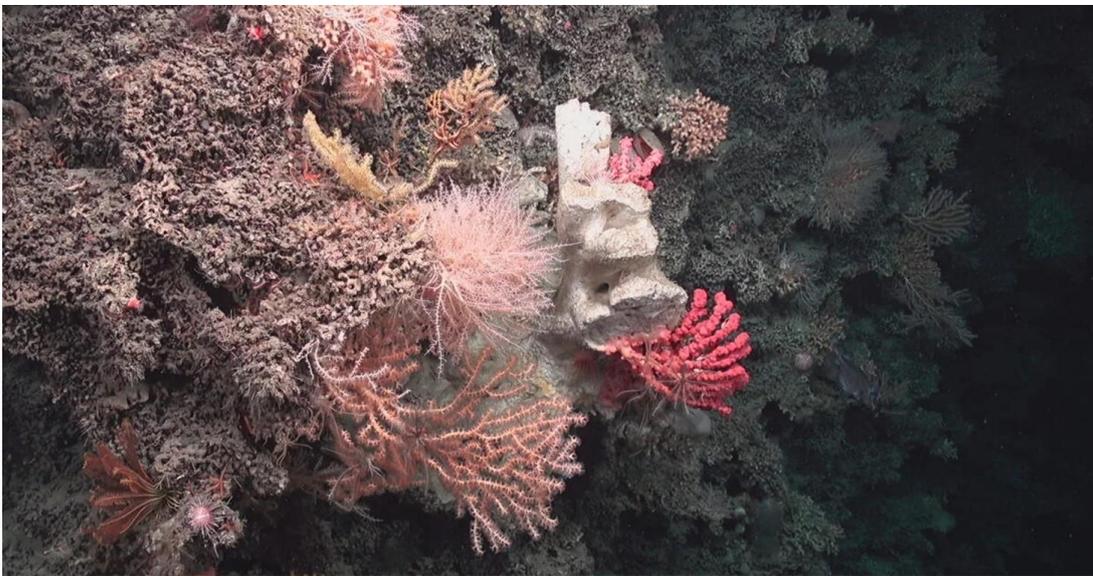
URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/21051>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Caractérisation des niches trophiques des coraux et de la
faune associée des récifs coralliens profonds du canyon
de Lampaul dans le Golfe de Gascogne, en France,
par méthodes d'isotopes stables



Logan Thérasse

Mémoire réalisé dans le cadre de l'obtention du grade
de master en Biologie des organismes et écologie, à
finalité approfondie

Septembre 2024

Laboratoire de systématique et diversité animale

Université de Liège

Promoteur : Pr. Michel Loïc (Laboratoire de systématique et diversité animale, FOCUS,
Université de Liège)

Co-promoteur : Dr. Lenaïck Menot (Laboratoire Environnement Profond, Ifremer Brest)

Table des matières

Remerciements	4
Résumé	5
Abstract	5
1 Introduction	6
1.1 L'écosystème des récifs coralliens profonds	6
1.1.1 Caractérisation générale des récifs coralliens froids	6
1.1.2 Les espèces fondatrices des récifs coralliens froids	7
1.1.3 Importance écologique des récifs froids.....	8
1.1.4 Pressions anthropiques	8
1.2 L'écologie trophique.....	10
1.2.1 Les réseaux trophiques au sein des récifs coralliens froids.....	10
1.2.2 Les isotopes stables au sein de l'écologie trophique.....	12
2 Objectifs et questions de recherche	13
3 Matériel et méthodes	14
3.1 Prélèvements des échantillons.....	14
3.2 Conditionnement des échantillons	15
3.3 Préparation des échantillons	16
3.4 Mesure des données isotopiques	17
3.5 Analyses statistiques	17
3.5.1 Analyses spatio-temporelles.....	18
3.5.2 Niches isotopiques.....	18
3.5.3 Paramètres des analyses bayésiennes	18
4 Résultats	20
4.1 Caractérisation de la communauté peuplant le canyon de Lampaul	20
4.1.1 Composition spécifique.....	20
4.1.2 Composition isotopique.....	21
4.2 Variation spatio-temporelle	24
4.2.1 Variation selon les campagnes.....	24
4.2.2 Variation liée à la profondeur	26
4.3 Les niches isotopiques sur l'ensemble du canyon.....	27
4.4 Recouvrement de niches isotopiques par taxons.....	30
4.4.1 Espace isotopique carbone – azote.....	30

4.4.2	Espace isotopique carbone – soufre	33
4.5	Les niches isotopiques par colonie	33
5	Discussion	35
5.1	Variation temporelle des niches isotopiques	35
5.2	Variation spatiale des niches isotopiques	36
5.3	Niches isotopiques sur l'ensemble du récif.....	36
5.4	Niches isotopiques des coraux	37
5.4.1	Vue globale des niches isotopiques coralliennes.....	37
5.4.2	Apport de la matière organique	38
5.4.3	Recouvrement de niches entre coraux.....	38
5.5	Niches isotopiques de la faune associée.....	39
5.5.1	Vue globale des niches isotopiques de la faune	39
5.5.2	Apport de la matière organique	40
5.6	Comparaison trophique entre coraux et leur faune associée	40
6	Conclusion.....	43
7	Critique et perspective.....	44
	Annexe	45
	Bibliographie.....	51

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier mes promoteurs, Loïc Michel et Lenaïck Menot pour leur confiance dans ce projet, leurs disponibilités, leurs précieux conseils, ainsi que leurs retours qui m'ont permis de produire mon mémoire dans les meilleures conditions.

Je tiens particulièrement à remercier Lenaïck Menot pour son accueil lors du séjour à L'Ifremer de Brest, il m'a permis d'intégrer, pendant l'espace de quelques semaines, une équipe formidable. Grâce à cela, j'ai pu élargir ma vision du travail en tant que chercheur et enrichir mes connaissances sur les écosystèmes profonds.

Je tiens particulièrement à remercier Loïc Michel pour les nombreux mois passés au sein du laboratoire de systématique et diversité animale où j'ai pu acquérir des connaissances sur les méthodes d'analyses par isotopes stables et sur les analyses statistiques, pour les nombreux retours sur ma rédaction, qui m'ont grandement aidés, et pour les nombreuses discussions concernant ce mémoire et d'autres projets de recherches.

Je remercie d'avance mes lecteurs Gilles Lepoint et Stéphane Roberty pour le temps qu'ils vont investir dans la lecture de ce mémoire. Je tiens à remercier Gilles Lepoint pour les nombreux conseils pratiques et d'analyses concernant les isotopes stables, ainsi que la confiance vis-à-vis des activités du laboratoire. Je tiens plus aussi à remercier Stéphane Roberty pour avoir enrichi mes connaissances sur les récifs coralliens, ainsi que les nombreuses discussions sur les cnidaires et les différences entre les coraux tropicaux et froids.

Je remercie chaleureusement toute l'équipe du Laboratoire Environnement Profond de l'Ifremer de Brest pour leur accueil et leur confiance. Je tiens plus particulièrement à remercier Margaux Mathieu-Resuge pour l'encadrement, les conseils, les discussions et l'intégration tout le long de mon séjour. Je remercie également Maxime Marinier pour la collaboration lors des manipulations réalisées à l'Ifremer. Je tiens aussi à remercier Valentine Meunier et Julie Tourolle pour m'avoir permis de mener à bien mon séjour à l'Ifremer.

Je voudrais remercier le département de Biologie, écologie et évolution et FOCUS pour m'avoir permis de réaliser ce mémoire sur un sujet qui me tient particulièrement à cœur, ainsi que m'avoir offert une première expérience dans la recherche scientifique.

Je tiens à remercier du fond du cœur ma famille, Daniel Thérasse, Dorian Thérasse, Julie Thérasse, Fabienne Xhrouet et Jordan Guldenpfennig pour l'aide fournie lors de la rédaction, relecture, les conseils ainsi que le soutien morale important.

Résumé

Ce mémoire s'inscrit dans le projet ChEReef (2021, 2022 et 2023) visant à caractériser l'écologie des récifs coralliens froids du canyon de Lampaul, en France. Les récifs coralliens froids sont des hotspots de biodiversité, abritant une faune hautement endémique à ces récifs. Les changements globaux et les pressions anthropiques menacent ces récifs, et plus particulièrement leurs ressources alimentaires. L'étude de leurs réseaux trophiques est donc primordiale pour appréhender la réponse de cet écosystème face à ces pressions, surtout au sein du canyon de Lampaul, où ce travail représente une des premières études trophiques. Pour caractériser l'écologie trophique de cette faune récifale, les niches isotopiques (azote, carbone et soufre) sont utilisées comme proxy des niches trophiques. Cette étude révèle qu'au sein du canyon de Lampaul, les niches isotopiques de l'ensemble de la faune sont stables dans le temps (entre les trois campagnes). En revanche, une faible variation spatiale sous forme d'un gradient horizontal existerait en son sein. En ce qui concerne les coraux, *Madrepora oculata* montrerait une niche isotopique différente de celle de *Desmophyllum pertusum* et *Solenosmilia variabilis*. Ces derniers auraient une niche isotopique assez semblable. Mais, leurs profondeurs de vie sont strictement différentes. Une ségrégation marquée sur l'utilisation des ressources est visible entre les coraux et leur faune associée. Pour finir, les niches trophiques de la faune récifale du canyon de Lampaul suivent la même tendance que celles des autres récifs coralliens froids.

Abstract

This dissertation is part of the ChEReef project (2021, 2022 and 2023) aimed at characterising the ecology of the cold coral reefs of the Lampaul canyon, France. Cold coral reefs are biodiversity hotspots, sheltering a fauna that is highly endemic to these reefs. Global change and anthropogenic pressures are threatening these reefs, particularly their food resources. The study of their food webs is therefore essential to understand the response of this ecosystem to these pressures, especially within the Lampaul canyon, where this work represents one of the first trophic studies. To characterise the trophic ecology of this reef fauna, isotopic niches (carbon, nitrogen and sulphur) are used as a proxy for trophic niches. This study reveals that within the Lampaul canyon, the isotopic niches of the fauna as a whole are stable over time (between the three sampling campaign). On the other hand, there is little spatial variation in the form of a horizontal gradient. As far as corals are concerned, *Madrepora oculata* appears to have a different isotopic niche to *Desmophyllum pertusum* and *Solenosmilia variabilis*. The ones have a fairly similar isotopic niche. However, they live at strictly different depths. A marked segregation in the use of resources is visible between the corals and their associated fauna. Finally, the trophic niches of the reef fauna of the Lampaul canyon follow the same trend as those of other cold coral reefs.

1 Introduction

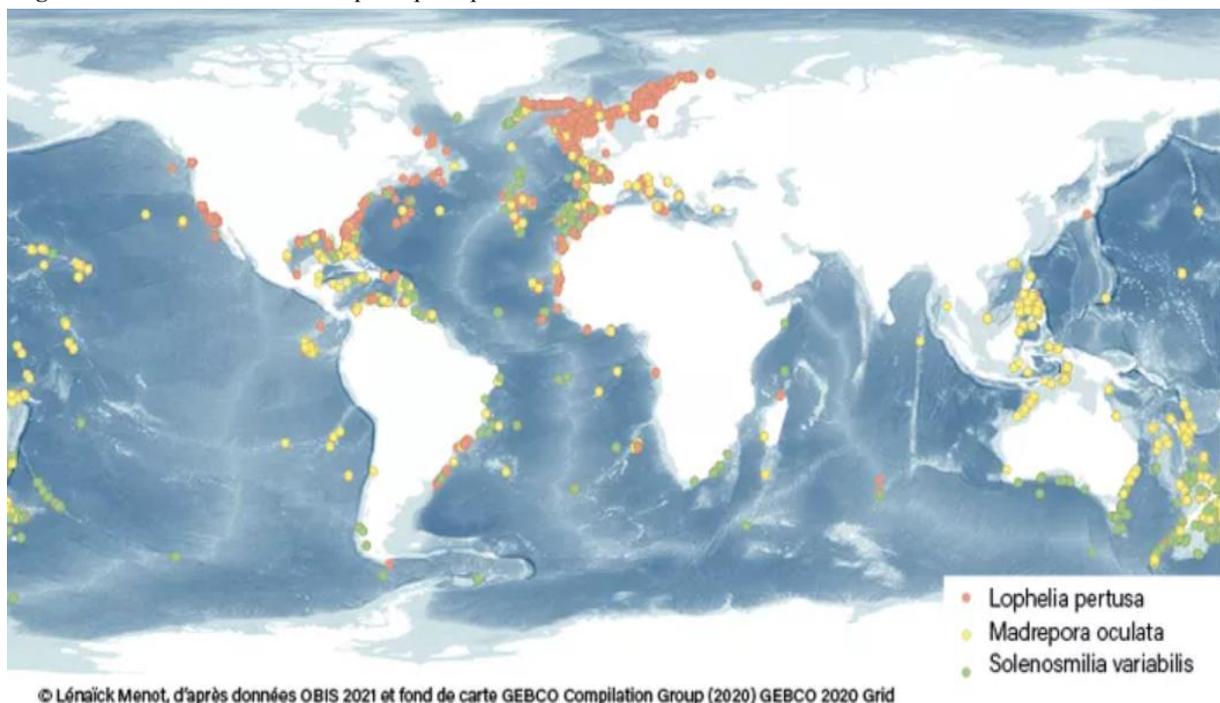
1.1 L'écosystème des récifs coralliens profonds

1.1.1 Caractérisation générale des récifs coralliens froids

Même s'ils sont connus par des pêcheurs scandinaves depuis le 18^e siècle, les récifs de corail froid (ou profond) ont subi une augmentation d'intérêt depuis le 21^e siècle (Freiwald et al., 2004). Cet essor est dû au développement de la technologie d'exploration sous-marine, comme les robots sous-marins (Freiwald and Roberts, 2005), repoussant les limites humaines face à la profondeur. Les récifs coralliens froids se répartissent globalement sur le fond des océans, lorsque l'horizon de saturation de l'aragonite (CaCO₃) le permet (Roberts et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016) (Fig.1) dans une gamme de profondeur de 50 à 4000 m (Jensen et al., 2019; Roberts, 2005) et une gamme de température stricte de 4 à 14 °C (Roberts et al., 2006). D'autres paramètres environnementaux caractérisent cette profondeur, comme l'obscurité totale (Jensen et al., 2019; Thiem et al., 2006) et la pression élevée (Roberts et al., 2006).

Cet ensemble de paramètres entraîne la distinction fondamentale entre les coraux froids et les tropicaux (Röthig et al., 2017), qui est l'absence de symbiose entre les coraux froids et le Dinoflagellé photosynthétique, Symbiodiniaceae (Freiwald et al., 2004; Röthig et al., 2017). Malgré cette différence, les récifs coralliens froids ont une richesse en termes de biomasse et de biodiversité comparables à celles des récifs tropicaux (Campoy et al., 2023; Roberts et al., 2006), faisant de ces récifs un hotspot de biodiversité et un écosystème important des grands fonds (Campoy et al., 2023; De Clippele et al., 2021; Henry et al., 2010; Roberts et al., 2006; Rossi et al., 2017).

Figure 1. : Distribution des trois espèces principales de coraux constructeurs de récifs coralliens froids



1.1.2 Les espèces fondatrices des récifs coralliens froids

Les récifs coralliens profonds sont dominés par sept espèces de coraux baptiseurs, *Desmophyllum pertusum* (Linnaeus, 1758) (anciennement appelée *Lophelia pertusa* (Linnaeus, 1758) (Addamo et al., 2016)), *Madrepora oculata* (Linnaeus, 1758), *Solenosmilia variabilis* (Duncan, 1873), *Bathelia candida* (Moseley, 1881), *Enallopsammia profunda* (De Pourtalès, 1867), *Goniocorella dumosa* (Alcock, 1902) et *Oculina varicosa* (Lesueur, 1821) (Henry and Roberts, 2017). Trois de ces espèces se retrouvent dans le canyon de Lampaul, il s'agit de *Desmophyllum pertusum*, de *Madrepora oculata* et de *Solenosmilia variabilis* (Menot and Tourolle, 2023, 2022, 2021).

Ces trois coraux sont des espèces de Scléactiniaires sans Symbiodiniaceae cosmopolitaines construisant des récifs (Maier et al., 2023; Roberts et al., 2006) (Fig.1). Leur écologie est globalement semblable (Rogers, 1999). Ces coraux ont besoin d'un substrat dur pour se développer, qu'il s'agisse d'une masse géologique (Wilson, 1979) ou d'un substrat biologique, comme le fragment des colonies mortes (Rogers, 1999). Cet exemple est l'une des méthodes de développement latéral du récif, qui peut atteindre plusieurs kilomètres de long (Roberts et al., 2006; Rogers, 1999). Une salinité comprise entre 33 et 37 ‰ est obligatoire pour répondre à la haute sensibilité de ces coraux (Freiwald, 1998), ce qui en fait des espèces exclusivement marines (Rogers, 1999). La température est également un facteur limitant pour ces espèces, elle prospère généralement dans une gamme de 4 à 14°C (Maier et al., 2023; Roberts et al., 2006; Rogers, 1999). Cependant, une adaptation à des conditions extrêmes, de $\pm 20^{\circ}\text{C}$ par *Desmophyllum pertusum* permise par leur diversité bactérienne, a été observée en mer Rouge (Röthig et al., 2017). Les variations dans le microbiome corallien sont assez marquées entre les coraux (Chapron et al., 2020; Jensen et al., 2019; Röthig et al., 2017). Mais, il existe une certaine conservation du microbiome en fonction des besoins, par exemple dans le cycle de l'azote (Kellogg, 2019).

La structure fragile de ces coraux les empêche de se développer à faible profondeur à cause de la force des vagues de surface (Freiwald, 1998; Rogers, 1999). Paradoxalement, ces coraux se développent dans les zones sous-marines où le courant profond est fort, ce qui permet un apport en nourriture idéal pour leur régime de suspensivores passifs (Freiwald, 1998), un lavement du substrat et un transport efficace des larves (Rogers, 1999). Cela implique des habitats avec une topographie favorisant les courants marins (Tunnicliffe et al., 1985), comme les parois verticales, les terrasses, les canyons, ou encore les monts sous-marins (Rogers, 1999). Même si les habitats théoriques entre ces trois coraux sont similaires, en pratique, il y a une sélection de niches. On y retrouve *Desmophyllum pertusum* et *Madrepora oculata*, qui sont liés pour former un récif, tandis que *Solenosmilia variabilis* se retrouve souvent isolé à des profondeurs plus élevées (Keller, 1993), de 1300 à 2000 m sur des monts marins (Rogers, 1999). En théorie, ce dernier prospère de 220 à 2 165 m (Raddatz et al., 2020) dans un intervalle qui est similaire à celui des deux autres coraux (200 à 2000 m) (Bajjouk et al., 2019).

Desmophyllum pertusum et *Solenosmilia variabilis* se reproduisent asexuellement par des bourgeonnements intratentaculaires, alors que le bourgeonnement de *Madrepora oculata* est extratentaculaire (Cairns, 1995). Ce développement est lent (Osman et al., 2023; Van Oevelen

et al., 2016) et aboutit en une grande richesse morphologique variant d'une colonie à l'autre (Freiwald, 1998; Wilson, 1979). La morphologie des coraux peut varier de fragile, avec un squelette à fines branches (Rogers, 1999), à robuste, avec des branches anastomosées formant de grandes colonies complexes (Freiwald, 1998). Cette richesse morphologique permet d'établir diverses niches écologiques pour la faune environnante (Auster, 2005; Costello et al., 2005; Maier et al., 2023; Van Oevelen et al., 2016; Zibrowius and Taviani, 2005).

1.1.3 Importance écologique des récifs froids

Les récifs coralliens froids sont des hotspots de biodiversité (Campoy et al., 2023; De Clippele et al., 2021; Henry et al., 2010; Roberts et al., 2006; Rossi et al., 2017). Cette biodiversité est dominée par les animaux suspensivores (Rogers, 1999), tels que des Porifera, des Cnidaria (les Actiniaria, Alcyonacea, Antipatharia, Gorgonacea et Hydrozoa) (Zibrowius and Taviani, 2005), des Echinodermata (les Crinoidea, Ophiuroidea) (Auster, 2005; Zibrowius and Taviani, 2005), des Ascidiacea (Rogers, 1999) et une épifaune associée aux coraux (Henry et al., 2010). On retrouve aussi des filtreurs comme les Bivalvia (Purroy et al., 2018; Zibrowius and Taviani, 2005) (*Acesta cf. excavata* (JC Fabricius, 1779) (Järnegren et al., 2007) et Brachiopoda), des charognards/carnivores comme *Eunice novegica* (Linnaeus, 1767) (Fauchald and Jumars, 1979; Mueller et al., 2013). Il y a également d'autres taxons comme de l'ichtyofaune (*Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809) ou *Sebastes mentale* (Travin, 1951)) (Freiwald and Roberts, 2005; Morato et al., 2020) et des Arthropoda (Amphipoda, Cirripedia, Galathea, Isopoda) (Auster, 2005; Costello et al., 2005; Van Oevelen et al., 2016). Le canyon de Lampaul accueille la majorité des espèces qui sont citées ci-dessus. (Fig. 2)

En outre, les récifs coralliens froids fournissent d'autres services écosystémiques. Les récifs coralliens produisent des ressources industrielles, pharmaceutiques et alimentaires. Les récifs participent à la régulation de cycles biogéochimiques tels que le cycle de l'azote. Ils sont aussi un puits important de carbone (Armstrong et al., 2014; Coppari et al., 2019).

1.1.4 Pressions anthropiques

Le caractère sessile et de croissance lente des coraux constructeurs de récifs et de la majorité de la faune associée (Osman et al., 2023) rend cette faune particulièrement vulnérable aux pressions anthropiques (Lesser and Slattery, 2020; Osman et al., 2023; Roberts et al., 2006; Sweetman et al., 2017), comme le chalutage de fond, le minage, l'installation pétrolière (McClain et al., 2019; Van Der Stap et al., 2016) et la pollution. Elle est aussi fragile aux changements environnementaux (Sweetman et al., 2017), tels que l'augmentation de la température, l'acidification des océans et le changement de régime hydrographique (Hirshfield et al., 2005; Morato et al., 2020; Roberts et al., 2006). Les flux nutritionnels sont directement menacés par ces perturbations (Sweetman et al., 2017). La compréhension des relations trophiques est donc nécessaire pour une conservation efficace de cet écosystème (Puglise et al., 2005).

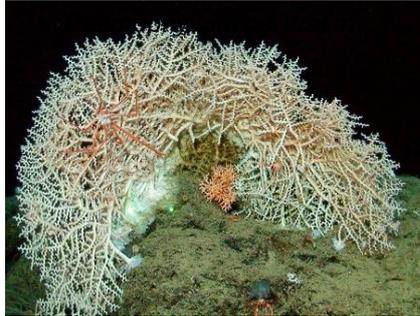
Figure 2. : Planche photo représentant une partie de la diversité des récifs coralliens profonds que l'on peut retrouver dans le canyon de Lampaul

Desmophyllum pertusum



© NOAA Ocean Explorer

Madrepora oculata



© NOAA Ocean Explorer

Solenosmilia variabilis



© Alex David Rogers

Actiniaria



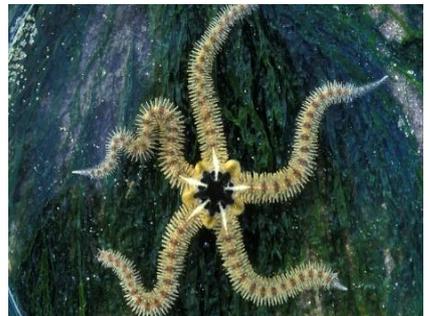
© Kåre Telnes

Eunice norvegica



© Kåre Telnes

Ophiuroidea



© Decler, Misjel

Hydrozoa



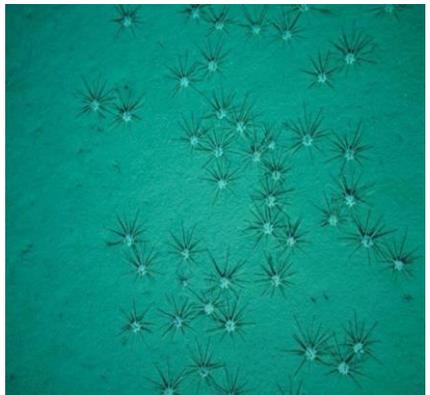
© Alexander Semenov

Alcyonacea (mauve) Gorgonaceae (blanc)



© ChEReef 2022, Ifremer

Cidaris cidaris



© Ifremer / Evhoe 2011

Crinoidea



© BobEco 2011, Ifremer

Alcyonacea (rouge) Ophiuroidea (orange centre) Solenosmilia variabilis (rose droite) Brisingida (orange droite)



© ChEReef 2022, Ifremer

Excavata sp.



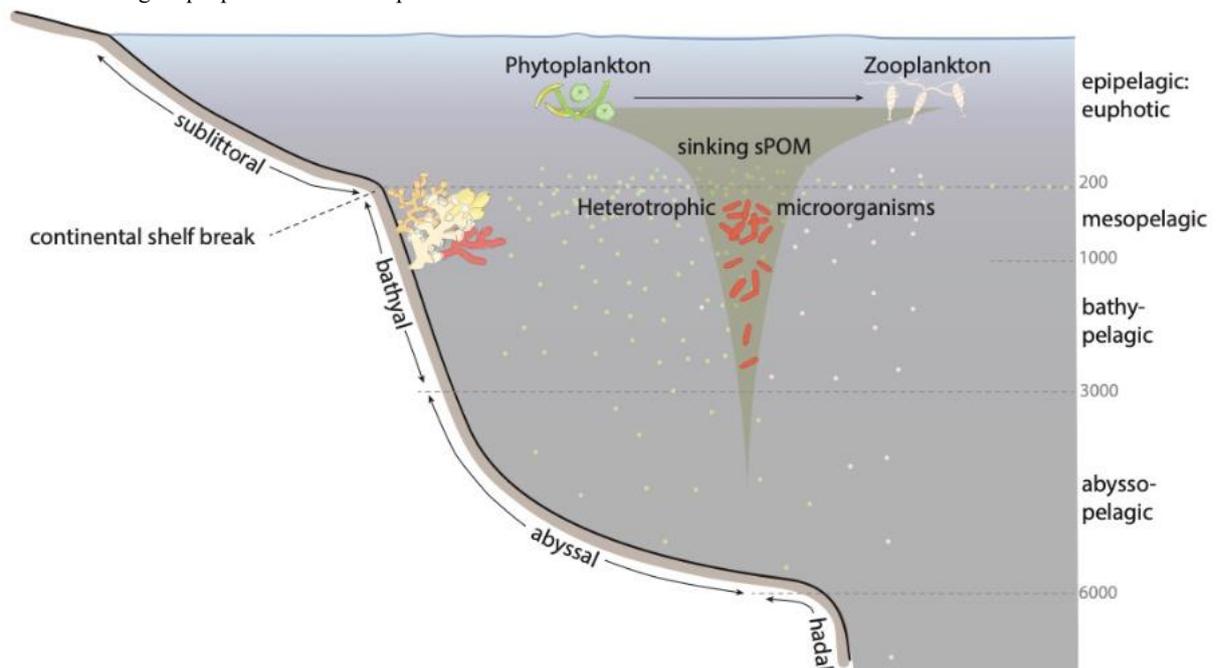
© F.Hecker

1.2 L'écologie trophique

1.2.1 Les réseaux trophiques au sein des récifs coralliens froids

L'absence de symbiodiniaceae retire la source principale de carbone des coraux froids comparés aux coraux tropicaux. Donc, l'alimentation des coraux froids est hétérotrophe (Röthig et al., 2017). La source de nourriture principale pour les êtres vivants des grands fonds est la matière organique qui provient de la zone photique (Duineveld et al., 2004; Freiwald, 2002; Maier, 2021; McClain-Counts et al., 2017; Naumann et al., 2015) (Fig.3). Elle est essentielle pour la faune des récifs profonds (Becker et al., 2009; Freiwald, 2002; Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016). Cette matière organique est composée majoritairement de débris de phytoplanctons, de faune (fèces et cadavres) (Duineveld et al., 2004; Freiwald, 2002; Naumann et al., 2015; Van Oevelen et al., 2018), ainsi que de zooplanctons vivants et migrants quotidiennement vers les profondeurs (Bandara et al., 2021; Zaret and Suffern, 1976).

Figure 3. Evolution de la matière organique de surface à travers un gradient de profondeur (Maier, 2021). sPOM représente la matière organique particulaire en suspension



L'apport de matière organique varie en fonction des conditions environnementales et de la saison (De Froe et al., 2022; Maier et al., 2023; Van Engeland et al., 2019; Van Oevelen et al., 2016). Cette variation est définie comme un environnement "festin-famine" (Maier, 2021; Maier et al., 2023) (Fig.4). Cela est caractérisé par des périodes où aucune particule de surface n'arrive au récif et des périodes d'enrichissement de matière organique qui provient de la surface (Thiem et al., 2006). Ce changement contraint la faune récifale de consommer des ressources alimentaires alternatives (Anthony and Fabricius, 2000; Osman et al., 2023), qui correspondent au bactérioplancton (Mueller et al., 2014), la matière organique du sédiment qui est remise en suspension (Roberts et al., 2006; Van Der Kaaden et al., 2021), une alimentation chimioautotrophe qui est produite par les symbiotes bactériens de la faune (Glasl et al., 2017; Meistertzheim et al., 2016; Middelburg et al., 2015; Osman et al., 2023; Vohsen et al., 2022) et

les réseaux de recyclage interne au récif qui utilisent les débris du récif comme source nutritive (Carlson and Hansell, 2015; Maier, 2021; Maier et al., 2020) (Fig.5). Certains organismes utilisent le recyclage comme source de nutrition principale, par exemple le recyclage du mucus corallien par les Porifera. Les coraux rejettent leur mucus, enrichi en déchets organiques, dans l'environnement (Maier et al., 2020). Le mucus est alors consommé par des bactéries qui prolifèrent et s'enrichissent de matière organique. Les Porifera consomment ces bactéries piégées dans le mucus corallien (De Goeij et al., 2017, 2013; Maier, 2021; Murray et al., 2019; Rix et al., 2016; Wild et al., 2008).

La grande diversité de sources alimentaires produit un large spectre trophique au sein du récif profond, ce qui crée de nombreuses niches trophiques. La concurrence pour la ressource alimentaire est réduite (Henry et al., 2010; Van Oevelen et al., 2018) et permet à la faune récifale de prospérer dans cet habitat aux conditions extrêmes. Il faut noter que la diversité et la plasticité trophique potentielle des récifs coralliens profonds sont mal documentées. Les récifs du canyon de Lampaul ne le sont pas du tout du point de vue trophique.

Lorsque deux espèces partagent une même niche trophique, elles sont susceptibles de rentrer en compétition. Cette compétition influence directement l'aptitude de ces espèces. Récurremment, une des deux espèces prend le dessus sur l'autre et la deuxième est alors obligée de changer l'utilisation de ses ressources (Garvey and Whiles, 2017).

Figure 4. Adaptations hypothétiques aux conditions alimentaires saisonnières de « festin-famine » (Maier, 2021). DOM représente la matière organique dissoute

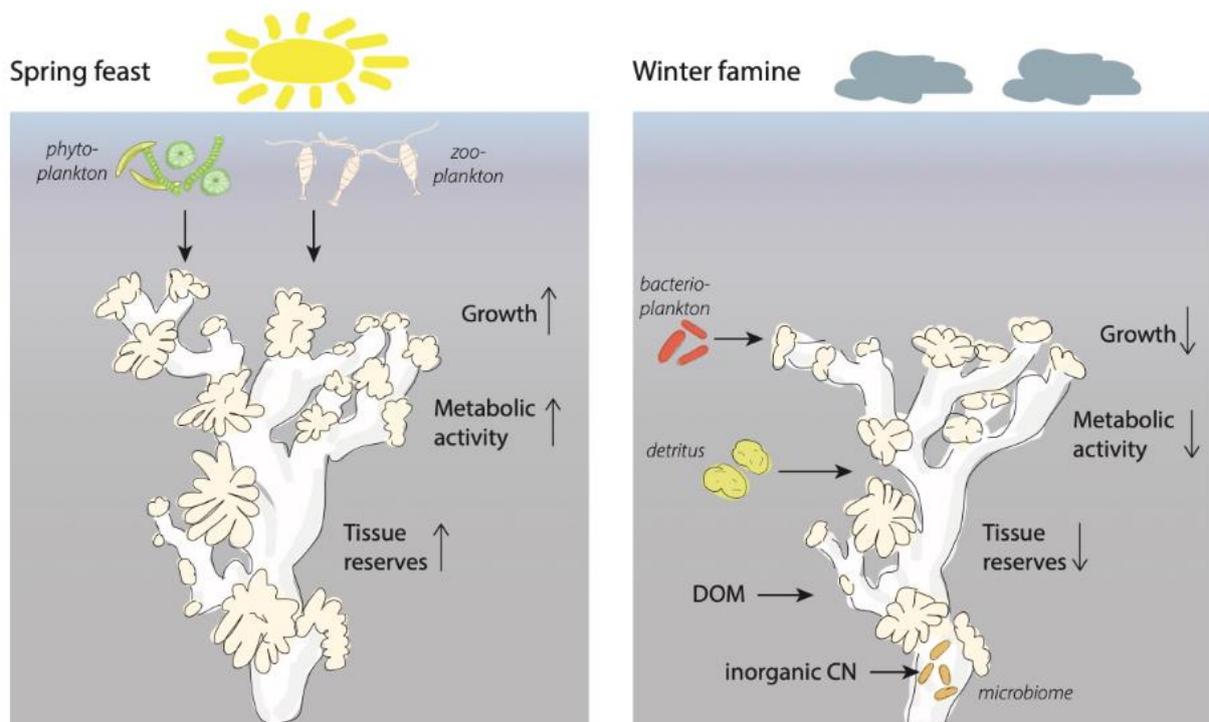
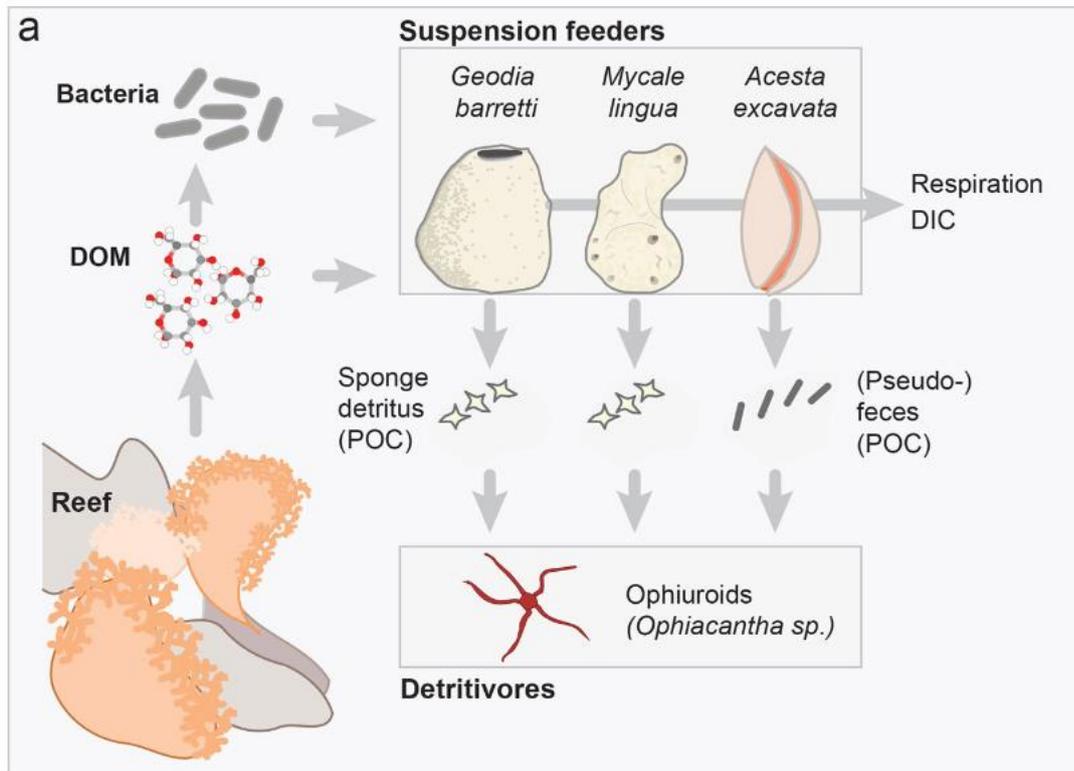


Figure 5. Voies potentielles de recyclage sur les récifs coralliens d'eau froide (Maier et al., 2020)



1.2.2 Les isotopes stables au sein de l'écologie trophique

Pour décrire l'écologie trophique d'une espèce, on utilise les isotopes stables. La niche isotopique d'une espèce est un proxy de sa niche trophique (Boschker and Middelburg, 2002; Fry, 2006; Garvey and Whiles, 2017; Layman et al., 2012; Sherwood et al., 2008). Il est important de signaler que les niches isotopiques et les niches trophiques sont deux concepts distincts. Dès lors, deux espèces qui ont une niche isotopique semblable peuvent avoir des niches trophiques différentes (Layman et al., 2012). La niche isotopique est variable dans le temps et l'espace en fonction de l'alimentation et de l'habitat d'une espèce (Flaherty and Ben-David, 2010; Fry, 2006; Layman et al., 2012).

On utilise le plus souvent les rapports isotopiques de l'azote, du carbone et du soufre (Fry, 2006). Le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) est utilisé pour déterminer la source primaire de nourriture (Fry, 2006; Layman et al., 2012; Rounick and Winterbourn, 1986; Zanden and Rasmussen, 2001). Elle provient des organismes autotrophes. Ces organismes sont à la base des réseaux trophiques (Garvey and Whiles, 2017). Le rapport isotopique du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) est utilisé pour déterminer l'origine de la source alimentaire (Fry, 2006; Layman et al., 2012). La matière organique pélagique est enrichie en sulfate (SO_4^{2-}). Le sédiment, quant à lui, est enrichi en sulfure (S^{2-}) (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987). Dès lors, les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ plus élevées représentent une source pélagique, alors que les valeurs les plus faibles représentent une source benthique (Fry, 2006; Layman et al., 2012; Peterson and Fry, 1987; Szpak and Buckley, 2020). Le rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) est utilisé pour déterminer la position trophique du consommateur (Fry, 2006; Kiriakoulakis et al., 2005; Layman et al., 2012; Post, 2002; Zanden

and Rasmussen, 2001). L'individu est enrichi en azote, comparé à sa proie (Adams and Sterner, 2000; Fry, 2006; Layman et al., 2012; Peterson and Fry, 1987; Zanden and Rasmussen, 2001). Cet enrichissement est le résultat du fractionnement isotopique de l'azote (Adams and Sterner, 2000; Zanden and Rasmussen, 2001). Généralement, le consommateur augmente sa valeur de $\delta^{15}\text{N}$ de 2,2 à 3,4%, comparée à celle de sa nourriture (Fry, 2006).

Chaque individu a une composition isotopique qui est semblable à celle de son alimentation, aux facteurs de fractionnement près. Le fractionnement isotopique est un phénomène qui se déroule durant l'assimilation de la nourriture. Lors des mécanismes d'assimilation, les isotopes légers et lourds ne vont pas réagir à la même vitesse. Cela amène en un enrichissement des isotopes lourds au sein des consommateurs par rapport à leur nourriture (Adams and Sterner, 2000; Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987; Sherwood et al., 2008; Zanden and Rasmussen, 2001).

2 Objectifs et questions de recherche

Ce mémoire s'inscrit dans le projet CheREEF. Ce projet a pour objectif d'améliorer les connaissances sur les récifs coralliens profonds du canyon de Lampaul, France (Menot and Tourolle, 2023, 2022, 2021). Ce mémoire se focalise sur la caractérisation des niches trophiques de la faune récifale au sein de ce canyon, lors des campagnes de 2021, 2022 et 2023.

L'écologie trophique des différentes espèces, peuplant les récifs coralliens profonds, est peu documentée (quelques études existent). Ces études montrent l'impact négatif des changements globaux sur les relations trophiques au sein des récifs profonds (Sweetman et al., 2017). Il est donc primordial d'étudier ces relations. De surcroît dans le canyon de Lampaul, où les récifs n'ont pas été étudiés avant ce projet.

Le but de ce travail est de caractériser les niches trophiques des coraux constructeurs de récifs et celles de leur faune associée au sein du canyon de Lampaul. Plus précisément, les questions suivantes sont abordées :

1. Les trois espèces de coraux constructeurs de récifs dépendent-elles des mêmes ressources trophiques ?
2. La faune associée utilisant les coraux comme habitat dépend-elle des mêmes ressources trophiques que celles des coraux, ou utilise-t-elle une d'autres sources de nourriture ?
3. L'utilisation des ressources alimentaires et les interactions trophiques sont-elles stables à travers les campagnes de prélèvements, ainsi qu'à travers le canyon ?

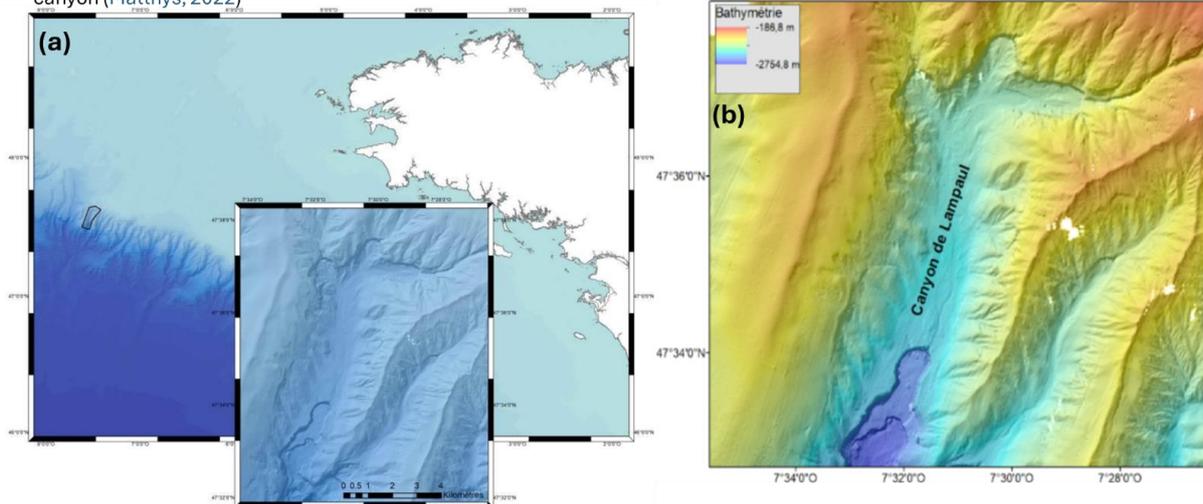
Pour ce faire, les rapports isotopiques du carbone, du soufre et de l'azote, qui sont présents dans les organismes, la matière organique particulaire (MOP) et les sédiments, sont utilisés pour déterminer les niches isotopiques des individus récifaux. Ces dernières sont utilisées comme proxy des niches trophiques.

3 Matériel et méthodes

3.1 Prélèvements des échantillons

Les individus utilisés lors de cette étude ont été prélevés lors de trois campagnes d'échantillonnage au sein du canyon de Lampaul (Fig.6). Ce canyon est l'une des nombreuses structures composant le relief du plateau continental du golfe de Gascogne, situé à environ 200 km des côtes bretonnes. Le canyon de Lampaul s'étend sur 20 km de long avec une largeur maximale de 10 km, plongeant de 700 à 3000 mètres sous le niveau de la mer. Les prélèvements ont été effectués dans des récifs de *Desmophyllum pertusum* se trouvant sur les parois des falaises à une profondeur moyenne de 800 m. Les récifs de *Madrepora oculata* se situent à la même profondeur sur des replats sédimentés en bordure de falaise. Les récifs de *Solenosmilia variabilis*, quant à eux, se trouvent à une profondeur moyenne de 1500 m. La faune associée aux colonies coralliennes a été échantillonnée de manière opportuniste lors des prélèvements des coraux.

Figure 6. Carte du canyon de Lampaul (a) Localisation du canyon (Menot and Tourolle, 2024) (b) Cartographie bathymétrique du canyon (Matthys, 2022)



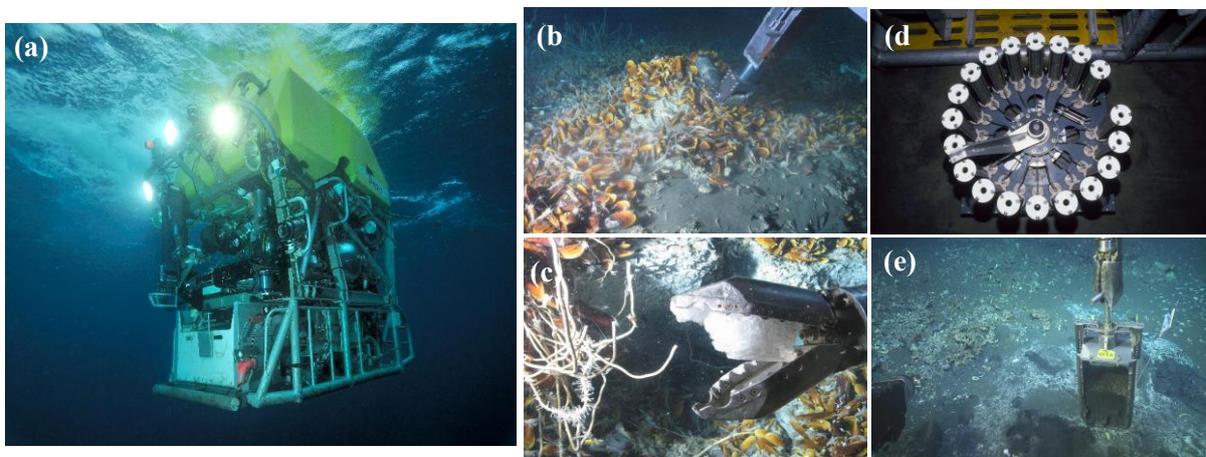
La première campagne de prélèvements est la campagne ChEReef 2021, qui s'est déroulée du 4 août au 5 septembre 2021 (Menot and Tourolle, 2021). Les coraux ont été prélevés à bord du navire Thalassa grâce au HROV (véhicule sous-marin téléopéré hybride) Ariane. Cette campagne de prélèvements s'est focalisée sur les colonies coralliennes de *Desmophyllum pertusum* et *Madrepora oculata* à une profondeur moyenne de 900 m. La deuxième campagne de prélèvements est la campagne ChEReef 2022, qui s'est effectuée du 3 au 30 août 2022 (Menot and Tourolle, 2022). Les individus ont été prélevés à bord du navire Thalassa grâce au ROV (véhicule sous-marin téléopéré) Victor 6000 (Fig. 7a). Cette campagne de prélèvements s'est focalisée sur les colonies coralliennes de *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata* et de *Solenosmilia variabilis*. La troisième campagne de prélèvements est la campagne ChEReef 2023, qui s'est déroulée du 23 août au 2 septembre 2023 (Menot and Tourolle, 2023). Les individus ont été prélevés à bord du navire Pourquoi pas ? grâce au ROV Victor 6000. Cette campagne de prélèvements s'est concentrée sur les colonies coralliennes de *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata* et de *Solenosmilia variabilis*.

Les individus ont été conservés dans des boîtes étanches isothermes dans le robot de prélèvements avant d'être remontés sur le navire. Ensuite, ils ont été identifiés aussi finement que possible puis, triés en fonction des différentes études du projet (études biomoléculaires, études de la diversité associée, études trophiques...). Pour cette étude trophique, les individus ont été conservés à -80°C pour être stockés à la même température une fois à terre jusqu'au début des manipulations réalisées dans ce travail.

Des prélèvements d'eau ont été réalisés à l'aide de bouteilles Niskin. En 2021, ces bouteilles ont été déployées depuis le bateau à l'aide d'une rosette (Fig. 7d). Ces prélèvements ont été effectués à différentes profondeurs : en subsurface, à 20 mètres, proches des colonies coralliennes (environ 800 m) et des mesures au fond (1000 à 2500 m). En 2022 et 2023, les prélèvements d'eau ont été réalisés directement par le ROV Victor6000 à proximité directe des colonies de coraux. Un filtre Whatman GF/F en fibre de verre de porosité 0.7 µm par bouteille a été utilisé pour filtrer l'échantillon d'eau récolté allant de 7.5 à 12 L.

Des échantillonnages de sédiments pour les campagnes de 2022 et 2023 ont été réalisés à l'aide d'un carottier lié au ROV Victor 6000 à deux profondeurs (Fig. 7e). La première est d'environ 800 m, profondeur, où les colonies de *Desmophyllum pertusum* et de *Madrepora oculata* prospèrent. La deuxième profondeur correspond au fond du canyon (3000 à 4000 m).

Figure 7. Matériel utilisé pour les prélèvements (a) Le ROV Victor 6000 (b) Bras de prélèvements du ROV (c) Bout du bras de prélèvements du ROV (d) Bouteilles de prélèvements d'eau (e) Piège à sédiments sous forme de carottage



3.2 Conditionnement des échantillons

Les échantillons de 2021 ont été préparés et analysés lors d'un autre travail (Le Goff, 2022). Il est primordial de noter que les manipulations effectuées dans le travail de Le Goff sont semblables aux manipulations réalisées ici. Cependant, les analyses statistiques sur les données de 2021 ont été réalisées lors de ce mémoire.

Les échantillons de 2022 et 2023 ont été placés dans des tubes fermés et congelés à une température de -80°C jusqu'en février 2024. Ensuite, ils ont été sortis et chaque tube a été recouvert d'un morceau de parafilm percé de petits trous. Après recongélation, les échantillons ont été lyophilisés.

Après un conditionnement de 30 minutes du lyophilisateur (Lyovapor L-200), les tubes paraffinés y sont placés à un cryocondenseur à -60°C en système de chauffage 30°C à 0.500 mBar sous-vide pendant 24 heures. Les tubes sont ensuite remis au congélateur à -80°C.

3.3 Préparation des échantillons

La faune (hors corail) a été placée à -20°C, le temps du broyage de 10 échantillons. Chaque échantillon a été sorti à température ambiante pour être transvasé dans un contenant en verre de 10 L. L'échantillon a été broyé grâce à des ciseaux, une spatule en inox et une pointe en plastique ou au pilon, en fonction de sa dureté. Les ustensiles ont été lavés à l'éthanol après chaque échantillon. Lorsque la quantité de matière le permettait, l'échantillon était divisé en 2 dont une moitié a été gardée pour ce travail.

Les coraux ont été réservés à -20°C, 10 par 10. Puis, ils ont été sortis 2 par 2 dans un bac rempli de glaçons le temps du broyage. Celui-ci a été effectué dans un broyeur à billes Retsch MM301 avec des contenants de 50 mL à une fréquence de 30 hertz pendant 45 secondes. Une fois le broyage terminé, la matière a été transvasée dans un récipient en verre de 10 mL. La partie contenant la matière organique des filtres a été délicatement prélevée par une lame de scalpel, en minimisant la quantité de filtres par rapport à la matière organique en réservant le prélèvement dans un pot en verre. Tous les échantillons broyés ont été maintenus à température ambiante pour le reste de la préparation.

Les échantillons ont été séparés en 3 types d'acidification afin d'éliminer les carbonates se trouvant en quantité différente dans les individus. La première est la non-acidification pour les échantillons ne possédant pas du carbonate prouvé par un échec du test champagne (absence de réaction de dégagement de CO₂ lorsqu'une partie de l'échantillon entre en contact avec de l'HCl 1 M liquide) (Jaschinski et al., 2008). Le deuxième type est l'acidification via des vapeurs d'acide, réservée aux individus contenant une quantité modérée de carbonates (réagissant donc au test champagne). Un prélèvement d'une couche fine de chaque échantillon a été réalisé dans des récipients en verre avant d'être placé 48h dans une cloche hermétique avec de l'acide fumant (HCl 37%) à l'intérieur. Après ce temps, les échantillons ont été séchés à l'étuve. Le troisième type d'acidification est réservé à la faune riche en carbonates, telle que les coraux, les mollusques, la faune (dont le test champagne réagit excessivement) ainsi que les sédiments. Une quantité adéquate de poudre (10 mg pour *Desmophyllum pertusum*, 6 mg pour *Madrepora oculata* et *Solenosmilia variabilis*, 10 mg pour la faune associée, ainsi que 25 mg pour le sédiment) a été placée dans une cupule en argent avant d'être directement mise en contact avec 200 µL de HCl 1M, ajouté en plusieurs doses (10 µL à 20 µL) pour éviter l'excès de mousse.

Les échantillons, à l'exception de ceux acidifiés en cupules en argent, ont été placés dans des cupules en étain. Les quantités de poudre, qui ont été prélevées au moyen de matériel lavé à l'eau distillée et à l'acétone après chaque échantillon, étaient de 2.5 mg pour la faune non acidifiée ou acidifiée aux vapeurs, 25 mg pour *Desmophyllum pertusum*, 15 mg de *Madrepora oculata* et *Solenosmilia variabilis*. Pour les filtres, l'entièreté de la matière prélevée a été placée dans une cupule en étain. La masse de chaque échantillon a été pesée à 10% près au moyen de la microbalance (Mettler Toledo AX105 Delta Range). Une quantité d'oxyde de tungstène

(Elementar Analysensysteme GmbH, Langensuberg, Allemagne) équivalente à l'échantillon a été ajoutée dans chaque cupule avant de la refermer et de la sceller. Une fois assuré de l'imperméabilité des cupules par trois lâchers d'une dizaine de centimètres sur une plaque en métal, les cupules ont été placées dans une séquence d'analyses comprenant également des blancs (cupules vides), des standards élémentaires, des standards isotopiques et des standards de laboratoire (poils de barbe, muscle de bar).

3.4 Mesure des données isotopiques

Un analyseur élémentaire (Vario Micro cube, Elementar) (EA) couplé à un spectromètre de masse à rapport isotopique (Isoprime PreciSION, Elementar) (IRMS) a été utilisé pour mesurer la composition isotopique des échantillons. Cette composition est exprimée par la notation δ , avec l'unité en ‰. La valeur de δ traduit la formule suivante $\frac{R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}}$, où R correspond au rapport (Fry, 2006). Le standard international est, pour le carbone, le Vienna PeeDee Belemnite (VPDB). Pour l'azote, le standard est l'air atmosphérique et le standard du soufre est le Vienna-Canyon Diablo Troilite (VCDT).

Les standards internationaux ne sont pas utilisables, ce qui implique l'utilisation de standards certifiés par l'agence internationale pour l'énergie atomique (IAEA, Vienne, Autriche). Pour le carbone, le standard est la caféine IAEA-6000 ($\delta^{13}\text{C} = -10.8 \pm 0.5\text{‰}$; moyenne \pm écart-type (SD)). Le standard de l'azote est le sulfate d'ammonium IAEA-N1 ($\delta^{15}\text{N} = 0.4 \pm 0.1\text{‰}$; moyenne \pm SD). Les standards sulfure d'argent IAEA-S1 ($\delta^{34}\text{S} = -0.3 \pm 0.3\text{‰}$; moyenne \pm SD) et sulfure d'argent IAEA-S3 ($\delta^{34}\text{S} = -0.3 \pm 0.3\text{‰}$; moyenne \pm SD) ont été utilisés pour le soufre. Le standard élémentaire est représenté par l'acide sulfanilique (Sigma-Aldrich, Saint-Louis, Missouri, États-Unis) ($\delta^{13}\text{C} = -25.6 \pm 0.4\text{‰}$; moyenne \pm SD, $\delta^{15}\text{N} = -0.13 \pm 0.4\text{‰}$; moyenne \pm SD et $\delta^{34}\text{S} = 5.9 \pm 0.5\text{‰}$). Les dérivations standards liées aux mesures des échantillons par l'IRMS sont 0.3‰ pour le carbone et 0.7‰ pour l'azote et le soufre.

3.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées par l'intermédiaire des logiciels Excel et R version 4.3.2. Le logiciel R a été accompagné des packages suivants : dplyr (Yarberry, 2021), ggplot2 (Wickham et al., 2016) et SIBER (Jackson et al., 2019).

La majorité des analyses a été réalisée sur un sous-échantillonnage de la faune récifale. Ce pool d'individus est composé des taxons les plus représentés à travers les années (taxons dominants). Ces taxons ont été sélectionnés par leur récurrence (présence sur minimum deux campagnes) et par leur abondance (minimum trois individus par campagne). Cette faune dominante est composée des taxons suivants : *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Acesta* sp., Actiniaria, Bivalvia, Crinoidea, *Eunice norvegica*, Hydrozoa, Ophiuroidea.

3.5.1 Analyses spatio-temporelles

Les analyses statistiques pour la variation temporelle ont été réalisées sur les taxons les plus représentés. Un test de normalité de Shapiro-Wilk a été effectué primordialement sur chaque donnée isotopique selon les années. Ensuite, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été effectué sur les mêmes paramètres. Les tests statistiques ont été accompagnés par une analyse des enveloppes convexes des moyennes des taxons dominants dans chaque espace isotopique pour chaque campagne de prélèvements, grâce au package ggplot2. Cette analyse visuelle a été renforcée par le calcul des métriques de Layman. Une analyse des aires d'ellipses standards corrigées (SEAC) contenant 40% des données, exprimée en $\%^2$, a été effectuée par le modèle bayésien dans les deux espaces isotopiques. Toutes les analyses, autres que les tests statistiques, ont été réalisées par le package SIBER (Jackson et al., 2019).

La variation spatiale a été investiguée par les tests statistiques de Shapiro-Wilk et de corrélation de Kendall sur la variable profondeur avec celle des valeurs isotopiques pour l'ensemble des données et celle des taxons dominants. Les tests statistiques ont été accompagnés d'une représentation graphique en plot de chaque valeur isotopique selon la profondeur, grâce au package ggplot2 (Wickham et al., 2016).

3.5.2 Niches isotopiques

Les niches isotopiques, sur l'ensemble de l'environnement, ont été étudiées par l'analyse des enveloppes convexes dans chaque espace isotopique pour chaque campagne. Cette analyse visuelle a été effectuée sur l'ensemble des données à l'aide des packages ggplot2 et SIBER (Jackson et al., 2019; Wickham et al., 2016).

L'analyse des niches isotopiques, par le prisme des colonies coralliennes, a été réalisée par l'intermédiaire du test statistique de Kruskal-Wallis et des données de recouvrement relatif (en %) des SEAC des colonies dans chacun des espaces isotopiques, qui ont été obtenues par le modèle bayésien, grâce au package SIBER (Jackson et al., 2019). Les colonies coralliennes ont été sélectionnées par le nombre de taxons communs partagés entre les deux colonies de minimum cinq et que le corail soit du même taxon et de la même campagne entre les deux colonies.

L'analyse des niches trophiques par taxons dominants a été réalisée à l'aide d'une analyse visuelle des SEAC dans les deux espaces isotopiques pour chaque année, grâce au package ggplot2 (Wickham et al., 2016). Couplée à des analyses des valeurs relatives des recouvrements des SEAC entre chaque espèce de corail et chaque taxon les plus récurrents, qui ont été effectuées par le modèle bayésien, grâce au package SIBER (Jackson et al., 2019).

3.5.3 Paramètres des analyses bayésiennes

L'ensemble des analyses bayésiennes ont été faites avec les mêmes paramètres. Le nombre d'itérations du modèle a été de $2 \cdot 10^6$. Le nombre de valeurs initiales rejetées a été de 1000. L'intervalle d'amincissement a été de 10. Le nombre de chaînes, qui ont été exécutées, a été de 2.

Tableau 1. Tableau récapitulatif des moyennes et écarts-types des valeurs isotopiques et de profondeur de chaque taxon pour chaque campagne

taxon	année	n	m ± sdδ13C(‰)	m ± sdδ15N(‰)	m ± sdδ34S(‰)	m ± sddepth(m)
<i>Desmophyllum pertusum</i>	2021	17	-21,8 ± 0,9	11,2 ± 0,9	17,5 ± 1,1	796,24 ± 7,53
	2022	14	-23,2 ± 0,5	8,8 ± 0,4	19,5 ± 0,4	878,86 ± 158,44
	2023	8	-23,2 ± 0,8	8,7 ± 0,7	19,5 ± 1,3	818,88 ± 46,06
<i>Madrepora oculata</i>	2021	21	-21,7 ± 0,7	11,7 ± 1,7	18,3 ± 1,6	808,81 ± 38,87
	2022	20	-22,9 ± 0,6	10,4 ± 0,9	19,4 ± 1,1	861,85 ± 168,18
	2023	18	-23,4 ± 1,3	9,9 ± 1,6	19,4 ± 0,8	782,35 ± 9,45
<i>Solenosmilia variabilis</i>	2022	11	-23,4 ± 0,8	8,5 ± 0,9	19 ± 1,4	1528,64 ± 135,44
	2023	4	-24,1 ± 0,6	9,1 ± 1,5	19,8 ± 0,5	1580 ± 0
<i>Acanella</i>	2022	1	-18,7 ± 0	4,5 ± 0	14,7 ± 0	1333 ± 0
<i>Acanthogorgiidae</i>	2023	1	-21,3 ± 0	9,3 ± 0	19,3 ± 0	809 ± 0
<i>Acesta sp.</i>	2022	13	-17,6 ± 0,8	9,3 ± 0,4	18,1 ± 1,6	1145,54 ± 381,26
	2023	10	19,8 ± 1,9	9,4 ± 0,6	18,6 ± 2	770,4 ± 17,71
Actiniaria	2021	12	-20,8 ± 0,5	7,6 ± 0,4	17 ± 0,3	803,33 ± 6,28
	2022	13	-20,5 ± 1,2	8,2 ± 0,9	18,7 ± 1,6	925,77 ± 265,99
	2023	5	-21,1 ± 0,7	8 ± 1,2	19,3 ± 0,5	814,2 ± 46,54
<i>Alcyonacea</i>	2022	8	-21,3 ± 0,8	6,9 ± 1,9	18,6 ± 1	1047,75 ± 377,98
<i>Ampharetidae</i>	2022	1	-21,3 ± 0			783 ± 0
<i>Amphinomidae</i>	2022	1	-19,5 ± 0	9,2 ± 0	14,8 ± 0	783 ± 0
<i>Amphipoda</i>	2023	1	-11,2 ± 0	0 ± 0	18,6 ± 0	789 ± 0
<i>Annélide</i>	2022	1	-19,3 ± 0	9,6 ± 0	21,2 ± 0	1601 ± 0
<i>Antipatharia</i>	2021	2	-18,6 ± 0,8	8,4 ± 0,1	17,5 ± 8,9	790 ± 0
	2022	1	-21,4 ± 0	7,3 ± 0	20 ± 0	804 ± 0
<i>Ascidacea</i>	2021	3	-18,5 ± 1,3	10,5 ± 1,1	17,3 ± 0,4	806 ± 0
	2022	1	-18,9 ± 0		17,8 ± 0	982 ± 0
Bivalvia	2021	8	-18,2 ± 1	10,3 ± 0,7	16 ± 0,9	873,13 ± 32,45
	2022	1	-17,8 ± 0	9,7 ± 0	17,7 ± 0	799 ± 0
	2023	9	-19,2 ± 1,1	9,8 ± 2,3	19,1 ± 1,1	884,89 ± 255,21
Brachiopoda	2022	9	-20,5 ± 2,1	8,2 ± 2,3	18,4 ± 1,7	1065,11 ± 402,3
	2023	1	-18,8 ± 0	7,9 ± 0	17,4 ± 0	786 ± 0
<i>Brisingidae</i>	2022	1	-19,8 ± 0	8,8 ± 0	14,6 ± 0	1609 ± 0
<i>Caridea</i>	2022	2	-18,1 ± 0,7	8,9 ± 1,1	18,6 ± 0,8	1199,5 ± 586,19
<i>Cidarididae</i>	2022	6	-18 ± 1,5	13 ± 1,1	18,8 ± 0,8	792,17 ± 8,3
	2023	1	-21,4 ± 0	7,7 ± 0	19,6 ± 0	784 ± 0
<i>Cirripède Bathylasma</i>	2022	11	-20,4 ± 1	8,4 ± 0,7	19,5 ± 0,6	1493,36 ± 320,35
<i>Cnidaria</i>	2022	4	-21,1 ± 1,6	2,8 ± 0	18,1 ± 1	1440,25 ± 330,89
	2023	3	-21 ± 2,8	7,4 ± 0	15 ± 0,7	1580 ± 0
Crinoïdea	2021	8	-21,1 ± 0,2	9,8 ± 0,4	16,2 ± 1,4	790 ± 0
	2022	13	-19,4 ± 2,1	7,8 ± 0,9	18,6 ± 2,2	849,15 ± 217,65
	2023	5	-20,5 ± 1,2	7,7 ± 2,1	19,3 ± 0,7	954,6 ± 341,34
<i>Crustacea</i>	2023	1	-17,5 ± 0	7,8 ± 0	19,4 ± 0	890 ± 0
<i>Echinoidea</i>	2021	1	-19,5 ± 0	11 ± 0	15,1 ± 0	
<i>Echiura</i>	2022	1	-20,3 ± 0	9,5 ± 0	19,3 ± 0	1614 ± 0
<i>Enalopsammia</i>	2022	1	-21,7 ± 0	6,6 ± 0	17,8 ± 0	947 ± 0
<i>Eunice norvegica</i>	2021	9	-19,1 ± 1,2	10,8 ± 1	16,7 ± 0,4	788,8 ± 7,43
	2022	18	-19,8 ± 1,3	10,3 ± 1,2	15,8 ± 1,4	1125 ± 349,87
<i>Foraminifera</i>	2022	1	-19,8 ± 0	10,2 ± 0	19,5 ± 0	805 ± 0
<i>Galatheoidea</i>	2021	3	-21 ± 1,6	9,6 ± 0,4	15 ± 1,6	790 ± 0
	2022	1	-19,9 ± 0	8,5 ± 0	19,5 ± 0	804 ± 0
	2023	2	-16,3 ± 0,5	9,2 ± 0,2	18,7 ± 0,4	807,5 ± 0,71
Gastropoda	2021	1	-18 ± 0	12,7 ± 0	16,7 ± 0	790 ± 0
	2022	2	-20,3 ± 0,6	9,5 ± 1,4	18,5 ± 0	792,5 ± 6,36
	2023	1	-18,9 ± 0	10,3 ± 0	17,1 ± 0	808 ± 0
<i>Germonea</i>	2022	1	-21,9 ± 0	4,8 ± 0	18,8 ± 0	1084 ± 0
<i>Gorgone</i>	2022	3	-21,1 ± 0,9	6,7 ± 0,8	19,8 ± 0,5	1620,33 ± 208,45
<i>Gorgonocephale</i>	2022	1	-18,7 ± 0	9,6 ± 0	18,9 ± 0	1629 ± 0
<i>Hesionidae</i>	2022	6	-19,1 ± 0,3	10 ± 0,5	16,5 ± 1,7	907 ± 178,57
<i>Hexactinellida</i>	2023	2	-17,3 ± 2	0 ± 0	15,8 ± 0,6	809,5 ± 2,12
<i>Hyalonema</i>	2022	2	-20,1 ± 0,5	12,9 ± 0,2	18,4 ± 2,1	1278 ± 0
Hydrozoa	2021	3	-20,4 ± 0,7	9,6 ± 0,2	13,1 ± 3,4	790 ± 0
	2022	4	-21,1 ± 1,9	6,9 ± 1,3	17,8 ± 1,5	1220 ± 409,27
	2023	4	-19,3 ± 2	7,4 ± 0,6	18 ± 1,6	808,25 ± 0,5
<i>Incertae sedis</i>	2023	1	-20,5 ± 0	6,6 ± 0	20,5 ± 0	1564 ± 0
<i>Isididae</i>	2022	1	-18,1 ± 0	8,1 ± 0	17,7 ± 0	1082 ± 0
	2023	1	-22,3 ± 0	1 ± 0	16 ± 0	1579 ± 0
<i>Isopoda</i>	2023	1	-18,1 ± 0	8,4 ± 0	19,4 ± 0	784 ± 0
<i>Leiopathes</i>	2022	1	-21,5 ± 0	8,1 ± 0	19,9 ± 0	980 ± 0
<i>Lumbrinerio</i>	2022	1	-21,1 ± 0	9,5 ± 0	14,6 ± 0	788 ± 0
<i>Narella</i>	2022	1	-20,9 ± 0	8,7 ± 0	19,3 ± 0	788 ± 0
<i>Neredidae</i>	2022	1	-22,2 ± 0	6,9 ± 0	13,9 ± 0	1249 ± 0
<i>Octocorail</i>	2023	1	-19,8 ± 0	6,4 ± 0	18,2 ± 0	1580 ± 0
<i>Ophiuroidea</i>	2021	26	-21,8 ± 2,8	9,6 ± 0,8	15,2 ± 1,5	869,17 ± 3,98
	2022	25	-21,1 ± 2,5	6,7 ± 2,8	17,6 ± 2,3	950,64 ± 344,88
	2023	11	-20 ± 2,4	6,3 ± 2,3	17,5 ± 2,7	1147 ± 403,39
Pectinoïdea	2022	10	-19,6 ± 0,6	9,7 ± 1,8	17,9 ± 1,9	893,7 ± 191,11
	2023	1	-20,6 ± 0	9,9 ± 0	19,4 ± 0	762 ± 0
<i>Pennatula</i>	2022	1	-21,1 ± 0	9 ± 0		1133 ± 0
<i>Phyllosocidae</i>	2022	1	-21,1 ± 0	8,4 ± 0	13,2 ± 0	783 ± 0
<i>Polychaeta</i>	2022	1	-21,8 ± 0	10,3 ± 0	19,5 ± 0	783 ± 0
Polynoïdea	2021	2	-16,8 ± 1,4	11,8 ± 0,2	17,2 ± 0,9	783 ± 9,9
	2022	19	-20,2 ± 0,8	9 ± 1,6	15,8 ± 1,8	1087,58 ± 376,78
<i>Poriferae</i>	2022	8	-19,5 ± 1,4	6,9 ± 1,9	18,2 ± 2,7	1000,75 ± 369,95
<i>Serpulidae</i>	2022	1	-20,3 ± 0	10,5 ± 0	20,5 ± 0	1249 ± 0
<i>Stichopathes</i>	2022	1	-21,1 ± 0	7,2 ± 0	19,5 ± 0	1095 ± 0
<i>Syllidae</i>	2022	1	-21,9 ± 0			786 ± 0
Filtre	2021	27	-23,7 ± 1,4	6,7 ± 2,3		609,85 ± 739,2
	2022	4	-23,6 ± 1,8	8,4 ± 0,9	19,9 ± 1,1	805,25 ± 33,23
	2023	9	-26,2 ± 1,9	6,1 ± 1,7	14,5 ± 1,4	977 ± 338,89
Sédiment	2022	6	-24,1 ± 2	0,9 ± 0	11,7 ± 2,1	777,5 ± 1,22
	2023	16	-22,8 ± 1,6	4,7 ± 1,7	13,3 ± 2,8	3064,2 ± 1223,98

Avec n qui représente le nombre d'individus. m qui représente la moyenne de la valeur isotopique ou de la profondeur. sd qui représente l'écart-type de la valeur isotopique ou de la profondeur. depth qui représente la profondeur.

4 Résultats

4.1 Caractérisation de la communauté peuplant le canyon de Lampaul

4.1.1 Composition spécifique

Pour ce travail, 451 échantillons de faune répartis sur les trois campagnes d'échantillonnages ont été analysés. La campagne de 2021 représente 116 échantillons, celle de 2022, 244 échantillons et celle de 2023, 91 échantillons. Au total, ces échantillons représentent 55 taxons, dont 3 coraux constructeurs de récifs (*Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*) et 52 de faune associée au récif. De plus, 40 échantillons de matière en suspension et 16 de sédiments ont été analysés. Dix taxons sont les plus récurrents, représentant 68.51% (n = 309) de l'abondance totale : *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Acesta sp.*, Actiniaria, Bivalvia, Crinoidea, *Eunice norvegica*, Hydrozoa, Ophiuroidea. Les 45 taxons restants (n=142) représentent, quant à eux, 31.49% des échantillons.

Les 116 individus de la campagne de 2021 sont répartis en 14 taxons, dont 2 constructeurs de récifs (*Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*) et 12 de faune associée au récif. Ce pool est accompagné de 27 données de MOP. Dans le pool total, 8 taxons (n = 104) sont les plus récurrents, représentant 89.66% de l'abondance totale : *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, Actiniaria, Bivalvia, Crinoidea, *Eunice norvegica*, Hydrozoa, Ophiuroidea. Les 6 taxons restants (n=12) représentent, quant à eux, 10.35%.

Les 254 individus de la campagne de 2022 sont répartis en 47 taxons, dont 3 constructeurs de récifs (*Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*) et 44 de faune associée au récif. Ce pool est accompagné de 4 données de MOP et 6 données de sédiments. Dans le pool total, 9 taxons (n = 131) sont les plus récurrents, représentant 51.58% de l'abondance totale : *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Acesta*, Actiniaria, Crinoidea, *Eunice norvegica*, Hydrozoa, Ophiuroidea. Les 38 taxons restants (n=125) représentent, quant à eux, 49.21%.

Les 91 individus de la campagne de 2023 sont répartis en 23 taxons, dont 3 constructeurs de récifs (*Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*) et 20 de faune associée au récif. Ce pool est accompagné de 9 données de MOP et 10 données de sédiments. Dans le pool total, 9 taxons (n = 73) sont les plus récurrents, représentant 80.22% de l'abondance totale : *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, *Solenosmilia variabilis*, *Acesta*, Actiniaria, Bivalvia, Crinoidea, Hydrozoa, Ophiuroidea. Les 14 taxons restants (n=18) représentent, quant à eux, 19.78%.

Les taxons dominants (Tab. 1) peuvent être classés en trois groupes selon leurs profondeurs d'échantillonnage. Le premier regroupe les taxons qui vivent à une profondeur de ±700 à 1100 mètres. On y retrouve *Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata*, les Actiniaria et les Bivalvia. Le deuxième regroupe les taxons qui vivent à une profondeur de ±1200 à 1700 mètres. Seul *Solenosmilia variabilis* y est présent. Le troisième groupe rassemble les taxons qui peuvent

vivre à travers les deux groupes précédents. On y retrouve *Acesta sp.*, les Crinoidea, *Eunice norvegica*, les Hydrozoa et les Ophiuroidea.

4.1.2 Composition isotopique

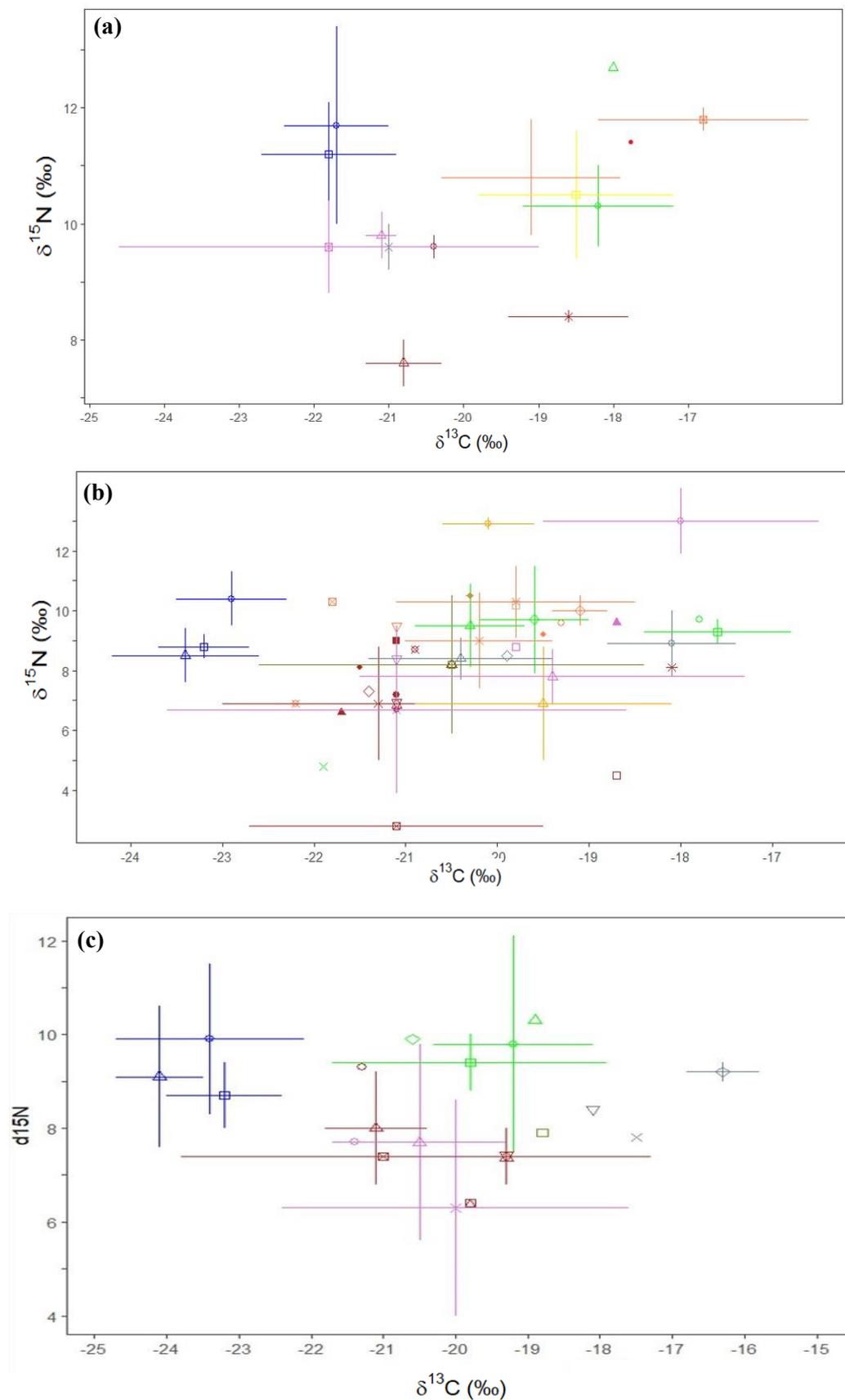
Sur l'ensemble des campagnes, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -29.6 à -15.8‰ avec une valeur moyenne de -21.1‰ (n=509), les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de 0.9 à 14.1‰ avec une moyenne de 9.0‰ (n=441) (Fig. 8) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ varient de 8.8 à 22.4‰ avec une moyenne de 17.7‰ (n=454) (Fig. 8).

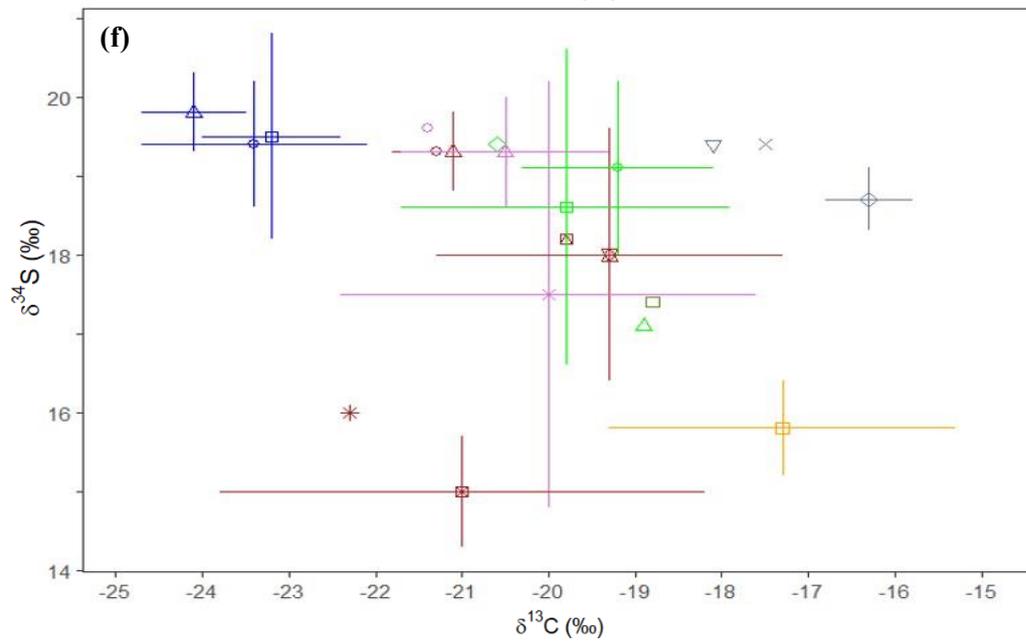
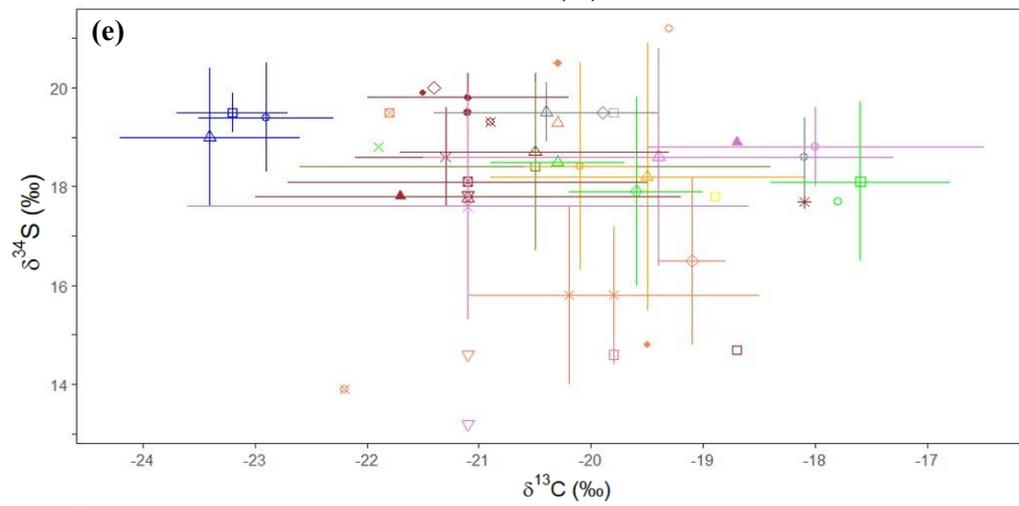
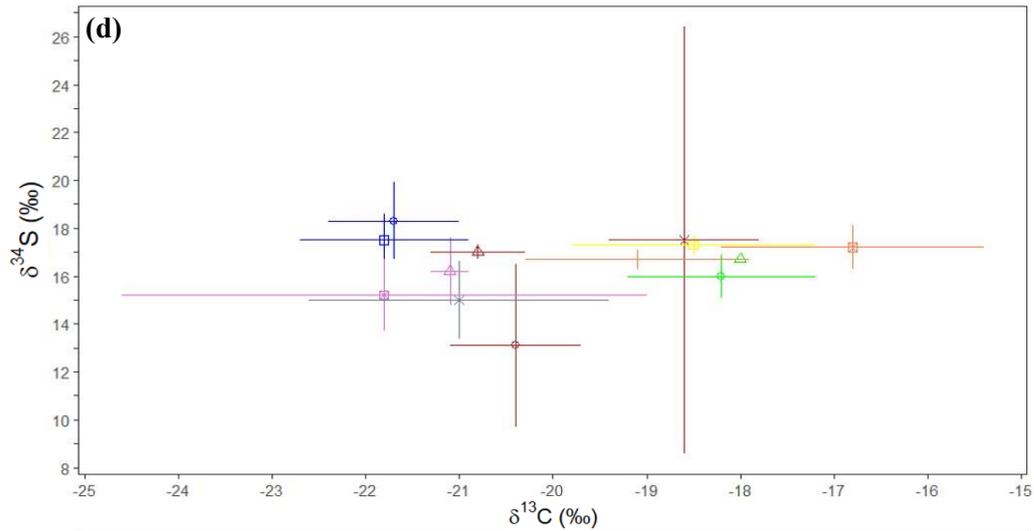
Pour la campagne de 2021, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -29.5 à -15.9‰ avec une valeur moyenne de -21.4‰ (n=143), les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de 3.3 à 14.1‰ avec une moyenne de 9.7‰ (n=136) (Fig.8a,) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ varient de 10.2 à 22.4‰ avec une moyenne de 16.6‰ (n=116) (Fig. 8d).

Pour la campagne de 2022, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -28.8 à -16.1‰ avec une valeur moyenne de -20.7‰ (n=256), les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de 0.9 à 14.1‰ avec une moyenne de 8.8‰ (n=217) (Fig.8b) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ varient de 9.5 à 21.6‰ avec une moyenne de 18‰ (n=235) (Fig.8e).

Sur les données isotopiques de la campagne de 2023, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -29.6 à -15.8‰ avec une valeur moyenne de -21.5‰ (n=110), les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de 1 à 12.6‰ avec une moyenne de 8.2‰ (n=88) (Fig.8c) et celles de $\delta^{34}\text{S}$ varient de 8.8 à 21.4‰ avec une moyenne de 18.3‰ (n=103) (Fig. 8f).

Figure 8. : Biplots des moyennes et écarts-types des valeurs isotopiques de l'ensemble de la faune récifale pour les années (a et d) 2021 (b et e) 2022 (c et f) 2023





Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspondant à la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (**a, b et c**). L'ordonnée correspondant à la valeur de $\delta^{34}\text{S}$ en ‰ (**d, e et f**). Les couleurs correspondent aux embranchements des taxons (décrits dans le tableau ci-dessous). Les différentes formes de points correspondent aux taxons (décrits dans le tableau ci-dessous). Chaque point représente la moyenne des valeurs isotopiques. Les barres horizontales représentent les écarts-types des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. Les barres verticales représentent les écarts-types des valeurs de (**a, b et c**) $\delta^{15}\text{N}$ (**d, e et f**) $\delta^{34}\text{S}$.

	Constructeur de récif	Cnidaria	Mollusca	Annelida	Arthropoda	Chordata	Brachiopoda	Echinodermata	Foraminifera	Porifera
□	<i>Desmophyllum pertusum</i>	Acanella	Acesta sp.	Ampharetidae	Amphipoda	Ascidiacea	Brachiopoda	Brisingiidae	Foraminifera	Hexactinellida
◇	<i>Madrepora oculata</i>	Acanthogorgia	Bivalvia	Annelida	Caridea			Cidaris		Hyalonema
△	<i>Solenosmilia variabilis</i>	Actiniaria	Gastropoda	Echiura <i>Eunice norvegica</i>	Cirripedia			Crinoidea		Porifera
×		Alcyonacea	Germonae		Crustacea					
◇		Antipatharia	Pectinidae	Hesionidae	Galathea					
▽		Caryophyllidae		Lumbrineris	Isopoda			Philosciidae		
☒		Cnidaria		Polychaeta	Philosciidae			Echinoide		
*		Isididae		Polynoidae				Ophiuroidea		
▲		Enallopsammia		Sabellariidae				Gorgonocephalidae		
◆		Gorgonacea		Serpulidae						
⊠		Hydrozoa		Syllidae						
•		Leiopathes		Amphinomidae						
⊗		Narella		Nereididae						
☒		Octocorallia								
■		Pennatula								
•		Stichopathes								

Tableau reprenant le code couleur et les formes de (Fig. 8), Les colonnes représentent les embranchements déterminés par le code couleur. Les lignes représentent les taxons par un code de forme. L'assemblage des formes et des couleurs permet d'identifier l'individu représenté graphiquement

4.2 Variation spatio-temporelle

4.2.1 Variation selon les campagnes

Tableau 2. Tableau récapitulatif des tests statistiques de Shapiro et de Kruskal-Wallis effectué sur les variations des données isotopiques entre les années pour les taxons les plus fréquents de l'étude

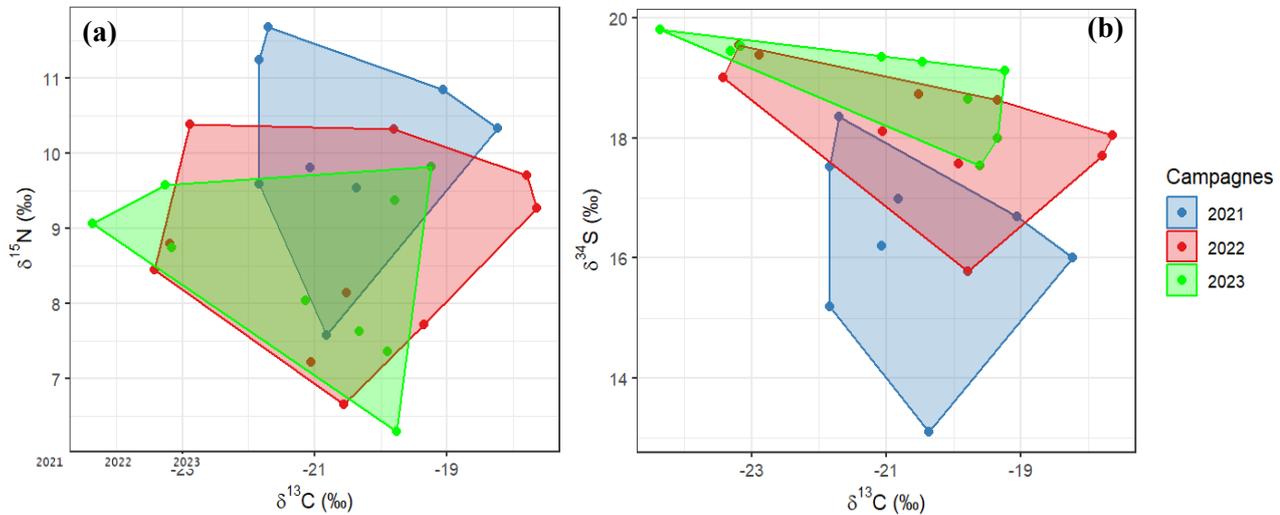
Taxon	Années	Shapiro δ13C	Kruskal-Wallis δ13C	Shapiro δ15N	Kruskal-Wallis δ15N	Shapiro δ34S	Kruskal-Wallis δ34S
<i>Acesta</i>	2022-2023	**	**	n.s	n.s	**	n.s
<i>Actiniaria</i>	2021-2022-2023	n.s	n.s	n.s	n.s	*	**
<i>Bivalvia</i>	2021-2022-2023	n.s	n.s	***	n.s	*	***
<i>Crinoidea</i>	2021-2022-2023	***	n.s	*	*	**	**
<i>Desmophyllum pertusum</i>	2021-2022-2023	*	***	*	***	***	***
<i>Eunice norvegica</i>	2021-2022	n.s	n.s	n.s	n.s	***	***
<i>Hydrozoa</i>	2021-2022-2023	n.s	n.s	n.s	n.s	*	n.s
<i>Madrepora oculata</i>	2021-2022-2023	**	***	**	**	***	*
<i>Ophiuroidea</i>	2021-2022-2023	***	n.s	***	***	n.s	***
<i>Solenosmilia virabilis</i>	2022-2023	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s	n.s
<i>Filtre</i>	2021-2022-2023	*	**	**	n.s	n.s	n.s
<i>Sédiment</i>	2022-2023	***	*			n.s	n.s

Avec n.s. = non significatif (p-valeur > 0,05) ; * = significatif (p-valeur ∈ [0,05 ; 0,01]), ** = très significatif (p-valeur ∈ [0,01 ; 0,001]) et *** = hautement significatif (p-valeur < 0,001). Les cases noircies représentent une absence de données.

Les tests de Kruskal-Wallis (Tab. 2) révèlent que la majorité des taxons les plus représentés (tous sauf les Hydrozoa et *Solenosmilia virabilis*) ont au moins un des rapports isotopiques qui

varie significativement d'une année à l'autre. Dès lors, les données ont été traitées année par année dans la suite du travail.

Figure 9. : Enveloppes convexes des communautés temporelles des taxons les plus récurrents (a) tracées dans l'espace isotopique formé par (a) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (b) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$.



Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspond à la valeur de (a) $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (b) $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. Chaque point représente la moyenne des rapports isotopiques d'un taxon. Chaque couleur représente la communauté d'une année : bleu est 2021, rouge est 2022 et vert est 2023

Tableau 3. Tableau récapitulatif des métriques de Layman calculées sur les enveloppes convexes (Fig. 9)

Métrique de layman	C-N			C-S		
	2021	2022	2023	2021	2022	2023
dY_range	4.10	3.73	3.52	5.26	3.76	2.27
dX_range	3.61	5.78	5.12	3.61	5.78	5.12
TA	8.16	13.68	9.73	10.39	9.74	4.29
CD	1.59	2.17	1.95	1.76	2.00	1.80
MNND	0.90	0.93	0.81	1.16	0.78	0.58
SDNND	0.49	0.58	0.24	0.59	0.49	0.29

Avec C-N qui est l'espace isotopique de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. C-S est l'espace isotopique de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$. dY_range est l'étendue de $\delta^{13}\text{C}$. dX_range est l'étendue de $\delta^{15}\text{N}$ pour C-N et l'étendue de $\delta^{34}\text{S}$ pour C-S. TA est l'aire totale de l'enveloppe convexe. CD est la distance moyenne au centre. MNND est la distance moyenne entre les plus proches voisins. SDNND est l'écart type de la distance entre les plus proches voisins

Les formes des enveloppes convexes des taxons dominants (sauf les MOP et les sédiments), dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, sont à peu près semblables pour les différentes années (Fig. 9a). Cependant, leurs surfaces (TA) sont différentes (Tab. 3). La campagne de 2022 possède une TA plus élevée (13.68‰^2) que les deux autres campagnes (8.16‰^2 pour 2021 et 9.73‰^2 pour 2023). La campagne de 2021 a une étendue de $\delta^{13}\text{C}$ (3.61‰^2) plus petite que les deux autres campagnes, qui sont assez semblables (5.78‰^2 pour 2022 et 5.12‰^2 pour 2023). Les 3 campagnes ont une étendue de $\delta^{15}\text{N}$ assez semblables (4.10‰^2 pour 2021, 3.73‰^2 pour 2022 et 3.52‰^2 pour 2023). En revanche, les enveloppes suivent un gradient de position dans l'espace isotopique : celle de 2021 se situe le plus haut dans l'espace isotopique pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, tandis que celle de 2023 se positionne au plus

bas. Les formes de ces enveloppes convexes, dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$, sont différentes selon les années (Fig.9b). Cette différence de formes s'accompagne d'une différence dans leurs TA (Tab.3). La campagne de 2021 possède une TA bien plus faible (4.29‰^2) que les deux autres campagnes (9.75‰^2 pour 2022 et 10.39‰^2 pour 2023). Les trois campagnes ont une étendue de $\delta^{34}\text{S}$ différente (5.26‰^2 pour 2021, 3.76‰^2 pour 2022 et 2.27‰^2 pour 2023). De plus, les enveloppes suivent un gradient de position dans l'espace isotopique, celle de 2021 se positionne le plus bas dans l'espace isotopique pour les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$, alors que celle de 2023 se situe le plus haut.

Tableau 4. Tableau récapitulatif des aires des ellipses standards corrigées dans les espaces isotopiques pour les taxons dominants

Faune	C-N			C-S		
	2021	2022	2023	2021	2022	2023
Desmophyllul pertusum	2.78	0.57	1.93	2.53	1.22	4.04
Madrepora oculata	3.70	1.77	9.11	3.47	2.38	3.48
Solenosmilia variabilis		2.05	1.83		3.91	0.91
Acesta		0.92	3.52		4.32	12.35
Actinaria	0.46	2.82	3.53	0.52	6.51	0.72
Crinoidea	0.29	8.94	14.21	1.25	15.62	3.81
Hydrozoa	0.96	5.08	6.89	0.15	7.55	13.97
Eunice norvegiva	4.15	5.08		1.56	6.04	
Ophiuroidea	7.28	11.08	8.97	11.42	11.59	20.01

Avec C-N qui est l'aire de l'ellipse (‰^2) dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. C-S est l'aire de l'ellipse (‰^2) dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$. Les cases noircies représentent une absence de données.

En analysant les taxons les plus abondants et présents sur minimum deux campagnes par le prisme des aires d'ellipses dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (Tab. 4), on remarque que, pour la quasi-totalité des taxons étudiés, les aires varient d'une campagne à l'autre. Seul *Solenosmilia variabilis* montre des aires plus ou moins semblables (2.05‰^2 pour 2022 et 1.83‰^2 pour 2023) à travers les campagnes. Pour l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ (Tab. 4), on remarque que pour quasiment l'entièreté des taxons repris, les aires varient d'une campagne à l'autre. La seule exception est *Madrepora oculata*, les aires des campagnes 2021 et 2023 sont pratiquement identiques (3.47‰^2 pour 2021 et 3.48‰^2 pour 2023). Pour Actinaria, les aires des campagnes 2021 et 2023 sont plus ou moins semblables (0.53‰^2 pour 2021 et 0.72‰^2 pour 2023). Pour Ophiuroidea, les aires des campagnes 2021 et 2022 sont assez proches (11.42‰^2 pour 2021 et 11.59‰^2 pour 2022).

4.2.2 Variation liée à la profondeur

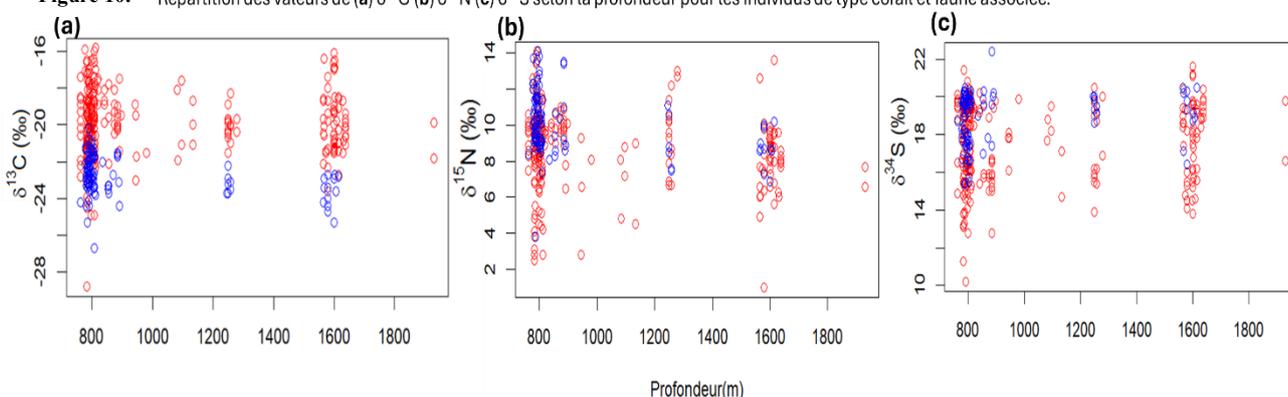
L'analyse graphique (Fig.10), couplée aux corrélations de Kendall entre la profondeur et les valeurs isotopiques (Tab.5), montre qu'il n'existe pas de corrélation significative entre ces variables. Caractéristiquement, les individus se placent selon l'axe de la valeur isotopique pour chaque profondeur. Cela montre une relation quasiment nulle entre les deux variables.

Tableau 5. Tableau de la corrélation entre les profondeurs et les valeurs isotopiques

	Shapiro profondeur pvalue	Shapiro isotope pvalue	Corrélation Kendall	Corrélation Kendall pvalue
$\delta^{13}\text{C}$ tot	2.20E-16	0.0118	0.09023887	0.003597
$\delta^{13}\text{C}$	2.20E-16	0.08162	0.07455741	0.02424
$\delta^{15}\text{N}$ tot	2.20E-16	4.76E-08	-0.1355965	5.11E-05
$\delta^{15}\text{N}$	2.20E-16	4.30E-07	-0.1542539	1.13E-05
$\delta^{34}\text{S}$ tot	2.20E-16	2.34E-14	-0.01748958	0.5969
$\delta^{34}\text{S}$ tot	2.20E-16	6.83E-12	-0.004211849	0.902

Avec Shapiro profondeur p-value représentant la p-value du test de Shapiro sur la variable profondeur. Shapiro isotope p-value représente la p-value du test de Shapiro sur la variable de la valeur isotopique représentée en première colonne. Corrélation Kendall représentant la valeur de la corrélation non paramétrique de Kendall entre les variables profondeurs et valeur isotopique. Corrélation Kendall p-value représentant la p-value de la corrélation non paramétrique de Kendall entre les variables profondeurs et valeur isotopique. Dans la première colonne, le delta suivit de l'isotope représente les valeurs isotopiques pour les individus de type corail ou faune associée. Dans la première colonne, le delta suivit de l'isotope et de tot représente les valeurs isotopiques pour l'ensemble des échantillons.

Figure 10. Répartition des valeurs de (a) $\delta^{13}\text{C}$ (b) $\delta^{15}\text{N}$ (c) $\delta^{34}\text{S}$ selon la profondeur pour les individus de type corail et faune associée.



Avec l'abscisse, correspondant à la profondeur en mètre. L'ordonnée correspondant à la valeur de (a) $\delta^{13}\text{C}$ en ‰ (b) $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (c) $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. En bleue des individus de type corail, en rouge des individus de type faune associée. Chaque cercle vide représente un individu

4.3 Les niches isotopiques sur l'ensemble du canyon

Toutes les enveloppes convexes de la MOP sont différentes au sein des espaces isotopiques au cours des campagnes (Fig. 11). Cette observation est semblable pour le sédiment (Fig. 11). Au sein d'un même espace isotopique, les enveloppes convexes des coraux diffèrent d'une campagne à l'autre (Fig. 11). Globalement, les enveloppes convexes des données de faune associée sont de la même forme dans toutes les campagnes (Fig.11). Cependant, en 2021, les enveloppes convexes sont étirées pour la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ (Fig.11a et d), tandis que celles des autres campagnes sont assez homogènes (Fig.11b, c, e et f). En 2021, au sein de l'espace isotopique carbone-soufre, l'enveloppe convexe de la faune associée se trouve dans une gamme de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ plus faible que les campagnes 2022 et 2023 (Fig.11d, e et f).

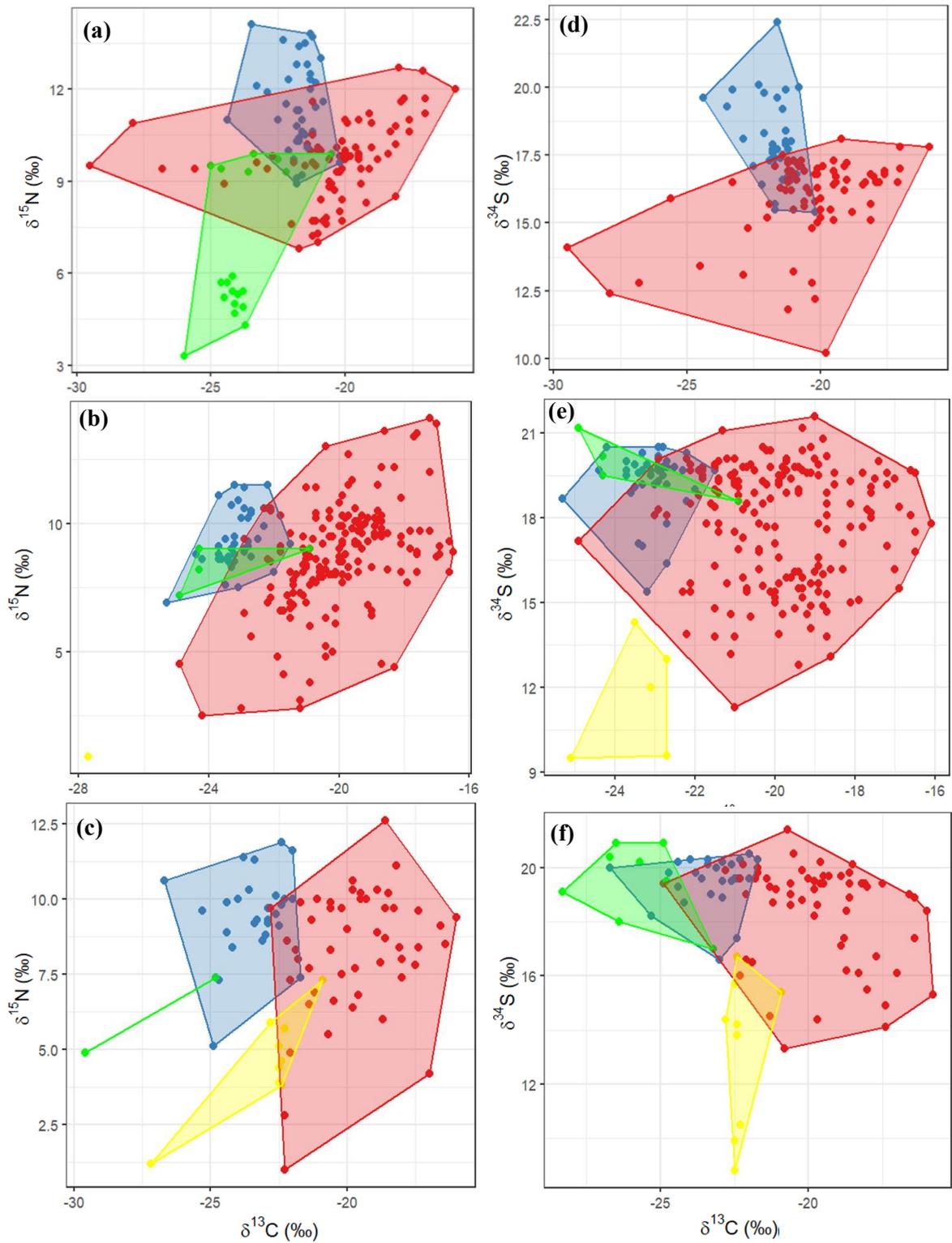
Lors de la campagne de 2021 (Fig.11a et d), l'enveloppe convexe des coraux se trouve généralement dans des gammes de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ plus élevées que les autres types de données. Celle de $\delta^{13}\text{C}$ est restreinte avec une concentration d'individus autour de -22‰. La faune se trouve dans un intervalle de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ semblable à celui du corail, mais sa gamme de valeurs est inférieure à celle du corail. La gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est étendue avec une concentration d'individus autour de -20‰. L'intervalle de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ est semblable à celui

du corail, mais sa gamme de valeurs est inférieure. En revanche, la majorité des individus fauniques est concentrée à 16‰, soit dans la gamme du corail. La MOP a une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ semblable aux coraux. Cependant, pour la valeur de $\delta^{15}\text{N}$, la gamme de la MOP est inférieure à celle de la majorité des coraux.

Lors de la campagne de 2022 (Fig.11b et e), l'enveloppe convexe des coraux a tendance à se trouver dans une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ inférieure à celle de la faune associée. Les intervalles des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ sont plus faibles chez les coraux que chez la faune associée. Cependant, les gammes de valeurs des coraux sont semblables à celles de la majorité de la faune associée. Il est à noter que les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ des coraux sont supérieures ou égales à celles de la faune associée. De plus, les intervalles de chaque valeur isotopique sont plus larges pour la faune. L'enveloppe de la MOP partage avec celle du corail exactement la même gamme de $\delta^{13}\text{C}$. La MOP se trouve dans la moitié inférieure de la gamme de $\delta^{15}\text{N}$ des coraux, alors qu'elle se situe dans le haut de la gamme de $\delta^{34}\text{S}$ des coraux (là où la majorité des coraux se trouve). L'enveloppe convexe des sédiments se situe dans une gamme de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ plus faible que la majorité des autres échantillons. En revanche, leur gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ est assez semblable à celle du corail. Un seul échantillon de sédiments est disponible pour la valeur de $\delta^{15}\text{N}$. Il n'est donc pas possible d'avoir une observation fiable pour cette valeur isotopique.

Lors de la campagne de 2023 (Fig.11c et f), l'enveloppe convexe pour le corail a tendance à se trouver dans une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ inférieure à celle de la faune associée. Les coraux se situent à des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ supérieures ou égales à celles de la majorité de la faune associée. De plus, les intervalles de chaque valeur isotopique sont plus larges pour la faune. Les sédiments ont tendance à montrer des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ inférieures à la majorité des autres échantillons. Pour la valeur de $\delta^{13}\text{C}$, la majorité des sédiments se trouve dans une gamme semblable à celle du corail et de la faune associée. Les sédiments ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ inférieures à la majorité des autres échantillons. L'enveloppe de la MOP a tendance à être dans une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus faible que la majorité des autres échantillons. Les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ de la MOP sont semblables à celles de la majorité du corail et de la faune associée. Seulement deux échantillons de MOP sont disponibles pour la valeur de $\delta^{15}\text{N}$. Une observation fiable pour cette valeur ne peut donc pas avoir lieu.

Figure 11. : Enveloppes convexes des communautés taxonomiques tracées dans l'espace isotopique



Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. Pour **a**, **b** et **c**, l'ordonnée correspond à la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ en ‰. Pour **d**, **e** et **f**, l'ordonnée correspondant à la valeur de $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. En bleu les données de type corail, en rouge les données de type faune associée, en vert les données de type matière organique particulière et en jaune les données de type sédiment. Chaque point plein représente un individu. Les graphiques représente les campagnes **a** et **d** 2021, **b** et **e** 2022 et **c** et **f** 2023.

4.4 Recouvrement de niches isotopiques par taxons

4.4.1 Espace isotopique carbone – azote

Les ellipses de *Madrepora oculata* se trouvent dans une gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus haute que celle des deux autres espèces de coraux. Ces dernières ont tendance à se retrouver dans une gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ semblable. Globalement, les gammes de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont assez semblables pour les trois espèces coralliennes (Fig.12a, b et c).

Certains couples d'ellipses représentent un recouvrement visuel (Fig.12a, b et c), ces données visuelles sont précisées par les données relatives du recouvrement (Tab.6). Pour la campagne de 2021, l'ellipse de *Madrepora oculata* et celle de *Desmophyllum pertusum* se recouvrent à 47.89%. Pour la campagne de 2022, l'ellipse de *Solenosmilia variabilis* et celle de *Desmophyllum pertusum* se recouvrent à 27.17%. Pour la campagne de 2023, l'ellipse de *Desmophyllum pertusum* se retrouve entièrement dans celle de *Madrepora oculata*, les deux se recouvrent à 17.41%. L'ellipse de *Solenosmilia variabilis* et celle de *Madrepora oculata* se recouvrent à 11.39%. Les autres couples d'ellipses ne présentent pas de recouvrement.

Tableau 6. Tableau récapitulatif des recouvrements relatifs de la faune avec les coraux dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ pour chaque campagne.

Taxon	<i>Desmophyllum pertusum</i>	<i>Madrepora oculata</i>	<i>Solenosmilia variabilis</i>	Acesta	Actiniaria	Bivalvia	Crinoidea	Hydrozoa	<i>Eunice norvegica</i>	Ophiuroidea
Overlap DF21(%)		47.89			0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.69
Overlap DF22(%)		0.00	27.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Overlap DF23(%)		17.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00
Overlap MF21(%)	47.89				0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	2.95
Overlap MF22(%)	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Overlap MF23(%)	17.41		11.39	0.00	0.00	0.00	1.29	0.00		0.00
Overlap SF22(%)	27.17	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Overlap SF23(%)	0.00	11.39		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00

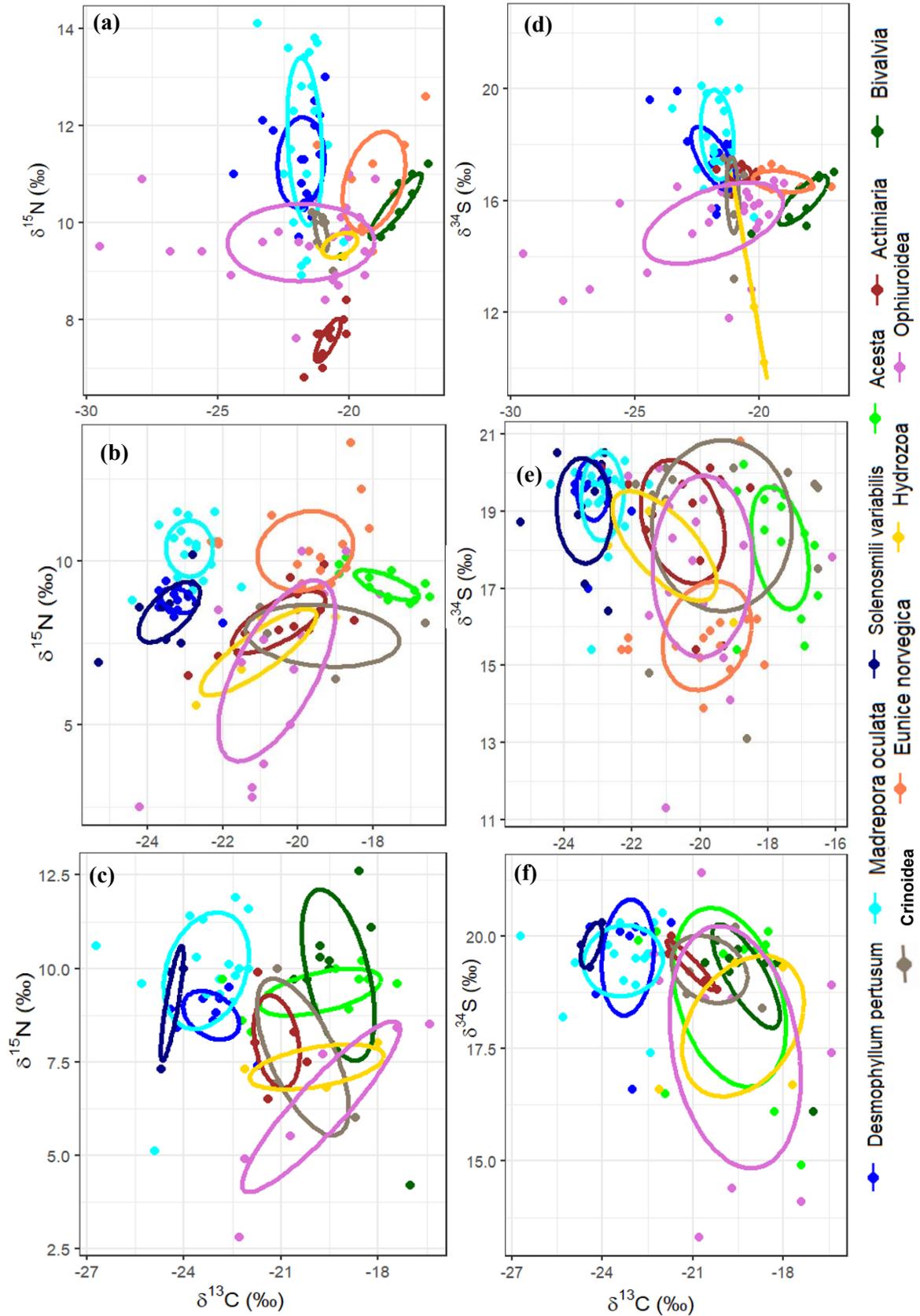
Avec Overlap qui représente la valeur de recouvrement relatif des ellipses (%). Le D désigne *Desmophyllum pertusum*, le M désigne *Madrepora oculata*, le S désigne *Solenosmilia variabilis* et F désigne la faune de la première ligne. Le couplage des deux lettres désigne le recouvrement entre ces deux taxons pour la campagne donnée. 21 représente l'année 2021, 22 représente l'année 2022, 23 représente l'année 2023. Les cases noires représentent une absence de données.

Les ellipses de *Madrepora oculata* ont tendance à se trouver dans une gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevée que celle de la faune associée (sauf en 2022 avec Ophiuroidea et en 2023 avec Bivalvia). De plus, elles ont tendance à se situer dans une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus faible que celle de la faune associée (sauf en 2021 avec Ophiuroidea). Les ellipses de *Solenosmilia variabilis* et celles de *Desmophyllum pertusum* ont tendance à se trouver dans une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négative que celle de la faune associée (sauf en 2021 avec Ophiuroidea) (Fig.12a, b et c). De plus, elles ont tendance à être dans une gamme de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevée ou égale à celle de la faune associée (sauf en 2022 avec *Eunice norvegica*).

Certains couples d'ellipses peuvent représenter un recouvrement visuel (Fig.12a, b et c). Ces données visuelles sont précisées par les données relatives du recouvrement (Tab.6). La majorité des ellipses de la faune ne recouvre pas celles des coraux, sauf pour le couple Crinoidea et *Madrepora oculata* lors de la campagne de 2021, où le recouvrement est de 0.5%, ainsi que pour la campagne de 2023, avec un recouvrement de 1.29%. De même pour le couple Ophiuroidea et *Desmophyllum pertusum* qui se recouvre légèrement pour la campagne de 2021,

ce recouvrement est de 0.69%. Ophiuroidea se recouvre aussi avec *Madrepora oculata*, pour la campagne de 2021, à 2.95%.

Figure 12. : Ellipses des taxons dominants dans leur espace isotopique



Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspond à la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (a, b et c). L'ordonnée correspondant à la valeur de $\delta^{34}\text{S}$ en ‰ (d, e et f). Les couleurs correspondent aux différents taxons. Chaque point plein représente un individu. Les graphiques représentent les campagnes (a et d) 2021 (b et e) 2022 et (c et f) 2023.

4.4.2 Espace isotopique carbone – soufre

Toutes les ellipses coralliennes se trouvent dans la même gamme de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$. La majorité des couples d'ellipses coralliennes représente un recouvrement visuel (Fig.12d, e et f). Ces données visuelles sont précisées par les données relatives du recouvrement (Tab.7). Pour la campagne de 2021, l'ellipse de *Madrepora oculata* et celle de *Desmophyllum pertusum* se recouvrent à 32.7%. Pour la campagne de 2022, l'ellipse de *Solenosmilia variabilis* et celle de *Desmophyllum pertusum* se recouvrent à 30.97%, ainsi que de 33.35% avec celle de *Madrepora oculata*. Cette dernière partage un recouvrement de 40.2% avec l'ellipse de *Desmophyllum pertusum*. Pour la campagne de 2023, l'ellipse de *Solenosmilia variabilis* et celle de *Desmophyllum pertusum* se recouvrent légèrement à 00.94%, ainsi que de 11.08% avec celle de *Madrepora oculata*. Cette dernière partage un recouvrement de 54.62% avec l'ellipse de *Desmophyllum pertusum*.

Tableau 7. Tableau récapitulatif des recouvrements relatifs de la faune avec les coraux dans l'espace isotopique formé par le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ pour chaque campagne.

Taxon	<i>Desmophyllum pertusum</i>	<i>Madrepora oculata</i>	<i>Solenosmilia variabilis</i>	Acesta	Actiniaria	Crinoidea	Hydrozoa	<i>Eunice norvegica</i>	Ophiuroidea
Overlap DF21(%)		32.70			5.77	11.31	0.50	0.00	1.00
Overlap DF22(%)		40.20	30.97	0.00	0.00	0.00	1.47	0.00	0.00
Overlap DF23(%)		54.62	0.94	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00
Overlap MF21(%)	32.70				0.91	2.64	0.16	0.00	0.00
Overlap MF22(%)	40.20		33.35	0.00	0.00	0.00	8.11	0.00	0.00
Overlap MF23(%)	54.62		11.08	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00
Overlap SF22(%)	30.97	33.35		0.00	0.00	0.00	3.04	0.00	0.00
Overlap SF23(%)	0.94	11.08		0.00	0.00	0.00	0.00		0.00

Avec Overlap qui représente la valeur de recouvrement relatif des ellipses (%). Le D désigne *Desmophyllum pertusum*, le M désigne *Madrepora oculata*, le S désigne *Solenosmilia variabilis* et F désigne la faune de la première ligne. Le couplage des deux lettres désigne le recouvrement entre ces deux taxons pour la campagne donnée. 21 représente l'année 2021, 22 représente l'année 2022, 23 représente l'année 2023. Les cases noires représentent une absence de données.

Les ellipses coralliennes ont globalement tendance à se situer à des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ plus élevées ou égales à celles de la faune associée. La majorité des ellipses de la faune ne recouvre pas celles des coraux, sauf Actiniaria lors de la campagne de 2021 avec *Desmophyllum pertusum* où le recouvrement est de 5.77%, ainsi qu'avec *Madrepora oculata* possédant un recouvrement de 0.91%. Pour Crinoidea, lors de la campagne de 2021, il y a un recouvrement de 11.31% avec *Desmophyllum pertusum* et de 2,64% avec *Madrepora oculata*. Pour Hydrozoa, lors de la campagne de 2021, il y a un recouvrement de 0.5% avec *Desmophyllum pertusum* et de 0,16% avec *Madrepora oculata*. Et enfin, lors de la campagne de 2022, il y a un recouvrement de 1.47% avec *Desmophyllum pertusum*, un recouvrement de 8.11% avec *Madrepora oculata* et un recouvrement de 3.04% avec *Solenosmilia variabilis*. Pour Ophiuroidea, lors de la campagne de 2021 avec *Desmophyllum pertusum*, le recouvrement est de 1%.

4.5 Les niches isotopiques par colonie

Trois couples de colonies fauniques ont été sélectionnés de nombre, de types de taxons coralliens et de faune associée au corail. Le premier couple de colonies est 2M17 et 2M20, représentant chacune le corail *Madrepora oculata* accompagné de : un Crinoidea, une *Eunice norvegica*, trois Ophiuroidea et un Porifera pour la campagne de 2022. Le deuxième couple de

colonies est 2S8 et 2S10, représentant chacune le corail *Solenosmilia variabilis* accompagné de : un Cnidaria deux Ophiuroidea et un Polynoidea pour la campagne de 2022. Le troisième couple de colonies est 3M2 et 3M18, représentant chacune le corail *Madrepora oculata* accompagné d' : un Actiniaria, un Bivalvia, un Galathea et un Gastropoda pour la campagne de 2023.

À la suite du test non paramétrique de Kruskal-Wallis de la variation des valeurs isotopiques selon la colonie (Tab.8), la majorité des tests est non significative (p-valeur>0.05), ce qui traduit une absence de variation significative des valeurs isotopiques en fonction de l'appartenance aux colonies, sauf pour le couple de colonies 3M2 et 3M18 pour la valeur isotopique de $\delta^{34}\text{S}$.

Tableau 8. Tableau récapitulatif des tests statistiques entre les colonies fauniques. 1) Test de Kruskal-Wallis des différentes valeurs isotopiques. 2) Recouvrement trophique des ellipses des colonies dans un espace isotopique

Colonies	Kruskal-wallis $\delta^{13}\text{C}$	Kruskal-wallis $\delta^{15}\text{N}$	Kruskal-wallis $\delta^{34}\text{S}$	RelatifC13N15(%)	RelatifC13S34(%)
2M17 et 2M20	0.37	0.15	0.44	16.56	3.19
2S8 et 2S10	0.60	0.83	0.40	7.58	12.33
3M2 et 3M18	0.25	0.83	0.01	1.14	0.00

Avec Colonies qui représentent un couple de deux colonies (un même taxon de corail accompagné des mêmes taxons de faune associée pour les deux colonies) où le premier chiffre qui représente l'année (2 correspond à 2022 et 3 correspond à 2023), la lettre correspond au taxon corallien (M vaut *Madrepora oculata* et S vaut *Solenosmilia variabilis*), les chiffres suivant la lettre correspondent au numéro de la colonie). Kruskal-Wallis représente les p-valeur du test de Kruskal-Wallis pour la variation des valeurs isotopiques selon les colonies. Overlap qui représente la valeur relative du recouvrement des ellipses (%) dans l'espace isotopique donné.

L'analyse des recouvrements d'ellipses de chaque colonie dans l'espace isotopique (Tab.8) montre qu'à part pour le couple de colonies 3M2 et 3M18 dans l'espace isotopique formé par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$, tous les autres couples d'ellipses se recouvrent. Ces recouvrements trophiques s'étalent de 1.14% pour le couple de colonies 3M2 et 3M18 dans l'espace isotopique formé par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, à 16.56% pour le couple de colonies 2M17 et 2M20 dans l'espace isotopique formé par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$.

5 Discussion

5.1 Variation temporelle des niches isotopiques

La diversité spécifique varie d'une année à l'autre (Tab.1). Cette variation ne reflète pas la diversité réelle du canyon de Lampaul. La disponibilité des échantillons pour cette étude explique cette diversité, étant donné que la diversité spécifique est la plus élevée pour la campagne de 2022. Durant cette année, des échantillons de l'étude sur la diversité spécifique du canyon ont été disponibles pour cette étude trophique, tandis que pour les deux autres campagnes seulement les échantillons prélevés pour l'étude trophique ont été utilisés.

La gamme de chaque valeur isotopique ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$) est semblable à leurs homologues des autres campagnes. Globalement, la faune du canyon de Lampaul serait donc caractérisée par ces gammes de valeurs isotopiques.

À travers les campagnes de prélèvements, la majorité des taxons les plus présents ont, au minimum, l'une de leurs valeurs isotopiques qui varie significativement (Tab.2). De plus, leurs aires d'ellipses sont différentes d'une année à l'autre (Tab.4). De même, les enveloppes convexes composées des taxons dominants sont différentes (Fig.9), variant en forme et en position au sein des espaces isotopiques, ce qui implique la séparation des campagnes lors des analyses isotopiques.

Cette variation temporelle ne peut pas être purement définie. Dans la littérature, plusieurs hypothèses sont développées. Premièrement, l'apport alimentaire des récifs profonds est soumis à des variations temporelles sous forme d'événements de festin-famine (Maier et al., 2023). Dans notre cas, les variations ne sont pas exacerbées, donc elles ne sont pas de l'ordre de grandeur d'un tel phénomène. De plus, les cycles festins-famines ne s'appliquent pas à une échelle annuelle. Cette hypothèse est donc écartée. Deuxièmement, la faune des récifs profonds est caractérisée par une plasticité de niches trophiques (Da Ros et al., 2022). Cette hypothèse est plausible surtout vis-à-vis des variations des aires ellipses interspécifiques, elle ne peut pas être prouvée avec les données présentes dans cette étude. Troisièmement, la variation serait présente dans le pool alimentaire, elle pourrait être dans l'abondance (Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2018) ou dans la diversité (Hinga et al., 1994; Jensen et al., 2012; Van Oevelen et al., 2018) de la ressource trophique. Quatrièmement, la variation pourrait avoir lieu dans la composition isotopique des lignes de bases du réseau trophique (les producteurs primaires). Elle serait liée à l'océanographie complexe du canyon (Castaing et al., 1999; Demopoulos et al., 2017; Leduc et al., 2014). En parallèle de cette étude, une étude approfondie sur les producteurs primaires est nécessaire pour vérifier cette hypothèse. D'autres hypothèses liées aux paramètres environnementaux ne sont pas à négliger, comme la concentration en CO_2 , le pH ou la température (Hinga et al., 1994). Il peut également y avoir des variations dans les régimes hydrologiques (Buhl-Mortensen et al., 2015; De Froe et al., 2022; Van Oevelen et al., 2018) ou encore dans les compétitions intraspécifiques ou interspécifiques selon les années (Garvey and Whiles, 2017; Van Oevelen et al., 2018). Il est à noter que les prélèvements ont tous été effectués à la même période. La variation saisonnière de matière organique (De Froe et al., 2022; Maier et al., 2023; Van Engeland et al., 2019) n'est donc probablement pas un

élément majeur expliquant ces différences. L'hypothèse dominante de cette étude est la variation de la diversité taxonomique utilisée entre les années. Certes, cette piste permet d'expliquer que l'aire des enveloppes convexes de 2022 est plus grande que celle des deux autres dans l'espace isotopique formé par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Cependant, pour le reste des enveloppes, cette piste est discutable. Donc, le nombre de taxons et leur diversité interne induit par l'effort de prélèvement est une hypothèse valable pour expliquer la diversité temporelle, mais ce n'est pas la seule raison. Les hypothèses énoncées sont des pistes plausibles, néanmoins elles ne peuvent pas être explorées à cause du manque de données.

5.2 Variation spatiale des niches isotopiques

Les analyses sur la profondeur et les colonies coralliennes identiques sont utilisées pour investiguer la variation spatiale de ces niches au sein du récif (Fig.10, Tab.5, Tab.8).

En préambule, ces analyses sont réalisées sous l'hypothèse que le pool alimentaire du récif provient de la même source. Par conséquent, ce pool est identique et ne varie que verticalement et horizontalement au sein du récif. Cette hypothèse n'est pas une thèse. Ces analyses représentent une extrapolation de la réalité, reflétant une tendance et non un fait.

Pour la profondeur (Fig.10, Tab.5), aucune variation des valeurs isotopiques n'est significativement différente, et il en va de même pour la majorité des couples de colonies coralliennes (Tab.8). Cependant, les recouvrements de niches isotopiques entre deux colonies ne sont pas importants (1.14 à 16.56%). Donc, au sein du récif étudié, il existe une variation non significative de niches isotopiques.

Ces observations révèlent l'existence d'une plasticité trophique au sein de la faune étudiée. Le courant horizontal unidirectionnel, que caractérise les canyons sous-marins, distribuerait globalement la nourriture au sein du canyon, créant de micro-variation dans la composition alimentaire (Castaing et al., 1999; Demopoulos et al., 2017; Leduc et al., 2014). Une adaptation interspécifique à cette distribution serait donc potentiellement en vigueur. Une autre hypothèse serait celle de la composition spécifique réelle des colonies. Selon la diversité faunique environnante, le comportement alimentaire d'une espèce pourrait subir une certaine modification (Garvey and Whiles, 2017). En partant de l'hypothèse que les ressources alimentaires sont globalement distribuées horizontalement, la profondeur de résidence pourrait potentiellement être une adaptation pour ne pas entrer en compétition trophique avec d'autres espèces (Garvey and Whiles, 2017; Kahl and Radke, 2006; Larson, 1980). La faune du récif corallien profond du canyon de Lampaul posséderait une certaine plasticité écologique. Cette plasticité se marquerait spatialement.

5.3 Niches isotopiques sur l'ensemble du récif

Au sein du récif, les gammes des trois valeurs isotopiques sont larges (Fig.11). Cependant, la majorité des individus (corail et faune associée) a tendance à se trouver dans une gamme restreinte. Les sources de nourriture primaire ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$) sont globalement diverses. Néanmoins, la majorité des individus consommerait une nourriture dont les sources primaires sont assez semblables (Fry, 2006). La faune récifale se disperse tout le long du spectre des positions trophiques ($\delta^{15}\text{N}$) (Adams and Sterner, 2000; Bergmann et al., 2009; Fry, 2006;

Layman et al., 2012). Dès lors, les individus, qui possèdent une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ faible, se nourriront d'une nourriture proche des producteurs primaires (Fry, 2006). Selon la littérature, ces individus consommeront principalement de phyrodétritus (Maier et al., 2023), tandis que les individus, qui possèdent les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevées, auront une alimentation typiquement prédatrice (Fry, 2006). Cette alimentation serait par exemple composée du zooplancton migrant de la zone épipélagique. Dans la littérature, il est indiqué que *Madrepora oculata* se nourrit en partie de ce zooplancton (Kiriakoulakis et al., 2005). En considérant la littérature et le fait que dans notre étude *Madrepora oculata* domine les hautes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, il est possible d'émettre l'hypothèse que les individus, avec une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ élevée, sont des prédateurs, voire des charognards.

Les relations trophiques au sein du canyon de Lampaul suivraient globalement la même tendance que les autres récifs profonds décrits dans la littérature. Donc, ce récif serait globalement dominé par des individus suspensivores et détritivores (Jangoux and Lawrence, 2020; Järnegren et al., 2007; Kitazawa et al., 2007; Roberts et al., 2006). De plus, la source alimentaire serait le plancton et les détritits, provenant de la zone épipélagique (Maier et al., 2023; Roberts et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016). D'autres types de nourriture sont également possiblement utilisés comme le bactérioplancton (Mueller et al., 2014), ainsi qu'un apport chimiosynthétique fourni par les relations symbiotiques entre la faune et leur diversité microbienne (Osman et al., 2023). Les déchets récifaux, qui sont recyclés au sein du récif, pourraient aussi constituer une source de nutrition (Maier, 2021; Maier et al., 2020).

5.4 Niches isotopiques des coraux

5.4.1 Vue globale des niches isotopiques coralliennes

Les coraux constructeurs de récifs ont un intervalle et une gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ assez semblables entre les années (Fig.11). Ceci indique que la source primaire de carbone dans leur alimentation est semblable entre les campagnes. Leurs valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ se situent dans une gamme différente, mais l'intervalle est assez semblable et se trouve dans la même proportion de l'espace isotopique (Fig.11). Globalement, les coraux ont une source primaire de soufre semblable à travers les années. Enfin, leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus ou moins semblables lors des trois campagnes (Fig.11). Lors de 2023, la gamme de valeurs est plus élevée que celles des deux autres années. En se penchant sur les individus coralliens qui composent cette campagne, il y a une valeur ($\delta^{15}\text{N} = 5\text{‰}$) qui étire l'enveloppe convexe. Cette valeur correspond à un *Madrepora oculata*, qui était solitaire lors du prélèvement. Aucune étude n'a été trouvée sur une quelconque influence de la solitude sur les niches isotopiques de ce corail. L'intervalle de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour 2021 se trouve plus haut dans l'espace isotopique que les deux autres campagnes. Comparés à ceux des deux autres campagnes, les coraux de 2021 sont donc globalement positionnés à une position trophique supérieure (2.2 à 3.4‰) (Fry, 2006; Zanden and Rasmussen, 2001). Ce comportement pourrait être dû à une ligne de base (baseline) de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevée pour la campagne de 2021 (Décima et al., 2013; Fry, 2006). On peut tout de même dire que les coraux gardent globalement la même tendance isotopique lors des trois campagnes.

5.4.2 Apport de la matière organique

En préambule, le nombre de données de sédiments et de MOP n'est pas constant d'une campagne à l'autre, ce qui rend les analyses délicates. Globalement, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et du sédiment sont assez semblables à celles des coraux (Fig.11). Donc, la source primaire de carbone alimentaire des coraux est identique à celle que l'on retrouve dans la MOP et le sédiment. De plus, les valeurs de la MOP ont tendance à coller plus aux coraux que celles du sédiment. La source primaire alimentaire consommée par les coraux tendrait plus vers la MOP. Cette observation est identique à celles obtenues lors d'études sur d'autres récifs coralliens profonds (Becker et al., 2009; Duineveld et al., 2004; Maier et al., 2023; Naumann et al., 2015; Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016, 2018). Ces éléments organiques proviennent donc de la zone épipélagique finissant par se déposer sur le sédiment (Honjo et al., 1982).

Les valeurs isotopiques de $\delta^{34}\text{S}$ de la MOP sont semblables pour la majorité des individus coralliens, tandis que celles des sédiments sont systématiquement inférieures aux coraux (Fig.11). Dès lors, la source principale de l'alimentation des coraux est d'origine pélagique (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987; Szpak and Buckley, 2020), ce qui suit les observations lors d'études réalisées dans d'autres récifs profonds (Becker et al., 2009).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP et du sédiment sont plus faibles à égales que celles des coraux. Donc, la position trophique des coraux est supérieure ou égale à la MOP et aux sédiments (Fig.11). Cela est intuitif, car si l'on suit l'hypothèse que la faune se nourrit principalement de matière organique venant de la surface (Becker et al., 2009; Duineveld et al., 2004; Maier et al., 2023; Naumann et al., 2015; Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016), consommer cette matière organique induit que l'individu possède une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ supérieure (Fry, 2006; Zanden and Rasmussen, 2001). De plus, une partie de la matière organique a des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ se trouvant dans le même intervalle que celles des coraux. Cela peut potentiellement s'expliquer par la présence de zooplancton migrant dans la matière organique (Bandara et al., 2021; Zaret and Suffern, 1976). Ce zooplancton peut s'enrichir en ^{15}N par l'intermédiaire d'un réseau trophique interne à la matière organique filtrée (Décima, 2022). Ce zooplancton ne serait pas consommé par certains coraux. Ces derniers se nourriraient alors d'une autre matière organique, qui se trouve plus bas dans la chaîne alimentaire, comme le bactérioplancton (Mueller et al., 2014). Une autre hypothèse serait que ces coraux dépendent d'une alimentation différente, comme les relations symbiotiques microbiennes (Osman et al., 2023) ou provenant du recyclage des ressources récifales (Maier et al., 2021, 2020)

5.4.3 Recouvrement de niches entre coraux

Globalement, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ des trois espèces de coraux sont dans un intervalle assez semblable (Fig.12, Tab.7). Cette observation est renforcée par la présence de recouvrements de niches isotopiques assez conséquents (30.97 à 54.62%) entre les trois espèces de coraux, dans l'espace isotopique formé de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{34}\text{S}$. Dès lors, les coraux partagent la même source primaire de nourriture. Selon la littérature, l'intervalle de valeur de $\delta^{13}\text{C}$ (-25 à 21‰) correspondrait à une source primaire, d'origine phytoplanctonique (Bouquegneau et al., 1992; Descolas-Gros and Fontungne, 1990; Fry, 2006; Gearing et al., 1984; Hinga et al., 1994).

L'intervalle de valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ (16 à 21‰) correspondrait à une source primaire, d'origine pélagique (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987; Szpak and Buckley, 2020). Ces observations suivent la tendance selon laquelle la source primaire de nourriture corallienne est semblable à la matière organique particulaire pélagique. Le phytoplancton pélagique serait la source primaire régissant les niches trophiques de ces trois espèces de coraux (*Desmophyllum pertusum*, *Madrepora oculata* et *Solenosmilia variabilis*) (Becker et al., 2009; Duineveld et al., 2004; Maier et al., 2023; Naumann et al., 2015; Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2018, 2016).

Desmophyllum pertusum et *Solenosmilia variabilis* partagent le même intervalle de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, tandis que celui de *Madrepora oculata* est plus élevé (Fig.12, Tab.6). De plus, *Desmophyllum pertusum* et *Solenosmilia variabilis* ont un recouvrement de niche isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$) plus élevé qu'avec celle de *Madrepora oculata*, à part pour en 2023 due à la différence de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre *Desmophyllum pertusum* et *Solenosmilia variabilis*. Leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont semblables. De ce fait, *Madrepora oculata* se nourrit d'une alimentation un peu plus enrichie en ^{15}N comparé aux deux autres coraux (Zanden and Rasmussen, 2001). L'hypothèse principale serait que *Madrepora oculata* sélectionnerait des particules planctoniques différentes des deux autres coraux, augmentant la ségrégation des ressources alimentaires. Globalement, *Desmophyllum pertusum* et *Solenosmilia variabilis* se nourriraient des mêmes particules planctoniques. La dépendance des ressources identiques ne pose pas de problème en raison de la différence de niche spatiale de ces deux espèces au sein du canyon de Lampaul (Bajjouk et al., 2019). En effet, *Solenosmilia variabilis* prospère à une profondeur exclusivement inférieure à 1250 m et *Desmophyllum pertusum* vit à une profondeur exclusivement supérieure à 1250 m. Théoriquement, ces deux espèces peuvent partager la même niche spatiale (Frederiksen et al., 1992; Raddatz et al., 2020; Rogers, 1999). Il y aurait donc une adaptation de niche spatiale (Henry and Roberts, 2014) pour éviter une potentielle compétition trophique (Garvey and Whiles, 2017; Kahl and Radke, 2006; Larson, 1980).

5.5 Niches isotopiques de la faune associée

5.5.1 Vue globale des niches isotopiques de la faune

Bien que la gamme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ soit plus restreinte en 2023 que dans les deux autres campagnes, la faune associée possède un intervalle de valeurs isotopiques assez semblable entre les campagnes (Fig.11). Cela indique que la source primaire de carbone dans leur alimentation est semblable entre les campagnes. Les variations de $\delta^{13}\text{C}$ seraient motivées par la diversité spécifique présente dans chaque prélèvement. Pour les trois campagnes, les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ de la faune associée se trouvent dans une gamme à peu près semblable (Fig.11). Globalement, la faune associée a une source primaire de soufre semblable à travers les années. Enfin, leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus ou moins semblables pour 2022 et 2023. Les gammes de ces deux années sont plus élevées du double comparé à celle de 2021. Les intervalles de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ suivent cette observation (Fig.11). De plus, c'est un étirement vers les valeurs faibles pour 2022 et 2023 provoqué par une minorité d'individus qui motive cette haute gamme de valeurs isotopiques. De plus, la majorité des individus partage les mêmes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. Globalement, la faune associée aux coraux possède des valeurs isotopiques semblables au cours des années.

Les différences de valeurs seraient motivées par certains individus, découlant de la diversité spécifique de chaque prélèvement.

5.5.2 Apport de la matière organique

En préambule, le nombre de données de sédiments et de MOP n'est pas constant à travers les campagnes, ce qui rend les analyses délicates (Fig.11). Globalement, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et du sédiment sont légèrement inférieures à celles de la majorité de la faune associée. Donc, la source primaire de carbone alimentaire de la faune associée est assez proche de celle que l'on retrouve dans la MOP et le sédiment. Possiblement, la majorité de la faune associée consommerait une nourriture découlant d'une source primaire proche à semblable à la MOP. Cette observation a été répertoriée dans d'autres récifs coralliens profonds (Becker et al., 2009; Maier et al., 2023). Aucune hypothèse sur la source de carbone primaire du reste de la faune n'est encore connue.

Les valeurs isotopiques de $\delta^{34}\text{S}$ de la MOP sont semblables pour la majorité de la faune associée, alors que celles des sédiments sont systématiquement inférieures. Dès lors, la source principale de l'alimentation de la majorité de la faune associée est d'origine pélagique et non benthique (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987; Szpak and Buckley, 2020), ce qui suit les observations lors d'études réalisées dans d'autres récifs profonds (Becker et al., 2009). Le reste de la faune, qui se trouve entre les valeurs de sédiment et des MOP pourrait probablement avoir une source de nourriture mixte. Cette source serait potentiellement de la matière organique pélagique déposée sur le sédiment et remise en suspension (Roberts et al., 2006; Van Der Kaaden et al., 2021).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP et du sédiment sont plus faibles à égales que celles de la faune associée. Cela signifie que la position trophique de la faune récifale est supérieure ou égale à la MOP et aux sédiments. Ce qui est intuitif, car si l'on suit l'hypothèse que la faune se nourrit principalement de matière organique venant de la surface (Becker et al., 2009; Duineveld et al., 2004; Maier et al., 2023; Naumann et al., 2015; Thiem et al., 2006; Van Oevelen et al., 2016), consommer cette matière organique induit que l'individu possède une valeur de $\delta^{15}\text{N}$ supérieure (Fry, 2006; Zanden and Rasmussen, 2001). De plus, une partie de la matière organique a des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ situées dans un intervalle semblable à supérieur que celles de la faune. Ceci peut potentiellement s'expliquer par la présence de zooplancton migrant dans la matière organique (Bandara et al., 2021; Zaret and Suffern, 1976). Ce zooplancton peut s'enrichir en ^{15}N par l'intermédiaire d'un réseau trophique interne à la matière organique filtrée (Décima, 2022). Ce zooplancton ne serait pas consommé par cette faune. Cette dernière se nourrirait alors d'une autre matière organique, qui se trouve plus bas dans la chaîne alimentaire, comme le bactérioplancton (Mueller et al., 2014). Une autre hypothèse serait que ces coraux dépendent d'une alimentation différente, comme les relations symbiotiques microbiennes (Osman et al., 2023), ou provenant du recyclage des ressources récifales (Maier et al., 2021, 2020).

5.6 Comparaison trophique entre coraux et leur faune associée

Les trois espèces de coraux ont leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives que celles de la majorité de la faune associée la plus représentée (Fig 12 Tab.7). Cela traduit une différence sur l'origine de la source de carbone primaire dans leur alimentation. Cependant, l'intervalle de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$

reste celui théorique du phytoplancton (Bouquegneau et al., 1992; Descolas-Gros and Fontungne, 1990; Fry, 2006; Gearing et al., 1984; Hinga et al., 1994). Dès lors, la variation de valeurs se trouverait potentiellement dans le type de phytoplancton consommé le long de la chaîne alimentaire (Descolas-Gros and Fontungne, 1990; Gearing et al., 1984). Cette hypothèse est renforcée par la proximité des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre la faune (corail et faune associée) et la MOP.

Généralement, les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ des coraux sont supérieures à celles de la faune associée dominante. Il est à noter que tous les taxons dominants partagent au moins une partie de leur intervalle avec celui des coraux pour la valeur de $\delta^{34}\text{S}$. En conséquence, la source bathymétrique de nourriture est assez semblable entre les coraux et la majorité de la faune associée. Cette source serait pélagique (Fry, 2006; Peterson and Fry, 1987; Szpak and Buckley, 2020). En effet, ces valeurs sont semblables à celles de la MOP. La source des autres individus serait un mixte entre pélagique et benthique. L'hypothèse avancée serait une alimentation dominée par la matière organique présente dans le sédiment et remise en suspension (Roberts et al., 2006; Van Der Kaaden et al., 2021).

Dans l'espace isotopique représentant la source primaire alimentaire ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$), la majorité des ellipses de la faune associée ne recouvre pas celles des coraux. Lorsqu'il y a un recouvrement de niches isotopiques, ce dernier est modéré (de 0.91 à 11.31%). Les individus, qui ont ce recouvrement, sont typiquement des suspensivores (Actiniaria, Crinoidea, Hydrozoa et Ophiuroidea) (Ammons and Daly, 2008; Jangoux and Lawrence, 2020; Kitazawa et al., 2007; Puce et al., 2002). Il est intuitif que les suspensivores, dont font partie les coraux (Rogers, 1999), ont une partie de leur écologie similaire.

La majorité de la faune dominante a des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus faibles que celles des coraux (Fig 12 Tab.6). Le reste des valeurs de la faune dominante est globalement semblable à celles des coraux. Donc, la faune associée dominante consommerait de la matière organique qui est plus faiblement à autant enrichie en ^{15}N que celle consommée par les coraux. Les coraux consommeraient la matière organique la plus enrichie en ^{15}N du récif. Cet enrichissement pourrait potentiellement venir des interactions trophiques au sein du plancton (Décima, 2022). D'un point de vue trophique, les coraux feraient donc partie des individus les plus sensibles aux changements globaux au sein du récif (Van Der Putten et al., 2004).

Dans l'espace isotopique formé par $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, la majorité des ellipses de la faune associée ne recouvre pas celles des coraux. Lorsqu'il y a un recouvrement de niches isotopiques, ce dernier est modéré (de 0.5 à 11.55%). Les individus, qui ont ce recouvrement, sont typiquement des suspensivores (Crinoidea et Ophiuroidea) (Jangoux and Lawrence, 2020; Kitazawa et al., 2007). Néanmoins, ce recouvrement de niches trophiques est motivé par les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et bien moins par celles de $\delta^{15}\text{N}$. Cette tendance pourrait potentiellement découler du type de matière organique consommée par les coraux, qui serait différente de celle consommée par la faune associée. Une autre hypothèse serait la fixation de l'azote inorganique par le microbiome corallien (Kellogg, 2019; Middelburg et al., 2015).

Dès lors, la faune associée dominante se nourrirait d'une matière organique différente de celle que les coraux consomment. Cette ségrégation des sources alimentaires permettrait de ne pas

entrer en compétition avec les coraux (Garvey and Whiles, 2017). Cela permettrait potentiellement à la faune de préserver leur habitat construit par les coraux (Maier et al., 2023; Van Oevelen et al., 2016; Zibrowius and Taviani, 2005).

L'exemple le plus caractéristique est celui d'*Eunice norvegica*. Ce taxon est le taxon le plus proche des coraux par leurs relations symbiotiques, passant du parasitisme au mutualisme (Buhl-Mortensen and Mortensen, 2004). Le squelette corallien sert d'habitat à ce polychète (Maier et al., 2023; Miranda and Brasil, 2014; Mueller et al., 2013; Oppelt et al., 2017). Malgré cette proximité, *Eunice norvegica* est la faune associée la plus représentée qui partage le moins de niches isotopiques avec les coraux (0% de recouvrement des niches isotopiques). Selon la littérature, cette différence s'accompagne d'une sélection des particules alimentaires d'*Eunice norvegica* au sein du mucus corallien (Fauchald and Jumars, 1979; Mueller et al., 2013). Ce comportement de sélection serait un mécanisme permettant aux deux espèces de ne pas entrer en compétition trophique (Garvey and Whiles, 2017). Il est important de signaler que cette sélection alimentaire est plus ou moins respectée selon l'apport de nourriture que reçoit le récif (Maier et al., 2023; Mueller et al., 2013). Cette observation s'applique potentiellement à toute la faune du récif. La proximité des niches isotopiques pourrait conduire à une compétition potentielle entre les individus du canyon de Lampaul si les ressources diminuaient de façon constante dans le temps (Sweetman et al., 2017), à la suite des changements globaux et des pressions anthropiques (Hirshfield et al., 2005; McClain et al., 2019; Morato et al., 2020; Roberts et al., 2006; Van Der Stap et al., 2016). Bien que cette faune soit adaptée à des périodes de famine importante (Maier et al., 2023), en adoptant un certain réseau de recyclage des déchets au sein du récif (Maier et al., 2021, 2020).

6 Conclusion

La faune du récif corallien profond du canyon de Lampaul se disperse dans une gamme importante de niche trophique potentielle. On peut citer que le récif posséderait des espèces phytodétritivores à carnivores en passant par des espèces dépendantes d'une source chimioautotrophe. En revanche, le récif aurait tendance à être dominé par des individus suspensivores.

Globalement, les niches trophiques des coraux récifaux sont très proches, mais elles ne sont pas identiques. La seule différence notable est les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour *Madrepora oculata* comparées à celles de *Desmophyllum pertusum* et *Solenosmilia variabilis*. Les valeurs de ces deux coraux sont semblables. L'hypothèse principale serait que ces trois espèces de coraux consommeraient de la matière organique planctonique épipélagique. Cette matière organique serait principalement du zooplancton. Dès lors, *Madrepora oculata* sélectionnerait du zooplancton différent des deux autres coraux récifaux.

Les coraux récifaux ont leurs propres niches isotopiques qui sont différentes de celles de la faune associée. Seulement une petite partie est partagée entre les coraux et certains individus suspensivores. La plupart de la faune associée aurait une alimentation dominée par la matière organique particulaire épipélagique. Néanmoins, il y aurait potentiellement une utilisation d'une partie de la matière organique différente de celle consommée par les coraux. L'autre partie de la faune aurait une niche trophique différente.

Les interactions trophiques et l'utilisation des ressources alimentaires sont assez stables au cours des trois campagnes de prélèvements. En revanche, l'effort de prélèvement serait la cause principale de variation des valeurs isotopiques dans le temps.

Le récif de Lampaul serait caractérisé par une répartition horizontale des ressources alimentaires. Cette répartition serait potentiellement motivée par le courant unidirectionnel constant typique des canyons sous-marins.

En conclusion, l'ensemble de la faune étudiée au sein du récif corallien du canyon de Lampaul prospère dans un réseau trophique stable. La faune n'entrerait pas en compétition pour les ressources alimentaires avec les coraux qui leur servent d'habitat. Cependant, la proximité des niches isotopiques pourrait potentiellement être une source de conflit, si les conditions environnementales venaient à perturber l'équilibre trophique du récif.

Je finirai en précisant que les niches isotopiques des différents taxons dominants de la faune associée ont tendance à présenter des recouvrements visuels. Une étude sur l'écologie de cette faune serait intéressante pour déceler les secrets que renferme ce récif.

7 Critique et perspective

Ce mémoire a permis d'étudier, d'un point de vue trophique, les données isotopiques (carbone, azote et soufre) de la faune prélevée dans le récif corallien profond du canyon de Lampaul, en France. Cette étude contribue à décrire ce canyon en fournissant une première approche des relations trophique en son sein. Ce travail augmente aussi les connaissances sur l'écologie des récifs coralliens profonds, qui sont très peu documentées sur le canyon de Lampaul.

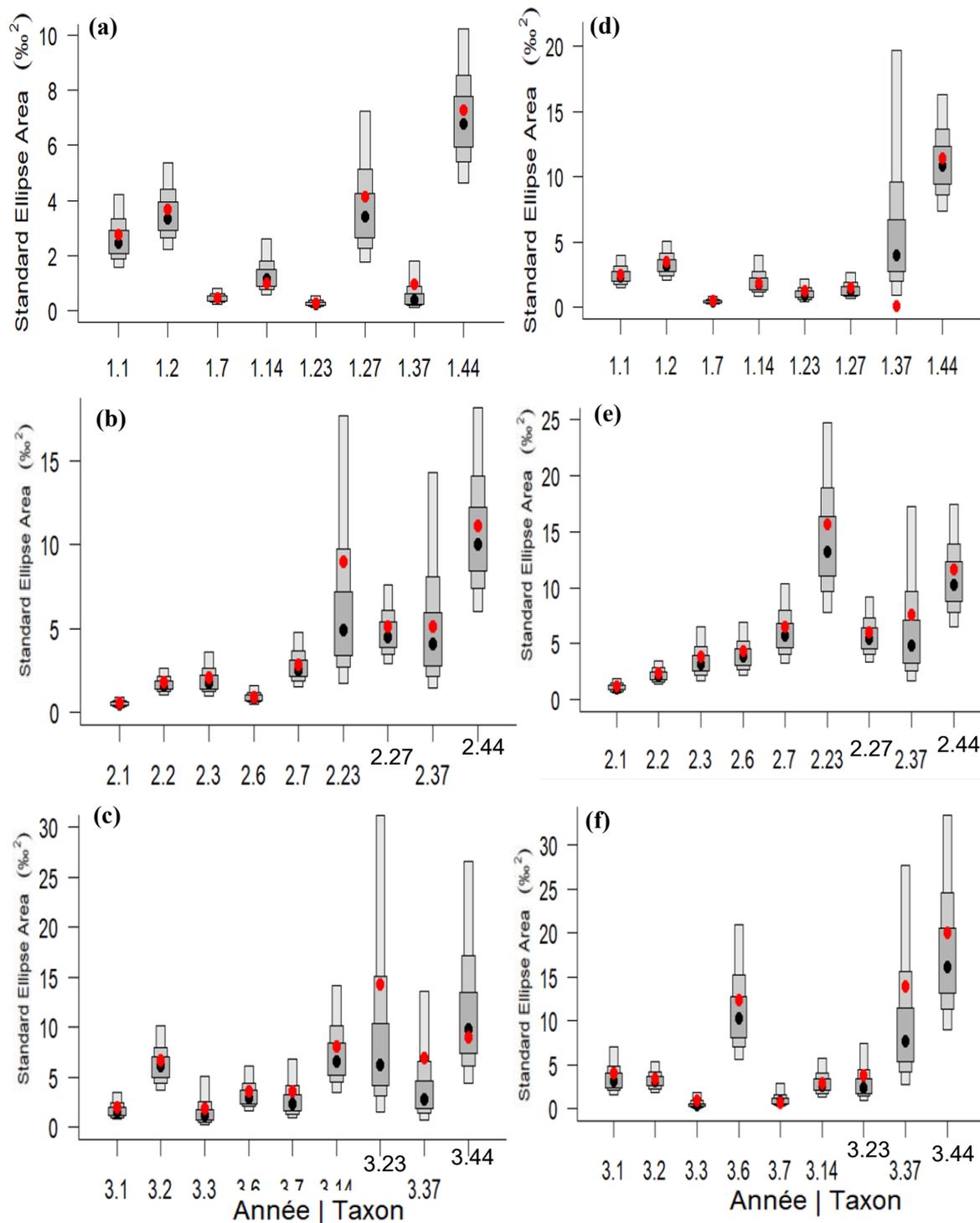
Il est important de préciser que les données utilisées lors de ce mémoire proviennent de prélèvements focalisés sur les coraux. La faune associée prélevée est donc inégale en termes de diversité et d'abondance. Cette inégalité n'a pas permis des analyses précises sur l'ensemble de la faune associée, ce qui implique un manque important d'informations. Dans le même ordre d'idées, l'identification taxonomique de la faune est inégale. Il y a donc des analyses sur des espèces et sur des embranchements. Des clades taxonomiques trop hauts peuvent contenir des différences de comportements trophiques importantes en leur sein. De plus, l'absence d'études accessoires sur la diversité et la composition isotopique de la matière organique particulière permet seulement d'avancer des hypothèses sur l'alimentation de la faune récifale.

Lors des prochaines campagnes d'échantillonnages, je préconiserais un échantillonnage plus rigoureux sur la faune associée aux coraux. Il serait aussi intéressant d'étudier la diversité et les réseaux trophiques de la matière organique planctonique afin d'affiner les analyses trophiques du récif corallien. L'étude trophique pourrait être affinée par le barcoding moléculaire des contenus stomacaux et des potentielles sources de nourriture. La méthode d'étude trophique par barcoding moléculaire est déjà utilisée dans les récifs coralliens tropicaux ([Gajdzik et al., 2018](#); [Leal and Ferrier-Pagès, 2016](#)) et les écosystèmes profonds ([Komura et al., 2018](#)).

Malgré ça, cette étude a permis de poser les bases des interactions trophiques au sein du récif corallien du canyon de Lampaul. Cela permet aux futures études de se focaliser sur des questions scientifiques plus précises, telles que : Quelles parties de la matière organique particulière sont privilégiées par les coraux du canyon de Lampaul ? Quelle est l'écologie trophique de telle espèce au sein du récif corallien profond du canyon de Lampaul ? Quelles sources alimentaires alternatives à la matière organique épipélagique sont utilisées par la faune récifale du canyon de Lampaul ?

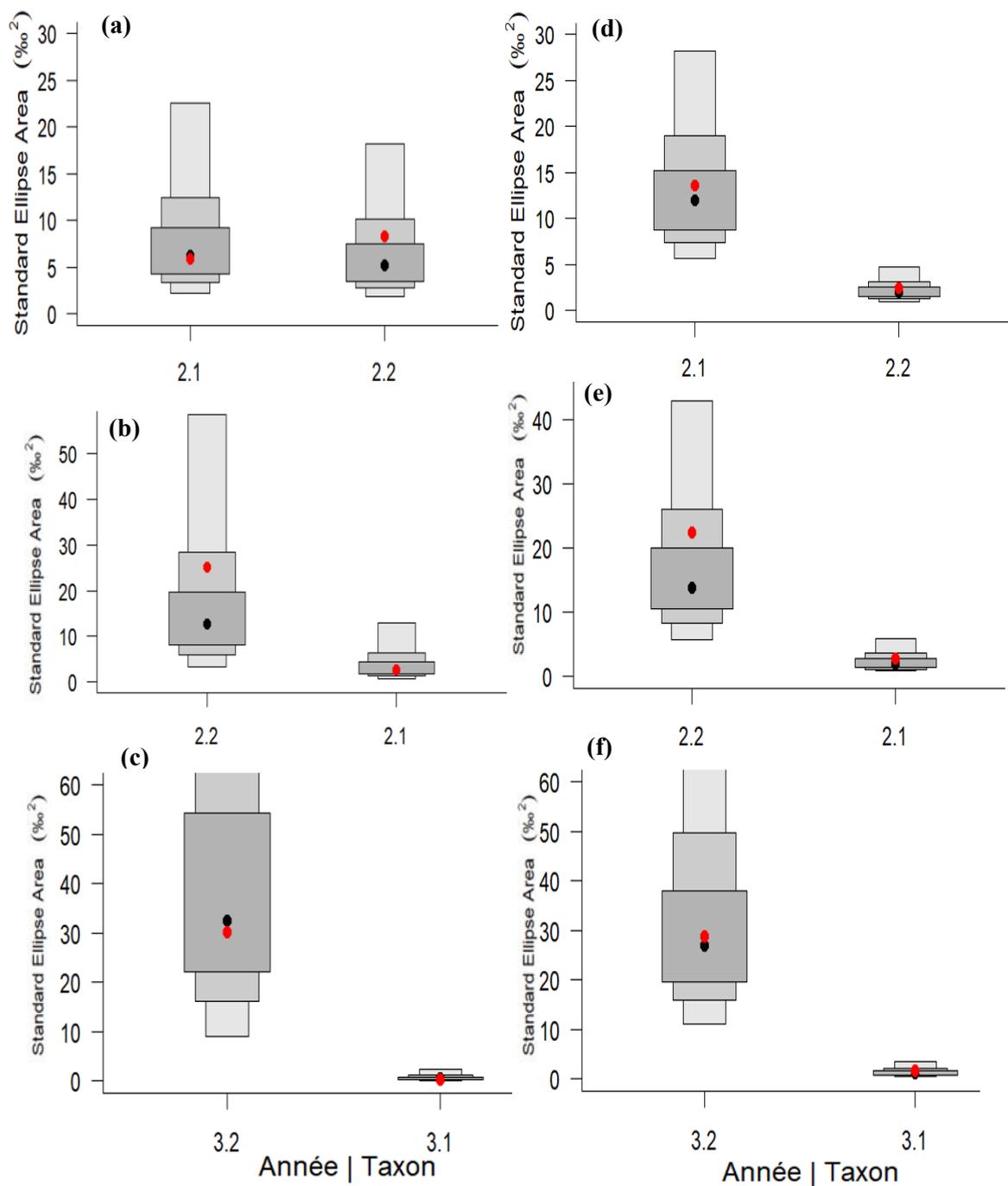
Annexe

Annexe X. Modèle d'estimation de l'aire d'ellipse standard corrigée dans l'espace isotopique formé par (a,b et c) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$, par (c,d et e) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$ des taxons dominants pour les campagnes (a et d) 2021 (b et e) 2022 (c et f) 2023.



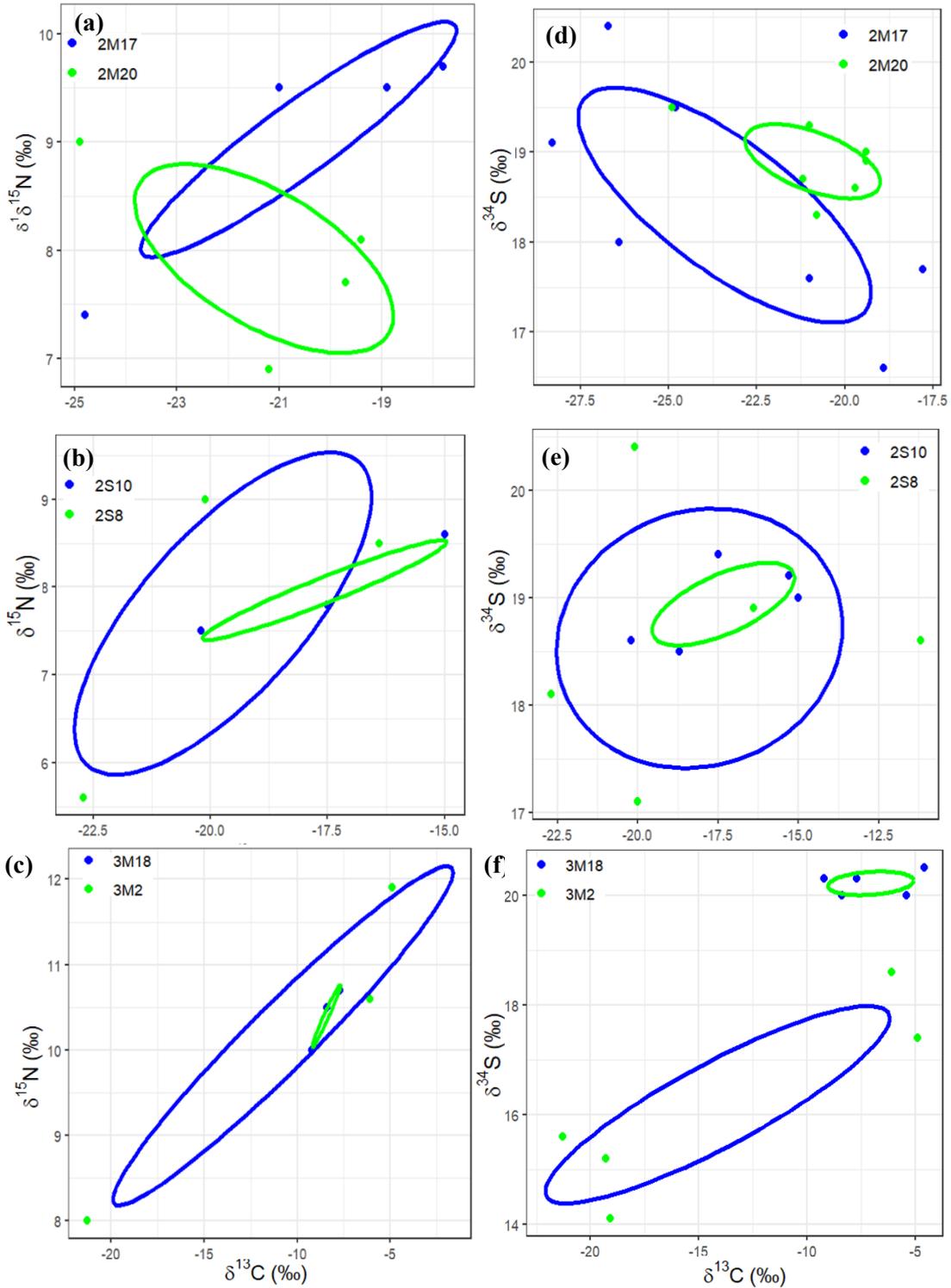
Avec en ordonné, l'aire standard de l'ellipse en ‰². En abscisse, un couple de deux chiffres représentant les taxons dominant pour chaque campagne. Le premier chiffre représente l'année: 1 correspond à 2021, 2 correspond à 2022 et 3 correspond à 2023. Le deuxième chiffre représente le taxon: 1 correspond à *Desmophyllum pertusum*, 2 correspond à *Madrepora oculata*, 3 correspond à *Solenosmilla variabilis*, 6 correspond à *Acesta*, 7 correspond à *Actinaria*, 14 correspond à *Bivalvia*, 23 correspond à *Crinoidea*, 27 correspond à *Eunice norvegica*, 37 correspond à *Hydrozoa*, 44 correspond à *Ophiuroidea*. Le point rouge représentant l'aire géométrique de l'ellipse. Le point noir représente le mode du modèle. Les boîtes grises de la plus foncée à la plus claire représentent 50, 75 et 95% de l'intervalle du modèle.

Annexe X5. Modèle d'estimation de l'aire d'ellipse standard corrigée des colonies fauniques (**a et d**) 2M17 et 2M20 (**b et e**) 2S8 et 2S10 (**c et f**) 3M2 et 3M18, dans l'espace isotopique formé par (**a, b et c**) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (**d, e et f**) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$.



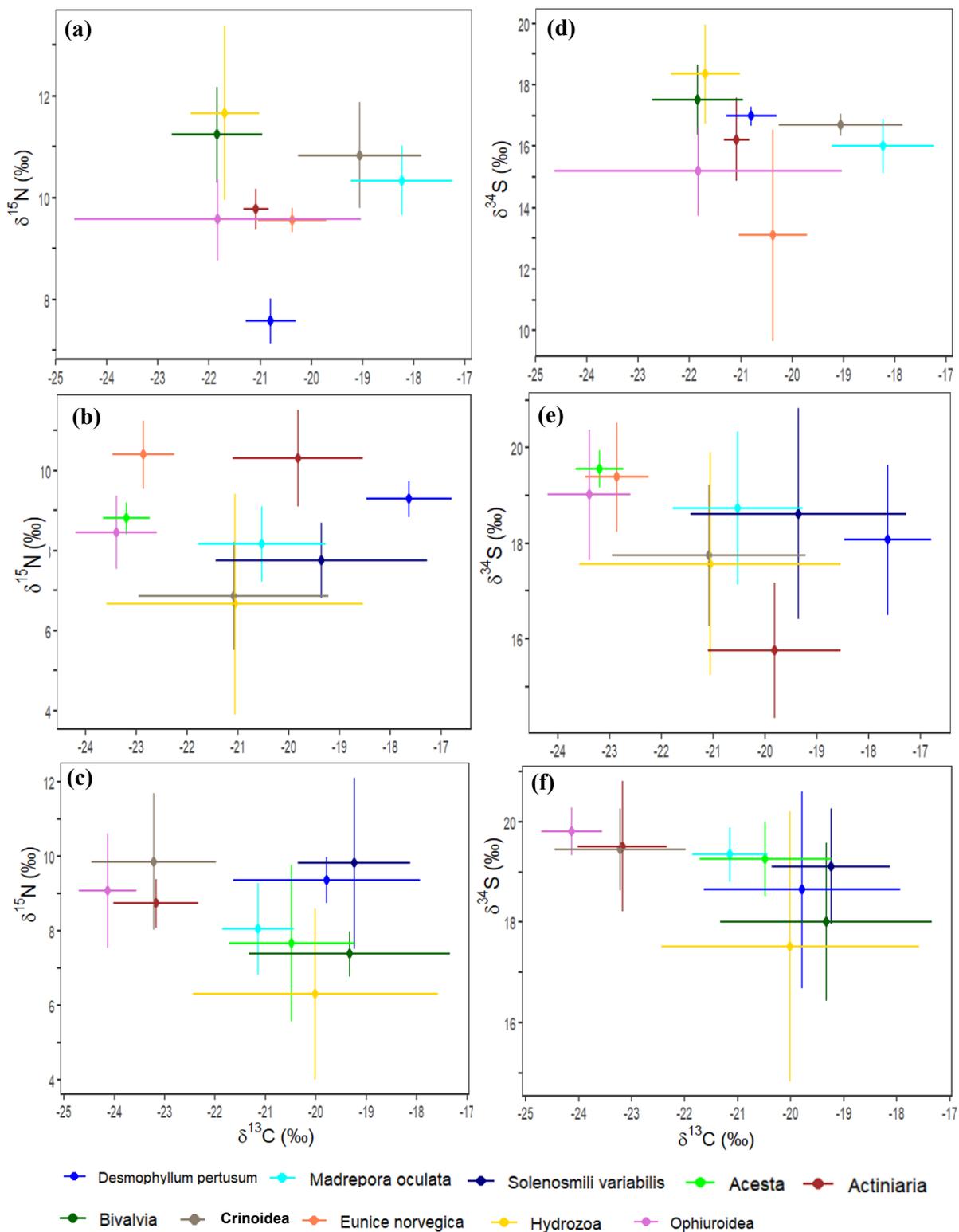
Avec en ordonné, l'aire standard de l'ellipse en ‰². En abscisse, un couple de deux chiffres représentant les colonies fauniques. Le premier chiffre représente l'année : 2 correspond à 2022 et 3 correspond à 2023. Le deuxième chiffre représente la colonie (**a et d**) 1 représente 2M17 et 2 représente 2M20, (**b et e**) 1 représente 2S8 et 2 représente 2S10 et (**c et f**) 1 représente 3M2 et 2 représente 3M18. Le point rouge représentant l'aire géométrique de l'ellipse. Le point noir représente le mode du modèle. Les boîtes grises de la plus foncée à la plus claire représentent 50, 75 et 95% de l'intervalle du modèle.

Annexe X5. Modèle d'estimation de l'aire d'ellipse standard corrigée des colonies fauniques (**a et d**) 2M17 et 2M20 (**b et e**) 2S8 et 2S10 (**c et f**) 3M2 et 3M18, dans l'espace isotopique formé par (**a, b et c**) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (**d, e et f**) $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{34}\text{S}$.



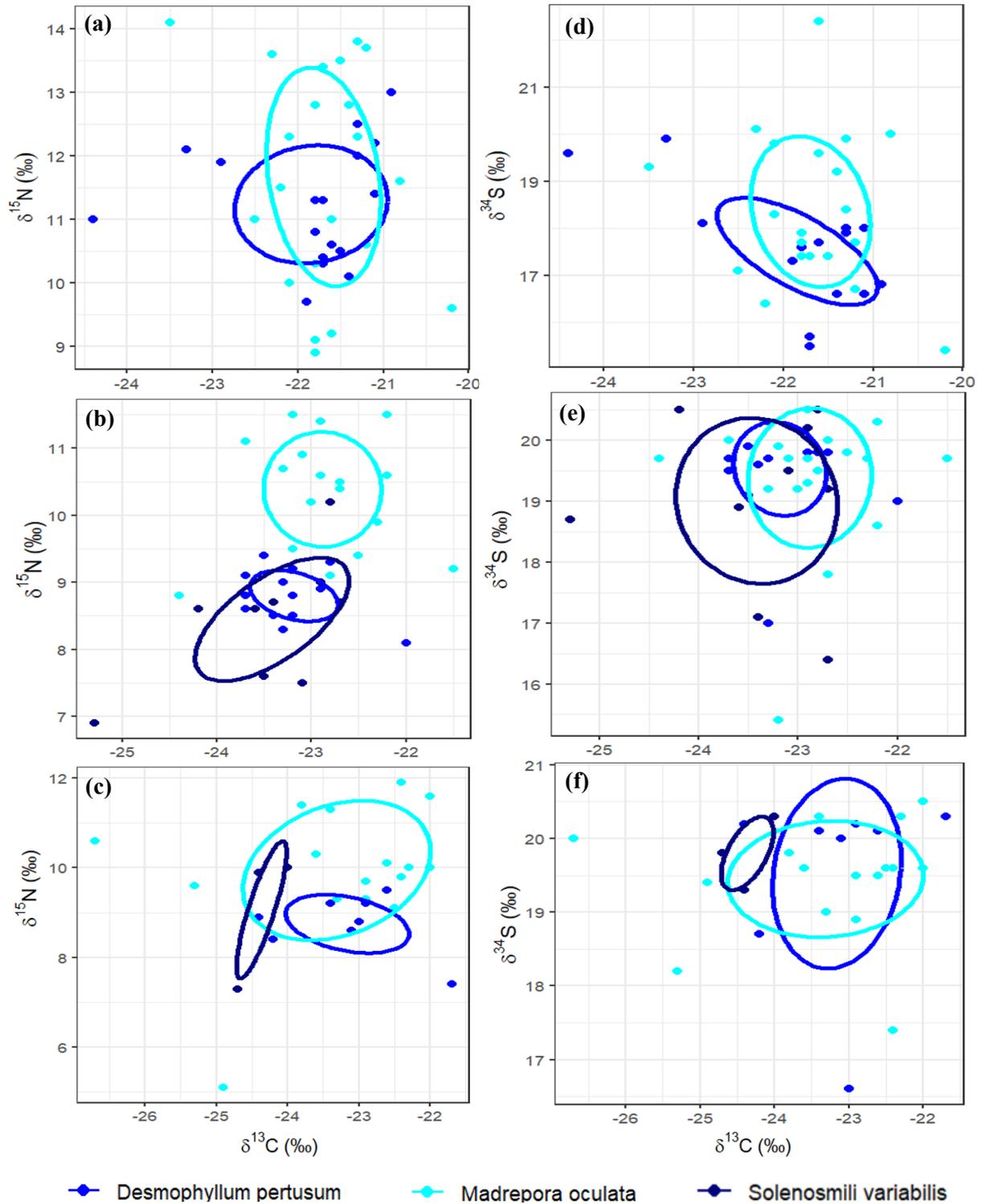
Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspondant à la valeur de (**a, b et c**) $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (**d, e et f**) $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. Les couleurs correspondent aux différentes colonies fauniques (**a et d**) en bleu, 2M17 et en vert, 2M20 (**b et e**) en vert, 2S8 et en bleu, 2S10 (**c et f**) en vert, 3M2 et en bleu, 3M18. Chaque point plein représente un individu.

Annexe X3. : Biplots des moyennes et écarts-types du couple isotopique de (a, b et c) $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (d, e et f) $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{34}\text{S}$ pour les taxons dominants lors des campagnes de (a et d) 2021 (b et e) 2022 (c et f) 2023



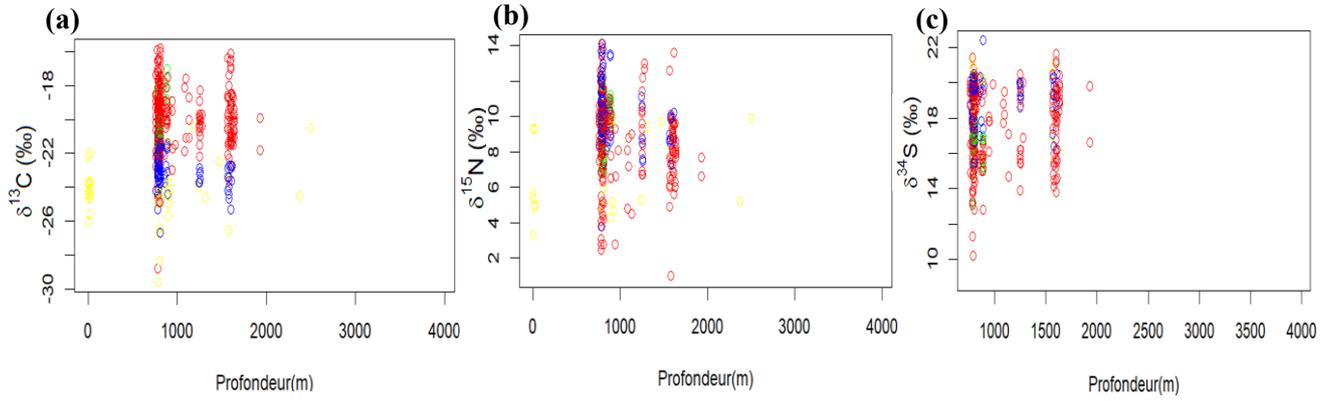
Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspondant à la valeur de (a, b et c) $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ de (d, e et f) $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. Les différentes couleurs correspondant aux différents taxons dominants. Les points correspondent à la moyenne des valeurs isotopiques pour chaque taxon dominant présent lors d'une campagne donnée. Les barres horizontales représentent les écarts-types des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. Les barres verticales représentent les écarts-types des valeurs de (a, b et c) $\delta^{15}\text{N}$ (d, e et f) $\delta^{34}\text{S}$

Annexe X8. : Ellipses des valeurs isotopiques des coraux constructeurs de récifs dans l'espace isotopique formé par (a, b et c) $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (d, e et f) $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$ pour les campagnes (a et d) 2021 (b et e) 2022 (c et f) 2023.



Avec l'abscisse, correspondant à la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ en ‰. L'ordonnée correspondant à la valeur de (a, b et c) $\delta^{15}\text{N}$ en ‰ (d, e et f) $\delta^{34}\text{S}$ en ‰. Les couleurs correspondent aux différents taxons coraliens. Chaque point plein représente un individu.

Annexe X2. : Répartition des valeurs de (a) $\delta^{13}\text{C}$ (b) $\delta^{15}\text{N}$ (c) $\delta^{34}\text{S}$ selon la profondeur pour la totalité des échantillons



Avec l'abscisse, correspondant à la profondeur en mètre. L'ordonnée correspondant à la valeur isotopique. En bleu des individus de type corail, en rouge des individus de type faune associée, en vert des échantillons de type MOP et en jaune des échantillon de type sédiment. Chaque cercle vide représente un échantillon

Bibliographie

- Adams, T.S., Sterner, R.W., 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ¹⁵ N enrichment. *Limnology & Oceanography* 45, 601–607. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0601>
- Addamo, A.M., Vertino, A., Stolarski, J., García-Jiménez, R., Taviani, M., Machordom, A., 2016. Merging scleractinian genera: the overwhelming genetic similarity between solitary *Desmophyllum* and colonial *Lophelia*. *BMC Evol Biol* 16, 108. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0654-8>
- Ammons, A.W., Daly, M., 2008. Distribution, habitat use and ecology of deepwater Anemones (Actiniaria) in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55, 2657–2666. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.07.015>
- Anthony, K.R.N., Fabricius, K.E., 2000. Shifting roles of heterotrophy and autotrophy in coral energetics under varying turbidity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 252, 221–253. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(00\)00237-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00237-9)
- Armstrong, C.W., Foley, N.S., Kahui, V., Grehan, A., 2014. Cold water coral reef management from an ecosystem service perspective. *Marine Policy* 50, 126–134. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.05.016>
- Auster, P.J., 2005. Are deep-water corals important habitats for fishes?, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 747–760. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_39
- Bajjouk, T., Tourolle, J., Menot, L., 2019. Référentiel Habitats Benthiques. Contribution à la mise à jour d'EUNIS. Région Atlantique. Ifremer. <https://doi.org/10.13155/71717>
- Bandara, K., Varpe, Ø., Wijewardene, L., Tverberg, V., Eiane, K., 2021. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biological Reviews* 96, 1547–1589. <https://doi.org/10.1111/brv.12715>
- Becker, E.L., Cordes, E.E., Macko, S.A., Fisher, C.R., 2009. Importance of seep primary production to *Lophelia pertusa* and associated fauna in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 56, 786–800. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.12.006>
- Bergmann, M., Dannheim, J., Bauerfeind, E., Klages, M., 2009. Trophic relationships along a bathymetric gradient at the deep-sea observatory HAUSGARTEN. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 56, 408–424. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.10.004>
- Boschker, H.T.S., Middelburg, J.J., 2002. Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology* 40, 85–95. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00940.x>
- Bouqueneau, J.-M., Gobert, S., Frankignoulle, M., Dauby, P., 1992. La matière en suspension de la couche de surface du plateau continental nord-ouest européen. II. Teneur en métaux lourds et transfert dans la chaîne trophique. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 61, 155.
- Buhl-Mortensen, L., Mortensen, P.B., 2004. Symbiosis in deep-water corals. *Symbiosis*.
- Buhl-Mortensen, L., Olafsdottir, S.H., Buhl-Mortensen, P., Burgos, J.M., Ragnarsson, S.A., 2015. Distribution of nine cold-water coral species (Scleractinia and Gorgonacea) in the cold temperate North Atlantic: effects of bathymetry and hydrography. *Hydrobiologia* 759, 39–61. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2116-x>
- Cairns, S.D., 1995. *The marine fauna of New Zealand: Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa)*. New Zealand Oceanographic Institute Memoir.

- Campoy, A.N., Rivadeneira, M.M., Hernández, C.E., Meade, A., Venditti, C., 2023. Deep-sea origin and depth colonization associated with phenotypic innovations in scleractinian corals. *Nat Commun* 14, 7458. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-43287-y>
- Carlson, C.A., Hansell, D.A., 2015. DOM Sources, Sinks, Reactivity, and Budgets, in: *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter*. Elsevier, pp. 65–126. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-405940-5.00003-0>
- Castaing, P., Froidefond, J.M., Lazure, P., Weber, O., Prud'homme, R., Jouanneau, J.M., 1999. Relationship between hydrology and seasonal distribution of suspended sediments on the continental shelf of the Bay of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46, 1979–2001. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00052-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00052-1)
- Chapron, L., Lartaud, F., Le Bris, N., Peru, E., Galand, P.E., 2020. Local Variability in Microbiome Composition and Growth Suggests Habitat Preferences for Two Reef-Building Cold-Water Coral Species. *Front. Microbiol.* 11, 275. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00275>
- Coppari, M., Zanella, C., Rossi, S., 2019. The importance of coastal gorgonians in the blue carbon budget. *Sci Rep* 9, 13550. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49797-4>
- Costello, M.J., McCrea, M., Freiwald, A., Lundälv, T., Jonsson, L., Bett, B.J., Van Weering, T.C.E., De Haas, H., Roberts, J.M., Allen, D., 2005. Role of cold-water *Lophelia pertusa* coral reefs as fish habitat in the NE Atlantic, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 771–805. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_41
- Da Ros, Z., Dell'Anno, A., Fanelli, E., Angeletti, L., Taviani, M., Danovaro, R., 2022. Food Preferences of Mediterranean Cold-Water Corals in Captivity. *Front. Mar. Sci.* 9, 867656. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.867656>
- De Clippele, L.H., Rovelli, L., Ramiro-Sánchez, B., Kazanidis, G., Vad, J., Turner, S., Glud, R.N., Roberts, J.M., 2021. Mapping cold-water coral biomass: an approach to derive ecosystem functions. *Coral Reefs* 40, 215–231. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02030-5>
- De Froe, E., Maier, S.R., Horn, H.G., Wolff, G.A., Blackbird, S., Mohn, C., Schultz, M., Van Der Kaaden, A.-S., Cheng, C.H., Wubben, E., Van Haastregt, B., Moller, E.F., Lavaleye, M., Soetaert, K., Reichart, G.-J., Van Oevelen, D., 2022. Hydrography and food distribution during a tidal cycle above a cold-water coral mound. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 189, 103854. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2022.103854>
- De Goeij, J.M., Lesser, M.P., Pawlik, J.R., 2017. Nutrient Fluxes and Ecological Functions of Coral Reef Sponges in a Changing Ocean, in: Carballo, J.L., Bell, J.J. (Eds.), *Climate Change, Ocean Acidification and Sponges*. Springer International Publishing, Cham, pp. 373–410. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59008-0_8
- De Goeij, J.M., Van Oevelen, D., Vermeij, M.J.A., Osinga, R., Middelburg, J.J., De Goeij, A.F.P.M., Admiraal, W., 2013. Surviving in a Marine Desert: The Sponge Loop Retains Resources Within Coral Reefs. *Science* 342, 108–110. <https://doi.org/10.1126/science.1241981>
- Décima, M., 2022. Zooplankton trophic structure and ecosystem productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 692, 23–42. <https://doi.org/10.3354/meps14077>
- Décima, M., Landry, M.R., Popp, B.N., 2013. Environmental perturbation effects on baseline $\delta^{15}\text{N}$ values and zooplankton trophic flexibility in the southern California Current Ecosystem. *Limnology & Oceanography* 58, 624–634. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0624>
- Demopoulos, A., McClain-Counts, J., Ross, S., Brooke, S., Mienis, F., 2017. Food-web dynamics and isotopic niches in deep-sea communities residing in a submarine canyon

- and on the adjacent open slopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 578, 19–33. <https://doi.org/10.3354/meps12231>
- Descolas-Gros, C., Fontungne, M., 1990. Stable carbon isotope fractionation by marine phytoplankton during photosynthesis. *Plant Cell & Environment* 13, 207–218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01305.x>
- Duineveld, G., Lavaleye, M., Berghuis, E., 2004. Particle flux and food supply to a seamount cold-water coral community (Galicia Bank, NW Spain). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277, 13–23. <https://doi.org/10.3354/meps277013>
- Fauchald, K., Jumars, P.A., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and marine Biology annual review*.
- Flaherty, E.A., Ben-David, M., 2010. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos* 119, 1409–1416. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18259.x>
- Frederiksen, R., Jensen, A., Westerberg, H., 1992. The distribution of the scleractinian coral *Lophelia pertusa* around the Faroe islands and the relation to internal tidal mixing. *Sarsia* 77, 157–171. <https://doi.org/10.1080/00364827.1992.10413502>
- Freiwald, A., 2002. Reef-Forming Cold-Water Corals, in: Wefer, G., Billett, D., Hebbeln, D., Jørgensen, B.B., Schlüter, M., Van Weering, T.C.E. (Eds.), *Ocean Margin Systems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 365–385. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05127-6_23
- Freiwald, A., 1998. Geobiology of *Lophelia pertusa* (Scleractinia) reefs in the North Atlantic.
- Freiwald, A., Joint Nature Conservation Committee, Norwegen, Großbritannien, World Conservation Monitoring Centre, Irland, World Wildlife Fund (Eds.), 2004. Cold-water coral reefs: out of sight, no longer out of mind, UNEP-WCMC biodiversity series. UNEP-WCMC, Cambridge, U.K.
- Freiwald, A., Roberts, J.M., 2005. Cold-water corals and ecosystems, Erlangen earth conference series. Springer, Berlin [etc.].
- Fry, B., 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York, NY.
- Gajdzik, L., Bernardi, G., Lepoint, G., Frédérick, B., 2018. Genetic diversity mirrors trophic ecology in coral reef fish feeding guilds. *Molecular Ecology* 27, 5004–5018. <https://doi.org/10.1111/mec.14936>
- Garvey, J.E., Whiles, M.R., 2017. *Trophic ecology*. CRC press, Taylor & Francis group, Boca Raton (Fla.).
- Gearing, J.N., Gearing, P.J., Rudnick, D.T., Requejo, A.G., Hutchins, M.J., 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1089–1098. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90199-6](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90199-6)
- Glasl, B., Bongaerts, P., Elisabeth, N.H., Hoegh-Guldberg, O., Herndl, G.J., Frade, P.R., 2017. Microbiome variation in corals with distinct depth distribution ranges across a shallow–mesophotic gradient (15–85 m). *Coral Reefs* 36, 447–452. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1517-x>
- Henry, L.-A., Davies, A.J., Murray Roberts, J., 2010. Beta diversity of cold-water coral reef communities off western Scotland. *Coral Reefs* 29, 427–436. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0577-6>
- Henry, L.-A., Roberts, J.M., 2017. Global Biodiversity in Cold-Water Coral Reef Ecosystems, in: Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (Eds.), *Marine Animal Forests*. Springer International Publishing, Cham, pp. 235–256. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4_6
- Henry, L.-A., Roberts, J.M., 2014. Recommendations for best practice in deep-sea habitat classification: Bullimore et al. as a case study. *ICES Journal of Marine Science* 71, 895–898. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst175>

- Hinga, K.R., Arthur, M.A., Pilson, M.E.Q., Whitaker, D., 1994. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: The effects of CO₂ concentration, *p*H, temperature, and species. *Global Biogeochemical Cycles* 8, 91–102. <https://doi.org/10.1029/93GB03393>
- Hirshfield, M.F., Roberts, S., Allison, D.L., 2005. Oceana's efforts to protect deep-sea coral in the United States, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*, Erlangen Earth Conference Series. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 1141–1149. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_58
- Honjo, S., Manganini, S.J., Cole, J.J., 1982. Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 29, 609–625.
- Jackson, A., Parnell, A., Jackson, M.A., 2019. Package 'SIBER.' R package version 2.
- Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), 2020. *Echinoderm nutrition*, 1st edition. ed. CRC Press, Boca Raton.
- Järnegren, J., Schander, C., Sneli, J.-A., Rønningen, V., Young, C.M., 2007. Four genes, morphology and ecology: distinguishing a new species of *Acesta* (Mollusca; Bivalvia) from the Gulf of Mexico. *Mar Biol* 152, 43–55. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0651-y>
- Jaschinski, S., Hansen, T., Sommer, U., 2008. Effects of acidification in multiple stable isotope analyses. *Limnology & Ocean Methods* 6, 12–15. <https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.12>
- Jensen, S., Bourne, D.G., Hovland, M., Colin Murrell, J., 2012. High diversity of microplankton surrounds deep-water coral reef in the Norwegian Sea. *FEMS Microbiol Ecol* 82, 75–89. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01408.x>
- Jensen, S., Hovland, M., Lynch, M.D.J., Bourne, D.G., 2019. Diversity of deep-water coral-associated bacteria and comparison across depth gradients. *FEMS Microbiology Ecology* 95, fiz091. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz091>
- Kahl, U., Radke, R.J., 2006. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? *Ecology of Freshwater Fish* 15, 48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00120.x>
- Keller, N., 1993. New records of deep-sea madreporarian corals in the southern parts of the Atlantic and Indian oceans. *Novye nakhodki glubokovodnykh madreporarij v yuzhnoj chasti Atlanticheskogo i Indijskogo okeanov* 89–96.
- Kellogg, C.A., 2019. Microbiomes of stony and soft deep-sea corals share rare core bacteria. *Microbiome* 7, 90. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0697-3>
- Kiriakoulakis, K., Fisher, E., Wolff, G.A., Freiwald, A., Grehan, A., Roberts, J.M., 2005. Lipids and nitrogen isotopes of two deep-water corals from the North-East Atlantic: initial results and implications for their nutrition, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 715–729. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_37
- Kitazawa, K., Oji, T., Sunamura, M., 2007. Food composition of crinoids (Crinoidea: Echinodermata) in relation to stalk length and fan density: their paleoecological implications. *Mar Biol* 152, 959–968. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0746-5>
- Komura, T., Ando, H., Horikoshi, K., Suzuki, H., Isagi, Y., 2018. DNA barcoding reveals seasonal shifts in diet and consumption of deep-sea fishes in wedge-tailed shearwaters. *PLoS ONE* 13, e0195385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195385>
- Larson, R.J., 1980. Competition, Habitat Selection, and the Bathymetric Segregation of Two Rockfish (*Sebastes*) Species. *Ecological Monographs* 50, 221–239. <https://doi.org/10.2307/1942480>
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S., 2012.

- Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Le Goff, C., 2022. Interactions trophiques au sein des récifs de coraux profonds du canyon de Lampaul. Ifremer, Plouzané.
- Leal, M.C., Ferrier-Pagès, C., 2016. Molecular trophic markers in marine food webs and their potential use for coral ecology. *Marine Genomics* 29, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2016.02.003>
- Leduc, D., Rowden, A.A., Nodder, S.D., Berkenbusch, K., Probert, P.K., Hadfield, M.G., 2014. Unusually high food availability in Kaikoura Canyon linked to distinct deep-sea nematode community. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 104, 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.06.003>
- Lesser, M.P., Slattey, M., 2020. Will coral reef sponges be winners in the Anthropocene? *Global Change Biology* 26, 3202–3211. <https://doi.org/10.1111/gcb.15039>
- Maier, S.R., 2021. Oases in a world without sun : biological drivers of cold-water coral reefs (PhD Thesis). Ghent University, Faculty of Sciences, Ghent, Belgium.
- Maier, S.R., Brooke, S., De Clippele, L.H., De Froe, E., Van Der Kaaden, A., Kutti, T., Mienis, F., Van Oevelen, D., 2023. On the paradox of thriving cold-water coral reefs in the food-limited deep sea. *Biological Reviews* 98, 1768–1795. <https://doi.org/10.1111/brv.12976>
- Maier, S.R., Kutti, T., Bannister, R.J., Fang, J.K.-H., Van Breugel, P., Van Rijswijk, P., Van Oevelen, D., 2020. Recycling pathways in cold-water coral reefs: Use of dissolved organic matter and bacteria by key suspension feeding taxa. *Sci Rep* 10, 9942. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66463-2>
- Maier, S.R., Mienis, F., De Froe, E., Soetaert, K., Lavaleye, M., Duineveld, G., Beauchard, O., Van Der Kaaden, A.-S., Koch, B.P., Van Oevelen, D., 2021. Reef communities associated with ‘dead’ cold-water coral framework drive resource retention and recycling in the deep sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 175, 103574. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2021.103574>
- Matthys, L., 2022. Caractérisation d’habitats benthiques de falaises du canyon de Lampaul. Golfe de Gascogne. Ifremer.
- McClain, C.R., Nunnally, C., Benfield, M.C., 2019. Persistent and substantial impacts of the Deepwater Horizon oil spill on deep-sea megafauna. *R. Soc. open sci.* 6, 191164. <https://doi.org/10.1098/rsos.191164>
- McClain-Counts, J.P., Demopoulos, A.W.J., Ross, S.W., 2017. Trophic structure of mesopelagic fishes in the Gulf of Mexico revealed by gut content and stable isotope analyses. *Marine Ecology* 38, e12449. <https://doi.org/10.1111/maec.12449>
- Meistertzheim, Anne.-L., Lartaud, F., Arnaud-Haond, S., Kalenitchenko, D., Bessalam, M., Le Bris, N., Galand, P.E., 2016. Patterns of bacteria-host associations suggest different ecological strategies between two reef building cold-water coral species. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 114, 12–22. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.04.013>
- Menot, L., Tourolle, J., 2024. Operationnal Cruise Report CHEREEF 2022. FOF. <https://doi.org/10.13155/98494>
- Menot, Tourolle, 2023. CHEREEF 2023 cruise, Pourquoi pas ? R/V. <https://doi.org/10.17600/18003189>
- Menot, Tourolle, 2022. ChEReef 2022 cruise, Thalassa R/V. <https://doi.org/10.17600/18000571>
- Menot, Tourolle, 2021. ChEReef 2021 cruise, Thalassa R/V. <https://doi.org/10.17600/18001448>
- Middelburg, J.J., Mueller, C.E., Veuger, B., Larsson, A.I., Form, A., Oevelen, D.V., 2015. Discovery of symbiotic nitrogen fixation and chemoautotrophy in cold-water corals. *Sci Rep* 5, 17962. <https://doi.org/10.1038/srep17962>

- Miranda, V.D.R., Brasil, A.C.D.S., 2014. Two new species and a new record of Scale-worms (Polychaeta) from Southwest Atlantic deep-sea coral mounds. *Zootaxa* 3856. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3856.2.3>
- Morato, T., González-Irusta, J., Dominguez-Carrió, C., Wei, C., Davies, A., Sweetman, A.K., Taranto, G.H., Beazley, L., García-Alegre, A., Grehan, A., Laffargue, P., Murillo, F.J., Sacau, M., Vaz, S., Kenchington, E., Arnaud-Haond, S., Callery, O., Chimienti, G., Cordes, E., Egilsdottir, H., Freiwald, A., Gasbarro, R., Gutiérrez-Zárate, C., Gianni, M., Gilkinson, K., Wareham Hayes, V.E., Hebbeln, D., Hedges, K., Henry, L., Johnson, D., Koen-Alonso, M., Lirette, C., Mastrototaro, F., Menot, L., Molodtsova, T., Durán Muñoz, P., Orejas, C., Pennino, M.G., Puerta, P., Ragnarsson, S.Á., Ramiro-Sánchez, B., Rice, J., Rivera, J., Roberts, J.M., Ross, S.W., Rueda, J.L., Sampaio, Í., Snelgrove, P., Stirling, D., Treble, M.A., Urra, J., Vad, J., Van Oevelen, D., Watling, L., Walkusz, W., Wienberg, C., Woillez, M., Levin, L.A., Carreiro-Silva, M., 2020. Climate-induced changes in the suitable habitat of cold-water corals and commercially important deep-sea fishes in the North Atlantic. *Global Change Biology* 26, 2181–2202. <https://doi.org/10.1111/gcb.14996>
- Mueller, C.E., Larsson, A.I., Veuger, B., Middelburg, J.J., Van Oevelen, D., 2014. Opportunistic feeding on various organic food sources by the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *Biogeosciences* 11, 123–133. <https://doi.org/10.5194/bg-11-123-2014>
- Mueller, C.E., Lundälv, T., Middelburg, J.J., Van Oevelen, D., 2013. The Symbiosis between *Lophelia pertusa* and *Eunice norvegica* Stimulates Coral Calcification and Worm Assimilation. *PLoS ONE* 8, e58660. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058660>
- Murray, F., De Clippele, L.H., Hiley, A., Wicks, L., Roberts, J.M., Hennige, S., 2019. Multiple feeding strategies observed in the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *J. Mar. Biol. Ass.* 99, 1281–1283. <https://doi.org/10.1017/S0025315419000298>
- Naumann, M.S., Tolosa, I., Taviani, M., Grover, R., Ferrier-Pagès, C., 2015. Trophic ecology of two cold-water coral species from the Mediterranean Sea revealed by lipid biomarkers and compound-specific isotope analyses. *Coral Reefs* 34, 1165–1175. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1325-8>
- Oppelt, A., López Correa, M., Rocha, C., 2017. Biogeochemical analysis of the calcification patterns of cold-water corals *Madrepora oculata* and *Lophelia pertusa* along contact surfaces with calcified tubes of the symbiotic polychaete *Eunice norvegica*: Evaluation of a ‘mucus’ calcification hypothesis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 127, 90–104. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.08.006>
- Osman, E.O., Vohsen, S.A., Girard, F., Cruz, R., Glickman, O., Bullock, L.M., Anderson, K.E., Weinnig, A.M., Cordes, E.E., Fisher, C.R., Baums, I.B., 2023. Capacity of deep-sea corals to obtain nutrition from cold seeps aligned with microbiome reorganization. *Global Change Biology* 29, 189–205. <https://doi.org/10.1111/gcb.16447>
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Post, D.M., 2002. USING STABLE ISOTOPES TO ESTIMATE TROPHIC POSITION: MODELS, METHODS, AND ASSUMPTIONS. *Ecology* 83, 703–718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)
- Puce, S., Bavestrello, G., Arillo, A., Azzini, F., Cerrano, C., 2002. Morpho-functional adaptation to suspension feeding in *Eudendrium* (Cnidaria, Hydrozoa). *Italian Journal of Zoology* 69, 301–304. <https://doi.org/10.1080/11250000209356473>
- Puglise, K.A., Brock, R.J., McDonough, J.J., 2005. Identifying critical information needs and developing institutional partnerships to further the understanding of Atlantic deep-sea coral ecosystems, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and*

- Ecosystems. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 1129–1140. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_57
- Purroy, A., Najdek, M., Isla, E., Župan, I., Thébault, J., Peharda, M., 2018. Bivalve trophic ecology in the Mediterranean: Spatio-temporal variations and feeding behavior. *Marine Environmental Research* 142, 234–249. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.10.011>
- Raddatz, J., Titschack, J., Frank, N., Freiwald, A., Conforti, A., Osborne, A., Skornitzke, S., Stiller, W., Rüggeberg, A., Voigt, S., Albuquerque, A.L.S., Vertino, A., Schröder-Ritzrau, A., Bahr, A., 2020. *Solenosmilia variabilis*-bearing cold-water coral mounds off Brazil. *Coral Reefs* 39, 69–83. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01882-w>
- Rix, L., De Goeij, J.M., Mueller, C.E., Struck, U., Middelburg, J.J., Van Duyl, F.C., Al-Horani, F.A., Wild, C., Naumann, M.S., Van Oevelen, D., 2016. Coral mucus fuels the sponge loop in warm- and cold-water coral reef ecosystems. *Sci Rep* 6, 18715. <https://doi.org/10.1038/srep18715>
- Roberts, J.M., 2005. Reef-aggregating behaviour by symbiotic eunicid polychaetes from cold-water corals: do worms assemble reefs? *J. Mar. Biol. Ass.* 85, 813–819. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011756>
- Roberts, J.M., Wheeler, A.J., Freiwald, A., 2006. Reefs of the Deep: The Biology and Geology of Cold-Water Coral Ecosystems. *Science* 312, 543–547. <https://doi.org/10.1126/science.1119861>
- Rogers, A.D., 1999. The Biology of *Lophelia pertusa* (L INNAEUS 1758) and Other Deep-Water Reef-Forming Corals and Impacts from Human Activities. *International Review of Hydrobiology* 84, 315–406. <https://doi.org/10.1002/iroh.199900032>
- Rossi, S., Bramanti, L., Gori, A., Orejas, C. (Eds.), 2017. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Springer International Publishing, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-21012-4>
- Röthig, T., Yum, L.K., Kremb, S.G., Roik, A., Voolstra, C.R., 2017. Microbial community composition of deep-sea corals from the Red Sea provides insight into functional adaptation to a unique environment. *Sci Rep* 7, 44714. <https://doi.org/10.1038/srep44714>
- Rounick, J.S., Winterbourn, M.J., 1986. Stable Carbon Isotopes and Carbon Flow in Ecosystems. *BioScience* 36, 171–177. <https://doi.org/10.2307/1310304>
- Sherwood, O.A., Jamieson, R.E., Edinger, E.N., Wareham, V.E., 2008. Stable C and N isotopic composition of cold-water corals from the Newfoundland and Labrador continental slope: Examination of trophic, depth and spatial effects. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55, 1392–1402. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.05.013>
- Sweetman, A.K., Thurber, A.R., Smith, C.R., Levin, L.A., Mora, C., Wei, C.-L., Gooday, A.J., Jones, D.O.B., Rex, M., Yasuhara, M., Ingels, J., Ruhl, H.A., Frieder, C.A., Danovaro, R., Würzberg, L., Baco, A., Grupe, B.M., Pasulka, A., Meyer, K.S., Dunlop, K.M., Henry, L.-A., Roberts, J.M., 2017. Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. *Elementa: Science of the Anthropocene* 5, 4. <https://doi.org/10.1525/elementa.203>
- Szpak, P., Buckley, M., 2020. Sulfur isotopes ($\delta^{34}\text{S}$) in Arctic marine mammals: indicators of benthic vs. pelagic foraging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 653, 205–216. <https://doi.org/10.3354/meps13493>
- Thiem, Ø., Ravagnan, E., Fosså, J.H., Berntsen, J., 2006. Food supply mechanisms for cold-water corals along a continental shelf edge. *Journal of Marine Systems* 60, 207–219. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2005.12.004>

- Tunnicliffe, V., Juniper, S.K., De Burgh, M.E., 1985. The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. *Bulletin of the biological society of Washington* 453–464.
- Van Der Kaaden, A.-S., Mohn, C., Gerkema, T., Maier, S.R., De Froe, E., Van De Koppel, J., Rietkerk, M., Soetaert, K., Van Oevelen, D., 2021. Feedbacks between hydrodynamics and cold-water coral mound development. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 178, 103641. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2021.103641>
- Van Der Putten, W.H., De Ruiter, P.C., Martijn Bezemer, T., Harvey, J.A., Wassen, M., Wolters, V., 2004. Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology* 5, 487–494. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.003>
- Van Der Stap, T., Coolen, J.W.P., Lindeboom, H.J., 2016. Marine Fouling Assemblages on Offshore Gas Platforms in the Southern North Sea: Effects of Depth and Distance from Shore on Biodiversity. *PLoS ONE* 11, e0146324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146324>
- Van Engeland, T., Godø, O.R., Johnsen, E., Duineveld, G.C.A., Van Oevelen, D., 2019. Cabled ocean observatory data reveal food supply mechanisms to a cold-water coral reef. *Progress in Oceanography* 172, 51–64. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.007>
- Van Oevelen, D., Duineveld, G.C.A., Lavaleye, M.S.S., Kutti, T., Soetaert, K., 2018. Trophic structure of cold-water coral communities revealed from the analysis of tissue isotopes and fatty acid composition. *Marine Biology Research* 14, 287–306. <https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1398404>
- Van Oevelen, D., Mueller, C.E., Lundälv, T., Middelburg, J.J., 2016. Food selectivity and processing by the cold-water coral *Lophelia pertusa*. <https://doi.org/10.5194/bg-2016-294>
- Vohsen, S.A., Gruber-Vodicka, H.R., Meyer, M., Sadowski, M., Dubilier, N., Fisher, C.R., Baums, I.B., 2022. The deep-sea coral, *Callogorgia delta*, associates with bacteria belonging to a novel marine branch of the Mollicutes (preprint). *Microbiology*. <https://doi.org/10.1101/2022.10.07.511369>
- Wickham, H., Chang, W., Wickham, M.H., 2016. Package ‘ggplot2.’ Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version 2, 1–189.
- Wild, C., Mayr, C., Wehrmann, L., Schöttner, S., Naumann, M., Hoffmann, F., Rapp, H., 2008. Organic matter release by cold water corals and its implication for fauna–microbe interaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 372, 67–75. <https://doi.org/10.3354/meps07724>
- Wilson, J.B., 1979. ‘Patch’ development of the deep-water coral *Lophelia Pertusa* (L.) on Rockall Bank. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59, 165–177. <https://doi.org/10.1017/S0025315400046257>
- Yarberry, W., 2021. DPLYR, in: Yarberry, W. (Ed.), *CRAN Recipes: DPLYR, Stringr, Lubridate, and RegEx in R*. Apress, Berkeley, CA, pp. 1–58. https://doi.org/10.1007/978-1-4842-6876-6_1
- Zanden, M.J.V., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology & Oceanography* 46, 2061–2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>
- Zaret, T.M., Suffern, J.S., 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism1. *Limnology & Oceanography* 21, 804–813. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.6.0804>
- Zibrowius, H., Taviani, M., 2005. Remarkable sessile fauna associated with deep coral and other calcareous substrates in the Strait of Sicily, Mediterranean Sea, in: Freiwald, A., Roberts, J.M. (Eds.), *Cold-Water Corals and Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 807–819. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_42