LIÈGE université Library

https://lib.uliege.be

https://matheo.uliege.be

þÿ I m p a c t d e s c h a n g e m e n t s g l o b a u x s u r l a c q u i s i t i o n e t l
par les coraux profonds récifaux : approche expérimentale

Auteur : Monfort, Merlin
Promoteur(s) : Michel, Loïc; 32327
Faculté : Faculté des Sciences
Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie
Année académique : 2025-2026
URI/URL : http://hdl.handle.net/2268.2/26590

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.

Impact des changements globaux sur l'acquisition et l'utilisation de l'énergie par les coraux profonds récifaux : approche expérimentale

Merlin Monfort

Mémoire en vue de l'obtention du grade de master en océanographie à finalité approfondie

2025-2026

Promoteurs : Loïc Michel et Margaux Mathieu-Resuge

Ifremer

LIÈGE université Sciences

Created in BioRender.com bio

Conformément aux règles imposées à la rédaction, ce mémoire ne doit pas dépasser 50 pages, rédigées en Times 12 ou équivalent

Remerciements

A l'issue de ce travail, j'aimerais remercier mon promoteur, Loïc MICHEL, sans qui je n'aurais jamais eu l'occasion de travailler sur un sujet qui me tient à cœur. Je tiens à le remercier pour sa confiance et ses conseils.

Je souhaite adresser un immense merci à Margaux MATHIEU-RESUGE, pour l'accueil à Brest et le suivi tout au long du mémoire. Je la remercie pour sa compréhension, sa pédagogie, ses conseils et le temps consacré à mon encadrement. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir apporté son soutien durant ce travail.

Je tiens aussi à remercier Gilles LEPOINT pour l'aide apportée à Liège et le temps consacré à la relecture ainsi que ses nombreux conseils.

Mes remerciements vont également à Maxime pour sa présence à Brest et ses précieux conseils lors de la relecture. Sans oublier toutes les sorties sous-marines partagées.

Il est important pour moi de remercier Julie d'avoir été présente lors de mon séjour à Brest et pour ses conseils au laboratoire.

Je suis également reconnaissant envers ma famille et mes amis pour le soutien apporté sur l'ensemble de mes études.

Dans le même but, je souhaite remercier ma copine, Pauline, pour son soutien, ses conseils et sa motivation.

Je voudrais aussi remercier l'IUEM et l'Ifremer pour l'accueil et la mise à disposition du matériel nécessaire à la réalisation des études lipidiques.

Dans le même sens, je remercie l'équipe du projet ARDECO qui ont permis le prélèvement des coraux et qui ont veillé au bon déroulement de l'expérience.

Résumé

Les coraux d'eau froide, tels que *Desmophyllum pertusum*, forment des récifs qui structurent les fonds marins profonds et soutiennent une biodiversité importante, leur conférant un rôle d'ingénieurs de l'écosystème. Ces habitats font face à des menaces croissantes, le changement climatique en est une, avec des projections locales de réchauffement pouvant dépasser 4°C et d'acidification de l'ordre de -0,3 unité de pH aux profondeurs concernées. Ce mémoire, réalisé dans le cadre du projet ARDECO, examine la réponse physiologique et métabolique de colonies de *D. pertusum* prélevées dans le canyon de Lampaul lors de la campagne océanographique CHEReef 2024. Les colonies ont été maintenues cinq mois en aquarium, croisant trois traitements et deux pressions hydrostatiques, complétés par un marquage isotopique au ^{13}C et au ^{15}N. Aucun des traitements testés, ni la pression, ni le réchauffement, ni l'acidification, ne montrent d'effet marqué. Les variations observées s'expliquent avant tout par le temps passé en aquarium. Le rapport C:N diminue progressivement au cours de l'expérience. Les valeurs isotopiques naturelles évoluent également, le $\delta^{13}C$ diminuant d'abord avant d'augmenter progressivement, tandis que le $\delta^{15}N$ augmente régulièrement tout au long de l'expérience, une évolution cohérente avec le passage à un régime alimentaire aux artémias en captivité. Le marquage isotopique révèle un excès positif de ^{13}C et de ^{15}N dans toutes les conditions testées, montrant que les colonies conservent leur capacité d'incorporation de composés inorganiques. La proportion de lipides polaires augmente fortement (d'environ 12 % à plus de 30 %) au détriment des lipides neutres, dont la composition interne (triglycérides, cires) reste stable en proportion, tandis que les acides gras libres augmentent. Parmi les classes membranaires, la phosphatidylcholine varie le plus fortement en augmentant avant de diminuer et les stérols libres augmentent nettement. Les biomarqueurs trophiques confirment ce changement de régime, les quatre marqueurs d'origine phytoplanctonique diminuent tous significativement, de même qu'un des quatre marqueurs de copépodes, tandis que les trois autres, stockés sous forme de réserves de cires à renouvellement lent, restent stables. Cette absence d'effet des traitements peut traduire une réelle tolérance physiologique de *D. pertusum* aux conditions testées ou refléter les limites de l'expérience, notamment sa durée relativement courte au regard du métabolisme lent de l'espèce, et l'effet dominant de l'acclimatation au maintien en aquarium, susceptible de masquer des effets de traitement plus discrets. La large répartition spatiale et bathymétrique de *D. pertusum* pourrait aussi conférer à l'espèce une plasticité physiologique supérieure à celle de coraux d'eau froide à répartition plus restreinte.

Abstract

Cold-water corals, such as *Desmophyllum pertusum*, build reefs that structure deep-sea habitats and support high levels of biodiversity, giving them a role as ecosystem engineers. These habitats face growing threats, climate change being one of them, with local projections of warming exceeding 4°C and acidification of around -0.3 pH units at the depths concerned. This thesis, conducted as part of the ARDECO project, examines the physiological and metabolic response of *D. pertusum* colonies collected in the Lampaul Canyon during the CHEReef 2024 oceanographic campaign. Colonies were maintained for five months in aquaria, crossing three treatments and two hydrostatic pressures, alongside isotopic labelling with ^{13}C and ^{15}N. None of the tested treatments, neither pressure, warming, nor acidification, showed a marked effect. Observed variations were primarily explained by time spent in aquaria. The C:N ratio decreased progressively throughout the experiment. Natural isotopic values also evolved, $\delta^{13}C$ first decreasing before increasing progressively, while $\delta^{15}N$ increased steadily throughout the experiment, consistent with a dietary shift to captive feeding on Artemia. Isotopic labelling revealed a positive excess of ^{13}C and ^{15}N across all conditions, showing that colonies retained their capacity to incorporate inorganic compounds. The proportion of polar lipids increased markedly (from around 12% to over 30%) at the expense of neutral lipids, whose internal composition (triglycerides, waxes) remained stable in relative terms, while free fatty acids increased. Among membrane classes, phosphatidylcholine varied most strongly and free sterols increased markedly. Trophic biomarkers confirmed this dietary shift, all four phytoplankton-derived markers declined significantly, as did one of the four copepod markers, while the remaining three, stored as slow-turnover wax reserves, remained stable. This absence of treatment effects may reflect genuine physiological tolerance of *D. pertusum* to the tested conditions, or the limitations of the experiment, particularly its relatively short duration given the species' slow metabolism, and the dominant effect of aquarium acclimation, which may mask more subtle treatment effects. The wide spatial and bathymetric distribution of *D. pertusum* may also confer greater physiological plasticity than in cold-water corals with more restricted ranges.

Table des matières

1.Introduction 1

1.1 Les coraux d'eau froide 1

1.1.1 Nutrition 3

1.1.2 Reproduction 4

1.1.3 Desmophyllum pertusum 4

1.2 Les canyons sous-marins de l'Atlantique Nord-Est 5

1.2.1 Formation et fonctionnement des canyons 5

1.2.2 Rôle écologique et biodiversité des canyons 7

1.3 Effets du changement climatique sur les coraux d'eau froide 8

1.3.1 Réchauffement 8

1.3.2 Acidification 9

1.3.3 Effets combinés 10

1.4 Outils d'analyse de la réponse des coraux face aux stress environnementaux 10

1.4.1 Les lipides 10

1.4.1.1 Les principales classes lipidiques 10

1.4.1.2 Les acides gras 11

1.4.1.3 Les biomarqueurs écophysiologiques 12

1.4.2 Les isotopes stables 12

1.4.2.1 Les rapports isotopiques naturels 12

1.4.2.2 Le marquage isotopique 13

1.4.3 Complémentarité 13

1.5 Objectifs et hypothèses 14

2. Matériel et méthode 15

2.1 Echantillonnage 16

2.2 Expérience 16

2.3 Marquage 17

2.4 Stockage 17
2.5 Lyophilisation 18
2.6 Analyses lipidiques 18
2.6.1 Extraction des lipides 18
2.6.2 Chromatographie sur couche mince 19
2.6.2.1 Pré-run 19
2.6.2.2 Dépôt des échantillons et élution 20
2.6.2.3 Traitement 20
2.6.3 Chromatographie en phase gazeuse 20
2.6.3.1 Séparation des lipides 20
2.6.3.2 Dérivation 21
2.6.3.3 Chromatographie gazeuse à ionisation de flammes 21
2.6.3.4 Analyse du chromatogramme 22
2.7 Isotopie 22
2.7.1 Analyse du carbone 22
2.7.2 Analyses de l'azote et du soufre 22
2.7.3 Préparation des batchs 22
2.8 Traitement des données 23
2.9 Calcul de l'excès isotopique 24
2.10 Calcul de l'indice d'insaturation 24
2.11 Sélection des biomarqueurs 24
3. Résultats 25
3.1 Évolution de la composition biochimique 25
3.2 Évolution de la composition isotopique. 26
3.3 Incorporation des éléments marqués par les colonies 28
3.4 Variation de la proportion de lipides neutres et de lipides polaires au cours de l'expérience. 30

3.5 Variation des principales classes de lipides neutres. 31
3.6 Évolution des acides gras biomarqueurs au cours de l'expérience. 32
3.7 Évolution de la composition des membranes 34
3.8 Modifications des acides gras dans les membranes. 36
4. Discussion 38
4.1 Les colonies modifient-elles leur composition biochimique ? 38
4.2 L'expérience modifie-t-elle les ressources incorporées ? 39
4.3 Les colonies absorbent-elles de la matière inorganique ? 40
4.4 Comment les colonies réorganisent-elles leur métabolisme lipidique ? 42
4.5 La composition des membranes est-elle modifiée ? 44
4.6 Que nous apprennent ces réponses sur l'acclimatation de *D. pertusum* ? 45
5. Conclusions et perspectives 48
Bibliographie 51
Annexes 60

Tableau des abréviations

Abréviation	Signification
AIR	Standard international de référence pour l'azote (atmospheric air)
ARDECO	Assessing Resilience of DEep Corals
CDT	Canyon Diablo Troilite (standard international de référence pour le soufre)
ChEReef	Characterization and Ecology of cold-water coral Reefs
DOI	Digital Object Identifier
EA	Analyseur élémentaire (Elemental Analyzer)
FAME	Fatty Acid Methyl Ester (méthyle d'acide gras)
FFA	Free Fatty Acids (acides gras libres)
FS	Free Sterols (stérols libres)
GC-FID	Gas Chromatography - Flame Ionization Detection (Chromatographie gazeuse à ionisation de flamme)
GC-MS	Gas Chromatography - Mass Spectrometry (Chromatographie gazeuse à spectromètre de masse)
HPTLC	High Performance Thin Layer Chromatography (Chromatographie à haute performance sur couche mince)
HROV	Hybrid Remotely Operated Vehicle
IAEA	International Atomic Energy Agency (agence internationale de l'énergie atomique)
IPA	Isopropanol (isopropyl alcohol)

IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
IRMS	Isotope Ratio Mass Spectrometer (spectromètre de masse à rapport isotopique)
KCl	Chlorure de potassium (potassium chloride)
LN1	Solvant Hexane:Diéthyl éther:Acide acétique (20:5:0,5 ; v/v/v)
LN2	Solvant Hexane:Diéthyl éther (97:3 ; v/v)
LP9%	Solvant MeOAc:IPA:CHCl3:MeOH:KCl 0,25% (10:10:10:4:3,6 ; v/v/v/v/v)
LPC	Lysophosphatidylcholine
MeOAc	Acétate de méthyle (methyl acetate)
NADW	North Atlantic Deep Water
PC	Phosphatidylcholine
PE	Phosphatidyléthanolamine
PG	Phosphatidylglycérol
PI	Phosphatidylinositol
PS	Phosphatidylsérine
RCP	Representative Concentration Pathway
TG	Triglycérides
VPDB	Vienna Pee Dee Belemnite (standard international de référence pour le carbone)
WAX	Cires

Tableau des symboles

Symbole	Signification
±	Écart-type (moyenne ± écart-type)
‰	Pour mille (notation des rapports isotopiques)
%	Pourcent
°C	Degré Celsius
At%	Pourcentage atomique (utilisé pour le calcul de l'excès en isotope lourd)
C:N	Rapport carbone/azote
CO_2	Dioxyde de carbone
$\delta^{13}C$	Rapport isotopique du carbone
$\delta^{15}N$	Rapport isotopique de l'azote
$\delta^{34}S$	Rapport isotopique du soufre
n	Taille de l'échantillon (nombre d'observations)
p	Valeur de probabilité (test statistique)
pH	Potentiel hydrogène
T0–T4	Temps de prélèvement de l'expérience (T0 = début ; T4 = dernier prélèvement, après marquage)

Avant-propos

Les récifs de coraux d'eau froide colonisent les substrats durs de nombreux fond rocheux marins à des profondeurs variant de quelques dizaines de mètre à plusieurs milliers. Ingénieurs d'écosystèmes, ils abritent une faune abondante et originale et fournissent des services écosystémiques important. Menacé par les activités humaines, ils ont subi une dégradation importante ce dernier siècle et leur résilience face au changement global en cours est mal connue. Le projet ARDECO (Assessing Resilience of DEep Corals, 2021-2025) vise à évaluer la capacité des récifs de coraux d'eau froide du golfe de Gascogne à faire face aux changements environnementaux prévus pour la fin du siècle. Il s'inscrit dans la continuité des campagnes ChEReef, qui caractérisent depuis 2021 l'écologie du canyon de Lampaul, et mobilise plusieurs approches complémentaires (écologie trophique, physiologie, reproduction et interaction hôte-microbiome) pour évaluer la résilience de *D. pertusum* face au réchauffement et à l'acidification de la masse d'eau Ce mémoire s'inscrit dans les volet écologie trophique et physiologie du projet, à travers l'étude des lipides, des compositions isotopiques naturelles et de l'incorporation expérimentale du carbone et de l'azote inorganiques.

Répartition du travail

Catégorie	**Personnes en charges**
Campagne CHEReef 2024	Équipe ARDECO présente sur la mission (Chefs de mission : Lénaick Menot et Julie Tourolle)
Expérience	Lénaick Menot et Julie Tourolle
Traitement des coraux après l'expérience	Merlin Monfort
Traitement des données	Merlin Monfort
Passage des échantillons dans l'analyseur isotopique	Gilles Lepoint
Relecture du mémoire	Margaux Mathieu-Resuge, Loïc Michel, Gilles Lepoint, Maxime Marinier, Olivier Monfort, Géraldine Jourdan

1.Introduction

1.1 Les coraux d'eau froide

Les coraux d'eau froide dont l'espèce *Desmophyllum pertusum (*Figure 1*),* sont des cnidaires appartenant à la classe des Anthozoa, à l'ordre des Scleractinia, qui regroupe aussi les coraux constructeurs de récifs tropicaux. À l'instar de leurs cousins tropicaux, ce sont des organismes coloniaux, chaque colonie est constituée de nombreux polypes génétiquement identiques, issus d'un même individu fondateur par reproduction asexuée, et reliés entre eux par un squelette calcaire commun qu'ils sécrètent au fur et à mesure de leur croissance (Cairns, 1995). Comme eux, les coraux d'eau froide construisent un squelette en aragonite, ce qui limite leur répartition aux eaux où cette forme carbonatée reste suffisamment saturée pour que sa précipitation demeure favorable (McCulloch et al., 2012). Ce sont, du fait de la construction de ce squelette des espèces structurantes de l'écosystème (i.e. espèce ingénieure) (voir ci-dessous).

Ce sont des organismes d'eau relativement tempérée et elles exigent une température relativement stable, comprise entre 4 et 14°C (Freiwald, 1998 ; Rogers, 1999 ; Maier et al., 2023). Elles sont purement marines et vivent dans des environnements de salinité comprise entre 33 et 37 (Freiwald, 1998).

Ces contraintes physico-chimiques et thermiques expliquent une répartition mondiale discontinue (Figure 1), les récifs se concentrant le long des talus continentaux, des dorsales océaniques, des canyons et des monts sous-marins de tous les océans (Freiwald et al., 2004 ; Maier, 2021 ; Roberts et al., 2006). Cette répartition couvre une gamme bathymétrique remarquablement large, certaines populations norvégiennes se développant dès 40 m de profondeur en fjord, tandis que d'autres colonies sont recensées au-delà de 3000 m sur les marges continentales (Freiwald et al., 2004 ; Maier, 2021). Les coraux d'eau froide ne sont donc pas systématiquement des organismes profonds, même si les récifs étudiés dans ce mémoire, situés entre 750 et 900 m dans le canyon de Lampaul, appartiennent bien à la composante profonde de leur distribution.

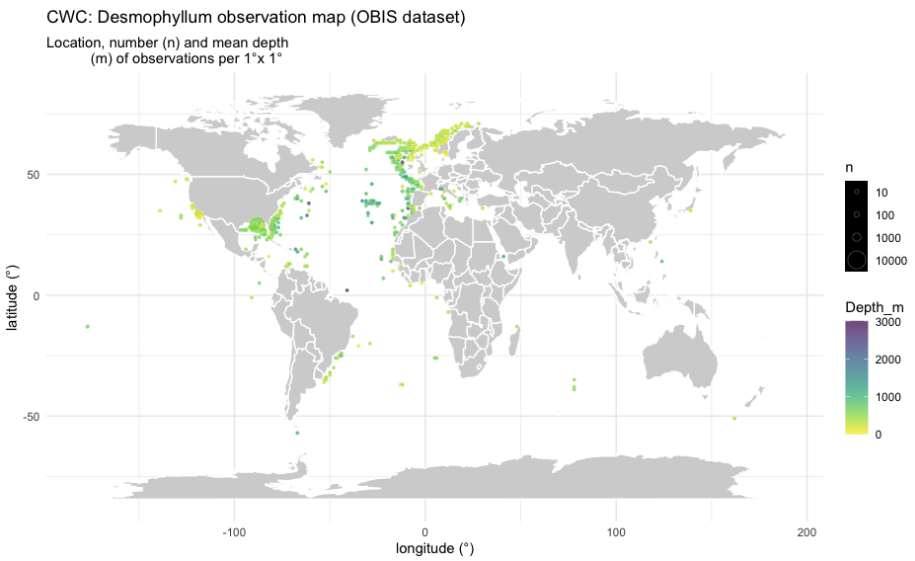

Figure 1:carte de répartition de Desmophyllum pertusum, (données OBIS, Ocean Biodiversity Information System)

Contrairement aux coraux tropicaux, dont la croissance rapide est soutenue par l'apport photosynthétique de leurs symbiotes, les coraux d'eau froide, dépourvus d'association avec des zooxanthelles, croissent lentement, ce qui n'empêche pas leurs colonies de bâtir des architectures tridimensionnelles complexes, formant de véritables charpentes récifales sur plusieurs mètres de hauteur, et se comportant ainsi comme de véritables ingénieurs de l'écosystème, modifiant physiquement leur environnement pour créer un habitat pour d'autres espèces (Figure 2) (Lartaud et al., 2019).

Figure 2: colonie de D. pertusum vivant sur des colonies plus anciennes mortes avec un zoom sur les individus vivants (CHEReef 2021 et zoom © Erling Svensen)

Ce relief biogénique offre un abri contre les courants et les prédateurs, une zone de chasse et une nurserie pour de nombreuses espèces, parmi lesquelles plusieurs poissons d'intérêt commercial, comme la sébaste (*Sebastes* spp.), la lingue (*Molva molva*) ou le brosme (*Brosme brosme*), capturés en plus grand nombre à proximité des récifs que sur les fonds environnants (Husebø et al., 2002 ; Roberts et al., 2006 ; Morato et al., 2020). Cette fonction de refuge profite aussi à une faune invertébrée abondante et diversifiée (Figure 3) on y retrouve par exemple ; Des crinoïdes et des ophiures accrochés aux branches coralliennes. Des bivalves filtreurs, qui forment par endroits de véritables tapis denses sur le squelette corallien mort. Mais aussi des pycnogonides, des polychètes et des éponges qui exploitent la structure tridimensionnelle du récif comme support et zone d'alimentation (Freiwald et al., 2004 ; OSPAR, 2009).

Figure 3: Exemples de faune associée aux récifs du canyon de Lampaul, un poulpe (gauche) et un pycnogonide sur un octocoralle (droite). Photos issues des campagnes CHEReef (Ifremer, 2021-2023).

1.1.1 Nutrition

La différence majeure avec les coraux tropicaux tient à l'absence de symbiose avec des dinoflagellés photosynthétiques du genre *Symbiodinium*, ce qui explique leur dépendance quasi stricte à une alimentation hétérotrophe (Freiwald et al., 2004 ; Röthig et al., 2017). Leur nutrition dépend ainsi presque entièrement de la matière organique produite en surface et exportée vers le fond, sous forme de détritus phytoplanctoniques, de matières fécales, ou de zooplancton vivant migrant quotidiennement vers les profondeurs (Duineveld et al., 2004 ; Freiwald, 2002). Cet apport varie fortement selon les saisons et les conditions environnementales, créant un environnement de

type festin-famine auquel les colonies font face en exploitant une large gamme de proies, du bactérioplancton au zooplancton (Maier, 2021 ; Maier et al., 2023). Certaines espèces développent en complément des associations symbiotiques avec des bactéries chimioautotrophiques ou des cyanobactéries diazotrophes, qui leur permettent de compenser en partie la pauvreté de leur environnement (Middelburg et al., 2015). L'absorption des composé organiques dissous a également été démontré même si elle est minoritaire.

1.1.2 Reproduction

La reproduction de ces coraux repose majoritairement sur une émission libre de gamètes dans la colonne d'eau, suivie d'une phase larvaire planctonique dont la dispersion dépend directement des courants (Rogers, 1999). Au-delà de cette reproduction sexuée, les colonies se propagent aussi de manière asexuée, chaque nouveau polype bourgeonnant à partir d'un polype existant, ce qui permet à une colonie fondatrice de croître sur elle-même et de former des clones génétiquement identiques sur de longues périodes (Cairns, 1995).

1.1.3 Desmophyllum pertusum

Parmi les espèces de coraux d'eau froide, *D. pertusum* (Figure 2) est celle étudiée dans ce mémoire. Historiquement décrite sous le nom de *Lophelia pertusa*, l'espèce a été renommée *Desmophyllum pertusum* à la suite d'une révision taxonomique basée sur la phylogénie moléculaire du genre (Addamo et al., 2016). Sa morphologie varie fortement d'une colonie à l'autre, de formes fragiles à squelette fin à des architectures robustes faites de branches anastomosées formant de grandes colonies complexes (Freiwald, 1998 ; Wilson, 1979). Sa croissance reste particulièrement lente dans le canyon de Lampaul, de l'ordre de quelques millimètres par an (Chemel et al., 2024)

Parmi les espèces structurantes, *D. pertusum* est aujourd'hui la plus largement distribuée à l'échelle mondiale, et la seule des trois espèces du canyon de Lampaul à former de véritables récifs plutôt que des colonies isolées, en association avec *Madrepora oculata* (Keller, 1993 ; Therasse, 2024). Dans le canyon de Lampaul, *D. pertusum* et *M. oculata* cohabitent entre 650 et 1450 m, avec les récifs les plus développés entre 800 et 900 m de profondeur, tandis que *Solenosmilia variabilis* occupe des profondeurs plus importantes, entre 1250 et 1800 m (van den Beld et al., 2017 ; Marinier, 2024).

1.2 Les canyons sous-marins de l'Atlantique Nord-Est

1.2.1 Formation et fonctionnement des canyons

Les fonds marins profonds représentent environ 90 % de la surface des océans, ils font partie des milieux les plus limités en nourriture de la planète, l'absence de lumière sous 200 m excluant toute production primaire par photosynthèse (Thistle, 2003 ; Ramirez-Llodra et al., 2010). Les organismes qui y vivent dépendent donc des apports de matière organique produite en surface, cependant seuls 0,5 à 2,0 % de la production primaire nette atteignent une profondeur supérieure à 2000 m (Buesseler et al., 2007). Les marges continentales, qui débutent généralement autour de 200 m de profondeur à la limite du plateau continental, se distinguent pour des raisons géomorphologiques et leur proximité du milieu côtier, par une activité chimique, hydrodynamique et écologique bien plus intense que les plaines abyssales environnantes. Elles accueillent des écosystèmes particuliers comme les zones de suintement froid, des zones de minimum d'oxygène, ou encore les canyons sous-marins (Menot et al., 2010).

Ces canyons sont avant tout des structures d'érosion du plateau continental. Ils se forment principalement sous l'action de courants de turbidité, des écoulements denses chargés en sédiments qui dévalent le talus continental et creusent le substrat, généralement déclenchés par l'effondrement de sédiments instables accumulés en tête de canyon (Shepard, 1981 ; Harris et al., 2014). Cette érosion progresse ensuite vers l'amont, les canyons capturant peu à peu des ravines adjacentes pour former de véritables réseaux ramifiés qui rappellent les bassins versants terrestres (Pratson et al., 1994). Certains de ces canyons étaient autrefois directement alimentés en sédiments par les fleuves côtiers lors des périodes glaciaires, quand le niveau marin était plus bas, avant d'en être déconnectés par la remontée du niveau de la mer après la dernière glaciation. Les courants de turbidité restent cependant actifs aujourd'hui, indépendamment de tout apport fluviatile direct, et continuent de façonner ces structures sur le temps long (Talling et al., 2015).

D'un point de vue hydrographique, la marge de l'Atlantique Nord-Est est structurée par la rencontre de deux grandes masses d'eau. En surface et en profondeur intermédiaire une eau relativement chaude et salée circule vers le nord, tandis qu'en profondeur l'eau profonde nord-atlantique (North Atlantic Deep Water, NADW) circule vers le sud, formée par convection dans les mers nordiques et la mer du Labrador (van Aken, 2000). Le long des marges et au niveau des canyons, l'interaction entre ces masses d'eau, les courants de marée et la topographie du fond génère des couches

néphéloïdes : zones de forte turbidité proches du fond qui concentrent la matière organique en suspension et alimentent les récifs de coraux profonds installés à leur contact. Ces propriétés hydrographiques, la température, la salinité, mais aussi l'apport en nourriture, la chimie des carbonates et l'oxygénation qu'elles véhiculent, comptent parmi les principaux facteurs qui contrôlent la distribution des coraux d'eau froide et des écosystèmes benthiques profonds à l'échelle de tout l'Atlantique Nord (Puerta et al., 2020).

C'est le long de la marge continentale de l'Atlantique Nord-Est que ces récifs de coraux d'eau froide recensés sont parmi les plus dense, depuis les fjords et le plateau norvégiens jusqu'au golfe de Gascogne, en passant par la marge irlandaise et les monts sous-marins de Mingulay et Rockall en Écosse (Dodds et al., 2009 ; Van Oevelen et al., 2018). Cette large distribution reflète une continuité de conditions favorables tout au long de la marge, mais la composition et la productivité de ces récifs varient sensiblement d'un site à l'autre, en fonction de l'hydrodynamisme et des apports en matière organique propres à chaque système (Dodds et al., 2009 ; Maier et al., 2020). Le golfe de Gascogne, à l'extrémité sud de cette distribution, abrite ainsi plusieurs canyons sous-marins où se développent ces récifs, parmi lesquels le canyon de Lampaul (Figure 4).

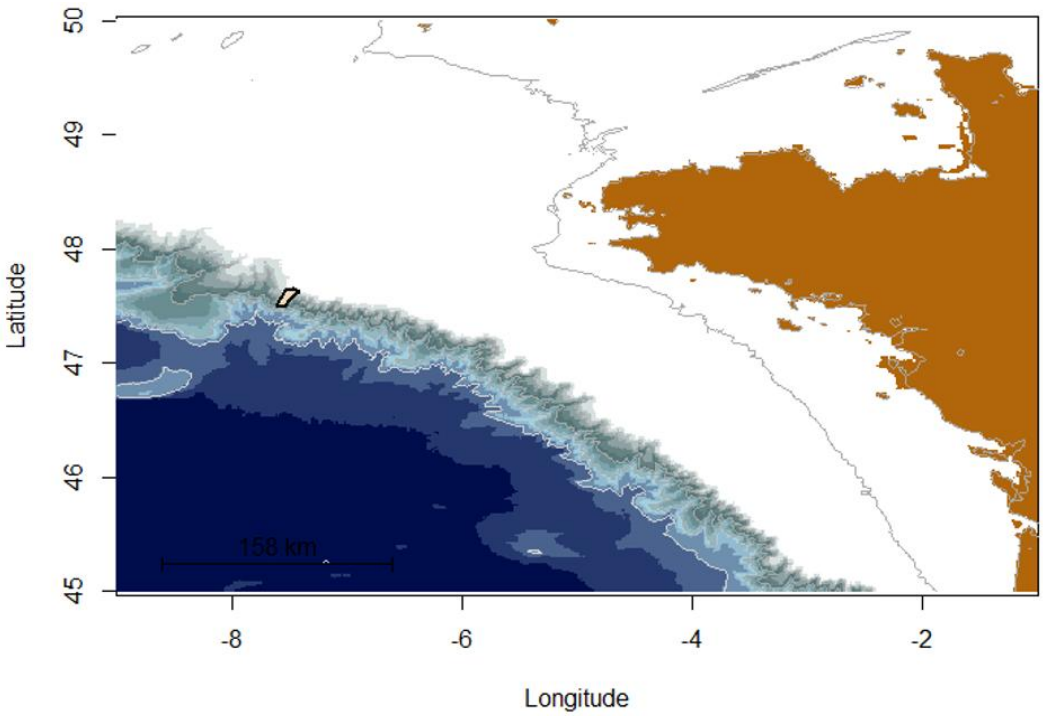

Figure 4: carte permettant la localisation du canyon de Lampaul.

Le canyon de Lampaul est l'une de ces structures. Il entaille la marge continentale du golfe de Gascogne à environ 200 à 250 km au large des côtes bretonnes, s'étend sur près de 20 km de long pour 10 km de large au maximum, et plonge de 250 m jusqu'à 3000 m de profondeur où il rejoint la plaine abyssale (Van Den Beld et al., 2017 ; Therasse, 2024). Classé en zone Natura 2000, il abrite plusieurs récifs de coraux d'eau froide structurants, avec les formations les plus développées entre 800 et 900 m de profondeur (van den Beld et al., 2017 ; Marinier, 2024).

Le développement de ces récifs dépend par ailleurs de la topographie locale du canyon. Les coraux se concentrent en particulier sur les reliefs qui accélèrent localement les courants, comme les parois verticales, les terrasses ou les monts sous-marins, autant de structures caractéristiques des canyons sous-marins (Tunnicliffe et al., 1985 ; Rogers, 1999).

Le canyon de Lampaul présente à cet égard un contexte océanographique particulièrement complexe, avec des régimes hydrologiques qui varient selon la profondeur, la saison et la position au sein du canyon (Buhl-Mortensen et al., 2015 ; De Froe et al., 2022 ; Van Oevelen et al., 2018). Cette variabilité hydrodynamique influence jusqu'à la composition isotopique de la matière organique disponible à la base du réseau trophique, ce qui complique l'interprétation des signatures isotopiques mesurées chez les organismes du canyon, coraux compris (Castaing et al., 1999 ; Leduc et al., 2014).

1.2.2 Rôle écologique et biodiversité des canyons

Le rôle écologique des canyons ne se résume pas à celui de réservoirs de biodiversité. L'accumulation de sédiments au fond favorise l'installation d'espèces dépositivores, de prédateurs et de charognards, tandis que les flancs rocheux offrent un substrat dur propice aux espèces suspensivores, dont les coraux récifaux (Ramirez-Llodra et al., 2010). Ces récifs, lorsqu'ils se développent, modifient à leur tour localement l'hydrodynamisme et piègent la matière organique en suspension, participant activement au fonctionnement biogéochimique du canyon au même titre que le relief qui les abrite (Puig et al., 2003 ; Fernandez-Arcaya et al., 2017).

Cette structure crée aussi, lorsque les conditions locales s'y prêtent, l'un des habitats les plus riches du canyon. Six espèces de coraux structurants sont recensées sur les flancs des canyons à l'échelle mondiale, avec une nette dominance de *D. pertusum* (Freiwald et al., 2004 ; Maier, 2021). Ils y forment des récifs denses, portés par les courants internes et le mélange vertical qui concentrent la matière organique vers les flancs (Fernandez-Arcaya et al., 2017). Ces coraux soutiennent une

faune associée abondante, des éponges aux cnidaires (Actiniaria, Alcyonacea, Gorgonacea) en passant par les échinodermes (Crinoidea, Ophiuroidea), les ascidies, les bivalves, les polychètes du genre *Eunice* et une ichtyofaune associée (Rogers, 1999 ; Zibrowius & Taviani, 2005 ; Henry et al., 2010). Cette richesse reste toutefois hétérogène au sein d'un même canyon, et dépend étroitement de l'exposition aux courants et de la densité corallienne locale (Van Oevelen et al., 2018).

1.3 Effets du changement climatique sur les coraux d'eau froide

Les récifs de coraux d'eau froide font face à plusieurs menaces d'origine anthropique : le chalutage de fond, l'extraction pétrolière et minière profonde, le réchauffement et l'acidification des océans en sont des exemples. Le chalutage reste aujourd'hui la menace la plus documentée, causant des dégâts mécaniques directs et parfois irréversibles sur des structures qui mettent des siècles à se reconstituer (Fosså et al., 2002 ; Althaus et al., 2009). Le changement climatique constitue une menace plus diffuse mais tout aussi préoccupante, et c'est celle sur laquelle porte ce mémoire.

1.3.1 Réchauffement

Les modèles climatiques prévoient une hausse de la température des eaux profondes de l'Atlantique de l'ordre de 1 à 3°C d'ici 2100 (Dorey et al., 2020), des projections plus spécifiques aux marges continentales et canyons suggérant des hausses locales pouvant dépasser 4°C, accompagnées d'une acidification de l'ordre de -0,3 unité de pH à ces profondeurs (Sweetman et al., 2017). Cette augmentation ne se répartit toutefois pas uniformément selon la profondeur, les eaux de surface et sub-surface se réchauffant plus rapidement que les eaux profondes, ce qui explique en partie les déplacements bathymétriques déjà observés chez plusieurs espèces de coraux structurants, dont *Desmophyllum pertusum*, vers des profondeurs plus importantes (Morato et al., 2020 ; Gasbarro et al., 2022). Une population norvégienne installée à 20-40 m de profondeur en fjord est ainsi exposée à une variabilité thermique bien plus marquée qu'une population du canyon de Lampaul à 750-900 m, où les eaux restent comparativement plus stables.

Au-delà de son effet thermique direct sur le métabolisme des colonies, le réchauffement pourrait affecter les coraux d'eau froide de manière indirecte, en modifiant la production primaire de surface et donc l'export de matière organique vers le fond dont dépend leur alimentation. Le flux de matière organique particulaire atteignant le fond est ainsi projeté à la baisse dans plusieurs bassins

océaniques d'ici 2100 : de 40 à 55 % dans certaines régions (Sweetman et al., 2017). Un tel déclin de l'apport trophique pourrait constituer, à une profondeur comme celle du canyon de Lampaul, où le réchauffement direct reste modéré, une contrainte au moins aussi importante que l'élévation de température elle-même.

Les effets d'une hausse de température sur les coraux d'eau froide restent par ailleurs difficiles à généraliser, les réponses variant fortement selon les espèces et l'origine géographique des colonies étudiées. Chez *D. pertusum*, certaines études ne montrent pas d'effet marqué d'une hausse de température sur la calcification (Hennige et al., 2015), tandis que chez d'autres coraux d'eau froide comme *Desmophyllum dianthus*, une élévation de température réduit significativement les taux de calcification (Gori et al., 2016). Cette même étude montre que le métabolisme énergétique est également affecté, le ratio entre oxygène respiré et azote excrété (O:N) basculant d'une utilisation mixte de protéines et de réserves lipidiques ou glucidiques en conditions contrôles vers un catabolisme dominé par les protéines sous stress thermique, un métabolisme moins efficace énergétiquement (Gori et al., 2016). Les projections d'habitat favorable pour *D. pertusum* traduisent l'ampleur de cet enjeu, avec une réduction attendue pouvant atteindre 78 à 80 % en Atlantique Nord d'ici 2100 (Morato et al., 2020).

1.3.2 Acidification

La menace principale associée à l'acidification porte sur l'intégrité du squelette aragonitique des coraux constructeurs de récifs. À l'échelle mondiale, environ 70 % des coraux d'eau froide scléractiniaires connus pourraient être exposés à des eaux corrosives d'ici la fin du siècle du fait de l'acidification, ce qui favorise la dissolution du squelette plutôt que sa précipitation (Büscher et al., 2017). Cette exposition dépend cependant fortement de la profondeur à laquelle se trouve chaque population, par rapport à l'horizon de saturation en aragonite : profondeur en dessous de laquelle le squelette calcaire devient thermodynamiquement instable. En Atlantique Nord-Est, cet horizon se situe actuellement entre 1800 et 2500 m et continue de remonter d'environ 7 m par an sous l'effet de l'acidification (OSPAR, 2023). Le canyon de Lampaul, avec des récifs entre 750 et 900 m, reste donc pour l'instant nettement au-dessus de ce seuil critique.

Au-delà du squelette, l'acidification représente aussi un coût énergétique pour la colonie. Une étude a ainsi montré que des coraux exposés à une élévation du CO_2 maintenaient leur taux de calcification malgré une réduction significative de leur respiration, ce déséquilibre énergétique

étant vraisemblablement compensé par une mobilisation des réserves lipidiques (Hennige et al., 2014). Plus récemment, une étude combinant baisse de pH, hausse de température et exposition à des polluants chez *D. pertusum* confirme que ces différents facteurs de stress déclenchent des réponses physiologiques distinctes, ce qui souligne l'intérêt d'étudier leurs effets combinés plutôt qu'isolément (Weinnig et al., 2024).

1.3.3 Effets combinés

Dans la nature, le réchauffement et l'acidification surviennent conjointement, et leurs effets combinés ne s'additionnent pas nécessairement de façon prévisible. Chez *D. pertusum*, une hausse modérée de température peut partiellement compenser les effets négatifs de l'acidification sur la croissance, un résultat contre-intuitif observé en conditions contrôlées (Büscher et al., 2017). Cette compensation reste toutefois limitée et dépend du niveau de pCO_2 atteint, au-delà duquel la dissolution du squelette redevient dominante malgré la hausse de température (Büscher et al., 2022). Une expérience récente menée sur un an, croisant température, pH, oxygénation et disponibilité alimentaire chez *D. pertusum*, confirme que la croissance diminue significativement sous l'effet de plusieurs facteurs de stress combinés, et souligne l'importance de suivre également les réserves énergétiques des colonies pour comprendre ces réponses (Beck et al., 2026). C'est précisément cette approche, combinant plusieurs facteurs de stress et suivi des réserves énergétiques par les lipides et les isotopes stables, que ce mémoire cherche à développer.

1.4 Outils d'analyse de la réponse des coraux face aux stress environnementaux

1.4.1 Les lipides

1.4.1.1 Les principales classes lipidiques

Les lipides des coraux se répartissent en deux grandes catégories aux fonctions distinctes. Les lipides neutres, principalement des triglycérides et des cires (wax esters), constituent la principale forme de réserve énergétique mobilisable, en particulier chez les coraux d'eau froide (Dodds et al., 2009). Les lipides polaires, notamment les phospholipides, forment quant à eux la structure des membranes cellulaires et participent directement au bon fonctionnement du métabolisme (Parrish,

2013 ; Vance & Tasseva, 2013). Le rapport entre ces deux fractions renseigne donc sur l'équilibre entre stockage énergétique et fonctionnement structural de la colonie.

Au-delà de leur seule proportion, ces classes lipidiques répondent également au stress environnemental. Chez les coraux d'eau froide, le pool de lipides neutres se constitue notamment en période de forte disponibilité alimentaire, pour être mobilisé lorsque les apports diminuent ou que la colonie doit faire face à un coût métabolique accru (Larsson et al., 2013). Une réorientation du métabolisme vers les acides gras libres, ou une modification du rapport entre lipides neutres et polaires, peut ainsi traduire une réallocation des ressources au détriment du stockage (Parrish, 2013). Une réduction de la respiration associée à un maintien de la calcification sous acidification a par exemple été attribuée à une mobilisation de ces réserves lipidiques (Hennige et al., 2014), et une diminution des réserves énergétiques totales a été rapportée après une exposition prolongée à plusieurs facteurs de stress combinés (Beck et al., 2026).

1.4.1.2 Les acides gras

Au sein de ces lipides, les acides gras sont les briques élémentaires qui déterminent à la fois la fonction et l'origine des molécules. Les producteurs primaires sont capables de synthétiser la plupart des acides gras, contrairement à la plupart des organismes hétérotrophes qui dépendent pour certains acides gras dits essentiels de leurs sources de nourriture. Ces acides gras essentiels sont en grande partie conservés lors de leur transfert d'un niveau trophique à l'autre, bien que certains subissent des modifications significatives par élongation ou désaturation selon les espèces et les voies métaboliques impliquées (Arts et al., 2009 ; Dalsgaard et al., 2003). Selon leur structure (saturés, mono-insaturés ou polyinsaturés) ces acides gras remplissent des rôles différents au sein de l'organisme, qu'il s'agisse de réserve énergétique, de composition des membranes ou de signalisation cellulaire (Hulbert et al., 2014).

La pression hydrostatique, l'un des deux facteurs testés expérimentalement dans ce mémoire, agit sur cette même propriété de fluidité membranaire. Chez de nombreux organismes marins, l'augmentation de la pression rigidifie la bicouche lipidique d'une manière comparable à une baisse de température, les deux effets s'additionnant pour ordonner et épaissir la membrane (Cossins & Macdonald, 1984). Pour maintenir la fluidité membranaire nécessaire au bon fonctionnement cellulaire, les organismes adaptés aux grandes profondeurs augmentent généralement la proportion d'acides gras insaturés dans leurs phospholipides, une stratégie connue sous le nom d'adaptation

homéovisqueuse à la pression (Cossins & Macdonald, 1984 ; DeLong & Yayanos, 1985). Des travaux récents chez des invertébrés marins montrent que cette adaptation passe aussi par une modification de la courbure des phospholipides eux-mêmes, certaines espèces synthétisant des lipides à courbure négative qui ne forment des membranes fonctionnelles qu'à haute pression (Winnikoff et al., 2024).

1.4.1.3 Les biomarqueurs écophysiologiques

La conservation des acides gras essentiels lors des transferts trophiques permet de les utiliser comme biomarqueurs, retraçant l'origine de l'alimentation d'un consommateur. Certains acides gras mono-insaturés à longue chaîne (20:1n-9, 22:1n-11) sont ainsi couramment utilisés comme marqueurs de l'alimentation planctonique des coraux d'eau froide. Bien que les copépodes calanoïdes qui les produisent en abondance ne soient pas eux-mêmes des producteurs primaires, ils bioconvertissent les acides gras d'origine phytoplanctonique qu'ils ingèrent en cires caractéristiques, ce qui en fait des marqueurs fiables d'une alimentation basée sur le broutage du phytoplancton par le zooplancton (Dalsgaard et al., 2003 ; Kiriakoulakis et al., 2005). D'autres acides gras retracent plus directement l'origine phytoplanctonique de la matière organique consommée, sans passer par cette étape de bioconversion, le 16:1n-7 et le 20:5n-3 (EPA) étant caractéristiques des diatomées, tandis que le 18:4n-3 et le 22:6n-3 (DHA) sont associés aux dinoflagellés et autres flagellés (Dalsgaard et al., 2003). Combinés, ces marqueurs copépodes et phytoplanctoniques permettent de retracer à la fois l'alimentation directe par broutage du phytoplancton et l'alimentation indirecte via le zooplancton qui s'en nourrit.

1.4.2 Les isotopes stables

1.4.2.1 Les rapports isotopiques naturels

Le carbone, l'azote et le soufre sont naturellement présents sous différents isotopes stables ($^{13}C/^{12}C$; $^{15}N/^{14}N$; $^{34}S/^{32}S$ par exemple). Les isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre offrent une approche complémentaire pour retracer l'alimentation et la position trophique des organismes. Le rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) reflète la source primaire de carbone à la base du réseau trophique et varie peu lors des transferts trophiques, ce qui permet de discriminer les grandes voies de production primaire dont dépend un consommateur (Fry, 2006 ; Layman et al., 2012). Le rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}N$) est indicateur des sources d'azote d'un organisme. Cependant, à

l'inverse des rapports isotopiques du carbones, il s'enrichit en ^{15}N de façon prévisible à chaque niveau trophique franchi et constitue donc un indicateur de la position trophique d'un organisme dans le réseau alimentaire (Post, 2002 ; Zanden & Rasmussen, 2001). Le rapport isotopique du soufre ($\delta^{34}S$) complète ces deux traceurs en renseignant sur l'origine pélagique ou benthique/sédimentaire de la matière organique consommée (Peterson & Fry, 1987).

1.4.2.2 Le marquage isotopique

Au-delà des isotopes naturels, l'ajout expérimental de composés organiques ou inorganiques enrichis en isotopes lourds, comme le bicarbonate marqué au ^{13}C ou l'ammonium marqué au ^{15}N, permet de suivre en temps réel l'assimilation de carbone et d'azote par l'holobionte corallien, c'est-à-dire le corail et l'ensemble des microorganismes qui lui sont associés, principalement des bactéries. Cette communauté microbienne participe activement au cycle du carbone et de l'azote chez les coraux d'eau froide, et peut assimiler des composés inorganiques avant même qu'ils ne soient transférés à l'hôte corallien (Middelburg et al., 2015 ; Maier et al., 2021). Cette approche de marquage donne accès à l'activité métabolique réelle des colonies au moment de l'expérience, alors que les isotopes naturels intègrent un régime alimentaire intégré sur une période plus longue, déterminée par le temps renouvellement des tissus (Middelburg, 2014). Combinés, ces deux types de traçage isotopique permettent donc de distinguer ce qu'un corail a mangé récemment de ce qu'il continue d'assimiler activement à partir de son environnement.

1.4.3 Complémentarité

Les lipides et les isotopes stables apportent ainsi des informations complémentaires plutôt que redondantes. Dans une approche *in situ*, les rapports isotopiques naturels renseigneraient surtout sur l'origine et le niveau trophique de l'alimentation intégrée sur plusieurs semaines à plusieurs mois. Ce mémoire s'appuie cependant avant tout sur une approche expérimentale, où le marquage isotopique au ^{13}C et au ^{15}N donne une mesure directe et instantanée de la capacité métabolique des colonies à assimiler de nouvelles ressources, tandis que les biomarqueurs et les classes lipidiques renseignent sur les modifications structurales et le remaniement des réserves énergétiques induits par les traitements testés. C'est cette complémentarité entre échelles de temps, mesures directes d'assimilation et marqueurs structuraux que ce mémoire mobilise pour évaluer la réponse physiologique de *D. pertusum* aux stress environnementaux simulés dans le cadre du projet ARDECO.

1.5 Objectifs et hypothèses

L'étude *in situ* des coraux d'eau froide reste très contrainte techniquement. Les campagnes en canyon profond nécessitent un robot sous-marin, une fenêtre météorologique favorable et un temps de plongée limité et coûteux, ce qui rend impossible un suivi physiologique répété et contrôlé des colonies dans leur milieu naturel. Le maintien en aquarium constitue à ce jour la seule approche permettant de suivre l'évolution physiologique d'une même colonie sur plusieurs mois, en imposant des conditions climatiques précises et reproductibles.

Cette approche impose cependant de recréer artificiellement les conditions du milieu naturel, dont la pression hydrostatique, un paramètre rarement reproduit dans les études expérimentales sur les coraux d'eau froide alors qu'il varie de plusieurs dizaines de bars entre la surface et les profondeurs où vivent ces organismes. La plupart des expériences publiées sur la physiologie de *D. pertusum* face au changement climatique ont ainsi été menées à pression atmosphérique (Hennige et al., 2014, 2015 ; Gori et al., 2016 ; Büscher et al., 2017, 2022), ce qui laisse ouverte la question de savoir si les réponses observées en aquarium standard reflètent fidèlement celles de colonies maintenues à leur pression naturelle. Simuler cette pression en complément des traitements de température et de pH permet donc de tester une hypothèse restée jusqu'ici largement inexplorée, celle d'un effet propre de la pression sur la physiologie corallienne, indépendamment ou en interaction avec les autres facteurs de stress.

Un des enjeux plus larges de ce mémoire est ainsi de tester s'il est possible de maintenir *D. pertusum* en aquarium sur une durée prolongée sans dégradation majeure de son état physiologique, un prérequis nécessaire à toute expérimentation en conditions contrôlées sur cette espèce.

La question centrale de ce mémoire est la suivante, comment *D. pertusum* répond-il physiologiquement et métaboliquement à un maintien prolongé en aquarium, sous différentes conditions de pression, de pH et de température ? Cette question se décline en **trois volets,** abordés successivement dans ce mémoire à travers la composition lipidique et l'incorporation d'azote et de carbone par les colonies. Premièrement, le maintien en aquarium s'accompagne-t-il d'une acclimatation détectable dans la composition biochimique des colonies, indépendamment des traitements appliqués ? Deuxièmement, les colonies conservent-elles leur capacité à assimiler des ressources organiques et inorganiques tout au long de l'expérience, malgré les conditions simulées de réchauffement, d'acidification et de pression ? Troisièmement, ces ressources assimilées sont-

elles préférentiellement allouées au maintien des fonctions métaboliques de base ou à la constitution de réserves énergétiques ?

Sur la base des connaissances actuelles sur la physiologie des coraux d'eau froide, **nous formulons l'hypothèse** que les colonies conserveront une activité métabolique détectable dans l'ensemble des conditions testées, mais que les scénarios d'augmentation de température et de diminution du pH les plus sévères se traduiront par une réorganisation de l'allocation des ressources vers le maintien cellulaire plutôt que vers l'accumulation de réserves, en particulier sous la contrainte combinée du réchauffement et de l'acidification. Concernant la pression hydrostatique, nous formulons l'hypothèse d'un effet plus discret que celui des traitements climatiques, susceptible de se traduire davantage par un ajustement de la composition lipidique des membranes, notamment via une modification du degré d'insaturation des acides gras, que par une réponse métabolique globale détectable à l'échelle de cette expérience.

2. Matériel et méthode

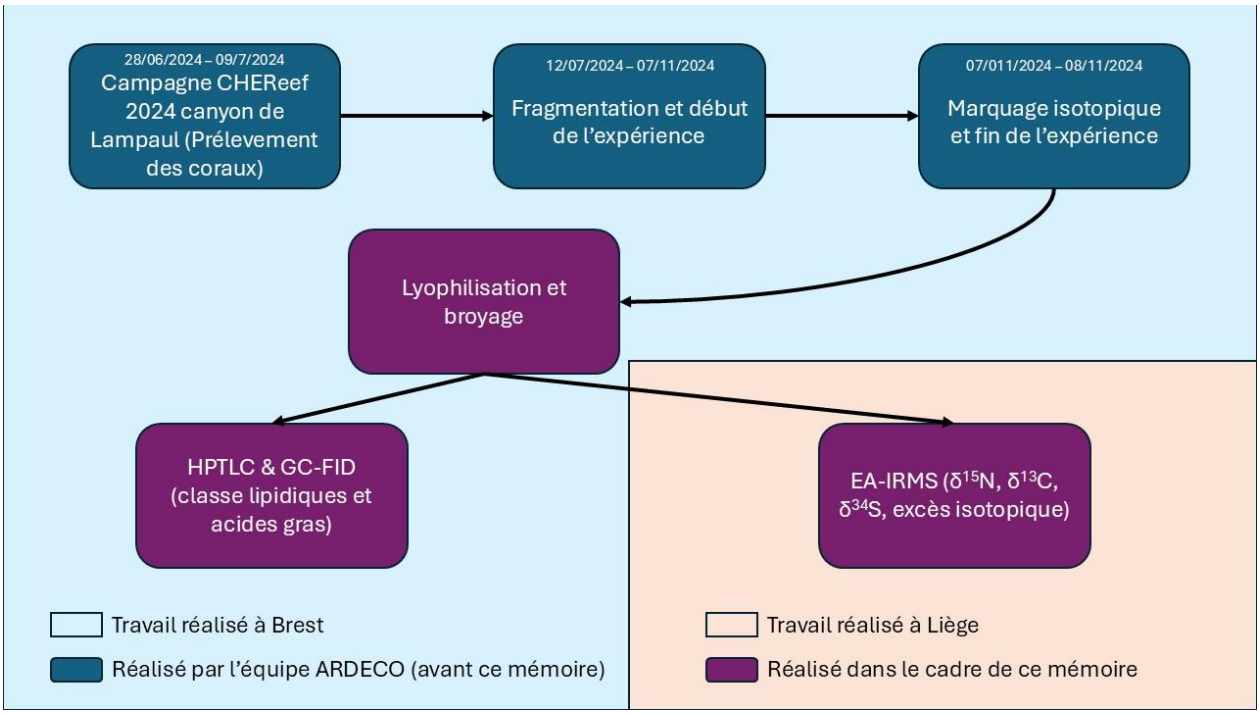

Figure 5:schéma conceptuel du workflow, du prélèvement sur le canyon de Lampaul jusqu'au traitement des données. Les étapes en bleu ont été réalisées par l'équipe ARDECO avant ce mémoire, celles en mauve correspondent au travail présenté ici.

2.1 Echantillonnage

Les échantillons de coraux utilisés pour cette expérience ont été prélevés lors de la campagne CHEReef 2024 sur le canyon de Lampaul (DOI : 10.17600/18003587). Un robot sous-marin (Hybrid Remotely Operated Vehicle, HROV Ariane) est descendu entre 750 et 900 mètres de profondeur lors de 10 plongées successives, réalisées entre le 28 juin et le 9 juillet 2024, une gamme de profondeurs pour laquelle les projections de réchauffement restent modérées par rapport à la surface (voir section 3.1).

Figure 6:échantillonnage des colonies par le HROV lors de la campagne CHEReef 2026.

Lors de chaque plongée, des fragments de colonies vivantes de *D. pertusum* ont été prélevés à l'aide du bras manipulateur du ROV et transférés dans des paniers/tiroirs (Figure 6) pour limiter le stress durant la remontée.

2.2 Expérience

Une fois revenu de la campagne, chaque colonie a été fragmentée en plus petite fractions (nubbins) de 15 à 20 polypes et placée de manière aléatoire dans les différents aquariums de 4 à 6 litres avec une circulation d'eau de 10 litres par heure. L'expérience croise deux facteurs appliqués aux coraux, un traitement et une pression hydrostatique. Trois traitements ont été testés, une situation contrôle, une augmentation de température (+2°C), et une augmentation combinée de la température et du pH (+2°C et -0.3 unité de pH), ces deux derniers suivant les prédictions RCP 8.5 pour l'horizon 2100 en Atlantique Nord. Chacun de ces trois traitements a ensuite été testé à deux

pressions, à pression atmosphérique et à 80 bars simulant 800 m de profondeur, ce qui donne au final 6 aquariums, sans réplication indépendante pour chaque combinaison traitement-pression. Le choix de ces deux pressions permet de comparer la pression atmosphérique, utilisée dans les études publiées sur *D.pertusum* et celle présente à 800m de profondeur reproduisant la pression hydrostatique retrouvée dans le canyon sur les lieux de prélèvement des colonies. Durant l'expérience les coraux ont été nourris avec des artémias à une fréquence de trois fois par semaine. Des prélèvements sur les fragments de colonies se sont déroulés à 5 évènements distincts, chacun avec un mois d'écart, du début à la fin de l'expérience sur la période de juillet 2024 à novembre 2024. Il y aura donc 5 appellations, T0 (12 juillet 2024) correspond au début de l'expérience, T1 (14 août 2024), T2 (13 septembre 2024) et T3 (11 octobre 2024) marquent les prélèvements intermédiaires, et T4 (8 novembre 2024) est la dernière mesure effectuée.

2.3 Marquage

Les colonies ont été marquées au ^{13}C et au ^{15}N. Dans chaque aquarium, la concentration visée était de 3mM de $NaH^{13}CO_3$ contenant 99% de ^{13}C et 4µM de $^{15}NH_4Cl$ contenant 99% de ^{15}N. Ces concentrations sont du même ordre de grandeur que les concentrations en carbone et azote inorganique rencontrées par les animaux dans leur milieu naturel. Le choix de traceurs inorganiques plutôt qu'organiques répond à un objectif précis. Une alimentation marquée, par exemple des proies elles-mêmes enrichies isotopiquement, aurait tracé l'assimilation trophique classique. L'ajout de bicarbonate et d'ammonium marqués cible au contraire la voie chémoautotrophe de l'holobionte, l'incorporation directe de carbone et d'azote inorganiques par le corail et son microbiome associé, indépendamment de la digestion de proies (Middelburg et al., 2015). Les coraux sont restés au contact de cette solution pendant approximativement 24 heures. Ensuite, ils ont été sortis de l'eau et ont suivi les mêmes étapes de conservation que citées précédemment jusqu'au broyage. Ce sont les mêmes branches de coraux qui ont été utilisées pour les analyses de lipides et ramenées en poudre à l'ULiège pour les analyses isotopiques. Les ratios isotopiques du carbone, de l'azote et du soufre doivent être analysés séparément car les squelettes en carbonates des coraux ont été broyés avec les organismes. Le carbone du squelette étant inorganique et en très grande quantité, il faut le retirer afin que celui-ci ne masque pas le signal du carbone organique.

2.4 Stockage

Une fois prélevées, les branches des coraux ont été stockées dans les congélateurs à -80°C. Les conditions de stockage des échantillons sont très importantes dans l'étude des lipides, ceux-ci se

dégradant très vite, il est primordial d'éviter au maximum cette détérioration durant toutes les étapes d'analyse. En effet, la présence d'oxygène ou les conditions permettant une activité enzymatique peuvent augmenter la dégradation des lipides (Couturier et al., 2020), afin d'éviter cela une lyophilisation a été préférée.

2.5 Lyophilisation

Les échantillons sont passés au lyophilisateur pendant 53 heures (Lyovapor L-200). Dans un objectif de conservation des lipides présent, déshydrater permet de limiter l'activité des lipases. Ils ont ensuite été stockés dans le congélateur à -70°C en attendant le broyage. Le broyage s'est effectué sur l'entièreté du corail, autant le squelette que les polypes et tissus. Pour ce faire, un broyeur à billes avec des billes allant de 7 à 10 mm (Vibro-Broyeur Retsch MM400) a réduit en une poudre homogène les échantillons. Une fois broyés, les échantillons sont retournés au congélateur à -70°C avant l'extraction et l'encapsulage. À partir de cette étape, chaque échantillon de poudre homogénéisée a été divisé en deux fractions destinées à deux laboratoires différents, une fraction pour l'extraction et l'analyse des lipides réalisées à Brest (Plateforme lipidocean, UMR LEMAR), et une fraction pour l'analyse des isotopes stables réalisée à Liège (ULiège).

2.6 Analyses lipidiques

L'objectif de cette partie est de quantifier les proportions des différentes classes de lipides et d'identifier les acides gras qui les composent, afin de suivre l'évolution des réserves énergétiques et de la composition membranaire des colonies au cours de l'expérience.

L'analyse des lipides s'est décomposée en 2 parties principales, une analyse de chromatographie à haute performance sur couche mince (HPTLC) et une analyse en chromatographie en phase gazeuse (GC-FID).
Par manque de temps dans le cadre de ma présence à Brest, il a été décidé que seulement les lipides des temps T0, T2 et T4 seraient analysés. Cela permet d'avoir une vue d'ensemble sans avoir à traiter tous les échantillons.

2.6.1 Extraction des lipides

Pour l'extraction des lipides, 466,7 ± 82,2 mg (n = 93), selon les échantillons, de poudre comprenant le tissu et le squelette ont été pesés et mélangés à 6 mL de $CHCl_3$:MeOH (2:1) afin de conserver assez de matière pour les analyses d'isotopes stables. Afin de limiter au maximum la dégradation

des lipides dans les vials, les extraits ont été placés sous atmosphère d'azote et placés dans un bain à ultrasons (10 min) et puis agités mécaniquement (20 min) avant d'être stockés minimum 24h à -20°C pour une extraction complète.

2.6.2 Chromatographie sur couche mince

L'analyse des lipides sur plaques HPTLC permet de connaitre la quantité de chaque famille de lipides présente dans les différents échantillons. Pour réaliser ces analyses les protocoles établis par Sardenne et al., 2022 sont utilisés.

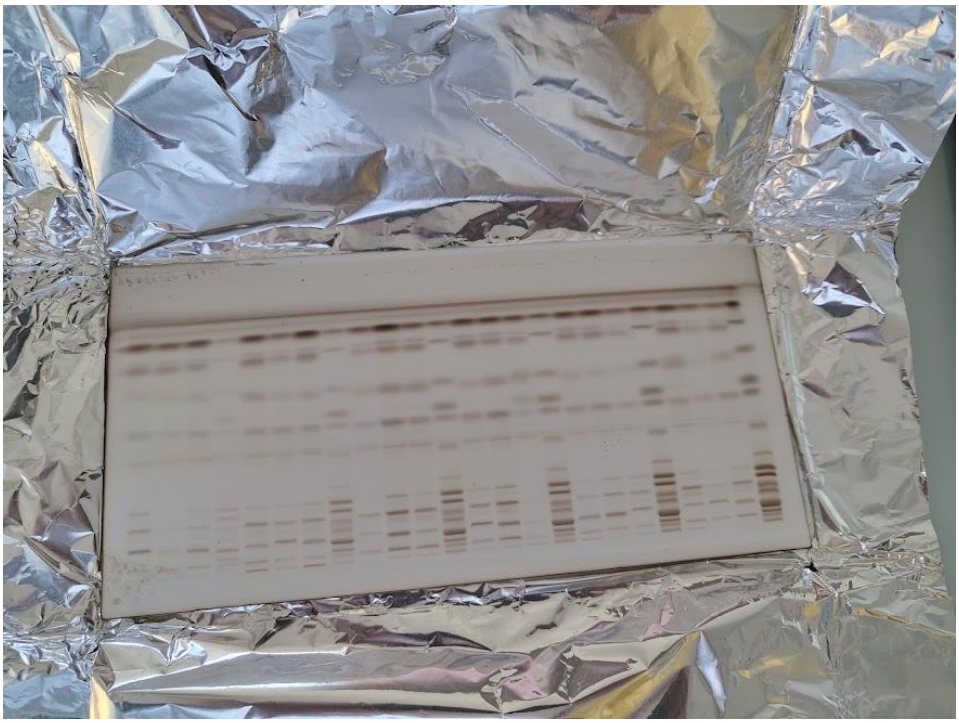

Figure 7:photo d'une plaque d'HPTLC, provenant des expériences de ce mémoire. (Image personnelle)

2.6.2.1 Pré-run

Avant de pouvoir déposer les échantillons sur les plaques (Figure 7), il faut les nettoyer de toutes les impuretés potentielles se trouvant dessus. Deux bains d'élutions successifs sont faits dans ce but. Le premier solvant migre jusqu'à 4 cm avec du MeOAc:IPA:CHCl3:MeOH:KCL 0.25% (10 :10 :10 :4 :3.6 ; v/v/v/v/v), ci-après appelé LP9%, la plaque est ensuite séchée et le deuxième solvant est mené jusqu'à 8 cm. Ce bain est composé d'Hexane:Diethyléther (97 :3 ; v/v), autrement appelé LN2 dans le cadre de ce mémoire. La plaque est ensuite activée pendant 30 min à 120°C.

2.6.2.2 Dépôt des échantillons et élution

Cette étape vise à séparer les différentes classes de lipides présentes dans l'échantillon en fonction de leur polarité, par migration successive dans plusieurs solvants sur une plaque conçue à cet effet. La plaque activée est positionnée dans un CAMAG Automatic TLC Sampler 4 (CAMAG, Muttenz, Suisse). Cet appareil va venir déposer le volume exact d'échantillon souhaité sur la plaque. Des standards sont également ajoutés et servent à quantifier les lipides présents dans les échantillons. Le volume d'échantillon déposé varie entre 2 et 20 µL en fonction de la concentration en lipide propre à l'échantillon afin d'obtenir des concentrations rentrant dans les gammes des standards déposés. Trois élutions à l'aide de mélange de solvants permettant de séparer successivement différentes classes de lipide ont été utilisées : un mélange MeOAc:IPA:CHCl3:MeOH:KCL 0.25% (10 :10 :10 :4 :3.6 ; v/v/v/v/v), puis un mélange 'Hexane:Dieth. Ether:Ac. Acétique (20:5:0.5 ; v/v/v) et, enfin, un mélange d'Hexane:Diethyléther (97 :3 ; v/v). Les plaques sont séchées entre chaque solvant avant d'être révélées à l'aide d'un CAMAG TLC Scanner 3 (CAMAG, Muttenz, Suisse).

2.6.2.3 Traitement

La quantification des pics se fait par densitométrie à l'aide du logiciel Visioncats. Les standards, déposés à différentes concentrations, permettent d'établir une courbe de calibration et de calculer les concentrations dans les échantillons (µg/µL).

2.6.3 Chromatographie en phase gazeuse

Le passage des échantillons en chromatographie en phase gazeuse permet d'identifier et de quantifier les acides gras qui composent ces familles de lipides analysées en HPTLC. Les analyses réalisées en GC-FID suivent les protocoles établis par Mathieu-Resuge et al., 2023.

2.6.3.1 Séparation des lipides

La séparation vise à séparer la fraction neutre de la fraction polaire des extraits. Les séparations se sont faites sur colonnes de silice. Dans une pipette en verre un bouchon en laine de verre est disposé dans le fond et 4 cm de silice sont ajoutés pour préparer la colonne. Pour ce faire, 2 mL d'extrait ont été évaporés à sec sous un flux d'azote, puis déposés en tête de colonne par 3 fois à l'aide de 0.5 mL de CHCl3:MeOH (98 :2 ; v/v). L'ajout de 10 mL de CHCl3:MeOH (98 :2 ; v/v) a permis la récupération des lipides neutres tandis que l'ajout par la suite de 20 mL de MeOH a permis la récupération des lipides polaires. Dans les deux fractions, des standards internes ont été ajoutés.

C23:0 dans les lipides polaires et un ensemble de C23:0, C17:0 OH et C22:0OH dans les neutres. Cela permet de quantifier les lipides présents et de repérer de potentiels problèmes et pertes lors des manipulations. L'ensemble a ensuite été évaporé à sec dans un évaporateur GENEVAC avant d'être récupéré 3 fois dans 0.5 mL de CHCl3:MeOH (2 :1 ; v/v) et stocké sous atmosphère d'azote à -20°C.

2.6.3.2 Dérivation

La dérivation permet de séparer les acides gras de la tête qui les lie, elle permet aussi la méthylation des acides gras, ce qui les rend plus volatils et donc permet leur passage en chromatographie gazeuse. Ils deviennent donc des méthyles d'acide gras (fatty acid methyl ester ou FAME nommé ci-après). Lors de la dérivation, deux étapes se suivent. D'abord une saponification basique, ensuite une transestérification acide. Pour ce faire, 1 mL de KOH-MeOH 0,5 M ont été ajoutés aux échantillons et placés 30 min à 80 °C. Une fois sortis du bain et refroidis à température ambiante, 1,6 mL de MeOH:H2SO4 3.4% ont été incorporés et mis dans un bain à 100 °C pendant 10 min. Une fois ceux-ci à température ambiante, 800 µL d'hexane et 3 lavages avec 1,5mL d'eau saturée en hexane ont permis de récupérer les FAME. Pour assurer une bonne détection d'analyse en chromatographie gazeuse, les lipides polaires ont été concentrés par 4 (i.e., mis dans 200µl d'hexane) tandis que les lipides neutres n'ont pas été reconcentrés.

2.6.3.3 Chromatographie gazeuse à ionisation de flammes

La quantification de la composition en acide gras s'est faite par chromatographie gazeuse à ionisation de flammes (GC-FID) (Trace 1300 ; Thermo Scientific, Waltham, Etats-Unis). Pour ce faire, l'échantillon est déposé en tête de deux colonnes ayant une polarité différente. Ces colonnes sont enduites d'une surface de polarité connue agissant comme la phase stationnaire. La phase mobile va faire progresser l'échantillon pendant 64 minutes au sein de la colonne chauffée par palier jusqu'à 260 °C. En fonction de la polarité de chaque composé présent dans l'échantillon, celui-ci sera plus ou moins retenu par la colonne. La polarité est influencée par la longueur de la chaîne carbonée, par le nombre d'insaturation et la position de celles-ci sur la molécule. A la sortie de la colonne, une flamme va brûler la molécule créant un courant électrique grâce aux ions relâchés par nos FAME. La concentration et le temps d'élution de chaque composé sera retranscrit grâce à ce courant en formant un pic dans le chromatogramme.

2.6.3.4 Analyse du chromatogramme

Cette étape permet d'identifier et de quantifier chaque acide gras en comparant son temps d'élution à celui des standards connus (37 composés FAME, PUFA1 and PUFA3, Sigma). Une fois que les chromatogrammes sont récupérés, ils ont été analysés sur le logiciel Chromeleon 7.2.10. Pour ce faire, une méthode d'identification est utilisée afin de fixer les temps d'élution des acides gras à travers tous les chromatogrammes. Pour cette partie, une méthode d'analyse déjà réalisée sur *D. pertusum* et certifiée en chromatographie gazeuse à spectromètre de masse (GC-MS) a été récupérée et adaptée pour les échantillons.

2.7 Isotopie

2.7.1 Analyse du carbone

Dix milligrammes de poudre de chaque échantillon ont été disposés dans une cupule en argent et acidifié à l'aide de HCL (1M), ajouté 10 µl par 10 µl jusqu'à 200µl d'ajout. Une fois l'effervescence terminée, les cupules ont été placées dans une étuve pendant 3 jours.

2.7.2 Analyses de l'azote et du soufre

Lors de cette manipulation, vingt-cinq milligrammes de poudre de corail sont mis dans une cupule en étain en présente de tri-oxyde de tungstène (WO3) pour assurer une combustion optimale.

2.7.3 Préparation des batchs

Une fois les cupules prêtes, Les échantillons ont été répartis dans un batch de manière à intégrer des substances certifiées par l'IAEA (IAEA-SO-5 pour la calibration du $\delta^{34}S$, IAEA-600 «Caffeine» pour le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$, et IAEA-C6 pour le $\delta^{13}C$), des réplicas et des blancs.
Les ratios d'isotopes stables et les compositions élémentaires de carbone, azote et soufre ont été obtenus grâce à un analyseur élémentaire (Vario MicroCube, Elementar, Allemagne) couplé à un spectromètre de masse (precisION, Elementar, Allemagne). Les ratios isotopiques sont exprimés sous forme de delta (δ), selon la formule :

$$\delta = [(R_{ECHANTILLON} - R_{STANDARD})/R_{STANDARD}]*1000.$$

Les contenus élémentaires en carbone, azote et soufre sont exprimés en pourcentage de la masse sèche (%DM). Ceci permet de calculer les rapport C/N (m:m). Afin de calculer celui-ci, au sein d'un même échantillon, la masse d'azote provenant des cupules non acidifiées divise la masse de

carbone provenant de celles acidifiées dans le but de réduire le biais induit par le carbone inorganique.

2.8 Traitement des données

Les tableaux récupérés ont été traités avec l'environnement de calcul statistique R (version 4.5.2, R Core Team, 2025), via l'interface RStudio. Le package ggplot2 a permis la création de graphiques afin de comprendre la tendance des différentes familles de lipides et plus particulièrement le ratio de lipides neutres et de lipides polaires au fil du temps. Les packages tidyr et dplyr, issus de l'écosystème tidyverse, ont été utilisés dans la mise en forme des données.

Le choix de tests non-paramétriques repose sur la nature des données analysées. En effet, les proportions lipidiques et les ratios isotopiques présentés dans ce mémoire sont des données de composition, bornées entre 0 et 100 %, souvent asymétriques. Un test de Shapiro-Wilk a confirmé que ces données ne suivaient pas une distribution normale. Les effectifs par condition expérimentale restent en plus faibles, parfois inférieurs à trois échantillons par croisement temps-pression-traitement, ce qui rend de toute façon une évaluation fiable de la normalité difficile sur certains sous-groupes. Dans ce contexte, les tests non-paramétriques sont recommandés (Fagerland, 2012). Le test de Kruskal-Wallis a donc été utilisé comme alternative à l'ANOVA à un facteur, il ne nécessite pas d'hypothèse de normalité et reste robuste face aux petits effectifs (Kruskal & Wallis, 1952). Lorsqu'un effet significatif était détecté, des comparaisons par paires ont été réalisées à l'aide du test de Wilcoxon. Face au nombre de comparaisons réalisées, une correction de Benjamini-Hochberg a été appliquée plutôt qu'une correction de Bonferroni, plus conservatrice. Cette approche contrôle le taux de faux positifs sans réduire excessivement la puissance statistique déjà limitée par les effectifs (Benjamini & Hochberg, 1995). Le seuil de significativité a été fixé à $\alpha = 0,05$ pour l'ensemble des tests.

Lors des analyses isotopiques, suite à certains problèmes d'analyse, tous les échantillons n'ont pas été utilisables. Certains traitements statistiques sont donc à prendre à titre informatif. Notamment lors de l'analyse du carbone, où T2 à pression atmosphérique et à traitement de température, T4 à 80 bars pour le traitement Température et T4 en pression atmosphérique pour le traitement Température+pH ne possèdent qu'une seule analyse.

2.9 Calcul de l'excès isotopique

L'excès isotopique a été calculé comme la différence entre le pourcentage atomique mesuré après le marquage (T4) et le pourcentage atomique moyen mesuré avant le marquage (T3) pour chaque combinaison de pression hydrostatique et de traitement expérimental.

$$Excès\ isotopique\ =\ At\%T4\ -\ At\%T3(moyen)$$

Où At%T4 correspond au pourcentage atomique de l'échantillon après le marquage et At%T3(moyen) à la moyenne des pourcentages atomiques des colonies non marquées de la même condition expérimentale.

2.10 Calcul de l'indice d'insaturation

Le calcul de l'indice d'insaturation calculé pour chaque individu a été calculé grâce à la formule ci-dessous.

$$UI\ =\ \frac{\Sigma\ MUFA\ x\ 1\ +\ \Sigma 2UFA\ x\ 2\ +\ \Sigma 3UFA\ x3\ +\ \Sigma 4UFA\ x\ 4\ +\ \Sigma 5UFA\ x\ 5\ +\ \Sigma 6UFA\ x\ 6}{100}$$

Celle-ci provient de Mathieu-Resuge et al., 2020.

2.11 Sélection des biomarqueurs

En parallèle du suivi isotopique, la composition en acides gras a permis d'identifier des biomarqueurs trophiques. Parmi l'ensemble des acides gras identifiés, quatre acides gras mono-insaturés à longue chaîne (20:1n-9, 20:1n-11, 22:1n-9 et 22:1n-11) ont été sélectionnés à cet effet. Ces composés sont largement reconnus comme des marqueurs des copépodes calanoïdes, une composante majeure du zooplancton et une proie importante des coraux d'eau froide, et sont couramment utilisés pour retracer l'origine des ressources lipidiques chez les organismes marins (Lee et al., 2006 ; Parrish, 2013). Quatre acides gras supplémentaires ont été sélectionnés comme marqueurs d'origine phytoplanctonique, le 16:1n-7 et le 20:5n-3 (EPA) pour les diatomées, le 18:4n-3 et le 22:6n-3 (DHA) pour les dinoflagellés et autres flagellés (Dalsgaard et al., 2003).

3. Résultats

3.1 Évolution de la composition biochimique

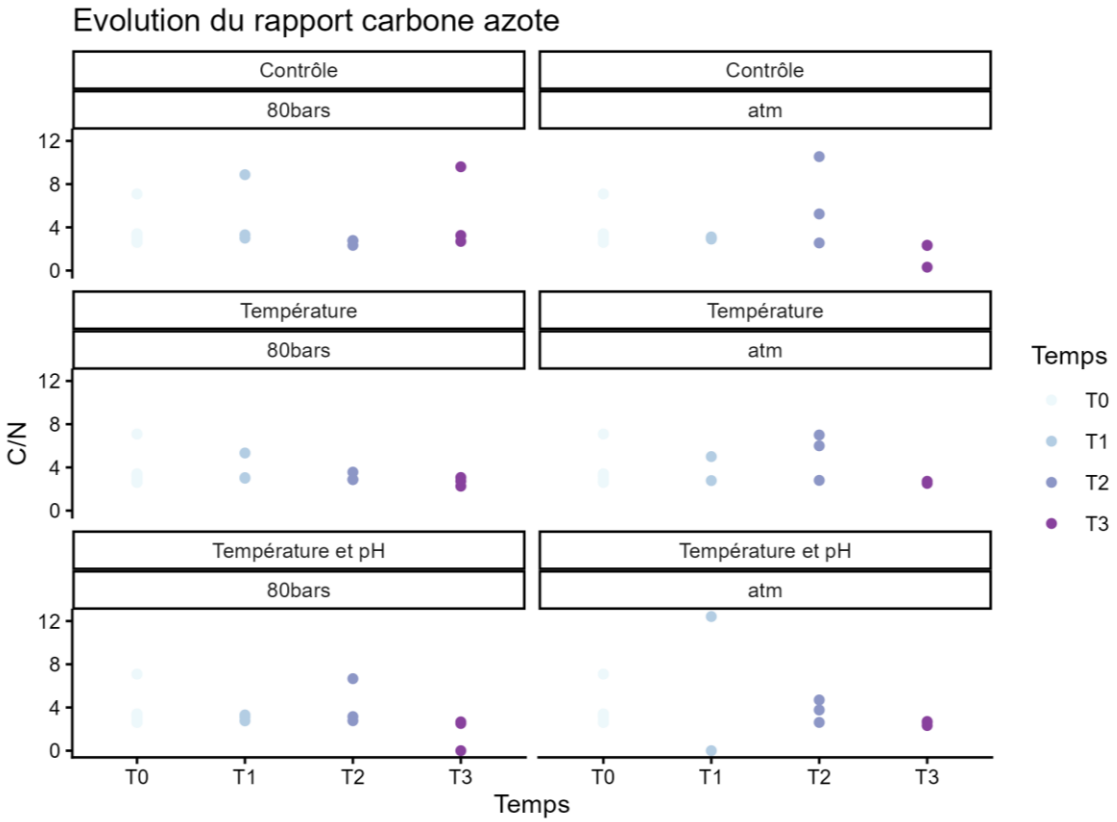

Figure 8: Évolution du rapport C:N des colonies de D. pertusum au cours de l'expérience. Les valeurs sont représentées en fonction du temps (T0–T3) pour les différentes conditions expérimentales. Les points représentent les observations individuelles.

Le ratio carbone/azote (C:N)(Figure 8) a montré une variation significative au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,0009057 ; n = 10 à T0, n = 15 à T1, n = 14 à T2, n = 16 à T3, n = 12 à T4). Les comparaisons post-hoc par test de Wilcoxon avec correction de Benjamini-Hochberg ont révélé une diminution significative entre T3 et T1 (Wilcoxon, p = 0,0052), ainsi qu'entre T3 et T2 (Wilcoxon, p = 0,0059) et T0 et T3 (Wilcoxon, p = 0,0059), tandis qu'aucune différence n'a été observée entre T1 et T2 (Wilcoxon, p = 0,4844). En revanche, aucune différence significative de la pression hydrostatique (Kruskal-Wallis, p = 0,1234 ; n = 31 à 80 bars, n = 26 à atm) ou du traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,6275 ; n = 22 pour Contrôle, n = 17 pour Température, n = 18 pour Température + pH) n'est détectée.

3.2 Évolution de la composition isotopique.

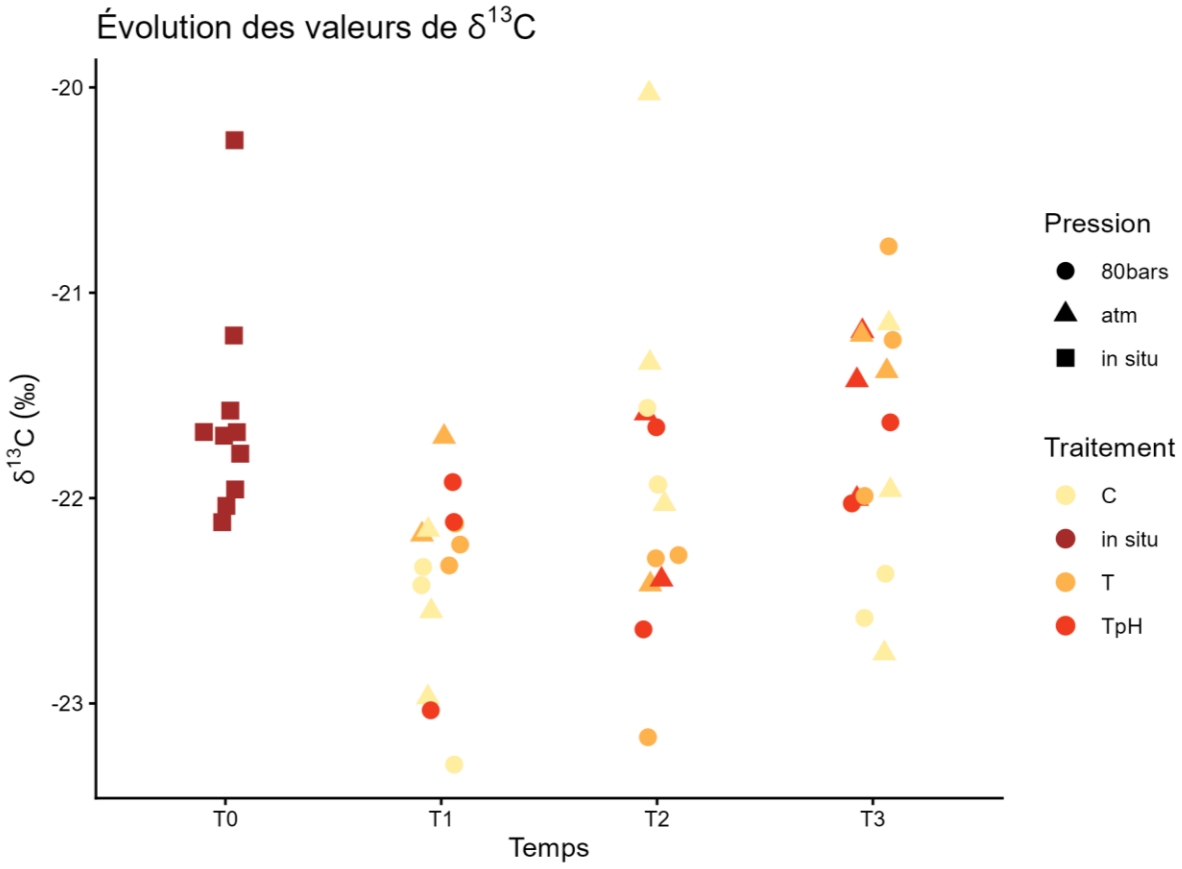

Figure 9:Évolution des valeurs de δ13 C(‰, VPDB) des colonies de D. pertusum au cours de l'expérience. Chaque point représente un échantillon individuel. Les couleurs distinguent les traitements expérimentaux (Contrôle, Température et Température + pH) et les symboles indiquent les deux conditions de pression hydrostatique (pression atmosphérique et 80 bars).

Les valeurs de $\delta^{13}C$ (Figure 9) évoluent significativement au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$; n = 10 à T0, n = 15 à T1, n = 14 à T2, n = 16 à T3, n = 12 à T4), avec une diminution entre T0 et T1 (Wilcoxon, $p = 0,00041$) et une augmentation significative entre T1 et T3 (Wilcoxon, $p = 0,00946$). Aucun effet significatif n'est mis en évidence, ni de la pression hydrostatique (Kruskal-Wallis, $p = 0,1234$; n = 31 à 80 bars, n = 26 à atm), ni du traitement (Kruskal-Wallis, $p = 0,6275$; n = 22 pour Contrôle, n = 17 pour Température, n = 18 pour Température + pH).

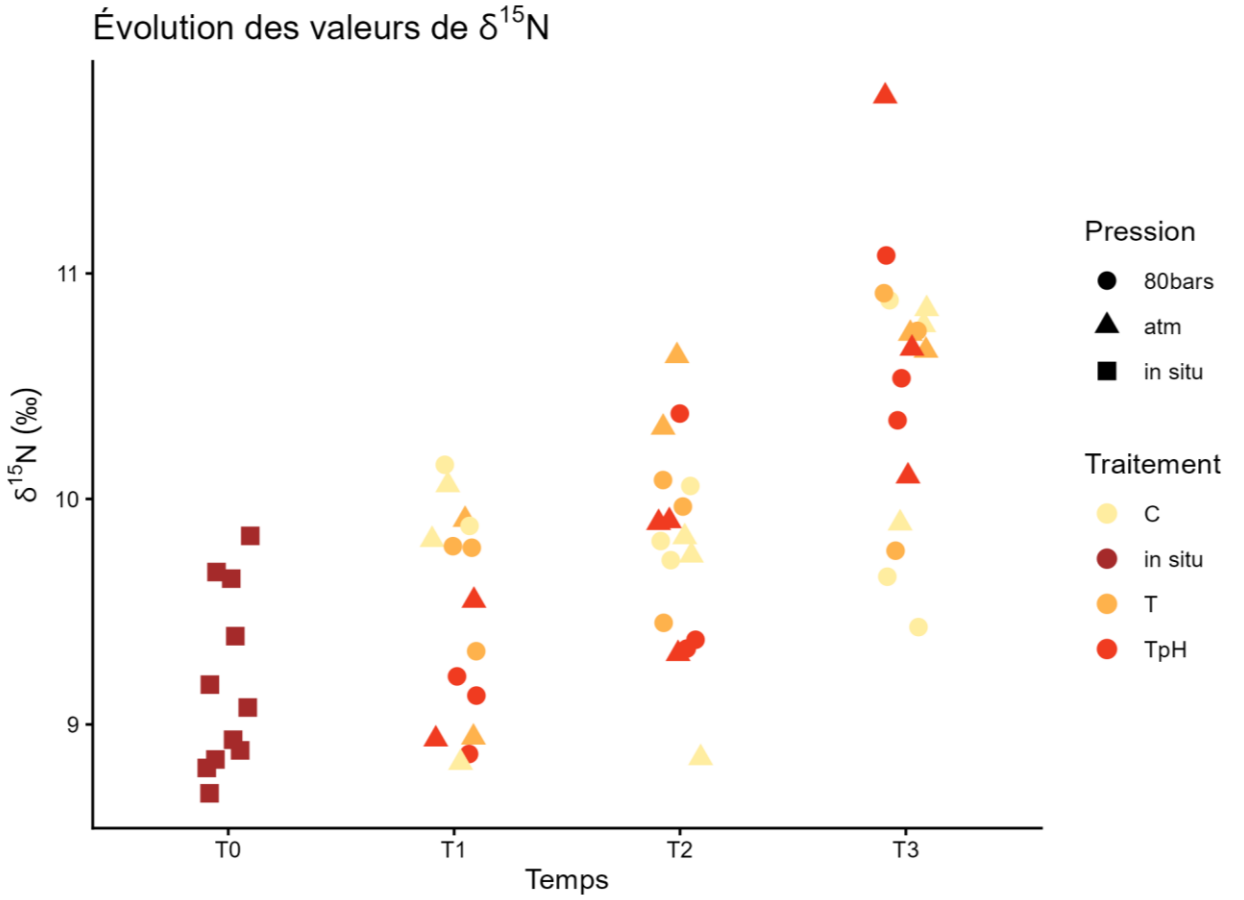

Figure 10 : Évolution des valeurs de $\delta^{15}N$ (‰, Air) des colonies de D. pertusum au cours de l'expérience. Chaque point représente un échantillon individuel. Les couleurs distinguent les traitements expérimentaux (Contrôle, Température et Température + pH) et les symboles indiquent les deux conditions de pression hydrostatique (pression atmosphérique et 80 bars).

Les valeurs de $\delta^{15}N$ (Figure 10) augmentent significativement au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$; $n = 11$ à T0, $n = 15$ à T1, $n = 17$ à T2, $n = 17$ à T3, $n = 16$ à T4), les comparaisons post-hoc mettant en évidence des augmentations significatives entre T0 et T2 (Wilcoxon, $p = 0,00168$), entre T0 et T3 (Wilcoxon, $p = 1,7 \times 10^{-5}$), entre T1 et T3 (Wilcoxon, $p = 0,00012$) ainsi qu'entre T2 et T3 (Wilcoxon, $p = 0,00129$), tandis qu'aucune différence n'est observée entre T1 et T2 (Wilcoxon, $p = 0,08234$) ni entre T0 et T1 (Wilcoxon, $p = 0,08234$). Aucun effet significatif n'est mis en évidence, ni de la pression hydrostatique ($n = 35$ à 80 bars, $n = 30$ à atm), ni du traitement ($n = 23$ pour Contrôle, $n = 20$ pour Température, $n = 22$ pour Température + pH).

3.3 Incorporation des éléments marqués par les colonies

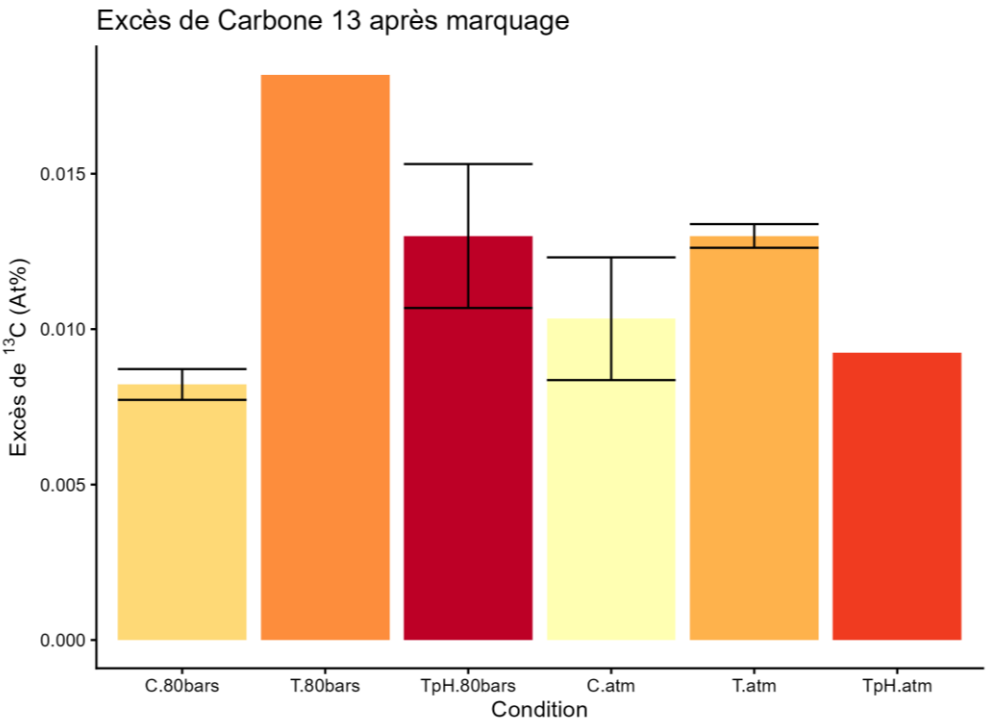

Figure 11 : Excès de ^{13}C après le marquage isotopique des colonies de D. pertusum. L'excès isotopique correspond à la différence entre les valeurs mesurées après le marquage (T4) et les valeurs de référence avant le marquage (T3).

L'excès de ^{13}C est positif dans toutes les conditions expérimentales, avec une différence globale selon le traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,043), bien qu'aucune comparaison post-hoc entre traitements ne soit significative (Wilcoxon, Contrôle *vs* Température : p = 0,11 ; Contrôle *vs* Température + pH : p = 0,23 ; Température *vs* Température + pH : p = 0,23). Aucun effet significatif de la pression hydrostatique n'est mis en évidence. Les effectifs par condition croisée restent faibles, généralement compris entre n = 1 et n = 3 échantillons, ce qui limite la robustesse des comparaisons post-hoc pour cette variable.

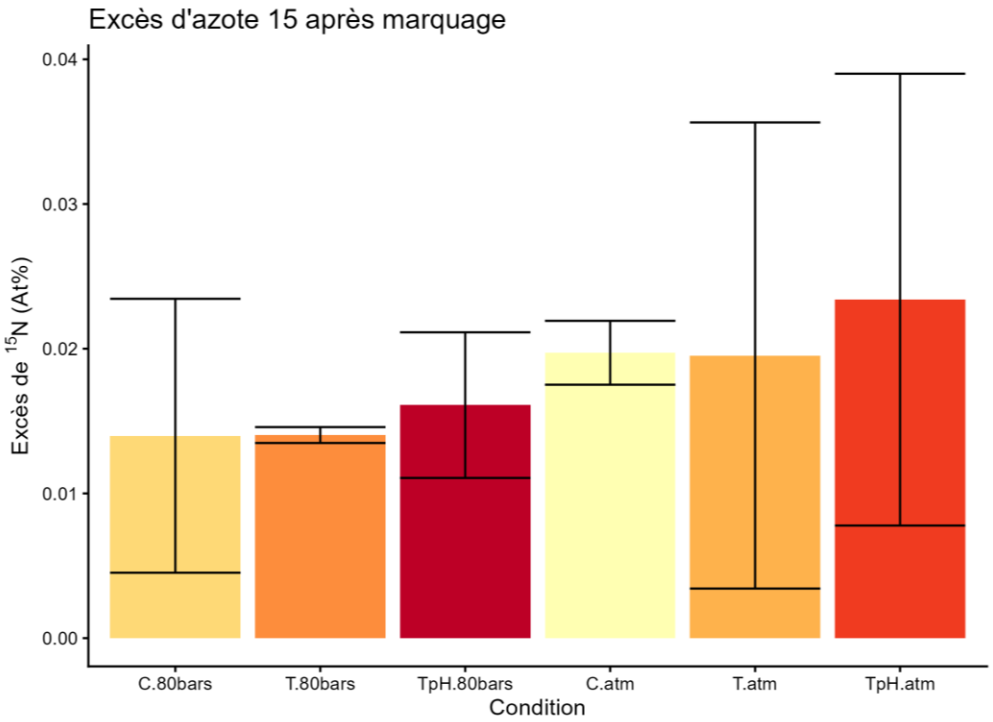

Figure 12: Excès de ^{15}N après le marquage isotopique des colonies de D. pertusum. L'excès isotopique correspond à la différence entre les valeurs mesurées après le marquage (T4) et les valeurs de référence avant le marquage (T3).

L'excès de ^{15}N est positif dans toutes les conditions expérimentales. Aucun effet significatif n'est mis en évidence, ni de la pression hydrostatique (Kruskal-Wallis, p = 0,20), ni du traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,84). Comme pour l'excès de ^{13}C, les effectifs par condition croisée restent faibles, généralement compris entre n = 1 et n = 3 échantillons.

3.4 Variation de la proportion de lipides neutres et de lipides polaires au cours de l'expérience.

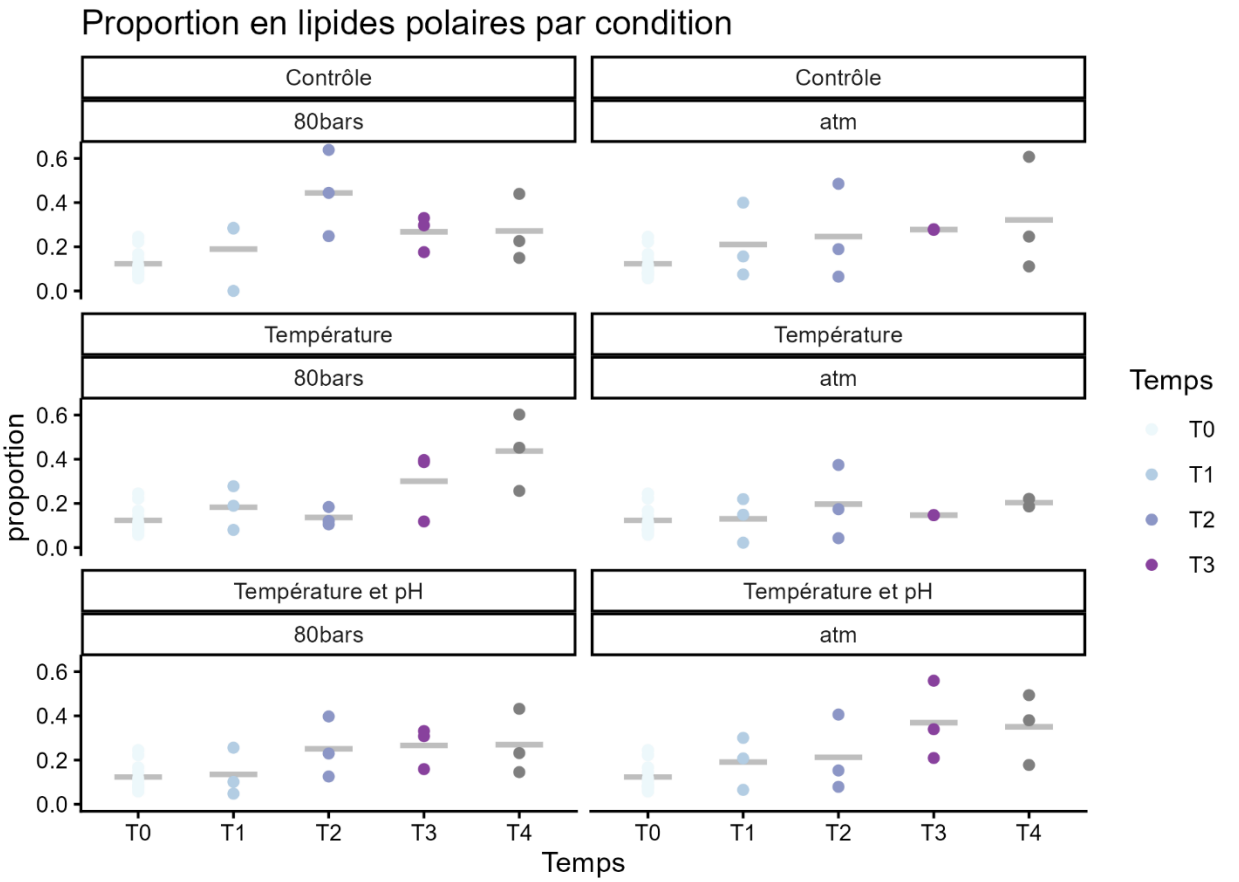

Figure 13: Proportion de lipides polaires (LP) par rapport à la fraction lipidique totale des colonies de D. pertusum au cours de l'expérience, pour chaque combinaison de traitement et de pression. Chaque point représente un nubbin individuel, la barre grise indique la valeur moyenne à chaque temps.

La proportion de lipides polaires (LP) (Figure 13) varie significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,001 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4), passant de 0,123 ± 0,060 à T0 à 0,315 ± 0,162 à T4, une différence significative entre T0 et T3 (Wilcoxon, p = 0,0016), entre T0 et T4 (Wilcoxon, p = 0,0016), entre T1 et T3 (Wilcoxon, p = 0,045) et entre T1 et T4 (Wilcoxon, p = 0,045). Un effet significatif de la pression est également observé (Kruskal-Wallis, p = 0,005 ; n = 35 à 80 bars, n = 33 à atm), les colonies maintenues en aquarium présentant une proportion de lipides polaires près de deux fois supérieure à celle des colonies *in situ* (0,25 contre 0,12 en moyenne, soit une augmentation d'environ 104 %), aussi bien à la pression atmosphérique (Wilcoxon, p = 0,021) qu'à 80 bars (Wilcoxon, p = 0,003). En revanche, aucune différence n'est mise en évidence entre les deux pressions testées (Wilcoxon, p =

0,424). Aucun effet significatif du traitement n'est observé (n = 22 pour Contrôle, n = 22 pour Température, n = 24 pour Température + pH).

3.5 Variation des principales classes de lipides neutres.

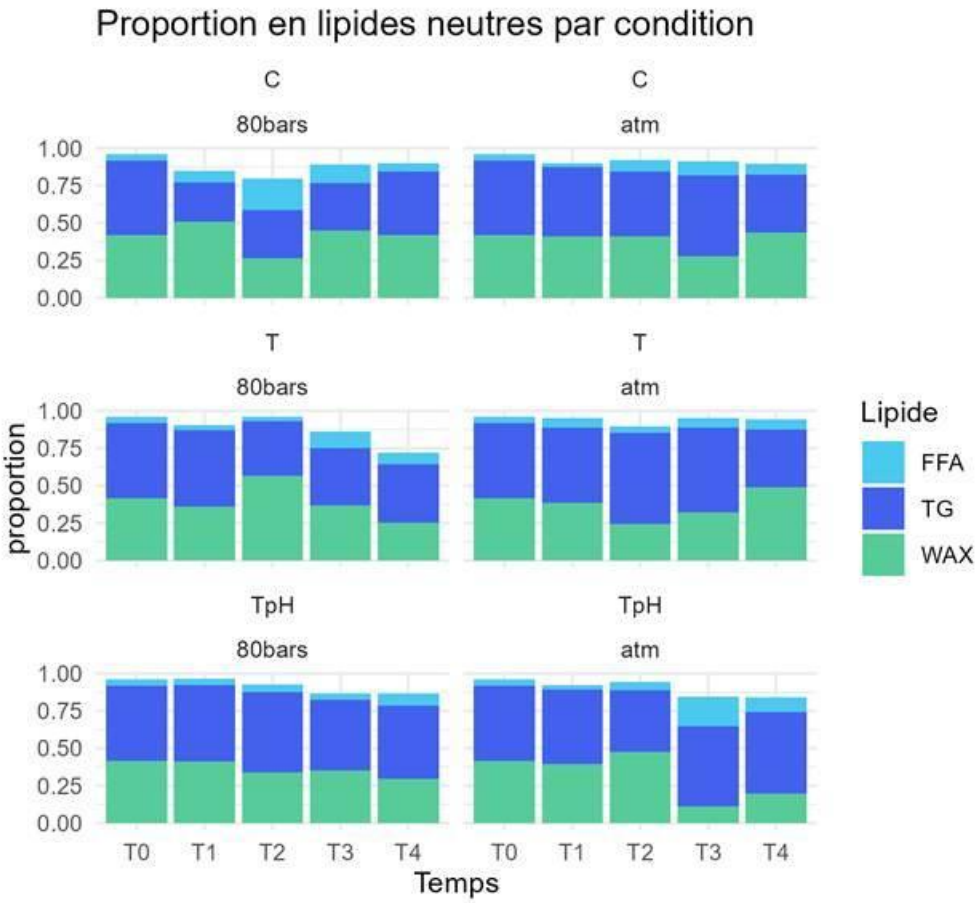

Figure 14 : Évolution de la composition des principales classes de lipides neutres (TG, WAX, FFA) chez D. pertusum au cours de l'expérience. Les valeurs sont exprimées en proportion de la fraction lipidique neutre totale (%).

Parmi les classes de lipides neutres (Figure 14), seule la proportion d'acides gras libres (FFA) varie significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,0065 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4). Les comparaisons post-hoc (Wilcoxon, p = 0,016) montrent une augmentation de presque 250 % des FFA à T3 par rapport à T0 et T1. Aucune différence significative n'est observée entre les autres temps. Les proportions de triglycérides (TG) ne présentent aucune variation significative au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, p = 0,999). Les cires (WAX) ne varient pas non plus significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,059), les comparaisons deux à deux ne révélant aucune différence après correction des p-valeurs. Aucun effet significatif de la pression (n = 35 à 80 bars, n = 33 à atm) ou du traitement (n = 22

pour Contrôle, n = 22 pour Température, n = 24 pour Température + pH) n'est observé pour les trois classes de lipides neutres principales.

3.6 Évolution des acides gras biomarqueurs au cours de l'expérience.

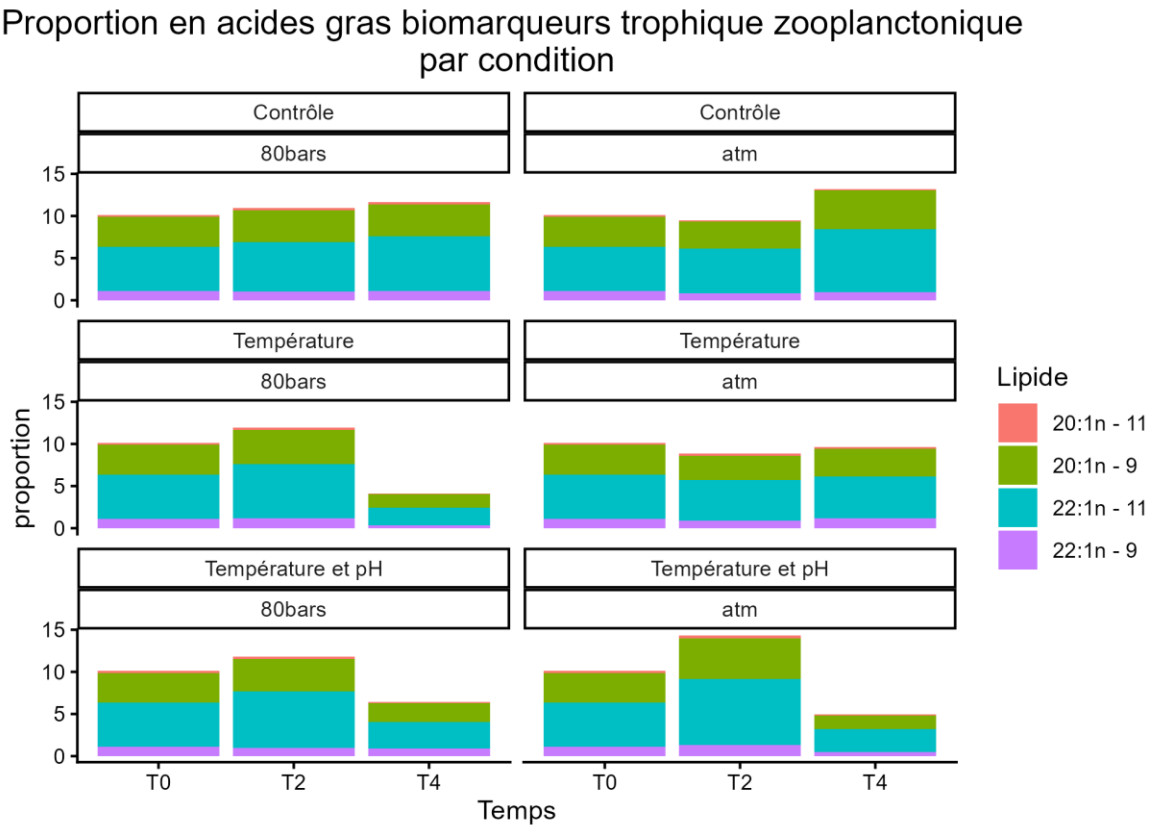

Figure 15: Évolution des principaux acides gras biomarqueurs trophiques de zooplancton (20:1n-9, 20:1n-11, 22:1n-9 et 22:1n-11) chez D. pertusum au cours de l'expérience. Les proportions sont exprimées en pourcentage des acides gras neutres totaux (%).

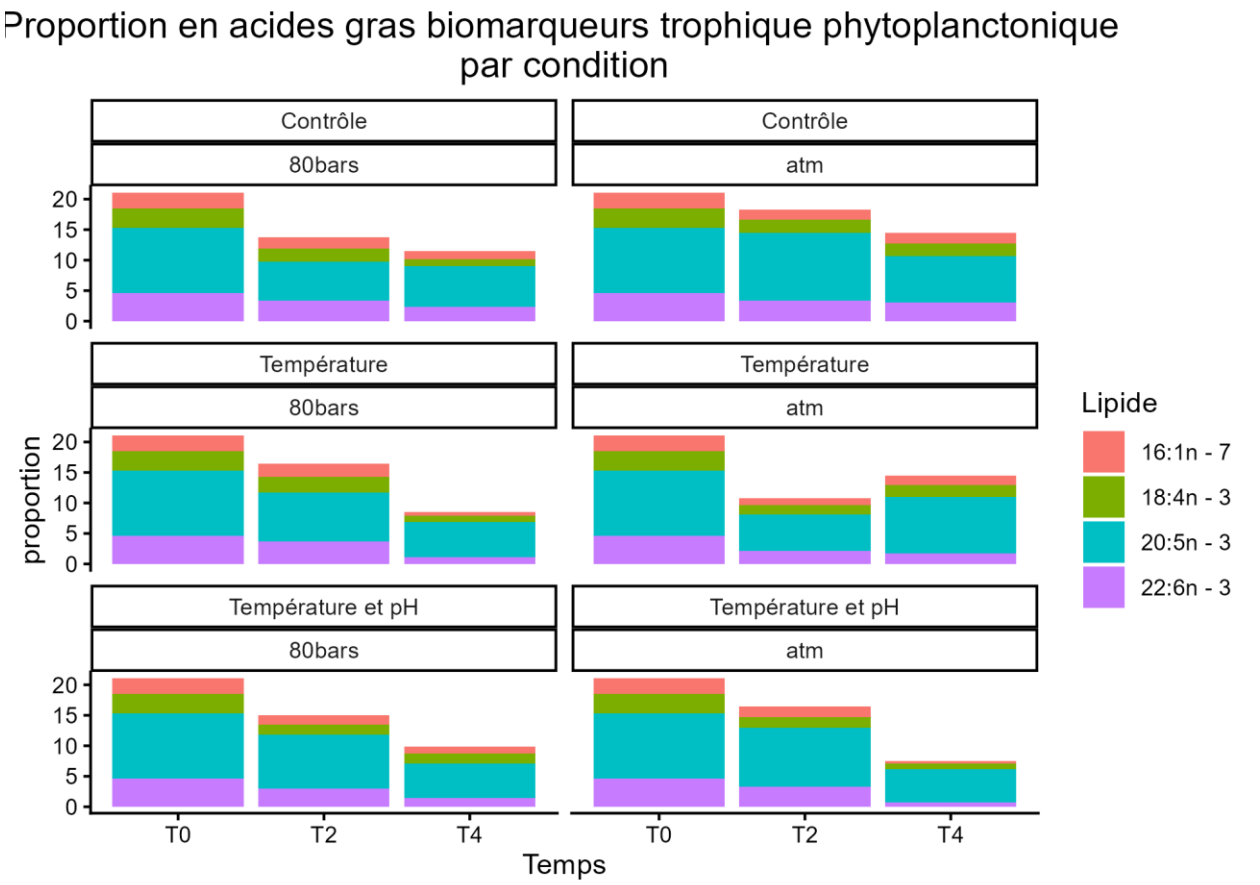

Figure 16: Évolution des principaux acides gras biomarqueurs trophiques de phytoplancton (16:1n-7, 18:4n-3, 20:5n-3 et 22:6n-3) chez D. pertusum au cours de l'expérience. Les proportions sont exprimées en pourcentage des acides gras neutres totaux (%).

Parmi les quatre acides gras mono-insaturés à longue chaîne utilisés comme marqueurs de l'alimentation zooplanctonique (Figure 15) (20:1n-9, 20:1n-11, 22:1n-9 et 22:1n-11), seul le 20:1n-11 diminue significativement au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, p = 0,0058 ; n = 9 à T0, n = 15 à T2, n = 14 à T4), avec une diminution de 25 %. Aucune variation significative n'est observée en fonction de la pression (Kruskal-Wallis, p = 0,719 ; n = 14 à 80 bars, n = 15 à atm) ou du traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,844 ; n = 8 pour Contrôle, n = 10 pour Température, n = 11 pour Température + pH). Les proportions des acides gras 20:1n-9, 22:1n-9 et 22:1n-11 ne présentent aucune variation significative en fonction du temps, de la pression ou du traitement (Kruskal-Wallis, p > 0,05 pour l'ensemble des tests).

Les quatre acides gras biomarqueurs d'origine phytoplanctonique (Figure 16) diminuent tous significativement au cours du temps (n = 9 à T0, n = 15 à T2, n = 14 à T4). Le 16:1n-7 diminue de 2,53 ± 0,44 % à T0 à 1,13 ± 0,78 % à T4 (Kruskal-Wallis, p = 0,0007 ; T0-T2, Wilcoxon, p = 0,0052 ; T0-T4, Wilcoxon, p = 0,0010). Le 18:4n-3 diminue de 3,24 ± 0,61 % à 1,46 ± 0,81 % (Kruskal-Wallis, p = 0,0002 ; T0-T2, Wilcoxon, p = 0,0003 ; T0-T4, Wilcoxon, p = 0,0003). Le 20:5n-3 (EPA) diminue de 10,7 ± 1,95 % à 6,64 ± 3,27 % (Kruskal-Wallis, p = 0,0120 ; T0-T2,

Wilcoxon, p = 0,032 ; T0-T4, Wilcoxon, p = 0,013). Le 22:6n-3 (DHA) diminue de 4,63 ± 1,16 % à 1,69 ± 1,12 % (Kruskal-Wallis, p < 0,0001 ; T0-T2, Wilcoxon, p = 0,0035 ; T0-T4, Wilcoxon, p = 0,0001 ; T2-T4, Wilcoxon, p = 0,0012). Aucun effet significatif de la pression (n = 14 à 80 bars, n = 15 à atm) ou du traitement (n = 8 pour Contrôle, n = 10 pour Température, n = 11 pour Température + pH) n'est observé pour ces quatre marqueurs.

3.7 Évolution de la composition des membranes

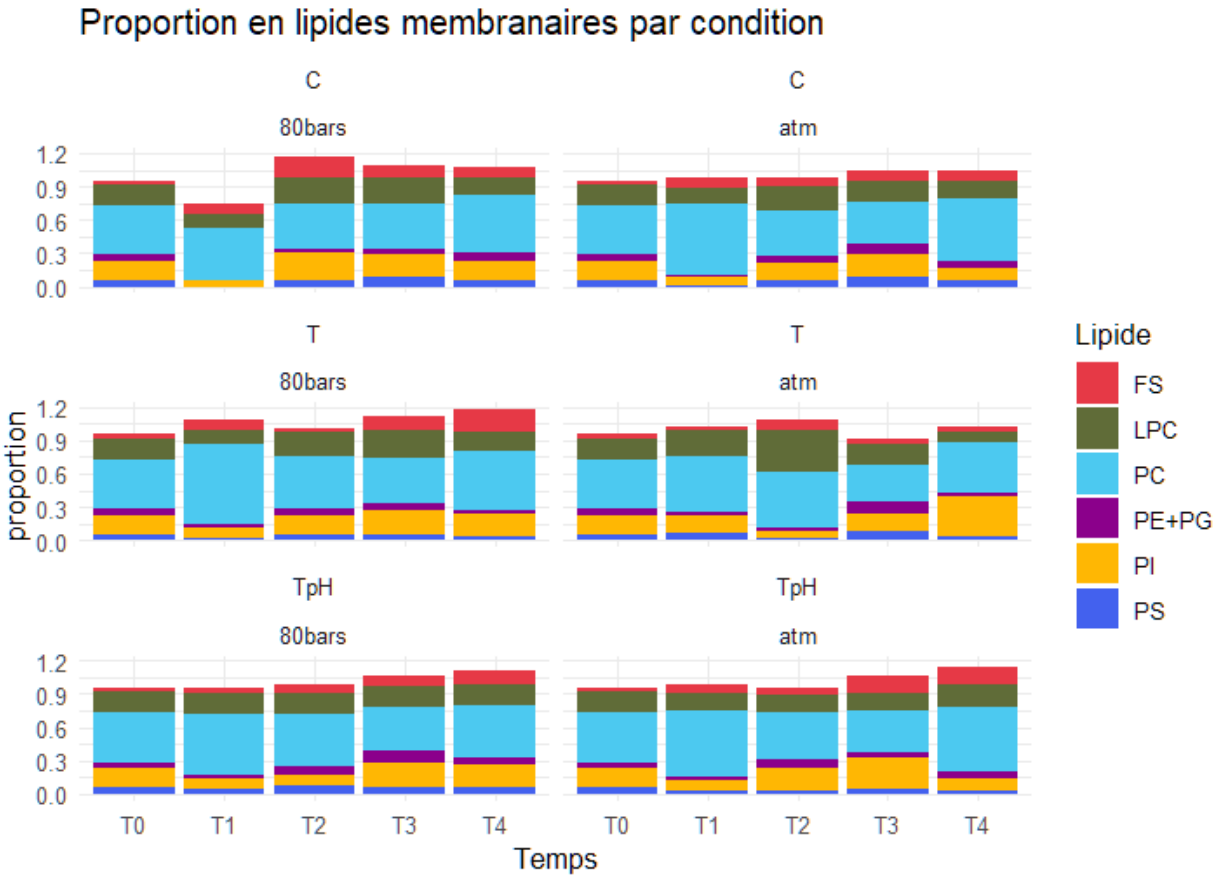

Figure 17: Évolution de la composition des principales classes de lipides polaires (PC, PE+PG, PI, PS, FS et LPC) chez D. pertusum au cours de l'expérience. Les valeurs sont exprimées en proportion de la fraction lipidique polaire totale (%).

Les différentes classes de lipides membranaires (Figure 17) présentent des évolutions contrastées au cours de l'expérience. Les proportions de phosphatidylcholine (PC) varient significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,0003388 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4). La PC atteint sa valeur la plus élevée à T1 (0,581 ± 0,110), soit une augmentation d'environ 32 % par rapport à T0 (0,440 ± 0,110, Wilcoxon, p = 0,0052), avant de diminuer progressivement jusqu'à T3 (0,389 ± 0,133, Wilcoxon, p = 0,0017), puis d'augmenter de nouveau à T4 (0,524 ± 0,129, Wilcoxon, p = 0,0217). Une diminution significative est également observée entre T1 et T2 (Wilcoxon, p = 0,0052).

Les proportions de phosphatidylsérine (PS) varient également au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,003409 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4). La PS diminue entre T0 et T1 (de 0,059 ± 0,031 à 0,029 ± 0,026), puis augmente jusqu'à atteindre un maximum à T3 (0,070 ± 0,034), avant de diminuer à nouveau à T4. Une différence significative est observée entre T1 et T3 (Wilcoxon, p = 0,0036).

La proportion de PE+PG varie significativement selon le temps (Kruskal-Wallis, p = 0,035 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4), bien qu'aucune comparaison deux à deux ne reste significative après correction. La phosphatidylinositol (PI) ne varie pas significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,054), tandis que la lysophosphatidylcholine (LPC) ne présente aucune variation significative (Kruskal-Wallis, p = 0,109). Aucun effet significatif de la pression (n = 35 à 80 bars, n = 33 à atm) ou du traitement (n = 22 pour Contrôle, n = 22 pour Température, n = 24 pour Température + pH) n'est observé pour ces différentes classes lipidiques.

Les stérols libres (FS) présentent des variations de proportions marquées au cours de l'expérience. Leurs proportions augmentent significativement au cours du temps (Kruskal-Wallis, p = 0,004 ; n = 12 à T0, n = 17 à T1, n = 18 à T2, n = 16 à T3, n = 17 à T4), passant d'une moyenne de 3,35 % à T0 à 13,0 % à T4. Les comparaisons post-hoc mettent en évidence des différences significatives entre T0 et T3 (Wilcoxon, p = 0,0041) ainsi qu'entre T0 et T4 (Wilcoxon, p = 0,0020). Un effet significatif est également associé au facteur pression (Kruskal-Wallis, p = 0,005 ; n = 35 à 80 bars, n = 33 à atm) ainsi qu'au facteur traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,015 ; n = 22 pour Contrôle, n = 22 pour Température, n = 24 pour Température + pH). Les proportions sont en effet entre deux et trois fois supérieures entre les conditions d'aquariums et *in situ.*

3.8 Modifications des acides gras dans les membranes.

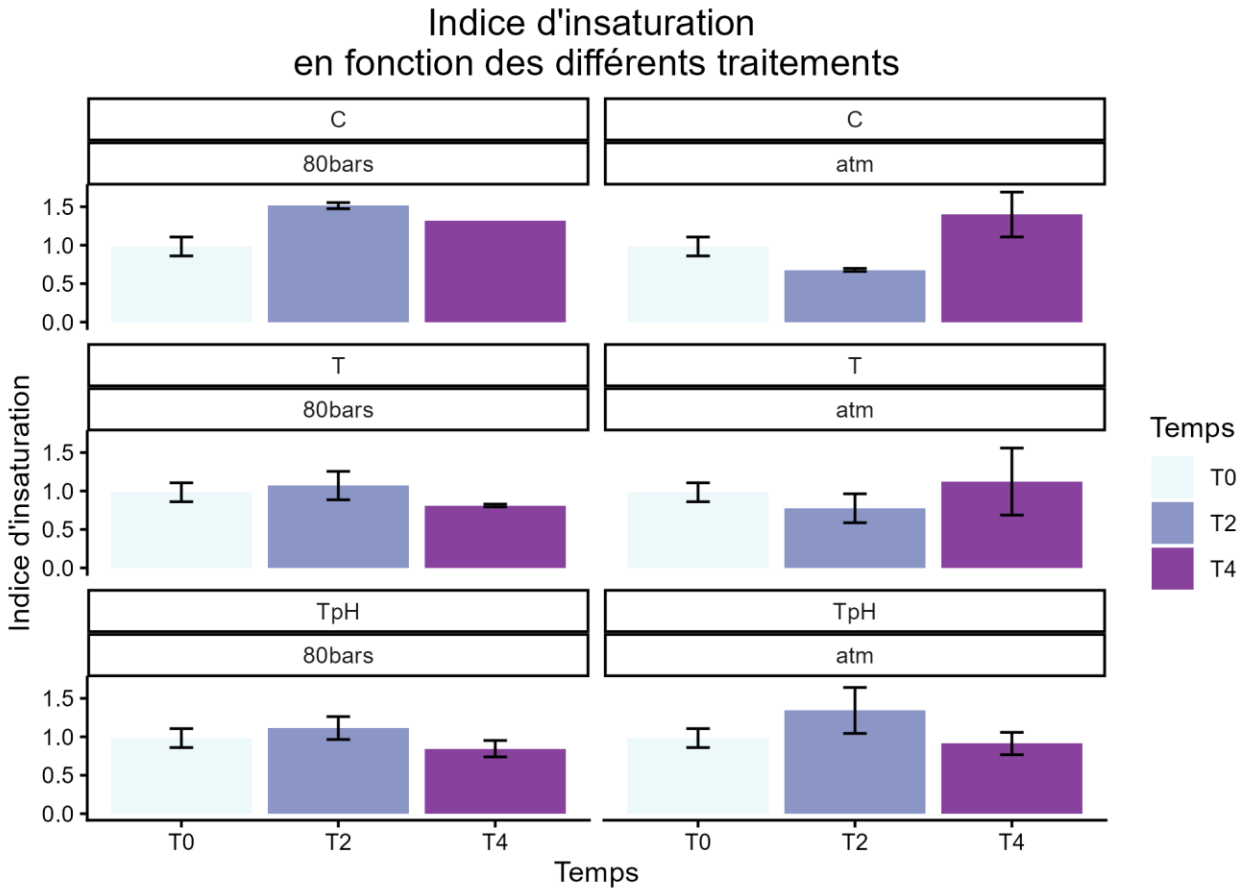

Figure 18: Évolution de l'indice d'insaturation (UI) des acides gras de D. pertusum au cours de l'expérience selon les différentes conditions expérimentales.

L'indice d'insaturation des acides gras (Figure 18) ne présente pas de variation significative au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, p = 0,295 ; n = 9 à T0, n = 15 à T2, n = 14 à T4). Aucun effet significatif de la pression (Kruskal-Wallis, p = 0,257 ; n = 14 à 80 bars, n = 15 à atm) ou du traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,620 ; n = 8 pour Contrôle, n = 10 pour Température, n = 11 pour Température + pH) n'est mis en évidence.

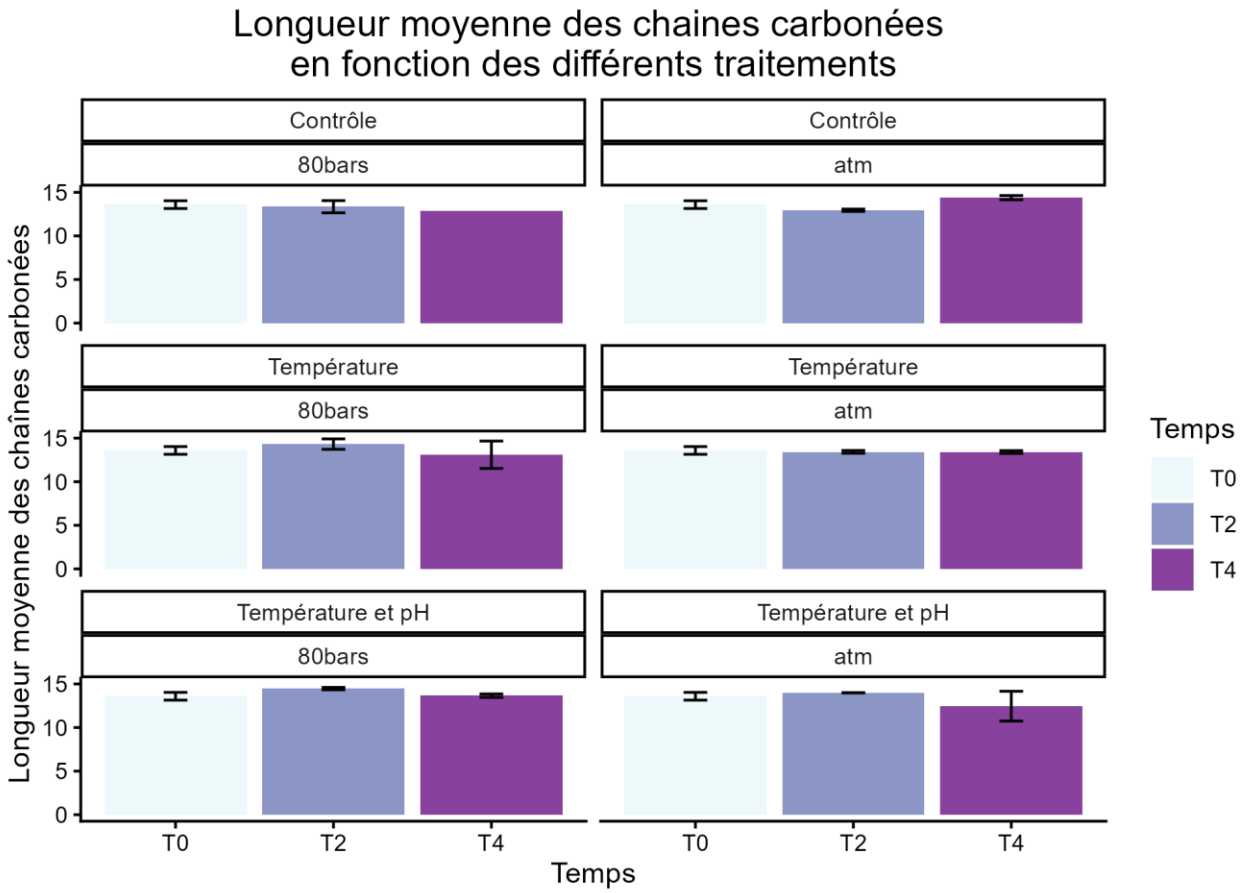

Figure 19: Évolution de la longueur moyenne des chaînes carbonées des acides gras au cours de l'expérience selon les différentes conditions expérimentales.

La longueur moyenne des chaînes carbonées des acides gras (Figure 19) reste stable au cours de l'expérience (Kruskal-Wallis, p = 0,760 ; n = 9 à T0, n = 15 à T2, n = 14 à T4). Aucun effet significatif de la pression (Kruskal-Wallis, p = 0,407 ; n = 14 à 80 bars, n = 15 à atm) ou du traitement (Kruskal-Wallis, p = 0,604 ; n = 8 pour Contrôle, n = 10 pour Température, n = 11 pour Température + pH) n'est mis en évidence.

4. Discussion

Les objectifs spécifiques de ce mémoire se déclinaient selon trois volets : le maintien en aquarium s'accompagne-t-il d'une acclimatation détectable dans la composition biochimique des colonies, indépendamment des traitements appliqués ? Les colonies conservent-elles leur capacité à assimiler des ressources organiques et inorganiques tout au long de l'expérience, malgré les conditions simulées de réchauffement, d'acidification et de pression ? Ces ressources assimilées sont-elles préférentiellement allouées au maintien des fonctions métaboliques de base ou à la constitution de réserves énergétiques ?

4.1 Les colonies modifient-elles leur composition biochimique ?

Le maintien de coraux d'eau froide en aquarium s'accompagne généralement d'une phase d'acclimatation pendant laquelle leur métabolisme s'ajuste progressivement aux nouvelles conditions environnementales (Imbs & Dembitsky, 2023 ; Beck et al., 2024). Avant de regarder les effets de la pression hydrostatique ou des scénarios climatiques simulés, il faut donc d'abord voir si les colonies répondent au transfert en aquarium, une partie des modifications observées pouvant être liée à cette acclimatation et non aux traitements expérimentaux.

Dans cette étude, cette première réponse a été évaluée à partir du rapport C:N, un indicateur de la composition élémentaire des tissus qui donne une première idée de la façon dont les ressources sont réparties au sein de la colonie. Les lipides et les glucides sont riches en carbone, tandis que l'azote est principalement associé aux protéines et aux autres composés fonctionnels (Maier et al., 2021). Une modification du rapport C:N traduit donc une réorganisation de la composition des tissus, même si elle ne permet pas d'identifier précisément les compartiments concernés.

Le rapport C:N diminue progressivement au cours de l'expérience, alors qu'aucun effet de la pression hydrostatique ou des traitements climatiques n'est mis en évidence. Les principales modifications observées semblent donc avant tout liées au maintien en aquarium, une tendance déjà rapportée chez les coraux d'eau froide dont *D. pertusum*, pour lesquels l'acclimatation au laboratoire s'accompagne d'ajustements progressifs du métabolisme et des réserves énergétiques (Beck et al., 2024 ; Imbs & Dembitsky, 2023).

À lui seul, le rapport C:N ne permet cependant pas d'expliquer l'origine de ces changements. Il montre qu'une réorganisation est en cours, sans dire si elle résulte d'une modification des réserves

énergétiques et donc de la capacité des coraux à s'alimenter en conditions expérimentales, ou d'un stress physiologique induisant une modification des propriétés des membranes cellulaires. Les isotopes stables apportent un premier élément de réponse, puisqu'ils renseignent sur les ressources organiques progressivement incorporées par les colonies.

4.2 L'expérience modifie-t-elle les ressources incorporées ?

Les isotopes stables reflètent les ressources organiques incorporées par les colonies au fil du temps : ils permettent donc de suivre si le changement de régime alimentaire imposé en aquarium est progressivement enregistré par les coraux.

Les valeurs naturelles de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ évoluent toutes les deux au cours de l'expérience, alors qu'aucun effet de la pression hydrostatique ou des traitements climatiques n'est mis en évidence. Les principales modifications observées sont donc, une nouvelle fois, liées au maintien en aquarium. Les trajectoires des deux rapports isotopiques sont cependant différentes, les valeurs de $\delta^{13}C$ diminuent d'abord entre T0 et T1 avant d'augmenter progressivement jusqu'à T3, alors que les valeurs de $\delta^{15}N$ augmentent régulièrement pendant toute l'expérience.

Ces résultats sont cohérents avec un changement de régime alimentaire imposé en aquarium, bien qu'en l'absence de valeurs isotopiques pour les artémias utilisées, cette interprétation reste une hypothèse plutôt qu'une certitude. En milieu naturel, *D. pertusum* exploite une grande diversité de ressources, comprenant notamment du zooplancton, de la matière organique particulaire et d'autres sources de matière organique disponibles dans son environnement (Kiriakoulakis et al., 2005 ; Mueller et al., 2014). Au cours de cette expérience, les colonies ont été nourries exclusivement avec des *Artemia salina*, une ressource unique et disponible en continu, contrairement à la diversité et à l'intermittence des apports en milieu naturel. Les valeurs isotopiques évoluent donc de façon compatible avec cette nouvelle source de nourriture, une interprétation renforcée par l'évolution des biomarqueurs trophiques présentée plus loin.

L'augmentation progressive des valeurs de $\delta^{15}N$ ne traduit donc probablement pas une modification de la position trophique des colonies, mais plutôt l'enregistrement isotopique d'une alimentation devenue beaucoup plus homogène qu'en milieu naturel. De la même manière, les variations de $\delta^{13}C$ traduisent vraisemblablement l'intégration progressive de cette nouvelle source de carbone organique. Une évolution similaire a déjà été observée chez *D. pertusum* lors d'expériences de

maintien en aquarium, où les valeurs isotopiques évoluent progressivement avec la reprise de l'alimentation (Da Ros et al., 2022).

Les biomarqueurs trophiques apportent un point de vue complémentaire. Parmi les quatre acides gras mono-insaturés à longue chaîne utilisés comme marqueurs de l'alimentation zooplanctonique (20:1n-9, 20:1n-11, 22:1n-9 et 22:1n-11), seul le 20:1n-11 diminue significativement au cours de l'expérience, tandis que les quatre marqueurs d'origine phytoplanctonique, deux caractéristiques des diatomées (16:1n-7, 20:5n-3) et deux des dinoflagellés et autres flagellés (18:4n-3, 22:6n-3), déclinent tous rapidement et significativement. Cette différence de dynamique s'explique par la nature métabolique distincte de ces deux groupes de composés. Les marqueurs phytoplanctoniques sont directement dérivés de l'alimentation récente et rapidement renouvelés dans les tissus, tandis que les acides gras mono-insaturés à longue chaîne sont généralement synthétisés par les copépodes et stockés spécifiquement sous forme de cires, un pool de réserve énergétique mobilisé de façon sélective plutôt qu'au rythme de l'alimentation courante (Graeve et al., 2020 ; Rossi et al., 2006). Cette dynamique lente est cohérente avec ce qui est observé chez les coraux d'eau froide, dont la composition en lipides neutres varie déjà naturellement à l'échelle saisonnière plutôt qu'à celle de quelques semaines (Maier et al., 2019) Les réserves lipidiques conservent ainsi une partie de l'information acquise avant le prélèvement, une interprétation renforcée par le déclin rapide et parallèle des marqueurs d'origine phytoplanctonique.

Les isotopes stables et les biomarqueurs trophiques montrent donc que les colonies s'adaptent progressivement au nouveau régime alimentaire imposé en aquarium. Ces ressources organiques incorporées évoluent au cours de l'expérience, mais cette évolution ne dit rien sur leur devenir, elles peuvent être utilisées directement pour les besoins métaboliques ou redistribuées entre les différents compartiments de la colonie. Reste à savoir si l'holobionte conserve aussi sa capacité à incorporer de nouvelles ressources à partir de composés inorganiques.

4.3 Les colonies absorbent-elles de la matière inorganique ?

Les isotopes naturels montrent que les colonies enregistrent progressivement le nouveau régime alimentaire imposé en aquarium, mais ils ne disent pas si elles conservent leur capacité à acquérir de nouvelles ressources. Un marquage isotopique au ^{13}C et au ^{15}N a été réalisé à partir de composés inorganiques. L'objectif n'était donc plus de suivre l'alimentation des colonies, mais d'évaluer si l'holobionte, c'est-à-dire le corail et l'ensemble des microorganismes qui lui sont associés

(bactéries, notamment), restait capable d'incorporer du carbone et de l'azote provenant du milieu, une communauté microbienne dont le rôle actif dans le cycle du carbone et de l'azote a déjà été démontré chez *D. pertusum* par Middelburg et al. (2015).

Les excès isotopiques mesurés après le marquage montrent que les colonies incorporent à la fois le carbone et l'azote marqués. L'excès de ^{13}C est positif dans toutes les conditions expérimentales et varie légèrement entre traitements, même si les comparaisons post-hoc ne mettent en évidence aucune différence significative entre eux. De la même manière, les valeurs d'excès de ^{15}N sont positives dans toutes les conditions, sans effet de la pression hydrostatique ni des traitements climatiques. Ces résultats montrent que, après plusieurs semaines de maintien en aquarium, les colonies conservent une capacité d'incorporation de composés inorganiques.

Il faut cependant nuancer ce résultat. Le marquage a été réalisé à partir de bicarbonate marqué (^{13}C) et d'ammonium marqué (^{15}N), deux composés inorganiques. L'incorporation observée ne traduit donc pas directement une assimilation alimentaire par le corail, contrairement aux rapports isotopiques naturels discutés précédemment. Elle reflète la capacité de l'holobionte à intégrer ces éléments, sans permettre de distinguer la contribution respective du corail et de son microbiome.

Cette distinction est particulièrement importante chez les coraux d'eau froide. Plusieurs études ont montré que leur microbiome participe activement au cycle du carbone et de l'azote et peut assimiler différents composés inorganiques avant qu'ils ne soient transférés à l'hôte (Middelburg et al., 2015 ; Maier et al., 2021). Les résultats obtenus ici sont cohérents avec cette hypothèse et montrent que cette activité est toujours présente à la fin de l'expérience. En revanche, les données ne permettent pas de déterminer quelle part du marquage est directement liée au métabolisme du corail et quelle part provient de ses microorganismes associés.

Ces résultats sont cohérents avec les travaux de Middelburg et al. (2015), qui ont démontré chez *D. pertusum* une incorporation active de carbone et d'azote inorganiques par l'holobionte, avec des taux de fixation de carbone de l'ordre de 900 à 1400 ng C g^{-1} DW j^{-1} et une incorporation d'ammonium de 140 à 260 ng N g^{-1} DW j^{-1}. Ces mêmes auteurs soulignent toutefois que cette voie chémoautotrophe reste mineure dans le bilan énergétique du corail, elle ne couvre pas plus de 2 % de la demande énergétique, alors que la fixation d'azote peut couvrir entre 9 et 32 % du besoin azoté total. Les unités utilisées ici, l'excès isotopique en at%, ne permettent pas une comparaison quantitative directe avec ces taux. La persistance d'un excès positif dans toutes nos conditions

expérimentales confirme quand même que l'incorporation inorganique reste une voie active, probablement secondaire par rapport à l'alimentation organique, ce qui rejoint l'hypothèse de Middelburg et al. (2015).

Ces résultats montrent que le maintien en aquarium ne s'accompagne pas d'une perte de la capacité d'incorporation de composés inorganiques, l'holobionte conserve donc sa capacité chémoautotrophe malgré plusieurs semaines d'expérimentation. Cette activité ne dit rien sur le devenir des ressources nouvellement acquises, qui peuvent être utilisées immédiatement pour les besoins énergétiques de la colonie ou réorientées vers différents compartiments cellulaires. Les analyses lipidiques permettent d'examiner comment ces ressources sont réparties au sein des colonies.

4.4 Comment les colonies réorganisent-elles leur métabolisme lipidique ?

Les résultats obtenus jusqu'à présent montrent que les colonies continuent à incorporer des ressources tout au long de l'expérience, sans indiquer comment celles-ci sont utilisées. Elles peuvent être directement mobilisées pour le fonctionnement de la colonie, stockées sous forme de réserves énergétiques ou utilisées pour maintenir les structures cellulaires. Les analyses de classes lipidiques et de composition d'acides gras libres permettent d'étudier cette répartition des ressources.

Il faut garder à l'esprit que les analyses réalisées ici portent sur les proportions relatives des différentes classes lipidiques, les interprétations concernent donc une réorganisation de la composition lipidique et non une augmentation ou une diminution des quantités absolues de chaque classe.

La première évolution observée concerne la répartition entre lipides neutres (i.e., de réserves) et lipides polaires (i.e., membranaires). La proportion relative des lipides polaires augmente progressivement au cours de l'expérience, passant d'environ 12 % à T0 à plus de 30 % à T4 et diminue d'autant les lipides de réserve. Cette évolution est observée chez toutes les colonies maintenues en aquarium, quelle que soit la pression hydrostatique ou le traitement appliqué. Les

principales différences sont donc, une nouvelle fois, liées au maintien en aquarium plutôt qu'aux conditions expérimentales.

Les lipides polaires sont principalement impliqués dans la structure des membranes cellulaires, alors que les lipides neutres constituent les principales formes de stockage énergétique (Parrish, 2013 ; Imbs & Dembitsky, 2023). L'augmentation de leur proportion relative suggère donc que les réserves lipidiques neutres sont progressivement remobilisées au profit de la synthèse de nouveaux lipides membranaires. Cependant, ces résultats ne permettent pas de conclure à une augmentation de la quantité de lipides polaires, cette évolution peut aussi résulter d'une modification de la proportion des autres classes lipidiques.

L'analyse des principales classes de lipides neutres apporte des informations complémentaires. Les proportions relatives des triglycérides restent stables pendant toute l'expérience, tandis que les cires (WAX) ne présentent qu'une légère tendance à varier, qui n'est plus significative après les comparaisons post-hoc. Ces deux classes correspondent pourtant aux principales formes de réserves énergétiques chez les organismes marins (Parrish, 2013 ; Lee et al., 2006). Dans notre étude, aucune ne montre de modification relative importante au cours de l'expérience.

À l'inverse, les acides gras libres (FFA) deviennent progressivement plus représentés au sein de la fraction des lipides neutres. Les FFA sont des intermédiaires du métabolisme lipidique. Ils peuvent être libérés lors de l'hydrolyse d'autres lipides, puis être réutilisés pour la synthèse de nouveaux composés ou servir de substrats énergétiques (Parrish, 2013). Leur augmentation suggère donc qu'un remodelage du métabolisme lipidique est en cours, mais peut aussi traduire une dégradation lipidique associée à un stress physiologique, les FFA étant également reconnus comme des marqueurs de dégradation cellulaire (Parrish, 2013). En revanche, les résultats ne permettent pas de déterminer si cette évolution est liée à une mobilisation des réserves, à un renouvellement des membranes ou à une combinaison de ces mécanismes.

Ces premiers résultats montrent donc que la composition interne des réserves énergétiques neutres, la répartition entre triglycérides et cires, reste globalement stable au cours de l'expérience. En revanche, l'équilibre global entre lipides neutres et lipides polaires se déplace nettement en faveur de ces derniers, une réorganisation plus profonde qu'un simple ajustement des réserves de stockage. Cette évolution, combinée à l'augmentation des acides gras libres, suggère une remobilisation progressive des réserves énergétiques neutres au profit des structures membranaires, sans que les

données actuelles permettent de confirmer directement ce mécanisme. Reste à voir comment cette réorganisation s'opère au niveau des membranes.

4.5 La composition des membranes est-elle modifiée ?

Les lipides polaires représentent une part de plus en plus importante du pool lipidique au cours de l'expérience, l'analyse des différentes classes membranaires permet de préciser l'origine de cette évolution.

La phosphatidylcholine (PC), principal phospholipide des membranes cellulaires, est la classe qui varie le plus au cours de l'expérience. Ce phospholipide forme l'ossature stable de la bicouche membranaire et conditionne directement son intégrité structurale (Imbs & Dembitsky, 2023). Sa proportion augmente fortement dans la fraction des lipides polaires totaux entre T0 et T1 avant de diminuer progressivement jusqu'à T3, puis d'augmenter de nouveau à T4. Les phosphatidylsérines (PS) impliquées notamment dans la signalisation cellulaire et l'ancrage de certaines protéines membranaires (Imbs & Dembitsky, 2023) présentent également des variations significatives, tandis que les fractions PE+PG montrent une évolution plus modérée. En revanche, aucune variation nette n'est observée pour le phosphatidylinositol (PI) ou la lysophosphatidylcholine (LPC). Les stérols libres (FS), quant à eux, augmentent progressivement tout au long de l'expérience, ces composés régulent habituellement l'ordre et la perméabilité de la bicouche membranaire (Imbs & Dembitsky, 2023).

Ces résultats montrent que toutes les classes membranaires ne répondent pas de la même manière au maintien en aquarium. Les principales modifications concernent les phospholipides majoritaires des membranes et les stérols libres, deux compartiments qui jouent un rôle important dans l'organisation et le fonctionnement membranaire (Imbs & Dembitsky, 2023), ce qui suggère que les membranes sont progressivement remodelées au cours de l'acclimatation plutôt que modifiées de manière uniforme.

Pourtant, ce remodelage ne s'accompagne pas d'une modification des propriétés globales des membranes. Ni l'indice d'insaturation, ni la longueur moyenne des chaînes carbonées ne varient significativement au cours de l'expérience. Ces deux indices ne portent toutefois que sur la composition en acides gras et ne rendent pas compte de la structure complète des classes lipidiques, dont la tête polaire notamment, une variation de la composition en classes (PC, PS, FS) reste donc

possible sans que ces indices globaux ne la détectent. Les colonies modifient donc la composition relative de certaines classes lipidiques sans que cela se traduise par un changement des caractéristiques globales mesurées ici.

Cette stabilité apparente de l'indice d'insaturation contraste avec les réponses observées chez des coraux tropicaux soumis à un stress thermique aigu, où un ajustement rapide du degré d'insaturation des acides gras mitochondriaux et symbiotiques survient dès la première heure suivant une hausse de température, avant de revenir progressivement aux niveaux contrôle en quelques heures (Gamba et al., 2022). Si une cinétique comparable existe chez *D. pertusum*, la fenêtre temporelle de cette expérience serait trop importante que pour une éventuelle réponse transitoire de ce type, ce qui pourrait expliquer l'absence d'effet détecté sans pour autant indiquer une insensibilité réelle des membranes à la température.

Les analyses lipidiques montrent donc que l'acclimatation des colonies ne repose pas sur une modification importante de la composition relative des réserves énergétiques neutres (triglycérides et WAX). Les principaux changements concernent plutôt l'organisation des compartiments lipidiques et le remodelage des membranes cellulaires. Les ressources assimilées au cours de l'expérience semblent donc être utilisées en priorité pour maintenir le fonctionnement cellulaire plutôt que pour alimenter les réserves énergétiques relatives.

4.6 Que nous apprennent ces réponses sur l'acclimatation de *D. pertusum* ?

Pris dans leur ensemble, ces résultats répondent aux trois questions posées en introduction. Les principales modifications observées chez *D. pertusum* semblent avant tout liées au maintien en aquarium. Les variations du rapport C:N, de la composition en isotopes stables et de la composition lipidique et en acides gras apparaissent principalement au cours du temps, alors que la pression hydrostatique et les traitements simulant le réchauffement et l'acidification des océans ont peu d'effet dans les conditions de cette étude. Le transfert des colonies vers un environnement contrôlé représente donc un changement suffisamment important pour induire une phase d'acclimatation qui masque en partie les effets des traitements expérimentaux.

Cette acclimatation ne semble cependant pas s'accompagner d'une perte importante des fonctions métaboliques. Les colonies continuent à incorporer les ressources organiques apportées par

l'alimentation, comme le suggère l'évolution progressive des valeurs isotopiques naturelles vers une composition isotopique compatible avec le régime alimentaire composé d'artémias, et restent capables d'incorporer du carbone et de l'azote à partir de composés inorganiques. Ces résultats suggèrent que l'holobionte reste fonctionnel tout au long de l'expérience, même après plusieurs semaines de maintien en aquarium.

Les analyses lipidiques montrent ensuite que les ressources acquises sont principalement associées à un remodelage des membranes cellulaires plutôt qu'à une modification des réserves énergétiques neutres. Les triglycérides et les wax restent relativement stables, alors que les lipides polaires deviennent progressivement plus représentés. En parallèle, plusieurs classes de phospholipides évoluent, sans que les propriétés globales des membranes, comme l'indice d'insaturation ou la longueur moyenne des chaînes carbonées, ne soient modifiées. Cette stabilité apparente des classes de réserve ne signifie cependant pas une absence de remobilisation, le déclin parallèle des biomarqueurs trophiques d'origine copépode et phytoplanctonique au sein de ces mêmes réserves suggère au contraire un renouvellement actif de leur composition, les réserves acquises en milieu naturel étant progressivement mobilisées et remplacées par des apports issus du nouveau régime alimentaire. L'augmentation parallèle de la proportion de lipides polaires est cohérente avec cette hypothèse d'une remobilisation des réserves neutres au profit des besoins structuraux de la colonie.

Ces résultats rejoignent en partie certains travaux antérieurs sur *D. pertusum*, où une hausse de température seule n'affecte pas non plus la calcification (Hennige et al., 2015). Ils contrastent en revanche avec des travaux montrant un coût physiologique détectable de l'acidification chez la même espèce, notamment une réduction de la respiration malgré une calcification maintenue (Hennige et al., 2014), avec les effets significatifs d'un stress combiné sur la croissance observés sur une expérience d'un an (Beck et al., 2026), ou encore avec une étude montrant qu'une hausse de seulement 2°C suffit à modifier le microbiome de *D. pertusum* avant même tout changement comportemental, entraînant une baisse des réserves énergétiques et de la croissance squelettique (Chapron et al., 2021). La durée plus courte de notre expérience, et le fait que les variables suivies ici (composition lipidique, isotopes) diffèrent de la calcification, de la croissance ou de la composition microbienne, peuvent expliquer une partie de cet écart. Dans tous les cas, ces résultats ne permettent pas de conclure à une absence réelle de sensibilité de l'espèce aux stress climatiques, seulement à une absence d'effet détectable dans les conditions, la durée et les variables mesurées dans cette étude.

Les colonies semblent donc capables d'ajuster progressivement leur fonctionnement tout en maintenant les principales fonctions cellulaires, une capacité probablement importante chez des coraux d'eau froide naturellement confrontés à des ressources alimentaires variables (Maier et al., 2023). Reste à savoir si cette absence d'effet des traitements de température, de pH et de la pression traduit une réelle tolérance de *D. pertusum* aux conditions testées, ou si elle reflète surtout les limites de cette expérience.

Plusieurs éléments empêchent de trancher entre ces deux lectures. En effet, la durée de l'expérience reste courte au regard du temps de vie des colonies et de la lenteur de leur métabolisme, ce qui limite la possibilité de détecter des effets qui s'installeraient progressivement, comme cela a pu être suggéré chez d'autres espèces de coraux d'eau froide sur des expériences plus longues (Beck et al., 2026). Prolonger la durée expérimentale se heurte cependant à une contrainte pratique, la fragilité de ces coraux rend le maintien en captivité sur de longues périodes lui-même délicat, ce qui limite les possibilités d'expérimentation à très long terme sur cette espèce. Les analyses portent aussi sur des proportions relatives, une méthode qui peut masquer des changements dans les quantités absolues de lipides si toutes les classes varient de façon proportionnelle. Enfin, l'acclimatation liée au transfert en aquarium constitue elle-même un stress important, qui pourrait masquer des effets de traitement de moindre ampleur en dominant la réponse physiologique globale des colonies.

Cette absence apparente d'effet pourrait aussi tenir à la biologie propre de l'espèce étudiée. *D. pertusum* présente en effet l'une des répartitions les plus larges parmi les coraux d'eau froide, aussi bien à l'échelle spatiale que bathymétrique, certaines populations se développant dès 40 m de profondeur en fjord norvégien quand d'autres dépassent 3000 m sur les marges continentales, avec une tolérance thermique associée relativement large (4 à 14 °C). Une telle amplitude de conditions naturellement rencontrées par l'espèce pourrait conférer une plasticité physiologique plus importante que chez des coraux d'eau froide à répartition biogéographique ou bathymétrique plus restreinte. Cette hypothèse mérite d'autant plus d'attention que les eaux de surface, jusqu'à 50-100 m de profondeur, sont naturellement bien plus variables thermiquement que les eaux profondes, une variabilité à laquelle les populations les moins profondes de l'espèce sont donc déjà régulièrement exposées en milieu naturel. Il resterait à déterminer si des espèces de coraux d'eau froide à répartition plus restreinte, moins habituées à une telle variabilité environnementale, présenteraient une tolérance comparable face aux mêmes traitements expérimentaux.

5. Conclusions et perspectives

Ce mémoire visait à déterminer comment *Desmophyllum pertusum* répond à un maintien prolongé en aquarium sous différentes conditions de pression, de température et de pH. Le résultat central est qu'aucun des traitements testés, ni la pression hydrostatique, ni les traitements de réchauffement et d'acidification, ne se distingue par un effet marqué sur la composition lipidique ou l'incorporation de carbone et d'azote inorganique par les colonies. Les variations observées sur le rapport C:N, les isotopes stables et les classes de lipides s'expliquent avant tout par le temps passé en aquarium, indépendamment des conditions appliquées.

Cette absence d'effet peut se lire d'au moins deux façons assez différentes, sans exclure qu'elles se combinent. D'un côté, elle peut traduire une réelle tolérance physiologique de *D. pertusum* aux conditions testées, au moins sur la durée de l'expérience, ce qui rejoindrait l'idée que l'espèce dispose d'une plasticité suffisante pour faire face à des variations de pression et de climat sans coût métabolique détectable. De l'autre, elle peut simplement signifier que l'expérience n'a pas permis de révéler un effet qui existe mais reste trop discret pour les outils utilisés ici, qui nécessiterait plus de temps pour s'exprimer ou qui serait tout simplement masqué par l'effet dominant du maintien en aquarium lui-même.

Au-delà des pistes méthodologiques pour affiner ces résultats, ce mémoire apporte une contribution utile à la compréhension de la résilience des coraux d'eau froide face au changement climatique. En montrant que *Desmophyllum pertusum* maintient ses fonctions métaboliques essentielles malgré un maintien prolongé en aquarium, sous pression atmosphérique comme à 80 bars, et sous des traitements de réchauffement et d'acidification simulant les projections RCP 8.5, ces travaux suggèrent que l'espèce pourrait disposer d'une marge de tolérance physiologique plus large qu'attendue, au moins à l'échelle de temps testée. C'est une information qui compte, dans un contexte où les récifs de coraux profonds, reconnus comme des ingénieurs de l'écosystème et des points chauds de biodiversité, sont de plus en plus exposés à des eaux corrosives (Büscher et al., 2017) et à des pressions anthropiques croissantes.

Cette résilience apparente ne doit cependant pas être lue comme un signal rassurant en soi. Elle invite plutôt à réévaluer les protocoles expérimentaux utilisés pour étudier la sensibilité des coraux d'eau froide, en particulier la nécessité de découpler les effets du maintien en captivité de ceux des traitements climatiques eux-mêmes, une distinction rarement explicitée dans la littérature existante.

Les futurs travaux gagneraient à intégrer systématiquement des durées d'acclimatation plus longues avant l'application des traitements, afin de s'assurer que les réponses mesurées reflètent bien les scénarios climatiques testés et non l'effet du changement d'environnement.

Plus largement, ces résultats s'inscrivent dans un enjeu de conservation qui dépasse le cadre de cette seule espèce. Comprendre les limites réelles de la plasticité physiologique des coraux profonds est une condition nécessaire pour anticiper la trajectoire des écosystèmes de canyons sous-marins comme celui de Lampaul, et pour orienter les efforts de gestion et de protection de ces habitats dans un océan dont les caractéristiques physico-chimiques continuent de se modifier. À ce titre, ce mémoire illustre combien l'étude des grands fonds marins, longtemps considérés comme protégés des perturbations de surface, s'impose aujourd'hui comme un axe à part entière de l'océanographie face au changement climatique.

Bibliographie

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 Evolutionary Biology*, *16*, Article 108. https://doi.org/10.1186/s12862-016-0654-8

Althaus, F., Williams, A., Schlacher, T. A., Kloser, R. J., Green, M. A., Barker, B. A., Bax, N. J., Brodie, P., & Hoenlinger-Schlacher, M. A. (2009). Impacts of bottom trawling on deep-coral ecosystems of seamounts are long-lasting. *Marine Ecology Progress Series*, *397*, 279-294. https://doi.org/10.3354/meps08248

Arts, M. T., Brett, M. T., & Kainz, M. J. (Eds.). (2009). *Lipids in aquatic ecosystems*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2

Beck, K. K., Schmidt-Grieb, G. M., Kayser, A. S., Wendels, J., Kler Lago, A., Meyer, S., Laudien, J., Häussermann, V., Richter, C., & Wall, M. (2024). Cold-water coral energy reserves and calcification in contrasting fjord environments. *Scientific Reports*, *14*(1), 5649. https://doi.org/10.1038/s41598-024-56280-2

Beck, K. K., Roberts, J. M., Burns, Z., Easton, B. A. A., Kaye, S., Fernández, M. P., Wolfram, U., & Hennige, S. (2026). Skeletal growth and loss of the cold-water coral *Lophelia pertusa* from multiple environmental drivers in a year-long experiment. *Elementa: Science of the Anthropocene*, *14*(1), Article 00037. https://doi.org/10.1525/elementa.2025.00037

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, *57*(1), 289-300. https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x

Buesseler, K. O., Lamborg, C. H., Boyd, P. W., Lam, P. J., Trull, T. W., Bidigare, R. R., Bishop, J. K. B., Casciotti, K. L., Dehairs, F., Elskens, M., Honda, M., Karl, D. M., Siegel, D. A., Silver, M. W., Steinberg, D. K., Valdes, J., Van Mooy, B., & Wilson, S. (2007). Revisiting carbon flux through the ocean's twilight zone. *Science*, *316*(5824), 567-570. https://doi.org/10.1126/science.1137959

Büscher, J. V., Form, A. U., & Riebesell, U. (2017). Interactive effects of ocean acidification and warming on growth, fitness and survival of the cold-water coral *Lophelia pertusa* under different food availabilities. *Frontiers in Marine Science*, *4*, Article 101. https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00101

Büscher, J. V., Form, A. U., Wisshak, M., Kiko, R., & Riebesell, U. (2022). Cold-water coral ecosystems under future ocean change: Live coral performance vs. framework dissolution and bioerosion. *Limnology and Oceanography*, *67*(11), 2497-2515. https://doi.org/10.1002/lno.12217

Cairns, S. D. (1995). *The marine fauna of New Zealand: Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa)* (New Zealand Oceanographic Institute Memoir 103). New Zealand Oceanographic Institute.

Chapron, L., Galand, P. E., Pruski, A. M., Peru, E., Vétion, G., Robin, S., & Lartaud, F. (2021). Resilience of cold-water coral holobionts to thermal stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*(1965), Article 20212117. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2117

Chemel, M., Peru, E., Binsarhan, M., Logares, R., Lartaud, F., & Galand, P. E. (2024). Cold-water coral mortality under ocean warming is associated with pathogenic bacteria. *Environmental Microbiome*, *19*, Article 76. https://doi.org/10.1186/s40793-024-00622-0

Cossins, A. R., & Macdonald, A. G. (1984). Homeoviscous adaptation under pressure: II. The molecular order of membranes from deep-sea fish. *Biochimica et Biophysica Acta*, *776*(1), 144-150. https://doi.org/10.1016/0005-2736(84)90258-X

Couturier, L. I. E., Michel, L. N., Amaro, T., Budge, S. M., Da Costa, E., De Troch, M., Di Dato, V., Fink, P., Giraldo, C., Le Grand, F., Loaiza, I., Mathieu-Resuge, M., Nichols, P. D., Parrish, C. C., Sardenne, F., Vagner, M., Pernet, F., & Soudant, P. (2020). State of art and best practices for fatty acid analysis in aquatic sciences. *ICES Journal of Marine Science*, *77*(7-8), 2375-2395. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa121

Da Ros, Z., Dell'Anno, A., Fanelli, E., Angeletti, L., Taviani, M., & Danovaro, R. (2022). Food preferences of Mediterranean cold-water corals in captivity. *Frontiers in Marine Science*, *9*, Article 867656. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.867656

Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., & Hagen, W. (2003). Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, *46*, 225-340. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7

DeLong, E. F., & Yayanos, A. A. (1985). Adaptation of the membrane lipids of a deep-sea bacterium to changes in hydrostatic pressure. *Science*, *228*(4703), 1101-1103. https://doi.org/10.1126/science.3992247

Dodds, L., Black, K., Orr, H., & Roberts, J. (2009). Lipid biomarkers reveal geographical differences in food supply to the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia). *Marine Ecology Progress Series*, *397*, 113-124. https://doi.org/10.3354/meps08143

Dorey, N., Gjelsvik, Ø., Kutti, T., & Büscher, J. V. (2020). Broad thermal tolerance in the cold-water coral *Lophelia pertusa* from Arctic and boreal reefs. *Frontiers in Physiology*, *10*, Article 1636. https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01636

Duineveld, G. C. A., Lavaleye, M. S. S., & Berghuis, E. M. (2004). Particle flux and food supply to a seamount cold-water coral community (Galicia Bank, NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, *277*, 13-23. https://doi.org/10.3354/meps277013

Durrieu de Madron, X., Castaing, P., Nyffeler, F., & Courp, T. (1999). Slope transport of suspended particulate matter on the Aquitanian margin of the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *46*(10), 2003-2027. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00053-3

Fagerland, M. W. (2012). *t*-tests, non-parametric tests, and large studies — A paradox of statistical practice? *BMC Medical Research Methodology*, *12*, Article 78. https://doi.org/10.1186/1471-2288-12-78

Fosså, J. H., Mortensen, P. B., & Furevik, D. M. (2002). The deep-water coral *Lophelia pertusa* in Norwegian waters: Distribution and fishery impacts. *Hydrobiologia*, *471*, 1-12. https://doi.org/10.1023/A:1016504430684

Freiwald, A., Fosså, J. H., Grehan, A., Koslow, T., & Roberts, J. M. (2004). *Cold-water coral reefs: Out of sight — no longer out of mind* (UNEP-WCMC Biodiversity Series No. 22). UNEP World Conservation Monitoring Centre.

Freiwald, A. (1998). *Geobiology of Lophelia pertusa (Scleractinia) reefs in the North Atlantic* [Habilitation thesis, University of Bremen].

Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology*. Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8

Gamba, A., Petras, D., Little, M., White, B., Dorrestein, P. C., Rohwer, F., Foster, R. A., & Hartmann, A. C. (2022). Applying tissue separation and untargeted metabolomics to understanding lipid saturation kinetics of host mitochondria and symbiotic algae in corals under high temperature stress. *Frontiers in Marine Science*, *9*, Article 853554. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.853554

Gasbarro, R., Sowers, D., Margolin, A., & Cordes, E. E. (2022). Distribution and predicted climatic refugia for a reef-building cold-water coral on the southeast US margin. *Global Change Biology*, *28*(23), 7108-7125. https://doi.org/10.1111/gcb.16415

Gori, A., Ferrier-Pagès, C., Hennige, S. J., Murray, F., Rottier, C., Wicks, L. C., & Roberts, J. M. (2016). Physiological response of the cold-water coral *Desmophyllum dianthus* to thermal stress and ocean acidification. *PeerJ*, *4*, Article e1606. https://doi.org/10.7717/peerj.1606

Harris, P. T., Macmillan-Lawler, M., Rupp, J., & Baker, E. K. (2014). Geomorphology of the oceans. *Marine Geology*, *352*, 4-24. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.01.011

Hennige, S. J., Wicks, L. C., Kamenos, N. A., Bakker, D. C. E., Findlay, H. S., Dumousseaud, C., & Roberts, J. M. (2014). Short-term metabolic and growth responses of the cold-water coral *Lophelia pertusa* to ocean acidification. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *99*, 27-35. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.07.005

Hennige, S. J., Wicks, L. C., Kamenos, N. A., Perna, G., Findlay, H. S., & Roberts, J. M. (2015). Hidden impacts of ocean acidification to live and dead coral framework. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1813), Article 20150990. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0990

Henry, L.-A., Davies, A. J., & Roberts, J. M. (2010). Beta diversity of cold-water coral reef communities off western Scotland. *Coral Reefs*, *29*(2), 427-436. https://doi.org/10.1007/s00338-009-0577-6

Husebø, Å., Nøttestad, L., Fosså, J. H., Furevik, D. M., & Jørgensen, S. B. (2002). Distribution and abundance of fish in deep-sea coral habitats. *Hydrobiologia*, *471*, 91-99. https://doi.org/10.1023/A:1016549203368

Imbs, A. B., & Dembitsky, V. M. (2023). Coral lipids. *Marine Drugs*, *21*(10), Article 539. https://doi.org/10.3390/md21100539

Graeve, M., Boissonnot, L., Niehoff, B., Hagen, W., & Kattner, G. (2020). Assimilation and turnover rates of lipid compounds in dominant Antarctic copepods fed with *13*C-enriched diatoms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1804), Article 20190647. https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0647

Cairns, S. D., & Keller, N. B. (1993). New taxa and distributional records of azooxanthellate Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) from the tropical south-west Indian Ocean, with comments on their zoogeography and ecology. *Annals of the South African Museum*, *103*(5), 213-292.

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 A. Freiwald & J. M. Roberts (Eds.), *Cold-water corals and ecosystems* (pp. 715-729). Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_37

Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*(260), 583-621. https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441

Larsson, A., Lundälv, T., & van Oevelen, D. (2013). Skeletal growth, respiration rate and fatty acid composition in the cold-water coral *Lophelia pertusa* under varying food conditions. *Marine Ecology Progress Series*, *483*, 169-184. https://doi.org/10.3354/meps10284

Lartaud, F., Mouchi, V., Chapron, L., Meistertzheim, A.-L., & Le Bris, N. (2019). Growth patterns of Mediterranean calcifying cold-water corals. In C. Orejas & C. Jiménez (Eds.), *Mediterranean cold-water corals: Past, present and future* (pp. 405-422). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91608-8_36

Layman, C. A., Araújo, 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*(3), 545-562. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

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

Lee, R., Hagen, W., & Kattner, G. (2006). Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, *307*, 273-306. https://doi.org/10.3354/meps307273

Maier, S. R., Bannister, R. J., Van Oevelen, D., & Kutti, T. (2020). Seasonal controls on the diet, metabolic activity, tissue reserves and growth of the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *Coral Reefs*, *39*(1), 173-187. https://doi.org/10.1007/s00338-019-01886-6

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. *Scientific Reports*, *10*(1), 9942. https://doi.org/10.1038/s41598-020-66463-2

Maier, S. R., Kutti, T., Bannister, R. J., van Breugel, P., van Rijswijk, P., & van Oevelen, D. (2019). Survival under conditions of variable food availability: Resource utilization and storage in the cold-water coral *Lophelia pertusa*. *Limnology and Oceanography*, *64*(4), 1651-1671. https://doi.org/10.1002/lno.11142

Maier, S. R., Jantzen, C., Laudien, J., Häussermann, V., Försterra, G., Cornils, A., Niggemann, J., Dittmar, T., & Richter, C. (2021). The carbon and nitrogen budget of *Desmophyllum dianthus*—A voracious cold-water coral thriving in an acidified Patagonian fjord. *PeerJ*, *9*, Article e12609. https://doi.org/10.7717/peerj.12609

Maier, S. R., Brooke, S., De Clippele, L. H., de Froe, E., van der Kaaden, A.-S., 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*(5), 1768-1795. https://doi.org/10.1111/brv.12976

McCulloch, M., Trotter, J., Montagna, P., Falter, J., Dunbar, R., Freiwald, A., Försterra, G., López Correa, M., Maier, C., Rüggeberg, A., & Taviani, M. (2012). Resilience of cold-water scleractinian corals to ocean acidification: Boron isotopic systematics of pH and saturation state up-regulation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *87*, 21-34. https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.03.027

Menot, L., Sibuet, M., Carney, R. S., Levin, L. A., Rowe, G. T., Billett, D. S. M., Poore, G., Kitazato, H., Vanreusel, A., Galéron, J., Lavrado, H. P., Sellanes, J., Ingole, B., & Krylova, E. (2010). New perceptions of continental margin biodiversity. In A. D. McIntyre (Ed.), *Life in the world's oceans: Diversity, distribution, and abundance* (pp. 79-101). Wiley-Blackwell. https://doi.org/10.1002/9781444325508.ch5

Middelburg, J. J. (2014). Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*, *11*(8), 2357-2371. https://doi.org/10.5194/bg-11-2357-2014

Middelburg, J. J., Mueller, C. E., Veuger, B., Larsson, A. I., Form, A., & van Oevelen, D. (2015). Discovery of symbiotic nitrogen fixation and chemoautotrophy in cold-water corals. *Scientific Reports*, *5*, Article 17962. https://doi.org/10.1038/srep17962

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*(1), 123-133. https://doi.org/10.5194/bg-11-123-2014

OSPAR Commission. (2009). *Background document for Lophelia pertusa reefs* (Biodiversity Series). OSPAR Commission.

OSPAR Commission. (2023). *The 2023 quality status report for the North-East Atlantic — Ocean acidification thematic assessment*. OSPAR Commission.

Parrish, C. C. (2013). Lipids in marine ecosystems. *International Scholarly Research Notices*, *2013*, Article 604045. https://doi.org/10.5402/2013/604045

Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 293-320. https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453

Pratson, L. F., Ryan, W. B. F., Mountain, G. S., & Twichell, D. C. (1994). Submarine canyon initiation by downslope-eroding sediment flows: Evidence in late Cenozoic strata on the New Jersey continental slope. *Geological Society of America Bulletin*, *106*(3), 395-412. https://doi.org/10.1130/0016-7606(1994)106<0395:SCIBDE>2.3.CO;2

Puerta, P., Johnson, C., Carreiro-Silva, M., Henry, L.-A., Kenchington, E., Morato, T., Kazanidis, G., Rueda, J. L., Urra, J., Ross, S., Wei, C.-L., González-Irusta, J. M., Arnaud-Haond, S., & Orejas, C. (2020). Influence of water masses on the biodiversity and biogeography of deep-sea benthic ecosystems in the North Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, *7*, Article 239. https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00239

Roberts, J. M., Wheeler, A. J., & Freiwald, A. (2006). Reefs of the deep: The biology and geology of cold-water coral ecosystems. *Science*, *312*(5773), 543-547. https://doi.org/10.1126/science.1119861

Rogers, A. D. (1999). The biology of *Lophelia pertusa* (Linnaeus 1758) and other deep-water reef-forming corals and impacts from human activities. *International Review of Hydrobiology*, *84*(4), 315-406. https://doi.org/10.1002/iroh.199900032

Rossi, S., Gili, J.-M., Coma, R., Linares, C., Gori, A., & Vert, N. (2006). Temporal variation in protein, carbohydrate, and lipid concentrations in *Paramuricea clavata* (Anthozoa, Octocorallia): Evidence for summer-autumn feeding constraints. *Marine Biology*, *149*(3), 643-651. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0230-z

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 adaption to a unique environment. *Scientific Reports*, *7*, Article 44714. https://doi.org/10.1038/srep44714

Shepard, F. P. (1981). Submarine canyons: Multiple causes and long-time persistence. *AAPG Bulletin*, *65*(6), 1062-1077. https://doi.org/10.1306/03B59459-16D1-11D7-8645000102C1865D

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*, Article 4. https://doi.org/10.1525/elementa.203

Talling, P. J., Allin, J., Armitage, D. A., Arnott, R. W. C., Cartigny, M. J. B., Clare, M. A., Felletti, F., Covault, J. A., Girardclos, S., Hansen, E., Hill, P. R., Hiscott, R. N., Hogg, A. J., Hughes Clarke, J., Jobe, Z. R., Malgesini, G., Mozzato, A., Naruse, H., Parkinson, S., ... Wynn, R. B. (2015). Key future directions for research on turbidity currents and their deposits. *Journal of Sedimentary Research*, *85*(2), 153-169. https://doi.org/10.2110/jsr.2015.03

Thérasse, L. (2024). *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 [Mémoire de master, Université de Liège]. MatheO. https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/21051

Tunnicliffe, V., Juniper, S. K., & de Burgh, M. E. (1985). The hydrothermal vent community of Axial Seamount, Juan de Fuca Ridge. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, *6*, 453-464.

van Aken, H. M. (2000). The hydrography of the mid-latitude Northeast Atlantic Ocean: I. The deep water masses. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *47*(5), 757-788. https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00092-8

van den Beld, I. M. J., Bourillet, J.-F., Arnaud-Haond, S., de Chambure, L., Davies, J. S., Guillaumont, B., Olu, K., & Menot, L. (2017). Cold-water coral habitats in submarine canyons of the Bay of Biscay. *Frontiers in Marine Science*, *4*, Article 118. https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00118

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*(3), 287-306. https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1398404

Vance, J. E., & Tasseva, G. (2013). Formation and function of phosphatidylserine and phosphatidylethanolamine in mammalian cells. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — Molecular and Cell Biology of Lipids*, *1831*(3), 543-554. https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2012.08.016

Weinnig, A. M., Aunins, A. W., Salamone, V., Quattrini, A. M., Nizinski, M. S., & Morrison, C. L. (2024). Population structure of *Desmophyllum pertusum* found along the United States eastern continental margin. *BMC Research Notes*, *17*, Article 486. https://doi.org/10.1186/s13104-024-06977-4

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*(1), 165-177. https://doi.org/10.1017/S0025315400046257

Winnikoff, J. R., Milshteyn, D., Vargas-Urbano, S. J., Pedraza-Joya, M. A., Armando, A. M., Quehenberger, O., Sodt, A., Gillilan, R. E., Dennis, E. A., Lyman, E., Haddock, S. H. D., & Budin, I. (2024). Homeocurvature adaptation of phospholipids to pressure in deep-sea invertebrates. *Science*, *384*(6703), 1482-1488. https://doi.org/10.1126/science.adm7607

Zanden, M. J. V., & Rasmussen, J. B. (2001). Variation in δ15N and δ13C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, *46*(8), 2061-2066. https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061

Zibrowius, H., & Taviani, M. (2005). Remarkable sessile fauna associated with deep coral and other calcareous substrates in the Strait of Sicily, Mediterranean Sea. In A. Freiwald & J. M. Roberts (Eds.), *Cold-water corals and ecosystems* (pp. 807-819). Springer. https://doi.org/10.1007/3-540-27673-4_41

Annexes

Les tableaux de données sont trouvable en fichier joint sur matheo.uliege.be ou à la demande via merlinmonfort@gmail.com.