Université de Montréal

Faculté des Études Supérieures et Postdoctorales

&

Université de Bretagne Occidentale

École Doctorale des Sciences de la Mer

Structure et dynamique temporelle des communautés hydrothermales inféodées à la dorsale Juan de Fuca: utilisation d'une approche observatoire fond de mer

Yann Lelièvre

Thèse présentée en cotutelle en vue de l'obtention des grades de *Philosophiae Doctor* (Ph.D) en sciences biologiques de l'Université de Montréal et de Docteur en océanographie biologique de l'Université de Bretagne Occidentale

Novembre 2017

© Yann Lelièvre, 2017

Université de Montréal

Faculté des Études Supérieures et Postdoctorales

&

Université de Bretagne Occidentale

École Doctorale des Sciences de la Mer

Cette thèse intitulée :

Structure et dynamique temporelle des communautés hydrothermales inféodées à la dorsale Juan de Fuca: utilisation d'une approche observatoire fond de mer

Présentée par : Yann Lelièvre

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Pr. Pierre LEGENDRE – Directeur de thèse

Laboratoire Pierre Legendre, Université de Montréal, Canada

Dr. Jozée SARRAZIN – Directrice de thèse

Centre Ifremer de Brest, Laboratoire Environnement Profond, France

Dr. Marjolaine MATABOS – Codirectrice de thèse

Centre Ifremer de Brest, Laboratoire Environnement Profond, France

Pr. Roxane MARANGER – Présidente

Université de Montréal, Canada

Pr. Verena TUNNICLIFFE – Examinatrice

University of Victoria, Canada

Pr. Philippe ARCHAMBAULT – Examinateur

Université Laval, Canada

Pr. Gérard THOUZEAU – Membre du jury

Université de Bretagne Occidentale, France

Résumé

Les sources hydrothermales sont localisées le long des dorsales médio-océaniques et des bassins arrière-arcs. Elles abritent une faune spécialisée dont le développement repose sur la chimiosynthèse microbienne, possible grâce aux éléments réduits présents dans le fluide hydrothermal. Alors que les liens entre les assemblages fauniques et les habitats ont relativement bien été décrits autour du globe, notre connaissance de la dynamique temporelle de ces écosystèmes demeure encore limitée, et particulièrement sur ces échelles de temps cohérentes avec la biologie des organismes (de quelques minutes à plusieurs années). Sur l'exemple des communautés hydrothermales inféodées à la dorsale Juan de Fuca, située dans le nord-est de l'océan Pacifique, ce mémoire vise à comprendre le fonctionnement et la dynamique temporelle des communautés de macrofaunes hydrothermales associées aux assemblages de vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* à travers le couplage de l'échantillonnage et d'une approche observatoire fond de mer.

Cette étude a d'abord permis la description quantitative (composition, diversité et biomasse) de six assemblages de siboglinidés sur l'édifice hydrothermal Grotto (champ Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) et d'évaluer la structure trophique de ces communautés à l'aide des isotopes stables (carbone ^{13}C et azote ^{15}N). Les résultats obtenus ont permis d'identifier 36 taxons, caractérisés par une importante diversité de polychètes et une forte densité de gastéropodes. Les assemblages de *R. piscesae* les plus développés (i.e. plus grandes longueurs de tubes) présentaient des diversités plus importantes et des réseaux trophiques plus complexes. La coexistence des espèces au sein des structures biogéniques formées par *R. piscesae* s'expliquerait par un fort partitionnement des niches écologiques et des ressources nutritionnelles.

L'analyse des images vidéo recueillies par le module écologique d'observation TEMPO-mini, déployé sur l'édifice Grotto au sein de l'observatoire câblé *Ocean Networks Canada*, a permis d'étudier la dynamique temporelle de ces espèces en suivant les variations de l'abondance de la macrofaune hydrothermale quotidiennement pendant une année, et toutes les 4 heures pendant un mois d'été et deux mois d'hiver. Les résultats ont permis de mettre en évidence une influence significative du cycle semi-diurne de la marée et des

tempêtes de surface hivernale sur la distribution de deux espèces mobiles et non-symbiotiques (pycnogonides *Sericosura* sp. et polychètes Polynoidae). La dynamique locale des courants océaniques semble affecter périodiquement le mélange entre les émissions de fluides hydrothermaux et l'eau de mer environnante, modifiant les conditions environnementales au sein de l'habitat. Cette étude suggère que les espèces hydrothermales répondent à ces modifications de l'habitat en ajustant leur comportement.

Finalement, dans un contexte où l'observation et l'imagerie prennent une place importante dans l'étude des écosystèmes profonds, cette thèse a permis d'optimiser les techniques d'imagerie vidéo dans l'extraction des données écologiques et dans la recherche des cycles naturels. Dans l'ensemble, ces résultats apportent des informations nouvelles et précieuses dans notre compréhension du fonctionnement et de la dynamique des communautés hydrothermales profondes et ouvre de nouvelles voies de recherches pour l'écologie des écosystèmes marins profonds en général.

Mots-clés : *Écologie hydrothermale, Dorsale Juan de Fuca, Sources hydrothermales, Observatoire fond de mer, Communautés, Diversité, Réseaux trophiques, Dynamique temporelle, Imagerie, Méthodologies.*

Abstract

Hydrothermal vents are distributed along mid-ocean ridges and back-arc basins. These ecosystems harbour a specialized fauna supported by a local chemosynthetic microbial production, made possible through the oxidation of reduced elements present in the hydrothermal fluid. While the relationships between faunal assemblages and habitats have been relatively well described around the globe, our knowledge on the temporal dynamics of these environments is still limited, particularly at time scale relevant to organisms (from few minutes to several years). Based on hydrothermal vent communities occurring on the Juan de Fuca Ridge, located in the northeast Pacific Ocean, this thesis aims at understanding the functioning and temporal dynamics of macrofaunal communities associated with the Siboglinidae *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages through the coupling of sampling and seafloor observatory approach.

This study first allowed the quantitative description (composition, diversity and biomass) of six siboglinid species assemblages on the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge) and the assessment of the trophic structure of these communities using stable isotopes (carbon ^{13}C and nitrogen ^{15}N). The results enabled the identification of 36 taxa. An elevated polychaete diversities and high densities of gastropods characterized all assemblages. The most developed R. piscesae assemblages (i.e. longer tube lengths) exhibited greater diversity and more complex food webs. The species coexistence within the biogenic structures created by *R. piscesae* could be explained by a strong partitioning of ecological niches and nutritional resources.

The analysis of video images gathered by the ecological observatory module TEMPO-mini, deployed on the Grotto edifice on the cabled observatory *Ocean Networks Canada*, provided information on the temporal dynamics of the assemblage. The abundance variations of four macrofaunal species were tracked at a daily frequency during one year and every 4 hours during one summer and two winter months. Our results highlighted a significant influence of the semi-diurnal tidal cycle and winter surface storms on the distribution of two mobile and non-symbiotic taxa (*Sericosura* sp. pycnogonids and Polynoidae polychaetes). The local ocean dynamics seemed to periodically affect the mixing between hydrothermal fluid inputs

and surrounding seawater, therefore modifying environmental conditions in vent habitats. This study suggests that hydrothermal species respond to these habitat modifications by adjusting their behaviour.

Finally, considering the increased importance of observational and imagery approaches in the study of deep-sea ecosystems, this thesis proposes a guideline and methodology in order to optimise video imagery methods both for the extraction of ecological data and the search of natural cycles. Overall, these results bring novel and valuable information to help understand the functioning and dynamics of deep-sea hydrothermal communities and opens new research avenues for deep-sea ecology in general.

Keywords: *Deep-sea ecology, Juan de Fuca Ridge, Hydrothermal vents, Seafloor observatories, Communities, Diversity, Food webs, Temporal dynamics, Imagery, Methodologies.*

Table des matières

Résumé i
Abstract iii
Liste des figures x
Liste des tableaux xix
Liste des séquences vidéo xxi
Liste des annexes xxii
Liste des abréviations xxiii
Remerciements xxv
Avant-Propos xxx
Préambule xxxii

Chapitre 1. LES ÉCOSYSTÈMES HYDROTHERMAUX : DE LA GENÈSE AUX OASIS DE VIE DANS LES ABYSSES 1

1.1. L'hydrothermalisme 2
1.1.1. Un phénomène planétaire 2
1.1.2. Formation d'une source hydrothermale : une interaction entre roches, chaleur et eau de mer 4
1.1.3. Caractéristiques des fluides hydrothermaux 5
1.1.3.1. Les fluides purs 5
1.1.3.2. Les fluides diffus 6
1.2. Les micro-organismes : lien entre le minéral et l'animal 7
1.2.1. La chimiosynthèse, moteur de l'écosystème hydrothermal 7
1.2.2. La symbiose, quand l'union fait la force 8
1.2.3. Les espèces ingénieures au cœur de l'écosystème 10
1.3. Biodiversité et grandes provinces hydrothermales 11
1.4. Les processus écologiques responsables de la structuration et de l'organisation des communautés fauniques à l'échelle d'un site 15
1.4.1. Une zonation le long des gradients environnementaux 15
1.4.2. Le rôle des interactions biotiques 16

1.5. Un habitat dynamique à toutes les échelles de temps et d'espace 18
1.5.1. Dynamique de l'environnement hydrothermal 18
1.5.2. Succession des communautés hydrothermales 19
1.6. L'hydrothermalisme sur la dorsale Juan de Fuca 21
1.6.1. Site d'étude 21
1.6.1.1. Le segment Endeavour 21
1.6.1.2. Le champ hydrothermal Main Endeavour 22
1.6.1.3. L'édifice hydrothermal Grotto 23
1.6.2. Écologie de la dorsale Juan de Fuca 24
1.6.2.1. *Ridgeia piscesae*, un ingénieur maître de ces lieux 24
1.6.2.2. Succession écologique des communautés 26
1.6.3. L'observatoire *Ocean Networks Canada* : nouvelle passerelle vers le monde hydrothermal 28
1.6.3.1. Définition d'un observatoire fond de mer 28
1.6.3.2. L'infrastructure *Ocean Networks Canada* 29
1.6.3.3. L'édifice Grotto : un site sous haute surveillance 30
1.7. Problématique et objectifs de la thèse 33

Chapitre 2. DIVERSITÉ ET ÉCOLOGIE TROPHIQUE DES COMMUNAUTÉS HYDROTHERMALES DE L'ÉDIFICE GROTTO 37

Contexte 38
Résumé 41
Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with siboglinid tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge 42
Abstract 42
2.1. Introduction 43
2.2. Materials and methods 46
2.2.1. Geological setting 46
2.2.2. Faunal assemblage sampling 48
2.2.3. Sample processing 48
2.2.3.1. Sample processing and identification 48
2.2.3.2. Habitat complexity and biomass 51

2.2.3.3. Stable isotope processing 51
2.2.4. Statistical analyses 52
2.3. Results 52
2.3.1. Species-effort curves, tubeworm structural complexity and diversity 52
2.3.2. Composition and structure of Grotto vent communities 53
2.3.3. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopic composition 55
2.3.4. Biomass distribution in Grotto vent food webs 57
2.4. Discussion 58
2.4.1. Communities and diversity 58
2.4.2. Trophic structure of tubeworm assemblages 61
2.4.3. Ecological niche partitioning 64
2.5. Conclusion 66
References 67
Author's contributions 78
Competing interests 78
Acknowledgements 78
Conclusion 79

Chapitre 3. UNE DYNAMIQUE EN RÉPONSE AUX MARÉES ET TEMPÊTES DE SURFACE 84
Contexte 85
Résumé 88
Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates 89
Abstract 89
3.1. Introduction 90
3.2. Materials and methods 92
3.2.1. Endeavour observatory 92
3.2.2. Environmental characterization 93
3.2.3. Observation design 94
3.2.4. Statistical methods 95
3.3. Results and discussion 96
3.3.1. Ocean and hydrothermal ecosystem dynamic's 96
3.3.2. Tides and vent faunal dynamics 98

3.3.3. Surface storms and deep-sea fauna 102
3.4. Conclusion and perspectives 104
References 105
Data accessibility 111
Competing interests 111
Author's contributions 111
Funding statement 111
Acknowledgements 111
Conclusion 112

Chapitre 4. MÉTHODOLOGIE ASSOCIÉE AUX DONNÉES D'IMAGERIE ISSUES DES OBSERVATOIRES FOND DE MER 115
Contexte 116
Résumé 118
Ecological information from seafloor observatories: recommendations and limitations for vent imagery processing 119
Abstract 119
4.1. Introduction 120
4.2. Materials and methods 123
4.2.1. Sampling site and data acquisition 123
4.2.2. Vent imagery processing 124
4.2.3. Multi-frequential periodogram analysis and numerical simulations 125
4.3. Results and discussion 126
4.3.1. From imagery to hydrothermal vent and deep-sea ecology 126
4.3.2. Numerical simulations – A decision and interpretation-making tool 130
4.3.3. Limitations and recommendations 134
4.4. Conclusion 138
References 138
Author's contributions 149
Competing interests 149
Acknowledgements 149
Conclusion 150

Chapitre 5. DISCUSSION GÉNÉRALE – CONCLUSION - PERSPECTIVES 154

Références bibliographiques 166

Annexe I – Informations supplémentaires des chapitres i

Chapitre 2 i

Chapitre 3 ii

Chapitre 4 vi

Annexe II – Grotto Life Field Guide vii

Annexe III – Prix d'excellence en vulgarisation scientifique 2015 xlii

Annexe IV – Liste des communications et des publications scientifiques liii

Liste des figures

Préambule

Figure P1. (A) *R/V Knorr* © Alexander Dorsk, WHOI ; (B) Submersible *Alvin* à bord du *R/V Lulu* © *WHOI* ; (C) Prélèvement de faune par l'*Alvin* en 1977 © *Robert D. Ballard, WHOI* ; (D) John B. Corliss avec un spécimen de palourde géante (Vésycomidé) récupéré lors de l'expédition en 1977 © *Emory Kristof, National Geographic Society*.....xxxiii

Figure P2. Développements technologiques permettant l'investigation des écosystèmes marins profonds : (A) Navire océanographique *N/O Pourquoi pas?* ; (B) Robot télé-opéré ROV *Victor6000* ; (C) Submersible habité *Nautile*. © *Ifremer*. xxxv

Figure P3. Prototypes des robots sub-aquatiques en développement pour une exploitation des ressources minières profondes © *Nautilus Minerals*. xxxvii

Chapitre 1

Figure 1.1. En haut : photographie de fumeurs noirs sur la ride médio-Atlantique lors de la campagne BICOSE en 2014 © *Ifremer*. En bas à gauche : photographie d'une moulière de *Bathymodiolus azoricus* sur la ride médio-Atlantique durant la mission océanographique ATOS en 2001 © *Ifremer*. En bas à droite : photographie d'un assemblage de Siboglinidae *Riftia pachyptila* au niveau de la dorsale du Pacifique oriental au cours de la mission océanographique PHARE menée en 2006 ©*Ifremer*. 1

Figure 1.2. Distribution mondiale des principaux champs hydrothermaux connus. Les zones d'expansion du plancher océanique sont représentées par des doubles lignes tandis que les zones de subduction sont indiquées par des têtes de flèches directionnelles. Les points jaunes montrent des sites où la présence d'anomalies thermiques/chimiques suppose une activité hydrothermale. EPR = dorsale du Pacifique oriental, MEF = Main Endeavour Field, TAG = Trans-Atlantic Geotraverse. Tirée de Tivey 2007.....2

Figure 1.3. Hydrothermalisme au niveau d'une dorsale océanique. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015). 4

Figure 1.4. Présentation des différents types d'émissions hydrothermales : (A) fumeurs noirs © *BICOSE 2014, Ifremer* ; (B) fumeurs blancs © *HERMINE 2017, Ifremer*. 5

Figure 1.5. Fluides hydrothermaux diffus. (A) dorsale médio-Atlantique © Ifremer ; (B) dorsale des Caïmans © *NOAA Ocean Exploration Program / Okeanos Explorer*. 6

Figure 1.6. Types de production primaire et sources d'énergie présentes dans les écosystèmes hydrothermaux. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015). 7

Figure 1.7. Transfert des produits de la chimiosynthèse des branchies du Siboglinidae aux bactéries symbiotiques contenues dans son trophosome. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015). 8

Figure 1.8. Espèces symbiotiques des sources hydrothermales: (A) *Rimicaris exoculata* sur la dorsale médio-Atlantique © *BICOSE 2014, Ifremer*. (B) *Ifremeria nautilei* sur le bassin de Manus © *MARUM*.....9

Figure 1.9. Dominance des espèces ingénieures au sein des écosystèmes hydrothermaux. (A) *Bathymodiolus azoricus* sur la dorsale médio-Atlantique © *EXOMAR 2005, Ifremer*. (B) *Ridgeia piscesae* sur la dorsale Juan de Fuca © *Ocean Networks Canada*. 10

Figure 1.10. Réseau global de la diversité des écosystèmes hydrothermaux construit à partir de la distance de Jaccard. Cinq provinces sont mises en évidence : la dorsale médio-Atlantique, l'océan Indien, le Pacifique occidental, la dorsale du Pacifique oriental et le Pacifique nord. Tirée de Moalic *et al*. 2011. 12

Figure 1.11. Espèces dominantes de quatre dorsales océaniques. (A) la dorsale du Pacifique oriental avec la présence de *Calyptogena magnifica* © *Woods Hole Oceanographic Institution* et d'assemblages de (B) *Riftia pachyptila* © *Lutz 2013* ; (C) la MAR avec de denses populations de *Bathymodiolus azoricus* © EXOMAR 2005, Ifremer et de (D) *Rimicaris exoculata* © *EXOMAR 2005, Ifremer* ; (E) la dorsale Juan de Fuca avec de fortes densités de *Ridgeia piscesae* © *Ocean Networks Canada* ; et (F) les bassins arrière-arcs du Pacifique ouest avec la présence d'*Alviniconcha* sp. © *Schmidt Ocean Institute*. 14

Figure 1.12. *Thermarces cerberus* entouré de ses proies *Lepetodrilus elevatus* © Lutz, 2013. 17

Figure 1.13. Segments de la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique). Tirée et modifiée de Cuvelier *et al*. 2014. 21

Figure 1.14. Localisation du champ hydrothermal Main Endeavour et des sites hydrothermaux. Tirée de Seewald *et al*. (2003).....23

Figure 1.15. Représentation de l'édifice hydrothermal actif Grotto. Les distances sont établies à partir de COVIS, instrument de mesure déployé au sein de l'observatoire *Ocean Networks Canada*. Le point jaune représente le site d'installation des instruments de mesures et d'observations. Tirée de Lelièvre *et al*. (2017). 24

Figure 1.16. Morphotypes de *Ridgeia piscesae*. (A) morphotype « court-trapu » © *Tunnicliffe, V. & Juniper, K*. et son (B) panache branchial © *Flores, J.* ; (C) morphotype « long-fin » © *E/V Nautilus, 2016* et son (D) panache branchial © *Flores, J.* 25

Figure 1.17. Stades de successions des communautés au niveau de la dorsale Juan de Fuca, Main Endeavour : (A) Assemblage I de *P. sulfincola* ; (B) Assemblage II de *P. sulfincola* et *P. palmiformis* ; (C) Assemblage III de *P. palmiformis* et *L. fucensis* ; (D) Assemblage IV avec une forte densité de *L. fucensis* et croissance de vers *R. piscesae* ; (E) Assemblage V de haut et faible flux ; (F) Assemblage VI de *R. piscesae* sénescents. © Sarrazin *et al*. 1997, *ROPOS & Ocean Networks Canada*. 27

Figure 1.18. Représentation de l'observatoire *Ocean Networks Canada* (Colombie-Britannique, Canada) © *Ocean Networks Canada*.....29

Figure 1.19. Représentation du nœud Endeavour localisé sur la dorsale Juan de Fuca et alimentant en énergie trois sites d'instrumentation. © *Ocean Networks Canada*.....30

Figure 1.20. (A) Photographie du module écologique d'observation TEMPO-mini développé par les chercheurs, ingénieurs et techniciens du centre Ifremer de Brest (France) ainsi que ses différents champs de vision : (B) vue générale ; (C) vue intermédiaire et (D) vue zoomée. Le module est déployé à 2 196 m de profondeur sur l'édifice hydrothermal actif

Grotto. Sa caméra est centrée sur un assemblage de vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* et sa faune associée. La fréquence d'observation de TEMPO-mini est programmée à 20 minutes toutes les 4 heures pendant lesquelles les différents champs de vision se succèdent © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. 32

Chapitre 2

Figure 2.1. En haut : assemblage de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* près d'une zone d'émission diffuse sur le segment Endeavour (dorsale Juan de Fuca) © *Ocean Networks Canada*. En bas à gauche : module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice hydrothermal Grotto à 2196 m de profondeur © *Ocean Networks Canada*. En bas à droite : photographie des fumeurs noirs du site hydrothermal Sully (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) et des communautés de *R. piscesae* associées prise par le ROV ROPOS en 2004 © *National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)*. 37

Figure 2.2. (a) Location of the Juan de Fuca Ridge system and the seven segments (yellow diamonds). (b) High-resolution bathymetric map of the Endeavour Segment, with the locations of the five main active vent fields (white triangle). (c) Location map of the Main Endeavour vent field indicating the positions of hydrothermal vent edifices (black diamonds). (d) Bathymetric map of the Grotto active hydrothermal edifice (47°56.958'N, 129°5.899'W). The 10 m high sulfide structure is located in the Main Endeavour vent field. 47

Figure 2.3. Hydrothermal samples collected on the Grotto edifice (Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge) during *Ocean Networks Canada* oceanographic cruises *Wiring the Abyss 2015 and 2016*. 49

Figure 2.4. Rarefaction curves for species richness in six vent samples (S1 to S6) collected on the Grotto hydrothermal edifice. 52

Figure 2.5. Stable isotope bi-plots showing vent consumers' isotope signatures (mean $\delta^{13}C$ versus $\delta^{15}N$ values ± standard deviation) for the six vent assemblages sampled on the Grotto hydrothermal edifice. Each vent species is designated by a number: 1 = *Ridgeia*

piscesae; 2 = *Provanna variabilis*; 3 = *Depressigyra globulus*; 4 = *Lepetodrilus fucensis*; 5 = *Buccinum thermophilum*; 6 = *Clypeosectus curvus*; 7 = *Amphisamytha carldarei*; 8 = *Branchinotogluma tunnicliffeae*; 9 = *Lepidonotopodium piscesae*; 10 = *Levensteiniella kincaidi*; 11 = *Nicomache venticola*; 12 = *Paralvinella sulfincola*; 13 = *Paralvinella palmiformis*; 14 = *Paralvinella pandorae*; 15 = *Paralvinella dela*; 16 = *Hesiospina* sp. nov.; 17 = *Sphaerosyllis ridgensis*; 18 = *Ophryotrocha globopalpata*; 19 = *Berkeleyia* sp. nov.; 20 = *Protomystides verenae*; 21 = *Sericosura* sp.; 22 = *Euphilomedes climax*; 23 = *Xylocythere* sp. nov.; 24 = Copepoda; 25 = *Copidognathus papillatus*; 26 = *Paralicella* cf. *vaporalis*; 27 = *Helicoradomenia juani*. Known trophic guilds are distinguished by a colour code: pink: symbiont; green: bacterivores; blue: scavengers/detritivores; red: predators. For more information on the interpretation of guilds, please consult the web version of this paper. 56

Figure 2.6. Stable isotope bi-plots showing vent consumers' isotope signatures weighted by biomass per cubic meter (filled circles) for the six vent assemblages (S1 to S6) sampled on the Grotto hydrothermal edifice. Considered as a habitat, the biomass of *Ridgeia piscesae* (denoted by a triangle symbol) is not shown. Each vent species is designated by a number: 1 = *Ridgeia piscesae*; 2 = *Provanna variabilis*; 3 = *Depressigyra globulus*; 4 = *Lepetodrilus fucensis*; 5 = *Buccinum thermophilum*; 6 = *Clypeosectus curvus*; 7 = *Amphisamytha carldarei*; 8 = *Branchinotogluma tunnicliffeae*; 9 = *Lepidonotopodium piscesae*; 10 = *Levensteiniella kincaidi*; 11 = *Nicomache venticola*; 12 = *Paralvinella sulfincola*; 13 = *Paralvinella palmiformis*; 14 = *Paralvinella pandorae*; 15 = *Paralvinella dela*; 16 = *Hesiospina* sp. nov.; 17 = *Sphaerosyllis ridgensis*; 18 = *Ophryotrocha globopalpata*; 19 = *Berkeleyia* sp. nov.; 20 = *Protomystides verenae*; 21 = *Sericosura* sp.; 22 = *Euphilomedes climax*; 23 = *Xylocythere* sp. nov.; 24 = Copepoda; 25 = *Copidognathus papillatus*; 26 = *Paralicella* cf. *vaporalis*; 27 = *Helicoradomenia juani*. Known trophic guilds are distinguished by a colour code: pink: symbiont; blue: bacterivores; orange: scavengers/detritivores; red: predators. For legibility, the biomass of *P. pandorae* in collection S6 is not shown. 58

Chapitre 3

Figure 3.1. En haut : photographie de la surface de l'océan © *Cotte L*. En bas à gauche : assemblage de *Ridgeia piscesae* sur le segment Endeavour (dorsale Juan de Fuca) © *Ocean Networks Canada*. En bas à droite : capture d'image d'un pycnogonide (*Sericosura* sp.) et d'un polynoidé sur un assemblage de *R. piscesae* par la caméra du module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice Grotto à 2196 m de profondeur © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. 84

Figure 3.2. (A) Location map of the Main Endeavour Field (Juan de Fuca Ridge, north-east Pacific) indicating the positions of hydrothermal vent edifices, with (B) a visualization of the 3D topographic structure of Grotto. The yellow dot on Grotto represents the position of TEMPO-mini. The distances and heights were estimated using COVIS (Cabled Observatory Vent-Imaging Sonar). (C) Deployed instruments: I = Remote Access Sampler (RAS); II = assemblage filmed by the camera; III = Benthic And Resistivity Sensors (BARS); IV = Aanderaa optode; V = TEMPO-mini; VI = thermistor chain (T-chain) and VII = autonomous temperature loggers (F-probes). 93

Figure 3.3. The *Ridgeia piscesae* tubeworms assemblage and associated fauna as viewed by the TEMPO-mini ecological observatory module at 2196 m depth at the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour Field, JdFR), with (A) large and (B) medium views. (C) *Sericosura* sp. pycnogonids and Polynoidae polychaetes (*Branchinotogluma tunnicliffae*, *Lepidonotopodium piscesae* or *Levensteiniella kincaidi*) and (D) *Sericosura* sp. and the Buccinidae *Buccinum thermophilum* on the tubeworm assemblage.....95

Figure 3.4. Path analysis model of ocean tide effects on Ammotheidae pycnogonids *Sericosura* sp. and Polynoidae polychaetes abundances in one summer (June 2014) and two winter (November and December 2014) months. Orange arrows indicate positive relationships, blue arrows negative relationships. Path coefficients indicate the direct relationships between the variables. Significance codes: not significant (ns), (*) $p \leq 0.05$, (**) $p \leq 0.01$ and (***) $p \leq 0.001$. Indirect effects were estimated by multiplying the coefficients of individual segments along paths. The percentages shown in ellipses indicate the proportion of variance explained by the model (adjusted R^2). 99

Figure 3.5. Schematic representation of the influence of ocean tides and local surface storms on the hydrothermal abiotic environment and vent species' dynamics, associated to real observation. Oscillatory currents affect the balance between hydrothermal fluid inputs and the surrounding seawater, modifying the physical and chemical conditions of the vent habitat. Hydrothermal species react to these habitat modifications by adjusting their behaviour, e.g. by moving up and down the tubeworm assemblage. The left and right sides represent the two states observed in relation to the tides. The horizontal dashed lines separate the different compartments from the Ridge Valley (R.V.) at the top, the surface of the bush (area visible with TEMPO-mini) in the middle and within the bush (invisible to the human eye) at the bottom. 101

Chapitre 4

Figure 4.1. En haut : photographie de l'entretien annuel du module TEMPO-mini lors de la mission *Expedition 2015 : Wiring the Abyss © Ocean Networks Canada*. En bas à gauche : représentation du phénomène de repliement de spectre © *National Instruments*. En bas à droite : photographie d'un pycnogonide *Sericosura* sp. et d'un polynoidé sur le gastéropode *Buccinum thermophilum* au sein d'un assemblage de *R. piscesae* par la caméra de TEMPO-mini © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. 115

Figure 4.2. Three zoom levels of the TEMPO-mini ecological module camera deployed on the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge) at 2196 m depth with: (A) large; (B) medium; and (C) fine views. The camera was focused on a long-skinny *Ridgeia piscesae* assemblage and its associated fauna located near a hydrothermal diffuse area. 124

Figure 4.3. Annual maintenance of the TEMPO-mini module camera to preserve an optimal imagery quality. (A) Large and (B) medium views before the cleaning of the camera (2014-05-18) associated with the presence of an important biofouling (mostly bacterial filaments); (C) and (D) cleaning of the camera lenses; (E) large and (F) medium views after the camera cleaning (2014-05-19). 128

Figure 4.4. Difference in perception of Ammotheidae pycnogonids on a same footage between a static image and a video from the TEMPO-mini camera. The video should be used by fast-forwarding and backing the sequence to create a motion in the image. A higher number of pycnogonids, not discernible on an image capture, can be observed (see Video 4.1). 130

Figure 4.5. (A) Individuals of *Sericosura* sp. pycnogonids aggregated to one another and (B) aggregations of *Lepetodrilus fucensis* gastropods attached to *Ridgeia piscesae* tubeworms. White arrows identify these groups of individuals. 135

Figure 4.6. Monitoring of the macrofaunal abundance of 4 taxa (Buccinidae gastropods, Zoarcidae eelpouts, Polynoidae polynoids and Ammotheidae pycnogonids) during two years, from 2013-06-20 to 2015-06-20 by the TEMPO-mini camera. Black line and star represent the annual maintenance of the TEMPO-mini camera (2014-05-19). 136

Chapitre 5

Figure 5.1. En haut : photographie de la « vue globale » filmée par la caméra du module TEMPO-mini, centrée sur un assemblage de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* et sa faune associée © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. En bas à gauche : capture d'image d'un crabe araignée *Macroregonia macrochira* monté sur le module TEMPO-mini avec un individu de Caprellidae (*Caprella bathytatos*, Caprellidae, Amphipoda) attaché à l'une de ses pattes © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. En bas à droite : photographie d'un assemblage caractérisé par la dominance du gastéropode *Lepetodrilus fucensis* et du polychète *Paralvinella* sp. sur la dorsale Juan de Fuca © *Ocean Networks Canada*.....154

Figure 5.2. Représentation schématique des résultats obtenus au cours de ce doctorat illustrant l'influence et les mécanismes d'actions des processus écologiques agissant sur le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème hydrothermal.....159

Figure 5.3. Évolution annuelle de la parcelle hydrothermale filmée par le module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) à 2196 m de profondeur depuis son déploiement le 20 juin 2013

jusqu'au 1 novembre 2017. Les flèches blanches indiquent les nouvelles zones d'émissions diffuses créées au cours du temps et les flèches blanches indiquent le développement et l'évolution des communautés hydrothermales associées.....163

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1. Instruments de mesures et d'observations déployés sur l'édifice Grotto. Tableau récapitulant les différentes variables mesurées, leurs fréquences de mesures/observations ainsi que les principaux investigateurs. 31

Chapitre 2

Table 2.1. Trophic guild and nutritional modes of macrofaunal species associated with the *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages of the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge). An asterisk (*) marks the original description of the species. 50

Table 2.2. Univariate measures of macrofaunal community structure associated with *Ridgeia piscesae* tubeworm bushes on the Grotto edifice: Sample Surface Area (SSA), Tube Height (TH), Tube Diameter (TD), volume (V), species richness (S), exponential of Shannon entropy (D), Simpson's diversity index (1-λ') and Pielou's evenness (J'). 53

Table 2.3. Percentage abundance x 100 (% Ab.), faunal density (D. ind m^{-2}), volume (V. ind m^{-3}) and relative biomass x 100 (% Biom.) of the different macrofaunal taxa (>250 µm) identified in the 6 sampling units (S1 to S6) on the Grotto edifice. The taxa were identified to the lowest possible taxonomical level. 54

Chapitre 3

Table 3.1. Observed abundances and significant results of Dutilleul periodogram analysis of the hydrothermal vent fauna at the Grotto edifice (2 196 m depth). The data were

obtained by visual analysis of the video images recorded by TEMPO-mini during a whole year (once a day) and during three selected months (6 times a day). 98

Chapitre 4

Table 4.1. Overview of the ecological information that was extracted from imagery video in various hydrothermal vent temporal studies (adapted from Cuvelier et al., 2012). 127

Table 4.2. Detection of the tidal semi-diurnal period (12.42 h) by the multifrequential periodogram analysis (MFPA), performed on simulated (at different noise levels (n.l.) with 9999 permutations), environmental (bottom pressure and temperature in diffusion zones) and biological (pycnogonid abundance) data. Periodogram analyses were conducted on the possible regular series from the sampling frequency of TEMPO-mini camera and with different lengths of data series. 132

Liste des séquences vidéo

Chapitre 4

Video 4.1. Difference in perception of Ammotheidae pycnogonids on a same footage between a static image and a video from the TEMPO-mini camera. The video sequence should be used by fast-forwarding and backing the sequence to create a motion in the image. A higher number of pycnogonids, not discernible on an image capture, can be observed. © ONC/Ifremer. 130

Video 4.2. Polynoidae polychaete attacking the branchial plume of a *Ridgeia piscesae* tubeworm. Footage recorded by the ecological observatory module TEMPO-mini on the Grotto hydrothermal vent edifice at 2196 m depth. © ONC/Ifremer. 134

Video 4.3. Territoriality behavior between two polynoid individuals. Sequence monitored by the TEMPO-mini ecological module on the Grotto sulphide edifice at 2196 m depth. © ONC/Ifremer.....134

Video 4.4. *Ridgeia piscesae* tubeworm reproduction with white sperm long filaments. Footage recorded by the camera of TEMPO-mini module on the Grotto hydrothermal edifice at 2196 m depth. © ONC/Ifremer. 134

Liste des annexes

Chapitre 2

Video S2.1. A polynoid polychaete attacking a *Ridgeia piscesae* tubeworm branchial plume with its proboscis. Footage recorded by the ecological observatory module TEMPO-mini at 2196 m depth on the Grotto hydrothermal vent edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge). i

Chapitre 3

Video S3.1. Footage of a medium view recorded by the TEMPO-mini ecological observatory module at 2196 m depth on the Grotto vent edifice (Main Endeavour Field). The camera was focused on a *Ridgeia piscesae* assemblage and associated fauna located near a hydrothermal diffuse area. Emanating hydrothermal fluid that surrounds the community is visible as shimmering water. ii

Figure S3.1. Normalized spectra of measured environmental variables with identified periodicity bands. Degrees of freedom used to generate the spectra ranged from 24 to 98 based on the length and resolution of the time series. The spectrum of currents was obtained from the mean of 4 mab and 30 mab data. iii

Figure S3.2. High-resolution bathymetric map of the Grotto active hydrothermal edifice and location of the TEMPO-mini site (black triangle). The 10 m high sulphide structure is located in the Main Endeavour Field vent field (47°56.958'N, 129°5.899'W) on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. iv

Table S3.1. List of instruments used in this study, summarizing the characteristics, the habitat conditions as well as the periods for each variable of interest, and the principal investigators responsible for the instruments. v

Liste des abréviations

AMOR : *Arctic Mid Ocean Ridge* ou *dorsales médio-océanique Arctique*

AUV : *Autonomous Underwater Vehicle*

BALIST : *Biology of Alvinella Isobaric Sampling and Transfer*

CHEMINI : *CHEmical MINIaturised analyser* ou *analyseur chimique en flux in situ*

DELOS : *Deep-ocean Environmental Long-term Observatory System*

DISCOL : *DIsturbance and reCOLonization experiment*

E/V : *Exploration Vessel*

EMSO : *European Multidisciplinary Seafloor and water column Observatory*

EPR : *East Pacific Rise* ou *dorsale du Pacifique oriental*

IPOCAMP™ : *Incubateur Pressurisé pour l'Observation et la Culture d'Animaux Marins Profonds*

JdFR : *Juan de Fuca Ridge* ou *dorsale Juan de Fuca*

LoVe : *Lofoten-Vesterålen*

LTER : *Long-Term Ecological Research*

MAR : *Mid-Atlantic Ridge* ou *dorsale médio-Atlantique*

MEF : *Main Endeavour Field*

MoMAR : *Monitoring the Mid-Atlantic Ridge*

MFPA : *Multi-Frequential Periodogram Analysis*

MPA : *Marine Protected Area* ou *Aire Marine Protégée*

N/O : *Navire Océanographique*

NEPTUNE : *North-East Pacific Time-series Undersea Networked Experiments*

ONC : *Ocean Networks Canada*

OOI : *Ocean Observatory Initiative*

PERISCOP : *Projet d'Enceinte de Récupération Isobare Servant à la Collecte d'Organismes Profonds*

R/V : *Research Vessel*

ROV : *Remotely Operated Vehicle*

TAG : *Trans-Atlantic Geotraverse*

VENUS : *Victoria Experimental Network Under the Sea*

« Il y a probablement maintenant plus d'histoire préservée sous

l'océan que dans tout les musées du monde combinés.

Et il n'y a pas de loi régissant cette histoire.

Ce sont les gardiens de la recherche. »

Robert Ballard

Remerciements

Ce mémoire de thèse est le fruit de nombreuses rencontres dont les idées, conseils et soutiens qui en ont découlés ont contribué de près ou de loin à l'enrichissement ainsi qu'à l'achèvement de ce doctorat. Je pense sincèrement que les rencontres que nous faisons au cours de notre vie façonnent notre manière d'appréhender les choses. Plus la diversité des rencontres est importante, plus notre vision du monde est grande. C'est pourquoi je tiens à remercier les corps enseignants de l'Université du Havre, de l'Université Joseph-Fourier (Grenoble I), de l'Institut Universitaire Européen de la Mer, de l'Université de Montréal, du Laboratoire Environnement profond et du Laboratoire Pierre Legendre pour m'avoir transmis leur vision de l'écologie à travers la recherche.

Mes premiers remerciements s'adressent à mes trois directeurs/directrices de recherches, Jozée Sarrazin, Marjolaine Matabos et Pierre Legendre pour m'avoir soutenu et accordé leur confiance durant ces trois années. De simples mots ne suffiraient pas à te remercier Jozée. Je ne te remercierai jamais assez de m'avoir ouvert les portes de ton laboratoire et d'être à l'origine de mon arrivée dans le monde de la recherche. Merci pour m'avoir transmis tes connaissances et ta passion pour les écosystèmes hydrothermaux, mais également pour tout ce que tu m'auras apporté, tant sur le point personnel que professionnel. Un énorme merci à toi Marjolaine, puisque tu fus également présente dès mes débuts au laboratoire lorsque j'étais encore étudiant au Master. Un grand merci pour ta présence et tes mots, qui m'ont énormément apporté et rassuré à des moments-clés de ce doctorat. Mille mercis pour tes innombrables relectures, judicieux conseils et tout simplement, d'avoir été là. Enfin, merci à toi Pierre pour m'avoir ouvert les portes de ton laboratoire. Que dire sur tout ce dont tu as pu m'apporter… Te côtoyer a été pour moi une chance unique et une véritable source d'inspiration pour la suite de ma carrière scientifique. Merci d'avoir contribué significativement ($p\text{-valeur} < 0.001$) à la fois au succès de mon projet de thèse et au développement de mes aptitudes en recherche. Merci à tous les trois pour cette belle aventure et d'avoir marqué de votre empreinte un passage de ma vie.

Je souhaite également exprimer toute ma gratitude envers les membres du jury, la présidente Roxane Maranger ainsi que les rapporteurs Verena Tunnicliffe, Gérard Thouzeau et Philippe Archambault, qui ont accepté de lire ce manuscrit.

La réalisation de cette thèse n'aurait jamais été possible sans certains phénomènes de laboratoire, ceux qui resteront à jamais mes stagiaires (ou alternant). Phénomène n°1, Thomas Day, coéquipier et bras droit pendant une année entière et qui, sans sa présence, ferait que je serais encore esclave d'une loupe binoculaire à trier des petites bêtes plutôt que d'écrire ce manuscrit. N'oublie pas que je serai toujours là pour te surveiller, même à l'autre bout du monde. Merci d'avoir donné à ma thèse un second élan et d'avoir été à l'origine d'une diversification de ce qu'il était possible de faire. Phénomène n°2, Elie Retailleau. Merci pour ces deux mois passés ensemble. J'aurai enfin trouvé quelqu'un qui apprécie tout autant que moi la beauté inégalable de ces petits turbellariés. Je ne me lasserai jamais de ces *« ohhhhh petite chose »* et de ces rendez-vous musicaux avec Nova... Phénomène n°3, Julien Marticorena… *« Ohhhh nooooonnnnn »*. Comment résister à ne pas mettre cette phrase mythique dans ce manuscrit ? Hein ? Quelle église ? Mais remercier n°3 revient à remercier mon stagiaire par adoption et phénomène n°4… le Roi des « Pécores », plus connu sous le nom de Valentin Courant. Que dire si ce n'est que cet homme est un bel ami de la poésie ! Grand démon ! Tu m'excuseras de ne pas mettre la phrase au complet petit bolide. Grâce à cette belle ambiance, nos voitures n'auront jamais été aussi propres. Merci à tous les deux pour tous ces moments de rigolades, de multiples complots et pour ces moments de pêches glorieux. Une thèse, c'est aussi de belles rencontres (ne pleurez pas les gars). Un grand merci à vous quatre !

À toute la clique des thésards (version LEP) : Merci à la Catalogne de nous avoir fait parvenir Monsieur Joan Alfaro Lucas ;) Des pêches miraculeuses, des bonnes soirées… et que dire de ces quelques jours à New York !! Merci pour tous ces bons moments ! Bon courage dans ta thèse mon ami ! Merci à Pauline Chauvet pour ces bons moments et autres blagues digne de Baudelaire ;) Bon courage à toi aussi pour la dernière ligne droite ! Merci à mademoiselle Laura Cotte, jeune clandestine en fin de thèse arrivée au laboratoire, pour ces mythiques points de discussion du midi avec miss Maëla Péron ;) Merci à toutes les deux pour votre bonne humeur et ces bons moments de rigolades !!

À toute la clique des thésards (version UdeM) : Merci à Eva Delmas, Mathilde Besson et Aurélien Boyé pour ces trois années passées avec vous par intermittence ;) Que de moments inoubliables passés en votre compagnie ! Je suis fier d'avoir fait partie de ce groupe qui régnait en maître sur les sushis montréalais, les records sont faits pour être dépassés ;), du moins si l'on ne se fait pas virer à cause d'une folle des tablettes (dont je tairai le nom) et d'un psychopathe de la commande du dernier sushi horrible (pour le coup tu es démasqué). Merci à tous les chauffeurs de taxi qui nous auront fait vivre des retours très épiques ! Petite dédicace tout de même à mon colloque et collègue de bureau Aurélien pour toutes ces phrases dont les mots ne peuvent être inscrits dans ce manuscrit ;) Bon courage à tous les trois dans vos thèses !

Un grand merci à toute l'équipe du Laboratoire Environnement Profond : Bérengère Husson pour m'avoir supporté sur le même problème R depuis 4 années maintenant ;) Paulo Bonifácio, ou Monsieur Polychètes, plus breton que brésilien ;) Ma petite Alizée Bouriat d'amour pour avoir partagé le bureau le plus obscur du labo et ces moments de rigolades ;) Nico Gayet qui a manqué le meilleur moment de pêche de l'année ;) Nuria Sánchez et la *principessa* Élisa Baldrighi pour cette belle soirée au Tour du Monde ;) Lucie Pastor, ou la femme qui attire les ouragans ;) Marie-Eve-Julie Pernet pour les millions de choses que je t'ai demandé ;) et à tous les autres… Pierre-Marie Sarradin, Daniela Zepilli (miss nématodes), Sandra Fuchs, Julie Tourolle, Christophe Brandily, Marie Portail, Laure Bellec, Lenaick Menot, Emmanuelle Omnes, Annaig Wittisches-Helou, Martin Foviaux, Baptiste François et Erwan Aublet.

Un immense merci à l'équipe du Laboratoire Pierre Legendre : Zofia Taranu pour ton aide, ta disponibilité et ta bonne humeur !! Tu resteras une de mes plus belles rencontres à Montréal et tu seras toujours la bienvenue dans les contrées françaises. Ce fut un grand plaisir d'avoir partagé un bout de ma thèse à tes côtés ;) Un grand merci pour ton amitié ! Merci également à Daniel Borcard !! Un explorateur de l'espace face à un explorateur des abysses, deux mondes plongés dans l'obscurité, mais parsemés tout autant de merveilles ;) Merci également à Guillaume Guénard et Marie-Hélène Brice pour l'ensemble des moments passés à vos côtés.

Comment remercier les personnes qui vont suivre tant les mots pour définir toute l'amitié et l'amour que je peux leur porter ne sont pas assez forts.

Merci à tous mes amis qui ont transformé ces huit années en une simple fraction de seconde : ma petite Mélodie Kreyer d'amour, mon coéquipier grenoblois Kévin Romeyer, Loic Van Haeren où l'homme qui a le parcours le plus original au monde, ma petite Mélissa Rey ou *Archidoris* dans le milieu, la vieille Mélissande Trotel, Florent Nihoul il est où mon café Florent ?, ma petite protégée Carole Miglioli, ma petite Maïté Monfret que j'adore, petite *tinoise* Marie Vidal, Antoine Becker Scarpitta et la mythique histoire des cerises (on se voit bientôt à LH l'ami), Brieuc Couillerot pour cette chasse aux fautes d'orthographes, Émie Bouchard (tueuse hors pair de plantes et canadienne avant tout) pour tous ces bons moments et le courage d'avoir supporter un français, et tous les autres !!! Un grand merci également à l'artiste et l'amie Diana Riot Tšiževski pour le temps consacré à réaliser les très belles illustrations de ces petites bêtes venues des profondeurs.

De rien Marion Boulard pour tout ce dont la NN's a pu t'offrir… humour, joie et bonheur. Non, ne nous remercie pas… c'est dans notre nature d'être bon, généreux et sincère. Nous t'avons donné une belle éducation… je suis fier de nous. Bon courage dans ta thèse petit oisillon ! Sache que désormais… la NN's est de nouveau réunie en Bretagne... tu auras très bientôt des nouvelles palpitantes (comme toujours). Et pas de bêtises, saches que nous t'aurons toujours à l'œil… où que tu sois ! *PS : Pour nous joindre en cas d'absence : se référer au CHU de la Cavale Blanche à Brest.*

Difficile d'imaginer qu'une petite tête blonde franchissant la porte d'une classe de CM1 il y a maintenant 19 ans deviendrait l'une des personnes les plus importantes de ma vie. Je parle bien évidemment de toi ma Sybill Henry !! Nous nous sommes vu grandir, évoluer, et l'amitié que je te porte n'a cessé de croître à travers les années. Que de chemins parcourus, de moments passés ensemble et de souvenirs partagés… Merci d'avoir toujours été là, pour ta gentillesse inégalable, tes innombrables messages d'inquiétudes ainsi que pour ton soutien durant toutes ces années ! Un immense merci pour la personne que tu es ! Tu es juste exceptionnelle :)

Une photo de passeport, croyez-moi, peut vous marquer à vie. Il m'est donc impossible de t'oublier Hélène Cigolini alias *la fouine* !! Comment oublier que notre amitié est fondée sur une nuit d'automne au bord d'une ligne de métro, avec comme discussion : « *Hé ça te dirait de venir faire ton stage avec moi à Madagascar* »… « *D'accord* ». Une amitié plus qu'évidente venait de prendre son envol ! Merci pour m'avoir harcelé avec tes chats, rendu fou à certains moments, fait partager tes rêves les plus bizarres au monde… Plus sérieusement merci pour tous ces moments de rigolades et de qui détestera le plus l'autre! ;) Je t'adore ! « *Ferme tes yeux* » maintenant !

Monsieur Legrand Erwann. Non cette thèse n'est pas un mémoire de tous nos principes de vie, ni de nos exploits respectifs et collectifs… un peu de sérieux… tu vois bien qu'il est trop petit ! ;) Comment résumer ces 4 merveilleuses années… certains diraient « horribles », « atroces » et autres adjectifs ne mettant pas en lumière notre humour si subtil et raffiné… je dirais donc brillantissime. La nature ne pouvait pas faire plus belle association ! Une sorte de symbiose amicale télépathique, créative et débordante d'imagination… mais qui de manière régulière nous envoie toutefois à l'hôpital. J'en profite d'ailleurs pour remercier tout le corps médical breton ayant croisé nos chemins depuis ces 4 dernières années. On y a tous laissé une partie de notre corps, n'est-ce pas Erwann ? (: Bref, pense à la tête de Kheiron =>). Un certain Albert Einstein disait que « *La différence entre la stupidité et le génie est que le génie a ses limites* »… humm « *Piloup Albert*, n*ous sommes vraiment, vraiment… stupide* » (Crash & Eddie). En réponse à ta thèse : je m'occupe également de ton discours, ce sera un événement à mourir de rire. *PS : Je dédie également ce mémoire à toi… petite capsule ;) Parfois un peu trop bavarde, mais toujours sur le chemin de la vérité.*

Enfin, je remercie tout particulièrement mes parents, Yves et Monique, ainsi que ma sœur Marine pour leur soutien inconditionnel et encouragements tout au long de mes études, rendant possible l'aboutissement de ces huit belles années universitaires. Merci d'avoir été présents à chaque instant, et ce peu importe le point du globe sur lequel je me trouvais !

Avant-propos

Cette cotutelle de thèse s'est déroulée à l'Ifremer de Brest, au Laboratoire Environnement Profond, au sein de l'unité de recherche « Étude des Écosystèmes Profonds », ainsi qu'à l'Université de Montréal au sein du Laboratoire de Pierre Legendre. Les recherches menées au cours de cette thèse ont été financées par une bourse de recherche du conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) accordée au Dr. Pierre Legendre, par les fonds propres de l'Ifremer, ainsi que par le « Laboratoire d'Excellence » LabexMER (ANR-10-LABX-19). Dans le cadre de cette cotutelle, les séjours dans le laboratoire du Québec furent soutenus par les appels à mobilité « cotutelle & codirection internationale » du LabexMER.

Les résultats obtenus au cours de cette thèse furent présentés au sein de divers évènements :

- Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J. & Matabos M. (2014). Les observatoires fond de mer : vers une meilleure connaissance de l'écologie des fonds océaniques. **Forum Environnement de l'Université de Montréal**, Montréal, Canada.

- Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J. & Matabos M. (2014). Temporal study of macrofaunal communities associated with a Siboglinidae assemblage using the NEPTUNE-Canada observatory. **Workshop Multidisciplinary Observatories in Vent Ecosystems (MOVE)**, Brest, Finistère, France.

- Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J., Matabos M. & Mihály S. (2015). Impact de la marée sur la dynamique temporelle des communautés de macrofaune associées aux sources hydrothermales. **XXVe Symposium du Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal**, Montréal, Québec, Canada.

- Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M., Mihály S., Arango C.P., Lee R.W., Sarradin P-M. & Sarrazin J. (2016). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. **Brest CONNECT 2**, Brest, Finistère, France.

- Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M., Mihály S., Arango C.P., Lee R.W., Sarradin P-M. & Sarrazin J. (2017). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. **6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems (CBE6)**, Woods Hole, Massachusetts, États-Unis.

Cette thèse m'a également donné l'occasion de participer à la campagne océanographique *« Expedition 2015: Wiring the Abyss »* menée par le réseau d'observatoires câblés *Ocean Networks Canada*. Cette campagne a notamment permis une partie de l'échantillonnage de la faune de notre site d'étude, l'édifice hydrothermal Grotto (dorsale Juan de Fuca, nord-est Pacifique). La participation à cette campagne fut possible grâce au financement accordé par le LabexMER « Soutien aux actions à la mer ».

Dans un tout autre contexte, ces trois années furent aussi l'opportunité de s'ouvrir à la vulgarisation scientifique. Deux articles furent ainsi acceptés au sein de la revue « Dire » mise à disposition par le Fonds d'Investissement des Cycles Supérieurs de l'Université de Montréal (FICSUM), dont l'un intitulé « *Les observatoires fond de mer : une lumière dans la nuit abyssale* » ayant reçu le Prix d'excellence de vulgarisation scientifique 2015 de l'Université de Montréal.

- Lelièvre, Y. (2015). Les observatoires fond de mer : une lumière dans la nuit abyssale. Dire-Université de Montréal, 24**(2)**, 32–38. **Prix d'excellence de vulgarisation scientifique 2015.**

- Lelièvre, Y. (2016). Habitats de l'extrême : quand la nature devient une artiste. Dire-Université de Montréal, 25**(3)**, 31–36.

Préambule

L'océan profond, c'est quoi ?

L'océan profond, défini comme les profondeurs allant au-delà du plateau continental (> 200 m) (Rogers 2015), est le plus grand biome de la planète. Malgré sa vaste étendue géographique, près des deux tiers de la planète (Thistle 2003; Tyler *et al.* 2003), celui-ci demeure majoritairement inexploré (Ramirez-Llodra *et al.* 2010). Longtemps considéré comme hostile et dépourvu de vie en raison de ses conditions extrêmes (i.e. obscurité totale, faible température, forte pression, faible disponibilité en nourriture) (Thistle 2003), la découverte des écosystèmes chimiosynthétiques a considérablement bouleversé notre vision de ces environnements et de la vie sur notre planète.

Une découverte qui bouleverse les certitudes scientifiques

Archipels d'inspiration pour Darwin au moment de l'élaboration de la théorie évolutionniste, les Galápagos vont une nouvelle fois inscrire leur nom dans l'histoire des grandes découvertes scientifiques quelques années plus tard. La présence d'anomalies thermiques au niveau des dorsales océaniques présumait l'existence d'une circulation hydrothermale (Lister 1972) et fut la principale raison d'une expédition américaine lancée le 8 février 1977. Afin de mettre en évidence l'hydrothermalisme, l'Institut Océanographique de Woods Hole (WHOI) déploie de lourds moyens, dont la mise à disposition du navire océanographique *R/V Knorr* (Figure P1A), du submersible *Alvin* et de son navire support, le catamaran *R/V Lulu* (Figure P1B). Le 17 février 1977, les géologues Jack Corliss et Jerry van Andel embarquent à bord de l'Alvin, piloté par Jack Donelly (plongée 713), et sont encore loin d'imaginer qu'ils sont à l'aube d'une nouvelle ère de l'océanographie. Il faudra près d'une heure et demie de descente et 2500 m de profondeur pour que la première source hydrothermale apparaisse à travers le hublot et les écrans des scientifiques (Lonsdale 1977). Alors que la découverte de sources chaudes représentait déjà une avancée majeure dans le monde scientifique, une surprise de taille va bouleverser la conception de la vie dans les océans profonds, jusqu'alors considérés comme un vaste désert abyssal.

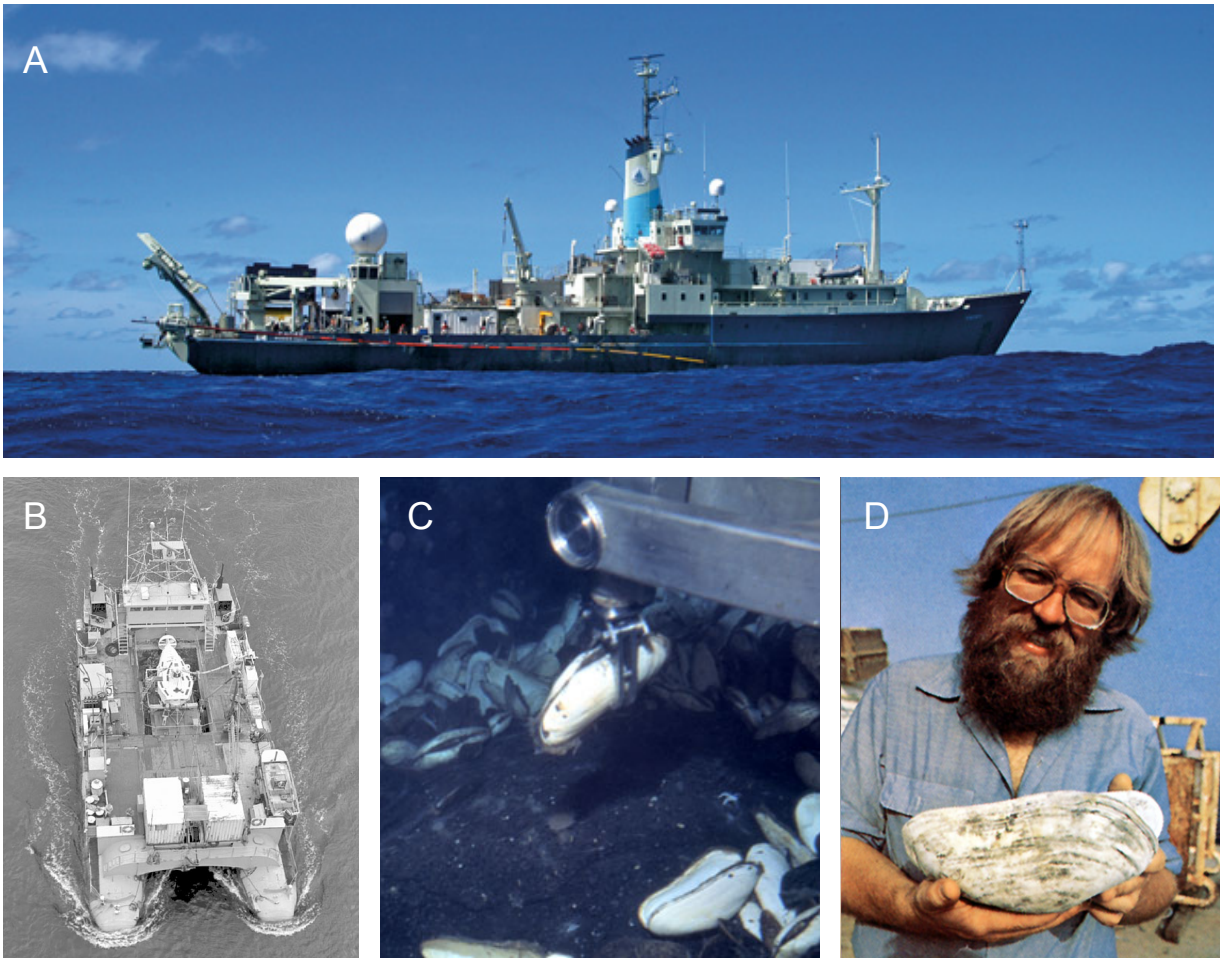


Figure P1. (A) *R/V Knorr* © *Alexander Dorsk, WHOI* ; (B) Submersible *Alvin* à bord du *R/V Lulu* © *WHOI* ; (C) Prélèvement de faune par l'*Alvin* en 1977 © Robert D. Ballard, WHOI ; (D) John B. Corliss avec un spécimen de palourde géante (Vésycomidé) récupéré lors de l'expédition en 1977 © *Emory Kristof, National Geographic Society*.

La découverte de communautés fauniques aux abords des sources hydrothermales était totalement fortuite. Les scientifiques nomment alors ces organismes en fonction de ce que rappelle leur morphologie et ainsi apparurent le « *dandelion* », le « *giant tube worm* », la « *giant clam* » (Figure P1C-D) ou bien encore le « *spaghetti worm* ». Cette faune exubérante et colorée donne ainsi aux sites hydrothermaux des noms évocateurs tels que « *Rose Garden* », « *Garden of Eden* » ou « *Clambake vent* », traduisant la surprise des explorateurs face au foisonnement de vie que ces environnements pouvaient héberger. Fondée sur la géologie, cette expédition scientifique ne comprenait aucun biologiste à bord et, par conséquent, aucun moyen de conditionnement. Les tous premiers échantillons de faune hydrothermale furent ainsi stockés dans de la vodka russe achetée au Panama. La découverte des sources hydrothermales et des espèces associées fut à l'origine de

nombreuses questions, dont la première : comment une vie aussi foisonnante avait-elle pu se développer à des milliers de mètres sous la surface de l'océan, dans un milieu aux ressources limitées ?

Une frontière qui repousse nos limites

La découverte des écosystèmes hydrothermaux et des organismes qui y habitent va très rapidement fasciner la communauté scientifique et conduire à une véritable conquête abyssale. Toutefois, les conditions extrêmes régnant au sein des océans profonds font que ces habitats restent difficiles à étudier et leur exploration nécessite de véritables avancées technologiques. Face aux défis qu'ils imposent, chaque campagne océanographique, chaque plongée de submersible demeure une prouesse technique. La localisation géographique et la profondeur de ces écosystèmes requièrent la présence d'un navire océanographique (Figure P2A) et impliquent l'utilisation de technologies adaptées telles que des robots télé-opérés (ROV pour *Remotely Operated Vehicle* ; Figure P2B), des AUV (pour *Autonomous Underwater Vessel*) ou des sous-marins habités (Figure P2C).

Les ROVs sont des véhicules inhabités, contrôlés à distance par des pilotes, à bord d'un navire de soutien. La liaison entre le ROV et le navire est réalisée *via* un câble contenant des fibres optiques permettant une transmission de données et des commandes en temps réel et fournissant le véhicule en énergie. Leurs applications sont nombreuses du fait qu'ils soient appareillés de caméras de haute-définition, de projecteurs, d'une télémétrie de haute précision et de bras manipulateurs permettant de réaliser des interventions sous-marines telles que le déploiement d'instruments et l'échantillonnage biologique. Une des contraintes majeure liée à l'utilisation de ces outils est que leur rayon d'action est limité, du fait qu'ils soient reliés à la surface par un câble. À titre d'exemple, le ROV *Victor6000* (Figure P2B) peut plonger à 6 000 mètres, comme son nom l'indique, et rester plusieurs jours au fond, au bout d'un câble de huit kilomètres de longueur. Afin de s'affranchir de ce câble, les robots sous-marins autonomes AUVs ont ainsi vu le jour. Les AUVs sont non habités et ne sont pas reliés au bateau-support. Ils sont capables de se localiser géographiquement et de naviguer de manière autonome pour remplir une mission précise. Cet avantage possède toutefois quelques contraintes, notamment en termes de communication et d'énergie, restreignant principalement l'utilisation des AUVs à des missions de cartographie et d'étude des masses

d'eau. Enfin, les sous-marins habités permettent, tout comme les ROVs, d'effectuer des travaux d'observations, d'exploration, d'échantillonnage ou d'installation d'instruments. Ils offrent toutefois un avantage non-comparable par rapport aux autres technologies : ils amènent les Hommes dans les profondeurs océaniques. En effet, ces engins sont capables d'embarquer jusqu'à trois personnes, pilotes et scientifiques. Les plongeurs appréhendent ici la perspective tridimensionnelle du système étudié mais le temps de plongée reste limité.

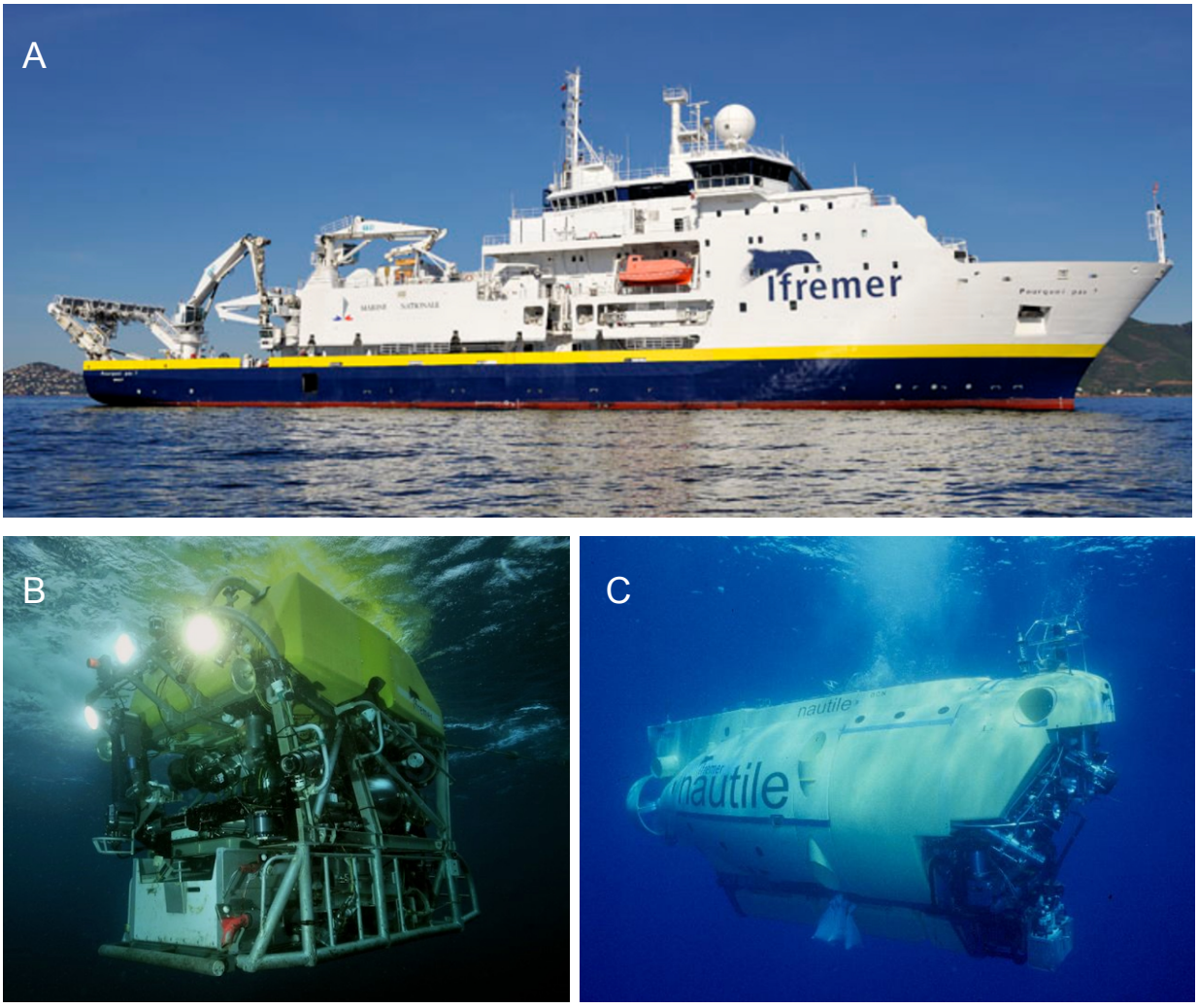


Figure P2. Développements technologiques permettant l'investigation des écosystèmes marins profonds : (A) Navire océanographique *N/O Pourquoi pas?* ; (B) Robot télé-opéré ROV *Victor6000* ; (C) Submersible habité *Nautile*. © *Ifremer*.

En revanche, l'utilisation de ces technologies est contrainte par de nombreux facteurs tels que la présence de conditions météorologiques clémentes et la disponibilité des engins et des navires. L'étude des milieux profonds est donc restreinte à des fenêtres temporelles réduites ce qui limite notre capacité à comprendre la dynamique de ces environnements sur

de longues échelles de temps. Pour pallier à ces manques d'informations, des projets novateurs se sont développés tout autour du globe, parmi lesquels figurent les observatoires fond de mer.

Alors que ce type d'installations existe depuis longtemps dans certains domaines tels que la physique ou l'astronomie, le concept des observatoires fond de mer est relativement récent. Ces observatoires regroupent en un point fixe un éventail d'instruments de mesure et d'observation permettant d'acquérir des données physiques (température, courants, pression, etc.), chimiques (oxygène, fer, sulfure, etc.) et biologiques (comportement, activité biologique, etc.). À l'heure actuelle, certains observatoires possèdent une infrastructure pluridisciplinaire au niveau des évents hydrothermaux. Par exemple, les réseaux d'observatoires câblés *Ocean Networks Canada* (Colombie-Britannique, Canada) et OOI (*Ocean Observatory Initiative*, Oregon, États-Unis) possèdent tous deux un site sur la dorsale Juan de Fuca tandis que l'observatoire EMSO-Açores (*European Multidisciplinary Seafloor and water column Observatory*, Açores, Portugal) est localisé sur la dorsale médio-Atlantique. Ces observatoires permettent d'acquérir de nombreuses données sur la dynamique temporelle des écosystèmes hydrothermaux, offrant ainsi de nouvelles voies de recherches dans la compréhension de leur fonctionnement.

Un écosystème unique face à de nouveaux enjeux

La particularité des écosystèmes hydrothermaux réside dans l'unicité écologique de chaque région. Près de 80% des espèces de la macrofaune répertoriées sont endémiques à ces habitats et le portrait de la biodiversité reste encore méconnu. Toutefois, ces environnements font l'objet de nombreuses convoitises, notamment de la part des entreprises minières envers les ressources minérales que renferment ces écosystèmes. Les dépôts de sulfures polymétalliques, riches en métaux d'intérêt commercial comme le zinc, le cuivre, l'argent et l'or, sont à l'origine de cet engouement de la part des compagnies minières tel que *Nautilus Minerals*, dont les premiers prototypes d'engins qui exploiteraient les sites hydrothermaux inactifs sont d'ores et déjà sortis de terre. Ces monstres des mers, des robots pilotés à distance, sont au nombre de trois : l'un pulvérisera le substrat rocheux, l'autre évacuera les gravats, tandis que le dernier forera le sol océanique en son cœur pour en extraire des minerais (Figure P3).

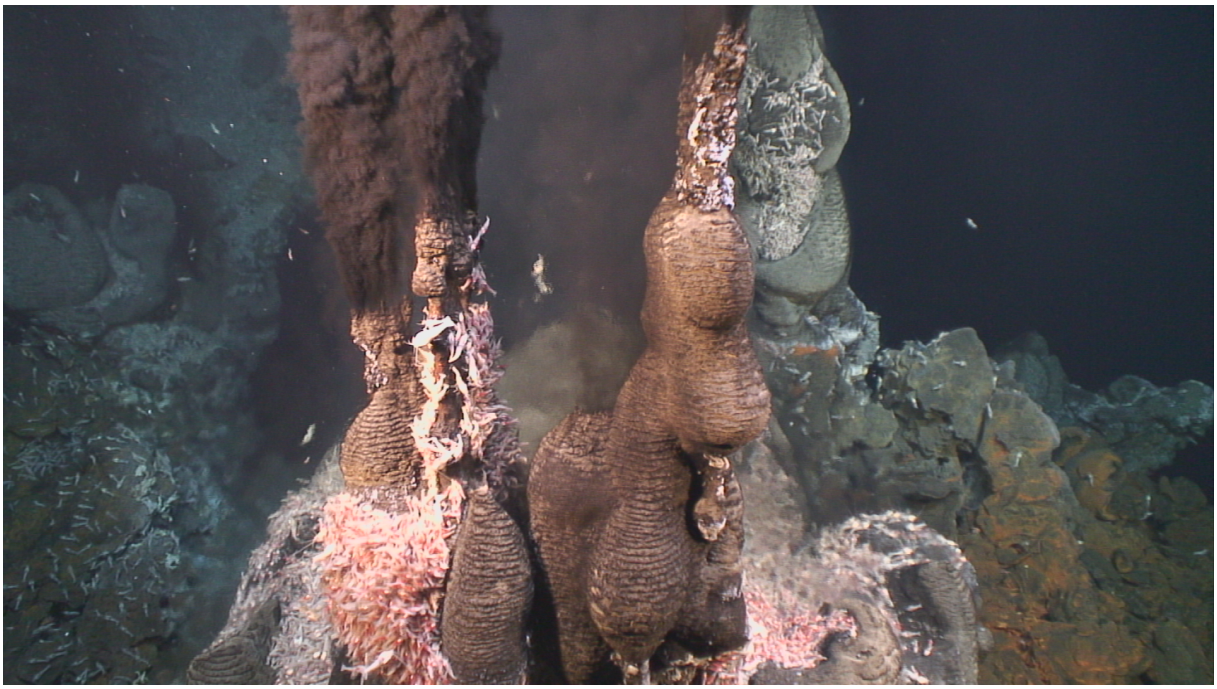
Figure P3. Prototypes des robots subaquatiques en développement pour une exploitation des ressources minières profondes © *Nautilus Minerals*.

Si l'exploitation minière ne devrait concerner que les sites inactifs, la communauté scientifique reste néanmoins en questionnement sur les potentiels impacts qu'auraient les éventuels panaches de particules issus de l'activité des engins sur l'habitat, les caractéristiques physiques et chimiques de la colonne d'eau ainsi que la faune des zones actives et périphériques (Van Dover 2014). La détection d'éléments chimiques contenus dans les fluides hydrothermaux à des milliers de kilomètres de leur point d'émission (Resing *et al.* 2015) révèle ainsi la forte influence des courants dans l'export des particules et de métaux. Il est donc impératif de mieux comprendre ces écosystèmes afin de préserver la biodiversité et les richesses qu'ils abritent, et de mettre en place des directives pour assurer une gestion optimale de ces ressources.

« Mieux comprendre ces écosystèmes,

c'est se donner les outils pour mieux les protéger… »

Jozée Sarrazin



CHAPITRE 1. LES ECOSYSTEMES HYDROTHERMAUX : DE LA GENESE AUX OASIS DE VIE DANS LES ABYSSES

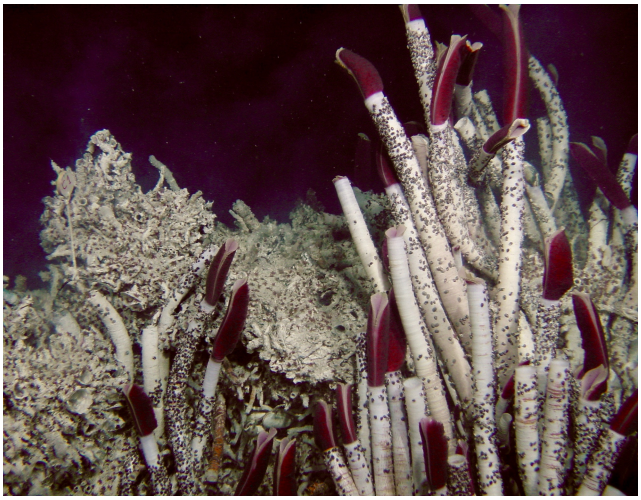


Figure 1.1. En haut : photographie de fumeurs noirs sur la ride médio-Atlantique lors de la campagne BICOSE en 2014 © *Ifremer*. En bas à gauche : photographie d'une moulière de *Bathymodiolus azoricus* sur la ride médio-Atlantique durant la mission océanographique ATOS en 2001 © *Ifremer*. En bas à droite : photographie d'un assemblage de Siboglinidae *Riftia pachyptila* au niveau de la dorsale du Pacifique oriental au cours de la mission océanographique PHARE menée en 2006 ©*Ifremer*.

1.1. L'hydrothermalisme

1.1.1. Un phénomène planétaire

Dans les années qui suivirent la découverte des écosystèmes hydrothermaux (Lonsdale 1977), l'exploration des dorsales océaniques a permis de constater que ces écosystèmes se répartissaient le long des dorsales médio-océaniques, des bassins avant- et arrière-arcs ainsi qu'au niveau des monts sous-marins en lien avec le volcanisme de point chaud (Figure 1.2). Les recherches ont d'abord ciblé la dorsale du Pacifique oriental (EPR) et ultérieurement, la dorsale médio-Atlantique (MAR).

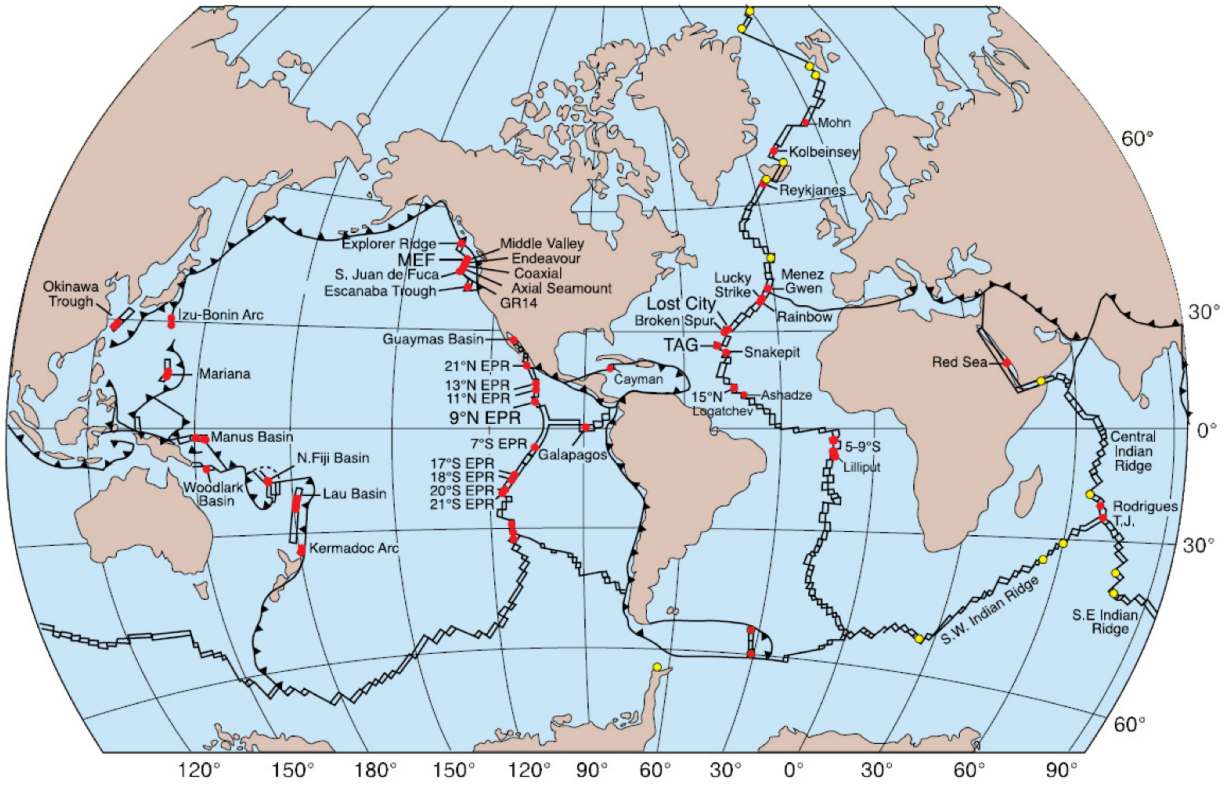


Figure 1.2. Distribution mondiale des principaux champs hydrothermaux connus. Les zones d'expansion du plancher océanique sont représentées par des doubles lignes tandis que les zones de subduction sont indiquées par des têtes de flèches directionnelles. Les points jaunes montrent des sites où la présence d'anomalies thermiques/chimiques suppose une activité hydrothermale. EPR = dorsale du Pacifique oriental, MEF = Main Endeavour Field, TAG = Trans-Atlantic Geotraverse. Tirée de Tivey 2007.

Ainsi, les recherches réalisées au début des années 1980 au niveau de la dorsale du Pacifique oriental ont permis de découvrir de nombreux sites hydrothermaux (Spiess *et al.* 1980; Desbruyères *et al.* 1982; Hekinian *et al.* 1983; Renard *et al.* 1985; Haymon *et al.* 1991).

Parallèlement, des sites hydrothermaux ont été recensés au niveau de la dorsale nord-est Pacifique sur la dorsale Juan de Fuca en 1981 (Tunnicliffe *et al.* 1985), Explorer en 1984 (Tunnicliffe *et al.* 1986) et Gorda en 1988 (Rona *et al.* 1990). Au milieu des années 1980, des sites hydrothermaux ont également été trouvés au niveau des bassins arrière-arcs du Pacifique ouest tels que le bassin de Lau en 1985, le bassin de Manus en 1986 (Both *et al.* 1986), le bassin des Mariannes et le bassin des Fidji en 1987 et le bassin d'Okinawa en 1988. La dorsale médio-Atlantique a été prospectée plus tardivement. Le premier champ, découvert en 1985, est TAG (Trans-Atlantic Geotraverse) (Rona *et al.* 1986) suivi du champ Snake-Pit (Kong *et al.* 1985). Les nombreuses campagnes successives à la découverte de ces premiers sites sur la MAR ont permis de mettre en évidence six nouveaux champs hydrothermaux (Lucky Strike, Broken Spur, Logatchev, Menez Gwen, Rainbow, Saldanha et Ashadze). À la fin des années 1990, d'autres sites actifs ont également été décrits le long de la dorsale centrale indienne comme Kairei et Edmond (Hashimoto *et al.* 2001; Van Dover *et al.* 2001). En 2010, les sites hydrothermaux les plus profonds connus à ce jour (5 000 m) dans la fosse des Caïmans sont découverts (Connelly *et al.* 2012) et de nouvelles communautés hydrothermales localisées sur les dorsales médio-océanique Arctique (AMOR), Jan Mayen et Mohn dans l'océan Arctique ont été décrites (Pedersen *et al.* 2010; Schander *et al.* 2010). Il est cependant fort probable que de nombreux sites restent encore à découvrir, que ce soit au niveau de dorsales déjà connues ou alors au niveau de sites peu ou pas explorés comme la dorsale du Chili ou la dorsale indienne.

Après 40 années de recherches, l'hydrothermalisme est aujourd'hui un phénomène observé dans tous les océans du monde (Figure 1.2). En 2009, le nombre de champs hydrothermaux actifs atteignait 521 (Beaulieu *et al.* 2013). Néanmoins, plus de la moitié de ces sites (276) n'ont pas encore été visités par l'Homme. Leur existence a été supposée suite à la détection d'anomalies physiques et chimiques dans la colonne d'eau (Nakamura *et al.* 2015). Le réchauffement climatique accentuant l'ouverture des océans polaires, de nombreuses expéditions devraient être menées dans les années à venir et mettre à jour de nouveaux écosystèmes hydrothermaux.

1.1.2. Formation d'une source hydrothermale : une interaction entre roches, chaleur et eau de mer

Les dorsales océaniques et les bassins arrière-arcs sont des zones d'ouvertures du plancher océanique caractérisées par une forte activité tectonique et magmatique. De ce fait, ils disposent de conditions favorables à l'installation de l'hydrothermalisme : une source de chaleur à proximité, le plus souvent d'origine magmatique et la présence sur le plancher océanique de fissures au sein desquelles l'eau peut circuler et se modifier (Figure 1.3).

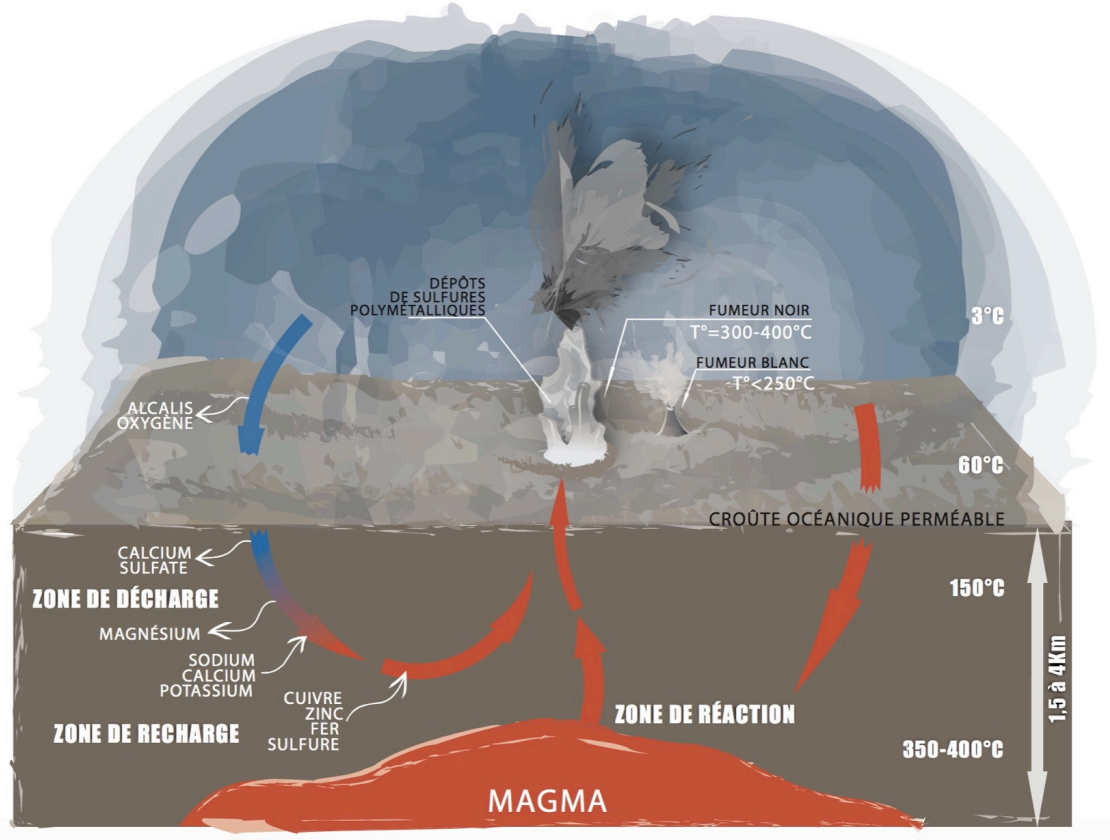


Figure 1.3. Hydrothermalisme au niveau d'une dorsale océanique. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015).

L'intense activité volcanique et les mouvements tectoniques qui règnent au sein de ces environnements altèrent la croûte océanique et favorisent la formation de réseaux de failles et d'anfractuosités permettant l'infiltration d'eau de mer dense et froide (Edmond *et al.* 1982). À l'approche de la chambre magmatique, l'augmentation progressive de la température du fluide entraîne une réaction avec les roches avoisinantes. Un ensemble de processus constituant le « métamorphisme hydrothermal » se met alors en place. Aux

alentours de 150°C, le fluide perd sa charge en magnésium (Mg), qui précipite sous forme de chlorite et de smectite, et se charge en ions calcium (Ca^{2+}), hydrogène (H^{+}) et sodium (Na^{+}). Le calcium réagit ensuite avec l'ion sulfate (SO_4^{-}) pour former de l'anhydrite ($CaSO_4$). Le cuivre (Cu^{2+}), le zinc (Zn^{2+}), le fer (Fe^{2+}) et les sulfures (H_2S) se dissolvent dans le fluide chaud qui devient acide (pH de 2-3) et anoxique. Dans une phase ultime, le fluide enrichi en éléments métalliques ainsi qu'en gaz dissous remonte à grande vitesse, de manière adiabatique, jusqu'au plancher océanique, sous forme d'émissions hydrothermales. À la rencontre de l'eau de mer froide, oxygénée et légèrement alcaline, les fluides hydrothermaux, chauds et fortement réduits, génèrent des précipités de sulfures polymétalliques, d'anhydrites, de carbonates et de silicates, formant les dépôts massifs et des structures minérales appelées « cheminées hydrothermales » (Lalou 1991).

1.1.3. Caractéristiques des fluides hydrothermaux

1.1.3.1. Les fluides purs

Lorsque la transformation de l'eau de mer est totale, les fluides formés jaillissent, très chauds, hors du plancher océanique en panache rapide (>100 cm/s) et vertical (Hannington *et al.* 1995).

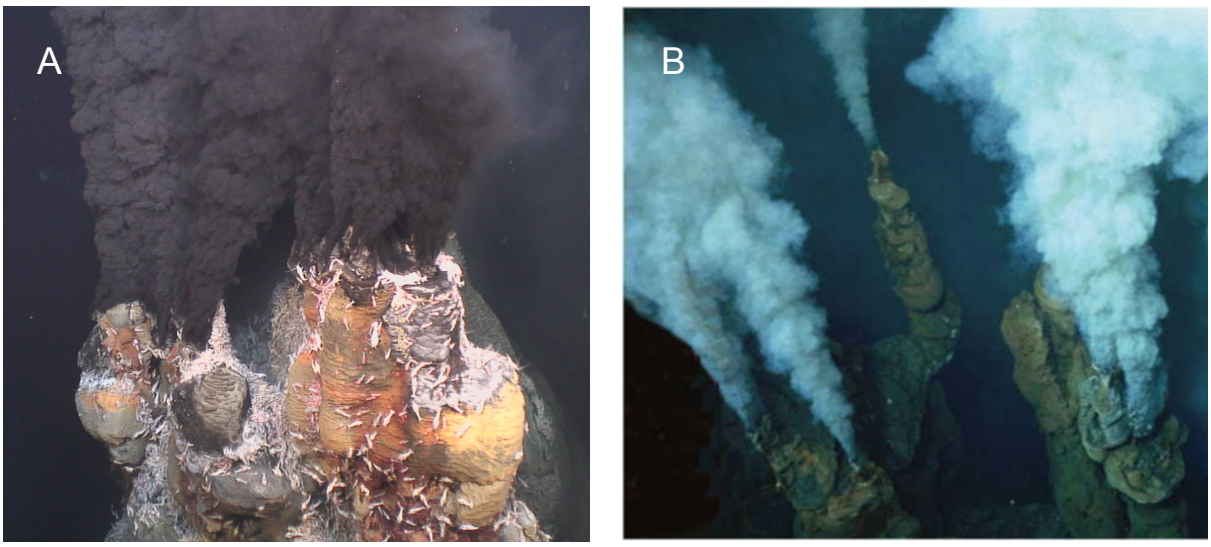


Figure 1.4. Présentation des différents types d'émissions hydrothermales : (A) fumeurs noirs © *BICOSE 2014, Ifremer* ; (B) fumeurs blancs © *HERMINE 2017, Ifremer*.

Au contact avec l'eau de mer, le choc thermique produit une précipitation intense de fines particules de sulfures polymétalliques et d'anhydrites se traduisant, à plus grande échelle,

par la formation d'un panache sombre évoquant un panache de fumée à l'origine de l'appellation « fumeurs noirs » (Figure 1.4A) (Alt 1995; Hannington *et al.* 1995; Schultz & Elderfield 1997). Ces émissions hydrothermales possèdent des températures élevées (300-400 °C), sont souvent enrichies en métaux dissous comme le Fe, Zn, Mn ainsi qu'en gaz comme le H_2S et CO_2, et sont également anoxiques et acides (pH de 2-3). Suivant la composition et la température des fluides émis, les émissions peuvent parfois présenter des couleurs plus ou moins claires, les « fumeurs blancs » (Figure 1.4B). Dans le cas des fumeurs blancs où le fluide est légèrement dilué avant son émission, les températures des fluides sont habituellement plus faibles (150-200 °C) que celles mesurées sur les fumeurs noirs. Ces fluides montrent un enrichissement en calcium, silice, carbone, et baryum étant à l'origine de la formation de complexes sulfatés et carbonatés, d'où la couleur claire caractéristique des cheminées (Alt 1995; Hannington *et al.* 1995).

1.1.3.2. Les fluides diffus

Un dernier type de manifestation hydrothermale correspond à des diffusions de faible température (< 50 °C) (Alt 1995; Hannington *et al.* 1995) (Figure 1.5A-B). Ces fluides diffus se produisent lorsque les fluides chauds subissent une dilution dans le réseau de failles et de fissures en sub-surface ou lorsque l'eau de mer ne pénètre pas assez profondément dans la croûte océanique, et subit donc une transformation partielle.

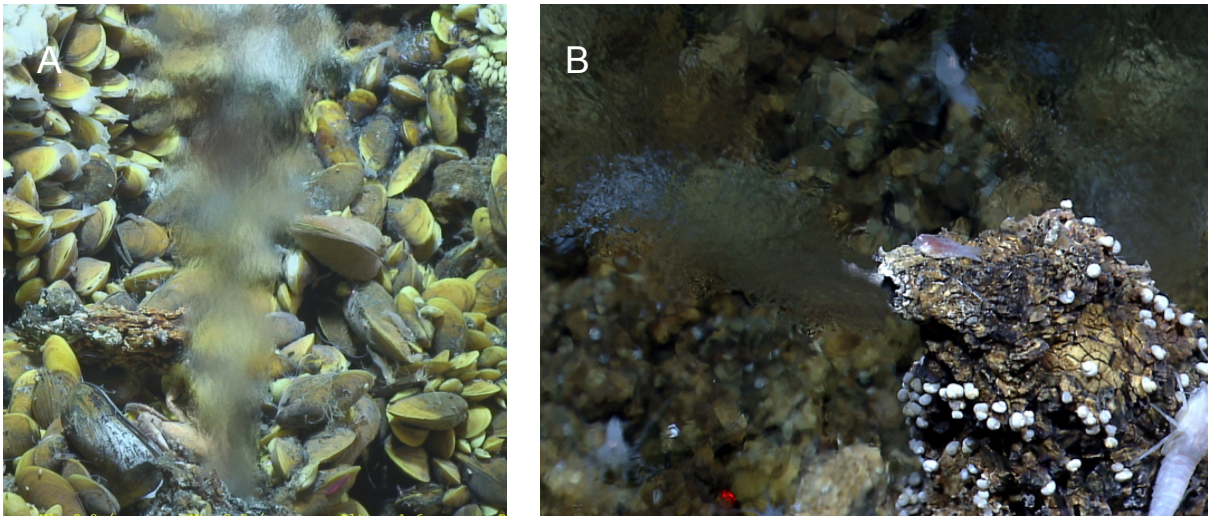


Figure 1.5. Fluides hydrothermaux diffus. (A) dorsale médio-Atlantique © *Ifremer* ; (B) dorsale des Caïmans © *NOAA Ocean Exploration Program / Okeanos Explorer*.

Ces fluides peuvent diffuser sur de grandes étendues à travers les surfaces poreuses des structures minérales ou directement *via* les crevasses et les fissures à des températures inférieures à 50 °C (Alt 1995; Hannington *et al.* 1995). Les vitesses d'émissions correspondant à ces flux diffus sont d'environ un dixième de millimètre par seconde au niveau des dorsales lentes et de l'ordre du centimètre par seconde sur les dorsales rapides (Schultz *et al.* 1992; Ramondenc *et al.* 2006; Mittelstaedt *et al.* 2010).

1.2. Les micro-organismes : lien entre le minéral et l'animal

1.2.1. La chimiosynthèse, moteur de l'écosystème hydrothermal

La découverte des sources hydrothermales a révolutionné la conception que se faisaient les scientifiques à propos de la vie abyssale. Alors que les abysses étaient considérés comme des déserts, les sources hydrothermales abritaient des communautés animales luxuriantes (Tunnicliffe 1991). Comment des communautés animales aussi importantes avaient-elles pu se développer dans un milieu aussi pauvre en ressources ? Ces écosystèmes avaient en effet la particularité de posséder une production primaire basée, non pas sur la photosynthèse, mais sur un mécanisme alternatif, appelé chimiosynthèse (Figure 1.6).

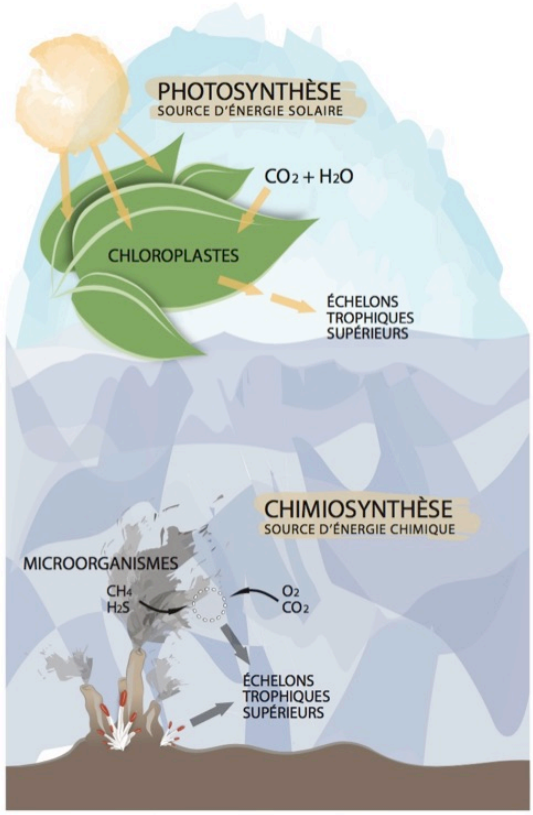


Figure 1.6. Types de production primaire et sources d'énergie présentes dans les écosystèmes hydrothermaux. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015).

La chimiosynthèse favorise la synthèse de composés carbonés par des micro-organismes chimioautotrophes libres et/ou symbiotiques à partir de l'oxydation d'éléments chimiques réduits présents dans les fluides hydrothermaux (Jannasch 1985). Ces composés incluent les sulfures et le méthane (Childress & Fisher 1992; Nakagawa & Takai 2008; Cao *et al.* 2014), mais aussi d'autres composés comme l'ammonium (Nakagawa & Takai 2008), le di-

hydrogène ou le fer (Childress & Fisher 1992; Jannasch 1995; Edwards *et al.* 2004; Takai *et al.* 2004, 2005, 2006; Nakagawa *et al.* 2005; Schmidt *et al.* 2008; Petersen *et al.* 2011). Une diversité de composés, comme l'oxygène, le dioxyde de carbone ou les nitrates, peuvent jouer le rôle d'accepteur d'électrons. La chimiosynthèse implique ainsi plusieurs sources d'énergies potentielles et par conséquent, un éventail de métabolismes mis en œuvre par les micro-organismes pour fixer le carbone. Ces micro-organismes chimiosynthétiques sont à la base du réseau trophique hydrothermal et la production primaire qu'ils génèrent est utilisée par les consommateurs primaires, soit directement par ingestion (filtreurs, brouteurs et déposivores), soit par le biais d'associations symbiotiques.

1.2.2. La symbiose, quand l'union fait la force

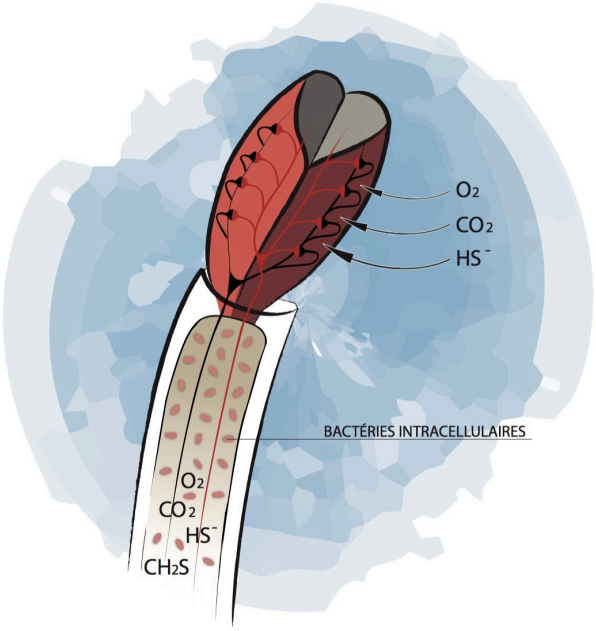


Figure 1.7. Transfert des produits de la chimiosynthèse des branchies du Siboglinidae aux bactéries symbiotiques contenues dans son trophosome. Tirée de Sarrazin & Desbruyères (2015).

La particularité des écosystèmes chimiosynthétiques réside dans les diverses associations symbiotiques entre micro-organismes et invertébrés (Dubilier *et al.* 2008). Emblématiques des écosystèmes hydrothermaux, les polychètes Siboglinidae *Riftia pachyptila* (Jones 1981), pouvant atteindre des tailles allant de 2 à 3 mètres, forment de denses populations sur les sites hydrothermaux de la dorsale du Pacifique oriental. Les études menées sur ce ver ont permis de révéler pour la toute première fois l'existence d'une symbiose chimiosynthétique, se traduisant par l'association d'un invertébré et de bactéries. Le système digestif de ces vers tubicoles est remplacé par un système totalement dédié à la symbiose. La captation se fait au niveau d'un panache branchial à la sortie du tube, et un système circulatoire complexe, muni de trois types d'hémoglobine, permet de transporter les soufres réduits et l'oxygène séparément vers un organe spécialisé – le trophosome – où se situent les bactéries sulfo-oxydantes (Cavanaugh *et al.* 1981; Felbeck 1981; Fisher *et al.*

1989; Girguis *et al.* 2002; Girguis & Childress 2006) (Figure 1.7). Ces bactéries symbiotiques, appelées Candidatus *Endoriftia persephone* et appartenant au groupe des gammaprotéobactéries, oxydent les sulfures et incorporent le carbone *via* le cycle de Calvin Benson-Bassham ou le cycle de Krebs inversé (Robidart *et al.* 2008).

Les symbioses hydrothermales ont par la suite été identifiées chez de nombreux groupes d'invertébrés inféodés à ces écosystèmes : les polychètes (e.g. *Riftia pachyptila*, *Ridgeia piscesae, Alvinella pompejana*), les caridés (Durand *et al.* 2010; Ponsard *et al.* 2013; Jan *et al.* 2014) (e.g. *Rimicaris exoculata* ; Figure 1.8A), les gastéropodes (Windoffer & Giere 1997; Urakawa *et al.* 2005; Bates 2007) (e.g. *Ifremeria nautilei* (Figure 1.8B), *Lepetodrilus fucensis*), les bivalves Bathymodiolinae (Duperron *et al.* 2006, 2009) (e.g. *Bathymodiolus azoricus*) et vesycomidés (e.g. *Calyptogena pacifica*), ou bien encore les décapodes anomoures (e.g. *Kiwa hirsuta*). Ces symbioses peuvent être de deux types : (*i*) l'ectosymbiose où les symbiontes sont présents à l'extérieur des tissus (en général du groupe des epsilonprotéobactéries) et (*ii*) l'endosymbiose où les symbiontes se situent à l'intérieur de leurs hôtes (en général des gammaprotéobactéries). Ces symbioses basées sur la chimiosynthèse expliquent l'incroyable foisonnement de vie autour des sources hydrothermales. Les estimations montrent qu'entre 75% et 90% de la biomasse totale est composée de taxons associés à des bactéries chimioautotrophes formant un complexe symbiotique, dans lequel les symbiotes sont parfaitement intégrés à l'hôte et indispensables à sa survie.

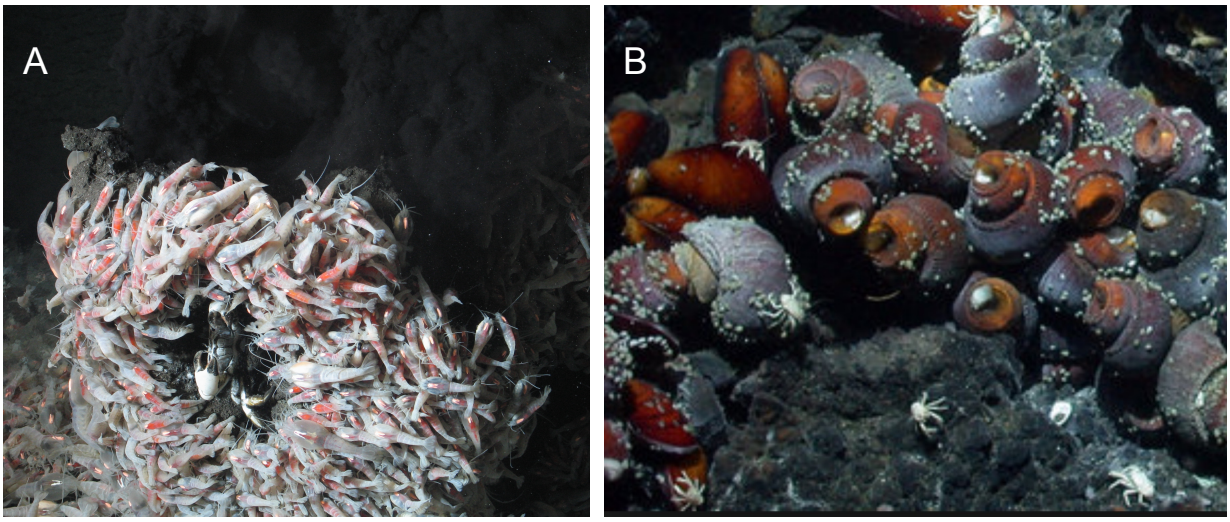


Figure 1.8. Espèces symbiotiques des sources hydrothermales: (A) *Rimicaris exoculata* sur la dorsale médio-Atlantique © *BICOSE 2014, Ifremer*. (B) *Ifremeria nautilei* sur le bassin de Manus © *MARUM*.

1.2.3. Les espèces ingénieures au cœur de l'écosystème

La forte biomasse présente au sein des écosystèmes hydrothermaux est généralement liée à la dominance d'une espèce, le plus souvent symbiotique et de grande taille, jouant un rôle sur la structuration de l'habitat. Ces espèces sont décrites comme « ingénieures » en raison du fait qu'elles modifient profondément leur environnement (conditions hydrodynamiques, physiques et chimiques locales) *via* leur structure physique tridimensionnelle (espèces autogéniques) ou par leur activité biologique (espèces allogéniques ; Jones *et al*. 1994, 1997).

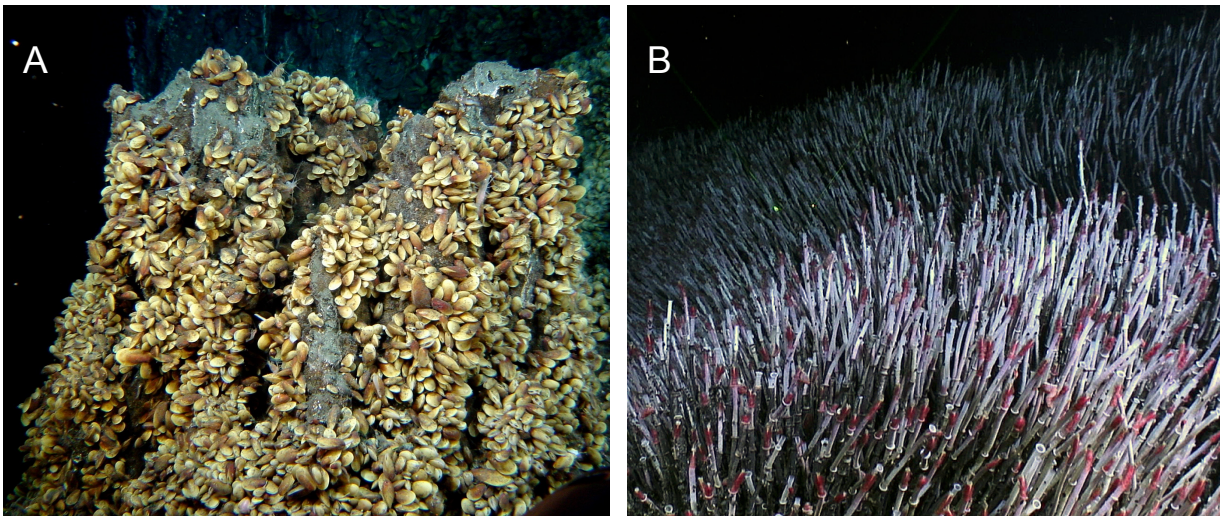


Figure 1.9. Dominance des espèces ingénieures au sein des écosystèmes hydrothermaux. (A) *Bathymodiolus azoricus* sur la dorsale médio-Atlantique © *EXOMAR 2005, Ifremer*. (B) *Ridgeia piscesae* sur la dorsale Juan de Fuca © *Ocean Networks Canada*.

Ces espèces ingénieures appartiennent le plus communément aux familles de polychètes Siboglinidae et Alvinellidae, de bivalves Vesicomyidae et Mytilidae, ainsi que certains gastéropodes Provannidae. Elles créent, par leur simple présence, un habitat, un substrat et une source de nourriture propice à l'établissement de nombreuses espèces de macrofaune et de méiofaune. Les espèces ingénieures accroissent le nombre de niches et contribuent à l'augmentation de la diversité locale (Sarrazin *et al.* 1997; Cordes *et al.* 2005). Celles appartenant au genre *Bathymodiolus* constituent de denses moulières (Figure 1.9A) dont la présence exerce une influence non-négligeable sur les communautés de faune associées, que ce soit au niveau de la dorsale du Pacifique oriental (Van Dover 2002a; Gollner *et al.* 2006; Zekely *et al.* 2006; Galkin & Goroslavskaya 2008) ou médio-Atlantique (Van Dover &

Trask 2000; Galkin & Goroslavskaya 2010; Cuvelier *et al.* 2011a). Des observations similaires ont été faites au niveau des populations de Siboglinidae, un groupe dominant du Pacifique. Ainsi, les espèces de Siboglinidae *Riftia pachyptila* de la dorsale du Pacifique oriental (Govenar & Fisher 2007) et *Ridgeia piscesae* (Figure 1.9B) de la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique) (Tunnicliffe *et al.* 1997; Urcuyo *et al.* 2003) sont décrites comme des espèces ingénieures et fondatrices (Tunnicliffe *et al.* 2014) de type autogéniques.

1.3. Biodiversité et grandes provinces hydrothermales

Les écosystèmes hydrothermaux possèdent, à l'échelle du globe, des similarités écologiques incluant une faible diversité comparativement aux communautés benthiques des milieux abyssaux et côtiers (Tunnicliffe 1991; Van Dover & Trask 2000), une forte biomasse associée à des espèces symbiotiques, ainsi qu'un taux d'endémisme élevé (Ramirez-Llodra *et al.* 2007). La composition des communautés hydrothermales varie cependant entre les différents océans du globe. À l'échelle des dorsales océaniques, l'accent est surtout porté sur les processus évolutifs pour expliquer la distribution de la biodiversité. La capacité de dispersion des organismes est essentiellement contrainte par (*i*) des caractéristiques géologiques (i.e. failles transformantes, intersections avec des microplaques, inflations bathymétriques) (Tunnicliffe 1988; Van Dover *et al.* 2002; Tyler *et al.* 2003; Ramirez-Llodra *et al.* 2007), (*ii*) les propriétés de la circulation océanique profonde par la création de corridors ou de barrières à la dispersion (Thomson *et al.* 2003; Won *et al.* 2003; Ramirez-Llodra *et al.* 2007) et (*iii*) l'existence de milieux relais (bois coulés, cadavres de cétacés) (Smith & Kukert 1989; Van Dover *et al.* 2002; Vrijenhoek 2010). Ces processus de grande échelle vont induire des événements de vicariance responsables de phénomènes de spéciation (Vrijenhoek *et al.* 1998; Hurtado *et al.* 2002, 2004; Van Dover *et al.* 2002; Won *et al.* 2003; Matabos *et al.* 2008b; Plouviez *et al.* 2009).

À ce jour, le nombre de provinces biogéographiques reconnues varie entre 4 et 7 selon les sites hydrothermaux considérés et les méthodes et hypothèses utilisées pour les définir (Van Dover *et al.* 2002; Bachraty *et al.* 2009; Moalic *et al.* 2011). En se basant sur la composition faunique de 63 champs hydrothermaux, une étude suggère l'existence de cinq provinces biogéographiques majeures (Moalic *et al.* 2011) : la dorsale médio-Atlantique, la dorsale du Pacifique oriental, la dorsale nord-est Pacifique, les bassins arrière-arcs du Pacifique ouest

ainsi que la dorsale de l'océan Indien (Figure 1.10). Ces provinces biogéographiques se distinguent principalement en termes de genres dominants avec des espèces symbiotiques structurantes appartenant à des taxons différents, en fonction de la région géographique.

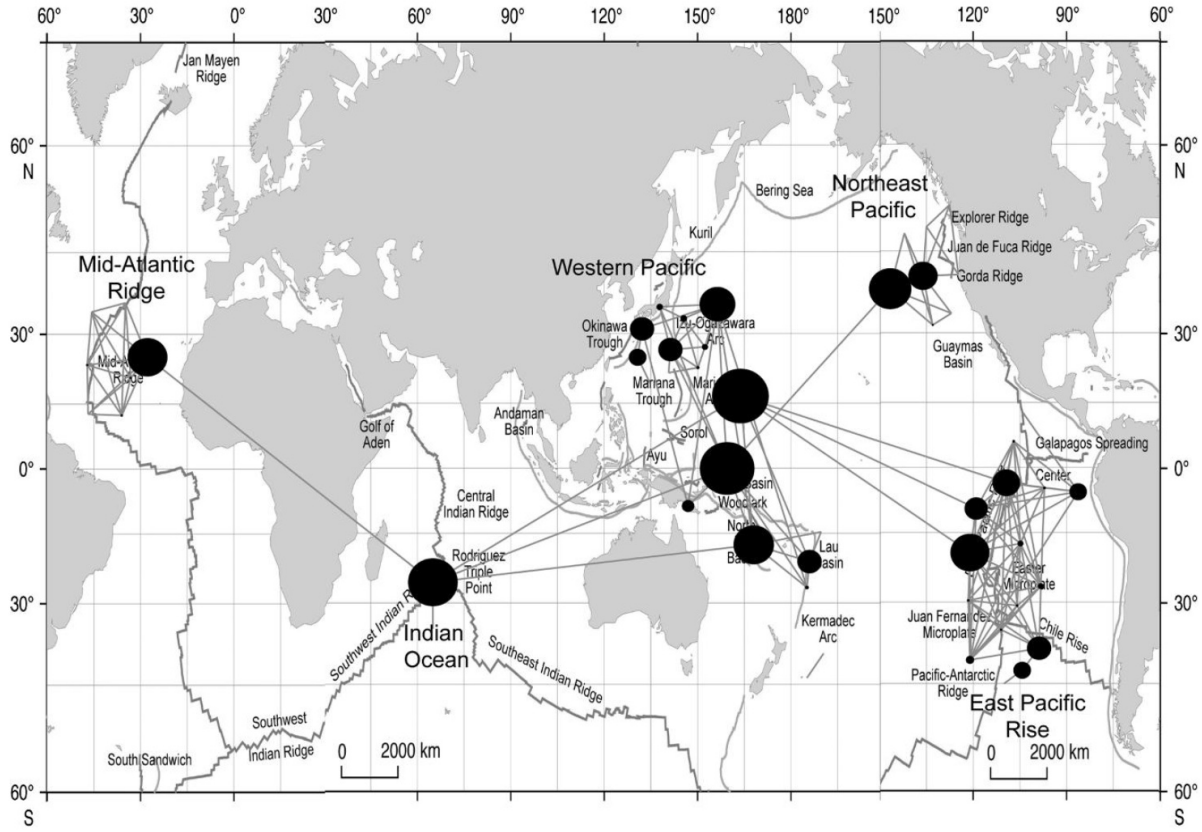


Figure 1.10. Réseau global de la diversité des écosystèmes hydrothermaux construit à partir de la distance de Jaccard. Cinq provinces sont mises en évidence : la dorsale médio-Atlantique, l'océan Indien, le Pacifique occidental, la dorsale du Pacifique oriental et le Pacifique nord. Tirée de Moalic *et al*. 2011.

- La dorsale du Pacifique oriental est dominée par d'importants assemblages d'annélides polychètes appartenant aux familles Alvinellidae et Siboglinidae (*Riftia pachyptila*) (Figure 1.11A) et de communautés de bivalves Mytilidae (*Bathymodiolus thermophilus*) et Vesicomyidae (*Calyptogena magnifica*) (Figure 1.11B).

- La dorsale médio-Atlantique est quant à elle caractérisée par d'importants peuplements de modioles (*Bathymodiolus azoricus* et *B. puteoserpentis*) (Figure 1.11C), et des crevettes (*Rimicaris exoculata*, *Mirocaris fortunata* et *Rimicaris chacei*) (Figure 1.11D) (Desbruyères *et al.* 2001, 2006). Les polychètes Alvinellidae et

Siboglinidae y sont en revanche totalement absents (Desbruyères *et al.* 2000, 2001, 2006).

- La dorsale Juan de Fuca, située dans le nord-est du Pacifique, est caractérisée par la présence de vastes communautés de vers tubicoles Siboglinidae *Ridgeia piscesae* (Figure 1.11E) (Southward *et al.* 1995; Sarrazin *et al.* 1997; Tsurumi & Tunnicliffe 2003) et la présence de Vesicomyidae (Grehan & Juniper 1996).

- Les bassins arrière-arcs du Pacifique ouest se caractérisent par une présence importante de communautés de gastéropodes symbiotiques Provannidae (*Alviniconcha* sp. et *Ifremeria nautilei*) (Figure 1.11F), de bivalves Mytilidae et Vesicomyidae ainsi que de crustacés cirripèdes (Tunnicliffe *et al.* 1998; Desbruyères *et al.* 2006).

- La dorsale indienne présente une composition faunique intermédiaire entre celle de la dorsale médio-Atlantique et de l'ouest du Pacifique avec des sites dominés par des crevettes du genre *Rimicaris*, des Mytilidae et des gastéropodes Provannidae (Van Dover *et al.* 2001).

Plus récemment, de nouvelles communautés hydrothermales localisées sur les dorsales médio-océanique Arctique (AMOR), Jan Mayen et Mohn dans l'océan Arctique ont été décrites (Pedersen *et al.* 2010; Schander *et al.* 2010). Le champ hydrothermal Loki's Castle (AMOR) abritait de denses populations de polychètes Siboglinidae *Sclerolinum contortum*, associées à de fortes densités de gastéropodes *Pseudosetia griegi* et *Skenea spp.* (Pedersen *et al.* 2010).

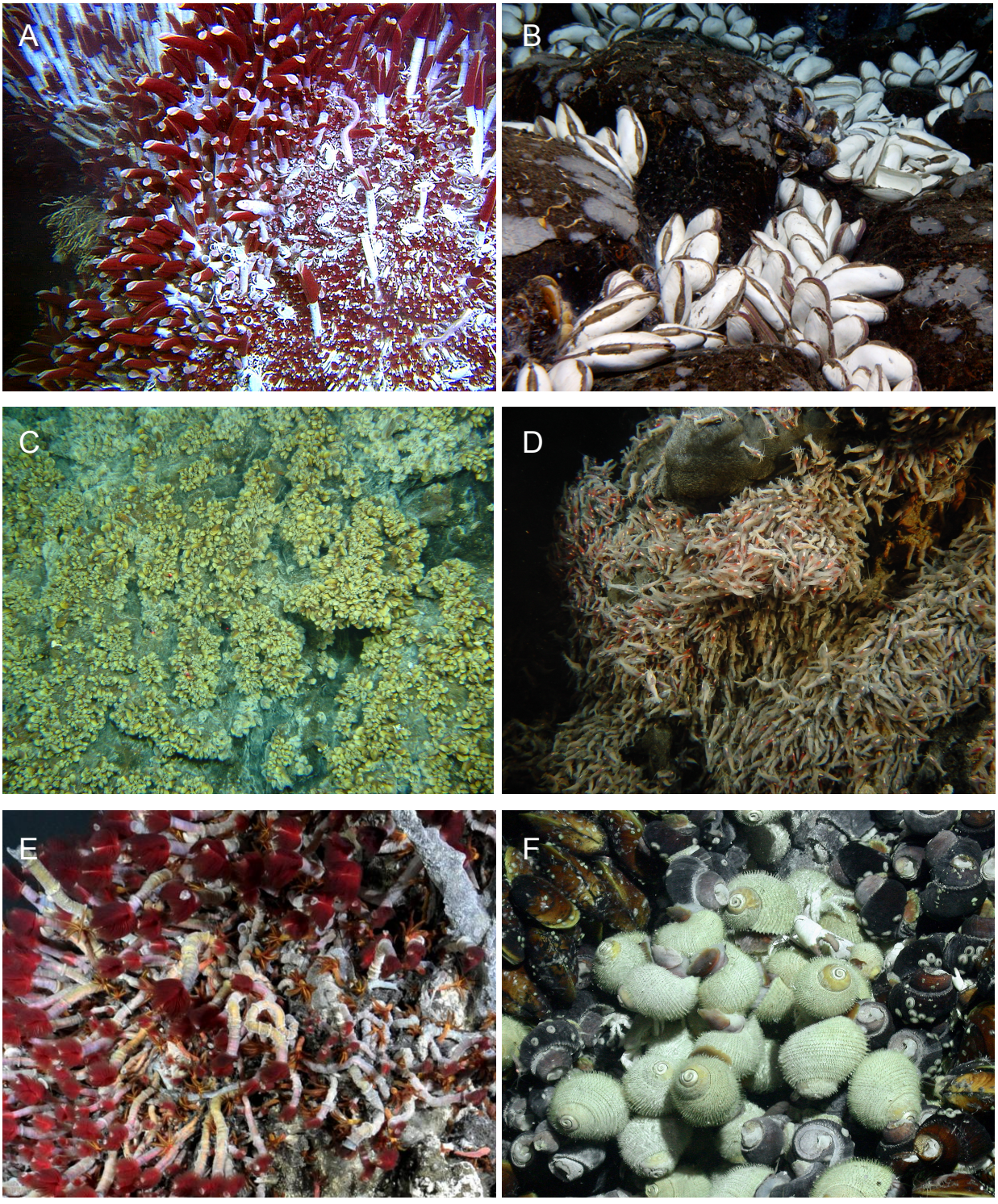


Figure 1.11. Espèces dominantes de quatre dorsales océaniques. (A) la dorsale du Pacifique oriental avec la présence de *Calyptogena magnifica* © *Woods Hole Oceanographic Institution* et d'assemblages de (B) *Riftia pachyptila* © *Lutz 2013* ; (C) la MAR avec de denses populations de *Bathymodiolus azoricus* © *EXOMAR 2005, Ifremer* et de (D) *Rimicaris exoculata* © *EXOMAR 2005, Ifremer* ; (E) la dorsale Juan de Fuca avec de fortes densités de *Ridgeia piscesae* © *Ocean Networks Canada* ; et (F) les bassins arrière-arcs du Pacifique ouest avec la présence d'*Alviniconcha* sp. © *Schmidt Ocean Institute*.

1.4. Les processus écologiques responsables de la structuration et de l'organisation des communautés fauniques à l'échelle d'un site

Les assemblages de faune prospérant dans les écosystèmes hydrothermaux colonisent d'étroits gradients de mélange entre fluide et eau de mer, sur les substrats durs ou meubles. Les organismes se maintiennent sur cette interface physique et chimique en fonction de leur capacité à résister à l'agressivité du milieu (anoxie, acidité, métaux lourds, sulfures, radioactivité) (Tunnicliffe 1991; Vismann 1991), de leurs besoins trophiques (Levesque *et al.* 2003) ainsi que des interactions biotiques (Micheli *et al.* 2002; Mullineaux *et al.* 2003) sans que l'on connaisse l'influence relative de ces différents facteurs et les mécanismes de contrôle. Il en résulte une distribution en mosaïque des espèces à l'échelle d'un site (Sarrazin & Juniper 1999).

1.4.1. Une zonation le long des gradients environnementaux

À l'échelle des sites hydrothermaux, la distribution des espèces est essentiellement liée aux mécanismes de filtres environnementaux (Sarrazin *et al.* 1999) en lien étroit avec l'hétérogénéité de l'habitat (Jones *et al.* 1994; Sarrazin *et al.* 1997). Cette hétérogénéité est accentuée par les variations temporelles de l'activité hydrothermale et, par conséquent, des caractéristiques chimiques. Il en résulte la formation d'une multitude d'habitats dont les conditions influencent la distribution des espèces (Shank *et al.* 1998; Sarrazin & Juniper 1999; Podowski *et al.* 2010).

Parmi les nombreux éléments physiques et chimiques contribuant à l'hétérogénéité de l'habitat, la température (proxy du mélange fluide hydrothermal-eau de mer ambiante) figure parmi les variables environnementales les plus étudiées (Shank *et al.* 1998; Bates *et al.* 2005; Podowski *et al.* 2010). L'étude de la zonation des assemblages de la dorsale du Pacifique oriental montre ainsi que les zones proches des émissions hydrothermales, caractérisées par des températures élevées (environ 30°C) ainsi qu'une forte variabilité, sont colonisées par des communautés d'*Alvinella pompejana*. Cette variabilité a par ailleurs été montrée comme étant plus contraignante pour les espèces que les températures moyennes (Sarrazin *et al.* 1999; Cuvelier *et al.* 2011a). Au fur et à mesure de l'éloignement de ces zones d'émissions, les températures deviennent plus faibles et tendent à se stabiliser. Ainsi, des

communautés de Siboglinidae (*Riftia pachyptila*, *Tevnia jerichonana* et *Oasisia alvinae*) colonisent les zones de diffusions actives entre 10 et 20°C et des communautés de Mytilidae *Bathymodiolus thermophilus* et Vesicomyidae *Calyptogena magnifica* se trouvent dans les zones de diffusions modérées à environ 10°C (Fustec *et al.* 1987; Shank *et al.* 1998). Les sulfures ainsi que les différentes formes chimiques de cet élément sont également évoqués comme étant des facteurs majeurs de structuration des communautés hydrothermales (Luther *et al.* 2001; Matabos *et al.* 2008a). La concentration en oxygène dissous, élément indispensable à la vie mais également à la chimiosynthèse, est un facteur abiotique encore difficile à mesurer dans l'environnement hydrothermal. Pourtant, les variations temporelles des fluides hydrothermaux génèrent par intermittence des conditions anoxiques et hypoxiques dans l'habitat (Johnson *et al.* 1988b; Fisher *et al.* 2007), auxquelles les organismes doivent s'adapter (Luther *et al.* 2012). La composition chimique du fluide hydrothermal en métaux dissous peut également exercer une forte influence sur la structuration des communautés biologiques (Desbruyères *et al.* 2000; Sarradin *et al.* 2008). La distribution des espèces face aux divers éléments contenus dans le fluide hydrothermal dépend des adaptations physiologiques et des mécanismes cellulaires mis en place par les espèces afin de s'adapter aux conditions fluctuantes de l'habitat.

1.4.2. Le rôle des interactions biotiques

Les interactions biotiques sont également des facteurs déterminants de la distribution et de la structure des communautés hydrothermales (Levesque *et al.* 2003). Ces interactions peuvent être négatives (prédation, compétition, territorialité) ou positives (facilitation, production d'habitat).

La compétition pour l'espace et la ressource alimentaire est prépondérante dans le milieu hydrothermal. Ce partitionnement de l'espace se manifeste par de la compétition (Micheli *et al.* 2002) et de la territorialité (Grelon *et al.* 2006; Gaudron *et al.* 2015) qui augmenteraient de la périphérie aux zones de diffusions vigoureuses où la production primaire est importante (Mullineaux *et al.* 2003; Gollner *et al.* 2015). Le partitionnement de la ressource alimentaire exerce également une influence importante sur la distribution des espèces (Levesque *et al.* 2006; Limén & Juniper 2006). À titre d'exemple, les polychètes *Paralvinella palmiformis* et *Paralvinella pandorae* sont deux espèces partageant un régime alimentaire

commun (Levesque *et al.* 2003). Ainsi, lorsque *P. palmiformis* et *P. pandorae* partagent le même habitat, les individus de *P. pandorae* présentent une taille inférieure que lorsque *P. palmiformis* est absent, suggérant l'existence d'une exclusion compétitive pour la ressource alimentaire (Levesque *et al.* 2003). La prédation est également un processus biologique présent dans l'habitat hydrothermal (Tunnicliffe *et al.* 1990; Gebruk *et al.* 2000; Sancho *et al.* 2005). Ainsi, certaines espèces de polychètes Polynoidae seraient l'une des principales causes de mortalité des polychètes Siboglinidae (Tunnicliffe *et al.* 1990). D'autres espèces, comme les poissons zoarcidés *Thermarces cerberus*, dont l'alimentation est principalement basée sur les gastéropodes *Lepetodrilus elevatus*, permettraient de réguler le comportement brouteur de ces patelles et d'ainsi libérer de l'espace et de la ressource alimentaire. Ceci favoriserait la croissance des Siboglinidae et le recrutement de nombreux autres invertébrés (Figure 1.12) (Sancho *et al.* 2005).

Figure 1.12. *Thermarces cerberus* entouré de ses proies *Lepetodrilus elevatus* © *Lutz, 2013*.

La facilitation est une interaction positive jouant également un rôle dans la distribution des organismes hydrothermaux (Mullineaux *et al.* 2000). Ce processus influence la structuration des communautés du fait que les premiers colonisateurs rendent plus favorables les conditions environnementales locales, permettant l'arrivée de nouvelles espèces. À titre d'exemple, le polychète *Paralvinella sulfincola* est une espèce considérée comme pionnière

du fait qu'elle colonise les nouvelles zones de substrats, où les conditions physiques et chimiques sont extrêmes (Juniper *et al.* 1992; Sarrazin *et al.* 1997). Ces populations de *P. sulfincola* favorisent les processus de déposition de marcasite (FeS_2) qui forment une croûte, atténuant ainsi les conditions physiques et chimiques locales (Juniper *et al.* 1992), ce qui faciliterait l'arrivée d'une seconde espèce, *P. palmiformis* (Sarrazin *et al.* 1997). Les espèces ingénieures peuvent également être à l'origine d'interactions positives. La structure physique de ces espèces augmente la complexité de l'habitat hydrothermal et par conséquent, le nombre de niches écologiques disponibles. Ces espèces offrent une surface de colonisation ainsi qu'une disponibilité en nourriture (Van Dover 2002a; Govenar & Fisher 2007). Elles peuvent également exercer une influence sur l'environnement ambiant. Ainsi, les polychètes Siboglinidae forment une symbiose avec des bactéries sulfo-oxydantes qui prélèvent des sulfures dans le milieu environnant (Cavanaugh *et al.* 1981). Cette activité biologique a pour conséquence de modifier les concentrations en sulfures dans le milieu.

Toutefois, l'influence des conditions abiotiques et celle des interactions biotiques ne sont pas dissociables. Ces deux composantes s'imbriquent et agissent en synergie dans la structuration des communautés. Il semblerait que l'intensité des interactions biotiques varie le long du gradient de production et d'intensité du flux hydrothermal (Mullineaux *et al.* 2003). Ainsi, les interactions négatives seraient prépondérantes dans les zones à température élevée (i.e. à forte influence du fluide hydrothermal) tandis que des interactions positives telle que la facilitation seraient prépondérantes dans les zones de température plus faible (i.e. à faible influence du fluide hydrothermal). L'environnement abiotique peut ainsi influencer les interactions biotiques et inversement.

1.5. Un habitat dynamique à toutes les échelles de temps et d'espace

1.5.1. Dynamique de l'environnement hydrothermal

Les écosystèmes hydrothermaux présentent une grande variabilité spatiale (du centimètre à plusieurs milliers de kilomètres) et temporelle (de la seconde à des millions d'années). Le mouvement des plaques tectoniques entraîne la formation et la disparition de barrières géographiques qui vont influencer la biogéographie des espèces à l'échelle des bassins océaniques sur des millions d'années. La durée de vie de l'activité hydrothermale est liée à

des évènements géodynamiques de type tectonique ou volcanique qui vont contrôler la géomorphologie du paysage et l'apparition et la disparition des sites (Haymon *et al.* 1993; Juniper & Tunnicliffe 1997). Le long des dorsales rapides, où l'activité volcanique et tectonique est plus intense, cette durée de vie n'excède pas quelques décennies et l'activité hydrothermale se déplace progressivement le long de la dorsale (Lalou *et al.* 1993). À l'inverse, le long des dorsales lentes, l'activité hydrothermale serait plus stable et la durée de vie des sites plus longue (Lalou *et al.* 1990). L'occurrence d'évènements stochastiques, comme des éruptions volcaniques ou des séismes, affecte aussi l'apparition et la disparition des habitats et des communautés associées à une échelle qui dépend également du taux d'accrétion des dorsales (Juniper & Tunnicliffe 1997; Macdonald 1998). De même, ces évènements peuvent être responsables d'importants bouleversements dans les conditions physiques et chimiques des habitats, et sont par ailleurs très souvent considérés comme étant d'importants facteurs affectant la succession écologique des communautés (Sarrazin *et al.* 1997; Shank *et al.* 1998). À l'échelle d'un édifice, le mélange du fluide hydrothermal et de l'eau de mer crée d'étroits gradients physiques et chimiques le long duquel les espèces se distribuent (Childress & Fisher 1992; Sarrazin *et al.* 1999; Levesque *et al.* 2003; De Busserolles *et al.* 2009). S'ajoute à ce gradient spatial une variabilité temporelle des conditions physiques et chimiques sur des échelles allant de quelques secondes à plusieurs heures. Elle résulte du mélange entre le fluide hydrothermal et l'eau de mer ambiante, dont la variabilité est, entre autres, gouvernée par le débit du fluide hydrothermal et les courants locaux (Johnson *et al.* 1988a; Chevaldonné *et al.* 1991). Ces courants profonds peuvent être contraints par des processus d'origine astronomique, à travers la variabilité périodique des marées (Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Sohn 2007; Barreyre *et al.* 2014b), et atmosphérique, par le passage des tempêtes de surface (Cannon & Pashinski 1990; Cannon & Thomson 1996; Thomson *et al.* 2003). La variabilité des conditions environnementales hydrothermales s'intègre ainsi le long d'un continuum d'échelles de temps et d'espace.

1.5.2. Succession des communautés hydrothermales

La succession écologique est définie comme un processus ordonné et directionnel impliquant des changements structurels et séquentiels au sein des communautés, conduisant à un écosystème stable (Odum 1969). Le concept de succession écologique permet d'appréhender les processus naturels d'évolution d'un écosystème comme une

succession d'états caractérisés par des communautés biologiques spécifiques. En milieu hydrothermal, la dynamique des communautés est déterminée par la création, l'évolution puis l'extinction d'une source de fluide au sein d'un habitat. Ainsi, une modification de l'intensité ou de la composition du fluide engendre des changements biogéochimiques au sein de l'habitat, et par conséquent une modification des communautés biologiques (Sarrazin *et al.* 1997; Shank *et al.* 1998; Marcus *et al.* 2009; Cuvelier *et al.* 2011b). La durée de vie des sites hydrothermaux, la stabilité de l'habitat et la fréquence des perturbations sont donc des variables prépondérantes dans l'établissement et l'évolution de la composition et la structuration des communautés. La succession des communautés fut étudiée sur un large éventail de systèmes hydrothermaux : la dorsale Juan de Fuca (Sarrazin *et al.* 1997; Tunnicliffe *et al.* 1997; Sarrazin & Juniper 1999; Tsurumi & Tunnicliffe 2001; Marcus *et al.* 2009), la dorsale du Pacifique oriental (Shank *et al.* 1998) ou bien encore la dorsale médio-Atlantique (Cuvelier *et al.* 2011a). Selon la nature des évènements, la dynamique des communautés hydrothermales peut être linéaire et progressive (i.e. variation du débit de fluide, modification du substrat, changement des caractéristiques chimiques du milieu, influence des facteurs biotiques) ou abrupte (i.e. coulée de lave, initiation ou cessation de l'activité hydrothermale).

Les recherches menées sur la succession des communautés hydrothermales ont souvent été initiées suite à des perturbations à grandes échelles tels que les évènements volcaniques ou tectoniques (Tunnicliffe *et al.* 1997; Tsurumi & Tunnicliffe 2001; Marcus *et al.* 2009). Ainsi, suite à une éruption survenue sur le site 9°50'N de la dorsale du Pacifique oriental, les nouvelles zones de diffusions hydrothermales ont été rapidement colonisées par des assemblages de vers Siboglinidae *Tevnia jerichonana* (Shank *et al.* 1998). Le déclin de l'activité hydrothermale et les modifications biogéochimiques associées ont permis l'installation de larges agrégations de vers Siboglinidae *Riftia pachyptila*, puis l'émergence de populations de Mytilidae *Bathymodiolus thermophilus* sur les substrats basaltiques adjacents (Shank *et al.* 1998). De même, une éruption survenue en 1986 sur le segment Cleft de la dorsale Juan de Fuca a offert l'opportunité d'étudier la succession des communautés entre 1988 et 1994 (Tsurumi & Tunnicliffe 2001). Deux ans après l'éruption, le site était marqué par une forte occupation de tapis bactériens, d'importants assemblages de vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* et une forte abondance de vers Alvinellidae *Paralvinella pandorae* (Tsurumi

& Tunnicliffe 2001). Les deux années qui ont suivi (1988-1990) ont été caractérisées par une diminution de la surface recouverte par les tapis bactériens, une croissance des vers Siboglinidae ainsi qu'une diminution de la taille des *P. pandorae*. Cinq ans après l'éruption, la plupart des cheminées à basse température étaient inactives, menant à une sénescence des communautés biologiques (Tsurumi & Tunnicliffe 2001). En absence de perturbations majeures, les modifications à plus fine échelle, principalement gouvernées par la diminution ou l'intensification du flux hydrothermal, influencent la structure et la succession des communautés hydrothermales (Sarrazin *et al.* 1997; Shank *et al.* 1998; Sarrazin & Juniper 1999; Mullineaux *et al.* 2000).

1.6. L'hydrothermalisme sur la dorsale Juan de Fuca

1.6.1. Site d'étude

1.6.1.1. Le segment Endeavour

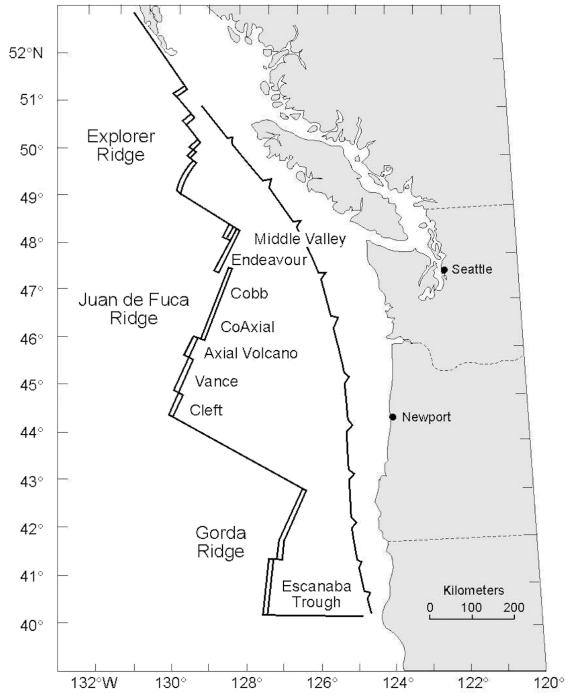


Figure 1.13. Segments de la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique). Tirée et modifiée de Cuvelier *et al*. 2014.

La dorsale Juan de Fuca, située dans le nord-est de l'océan Pacifique, se compose de sept segments, nommés du sud au nord, Cleft, Vance, Axial Volcano, CoAxial, Cobb, Endeavour et Middle Valley (Kelley *et al.* 2012; Jamieson *et al.* 2013; Clague *et al.* 2014) (Figure 1.13).

Parcourant approximativement une distance de 90 km, le segment Endeavour est localisé sur la partie nord de la dorsale Juan de Fuca, entre le segment Cobb et Middle Valley (Kelley *et al.* 2012). Ce segment se caractérise par un taux moyen d'accrétion d'environ 52 mm/an (DeMets *et al.* 2010). Cette zone géologiquement dynamique présente une forte activité hydrothermale, se traduisant par la présence de nombreuses structures actives et de zones diffuses, ce qui en fait l'un des segments de dorsale les plus actifs connu à ce jour (Kelley *et al.* 2012). La

chambre magmatique sous-jacente est localisée entre 2.1–3.3 km sous le plancher océanique (Wilcock *et al.* 2009). L'hydrothermalisme se concentre sur une section de 15 km, présentant cinq grands champs hydrothermaux séparés les uns des autres d'environ 2–3 km. Du sud vers le nord, ce segment se compose ainsi des champs Mothra, Main Endeavour (MEF), High Rise, Salty Dawg et Sasquatch (Kelley *et al.* 2012). La vallée axiale dans laquelle sont localisés ces champs est relativement étroite au niveau du champ Main Endeavour et s'élargit ensuite au nord et au sud. MEF et High Rise possèdent les plus grandes structures (cheminées hydrothermales) ainsi que les plus fortes émissions de fluides, où par ailleurs les plus fortes mesures de températures (~390 °C) du champ hydrothermal ont été relevées (Delaney *et al.* 1992). Le segment Endeavour a fait l'objet de nombreuses recherches depuis sa découverte en 1981 (Kelley *et al.* 2012) et sa forte activité hydrothermale et sismique a été une des raisons de l'installation de l'observatoire *Ocean Networks Canada*.

1.6.1.2. Le champ hydrothermal Main Endeavour

Main Endeavour (MEF, 47°57'N, 129°05'W) (Figure 1.14) a été découvert en 1982 (Tivey & Delaney 1986; Delaney *et al.* 1992) et fut depuis la cible de nombreuses études (Delaney *et al.* 1992; Butterfield *et al.* 1994; Chadwick & Embley 1994; Seyfried *et al.* 2003). Classée comme aire marine protégée en 2003, MEF fut la première zone hydrothermale protégée dans le monde. Ainsi, toute exploitation commerciale y est interdite et la recherche scientifique y est aujourd'hui restreinte à des sites spécifiques et soumise à un régime de conditions strictes. Actif depuis approximativement 2 400 ans (Jamieson *et al.* 2013), MEF compte près de 21 structures hydrothermales actives avec des températures comprises entre 370 et 390°C (Delaney *et al.* 1992; Clague *et al.* 2014). Leur répartition géographique divise l'activité hydrothermale en une partie nord et une partie sud. Chacune d'elle possède un fluide dont la composition chimique lui est spécifique et qui reste relativement constante d'une année à l'autre (Butterfield *et al.* 1994). Toutefois, les évènements sismiques sont fréquents dans la région et entraînent des modifications des zones d'émissions hydrothermales ainsi que d'importants bouleversements géochimiques au sein des fluides hydrothermaux (Lilley *et al.* 2003; Seewald *et al.* 2003; Seyfried *et al.* 2003). La forte densité de séismes présents au sein de la région pourrait expliquer le nombre important de structures et la forte intensité des émissions (Wilcock *et al.* 2009).

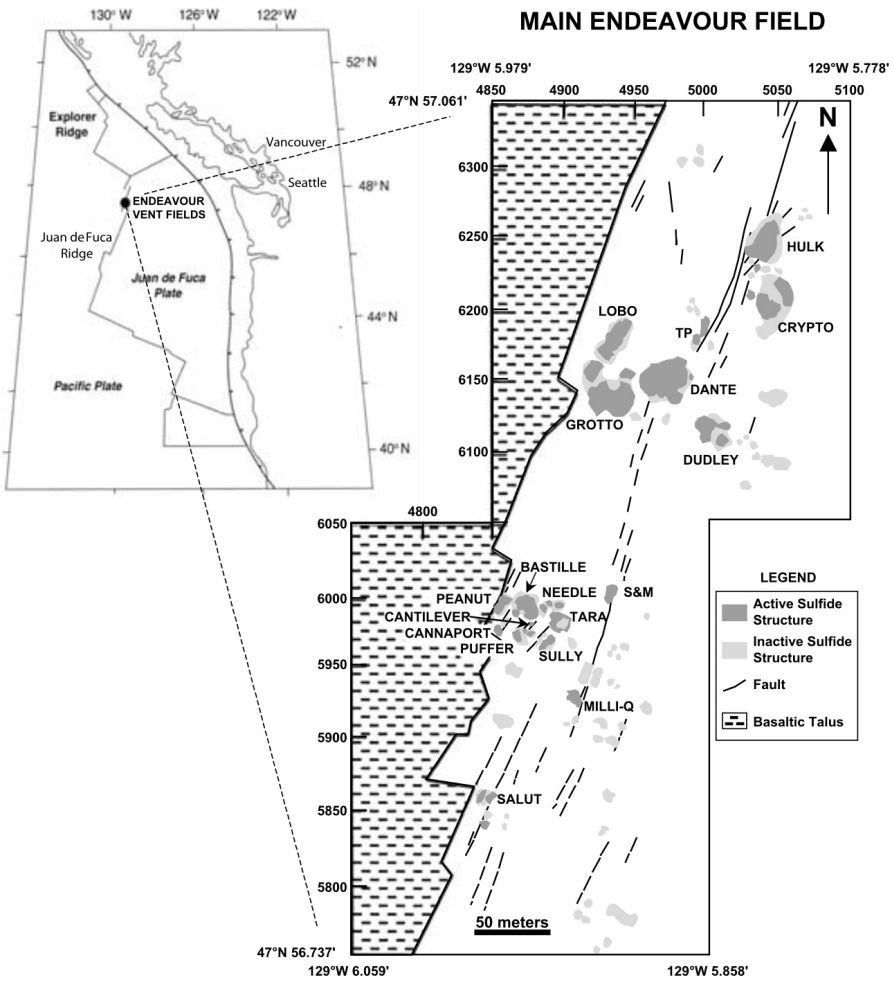


Figure 1.14. Localisation du champ hydrothermal Main Endeavour et des sites hydrothermaux. Tirée de Seewald *et al*. (2003).

1.6.1.3. L'édifice hydrothermal Grotto

Parmi les édifices recensés sur Main Endeavour, Grotto (47°56.958'N, 129°5.899'W) (Figure 1.15) est une structure hydrothermale active couvrant une surface d'environ 450 m^2 (Xu *et al.* 2014). Ce site se caractérise par une importante variabilité du flux hydrothermal à court terme. En revanche, l'absence de tendance dans les analyses des séries temporelles long terme (< années) suggère une relative stabilité au cours des périodes marquées par de faibles activités sismiques (Xu *et al.* 2014). La structure de l'édifice présente une topographie particulière, avec une forme elliptique en fer-à-cheval et la présence d'une baie ouverte vers le nord (Figure 1.15). North Tower est l'une des cheminées hydrothermales majeure de l'édifice, atteignant une hauteur d'environ 10 m. Cette dernière se distingue par la présence de nombreux fumeurs noirs à son sommet et est couverte d'un nombre important de zones de flux diffus.

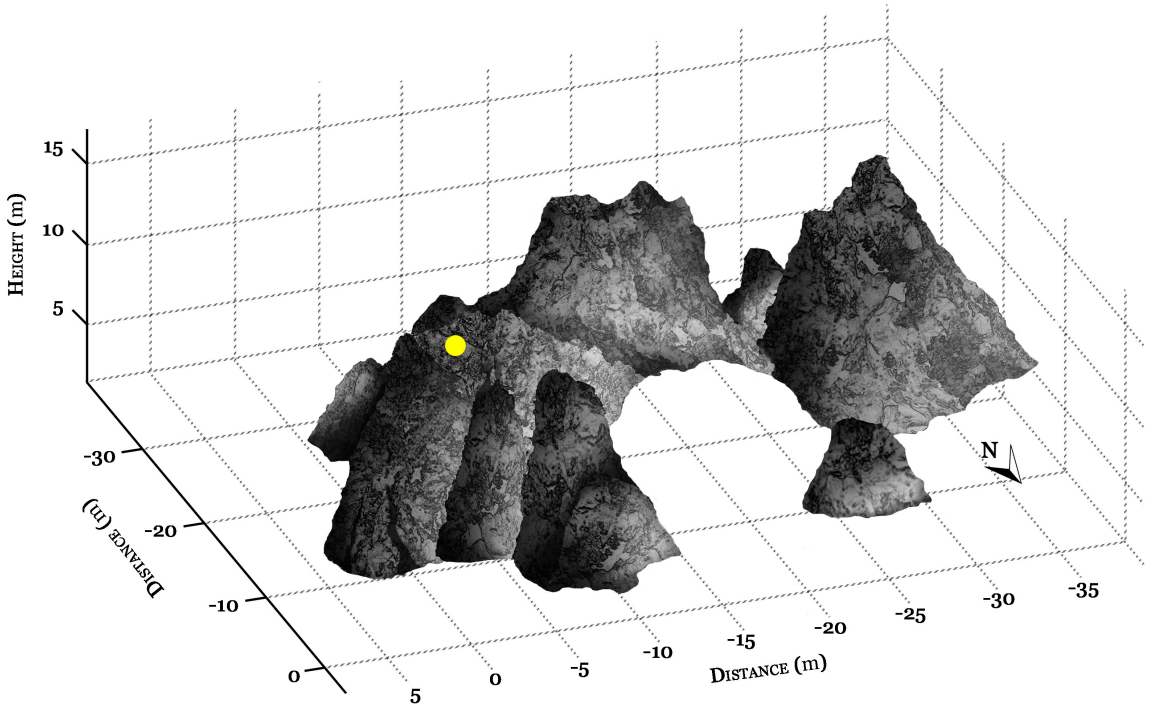


Figure 1.15. Représentation de l'édifice hydrothermal actif Grotto. Les distances sont établies à partir de COVIS, instrument de mesure déployé au sein de l'observatoire *Ocean Networks Canada*. Le point jaune représente le site d'installation des instruments de mesures et d'observations. Tirée de Lelièvre *et al*. (2017).

1.6.2. Écologie de la dorsale Juan de Fuca

1.6.2.1. *Ridgeia piscesae*, un ingénieur maître de ces lieux

Ridgeia piscesae (Jones 1985; Southward *et al.* 1995) est la seule espèce de Siboglinidae dominant le nord-est Pacifique. Cette dernière forme de vastes populations près des zones d'émissions hydrothermales de la dorsale Juan de Fuca (Sarrazin *et al.* 1997).

Cette espèce de Siboglinidae présente la particularité d'être morphologiquement plastique (Southward *et al.* 1995; Andersen *et al.* 2006), ce qui à l'origine lui a valu d'être décrite comme deux espèces distinctes, *Ridgeia piscesae* et *Ridgeia phaeophiale* (Jones 1985). L'avènement des approches génétiques et moléculaires a montré que ces morphotypes correspondaient en fait à une seule et unique espèce (Black *et al.* 1997, 1998; Carney *et al.* 2002). À l'heure actuelle, *R. piscesae* se distingue en deux écotypes contrastés. L'écotype « court-trapu » (Figure 1.16A-B) vit sur les flancs des cheminées hydrothermales actives où la température et les concentrations en sulfures sont élevées, mais où les concentrations en oxygène sont faibles (Urcuyo *et al.* 1998, 2003; Andersen *et al.* 2006). L'écotype « long-fin »

(Figure 1.16C-D) vit sur les affleurements rocheux des champs basaltiques ainsi que sur les structures hydrothermales, où la température et les concentrations de sulfures sont plus faibles et l'oxygène facilement disponible (Urcuyo *et al.* 2003; Andersen *et al.* 2006). Ce morphotype peut atteindre jusqu'à 1 m de hauteur et former de denses assemblages sur les basaltes (Urcuyo *et al.* 1998). L'occurrence de ces écotypes au sein de l'écosystème démontre la plasticité de *R. piscesae* à vivre dans une large gamme de conditions environnementales. Comme de nombreuses autres espèces de Siboglinidae (Govenar & Fisher 2007), *Ridgeia piscesae* est une espèce dite ingénieure et fondatrice (Urcuyo *et al.* 2003; Tunnicliffe *et al.* 2014) dont la présence tend à augmenter la diversité locale (Govenar *et al.* 2002; Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Urcuyo *et al.* 2003; Tunnicliffe *et al.* 2014).

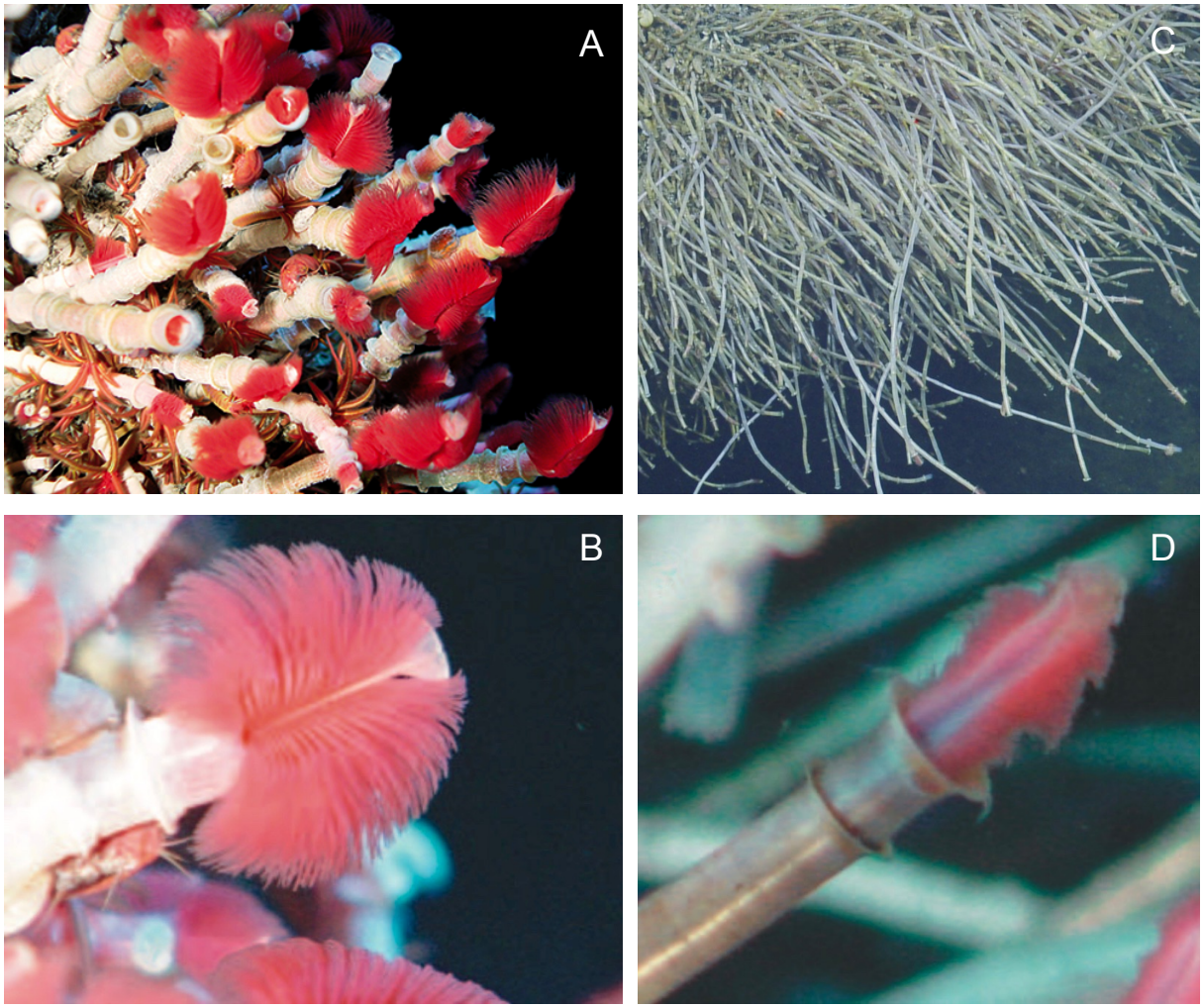


Figure 1.16. Morphotypes de *Ridgeia piscesae*. (A) morphotype « court-trapu » © *Tunnicliffe, V. & Juniper, K.* et son (B) panache branchial © *Flores, J.* ; (C) morphotype « long-fin » © *E/V Nautilus, 2016* et son (D) panache branchial © *Flores, J.*

1.6.2.2. Succession écologique des communautés

L'étude des communautés fauniques associées à l'édifice hydrothermal Smoke & Mirrors (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) a permis de révéler six assemblages distincts, correspondant à différents états de succession (Sarrazin *et al.* 1997). Ces assemblages et leur diversité respective ornementent l'édifice sous la forme de mosaïque, dont les transitions d'un assemblage à l'autre sont principalement amorcées par des variations de flux de fluide (Sarrazin *et al.* 1997; Sarrazin & Juniper 1999). Le modèle se décline comme suit : les environnements de pôles chauds, tels que ceux formés par les surfaces nouvellement formées et au contact direct avec les émissions hydrothermales, sont composés d'une espèce de polychète Alvinellidae, *Paralvinella sulfincola*, qui partage son habitat avec des copépodes. Cette espèce, considérée comme pionnière (Juniper *et al.* 1992; Sarrazin *et al.* 1997), constitue d'importantes populations et caractérise l'assemblage de type I (Figure 1.17A). Ces populations de *P. sulfincola* contribuent à la formation de marcassite (FeS_2) jusqu'à former une croûte minérale réduisant la perméabilité et la porosité de la cheminée hydrothermale (Juniper *et al.* 1992). Cette activité biologique a pour conséquence de rendre les conditions physiques et chimiques du milieu ambiant plus tolérantes, facilitant la colonisation d'une seconde espèce de polychète Alvinellidae, *P. palmiformis*. La coexistence de ces deux espèces caractérise l'assemblage de type II (Sarrazin *et al.* 1997) (Figure 1.17B). L'assemblage de type III se caractérise par la présence de denses agrégations de *P. palmiformis* et par l'apparition d'une importante densité de gastéropodes *Lepetodrilus fucensis*, et dans une moindre mesure d'autres espèces de macrofaune (Sarrazin *et al.* 1997) (Figure 1.17C). La diminution progressive de l'activité hydrothermale et, par conséquent, de la température, s'associe à la colonisation de petits individus de *Ridgeia piscesae*, formant l'assemblage de type IV (Sarrazin *et al.* 1997) (Figure 1.17D). Cet assemblage se caractérise par la quasi-absence d'espèces appartenant au genre *Paralvinella*, mais à une forte proportion de gastéropodes. La croissance des Siboglinidae conduit à la formation d'une structure biogénique développée, menant à l'assemblage de type V (Figure 1.17E).

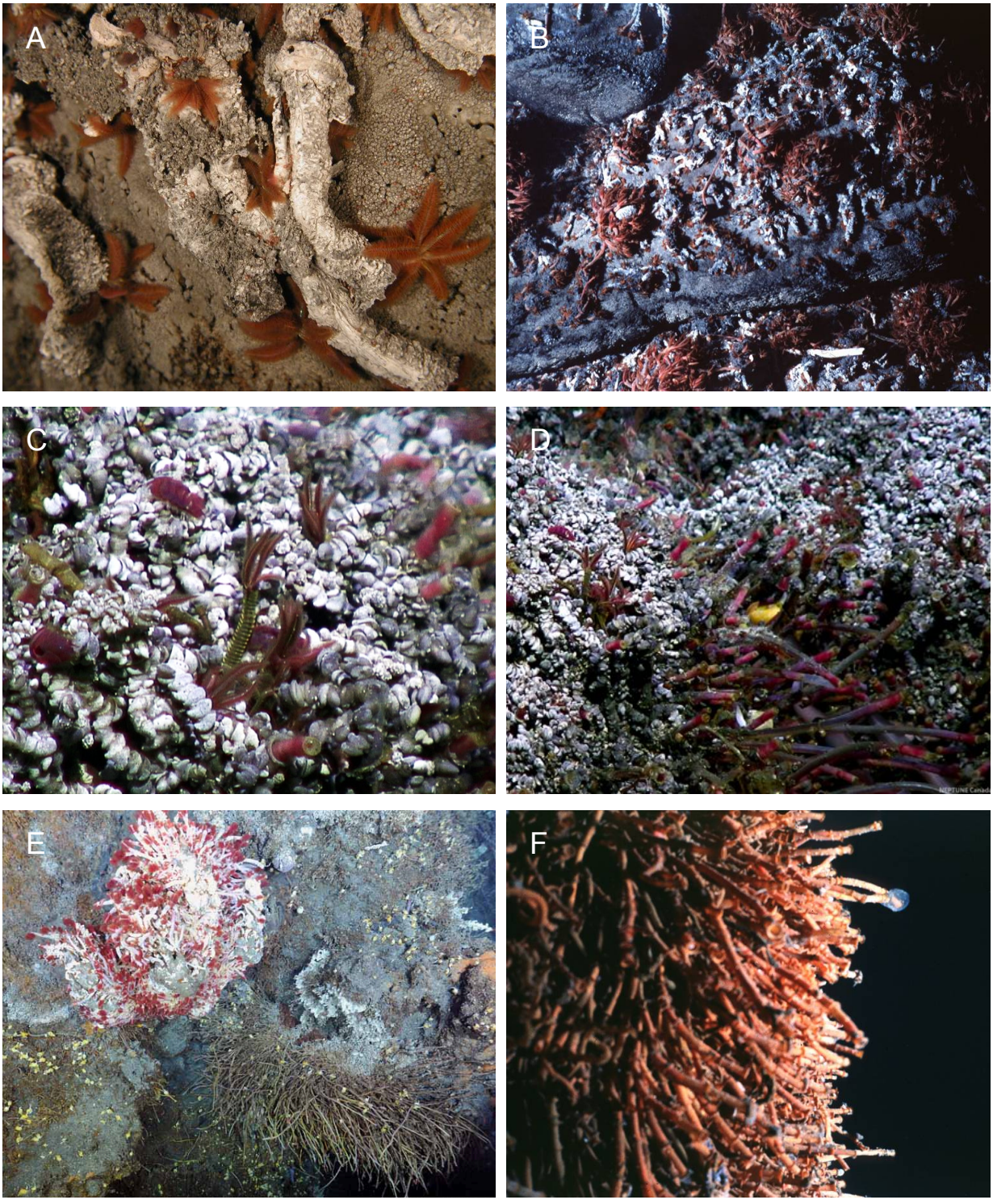


Figure 1.17. Stades de successions des communautés au niveau de la dorsale Juan de Fuca, Main Endeavour : (A) Assemblage I de *P. sulfincola* ; (B) Assemblage II de *P. sulfincola* et *P. palmiformis* ; (C) Assemblage III de *P. palmiformis* et *L. fucensis* ; (D) Assemblage IV avec une forte densité de *L. fucensis* et croissance de vers *R. piscesae* ; (E) Assemblage V de haut et faible flux ; (F) Assemblage VI de *R. piscesae* sénescents. © Sarrazin *et al*. 1997, *ROPOS & Ocean Networks Canada.*

Cette complexification et l'accroissement de l'hétérogénéité de l'habitat vont contribuer à l'augmentation de la diversité, de la densité et de la biomasse locale (Sarrazin *et al.* 1997; Govenar *et al.* 2002; Tsurumi & Tunnicliffe 2003). Enfin, la diminution de l'activité hydrothermale jusqu'à sa cessation engendre une phase sénescente où l'assemblage de *R. piscesae* et sa faune associée disparaissent progressivement (Sarrazin *et al.* 1997). Cette dernière phase, caractéristique d'un assemblage de type VI (Figure 1.17F), voit la colonisation de bactéries filamenteuses et une augmentation des organismes détritivores et nécrophages. Des analyses minéralogiques de substrats recueillis au sein de ces six assemblages supportent une corrélation positive entre la succession des espèces et la minéralisation du substrat (Sarrazin *et al.* 2002).

1.6.3. L'observatoire *Ocean Networks Canada* : nouvelle passerelle vers le monde hydrothermal

1.6.3.1. Définition d'un observatoire fond de mer

Le terme « observatoire fond de mer » a été défini pour la première fois lors du Conseil National de Recherches (Board *et al.* 2000). Un observatoire fond de mer y est ainsi décrit comme étant « *un système d'instrumentation fixe et automatisé, dont les instruments et modules sont connectés, soit par acoustique ou via une boite de jonction à une bouée de surface, soit par un câble relié à la terre. Ces observatoires disposent d'une capacité d'énergie et de communication [...]* ». L'objectif de ces observatoires est d'instaurer une approche multi-disciplinaire en développant et en déployant une gamme d'instruments qui, ensemble, observent et mesurent en continu et en un point fixe, la variabilité temporelle des environnements marins, des conditions du milieu et de la faune qui y vit (Barnes *et al.* 2007; Juniper *et al.* 2007). Les observatoires grands fonds offrent donc aux scientifiques une opportunité d'étudier de manière pluridisciplinaire plusieurs processus interdépendants à une échelle temporelle jamais observée auparavant. Ainsi, le réseau câblé *Ocean Networks Canada*, situé dans l'océan Pacifique au large de la côte ouest de l'île de Vancouver, acquiert des données océanographiques et des images vidéo à haute fréquence sur le long terme grâce à des instruments déployés sur le fond.

1.6.3.2. L'infrastructure *Ocean Networks Canada*

Ocean Networks Canada (ONC) est un organisme sans but lucratif fondé en 2007 par l'université de Victoria. Il a pour mandat de développer, gérer et exploiter les observatoires sous-marins câblés NEPTUNE-Canada (*North-East Pacific Time-series Undersea Networked Experiments*) et VENUS (*Victoria Experimental Network Under the Sea*). Ces derniers constituent à eux deux le plus grand observatoire sous-marin pluridisciplinaire au monde (Figure 1.18). Ces observatoires câblés collectent des données pluridisciplinaires en temps réel et quasi-continu sur les processus géologiques, physiques, chimiques et biologiques du nord-est de l'océan Pacifique, sur de longues échelles de temps, favorisant les études multidisciplinaires et interactives (Taylor 2009; Barnes *et al.* 2013).

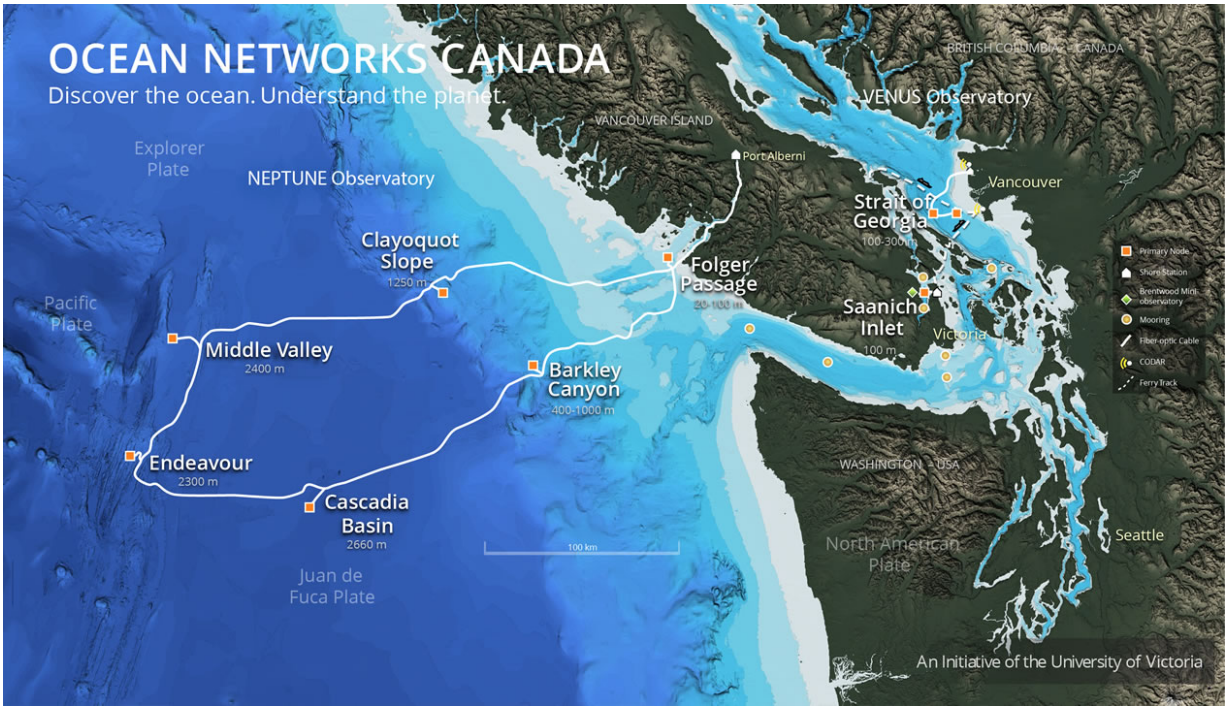


Figure 1.18. Représentation de l'observatoire *Ocean Networks Canada* (Colombie-Britannique, Canada) © *Ocean Networks Canada*.

Avec une durée de vie prévisionnelle de 25 ans, l'infrastructure sous-marine NEPTUNE-Canada repose sur une boucle de 800 km de câbles électriques et de fibre optique connectés à six sites instrumentés (nœuds) situés dans différents écosystèmes, allant de la zone côtière (Folger Passage) jusqu'à la dorsale Juan de Fuca (Endeavour et Middle Valley), en passant par le talus continental (Clayoquot Slope et Barkley Canyon) et la plaine abyssale (Cascadia

Basin). Toutes les données enregistrées sont archivées et publiquement disponibles en temps réel via le portail de données Oceans 2.0 d'ONC (http://www.oceannetworks.ca).

Le nœud Endeavour de l'observatoire fournit de l'énergie à trois sites instrumentés (Figure 1.19). Ces sites sont tous localisés à une profondeur moyenne d'environ 2 km et la recherche est principalement focalisée sur la tectonique des plaques, la sismicité, le volcanisme et la dynamique des écosystèmes hydrothermaux.

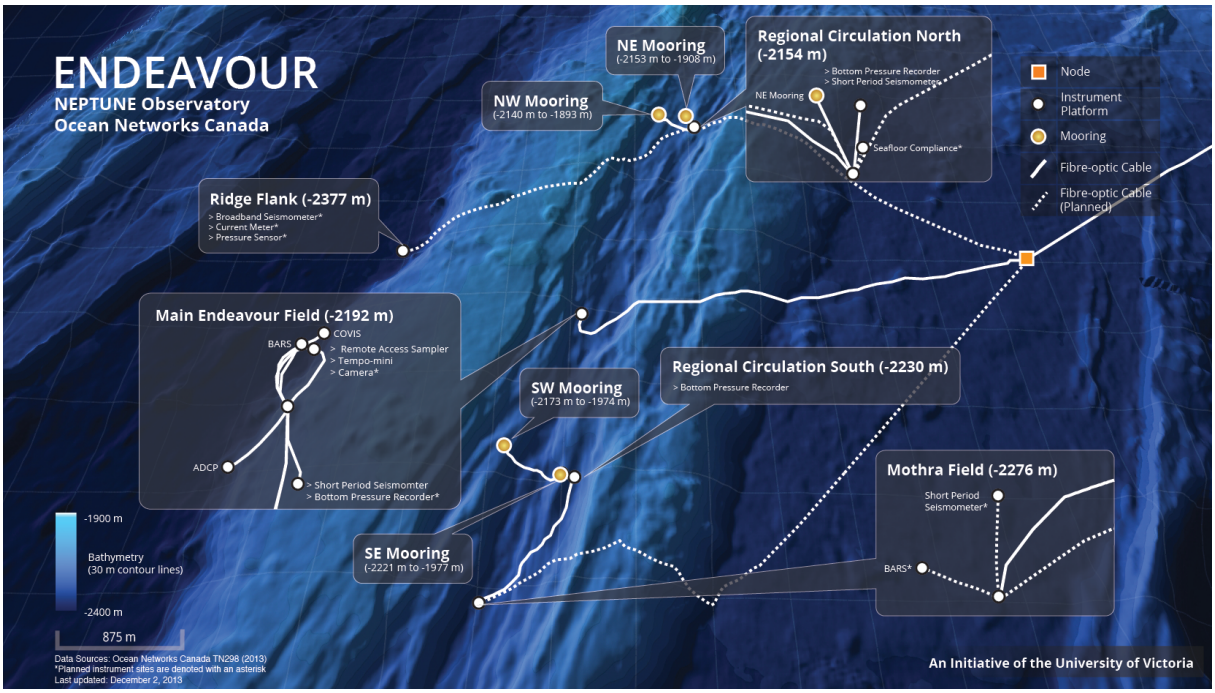


Figure 1.19. Représentation du nœud Endeavour localisé sur la dorsale Juan de Fuca et alimentant en énergie trois sites d'instrumentation. © *Ocean Networks Canada*.

1.6.3.3. L'édifice Grotto : un site sous haute surveillance

L'édifice hydrothermal Grotto est équipé de divers instruments de mesure géophysiques, sismiques, océanographiques, acoustiques et géochimiques ainsi que d'un module d'observation écologique nommé TEMPO-mini (Auffret *et al.* 2009) (Tableau 1.1). Ces instruments sont déployés sur ou à proximité de l'édifice Grotto. La diversité des disciplines et des instruments déployés fait de Grotto l'un des sites majeurs de l'observatoire ONC. Le second site, situé au nord de Main Endeavour et de l'édifice Grotto, inclut l'installation d'une sonde de pression profonde (BPR) et d'un sismomètre. Enfin, le troisième et dernier site,

localisé au sud de MEF au niveau du champ hydrothermal Mothra, comprend l'installation d'un sismomètre.

Tableau 1.1. Instruments de mesures et d'observations déployés sur l'édifice Grotto. Tableau récapitulant les différentes variables mesurées, leurs fréquences de mesures/observations ainsi que les principaux investigateurs.

Instruments	Variables mesurées	Fréquence de mesures/observations	Investigateurs
TEMPO-mini	Observation faune	Séquences vidéo 20 minutes/4 heures UTC 2:00 à 22:00	Sarradin P-M. Sarrazin J.
ADCP 600 kHz *Acoustic Current Doppler Profiler*	Processus hydrodynamiques	1 mesure/seconde	Mihály S.
BARS *Benthic and Resistivity Sensors*	T°C fluide hydrothermal pur	1 mesure/20 secondes	Mihály S. Lilley M.
COVIS Multibeam Sonar *Cabled Observatory Vent Imaging Sonar*	Flux hydrothermal	1 mesure/heure	Xu G. Bemis K.
Geosense Short Period Seismometer	Amplitude séisme	Séisme	Heeseman M. Wilcock W.
Nikon D800 DSLR	Observation faune	1 image/4 heures UTC 4:00 à 20:00	Matabos M.
Sondes autonomes (i-buttons) de températures de la zone TEMPO-mini	Température	1 mesure/heure	Lee R. Matabos M.
Chaînes de températures autonomes autour de TEMPO-mini	Température	1 mesure/heure	Sarradin P-M. Sarrazin J.
RAS *Sampler Remote Access*	Température fluide diffus zone TEMPO Echantillonneur fluide diffus	1 mesure/seconde 1 mesure/2 semaines	Butterfield D.
Aanderaa Optode sur Tempo-mini (S/N 186)	Oxygène Température	1 mesure/30 secondes	Sarradin P-M. Sarrazin J.

Déployé dès le lancement du réseau sur l'édifice Grotto à 2 196 m de profondeur, TEMPO-mini est un module écologique d'observation autonome conçu et développé par les chercheurs, ingénieurs et techniciens du centre Ifremer de Brest (France) dans le but

d'étudier la dynamique temporelle de la faune hydrothermale et de son habitat (Auffret *et al.* 2009) (Figure 1.20A). Le module est équipé de 6 projecteurs LED de 20 W et d'une caméra Axis Q1755 munie d'un capteur d'image 1/30 Progressive Scan CMOS (*Complimentary Metal-Oxide Semiconductor*) 2 Megapixels qui enregistre des séquences vidéo d'une résolution de 1440 × 1080 pixels avec un nombre de 24 images enregistrées par seconde.

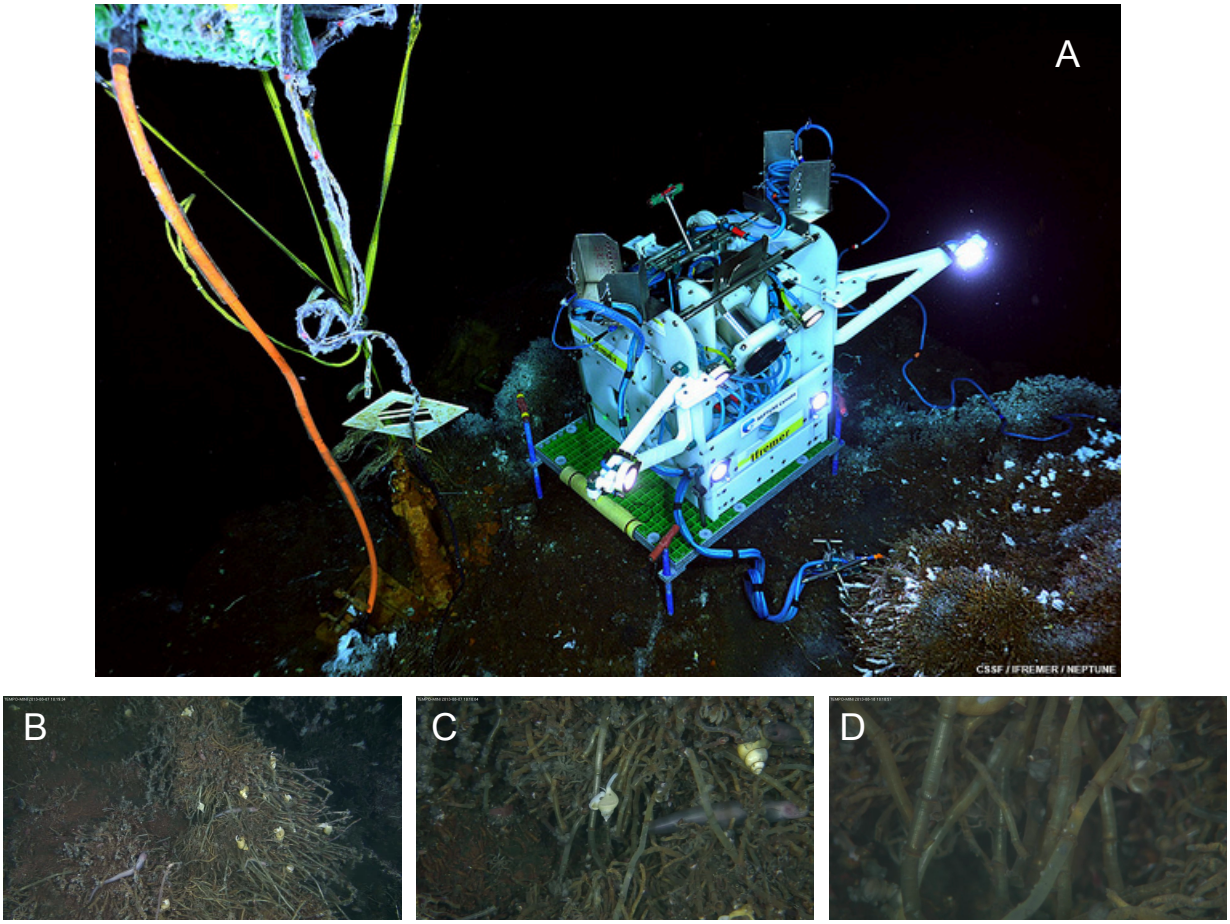


Figure 1.20. (A) Photographie du module écologique d'observation TEMPO-mini développé par les chercheurs, ingénieurs et techniciens du centre Ifremer de Brest (France) ainsi que ses différents champs de vision : (B) vue générale ; (C) vue intermédiaire et (D) vue zoomée. Le module est déployé à 2 196 m de profondeur sur l'édifice hydrothermal actif Grotto. Sa caméra est centrée sur un assemblage de vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* et sa faune associée. La fréquence d'observation de TEMPO-mini est programmée à 20 minutes toutes les 4 heures pendant lesquelles les différents champs de vision se succèdent © *Ocean Networks Canada/Ifremer*.

Comme dans la plupart des écosystèmes marins, le *biofouling*, ou encrassement biologique, est un problème qui est également rencontré au sein des écosystèmes hydrothermaux (Sarrazin *et al.* 2007). Afin de conserver une qualité d'image optimale, un film transparent d'oxyde métallique a été appliqué sur les surfaces concernées, permettant une électrolyse

de l'eau de mer et la production d'hypochlorite anti-biologique (Delauney *et al.* 2010), réduisant ainsi les nuisances générées par le biofouling. TEMPO-mini acquiert en temps réel et de façon semi-continue des données d'imagerie vidéo avec une fréquence d'observation programmée pour un enregistrement d'une séquence vidéo de 20 minutes toutes les 4 heures. Au cours de l'enregistrement, trois champs de visions définis comme « vue générale » (Figure 1.20B), « vue intermédiaire » (Figure 1.20C) et « vue zoomée » (Figure 1.20D) se succèdent. Dans ce travail de thèse, l'étude de la dynamique temporelle des communautés de macrofaune a été appréhendée à partir de deux champs de vision, la vue générale (surface filmée : 0.431 m^2) et intermédiaire (surface filmée : 0.036 m^2). La caméra du module est centrée sur un assemblage de vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* décrit comme étant une communauté de type V de faible flux (Sarrazin *et al.* 1997). En parallèle de l'observation écologique, TEMPO-mini est couplé à une chaîne de thermistance composée de 10 sondes de température (T601 à T610) espacées d'un mètre, ainsi que d'une optode Aanderaa mesurant la concentration en oxygène et la température, déployée à 30-40 cm de l'assemblage filmé par la caméra.

1.7. Problématique et objectifs de la thèse

Notre connaissance des environnements hydrothermaux résulte des importants efforts menés ces dernières décennies pour échantillonner les communautés biologiques lors de missions océanographiques ponctuelles qui ne permettent pas l'échantillonnage à haute fréquence sur de longues périodes de temps (Glover et al. 2010). Le manque d'observations continues et pluridisciplinaires restreint grandement nos connaissances actuelles sur l'influence des processus agissant à l'échelle sub-annuelle, tels que les variations saisonnières associées aux tempêtes (Cannon & Thomson 1996; Cannon & Pashinski 1997; Adams *et al.* 2011) ou à l'échelle journalière, comme les oscillations des marées (Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Barreyre *et al.* 2014b). Cette absence d'information constitue le principal obstacle à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes hydrothermaux puisqu'elle limite notre capacité à caractériser les rôles relatifs des perturbations et des événements cycliques sur la dynamique des communautés fauniques. Tant que la variabilité naturelle à haute fréquence du système restera non décrite, il sera impossible d'interpréter les changements agissant sur le plus long-terme, et donc de caractériser l'impact du changement climatique ou des activités humaines sur ces écosystèmes. Face à ce manque

d'information, les observatoires fond de mer offrent aux scientifiques des possibilités uniques d'étudier de manière pluridisciplinaire plusieurs processus interdépendants, sur des périodes allant de quelques secondes à plusieurs décennies. L'installation d'une partie de l'observatoire *Ocean Networks Canada* au niveau du segment Endeavour de la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique), une région hydrothermale active, a pour objectif entre autres de répondre à ces interrogations. Ces nouvelles données permettront d'acquérir des connaissances fondamentales sur le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes hydrothermaux.

Ainsi, deux grands volets caractérisent cette thèse. Dans un premier temps, à travers un échantillonnage mené sur l'édifice hydrothermal Grotto, ce manuscrit visera à caractériser la diversité et l'écologie trophique des communautés associées aux assemblages de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* au cours de la succession écologique. Dans un second temps, ce manuscrit a pour objet d'appréhender la question du rôle de la dynamique temporelle des écosystèmes hydrothermaux au travers d'une approche observatoire fond de mer dont l'objectif est d'analyser les relations entre les variations temporelles de l'environnement et la dynamique des communautés de macrofaune associées aux sources hydrothermales. Basé sur le traitement d'imagerie vidéo et une approche multidisciplinaire facilitée par l'utilisation des données issues d'un des nœuds de l'observatoire *Ocean Networks Canada*, ce mémoire vise à caractériser la variabilité naturelle des écosystèmes hydrothermaux à différentes échelles de temps (mois, année). Ce travail s'est également accompagné d'un important développement méthodologique qui pourra être mis à profit par d'autres utilisateurs et adaptable à d'autres observatoires.

Les objectifs spécifiques de cette thèse sont :

- D'identifier la biodiversité, la structure ainsi que les relations trophiques des communautés hydrothermales associées aux assemblages de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* de l'édifice hydrothermal Grotto au cours de la succession écologique.

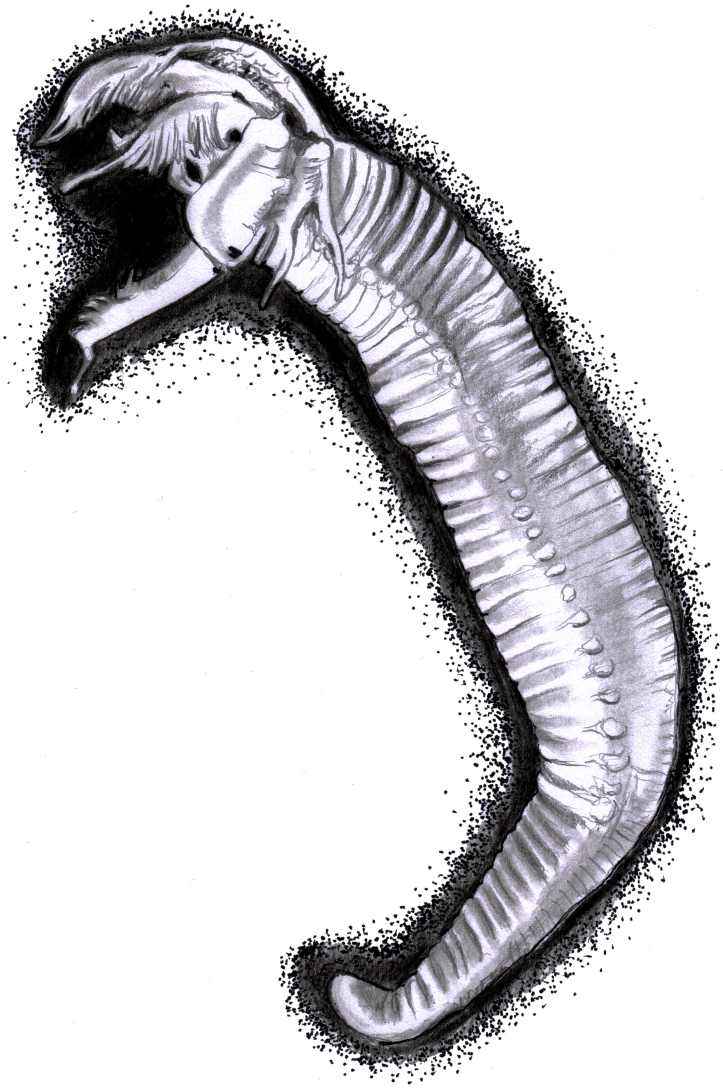
- De décrire la dynamique temporelle des communautés fauniques et caractériser les forçages environnementaux responsables de ces variations à l'aide des données issues des observatoires fond de mer.

- De proposer à la communauté scientifique une méthodologie générale basée sur l'utilisation de l'imagerie et des données observatoires dans l'évaluation de la dynamique temporelle des écosystèmes hydrothermaux et de préconiser une approche standardisée. Cette dernière permettra de visualiser quelles sont les données qui peuvent être extraites de l'imagerie et d'établir une méthodologie associée au traitement de ces données. Enfin, les avantages et inconvénients associés à l'utilisation de l'imagerie vidéo dans les études écologiques seront évoqués.

Le plan de cette thèse se décline en 4 chapitres, correspondant à ces trois objectifs spécifiques et à une discussion générale. Le **chapitre 2** traite de la structure des communautés de macrofaune et du réseau trophique associés aux assemblages de Siboglinidae *Ridgeia piscesae*. Il correspond à une publication actuellement soumise (Lelièvre *et al*. *Biogeosciences*, soumis le 3 octobre 2017). Le **chapitre 3** s'intéresse à la dynamique temporelle des communautés hydrothermales de l'édifice Grotto en fonction des facteurs environnementaux, ceci ayant fait l'objet d'une publication (Lelièvre *et al*. 2017). Le **chapitre 4** concerne les aspects méthodologiques explorés et développés au cours de ce travail. Il présente les données qu'il est possible d'extraire de l'imagerie vidéo, propose une méthodologie d'observation et montre l'importance des simulations numériques dans l'interprétation des résultats issus des périodogrammes. Ce chapitre fait également l'objet d'une publication en préparation (Lelièvre *et al*. *Marine Environmental Research*). Enfin, le **chapitre 5** discute de l'ensemble des résultats issus au cours de ce doctorat et propose diverses perspectives de recherches.

« 33% de la surface du Canada est sous l'eau et largement méconnue. Ne voulez-vous pas connaître ce que vous possédez, au Canada ? »

Robert Ballard



Paralvinella pandorae

CHAPITRE 2. DIVERSITÉ ET ÉCOLOGIE TROPHIQUE DES COMMUNAUTÉS HYDROTHERMALES DE L'ÉDIFICE GROTTO

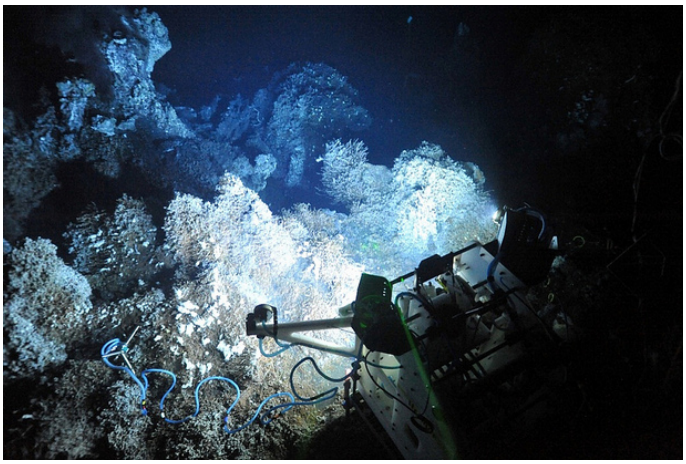


Figure 2.1. En haut : assemblage de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* près d'une zone d'émission diffuse sur le segment Endeavour (dorsale Juan de Fuca) © *Ocean Networks Canada*. En bas à gauche : module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice hydrothermal Grotto à 2196 m de profondeur © *Ocean Networks Canada*. En bas à droite : photographie des fumeurs noirs du site hydrothermal Sully (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) et des communautés de *R. piscesae* associées prise par le ROV *ROPOS* en 2004 © *National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)*.

Contexte

L'hypothèse de « l'hétérogénéité de l'habitat » proposée par MacArthur & MacArthur (1961) est un concept fondamental de l'écologie mettant en relation la composition faunique en fonction des attributs de l'habitat. Ce concept stipule que plus l'habitat est diversifié, plus la probabilité d'augmenter la diversité spécifique est importante. L'hétérogénéité intègre toutes les formes de variations des composantes environnementales, intervenant dans le temps et l'espace (Ostfeld *et al.* 1997). En ce sens, l'hétérogénéité influence la structure et la dynamique des communautés écologiques (Kolasa & Pickett 1991; Tilman 1994). Ainsi, la répartition des espèces observée à l'échelle d'un édifice hydrothermal semble être gouvernée par l'hétérogénéité de l'habitat et la théorie des niches écologiques (Sarrazin *et al.* 1999; Mullineaux *et al.* 2000; Luther *et al.* 2001; Micheli *et al.* 2002). L'hétérogénéité physique de l'habitat est accentuée par les variations temporelles de l'activité hydrothermale et ses caractéristiques chimiques. Il en résulte la formation d'une multitude de microhabitats dont les conditions, différentes de celles du milieu ambiant, influencent la distribution des espèces (Sarrazin & Juniper 1999; Sarrazin *et al.* 1999). L'environnement n'est pas la seule source d'hétérogénéité. La forte biomasse présente au sein des écosystèmes hydrothermaux est généralement liée à la dominance d'une espèce structurante, le plus souvent symbiotique et de grande taille. Ces espèces sont décrites comme « ingénieures » en raison du fait qu'elles modifient leur environnement (conditions hydrodynamiques, physiques et chimiques locales) *via* leurs propres structures physiques tridimensionnelles (espèces autogéniques) ou par leurs activités biologiques (espèces allogéniques) (Jones *et al.* 1994, 1997). Elles forment, par leurs densités et tailles, des structures physiques complexes qui accroissent le nombre de niches et influencent la distribution de la diversité locale (Urcuyo *et al.* 2003; Cordes *et al.* 2005; Govenar & Fisher 2007). Les structures biogéniques de ces espèces vont créer, par leur simple présence, un substrat de colonisation, un habitat ainsi qu'une source de nourriture propices à l'établissement de nombreuses espèces de macrofaune et de méiofaune (Bergquist *et al.* 2003; Govenar *et al.* 2005; Gollner *et al.* 2006; Zekely *et al.* 2006). Les denses populations de Siboglinidae *Ridgeia piscesae*, dont les tubes constituent une structure physique générant de l'hétérogénéité au sein de l'habitat (Urcuyo *et al.* 2003), renferment, dans la plupart des cas,

une diversité, densité et biomasse plus élevées que celles des environnements avoisinants (Govenar *et al.* 2002; Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Bergquist *et al.* 2007).

En plus de l'existence d'une forte hétérogénéité spatiale des communautés, les sources hydrothermales profondes ont en commun un réseau trophique basé sur la production chimiosynthétique (Childress & Fisher 1992). Les micro-organismes chimioautotrophes sont responsables du transfert de l'énergie chimique aux niveaux trophiques supérieurs. Ces derniers utilisent une large gamme de donneurs (e.g. H_2S, H_2, CH_4, Fe^{3+}, Cu^{2+}, Mn^{4+}, NH_4^+) et d'accepteurs (e.g. O_2, NO_3^-, SO_4^{2-}) d'électrons comme sources d'énergie (Hügler & Sievert 2011), traduisant la forte diversité de micro-organismes au sein des environnements hydrothermaux. L'étude des réseaux trophiques permet de mieux comprendre le rôle de la biodiversité, des fonctions écologiques et des interactions spécifiques sur le fonctionnement des écosystèmes (Thompson *et al.* 2012). La première conception d'un modèle trophique dans le milieu hydrothermal a été réalisée sur le site Rose Garden de la dorsale des Galápagos en 1983 (Hessler & Smithey 1983). Depuis, l'émergence des méthodes isotopiques a fortement contribué à l'augmentation et à l'amélioration des connaissances sur les relations trophiques des espèces hydrothermales (Conway *et al.* 1994; Colaço *et al.* 2002; Van Dover 2002b; Levesque *et al.* 2006; Bergquist *et al.* 2007; Limén *et al.* 2007; Soto 2009; De Busserolles *et al.* 2009; Levin *et al.* 2009; Gaudron *et al.* 2012; Sweetman *et al.* 2013; Govenar *et al.* 2015; Portail *et al.* 2016). Les réseaux trophiques de ces communautés s'organisent selon une base commune représentée par les micro-organismes chimioautotrophes, dont l'énergie est issue de l'oxydation des éléments réduits contenus dans le fluide hydrothermal (Jannasch 1985; Childress & Fisher 1992). Cette production primaire s'exporte ensuite dans les niveaux trophiques supérieurs *via* les invertébrés à travers une ingestion directe (consommateurs primaires), ou indirecte par le biais de symbioses intracellulaires ou extracellulaires (Govenar 2012). Dans les niveaux trophiques supérieurs, les consommateurs secondaires sont représentés soit par des prédateurs inféodés aux sources hydrothermales, soit par des espèces abyssales attirées par la profusion de nourriture, contribuant ainsi à l'exportation de matière vers les écosystèmes avoisinants. Si les espèces symbiotiques sont responsables de la majorité de la biomasse des écosystèmes hydrothermaux, représentant potentiellement une ressource de nourriture importante, la prédation sur ces dernières reste très faible (Van Dover & Fry 1994; Govenar

et al. 2005; Bergquist *et al.* 2007; De Busserolles *et al.* 2009). Toutefois, ces espèces ingénieures semblent affecter la dynamique des réseaux trophiques à travers l'augmentation du nombre de niches trophiques et par conséquent, du niveau de partitionnement des ressources entre consommateurs (Levesque *et al.* 2003, 2006; Govenar & Fisher 2007; Levin *et al.* 2013; Gaudron *et al.* 2015; Govenar *et al.* 2015).

Peu d'échantillonnages biologiques ont été réalisés sur l'édifice hydrothermal Grotto et, à notre connaissance, aucune étude à ce jour ne s'est attachée à décrire la diversité de cet édifice. D'autres part, peu de travaux ont porté leur attention sur l'écologie trophique des communautés hydrothermales de la dorsale Juan de Fuca (Bergquist *et al.* 2007). Il est pourtant nécessaire et indispensable d'identifier les espèces qui colonisent l'édifice et de comprendre les relations trophiques qui caractérisent ces communautés afin d'avoir une vision intégrée et une meilleure interprétation des patrons temporels enregistrés *via* l'observatoire *Ocean Networks Canada*. Dans l'optique d'améliorer notre connaissance sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes chimiosynthétiques de la dorsale Juan de Fuca et plus particulièrement de l'édifice Grotto, les objectifs du présent chapitre visent à (*i*) caractériser quantitativement la diversité et la composition des communautés de macrofaune associées aux assemblages de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* de l'édifice Grotto et (*ii*) d'établir le réseau trophique de ces communautés à l'aide la méthode des isotopes stables du carbone et de l'azote au cours de la succession écologique.

Ce travail est présenté sous forme d'un article soumis le 3 octobre 2017 à la revue ***Biogeosciences***.

Lelièvre, Y., Sarrazin, J., Marticorena, J., Schaal, G., Day, T., Legendre, P., Hourdez, S. & Matabos, M. (2018). Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with siboglinid tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge. *Biogeosciences*, soumis le 3 octobre 2017.

Résumé. Les écosystèmes hydrothermaux de la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique) abritent de denses populations de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* dont la présence contribue à augmenter l'hétérogénéité de l'habitat et favoriser la diversité locale. Une description plus fine de la biodiversité et de la structure des communautés est nécessaire afin de mieux comprendre la distribution et de la dynamique des communautés hydrothermales profondes ainsi que les processus écologiques sous-jacents. Dans cette étude, nous avons évalué la composition, l'abondance, la diversité et la structure trophique de six assemblages de vers tubicoles, correspondant à différents stades de succession, échantillonnés sur l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) à 2196 m de profondeur. Un total de 36 taxons de macrofaune (incluant *R. piscesae*) ont été identifiés jusqu'à l'espèce. Bien que les polychètes constituaient le taxon le plus diversifié, les densités fauniques étaient dominées par les gastéropodes. La plupart des assemblages étaient numériquement dominés par les gastéropodes *Lepetodrilus fucensis* et *Depressigyra globulus* et le polychète *Amphisamytha carldarei*. Les diversités les plus élevées ont été trouvées dans les assemblages de Siboglinidae matures, caractérisés par une plus grande longueur de tubes. La biomasse élevée des brouteurs et le fort partitionnement des ressources à petite échelle illustre l'importance de la diversité microbienne libre dans le maintien des réseaux trophiques. Bien que l'espèce symbiotique *R. piscesae* constituait la majorité de la biomasse totale, l'absence de prédateurs spécialisés sur cette ressource nutritionnelle potentielle suggère un rôle structurant prédominant. Les réseaux trophiques ne semblaient pas être organisés principalement autour de relations prédateurs-proies. Bien que la complexité de la structure trophique augmentait avec les niveaux de successions écologiques, avec un nombre plus élevé de prédateurs dans les derniers stades, sa structure ne semblait pas être modifiée entre les différents assemblages. Nous suggérons que les gradients environnementaux créés par la structure biogénique des assemblages de vers tubicoles produisent une multitude de niches écologiques et contribuent au partage des ressources nutritionnelles, réduisant la pression de compétition pour les ressources alimentaires et permettant ainsi la coexistence des espèces.

Mots-clés : *dorsale Juan de Fuca; sources hydrothermales; Ridgeia piscesae; structure des communautés; diversité; isotopes stables; réseaux trophiques.*

Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge

Yann Lelièvre[1,2*], Jozée Sarrazin[1], Julien Marticorena[1], Gauthier Schaal[3], Thomas Day[1], Pierre Legendre[2], Stéphane Hourdez[4], Marjolaine Matabos[1]

[1]Ifremer, Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada. [3]Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UMR 6539 9 CNRS/UBO/IRD/Ifremer, BP 70, 29280, Plouzané, France. [4]Sorbonne Universités, UPMC Univ. Paris 06, CNRS UMR 7144, Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff, 29688 Roscoff, France. [5]CNRS, UMR7144, Station Biologique de Roscoff, 29680 Roscoff, France.

Abstract. Hydrothermal vent sites along the Juan de Fuca Ridge in the north-east Pacific host dense populations of *Ridgeia piscesae* tubeworms that promote habitat heterogeneity and local diversity. A detailed description of the biodiversity and community structure is needed to help understand the ecological processes that underlie the distribution and dynamics of deep-sea vent communities. Here, we assessed the composition, abundance, diversity and trophic structure of six tubeworm samples, corresponding to different successional stages, collected on the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge) at 2196 m depth. Including *R. piscesae*, a total of 36 macrofaunal taxa were identified to the species level. Although polychaetes made up the most diverse taxon, faunal densities were dominated by gastropods. Most tubeworm aggregations were numerically dominated by the gastropods *Lepetodrilus fucensis* and *Depressigyra globulus* and polychaete *Amphisamytha carldarei*. The highest diversities were found in tubeworm aggregations characterized by the longest tubes (18.5 ± 3.3 cm). The high biomass of grazers and high resource partitioning at small scale illustrates the importance of the diversity of free-living microbial communities in the maintenance of the food webs. Although symbiont-bearing invertebrates *R. piscesae* represented a large part of the total biomass, the low number of specialized predators on this potential food source suggests that its primary role lies in community structuring. Vent food webs did not appear to be organized through predator-prey relationships. For example,

although trophic structure complexity increased with ecological successional stages, showing a higher number of predators in the last stages, the food web structure itself did not change across assemblages. We suggest that environmental gradients provided by the biogenic structure of tubeworm bushes generate a multitude of ecological niches and contribute to the partitioning of nutritional resources, releasing communities from competition pressure for resources, thus allowing species co-existence.

Keywords: *Juan de Fuca Ridge; hydrothermal vents; Ridgeia piscesae; community structure; diversity; stable isotopes; food webs; successional stages.*

2.1. Introduction

Deep-sea hydrothermal vents occur along mid-ocean ridges and back-arc spreading centres, which are characterized by strong volcanic and tectonic activity. The resulting hydrothermal fluid fosters dense communities of highly specialized fauna that colonize the steep physical and chemical gradients created by the mixing of hot vent fluids with cold seawater. These communities are distributed according to species' physiological tolerance (Childress and Fisher, 1992; Luther et al., 2001), resource availability (De Busserolles et al., 2009; Levesque et al., 2003) and biotic interactions (Lenihan et al., 2008; Micheli et al., 2002; Mullineaux et al., 2000, 2003). Although the fauna are highly dissimilar between oceanic basins (Bachraty et al., 2009; Moalic et al., 2011), hydrothermal communities throughout the world share some ecological similarities including a food web based on chemosynthesis (Childress and Fisher, 1992), low species diversity compared with adjacent deep-sea and coastal benthic communities (Van Dover and Trask, 2000; Tunnicliffe, 1991), high levels of endemism (Ramirez-Llodra et al., 2007), and elevated biomass associated with the presence of large invertebrate species.

The high spatial heterogeneity of environmental conditions in vent ecosystems is amplified by stochastic and periodic temporal variation in hydrothermal activity, influencing the composition (Sarrazin et al., 1999), structure (Marcus et al., 2009; Sarrazin et al., 1997; Tsurumi and Tunnicliffe, 2001) and dynamics (Lelièvre et al., 2017; Nedoncelle et al., 2013, 2015; Sarrazin et al., 2014) of faunal communities. In addition, the complexity of vent

habitats is increased by engineer species, whose presence strongly contributes to the modification of the physical (temperature, hydrodynamics processes) and chemical (hydrogen sulfide, methane, oxygen, metals and other reduced chemicals) properties of the environment either by creating three-dimensional biogenic structures (autogenic species) or through their biological activity (allogeneic species) (Jones et al., 1994, 1997). Habitat provisioning and modification by engineer species increases the number of potential ecological niches and, consequently, influences species distribution and contributes to an increase in local diversity (Dreyer et al., 2005; Govenar and Fisher, 2007; Urcuyo et al., 2003). Engineer species promote local diversity through various ecological mechanisms (Bergquist et al., 2003), providing secondary substratum for colonization, a refuge from predation and unfavourable abiotic conditions and important food sources that enhance the development of macro- and meiofaunal communities (Dreyer et al., 2005; Galkin and Goroslavskaya, 2010; Gollner et al., 2006; Govenar et al., 2005, 2002; Govenar and Fisher, 2007; Turnipseed et al., 2003; Zekely et al., 2006).

Hydrothermal vent food webs are mainly based on local microbial chemosynthesis (Childress and Fisher, 1992), performed by free-living or/and symbiotic chemoautotrophic microorganisms that utilize the chemical energy released by the oxidation of reduced chemicals species (H_2, H_2S, CH_4) present in the hydrothermal fluids (Childress and Fisher, 1992). Several electron donors (e.g. H_2, H_2S, CH_4, NH_4^+) and electron acceptors (e.g. O_2, NO_3^-, SO_4^{2-}) can be used by these microorganisms as energy sources, converting inorganic carbon (e.g. CO_2) into simple carbohydrates (Fisher et al., 2007). Chemosynthetic primary production is exported to the upper trophic levels through direct ingestion (primary consumers), or through the presence of intra- or extracellular symbiosis. Upper trophic levels (secondary consumers) are represented by local predators and scavengers feeding on primary consumers and by abyssal species attracted by the profusion of food. Stable isotopes analysis is an important and efficient tool in studying trophic ecology and offers many advantages over traditional methods (behavioural observations, stomach content analyses), providing time-integrated overview of animal's diet over a long timescale. Nevertheless, the physiology of marine invertebrates is poorly documented, resulting to a lack of precision on the turnover rate of organism's tissues and therefore, the rate at which a consumer integrates the isotopic signal, leading to an uncertainty about trophic-step

fractionation (isotopic enrichment between preys and predators). Moreover, although trophic inferences using stable isotopes require the characterization of basal sources, this remains difficult in the hydrothermal environment due to sampling technological constraint. Despite this, the emergence of isotopic methods has opened new perspectives in the understanding of food-web functioning and the organization of species diversity within these ecosystems around the globe (Bergquist et al., 2007; De Busserolles et al., 2009; Van Dover, 2002; Erickson et al., 2009; Gaudron et al., 2012; Levesque et al., 2006; Levin et al., 2009; Limén et al., 2007; Portail et al., 2016; Soto, 2009; Sweetman et al., 2013). The carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) is an indicator of the food assimilated and remains relatively constant during trophic transfers (± 1‰). The kinetics of enzymes involved in the biosynthetic pathways of autotrophic organisms influence the carbon isotope ratio ($^{13}C/^{12}C$), allowing the discrimination between the sources fuelling the community (Conway et al., 1994; Van Dover and Fry, 1989). Nitrogen isotope composition ($\delta^{15}N$) provides information on trophic levels and becomes enriched in heavy isotopes at an average rate of ± 3.4‰ at each trophic level (Michener and Lajtha, 2008). At the community scale, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ signatures of all species in the ecosystem are used to retrace carbon and nitrogen fluxes along the trophic chain and, therefore, to reconstitute the food web (Levin and Michener, 2002). Despite the relatively low diversity of vent communities, ample evidence suggests that hydrothermal food-web structure is complex (Bergquist et al., 2007; Portail et al., 2016) including many trophic guilds (Bergquist et al., 2007; De Busserolles et al., 2009) and multiple sources of primary production (Van Dover and Fry, 1994). The carbon signature ($\delta^{13}C$) of primary producers differs according to their carbon fixation pathways that differentially fractionate inorganic carbon sources. Despite the fact that the nitrogen signature ($\delta^{15}N$) does not discriminate primary producers, the variability of $\delta^{15}N$ signatures can be associated to their origins and, also, to local biogeochemical processes (Bourbonnais et al., 2012; Portail et al., 2016). Moreover, due to its degradation in the water column, photosynthesis-derived organic matter is characterized by high $\delta^{15}N$ values in comparison with local vent microbial producers, which are associated with low or negative values characteristic of local inorganic nitrogen sources (Conway et al., 1994).

Active hydrothermal vents on the Juan de Fuca Ridge (north-east Pacific) are colonized by populations of the siboglinid polychaete *Ridgeia piscesae* forming dense faunal assemblages

in areas of high to low fluid flux activity (Southward et al., 1995). Diverse heterotrophic faunal species inhabit these tubeworm bushes, with a dominance of polychaete and gastropod species (Bergquist et al., 2007; Govenar et al., 2002; Marcus et al., 2009; Tsurumi and Tunnicliffe, 2001, 2003). To date, few studies have described the communities associated with the *R. piscesae* tubeworm assemblages of the Main Endeavour vent field, either in terms of diversity (Bergquist et al., 2007; Sarrazin et al., 1997) or trophic ecology (Bergquist et al., 2007). Six distinct faunal assemblages exhibiting patchy distributions have been identified on the Smoke & Mirrors hydrothermal edifice, and appear to represent different successional stages (Sarrazin et al., 1997). Since 2011, a camera installed on the *Ocean Networks Canada* cabled observatory has been recording high-resolution imagery of a *R. piscesae* tubeworm assemblage and its associated fauna on the active Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge). The processing of this data provided new insights on the influence of astronomic and atmospheric forcing on vent faunal dynamics (Cuvelier et al., 2014; Lelièvre et al., 2017), but thorough knowledge of the faunal communities observed by the camera is still needed to understand and interpret the temporal patterns and their underlying mechanisms. However, although video imagery is useful for investigating the spatial distribution of communities (Cuvelier et al., 2011; Sarrazin et al., 1997), species behaviour (Grelon et al., 2006; Matabos et al., 2015) and temporal dynamics of a sub-set of species (Cuvelier et al., 2014; Lelièvre et al., 2017), direct sampling is an essential and complementary approach for determining overall faunal composition, abundance and species diversity and assess functioning (Cuvelier et al., 2012). In this context, the objectives of the present study were: (i) to identify the composition and structure of three faunal assemblages associated with *R. piscesae* tubeworm bushes on the Grotto hydrothermal edifice, specifically with respect to density, biomass and species diversity; (ii) to characterize the trophic structure of these biological communities and (iii) to assess how diversity and trophic relationships vary over different successional stages.

2.2. Materials and methods

2.2.1. Geological setting

The Juan de Fuca Ridge (JdFR) (Fig. 2.2a) is an intermediate spreading-rate ridge between the Pacific and Juan de Fuca plates in the north-east Pacific Ocean. The Endeavour Segment

(47°57’N, 129°06’W) (Fig. 2.2.b) constitutes a ~ 90 km long section of the JdFR, bounded to the north by the Middle Valley and to the south by the Cobb Segment. It is characterized by a 500–1000 m wide axial valley whose walls reach up to 200 m in height (Delaney et al., 1992). The five major vent fields – Sasquatch, Salty Dawg, High Rise, Main Endeavour Field (MEF) and Mothra – found along the Endeavour axial valley are spaced regularly, about 2–3 km apart.

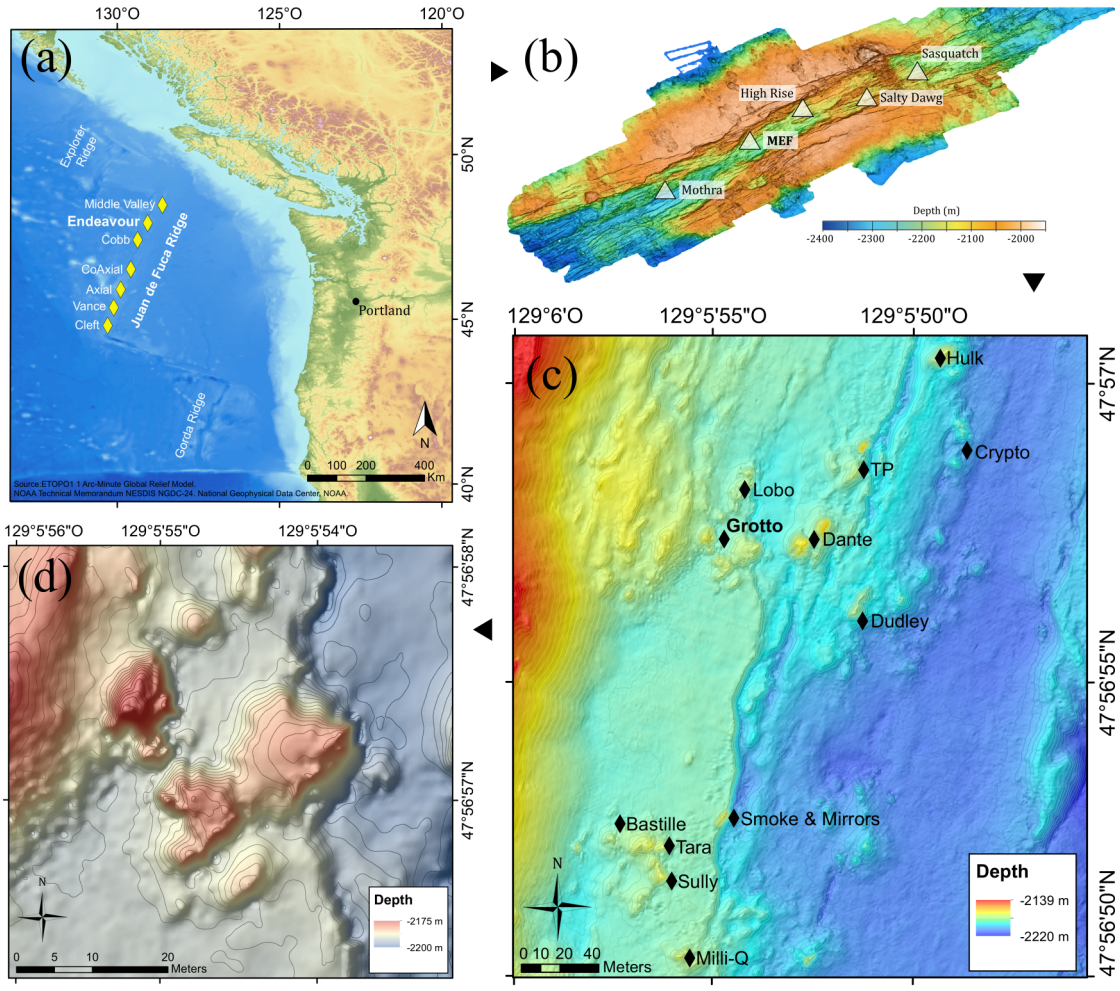


Figure 2.2. (a) Location of the Juan de Fuca Ridge system and the seven segments (yellow diamonds). (b) High-resolution bathymetric map of the Endeavour Segment, with the locations of the five main active vent fields (white triangle). (c) Location map of the Main Endeavour vent field indicating the positions of hydrothermal vent edifices (black diamonds). (d) Bathymetric map of the Grotto active hydrothermal edifice (47°56.958'N, 129°5.899'W). The 10 m high sulfide structure is located in the Main Endeavour vent field.

The MEF (Fig. 2.2c) is the most active of the five hydrothermal fields, with the presence of high-temperature (370-390°C), actively venting sulfide edifices and diffuse low-temperature

(10-25°C) venting areas (Delaney et al., 1992; Kelley et al., 2012). This vent field is the world's first hydrothermal marine protected area (Devey et al., 2007; Tunnicliffe and Thomson, 1999) and was selected as a target site for the deep-sea cabled observatory *Ocean Networks Canada*, providing unprecedented opportunities to better understand vent ecology. Within the MEF, Grotto (47°56.958'N, 129°5.899'W, Fig. 2.2d) is an active hydrothermal sulfide vent cluster (15 m long by 10 m wide by 10 m high) located at 2196 m depth that forms an open cove to the north. This edifice is characterized by high short-term variation in heat flux, but is stable across years (Xu et al., 2014). Like many other MEF hydrothermal edifices, the site is largely colonized by dense assemblages of *Ridgeia piscesae* (Polychaeta, Siboglinidae) with their associated fauna (Bergquist et al., 2007; Govenar et al., 2002; Sarrazin et al., 1997; Urcuyo et al., 2007).

2.2.2. Faunal assemblage sampling

Sampling took place during the ONC oceanographic cruises *Wiring the Abyss 2015 and 2016* from 25 August to 14 September 2015 on the *R/V Thomas G. Thompson*, and from 10 May to 29 May 2016 on the *E/V Nautilus*, respectively. Using the remotely operated vehicles (ROVs) *Jason* and *Hercules*, three samples of *Ridgeia piscesae* tubeworms and their associated fauna were sampled each year at different locations on the Grotto hydrothermal edifice (n=6; S1 to S6, Fig. 2.3). These samples corresponded to three distinct assemblages (assemblage III, assemblage IV and assemblage V low-flow) according to Sarrazin et al. (1997). For each sample, a checkerboard of 7 x 7 mm squares was first placed on each tubeworm sample to estimate the surface area. Then, the first suction sample was taken to recover the mobile fauna, followed by collection of tubeworms and their associated fauna, which were placed in a BioBox using the ROV's mechanical arm. A final suction sample on the bare surface was performed to recover the remaining fauna. The final sampled surface area was filmed with the ROV camera to estimate its surface using imagery (see protocol in Sarrazin et al. 1997).

2.2.3. Sample processing

2.2.3.1. Sample processing and identification

On board, all faunal samples were washed over stacked sieves (250 µm and 63 µm mesh sizes). Macrofaunal specimens (>250 µm) were preserved in 96 % ethanol and meiofauna

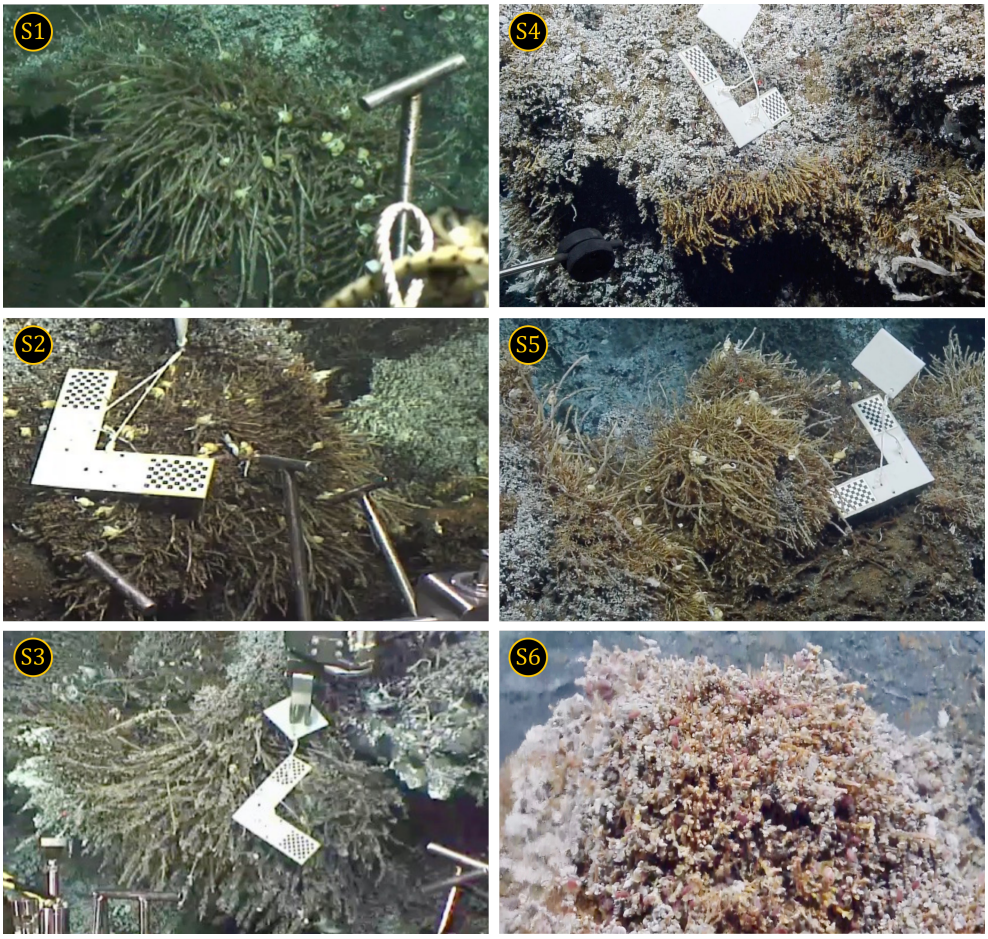


Figure 2.3. Hydrothermal samples collected on the Grotto edifice (Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge) during *Ocean Networks Canada* oceanographic cruises *Wiring the Abyss 2015 and 2016*.

(250 µm> x > 63 µm) in 10 % seawater formalin. In the laboratory, bushes of *Ridgeia piscesae* were thoroughly disassembled and each tube was washed and sieved a second time. All associated macrofaunal organisms were sorted, counted and identified to the lowest possible taxonomic level. Specimens whose identification was unclear were sent to experts for identification and/or description. Trophic guilds from the literature (symbiont host, bacterivore, scavenger/detritivore or predator) were compiled for each vent species (Table 1). For species with unknown diets, the compilation was based on trophic guilds identified from closely related species (within the same family). These were then compared to our isotopic results (see below).

Table 2.1. Trophic guild and nutritional modes of macrofaunal species associated with the *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages of the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge). An asterisk (*) marks the original description of the species.

Species	Trophic guil - Nutritional mode	Reference(s)
Annelida		
Polychaeta		
Siboglinidae		
Ridgeia piscesae	Symbiotic	Jones,1985*; Southward et al., 1995; Bergquist et al., 2007; This study
Maldanidae		
Nicomache venticola	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Blake and Hilbig, 1990*; Bergquist et al., 2007; This study
Dorvilleidae		
Ophryotrocha globopalpata	Predator	Blake and Hilbig, 1990*; Bergquist et al., 2007; This study
Orbiniidae		
Berkeleyia sp. nov.	Scavenger/detritivore - Suspension feeder	Jumars et al., 2015; This study
Hesionidae		
Hesiospina sp. nov.[(1)]	Predator	Bonifácio et al., *in preparation**; This study
Phyllodocidae		
Protomystides verenae	Predator	Blake and Hilbig, 1990*; Bergquist et al., 2007; This study
Polynoidae		
Branchinotogluma tunnicliffeae	Predator	Pettibone, 1988*; Bergquist et al., 2007; This study
Branchinotogluma sp.	Predator	-
Lepidonotopodium piscesae	Predator	Pettibone, 1988*; Levesque et al., 2006; Bergquist et al., 2007; This study
Levensteiniella kincaidi	Predator	Pettibone, 1985*; Bergquist et al., 2007; This study
Sigalionidae		
Pholoe courtneyae	Predator	Blake, 1995*; Sweetman et al., 2013
Syllidae		
Sphaerosyllis ridgensis	Predator	Blake and Hilbig, 1990*; Bergquist et al., 2007; This study
Alvinellidae		
Paralvinella dela	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer; suspension feeder	Detinova et al., 1988*; This study
Paralvinella palmiformis	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer; suspension feeder	Desbruyères and Laubier, 1986*; Desbruyères and Laubier, 1991; Levesque et al., 2003; This study
Paralvinella pandorae	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer; suspension feeder	Desbruyères and Laubier, 1986*; Desbruyères and Laubier, 1991; Levesque et al., 2003; This study
Paralvinella sulfincola	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer; suspension feeder	Tunnicliffe et al., 1993*; Levesque et al., 2003; This study
Ampharetidae		
Amphisamytha carldarei	Scavenger/detritivore - Surface deposit feeder or grazer	Stiller et al., 2013*; McHugh and Tunnicliffe, 1994; Bergquist et al., 2007; This study
Ctenodrilidae		
Raricirrus sp.	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Jumars et al., 2015
Spionidae		
Prionospio sp.	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Jumars et al., 2015
Mollusca		
Aplacophora		
Simrothiellidae		
Helicoradomenia juani	Predator	Scheltema and Kuzirian, 1991*; Bergquist et al., 2007; This study
Gastropoda		
Buccinidae		
Buccinum thermophilum	Scavenger/detritivore - Surface deposit feeder or grazer	Harasewych and Kantor, 2002*; Martell et al., 2002; This study
Provannidae		
Provanna variabilis	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Warén and Bouchet, 1986*; Bergquist et al., 2007; This study
Peltospiridae		
Depressigyra globulus	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Warén and Bouchet, 1989*; Bergquist et al., 2007; This study
Clypeosectidae		
Clypeosectus curvus	Predator	McLean, 1989*; Bergquist et al., 2007; This study
Lepetodrilidae		
Lepetodrilus fucensis	Symbiotic; Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer; suspension feeder	McLean, 1988*; Fox et al., 2002; Bates et al., 2007; Bergquist et al., 2007; This study
Arthropoda		
Arachnida		
Halacaridae		
Copidognathus papillatus	Predator	Krantz, 1982*; Bergquist et al., 2007; This study
Amphipoda		
Alicellidae		
Paralicella cf. vaporalis	-	Barnard and Ingram, 1990*
Calliopiidae		
Oradarea cf. walkeri	-	Shoemaker, 1930*
Letpamphopus sp.	-	-
Crustacea		
Philomedidae		
Euphilomedes climax	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Kornicker, 1991*; This study
Cytherudidae		
Xylocythere sp. nov.[(2)]	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Tanaka et al., *in preparation**; Maddocks and Steinceck, 1987; This study
Pycnogonida		
Ammotheidae		
Sericosura verenae	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Child, 1987*; Bergquist et al., 2007; This study
Sericosura venticola	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Child, 1987*; Bergquist et al., 2007; This study
Sericosura cf. dissita	Bacterivore - Surface deposit feeder or grazer	Child, 2000*; This study
Nemertea		
Unidentified	Predator	-
Echinodermata		
Ophiuroidae	-	-

[(1)]This species refers to *Hesiospina legendrei* that is currently under description (Bonifácio et al., *in preparation*)
[(2)]This species refers to *Xylocythere sarrazinae* that is currently under description (Tanaka et al., *in preparation*)

2.2.3.2. Habitat complexity and biomass

The *Ridgeia piscesae* tubes create a three-dimensional (3D) structure for other vent animals to colonize. An estimation of the tubeworm surface area available for the fauna and the volume for each sample provided a proxy for habitat complexity. Assuming that the tubes are cylinders erected vertically, tubeworm surface area was estimated by measuring lengthwise and crosswise (i.e. diameter) 10 % of the tubeworm tubes randomly selected. For each tubeworm sample, species density is therefore expressed in number of individuals per square meter of tubeworm surface (ind m^{-2}) to account for this 3D space (Marcus et al., 2009; Tsurumi and Tunnicliffe, 2001, 2003). Sampling volume was estimated by multiplying the mean tube length by the sampled surface area and faunal density was also expressed as ind m^{-3}. Biomass estimates were obtained from the total dry mass (DM) of a random sample of a few individuals (3-10) for each species. DM of each species corresponds to the mean of individual masses obtained after drying each individual at 80°C for 48 h, multiplied by the abundance of each species.

2.2.3.3. Stable isotope processing

Sample preparation for stable isotope analyses was specimen size-dependent. For large specimens, muscle tissue was dissected and used for stable isotope analyses. In the case of intermediate-size specimens, the gut content was removed before stable isotope analyses. For small species, entire individuals were analysed or pooled to reach the minimum required mass for isotopic analyses. Samples were freeze-dried and ground into a homogeneous powder using a ball mill or agate mortar. Approximately 1.3-1.4 mg of the powder was measured in tin capsules for isotope analyses. For species containing carbonates (i.e. gastropods, ostracods, amphipods, etc.), individuals were acidified to remove inorganic carbon. Acidification was carried out by the addition of 0.1 M HCl. The samples were then dried at 60°C for 24 h under a fume extractor to evaporate the acid. Five replicates per species were analysed. Carbon and nitrogen isotope ratios were determined using a Thermo Scientific FLASH EA 2000 elemental analyser coupled with a Thermo Scientific Delta V Plus isotope ratio mass spectrometer. Values are expressed in δ (‰) notation relative to Vienna Pee Dee Belemnite and atmospheric N2 as international standards for carbon and nitrogen, respectively, according to the formula: $\delta^{13}C$ or $\delta^{15}N = [(R_{sample}/R_{standard})-1] \times 10^3$ (in ‰) where

R is $^{13}C/^{12}C$ or $^{15}N/^{14}N$. Analytical precision based on repeated measurements of the same sample was below 0.3‰ for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$.

2.2.4. Statistical analyses

In the present study, *Ridgeia piscesae* was regarded as a habitat builder and thus discarded from the statistical analyses. Species-effort curves were computed for each faunal sample collected to assess the robustness of the sampling effort. Local diversity (i.e. α diversity) was estimated for each tubeworm sample from several complementary indices (Gray, 2000) using the vegan package in R (Oksanen et al., 2017): species richness (S), exponential Shannon entropy (D), Simpson's (1-λ') indices of species diversity and Pielou's evenness index (J').

2.3. Results

2.3.1. Species-effort curves, tubeworm structural complexity and diversity

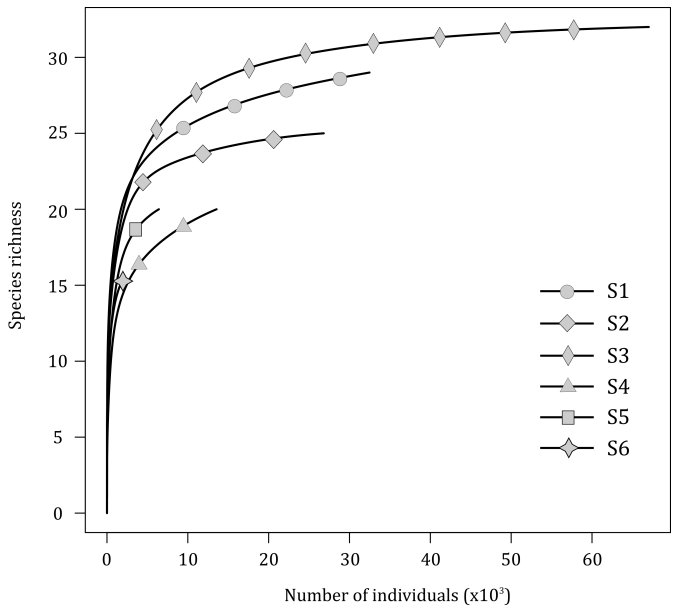


Figure 2.4. Rarefaction curves for species richness in six vent samples (S1 to S6) collected on the Grotto hydrothermal edifice.

The rarefaction curves (excluding *Ridgeia piscesae*; Fig. 2.4) showed that, overall, the collected samples (S1 to S6) gave a fairly good representation of the species diversity on the Grotto hydrothermal edifice. In 2015, sample S2 (24 species) and S3 (31 species) rarefaction curves seemed to reach a plateau. S1 cumulated a total of 28 macrofaunal species. The samples from year 2016 exhibited lower species richness and did not reach an asymptote. Samples S4 and S5 had both a macrofaunal species richness of 19 species, while only 14 species were found in sample S6 (Fig. 2.4).

Tubeworm surface areas and volumes of the samples were used as proxies for habitat complexity provided by the engineer species *R. piscesae* (Table 2.2). Samples S1 and S3 were characterized by a similar degree of structural complexity, with tubeworm surface of 4.27 and 4.26 m^2, respectively (Table 2.2). Sample S2 displayed a sampling area of less than half of that of S1 and S3 reaching a total tubeworm surface area of 1.63 m^2. Samples from 2016 were substantially smaller than those from 2015. Tubeworm surface areas varied between 0.1 and 0.57 m^2. To resume, the tube surface areas of the different samples were as follow: S1 > S3 > S2 > S5 > S6 > S4 (Table 2.2). Sample volumes were also strongly correlated (R^2_{adj} = 0.82; *p-value* = 0.008) to the tubeworm surface area for these Grotto samples and thus, can be used as an easily measurable proxy to estimate habitat complexity.

Alpha diversity measures showed that S4 displayed the lowest diversity (D = 2.605; 1-λ' = 0.550), followed by S6 (D = 3.998; 1-λ' = 0.633) and S5 (D = 4.348; 1-λ' = 0.697). The highest diversity values were observed S1 (D = 5.377; 1-λ'= 0.728), slightly lesser than S2 (D = 5.398; 1-λ'= 0.749) and S3 (Shannon D = 6.053; 1-λ' = 0.778). The S2 and S3 samples showed a more even distribution (J') of individuals among species than the other samples. In contrast, S4 had the lowest evenness (J'= 0.325) (Table 2.2). Species richness was significantly correlated with *R. piscesae* tube length (R^2_{adj} = 0.62, *p-value* = 0.039).

Table 2.2. Univariate measures of macrofaunal community structure associated with *Ridgeia piscesae* tubeworm bushes on the Grotto edifice: Sample Surface Area (SSA), Tube Height (TH), Tube Diameter (TD), volume (V), species richness (S), exponential of Shannon entropy (D), Simpson's diversity index (1-λ') and Pielou's evenness (J').

Sample	SSA (m^2)	TH (cm) ± sd	TD (cm) ± sd	TSA (m^2)	V (m^3)	S	D	1-λ'	J'
S1	0.12	17.14 ± 6.83	4.72 ± 0.82	4.27	0.02	28	5.377	0.728	0.505
S2	0.06	5.32 ± 2.47	2.24 ± 0.42	1.63	3.4×10^{-3}	24	5.398	0.749	0.531
S3	0.12	19.91 ± 9.31	5.48 ± 1.13	4.26	0.02	31	6.053	0.778	0.524
S4	0.02	7.15 ± 2.45	2.48 ± 0.57	0.57	1.1×10^{-3}	19	2.605	0.55	0.325
S5	0.02	3.46 ± 0.85	1.91 ± 0.34	0.10	5.4×10^{-4}	19	4.348	0.697	0.499
S6	0.01	6.15 ± 2.80	2.14 ± 0.43	0.18	7.5×10^{-3}	14	3.998	0.633	0.525

2.3.2. Composition and structure of Grotto vent communities

The species list and abundances for each sample collected within the Grotto hydrothermal edifice are provided in Table 2.3. A total of 148 005 individuals representing 35 macrofaunal species (excluding *Ridgeia piscesae*) were identified in the six tubeworm bushes (S1 to S6) sampled on the Grotto edifice. Overall, gastropods (5 species) and polychaetes (18 species)

Table 2.3. Percentage abundance x 100 (% Ab.), faunal density (D. ind m^{-2}), volume (V. ind m^{-3}) and relative biomass x 100 (% Biom.) of the different macrofaunal taxa (>250 µm) identified in the 6 sampling units (S1 to S6) on the Grotto edifice. The taxa were identified to the lowest possible taxonomical level.

Species	S1 - Assemblage V low-flow				S2 - Assemblage V low-flow				S3 - Assemblage V low-flow				S4 - Assemblage IV				S5 - Assemblage V low-flow				S6 - Assemblage III			
	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.	% Ab.	D. (ind m^{-2})	V. (ind m^{-3})	% Biom.
Annelida																								
Polychaeta																								
Maldanidae																								
Nicomache venticola	0.1	8	1604.5	0.2	0.1	14.1	7033.6	0.1	0.2	35.5	6363.3	1.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dorvilleidae																								
Ophryotrocha globopalpata	0.1	4.2	849.5	< 0.1	0.1	9.8	4893	< 0.1	1.3	202	36241.1	< 0.1	< 0.1	1.8	934.6	< 0.1	< 0.1	10	1851.9	< 0.1	0	0	0	0
Orbiniidae																								
Berkeleyia sp. nov.	0	0	0	0	0	0	0	0	< 0.1	6.3	1137.8	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hesionidae																								
Hesiospina sp. nov.	0.1	9.8	1982.1	< 0.1	0.1	10.4	5198.8	< 0.1	0.1	14.3	2570.6	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phyllodocidae																								
Protomystides verenae	< 0.1	0.5	94.4	< 0.1	< 0.1	0.6	305.8	< 0.1	< 0.1	0.2	42.1	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polynoidae																								
Bronchinotoglumo tunnicliffeae	< 0.1	0.7	141.6	< 0.1	0.1	9.2	4587.2	< 0.1	< 0.1	2.6	463.6	< 0.1	0.2	47.4	25233.7	0.2	< 0.1	20	3703.7	< 0.1	0.3	16.4	400	< 0.1
Bronchinotoglumo sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	< 0.1	1.8	934.6	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepidonotopodum piscesae	0	0	0	0	< 0.1	1.2	611.6	< 0.1	< 0.1	3.8	674.3	< 0.1	0.2	43.9	23364.5	0.9	0.1	50.1	9259.3	0.2	0.2	10.9	266.7	0.1
Levenstenia tinadi	0.1	8.2	1651.7	0.1	0.1	10.4	5198.8	< 0.1	< 0.1	4	716.4	< 0.1	< 0.1	3.5	1869.2	< 0.1	< 0.1	20	3703.7	< 0.1	0	0	0	0
Sigalionidae																								
Pholoe courtneyae	< 0.1	0.2	47.2	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syllidae																								
Sphaerosyllis ridgensis	3.6	257.6	51911.3	< 0.1	1	170.2	85015.3	< 0.1	1.7	262.6	47113.4	< 0.1	0	0	0	0	0.1	90.1	16666.7	< 0.1	0.1	5.5	133.3	< 0.1
Alvinellidae																								
Paralvinella déki	0	0	0	0	0	0	0	0	< 0.1	0.7	126.4	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Paralvinella palmiformis	0	0	0	0	0.1	10.4	5198.8	< 0.1	0.1	10.3	1854.2	0.1	3.3	726.4	386915.9	6.8	0.2	110.2	20370.4	0.8	0.7	43.6	1066.7	1.4
Paralvinella pandorae	< 0.1	0.7	141.6	< 0.1	< 0.1	2.5	1223.2	< 0.1	0.1	17.4	3118.4	< 0.1	0.1	17.6	9345.8	< 0.1	0.1	70.1	12963	< 0.1	5.4	354.3	8666.7	< 0.1
Paralvinella sulfincola	0	0	0	0	0	0	0	0	< 0.1	6.6	1179.9	0.1	0.6	122.8	65420.6	0.5	< 0.1	10	1851.9	< 0.1	0.2	10.9	266.7	0.1
Ampharetidae																								
Amphisamytha carlottarei	26.8	1932.1	389334.6	0.5	24.5	3367.5	1681651.4	0.5	34.8	5378.8	964938.9	1.8	0.4	80.7	42990.7	< 0.1	5.1	3004.6	555555.6	0.2	7.4	479.6	11733.3	0.1
Ctenodrilidae																								
Raricirrus sp.	< 0.1	0.2	47.2	< 0.1	0	0	0	0	< 0.1	1.9	337.1	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spionidae																								
Prionospio sp.	< 0.1	2.1	424.7	< 0.1	0	0	0	0	< 0.1	0.9	168.6	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mollusca																								
Aplacophora																								
Simrothiellidae																								
Helicoradomenia juani	3.7	263.7	53138.3	< 0.1	3.4	461.1	230275.2	< 0.1	5.6	861.9	154614.4	0.14	0.1	17.6	9345.8	< 0.1	1.3	791.2	146296.3	< 0.1	2	130.8	3200	< 0.1
Gastropoda																								
Buccinidae																								
Buccinum thermophilum	0.1	9.8	1982.1	3.2	0.1	18.4	9174.3	1.6	< 0.1	2.4	421.4	0.4	0	0	0	0	0.1	50.1	9259.3	5.8	0	0	0	0
Provannidae																								
Provanna variabilis	1.9	137	27607.4	2.2	1.6	224.8	112232.4	1.3	4.5	694.8	124652.3	6.8	0.3	61.4	32710.3	0.3	8.6	5117.8	946296.3	10	1.8	114.5	2800	0.4
Peltospiridae																								
Depressigyra globulus	10.8	779.9	157149.6	1.1	14.5	1986	999743.1	1.1	20.1	3105.4	557100.7	2.9	51.4	11294.7	6015887.9	13	44	26179.8	4840740.7	21	23.2	1515.1	37066.7	1.5
Clypeosectidae																								
Clypeosectus curvus	0.5	34.7	6984.4	0.1	0.2	20.2	10091.7	< 0.1	< 0.1	6.8	1222.1	< 0.1	0	0	0	0	0.1	50.1	9259.3	< 0.1	0	0	0	0
Lepetodrilidae																								
Lepetodrilus fucensis	42.7	3083.1	621283.6	12.5	39.5	5429.4	2711315	10.1	22.8	3519.5	631394.9	11.5	43	9457.6	5037383.2	19.4	30.1	17907.2	3311111.1	18.1	55	3586.1	87733.3	18.2
Arthropoda																								
Arachnida																								
Halacaridae																								
Copidognathus papillatus	4.9	349.6	70457.8	< 0.1	1.5	211.9	105810.4	< 0.1	4.9	754.7	135398.2	< 0.1	< 0.1	8.8	4672.9	< 0.1	< 0.1	60.1	11111.1	< 0.1	0	0	0	0
Amphipoda																								
Aoridae																								
Pontocrella cf. waporalis	< 0.1	1.6	330.3	< 0.1	< 0.1	6.1	3058.1	< 0.1	< 0.1	3.1	547.8	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calliopiidae																								
Orodiexi cf. walkeri	< 0.1	4.7	943.8	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Letpamphopus sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	< 0.1	3.5	1869.2	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea																								
Philomedidae																								
Euphilomedes climax	0.7	52	10476.6	< 0.1	10.9	1502.2	750152.9	0.1	0.2	23.3	4171.9	< 0.1	0.3	70.2	37383.2	< 0.1	9.1	5378.2	994444.4	< 0.1	3.3	218	5333.3	< 0.1
Cytheruldidae																								
Xylocythere sp. nov.	2.9	206.8	41670.6	< 0.1	1.4	188	93883.8	< 0.1	2.7	413	74083.4	< 0.1	< 0.1	7	3738.3	< 0.1	0.3	170.3	31481.5	< 0.1	0.1	5.5	133.3	< 0.1
Pycnogonida																								
Ammotheidae																								
Sericosura verenae	0.6	42.6	8589.0	< 0.1	0.6	84.5	42201.8	0.5	0.7	113.5	20354	0.8	0.1	24.6	13084.1	0.2	0.6	360.6	66666.7	1.2	0.4	27.3	666.7	0.2
Sericosura venticola	0.2	15.2	3067.5	< 0.1	0.1	8	3975.5	0.5	< 0.1	1.9	337.1	0.8	< 0.1	1.8	934.6	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
Sericosura cf. dissita	0.1	5.6	1132.6	< 0.1	< 0.1	1.2	611.6	0.5	< 0.1	0.7	126.4	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nemertea																								
Unidentified	< 0.1	1.2	236.0	< 0.1	0	0	0	0	< 0.1	2.8	505.7	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Echinodermata																								
Ophiuroidae	< 0.1	0.2	47.2	< 0.1	0	0	0	0	< 0.1	0.5	84.3	< 0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

respectively accounted for 69.5 ± 18.8 % and 16.3 ± 11.8 % of the total macrofaunal abundance. The numerically most abundant species were the gastropods *Lepetodrilus fucensis* and *Depressigyra globulus* as well as the polychaete *Amphisamytha carldarei*. The highest macrofaunal densities were observed in samples S5 (59 450 ind m^{-2}), S4 (23 784 ind m^{-2}), S3 (15 452 ind m^{-2}) and S2 (13 748 ind m^{-2}), whereas S1 and S6 had the lowest densities with 7 212 ind m^{-2} and 6 518 ind m^{-2}, respectively. A high percentage (30 %) of the species were only found in 1 or 2 samples.

More specifically, S1 was dominated by gastropod species such as *L. fucensis*, *D. globulus* and *Provanna variabilis* (Table 2.3). High densities contrasted with low biomass were observed for the ampharetid polychaete *A. carldarei* and the syllid polychaete *Sphaerosyllis ridgensis*. S2 was also dominated by *L. fucensis*, *D. globulus* and *A. carldarei*, with, however, a high proportion of ostracods *Euphilomedes climax* (Table 2.3). S3 was largely dominated by *A. carldarei* and, to a lesser extent, was almost equally dominated by *L. fucensis* and *D. globulus*. Polychaetes were also dominant, with the presence of *S. ridgensis*, the dorvilleid *Ophryotrocha globopalpata* and the maldanid *Nicomache venticola*. There were high densities of *P. variabilis*, the solenogaster *Helicoradomenia juani*, the halacarid *Copidognathus papillatus*, the ostracod *Xylocythere* sp. *n*ov. and the pycnogonid *Sericosura verenae* (Table 2.3). S4 was dominated by *L. fucensis* and *D. globulus* and, to a lesser extent, by the alvinellid polychaete *Paralvinella palmiformis* (Table 2.3). S5 was also dominated by *L. fucensis* and *D. globulus*, followed by *E. climax* and *P. variabilis* (Table 2.3). Finally, S6 was also dominated *L. fucensis* and *D. globulus* and, to a lesser extent, by *A. carldarei* and the alvinellid polychaete *Paralvinella pandorae* (Table 2.3).

2.3.3. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ isotopic composition

$\delta^{13}C$ values of the vent fauna ranged from −33.4 to −11.8 ‰ among the different samples (Fig. 2.5). In more details, $\delta^{13}C$ values ranged from −33.4 to −13.5 ‰ for S1, from −33.4 to −15.4 ‰ for S2 and from −32.4 to −14.7 ‰ for S3. Samples from S4, S5 and S6 displayed slightly narrower $\delta^{13}C$ ranges, varying from −30.3 to −12.5 ‰, from −31.3 to −14.8 ‰ and from −32.3 to −11.8 ‰, respectively; most species were enriched in ^{13}C relative to the S1, S2 and S3 samples (Fig. 2.5). Overall, the gastropod *Provanna variabilis* (species #2) was the most depleted in ^{13}C with values around −32.2‰ (± 1.2 ‰). In contrast, *Ridgeia piscesae*

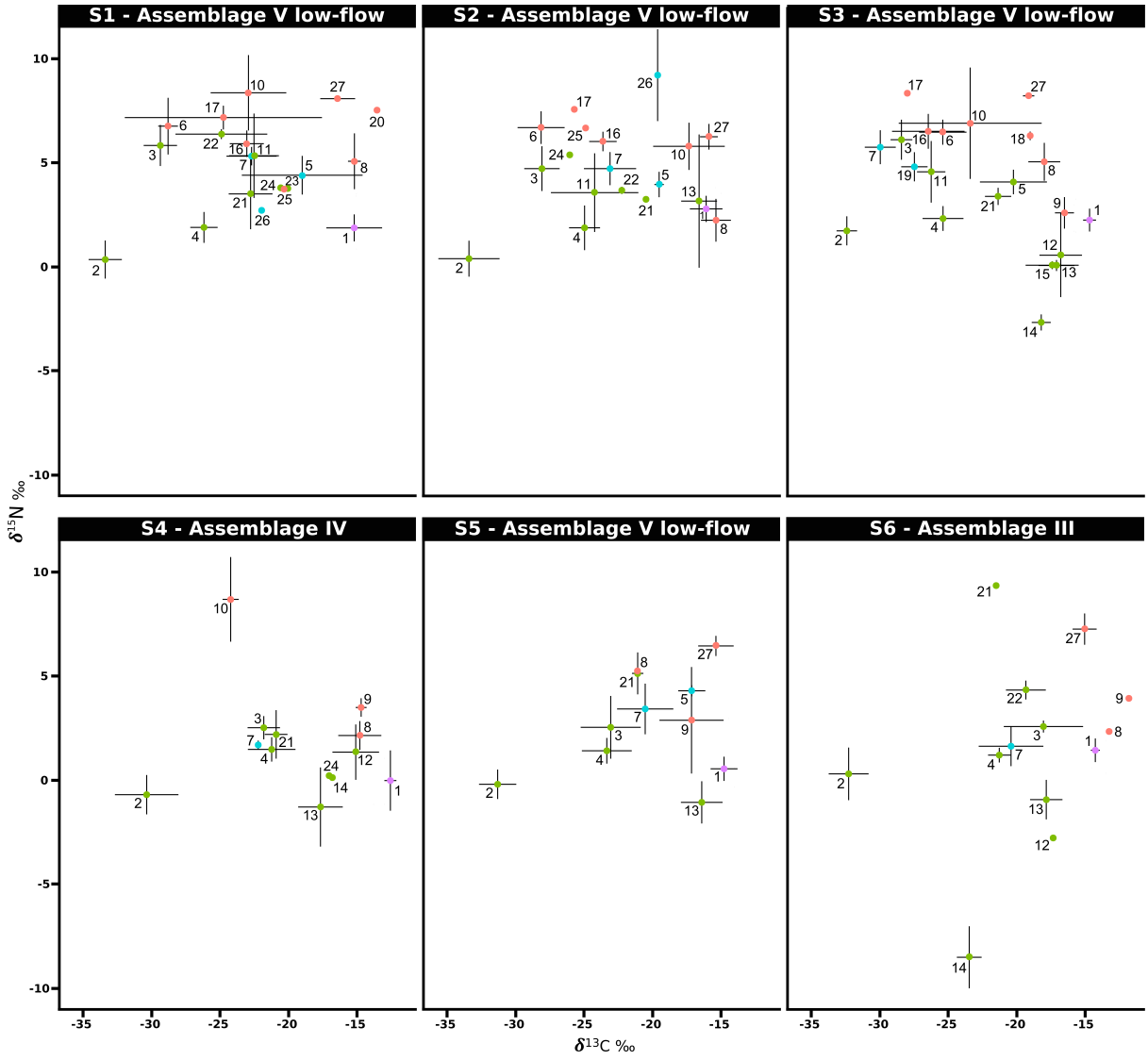


Figure 2.5. Stable isotope bi-plots showing vent consumers' isotope signatures (mean $\delta^{13}C$ versus $\delta^{15}N$ values ± standard deviation) for the six vent assemblages sampled on the Grotto hydrothermal edifice. Each vent species is designated by a number: 1 = *Ridgeia piscesae*; 2 = *Provanna variabilis*; 3 = *Depressigyra globulus*; 4 = *Lepetodrilus fucensis*; 5 = *Buccinum thermophilum*; 6 = *Clypeosectus curvus*; 7 = *Amphisamytha carldarei*; 8 = *Branchinotogluma tunnicliffeae*; 9 = *Lepidonotopodium piscesae*; 10 = *Levensteiniella kincaidi*; 11 = *Nicomache venticola*; 12 = *Paralvinella sulfincola*; 13 = *Paralvinella palmiformis*; 14 = *Paralvinella pandorae*; 15 = *Paralvinella dela*; 16 = *Hesiospina sp. nov.*; 17 = *Sphaerosyllis ridgensis*; 18 = *Ophryotrocha globopalpata*; 19 = *Berkeleyia sp. nov.*; 20 = *Protomystides verenae*; 21 = *Sericosura* sp.; 22 = *Euphilomedes climax*; 23 = *Xylocythere sp. nov.*; 24 = Copepoda; 25 = *Copidognathus papillatus*; 26 = *Paralicella* cf. *vaporalis*; 27 = *Helicoradomenia juani*. Known trophic guilds are distinguished by a colour code: pink: symbiont; green: bacterivores; blue: scavengers/detritivores; red: predators. For more information on the interpretation of guilds, please consult the web version of this paper.

siboglinids (species #1) showed the highest $\delta^{13}C$ values, with constant values around −14.7 ‰ (± 1.0 ‰). The range of $\delta^{15}N$ values in faunal assemblages varied between −8.5 and 9.4 ‰ (Fig. 2.5). Especially, S1 values ranged from 0.3 to 8.4 ‰, S2 from 0.4 to 9.2‰, S3 from −2.7 to 8.3‰, S4 from −1.3 to 8.7 ‰, S5 from −1.1 to 6.4 ‰ and S6 from −8.5 to 9.4 ‰ (Fig. 2.5). Generally, 15 species showed a $\delta^{15}N > 5$ ‰ in S1, S2 and S3 assemblages but only 4 species were over 5 ‰ in $\delta^{15}N$ in S4, S5 and S6. In contrast to their $\delta^{13}C$ values, *P. variabilis* and *R. piscesae* displayed similar and relatively stable $\delta^{15}N$ values among samples with 0.3 ‰ (± 0.8 ‰) and 1.5 ‰ (± 1.1 ‰), respectively.

2.3.4. Biomass distribution in Grotto vent food webs

The projection of the species isotopic ratios weighted by biomass is useful for estimating the relative contributions of the different trophic pathways within the vent assemblages (Fig. 2.6). In our study, there were similar patterns of biomass distribution in the three sampled assemblages. In all six samples, the ecosystem engineering polychaete *Ridgeia piscesae* (species #1) represented the highest proportion of biomass (69.3 ± 16 %). However, as it was considered to be a structuring species of the ecosystem, it was not included in the following biomass distribution analysis. With a total proportion of biomass ranging from 78.9 to 95.8 % (89.6 ± 6.8 %) across samples, gastropods seemed to play an important role in the trophic food web of communities associated with the siboglinid tubeworms. The gastropod biomass was dominated by *Lepetodrilus fucensis* (species #4), which accounted for 31.5 to 82.8 % (55.8 ± 18.3 %) of the total biomass. In addition to *L. fucensis*, the gastropods *Depressigyra globulus* (species #3), *Provanna variabilis* (species #2) and *Buccinum thermophilum* (species #5) showed relatively high proportions of biomass within the different samples, ranging from 5.6 to 36.6 % (16.5 ± 13.8 %), 0.6 to 26.3 % (10.9 ± 9.8 %) and 0 to 16.1 % (6.4 ± 6.8 %), respectively (Fig. 2.6). However, in some samples, other species also significantly contributed to the total biomass. For example, in S3, the polychaete *Amphisamytha carldarei* (species #7) contributed substantially (7.2 %) to the total biomass. Similarly, in S4, the polychaete *Paralvinella palmiformis* (species #13) contributed to 16.4 % of the total biomass.

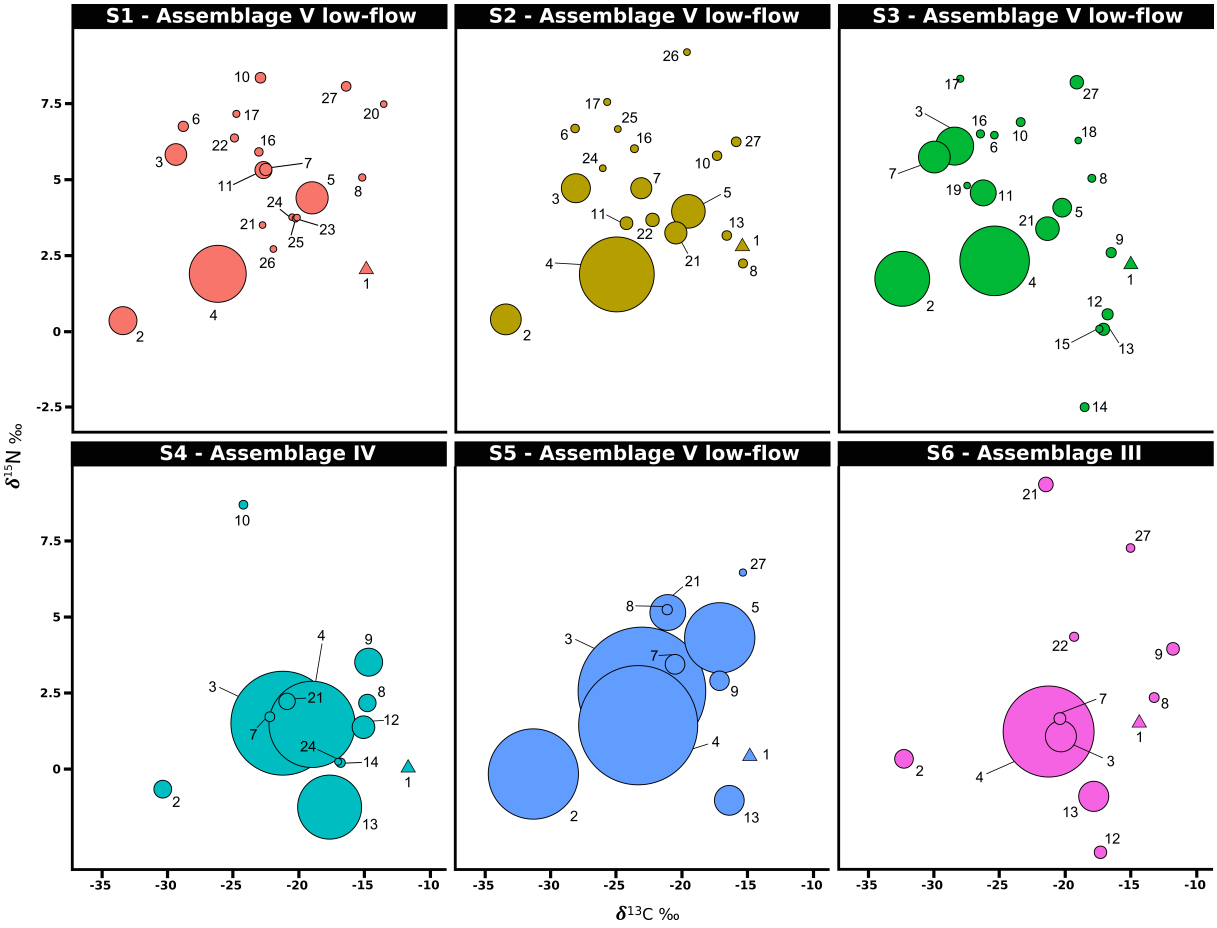


Figure 2.6. Stable isotope bi-plots showing vent consumers' isotope signatures weighted by biomass per square meter (filled circles) for the six vent assemblages (S1 to S6) sampled on the Grotto hydrothermal edifice. Considered as a habitat, the biomass of *Ridgeia piscesae* (denoted by a triangle symbol) is not shown. Each vent species is designated by a number: 1 = *Ridgeia piscesae*; 2 = *Provanna variabilis*; 3 = *Depressigyra globulus*; 4 = *Lepetodrilus fucensis*; 5 = *Buccinum thermophilum*; 6 = *Clypeosectus curvus*; 7 = *Amphisamytha carldarei*; 8 = *Branchinotogluma tunnicliffeae*; 9 = *Lepidonotopodium piscesae*; 10 = *Levensteiniella kincaidi*; 11 = *Nicomache venticola*; 12 = *Paralvinella sulfincola*; 13 = *Paralvinella palmiformis*; 14 = *Paralvinella pandorae*; 15 = *Paralvinella dela*; 16 = *Hesiospina sp. nov.*; 17 = *Sphaerosyllis ridgensis*; 18 = *Ophryotrocha globopalpata*; 19 = *Berkeleyia sp. nov.*; 20 = *Protomystides verenae*; 21 = *Sericosura* sp.; 22 = *Euphilomedes climax*; 23 = *Xylocythere sp. nov.*; 24 = Copepoda; 25 = *Copidognathus papillatus*; 26 = *Paralicella* cf. *vaporalis*; 27 = *Helicoradomenia juani*. For legibility, the biomass of *P. pandorae* in collection S6 is not shown.

2.4. Discussion

2.4.1. Communities and diversity

Hydrothermal ecosystems of the north-east Pacific are dominated by dense populations of tubeworms *Ridgeia piscesae*. In this study, a total of 36 macrofaunal species (including *R. piscesae*) were found in the six tubeworm bushes sampled on the Grotto edifice, which is consistent with previous community knowledge in the region (Bergquist et al., 2007). In this

study, macrofaunal species richness was slightly lower than that observed at the Easter Island hydrothermal site on the Main Endeavour Field, where a total of 39 species had been identified in a single *R. piscesae* bush (Bergquist et al., 2007). Tsurumi and Tunnicliffe (2003) reported the presence of 39 macrofaunal species in 25 collections from the Axial Segment (JdFR), but lower values have been reported on other segments, with 24 species in 7 collections from the Cleft Segment (JdFR) and 19 species in 2 collections from the CoAxial Segment (JdFR). These levels of diversity are lower than that found in *Riftia pachyptila* bushes on the East Pacific Rise, where species richness in 8 collections reached 46 species (Govenar et al., 2005). Macrofaunal diversity was also lower than those obtained in ecosystem engineering mussel beds from Lucky Strike on the Mid-Atlantic Ridge, with 41 taxa identified (Sarrazin et al., 2015), or from the northern and southern East Pacific Rise, with richnesses of 61 and 57 species, respectively (Van Dover, 2003). Variation between sites and regions may be related to discrepancies in sampling effort and methodologies. Alternatively, faunal dissimilarities between biogeographic regions may be closely related to the geological context, species colonization history, connectivity to neighbouring basins, presence of geographic barriers (transform faults, hydrodynamic processes, depths, etc.), stability of hydrothermal activity, age of the vent system and distances between sites (Van Dover et al., 2002).

Tubeworm bushes sampled on the Grotto edifice were characterized by the dominance of a few species such as *Lepetodrilus fucensis*, *Depressigyra globulus* and *Amphisamytha carldarei*. Numerical dominance by a few species is a pattern that has also been reported from other hydrothermal sites of the world oceans: Mid-Atlantic Ridge (Cuvelier et al., 2011; Sarrazin et al., 2015), East Pacific Rise (Govenar et al., 2005), JdFR (Sarrazin and Juniper, 1999; Tsurumi and Tunnicliffe, 2001) and the southern East Pacific Rise (Matabos et al., 2011). Polychaetes were the most diverse taxa, representing half of the macrofaunal species richness with 18 species. Similar results have been reported within *R. piscesae* bushes on Easter Island, with the identification of 23 polychaete species (Bergquist et al., 2007). Although the dominant species were similar among samples, variation between samples involved mainly the relative abundance of the few dominant species and the identity of the "rare" species. These variations may result from differences in sampling strategies between years. The areas sampled in 2016 were smaller than in 2015 and a problem with the

sampling boxes may have led to the loss of some individuals, even though not visible from videos recorded by the submersible. Variation in species richness and diversity among samples may also depend on the presence of environmental gradients, created by the mixing between ambient seawater and hydrothermal effluents (Sarrazin et al., 1999). Unfortunately, no environmental data were recorded with our samples. However, physical and chemical conditions are known to change along the ecological succession gradient on the MEF from newly opened habitat characterized by high temperature and sulfide concentrations, colonized by the sulfide worm *Paralvinella sulfincola*, to mature communities in low diffuse venting areas characterised by low temperatures and sulfide concentrations and colonized by long skinny *R. piscesae* tubeworms (Sarrazin et al., 1997). Tubeworm samples S1 and S3 were visually recognized as type V low-flow assemblages (Sarrazin et al., 1997), an advanced stage in the ecological succession characterized by longer tubes (18.5 ± 3.3 cm) and thus a higher level of structural complexity. Both samples showed the highest species richness, diversity and most complex food webs, suggesting a strong influence of engineer species and the importance of biogenic structure in the diversification and persistence of the local resident fauna. By increasing the number of micro-niches available for vent species, the 3D structure of *R. piscesae* bushes helps to increase the environmental heterogeneity and thereby promotes species richness and diversity at assemblage scales (Jones et al., 1997; Tsurumi and Tunnicliffe, 2003). As mentioned by several authors (Bergquist et al., 2003; Govenar et al., 2002; Tsurumi and Tunnicliffe, 2003), various ecological mechanisms may explain the influence of *R. piscesae* tubeworms on local diversity: new habitats generated by tubeworm bushes provide (i) a substratum for attachment and colonization; (ii) interstitial spaces among intertwined tubes, increasing habitat gradients and therefore the number of ecological niches; (iii) a refuge to avoid predators and to reduce the physiological stress related to abiotic conditions and (iv) a control on the transport of hydrothermal vent flow and nutritional resource availability. Samples S2 and S5, also identified as type V low-flow assemblages (Sarrazin et al., 1997), presented shorter tube lengths than S1 and S3, which might explain the lower species richness in these two samples. High densities of *A. carldarei* in *R. piscesae* tubeworm bushes (up to 93.4 %) may be related to this ampharetid's tolerance to environmental conditions and, therefore, to their ability to take advantage of a wide range of ecological niches (McHugh and Tunnicliffe, 1994). Similar to *L. fucensis*, *A. carldarei* is characterized by early

maturity and high fecundity, contributing to the success of this species in vent habitats (McHugh and Tunnicliffe, 1994). The dominance of gastropods *L. fucensis* and *D. globulus* as well as the relatively high abundance of the *Paralvinella* polychaete species in samples S4 and S6 suggest that they belong to lower succession levels, corresponding to transitory states between types III and IV assemblages described by Sarrazin et al. (1997). The latter two samples were characterized by low species richness and diversities. We hypothesize that the numerical dominance of gastropods negatively affected species diversity by monopolizing space and nutritional resources and by potentially grazing new recruits, therefore reducing the settlement of other vent species. As suggested by Sarrazin *et al*. (2002), the development of tubeworm bushes along the successional dynamics leads to the diversification of ecological and trophic niches which may increase the complexity of the food web.

2.4.2. Trophic structure of tubeworm assemblages

The *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages of the Grotto hydrothermal edifice harbour a relatively diverse heterotrophic fauna. The isotopic analyses conducted on the most dominant vent macrofaunal species within the bushes revealed a high degree of resemblance in trophic structure among the six faunal samples. In this study, the position of species in the food webs (trophic structure) was consistent with the ones reported in Bergquist et al. (2007), with however, less variability in carbon and nitrogen stable isotopes.

Hydrothermal food webs are generally based on two main energetic pathways: the transfer of energy from symbionts to host invertebrates and the consumption of free-living microbial production (Bergquist et al., 2007). In the present study, the contrasting isotope compositions of the gastropods *Provanna variabilis*, *Lepetodrilus fucensis* and the polychaete *R. piscesae* suggest a wide range of isotopically distinct, symbiotic and/or free-living microbial production available to primary consumers. The high $\delta^{13}C$ values of *R. piscesae* were associated with chemosynthetic endosymbiosis linked to thiotrophic symbionts (Hügler and Sievert, 2011). Despite that *R. piscesae* contributed to 86 % of the total biomass, a low number of species displayed similar $\delta^{13}C$ values, suggesting that specialist species deriving the majority of their food sources from siboglinid tubeworms are rare. Similar observations, where engineer species contribute to the community more as an habitat than as a food

source, have been reported in *R. piscesae* tubeworm bushes from the Easter Island vent site (Bergquist et al., 2007) and in *Bathymodiolus azoricus* mussel bed assemblages on the Tour Eiffel hydrothermal edifice (Lucky Strike, Mid-Atlantic Ridge) (De Busserolles et al., 2009). The low degree of exploitation of this large biomass and potential food resource suggests that rather than playing a trophic role, *R. piscesae* would play a primarily structuring role in vent ecosystems. Nevertheless, the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of polynoids *Branchinotogluma tunnicliffeae* and *Lepidonotopodium piscesae* were consistent with a predatory diet including *R. piscesae* tubeworms. Moreover, the predation of tubeworms by polynoids is often observed as shown here on a video sequence from the ecological observatory module TEMPO-mini, deployed on the Grotto hydrothermal edifice (ONC observatory; Video S1). The ^{13}C-depleted stable isotope compositions of *P. variabilis* suggest a possible symbiosis with chemoautotrophic bacteria or reliance on feeding on a very specific free-living microbial community that depends on a ^{13}C-depleted carbon source (Bergquist et al., 2007). To date, no study has reported the presence of chemoautotrophic symbionts in *P. variabilis*, but symbioses have been described for other species from the Provannidae family (Windoffer and Giere, 1997). With an intermediate $\delta^{13}C$ composition between *R. piscesae* and *P. variabilis*, *L. fucensis* gastropods seem to represent a major energetic pathway in these vent communities. Food webs obtained in this study revealed that most vent species display a $\delta^{13}C$ similar to *L. fucensis*, but with slightly higher $\delta^{15}N$ values. Through its high densities, large biomasses and its position at the base of the food webs, we suggest that *L. fucensis* could play an important role in structuring vent communities. The wide-ranging feeding strategies of this limpet may exert a high pressure on the availability of nutritional resources for others vent species. Likewise, the range of feeding strategies open up more opportunities for *L. fucensis*, allowing this limpet to take advantage of resources that other species cannot. The four *Paralvinella* species observed in our samples, which are described as suspension and/or deposit-feeders (Desbruyères and Laubier, 1986; Tunnicliffe et al., 1993), displayed low or negative $\delta^{15}N$ values. These lowest $\delta^{15}N$ values may be related to the nutrition of a microbial pool based on local nitrogen sources. In fact, the ammonium produced during the microbial degradation of organic matter appears to be usually ^{15}N-depleted (Lee and Childress, 1996). Amongst these *Paralvinella* species, *Paralvinella sulfincola*, *Paralvinella palmiformis* and *Paralvinella dela* shared the same isotopic niche while *Paralvinella pandorae* displays a distinct isotopic composition.

Like in many vent food webs (Van Dover and Fry, 1994; Levesque et al., 2005; Limén et al., 2007), Grotto primary consumers were dominated by grazers and deposit feeders (Table 2.1). The high diversity, densities and biomass of bacterivores emphasize the importance of free-living bacteria in the establishment and maintenance of the structure of the vent food web (Bergquist et al., 2007). The bacterivore guild was mainly represented by the gastropods *P. variabilis*, *Depressigyra globulus* and *L. fucensis* and the polychaetes *P. sulfincola*, *P. palmiformis*, *P. pandorae* and *P. dela*. Like *Paralvinella grasslei* and *Paralvinella bactericola* at vent sites of the Guaymas Basin (Portail et al., 2016), the alvinellid species found at Grotto had comparable $\delta^{13}C$ values but different $\delta^{15}N$ signatures. *Paralvinella pandorae* showed a depleted $\delta^{15}N$ signature relative to other alvinellid species. A previous study of isotope variability among three sympatric alvinellid species, *P. palmiformis*, *P. sulfincola* and *P. pandorae* on the JdFR reported that their differences in $\delta^{15}N$ isotope composition could be closely related to the presence of food-source partitioning and/or to spatial segregation (Levesque et al., 2003). The comparatively small size of *P. pandorae* compared with other alvinellid species (Desbruyères and Laubier, 1986; Tunnicliffe et al., 1993) may be linked to the presence of interspecific competition for food resources and/or a diet based on an isotopically distinct microbial source. The wide range of $\delta^{13}C$ signatures in bacterivores, coupled with the high interspecific variability in the isotopic space, suggest a large, diversified microbial pool in the hydrothermal ecosystem and high variability in isotope ratios in dominant microbial taxa. Detritivore/scavenger species were observed at an intermediate trophic level, between the bacterivore and predator feeding guilds. This guild was represented by a low number of species including the gastropod *Buccinum thermophilum*, the ampharetid *Amphisamytha carldarei* and the orbiniid *Berkeleyia* sp. nov. The predator-feeding guild was represented by the highest $\delta^{15}N$ values. High predator diversity was found in our vent assemblages, and was associated with a wide range of $\delta^{13}C$ values, covering the isotopic spectrum of lower trophic level consumers (i.e. bacterivores as well as scavengers/detritivores). This guild of predators appears to be dominated by polychaetes, which tend to show the highest $\delta^{15}N$ values. The syllid *Sphaerosyllis ridgensis*, the polynoid *Levensteiniella kincaidi* and the hesionid *Hesiospina* sp. nov. displayed the highest $\delta^{15}N$ values, suggesting that they play a role of predators in the benthic food web. Similarly, the solenogaster *Helicoradomenia juani* consistently displayed higher $\delta^{15}N$ values

than other molluscs, indicating a predator trophic position. The presence of Zoarcidae eelpouts *Pachycara gymninium* and Oregoniidae spider crabs *Macroregonia macrochira* on the Grotto edifice, not sampled but observed in the video recorded by the TEMPO-mini ecological module, could also played a role of predator within the ecosystem. Except for the polynoid *L. kincaidi*, whose isotopic variability seemed to reveal a nutrition based on highly diversified food resources, stable isotope analyses conducted on predators revealed narrow ranges of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values at the species scale, suggesting the dominance of specialist-feeding strategies, as was the case for bacterivores. An accurate assessment of the isotopic composition of food sources and a description of the meiofaunal communities would be necessary to further increase our understanding of the functioning of these chemosynthetic communities and their trophic structures.

2.4.3. Ecological niche partitioning

Vent species on the Grotto hydrothermal edifice exhibit high isotopic heterogeneity that reflects the complexity of vent ecological food webs. The distribution of species in the bi-dimensional isotopic space depends on their diets, environmental conditions and biotic interactions, which together define the concept of species ecological niche (Newsome et al., 2007) or the realized species trophic niche (Bearhop et al., 2004). Here, the fact that most of the isotopic space was occupied by isotopically distinct species shows that the available food resources are partitioned within the community. Although the $\delta^{15}N$ variability among primary consumers did hinder our inference of trophic levels based on nitrogen isotopes, these communities are unlikely to host more than three trophic levels, given the overall $\delta^{15}N$ ranges. Moreover, although predators were quite diverse, they only represented a minor part of the biomass, suggesting that Grotto vent communities are mostly driven by bottom-up processes. Food webs of chemosynthetic ecosystems – such as hydrothermal vents and cold seeps – do not appear to be structured along predator-prey relationships, but rather through weak trophic relationships among co-occurring species (Levesque et al., 2006; Portail et al., 2016). Habitat and/or trophic partitioning are important structuring processes at the community scale (Levesque et al., 2003; Levin et al., 2013; Portail et al., 2016). Our results corroborate with those from Axial Volcano in the JdFR (Levesque et al., 2006) and the Guaymas basin (Portail et al., 2016), where habitat heterogeneity induces spatial partitioning of trophic niches, leading to a spatial segregation of species and species coexistence

(Levesque et al., 2006). Although the observed isotope variability (standard deviations) in Grotto vent species suggests the occurrence of both trophic specialists and generalists within the assemblages, the majority of vent species exhibited low standard deviations, suggesting a predominantly specialist feeding behaviour. As already shown in previous studies of vent sites with alvinellids (Levesque et al., 2003) and sulfidic sediments at methane seeps with dorvilleid polychaetes (Levin et al., 2013) in the north-east Pacific, food partitioning may occur between different species of the same or related taxonomic family, allowing species coexistence through occupation of distinct trophic niches. Our study confirmed this pattern for alvinellid polychaetes of the genus *Paralvinella* (Levesque et al., 2006). Hydrothermal vent gastropods were numerically dominant in all *Ridgeia piscesae* bushes collected on the Grotto edifice and their isotope compositions were fairly diverse. Gastropods exhibit great diversity in feeding strategies, and as a result they are found in a wide variety of niches where they exploit many food sources (Bates et al., 2005; Bates, 2007). The isotope composition of *Provanna variabilis* indicated low $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values. *Lepetodrilus fucensis* gastropods had higher $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values than *P. variabilis* but a similar range of $\delta^{13}C$ as *Clypeosectus curvus* and *Depressigyra globulus*. However, these latter two species occupy an upper position in the trophic structure of their communities. The great ecological success of *L. fucensis* in vent habitats may be attributed to a combination of several characteristics. First, this species is characterized by a broad trophic plasticity that includes: (*i*) grazing on siboglinid tubeworms and hard substrata (Fretter, 1988), (*ii*) active suspension feeding (Bates, 2007) and (*iii*) harbouring filamentous bacterial epibionts in its gills, which – *via* endocytosis – may contribute to the animal's nutritional requirements (Bates, 2007; Fox et al., 2002). In addition, the early maturity, high fecundity, and continuous gamete production of *L. fucensis* may help to maintain the large populations on the edifice (Kelly and Metaxas, 2007). Stacking behaviour near fluid emissions also suggests that *L. fucensis* is an important competitor for space and food in the community (Tsurumi and Tunnicliffe, 2003). *Lepetodrilus elevatus*, the ecological equivalent of *L. fucensis* on the East Pacific Rise, is a prey for the vent zoarcid fish *Thermarces cerberus*; the reduced limpet population promotes the successful settlement and growth of sessile benthic invertebrates such as tubeworms (Micheli et al., 2002; Sancho et al., 2005). The potential absence of an equivalent predator for *L. fucensis* and the biological characteristics detailed above may explain its ecological success on the north-east Pacific vent sites. In contrast, the

nutrition of *D. globulus* is based on the grazing of organic matter only (Warén and Bouchet, 1989). However, its small size allows it to exploit interstitial spaces that are not available to larger fauna (Bates et al., 2005). Finally, *P. variabilis* was relatively less abundant than the other two species, but appeared to exploit a different thermal niche than *L. fucensis* and *D. globulus* (Bates et al., 2005). On the other hand, the isotope composition of *Buccinum thermophilum* clearly differentiates that species from the other gastropods with higher $\delta^{13}C$ signatures. Differences in the diets of co-occurring species may contribute to the high abundance and diversity of vent gastropods through niche partitioning (Govenar et al., 2015).

Habitat specialization among co-occurring vent species may drive differences in their diets (Govenar et al., 2015), facilitating species coexistence in heterogeneous habitats such as hydrothermal ecosystems. We hypothesized that vent food webs display a small scale spatial structure that is linked to the 3D architecture of the biogenic structures generated by engineer species. This would promote high interspecific trophic segregation. The spatial segregation of trophic niches by environmental gradients limits the occurrence of biotic interactions such as predation and competition for resources between species sharing a common spatial niche (Levesque et al., 2006). Vent food webs may therefore be structured through the interplay between the availability and diversity of food sources and the abiotic and biotic conditions structuring species distribution.

2.5. Conclusion

This study provides the first characterization of the structure, species diversity and food web structure of macrofaunal assemblages living in *Ridgeia piscesae* tubeworm bushes on the Grotto hydrothermal edifice. Like many vent structures (Cuvelier et al., 2011; Sarrazin et al., 1997), the Grotto hydrothermal edifice is inhabited by a mosaic of habitats and faunal assemblages that may represent different successional stages. Our results suggest that the development of *R. piscesae* tubeworms introduces complexity and heterogeneity in the hydrothermal environments and exerts a strong influence on ecosystem properties. The structural complexity of these tubeworms enhances community diversity and thereby increases the potential trophic interactions between vent species in the food web. Environmental gradients provided by the interstitial spacing of intertwined tubeworms

generate a multitude of ecological niches and contribute to the partitioning of nutritional resources, leading to the species coexistence. Habitat modifications incurred by *R. piscesae* bushes may thus directly stimulate the development of complex food webs. However, despite the increasing complexity in the trophic structure along the ecological succession, the position of species in the isotopic space (trophic structure) did not change across assemblages. A thorough knowledge of hydrothermal biodiversity and ecological functioning of these remote ecosystems is necessary to determine their uniqueness and contribute to the protection and conservation of this natural heritage.

References

Bachraty, C., Legendre, P. and Desbruyères, D.: Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 56(8), 1371–1378, 2009.

Barnard, J. L. and Ingram, C. L.: Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents, Smithson. Contrib. to Zool., (4), 1–80, 1990.

Bates, A., Tunnicliffe, V. and Lee, R. W.: Role of thermal conditions in habitat selection by hydrothermal vent gastropods, Mar. Ecol. Prog. Ser., 305, 1–15, 2005.

Bates, A. E.: Feeding strategy, morphological specialisation and presence of bacterial episymbionts in lepetodrilid gastropods from hydrothermal vents, Mar. Ecol. Prog. Ser., 347, 87–99, 2007.

Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. and Macleod, H.: Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis, J. Anim. Ecol., 73(5), 1007–1012, 2004.

Bergquist, D., Ward, T., Cordes, E., McNelis, T., Howlett, S., Kosoff, R., Hourdez, S., Carney, R. and Fisher, C.: Community structure of vestimentiferan-generated habitat islands from Gulf of Mexico cold seeps, J. Exp. Mar. Bio. Ecol., 289(2), 197–222, 2003.

Bergquist, D. C., Eckner, J. T., Urcuyo, I. A., Cordes, E. E., Hourdez, S., Macko, S. A. and Fisher, C. R.: Using stable isotopes and quantitative community characteristics to determine a local hydrothermal vent food web, Mar. Ecol. Prog. Ser., 330(1), 49–65, 2007.

Blake, J. A. and Hilbig, B.: Polychaeta from the vicinity of deep-sea hydrothermal vents in the eastern Pacific. II. New species and records from the Juan de Fuca and Explorer Ridge, Pacific Sci., 44(3), 219–253, 1990.

Blake, J. A. and Scott, P. H.: Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel., 1995.

Bourbonnais, A., Lehmann, M. F., Butterfield, D. A. and Juniper, S. K.: Subseafloor nitrogen transformations in diffuse hydrothermal vent fluids of the Juan de Fuca Ridge evidenced by the isotopic composition of nitrate and ammonium, Geochemistry, Geophys. Geosystems, 13(2), 1–23, 2012.

Child, A. C.: *Ammothea verenae* and *Sericosura venticola*, two new hydrothermal vent-associated pycnogonids from the northeast Pacific, Proc. Biol. Soc. Washingt., 100(4), 892–901, 1987.

Child, A. C.: *Sericosura dissita*, n. sp., a third hydrothermal vent Pycnogonida described from the northeast Pacific, and other known vent species, Species Divers. an Int. J. Taxon. Syst. speciation, Biogeogr. life Hist. Res. Anim., 5(1), 1–6, 2000.

Childress, J. J. and Fisher, C. R.: The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses, Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 30, 337–441, 1992.

Conway, N. M., Kennicutt, M. C. and Van Dover, C. L.: Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems, in Stable isotopes in ecology and environmental science, pp. 158–186., 1994.

Cuvelier, D., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J. T., Desbruyères, D., Glover, A. G., Serrao Santos, R. and Tyler, P. A.: Hydrothermal faunal assemblages and habitat characterisation at the Eiffel Tower edifice (Lucky Strike, Mid-Atlantic Ridge), Mar. Ecol., 32(2), 243–255, 2011.

Cuvelier, D., De Busserolles, F., Lavaud, R., Floc'h, E., Fabri, M.-C., Sarradin, P. M. and Sarrazin, J.: Biological data extraction from imagery - How far can we go? A case study from the Mid-Atlantic Ridge, Mar. Environ. Res., 82, 15–27, 2012.

Cuvelier, D., Legendre, P., Laes, A., Sarradin, P.-M. and Sarrazin, J.: Rhythms and community dynamics of a hydrothermal tubeworm assemblage at Main Endeavour Field - A multidisciplinary deep-sea observatory approach, PLoS One, 9(5), e96924, 2014.

De Busserolles, F., Sarrazin, J., Gauthier, O., Gélinas, Y., Fabri, M.-C., Sarradin, P.-M. and Desbruyères, D.: Are spatial variations in the diets of hydrothermal fauna linked to local environmental conditions?, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 56(19–20), 1649–1664, 2009.

Delaney, J. R., Robigou, V., McDuff, R. E. and Tivey, M. K.: Geology of a vigorous hydrothermal system on the Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge, J. Geophys. Res., 97(B13), 19663–19682, 1992.

Desbruyères, D. and Laubier, L.: Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie, Can. J. Zool., 64(10), 2227–2245, 1986.

Desbruyères, D. and Laubier, L.: Systematics, phylogeny, ecology and distribution of the Alvinellidae (Polychaeta) from deep-sea hydrothermal vents, Ophelia, 5, 31–45, 1991.

Devey, C. W., Fisher, C. R. and Scott, S.: Responsible science at hydrothermal vents, Oceanography, 20(1), 162–171, 2007.

Detinova, N. N.: New species of polychaetous annelids from hydrothermal vents of the Juan-de-Fuca Ridge (Pacific Ocean), Zool. Zhurnal, 67(6), 858–864, 1988.

Dreyer, J. C., Knick, K. E., Flickinger, W. B. and Van Dover, C. L.: Development of macrofaunal community structure in mussel beds on the northern East Pacific Rise, Mar. Ecol. Prog. Ser., 302, 121–134, 2005.

Erickson, K. L., Macko, S. A. and Van Dover, C. L.: Evidence for a chemoautotrophically based food web at inactive hydrothermal vents (Manus Basin), Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 56(19–20), 1577–1585, 2009.

Fisher, C., Takai, K. and Le Bris, N.: Hydrothermal vent ecosystems, Oceanography, 20(1), 14–23, 2007.

Fox, M., Juniper, S. K. and Vali, H.: Chemoautotrophy as a possible nutritional source in the hydrothermal vent limpet *Lepetodrilus fucensis*, Cah. Biol. Mar., 43, 371–376, 2002.

Fretter, V.: New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents ; supermfamily Lepetodrilacea, Philos. Trans. R. Soc. London, 318, 33–82, 1988.

Galkin, S. V. and Goroslavskaya, E. I.: Bottom fauna associated with *Bathymodiolus azoricus* (Mytilidae) mussel beds in the hydrothermal fields of the Mid-Atlantic Ridge, Oceanology, 50(1), 51–60, 2010.

Gaudron, S. M., Lefebvre, S., Nunes Jorge, A., Gaill, F. and Pradillon, F.: Spatial and temporal variations in food web structure from newly-opened habitat at hydrothermal vents, Mar. Environ. Res., 77, 129–140, 2012.

Gollner, S., Zekely, J., Dover, C. L. Van, Govenar, B., Le Bris, N., Nemeschkal, H. L., Bright, M., Hole, W. and Hole, W.: Benthic copepod communities associated with tubeworm and mussel aggregations on the East Pacific Rise, Cah. Biol. Mar., 47(4), 397–402, 2006.

Govenar, B. and Fisher, C. R.: Experimental evidence of habitat provision by aggregations of *Riftia pachyptila* at hydrothermal vents on the East Pacific Rise, Mar. Ecol., 28(1), 3–14, 2007.

Govenar, B., Le Bris, N., Gollner, S., Glanville, J., Aperghis, A. B., Hourdez, S. and Fisher, C. R.: Epifaunal community structure associated with *Riftia pachyptila* aggregations in chemically different hydrothermal vent habitats, Mar. Ecol. Prog. Ser., 305, 67–77, 2005.

Govenar, B., Fisher, C. R. and Shank, T. M.: Variation in the diets of hydrothermal vent gastropods, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 121, 193–201, 2015.

Govenar, B. W., Bergquist, D. C., Urcuyo, I. A., Eckner, J. T. and Fisher, C. R.: Three *Ridgeia piscesae* assemblages from a single Juan de Fuca Ridge sulphide edifice: Structurally different and functionally similar, Cah. Biol. Mar., 43(3–4), 247–252, 2002.

Gray, J. S.: The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf., J. Exp. Mar. Bio. Ecol., 250(1), 23–49, 2000.

Grelon, D., Morineaux, M., Desrosiers, G. and Juniper, K.: Feeding and territorial behavior of *Paralvinella sulfincola*, a polychaete worm at deep-sea hydrothermal vents of the Northeast Pacific Ocean, J. Exp. Mar. Bio. Ecol., 329(2), 174–186, 2006.

Harasewych, M. G. and Kantor, Y. I.: *Buccinum thermophilum* (Gastropoda: Neogastropoda: Buccinidae), a new species from the Endeavour vent field of the Juan de Fuca Ridge, J. Molluscan Stud., 68(1), 39–44, 2002.

Hügler, M. and Sievert, S. M.: Beyond the Calvin cycle: autotrophic carbon fixation in the ocean, Ann. Rev. Mar. Sci., 3, 261–289, 2011.

Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M.: Organisms as ecosystem engineers, in Ecosystem management, vol. 69, edited by Springer New York, pp. 130–147., 1994.

Jones, C. G., Lawton, J. H. and Shachak, M.: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers, , 78(7), 1946–1957, 1997.

Jones, M. L.: On the Vestimentifera, new phylum: six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere, Bull. Biol. Soc. Washingt., 6, 117–158, 1985.

Jumars, P. A., Dorgan, K. M. and Lindsay, S. M.: Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds, Ann. Rev. Mar. Sci., 7, 497–520, 2015.

Kelley, D. S., Carbotte, S. M., Caress, D. W., Clague, D. A., Delaney, J. R., Gill, J. B., Hadaway, H., Holden, J. F., Hooft, E. E. E., Kellogg, J. P., Lilley, M. D., Stoermer, M., Toomey, D., Weekly, R. and Wilcock, W. S. D.: Endeavour Segment of the Juan de Fuca Ridge: one of the most remarkable places on earth, Oceanography, 25(1), 44–61, 2012.

Kelly, N. E. and Metaxas, A.: Influence of habitat on the reproductive biology of the deep-sea hydrothermal vent limpet *Lepetodrilus fucensis* (Vetigastropoda: Mollusca) from the Northeast Pacific, Mar. Biol., 151(2), 649–662, 2007.

Kornicker, L. S.: Myodocopid ostracoda of hydrothermal vents in the eastern Pacific Ocean, Smithson. Contrib. to Zool., 516(5), 1–46, 1991.

Krantz, G. W.: A new species of *Copidognathus* Trouessart (Acari: Actinedida: Halacaridae) from the Galapagos Rift, Can. J. Zool., 60(7), 1728–1731, 1982.

Lee, R. W. and Childress, J. J.: Inorganic N assimilation and ammonium pools in a deep-sea mussel containing methanotrophic endosymbionts, Biol. Bull., 190(3), 373–384, 1996.

Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihály, S., Lee, R. W., Sarradin, P.-M., Arango, C. P. and Sarrazin, J.: Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates, Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 284(1852), 20162123, 2017.

Lenihan, H. S., Mills, S. W., Mullineaux, L. S., Peterson, C. H., Fisher, C. R. and Micheli, F.: Biotic interactions at hydrothermal vents: Recruitment inhibition by the mussel *Bathymodiolus thermophilus*, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 55(12), 1707–1717, 2008.

Levesque, C., Juniper, S. K. and Marcus, J.: Food resource partitioning and competition among alvinellid polychaetes of Juan de Fuca Ridge hydrothermal vents, Mar. Ecol. Prog. Ser., 246, 173–182, 2003.

Levesque, C., Limén, H. and Juniper, S. K.: Origin, composition and nutritional quality of particulate matter at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, NE Pacific, Mar. Ecol. Prog. Ser., 289, 43–52, 2005.

Levesque, C., Kim Juniper, S. and Limén, H.: Spatial organization of food webs along habitat gradients at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, Northeast Pacific, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 53(4), 726–739, 2006.

Levin, L. A. and Michener, R. H.: Isotopic evidence for chemosynthesis-based nutrition of macrobenthos: the lightness of being at Pacific methane seeps, Limnol. Oceanogr., 47(5), 1336–1345, 2002.

Levin, L. A., Mendoza, G. F., Konotchick, T. and Lee, R.: Macrobenthos community structure and trophic relationships within active and inactive Pacific hydrothermal sediments, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 56(19–20), 1632–1648, 2009.

Levin, L. A., Ziebis, W., F. Mendoza, G., Bertics, V. J., Washington, T., Gonzalez, J., Thurber, A. R., Ebbe, B. and Lee, R. W.: Ecological release and niche partitioning under stress: Lessons from dorvilleid polychaetes in sulfidic sediments at methane seeps, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 92, 214–233, 2013.

Limén, H., Levesque, C. and Juniper, K. S.: POM in macro-/meiofaunal food webs associated with three flow regimes at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge, Mar. Biol., 153(2), 129–139, 2007.

Luther, G., Rozan, T., Taillefert, M., Nuzzio, D., Di Meo, C., Shank, T., Lutz, R. and Cary, C.: Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology., Nature, 410(6830), 813–816, 2001.

Maddocks, R. F. and Steineck, P. L.: Ostracoda from experimental wood-island habitats in the deep sea, Micropaleontology, 33(4), 318–355, 1987.

Marcus, J., Tunnicliffe, V. and Butterfield, D. A.: Post-eruption succession of macrofaunal communities at diffuse flow hydrothermal vents on Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge, Northeast Pacific, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 56(19–20), 1586–1598, 2009.

Matabos, M., Plouviez, S., Hourdez, S., Desbruyères, D., Legendre, P., Warén, A., Jollivet, D. and Thiébaut, E.: Faunal changes and geographic crypticism indicate the occurrence of a biogeographic transition zone along the southern East Pacific Rise, J. Biogeogr., 38(3), 575–594, 2011.

Matabos, M., Cuvelier, D., Brouard, J., Shillito, B., Ravaux, J., Zbinden, M., Barthelemy, D., Sarradin, P.-M. and Sarrazin, J.: Behavioural study of two hydrothermal crustacean decapods: *Mirocaris fortunata* and *Segonzacia mesatlantica*, from the lucky strike vent field (mid-Atlantic Ridge), Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 121, 146–158, 2015.

McHugh, D. and Tunnicliffe, V.: Ecology and reproductive biology of the hydrothermal vent polychaete *Amphisamytha galapagensis* (Ampharetidae), Mar. Ecol. Prog. Ser., 106, 111–120, 1994.

McLean, J. H.: New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents; superfamily Lepetodrilacea I. Systematic descriptions, Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci., 319(1192), 1–32, 1988.

McLean, J. H.: New slit-limpets (Scissurellacea and Fissurellacea) from hydrothermal vents, Contributions Sci. Hist. museum Los Angeles Cty., 1989.

Micheli, F., Peterson, C. H., Mullineaux, L. S., Fisher, C. R., Mills, S. W., Sancho, G., Johnson, G. A. and Lenihan, H. S.: Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents, Ecol. Monogr., 72(3), 365–382, 2002.

Michener, R. and Lajtha, K.: Stable isotopes in ecology and environmental science, Blackwell., 2008.

Moalic, Y., Desbruyères, D., Duarte, C. M., Rozenfeld, A. F., Bachraty, C. and Arnaud-Haond, S.: Biogeography revisited with network theory: Retracing the history of hydrothermal vent communities, Syst. Biol., 61(1), 127–137, 2011.

Mullineaux, L. S., Fisher, C. R., Peterson, C. H. and Schaeffer, S. W.: Tubeworm succession at hydrothermal vents: use of biogenic cues to reduce habitat selection error?, Oecologia, 123(2), 275–284, 2000.

Mullineaux, L. S., Peterson, C. H., Micheli, F. and Mills, S. W.: Successional mechanism varies along a gradient in hydrothermal fluid flux at deep-sea vents, Ecol. Monogr., 73(4), 523–542, 2003.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., de Rafelis, M., Boulila, S. and Le Bris, N.: A new method for high-resolution bivalve growth rate studies in hydrothermal environments, Mar. Biol., 160(6), 1427–1439, 2013.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., Contreira-Pereira, L., Yücel, M., Thurnherr, A. M., Mullineaux, L. and Le Bris, N.: *Bathymodiolus* growth dynamics in relation to environmental fluctuations in vent habitats, Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 106, 183–193, 2015.

Newsome, S. D., del Rio, C. M., Bearhop, S. and Phillips, D. L.: A niche for isotopic ecology, Front. Ecol. Environ., 5(8), 429–436, 2007.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. and Wagner, H.: vegan: Community Ecology Package, R Packag. version 2.4-2, https://CRAN.R-project.org/package=vegan, 2017.

Pettibone, M. H.: New genera and species of deep-sea Macellicephalinae and Harmothoinae (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift areas off the Galapagos and Western Mexico at 21°N and from the Santa Catalina Channel, Proc. Biol. Soc. Washingt., 98(3), 740–757, 1985.

Pettibone, M. H.: New species and new records of scaled polychaetes (Polychaeta: Polynoidae) from hydrothermal vents of the Northeast Pacific Explorer and Juan de Fuca Ridges, Proc. Biol. Soc. Washingt., 101(1), 192–208, 1988.

Portail, M., Olu, K., Dubois, S. F., Escobar-Briones, E., Gelinas, Y., Menot, L. and Sarrazin, J.: Food-web complexity in Guaymas Basin hydrothermal vents and cold seeps, PLoS One, 11(9), e0162263, 2016.

Ramirez-Llodra, E., Shank, T. and German, C.: Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species: thirty years of discovery and investigations, Oceanography, 20(1), 30–41, 2007.

Sancho, G., Fisher, C. R., Mills, S., Micheli, F., Johnson, G. a., Lenihan, H. S., Peterson, C. H. and Mullineaux, L. S.: Selective predation by the zoarcid fish *Thermarces cerberus* at hydrothermal vents, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 52(5), 837–844, 2005.

Sarrazin, J. and Juniper, S. K.: Biological characteristics of a hydrothermal edifice mosaic community, Mar. Ecol. Prog. Ser., 185, 1–19, 1999.

Sarrazin, J., Robigou, V., Juniper, S. K. and Delaney, J. R.: Biological and geological dynamics over four years on a high-temperature sulfide structure at the Juan de Fuca Ridge hydrothermal observatory, Mar. Ecol. Prog. Ser., 153(1–3), 5–24, 1997.

Sarrazin, J., Juniper, S. K., Massoth, G. and Legendre, P.: Physical and chemical factors influencing species distributions on hydrothermal sulfide edifices of the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific, Mar. Ecol. Prog. Ser., 190, 89–112, 1999.

Sarrazin, J., Levesque, C., Juniper, S. K. and Tivey, M. K.: Mosaic community dynamics on Juan de Fuca Ridge sulphide edifices: Substratum, temperature and implications for trophic structure, Cah. Biol. Mar., 43(3–4), 275–279, 2002.

Sarrazin, J., Cuvelier, D., Peton, L., Legendre, P. and Sarradin, P.-M.: High-resolution dynamics of a deep-sea hydrothermal mussel assemblage monitored by the EMSO-Açores MoMAR observatory, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 90(1), 62–75, 2014.

Sarrazin, J., Legendre, P., de Busserolles, F., Fabri, M. C., Guilini, K., Ivanenko, V. N., Morineaux, M., Vanreusel, A. and Sarradin, P. M.: Biodiversity patterns, environmental drivers and indicator species on a high-temperature hydrothermal edifice, Mid-Atlantic Ridge, Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 121, 177–192, 2015.

Scheltema, A. and Kuzirian, A. M.: Helicoradomenia juani gen. et sp. nov., a Pacific hydrothermal vent Aplacophora (Mollusca: Neomeniomorpha), The Veliger, 34(2), 195–203, 1991.

Shoemaker, C. R.: The amphipoda of the Cheticamp expedition of 1917, Contrib. to Can. Biol. Fish., 5(1), 219–359, 1930.

Soto, L. A.: Stable carbon and nitrogen isotopic signatures of fauna associated with the deep-sea hydrothermal vent system of Guaymas Basin, Gulf of California, Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., 56(19–20), 1675–1682, 2009.

Southward, E. C., Tunnicliffe, V. and Black, M.: Revision of the species of Ridgeia from northeast Pacific hydrothermal vents, with a redescription of *Ridgeia piscesae* Jones (Pogonophora: Obturata = Vestimentifera), Can. J. Zool., 73(2), 282–295, 1995.

Stiller, J., Rousset, V., Pleijel, F., Chevaldonné, P., Vrijenhoek, R. C. and Rouse, G. W.: Phylogeny, biogeography and systematics of hydrothermal vent and methane seep *Amphisamytha* (Ampharetidae, Annelida), with descriptions of three new species, Syst. Biodivers., 11(1), 35–65, 2013.

Sweetman, A. K., Levin, L. A., Rapp, H. T. and Schander, C.: Faunal trophic structure at hydrothermal vents on the southern Mohn's Ridge, Arctic Ocean, Mar. Ecol. Prog. Ser., 473, 115–131, 2013.

Tsurumi, M. and Tunnicliffe, V.: Characteristics of a hydrothermal vent assemblage on a volcanically active segment of Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific, Can. J. Fish. Aquat. Sci., 58(3), 530–542, 2001.

Tsurumi, M. and Tunnicliffe, V.: Tubeworm-associated communities at hydrothermal vents on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 50(5), 611–629, 2003.

Tunnicliffe, V.: The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution, Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 29, 319–407, 1991.

Tunnicliffe, V. and Thomson, R.: The Endeavour hot vents area: a pilot Marine Protected Area in Canada's Pacific Ocean., 1999.

Tunnicliffe, V., Desbruyères, D., Jollivet, D. and Laubier, L.: Systematic and ecological characteristics of *Paralvinella sulfincola* Desbruyères and Laubier, a new polychaete (family Alvinellidae) from northeast Pacific hydrothermal vents, Can. J. Zool., 71(2), 286–297, 1993.

Turnipseed, M., Knick, K. E., Lipcius, R. N., Dreyer, J. and Van Dover, C. L.: Diversity in mussel beds at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps, Ecol. Lett., 6, 518–523, 2003.

Urcuyo, I., Massoth, G., Julian, D. and Fisher, C.: Habitat, growth and physiological ecology of a basaltic community of *Ridgeia piscesae* from the Juan de Fuca Ridge, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 50(6), 763–780, 2003.

Urcuyo, I., Bergquist, D., MacDonald, I., VanHorn, M. and Fisher, C.: Growth and longevity of the tubeworm *Ridgeia piscesae* in the variable diffuse flow habitats of the Juan de Fuca Ridge, Mar. Ecol. Prog. Ser., 344, 143–157, 2007.

Van Dover, C. L.: Trophic relationships among invertebrates at the Kairei hydrothermal vent field (Central Indian Ridge), Mar. Biol., 141(4), 761–772, 2002.

Van Dover, C. L.: Variation in community structure within hydrothermal vent mussel beds of the East Pacific Rise, Mar. Ecol. Prog. Ser., 253, 55–66, 2003.

Van Dover, C. L. and Fry, B.: Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms, Mar. Biol., 102(2), 257–263, 1989.

Van Dover, C. L. and Fry, B.: Microorganisms as food resources at deep-sea hydrothermal vents, Limnol. Oceanogr., 39(1), 51–57, 1994.

Van Dover, C. L. and Trask, J. L.: Diversity at deep-sea hydrothermal vent and intertidal mussel beds, Mar. Ecol. Prog. Ser., 195, 169–178, 2000.

Van Dover, C. L., German, C. R., Speer, K. G., Parson, L. M. and Vrijenhoek, R. C.: Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates, Science., 295(5558), 1253–1257.

Warén, A. and Bouchet, P.: Four new species of *Provanna* Dall (Prosobranchia, Cerithiacea?) from East Pacific hydrothermal sites, Zool. Scr., 15(2), 157–164, 1986.

Warén, A. and Bouchet, P.: New gastropods from East Pacific hydrothermal vents, Zool. Scr., 18(1), 67–102, 1989.

Windoffer, R. and Giere, O.: Symbiosis of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautilei* (Provannidae) with endobacteria-structural analyses and ecological considerations, Biol. Bull., 193(3), 381–392, 1997.

Xu, G., Jackson, D. R., Bemis, K. G. and Rona, P. A.: Time-series measurement of hydrothermal heat flux at the Grotto mound, Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge, Earth Planet. Sci. Lett., 404, 220–231, 2014.

Zekely, J., Van Dover, C. L., Nemeschkal, H. L. and Bright, M.: Hydrothermal vent meiobenthos associated with mytilid mussel aggregations from the Mid-Atlantic Ridge and the East Pacific Rise, Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap., 53, 1363–1378, 2006.

Author's contributions. M.M., J.S. and P.L. designed and supervised the research project. Y.L., J.M., T.D. and S.H.: data acquisition and analyses. Y.L., M.M., J.S., G.S. and P.L. conceived the ideas and contributed to the interpretation of the results. All authors contributed to the writing process and revised the manuscript.

Competing interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

Acknowledgments. The authors thank the captains and crews of the R/V *Thomas G. Thompson* and E/V *Nautilus*, the staffs of Ocean Networks Canada and ROV *Jason* and *Hercules* pilots during the "*Ocean Networks Canada Wiring the Abyss*" cruises in 2015 and 2016. We thank also Kim Juniper and the government of Canada for work permits to study in Canadian waters (XR281, 2015; XR267, 2016). Thanks also to Pauline Chauvet for faunal sampling during the ONC 2016 cruise. This research was supported by a NSERC research grant to P.L. and Ifremer funds. It was also funded by the *Laboratoire d'Excellence* LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the French government under the *Investissements d'Avenir* programme. We are also grateful to the numerous taxonomists around the world who contributed to species identification (Arango, C.P., Blake, J., Bonifácio, P., Corbari, L., Droual, G., Menot, L., Tanaka, H. and Yasuhara, M.) and to the laboratory *Centre de Recherche sur les Interactions Bassins Versants - Écosystèmes Aquatiques* (RIVE) at the Université du Québec à Trois-Rivières (Canada) for the isotope sample processing. The manuscript was professionally edited by Carolyn Engel-Gautier. This paper is part of the Ph.D. thesis of Y.L. carried out under joint supervision between Université de Montréal and Université de Bretagne Occidentale/Ifremer.

Conclusion

Avoir une vision intégrée du fonctionnement et de la dynamique temporelle des écosystèmes hydrothermaux est l'objectif de la vaste gamme d'instruments de mesure et d'observation déployée sur l'édifice hydrothermal Grotto *via* le réseau câblé *Ocean Networks Canada* (Barnes *et al.* 2007, 2013; Taylor 2009). Néanmoins, identifier et interpréter les liens unissant la faune hydrothermale et la variabilité de son environnement nécessite d'avoir une connaissance approfondie des communautés observées. Il a ainsi été reconnu que l'observation et l'échantillonnage étaient deux approches complémentaires (Cuvelier *et al.* 2012). Ainsi, dans le but d'acquérir une connaissance approfondie de la dynamique et du fonctionnement des communautés hydrothermales, la diversité et la structure trophique de communautés de vers tubicoles Siboglinidae, similaires à celle observée par le module écologique TEMPO-mini, ont été analysées. Cette recherche s'appuie sur l'échantillonnage de six communautés hydrothermales récoltées au cours des missions océanographiques « *Ocean Networks Canada 2015/2016 : Wiring the Abyss* ».

Les résultats issus de cette étude corroborent les propriétés écologiques décrites des écosystèmes hydrothermaux tels qu'une faible diversité, représentée par l'identification de 36 taxons de macrofaune, une biomasse largement dominée par l'espèce symbiotique *R. piscesae*, ainsi que la dominance d'un petit nombre d'espèces associées à un grand nombre d'espèces rares (30%). Les compositions observées des communautés sont cohérentes par rapport à celles d'autres assemblages échantillonnés sur la dorsale Juan de Fuca (Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Bergquist *et al.* 2007), avec des communautés marquées par une diversité spécifique élevée de polychètes et d'importantes densités de gastéropodes. La plasticité écologique et/ou les multiples modes d'acquisition de la ressource alimentaire de certaines espèces, tels que les gastéropodes *Lepetodrilus fucensis* et *Depressigyra globulus* (Bates *et al.* 2005; Bates 2007; Kelly & Metaxas 2007) et le polychète *Amphisamytha carldarei* (McHugh & Tunnicliffe 1994), semblent être des éléments-clés quant à leur succès écologique au sein de l'habitat hydrothermal de la dorsale Juan de Fuca. Les diversités les plus élevées furent recensées au sein des agrégations matures de *R. piscesae*, caractérisées par une plus grande longueur des tubes. Ces résultats sont en accord avec le modèle de succession proposé par Sarrazin *et al*. (1997) sur l'édifice Smoke & Mirrors (Main Endeavour,

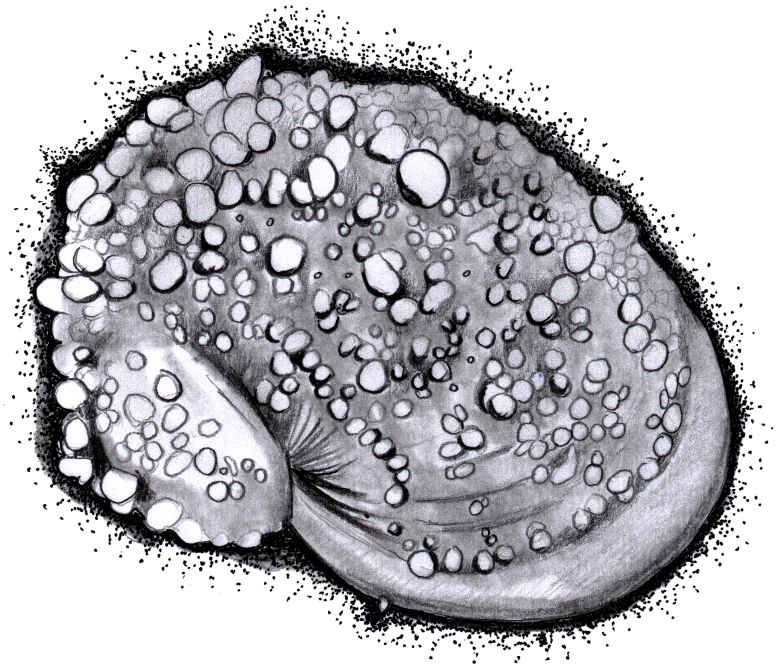
dorsale Juan de Fuca), faisant état d'une diversité maximale dans les assemblages de type V, distingués par des assemblages matures de *R. piscesae*. La structure tridimensionnelle et complexe constituée par l'entremêlement de ces tubes accroît l'hétérogénéité de l'habitat et le nombre de niches écologiques potentielles (Bergquist *et al.* 2003; Urcuyo *et al.* 2003), conduisant, *in fine*, à un partitionnement de l'habitat et de la ressource alimentaire à l'échelle de l'assemblage. L'augmentation du nombre d'espèces contribuera ainsi à l'augmentation du nombre d'interactions trophiques. Cette hypothèse est d'ailleurs renforcée par une complexité trophique accrue au cours du processus de succession des communautés, comme en témoigne le plus grand nombre de prédateurs. Néanmoins, la structure du réseau elle-même ne semble pas être influencée par la complexification de l'habitat et de la communauté, restant stable d'un échantillon à l'autre. Les réseaux trophiques ont révélé une diversité importante de bactérivores, aux compositions isotopiques distinctes, suggérant la présence d'une forte diversité microbienne au sein de l'habitat hydrothermal et l'importance de cette dernière dans le maintien du réseau trophique (Van Dover & Fry 1994; Bergquist *et al.* 2007). Les écosystèmes chimiosynthétiques sont habituellement caractérisés par une production primaire microbienne positivement corrélée avec l'intensité du flux hydrothermal, lié aux apports de composés réduits soutenant cette production primaire (Guezennec *et al.* 1998; Sievert *et al.* 2000). Néanmoins, la diversité microbienne augmente avec la diminution du flux hydrothermal (Huber *et al.* 2003). Ainsi, les émissions hydrothermales diffuses bénéficient de communautés microbiennes plus diversifiées que celles des fumeurs noirs. D'importantes communautés microbiennes libres ont ainsi été caractérisées au niveau des assemblages de *R. piscesae* des édifices hydrothermaux Smoke & Mirrors et Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) (Forget & Kim Juniper 2013), pouvant ainsi expliquer la forte diversité de bactérivores présente au sein des réseaux trophiques (Bergquist *et al.* 2007). Les deux voies principales de transfert énergétique mises en évidence au sein des six communautés fauniques de Grotto concordent avec les résultats de Bergquist *et al*. (2007) sur le site Easter Island (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca), avec : (*i*) un transfert d'énergie des symbiontes aux invertébrés hôtes et la consommation subséquente des tissus de l'hôte par des consommateurs secondaires ; et (*ii*) la consommation directe de micro-organismes libres présents au sein de l'habitat. Bien que *R. piscesae* occupe jusqu'à 86% de la biomasse totale, les analyses isotopiques menées sur les espèces associées indiquent une faible pression de

prédation sur cette espèce. La faible exploitation de cette potentielle ressource alimentaire laisse suggérer que *R. piscesae* exerce majoritairement un rôle structurant au sein de l'écosystème. Des observations similaires ont été rapportées sur un assemblage de *R. piscesae* du site Easter Island (Bergquist *et al.* 2007) ainsi que sur les moulières formées par *Bathymodiolus azoricus* sur le champ hydrothermal Lucky Strike de la dorsale médio-Atlantique (De Busserolles *et al.* 2009).

Les analyses isotopiques conduites sur les espèces de chacune des six communautés ont révélé des compositions isotopiques centrées sur celle du gastéropode *L. fucensis*. La forte biomasse qu'occupe ce gastéropode au sein des assemblages échantillonnés, ainsi que sur l'ensemble des évents hydrothermaux de la dorsale Juan de Fuca (Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Bates 2007), reflète probablement un accès direct aux particules alimentaires en suspension provenant des émissions de fluides. La capacité de ce gastéropode à exploiter différentes sources de nourriture, à travers différents modes d'alimentation (Fox *et al.* 2002; Bates 2007), pourrait engendrer une forte pression sur la disponibilité des ressources nutritionnelles et, par conséquent, jouer un rôle important dans la structuration des communautés et le recrutement des espèces. De manière plus globale, la disposition des espèces dans l'espace isotopique a montré que les réseaux trophiques n'étaient pas organisés principalement sur des relations proies-prédateurs (i.e. faible gamme de variation de l'azote isotopique), mais plutôt sur la coexistence entre les espèces. Cette singularité fut également identifiée au niveau des émissions hydrothermales d'Axial Volcano (Levesque *et al.* 2006), situé sur la dorsale Juan de Fuca, mais également au sein des émissions hydrothermales et des sources froides du bassin de Guaymas (Portail *et al.* 2016). Les gradients environnementaux générés par la structure biogénique des espèces ingénieures conduisent à une ségrégation spatiale des niches trophiques (Levesque *et al.* 2006), limitant ainsi les interactions biotiques telles que la prédation ou la compétition pour la ressource alimentaire, et facilitant la coexistence des espèces à l'échelle de la communauté. Cette hypothèse est confirmée par la présence d'un grand nombre d'espèces spécialisées (i.e. faible gamme de variation du carbone isotopique). Ainsi, la présence de *R. piscesae* au sein de l'habitat hydrothermal et le rôle fonctionnel qu'il occupe, à travers l'apport d'hétérogénéité à l'échelle des écosystèmes hydrothermaux du nord-est Pacifique et de la communauté (Urcuyo *et al.* 2003), jouent un rôle majeur dans le maintien de la diversité

locale (Govenar *et al.* 2002; Tsurumi & Tunnicliffe 2003) et stimule le développement de réseaux trophiques complexes (Bergquist *et al.* 2007).

Alors que cette étude s'est focalisée sur la diversité et la structure trophique des communautés biologiques associées aux assemblages de *Ridgeia piscesae* appartenant au morphotype « long-fin », caractéristiques des zones d'émissions diffuses (Sarrazin & Juniper 1999), une perspective intéressante serait de comparer ces résultats à des assemblages de type « court-trapu ». Ces derniers sont retrouvés sur les parois des cheminées actives, où les températures et concentrations en sulfures sont plus élevées, et où la variabilité des conditions abiotiques est plus importante (Sarrazin & Juniper 1999; Tunnicliffe *et al.* 2014). Il est admis que les conditions abiotiques locales agissent comme une succession de filtres écologiques, exerçant une forte pression de sélection sur les espèces (Sarrazin *et al.* 1999; Luther *et al.* 2001) et conduisant ainsi aux communautés. Notre hypothèse serait donc que les différences structurelles caractérisant ces deux morphotypes, ainsi que les conditions environnementales dans lesquelles ils se trouvent, engendreraient des pressions de sélection différentes au sein des communautés, menant à de possibles dissimilarités en termes de composition faunique (Sarrazin & Juniper 1999) et de structure trophique. De manière plus approfondie, il serait intéressant d'étudier si ces pressions de sélection exercent également un rôle sur la diversité fonctionnelle, et d'établir ainsi l'état de la relation entre la diversité β taxonomique et la diversité β fonctionnelle. L'utilisation de traits fonctionnels (Violle *et al.* 2007) dans le milieu hydrothermal serait en mesure de révéler les mécanismes sous-jacents conduisant aux communautés observées, en établissant le lien entre les changements de composition faunique et les changements environnementaux. Enfin, il est important de rappeler que l'échantillonnage sur une surface restreinte ne reflète qu'une image ponctuelle des communautés et de leur fonctionnement. Afin de comprendre comment ces communautés biologiques évoluent dans le temps, la mesure de données abiotiques *in situ* et l'observation des variations à long terme de la faune est primordiale dans le but de déceler les liens unissant « fonctionnement et dynamique » des communautés hydrothermales.



Depressigyra globulus

CHAPITRE 3. UNE DYNAMIQUE EN RÉPONSE AUX MARÉES ET TEMPÊTES DE SURFACE

Figure 3.1. En haut : photographie de la surface de l'océan © *Cotte L*. En bas à gauche : assemblage de *Ridgeia piscesae* sur le segment Endeavour (dorsale Juan de Fuca) © *Ocean Networks Canada*. En bas à droite : capture d'image d'un pycnogonide (*Sericosura* sp.) et d'un polynoidé sur un assemblage de *R. piscesae* par la caméra du module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice Grotto à 2196 m de profondeur © *Ocean Networks Canada/Ifremer*.

Contexte

La dynamique des communautés reflète souvent celle de leur environnement. Il est donc nécessaire de bien comprendre quelles sont les différentes échelles spatiales (du centimètre à plusieurs centaines de kilomètres) et temporelles (de la seconde à plusieurs années) auxquelles est soumis le biotope hydrothermal pour appréhender le fonctionnement des communautés. Sur de grandes échelles spatio-temporelles, la stabilité de l'activité ainsi que la durée de vie des sites sont liées à des évènements géodynamiques de type tectoniques ou volcaniques (Haymon *et al.* 1993; Tunnicliffe *et al.* 1997; Shank *et al.* 1998). Ces évènements peuvent être responsables d'importants bouleversements dans les conditions abiotiques des habitats, engendrant alors une réponse des communautés biologiques à ces perturbations. La formation et l'extinction des cheminées affectent l'apparition et la disparition des habitats et des écosystèmes associés à une échelle qui dépend du taux d'accrétion de la dorsale (Juniper & Tunnicliffe 1997; Macdonald 1998). À l'échelle du mètre, le mélange du fluide hydrothermal et de l'eau de mer crée d'étroits gradients physiques et chimiques (Johnson *et al.* 1986, 1988a; Chevaldonné *et al.* 1991). Sur des échelles allant de quelques secondes à plusieurs heures, de fortes variations de température et des conditions chimiques résultent du mélange entre le fluide hydrothermal et l'eau de mer ambiante, gouvernées par la turbulence entre le fluide hydrothermal et les courants locaux. Ces courants profonds sont contraints, entre autres, par des processus d'origine astronomique, à travers la variabilité périodique des marées (Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006), et atmosphérique, par le passage des tempêtes de surface (Cannon & Thomson 1996).

Les marées océaniques résultent du mouvement oscillatoire des masses d'eau sous l'action conjuguée des forces gravitationnelles et centrifuges de la Lune et du Soleil. Ces déplacements représentent plus de 80% de la variabilité de la surface libre en plein océan. Il est donc depuis longtemps admis que les marées océaniques constituent l'un des facteurs majeurs de contrôle des communautés intertidales (Connell 1972). En revanche, les études portées à ce jour sur le rôle des processus hydrodynamiques et des marées sur les communautés biologiques des écosystèmes marins profonds restent encore très limitées. Pourtant, la littérature fait preuve d'une documentation de plus en plus enrichie sur le fait que l'environnement hydrothermal est affecté par les signaux de marées (Chevaldonné *et al.*

1991; Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Larson *et al.* 2007; Xu *et al.* 2013, 2014; Barreyre *et al.* 2014b). L'action de la marée sur les émissions hydrothermales, et donc sur les conditions physiques et chimiques des habitats hydrothermaux a été montrée en plusieurs localités du globe: dorsale médio-Atlantique (Schultz *et al.* 1996; Kinoshita *et al.* 1998; Crone & Wilcock 2005; Sohn 2007; Crone *et al.* 2010; Barreyre *et al.* 2014b), dorsale du Pacifique oriental (Chevaldonné *et al.* 1991; Scheirer *et al.* 2006), dorsale Juan de Fuca (Johnson & Tunnicliffe 1985; Tivey *et al.* 2002; Xu & Di Lorio 2012), dorsale des Galápagos (Johnson *et al.* 1994) ou bien encore le bassin de Guaymas (Little *et al.* 1988). Deux mécanismes furent proposés afin d'appréhender l'action de la marée sur le biotope hydrothermal. Le premier explique cette influence à travers la modulation des courants horizontaux près du fond (Scheirer *et al.* 2006). La variabilité tidale, associée aux cycles de basses et hautes marées, agirait sur la vitesse et la direction des courants qui, par répercussion, modulerait les conditions physiques et chimiques de l'habitat. Deuxièmement, la marée agirait par l'intermédiaire des variations périodiques de la pression hydrostatique, dont l'action se ferait ressentir dans toute la colonne d'eau et au sein de la croûte océanique supérieure par des processus de compression et dilatation de la matrice rocheuse (Tivey *et al.* 2002; Barreyre *et al.* 2014b), influençant directement le flux hydrothermal. Ces observations ont ainsi amené à postuler l'hypothèse d'une possible influence de la marée sur la dynamique des communautés biologiques *via* une modification périodique des conditions environnementales (Tunnicliffe *et al.* 1990; Nedoncelle *et al.* 2013; Cuvelier *et al.* 2014; Sarrazin *et al.* 2014). La difficulté d'acquérir des séries temporelles sur les organismes vivant au sein de ces écosystèmes rendait difficile de tester cette hypothèse, malgré une littérature émergente sur ces questions. Jusqu'à présent, une influence de la marée ne fut détectée que sur deux espèces symbiotiques : sur le taux de croissance des mytilidés *Bathymodiolus* sp. au niveau de la dorsale médio-Atlantique (Nedoncelle *et al.* 2013), de la dorsale du Pacifique oriental (Nedoncelle *et al.* 2015) et du bassin nord fidjien (Schöne & Giere 2005), ainsi que sur le taux de sortie/rétraction du panache branchial des vers Siboglinidae *Ridgeia piscesae* de la dorsale Juan de Fuca (Cuvelier *et al.* 2014). Le caractère symbiotique de ces espèces laisse suggérer que leur réponse à la marée serait liée aux variations des concentrations chimiques des fluides et aux variations de l'oxygène dans l'eau environnante, éléments indispensables à la survie de leurs symbiontes. À ce jour, l'action de la marée sur les communautés animales mobiles et non-symbiotiques reste encore inconnue.

De même, l'interaction entre l'atmosphère et les océans joue un rôle primordial sur les processus hydrodynamiques. La réponse des océans aux forçages atmosphériques tels que les tempêtes de surface génèrent des mouvements de masses d'eau. Lorsque l'intensité de la tempête s'affaiblit progressivement, le courant ne cesse pas immédiatement et son mouvement reste soumis à la force de Coriolis. Cette force a pour effet d'engendrer une trajectoire circulaire du courant par rapport à un point fixe sur la Terre, dont la période est égale à la période d'inertie, variante selon les latitudes. Ce phénomène crée ainsi ce que l'on appelle une oscillation inertielle. Concentrés essentiellement à la surface, ces courants se propagent ensuite horizontalement et verticalement, passant des couches superficielles à l'océan profond (Thomson *et al.* 1990). La composante saisonnière est donc un facteur important à prendre en compte puisque les périodes hivernales sont plus enclines aux dépressions atmosphériques, engendrant une plus forte activité et fréquence des tempêtes de surface. L'effet de ces tempêtes sur le milieu hydrothermal fut observé sur des analyses spectrales des données de courantologie (Cannon & Pashinski 1990, 1997; Cannon *et al.* 1991; Cannon & Thomson 1996), mais également à travers la détection d'une oscillation inertielle au sein des émissions hydrothermales (Xu *et al.* 2013). À notre connaissance, l'impact de ces tempêtes de surface et des répercussions qu'elles pourraient engendrer sur les communautés biologiques demeure largement inexploré.

Dans ce contexte, le présent chapitre s'appuie sur l'analyse des séries temporelles fauniques et environnementales issues des instruments déployés sur l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) au sein de l'observatoire *Ocean Networks Canada*. Dans un premier temps, il s'agira d'acquérir les données d'abondances de faune à partir de deux stratégies d'observation, différant chacune par leur période et leur fréquence d'observation. Dans un second temps, un certain nombre d'hypothèses seront testées afin de tenter de déterminer si (*i*) les variables environnementales mesurées varient en fonction des forçages astronomiques et atmosphériques, (*ii*) si les communautés d'espèces associées à l'assemblage de vers siboglinidae *Ridgeia piscesae* répondent à ces forçages et si (*iii*) les variations observées dans l'abondance de ces espèces sont liées aux variations des conditions environnementales.

Ce travail est présenté sous forme d'un article publié au sein de la revue ***Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences***.

Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihály, S., Lee, R.W., Sarradin, P.-M., Arango, C.P. & Sarrazin, J. (2017). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **284**, 20162123.

Résumé. Marées océaniques et tempêtes de surface hivernales sont parmi les principaux facteurs influençant la dynamique et la structuration spatiale des communautés intertidales, mais la compréhension de leurs effets sur les communautés profondes et hydrothermales reste encore limitée. Les observatoires fond de mer constituent un nouvel outil pour étudier les cyclicités comportementales et les interactions entre la dynamique des communautés hydrothermales et les fluctuations environnementales. Dans cette étude, nous avons étudié la réponse des espèces associées à un assemblage de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* à la dynamique locale de l'océan. En suivant les variations de l'abondance de la macrofaune hydrothermale sur différentes échelles temporelles, nous fournissons la première preuve que les marées et les tempêtes de surface influencent la distribution des espèces mobiles et non-symbiotiques (pycnogonides *Sericosura* sp. et polychètes Polynoidae) à plus de 2 km profondeur. La dynamique locale des océans affecte le mélange entre les émissions de fluides hydrothermaux et l'eau de mer environnante, modifiant les conditions environnementales au sein de l'habitat. Nous suggérons que les espèces hydrothermales répondent à ces modifications de l'habitat en ajustant leur comportement, à la recherche de conditions de vie optimales. Ce comportement peut refléter une adaptation spécifique des espèces hydrothermales à leur habitat hautement variable.

Mots-clés: *observatoire fond de mer, source hydrothermale, abondance de la macrofaune, tempêtes de surface, marées océaniques, analyse des séries temporelles*

Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates

Yann Lelièvre[1,2*], Pierre Legendre[2], Marjolaine Matabos[1], Steve Mihály[3], Raymond W. Lee[4], Pierre-Marie Sarradin[1], Claudia P. Arango[5], Jozée Sarrazin[1]

[1]Ifremer Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC H3C 3J7, Canada. [3]Ocean Networks Canada, University of Victoria, PO Box 1700 STN CSC, Victoria, BC V8W 2Y2, Canada. [4]School of Biological Sciences, Washington State University, Pullman, WA 99164, USA. [5]Biodiversity Program, Queensland Museum, PO BOX 3300 South Brisbane QLD 4101, Australia.

Abstract. Ocean tides and winter surface storms are among the main factors driving the dynamics and spatial structure of marine coastal species, but the understanding of their impact on deep-sea and hydrothermal vent communities is still limited. Multidisciplinary deep-sea observatories offer an essential tool to study behavioural rhythms and interactions between hydrothermal community dynamics and environmental fluctuations. Here, we investigated whether species associated with a *Ridgeia piscesae* tubeworm vent assemblage respond to local ocean dynamics. By tracking variations in vent macrofaunal abundance at different temporal scales, we provide the first evidence that tides and winter surface storms influence the distribution patterns of mobile and non-symbiotic hydrothermal species (i.e., pycnogonids *Sericosura* sp. and Polynoidae polychaetes) at > 2 km depth. Local ocean dynamics affected the mixing between hydrothermal fluid inputs and surrounding seawater, modifying the environmental conditions in vent habitats. We suggest that hydrothermal species respond to these habitat modifications by adjusting their behaviour to ensure optimal living conditions. This behaviour may reflect a specific adaptation of vent species to their highly variable habitat.

Keywords. *Deep-sea observatory, hydrothermal vents, macrofaunal abundance, surface storms, ocean tides, time-series analysis*

3.1. Introduction

Benthic communities associated with hydrothermal vents have been extensively studied since their discovery in 1977 on the Galápagos Ridge [1]. Vent communities, relying on local chemosynthetic microbial production, are characterized by low diversity, large biomass and high levels of endemic species [2]. Within a single vent site, the high spatial and temporal variability of vent emissions creates a mosaic of habitats with contrasting physical and chemical conditions [3]. The resulting spatial distribution of species reflects the interplay between their physiological tolerance to environmental conditions [4,5], resource availability [6,7] and biotic factors [8,9]. The temporal and spatial variability of this unstable environment plays a key role in the functioning of these ecosystems.

The hydrothermal ecosystems of the world's oceans are subject to a variety of forces that create variability along a spatial (from centimetre to hundreds of kilometres) and temporal (from seconds to years) continuum. At broad spatial and temporal scales, the stability of hydrothermal activity and site life span are linked to geodynamic processes, such as tectonic or volcanic events, that can cause important physical, chemical and biological changes [10,11]. On small spatial scales (metres), mixing of hot hydrothermal fluids (up to 400 °C) with cold ambient seawater (< 2 °C) creates steep spatial gradients of environmental variables [12,13]. On short time scales, temporal fluctuations of temperature and chemical conditions result from the variability of turbulent mixing of hydrothermal fluids with the ambient seawater, which is controlled both by the variability in fluid flux and of local oceanic currents. These deep-sea currents can be forced astronomically through the periodic variability of surface tides [14–16] and atmospherically by the passage of storms [16,17].

Although ocean tides are one of the most important factors controlling intertidal communities [18], their action on deep-sea communities is less understood. Nevertheless, the influence of tidal forcing on vent abiotic habitat conditions has been reported from various localities in the Atlantic [19,20] and Pacific Oceans [14,15,21]. Tide-related variability in hydrothermal biotopes is attributed to two mechanisms, including oceanic tidal pressure and modulation of horizontal bottom currents by ocean tides [14,20]. Ocean tides may affect faunal distributions by periodically altering the mixing of seawater with vent fluids. Mixing variability may directly influence the ambient temperature [14,15], the chemical

environment [22], the bioavailability of potentially toxic compounds [23] and the exposure to radionuclides [24]. However, few studies have managed to verify this hypothesis in the absence of high-resolution temporal data. To our knowledge, tidal influence has only been detected in two symbiotic vent taxa: (i) *Bathymodiolus* spp. growth rates [25–27] and (ii) *Ridgeia piscesae* branchial plume movements [28], response which are likely the result of the variability of energy requirements for their symbionts (e.g. sulphide or/and methane concentrations and oxygen availability) [4].

In addition to ocean tides, atmospheric forcing such as that brought by storms can have a strong influence on surface ocean dynamics, but only a few studies have considered its influence in the vent environment [29,30]. Winter storms affect near-bottom currents by generating downward-propagating inertial waves and low-frequency currents generated by pressure fluctuations associated with storm occurrence [31,32]. The large inertial oscillations generated by atmospheric forcing in the surface ocean appear to affect the dynamics of hydrothermal plumes at one vent site on the Juan de Fuca Ridge [29]. This surface-related influence is attributed to the presence of inertial oscillations in the surrounding currents. Variability in bottom currents at the Lucky Strike and Rainbow vent fields (Mid-Atlantic Ridge) appears to be influenced by inertial oscillations, whose period at this latitude is ~20 h [33]. Similarly, surface-generated mesoscale eddies appear to influence the transport of hydrothermal vent efflux and of vent larvae away from the northern East Pacific Rise [30]. Atmospheric forcing can therefore promote the spreading of hydrothermal effluents across the deep ocean and provide episodic opportunities for vent species to disperse their larvae over hundreds of kilometres.

Understanding precisely how environmental variability influences vent community dynamics is of particular relevance for hydrothermal biology. To date, only a few studies describing high-frequency variation in vent faunal behaviour have been published [28,34]. To establish whether tides play a role in vent species distributions, we monitored the variability of macrofaunal abundance in a *R. piscesae* assemblage from a northeast Pacific hydrothermal edifice at high temporal resolution. The recent development of deep-sea observatories facilitates high-resolution in situ studies of benthic communities [28,34–36]. Video imagery has proved to be appropriate for studying community dynamics and behaviour [36] as well

as fine-scale changes in activity and faunal distribution [28,34]. Based on previous observations [28], we hypothesized that the fauna associated with *R. piscesae* tubeworms respond to the tidal signal through changes in food availability and environmental conditions. The objectives of the present study were to (i) measure the environmental conditions possibly influenced by atmospheric and astronomic forcings, (ii) determine if species associated with the *R. piscesae* assemblage respond to these forces and (iii) assess changes in species activity in relation to variation in environmental conditions.

3.2. Materials and methods

3.2.1. Endeavour observatory

The 90-km Endeavour segment located on the northern part of the Juan de Fuca Ridge (JdFR) is a hydrothermally active region characterized by a 500–1000 m wide axial valley whose walls reach up to 200 m in height, and hosts 5 major hydrothermal vent fields. Within the Main Endeavour Field (MEF) (Figure 3.2A), Grotto (47°56.958'N, 129°5.899'W) is an active hydrothermal sulphide vent cluster located at 2196 m depth covering 450 m^2 in surface area and 10 m high, forming a cove with an opening to the north (Figure 3.2B). This edifice is characterized by high short-term variations in heat fluxes, but relative long-term stability (annual scale) [37]. As on many sulphide structures within the MEF, the site is colonized by a mosaic of faunal assemblages [38], including low-flow *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages and their associated fauna. Grotto was the subject of several scientific investigations, including the deployment of observational and measuring instruments by Ocean Networks Canada (ONC, Figure 3.2C).

With a 25-year lifespan, the ONC's NEPTUNE-Canada subsea infrastructure rests on a 800 km loop of electric and fibre optic cables connected to various instrumented sites (nodes). The Endeavour node includes an extension cable to the Grotto edifice instrument platform which supports a wide range of multidisciplinary sensors (Figure 3.2C). Focused on vent ecology, the TEMPO-mini [39] ecological observatory module is deployed on the north slope of the edifice (Figure 3.2C). The module is equipped with four 20 W LEDs lights and an Axis Q1755 camera featuring a 1/30 Progressive Scan CMOS 2 Megapixel image sensor, which recorded

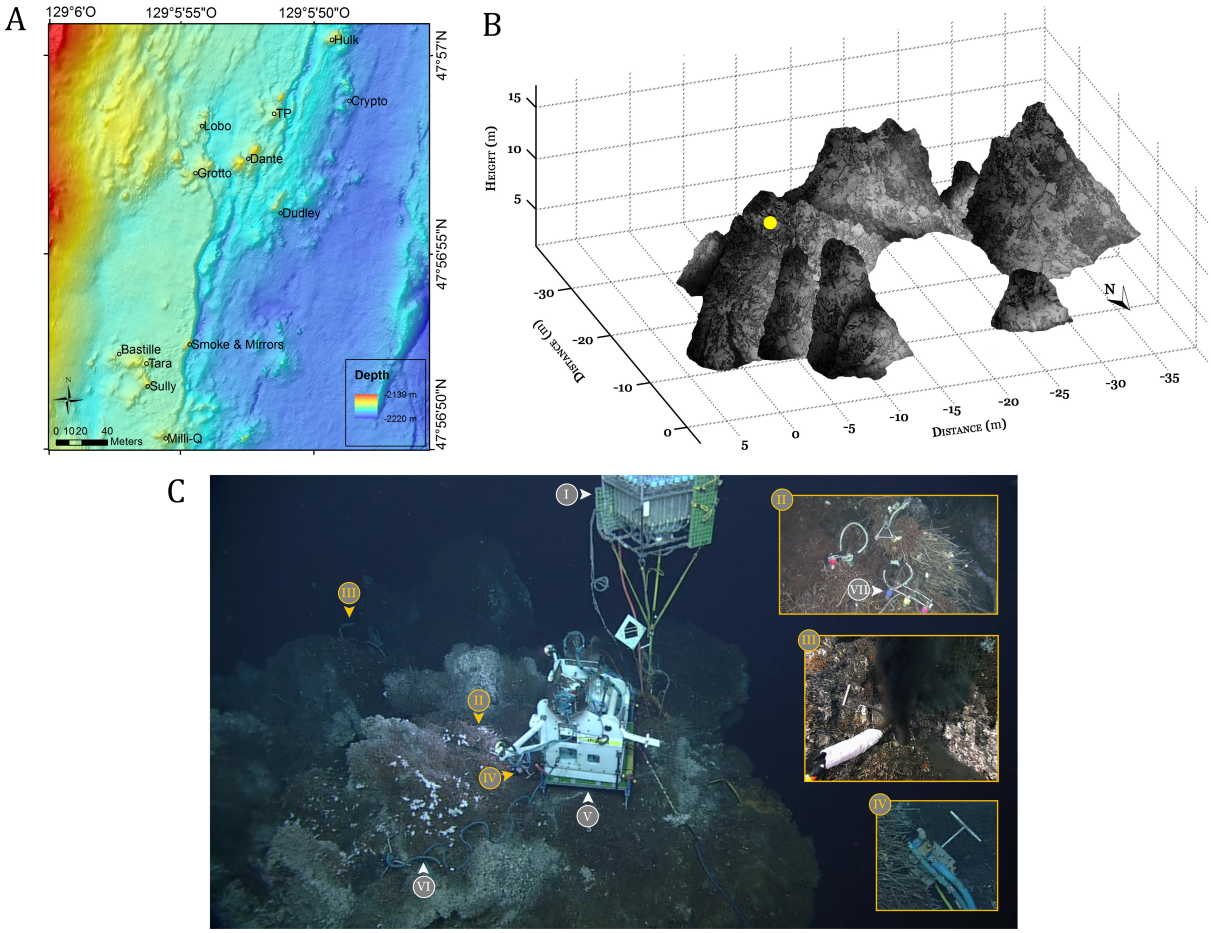


Figure 3.2. (A) Location map of the Main Endeavour Field (Juan de Fuca Ridge, north-east Pacific) indicating the positions of hydrothermal vent edifices, with (B) a visualization of the 3D topographic structure of Grotto. The yellow dot on Grotto represents the position of TEMPO-mini. The distances and heights were estimated using COVIS (Cabled Observatory Vent-Imaging Sonar). (C) Deployed instruments: I = Remote Access Sampler (RAS); II = assemblage filmed by the camera; III = Benthic And Resistivity Sensors (BARS); IV = Aanderaa optode; V = TEMPO-mini; VI = thermistor chain (T-chain) and VII = autonomous temperature loggers (F-probes).

videos with a resolution of 1440x1080 pixels and a frame rate of 24 fps. A localized microchloration system protects sensor optical parts and projectors from biofouling [40].

3.2.2. Environmental characterization

To study the impact of hydrodynamic patterns linked to ocean tides and surface storms on the hydrothermal abiotic habitat, we used temporal time series of physical and chemical variables acquired by instruments installed on or near the Grotto edifice (Figure 3.2C; Table S2.1).

Pressure and near-bottom currents were measured with a highly sensitive bottom pressure recorder (BPR) and a 600 kHz acoustic Doppler current meter (ADCP). The ADCP had a useful vertical range of 30 m, and was located 70 m south of Grotto. Temperatures were measured by: (*i*) a 25 cm long thermocouple wand (BARS) inserted into a vigorously venting black smoker orifice located 10 m west of TEMPO-mini, (*ii*) 12 autonomous temperature loggers (F-probes; F1-F12) placed on the tubeworm assemblage filmed by TEMPO-mini, (*iii*) an Aanderaa oxygen sensor deployed ~30 cm below the field of view and (*iv*) a probe located under a fluid-collection benthic chamber of the remote access fluid sampler (RAS) from a nearby (~1.5 m) diffuse venting area. Oxygen saturation was measured with the Aanderaa optode.

Like many other studies on hydrothermal diffuse-flow habitats, we used temperature as a proxy measurement of chemical variability in the hydrothermal abiotic environment [3,4,13,41]. Increasing temperatures correspond to lesser dilution of vent fluids and therefore, suggest a high concentration of hydrogen sulphide, methane, metals and other reduced chemicals, as well as low oxygen availability for communities.

3.2.3. Observation design

To study long-term temporal dynamics of vent communities, the camera was programmed to record 20-min video sequences six times a day (02:00, 06:00, 10:00, 14:00, 18:00 and 22:00 UTC) with three zoom levels per sequence corresponding to “large”, “medium” and “fine” views. The camera was focused on a Ridgeia piscesae tubeworm assemblage harbouring a dense community of associated fauna (Figure 3.3). The total studied surface covers approximately 0.315 m^2. Temporal variation in observed abundances of four visible taxa (Ammotheidae pycnogonids, Polynoidae polychaetes, Buccinidae gastropods and Zoarcidae eelpouts) was quantified using the large and medium views (Figure 3.3). To avoid “observer bias” among consecutive measurements, video sequences were analysed in random order. The first observation strategy had a fixed daily observation time set at 10:00 UTC encompassing a year from 2013-06-20 to 2014-06-20. The second observation strategy was designed to identify seasonal components of macrofaunal and environmental variability.

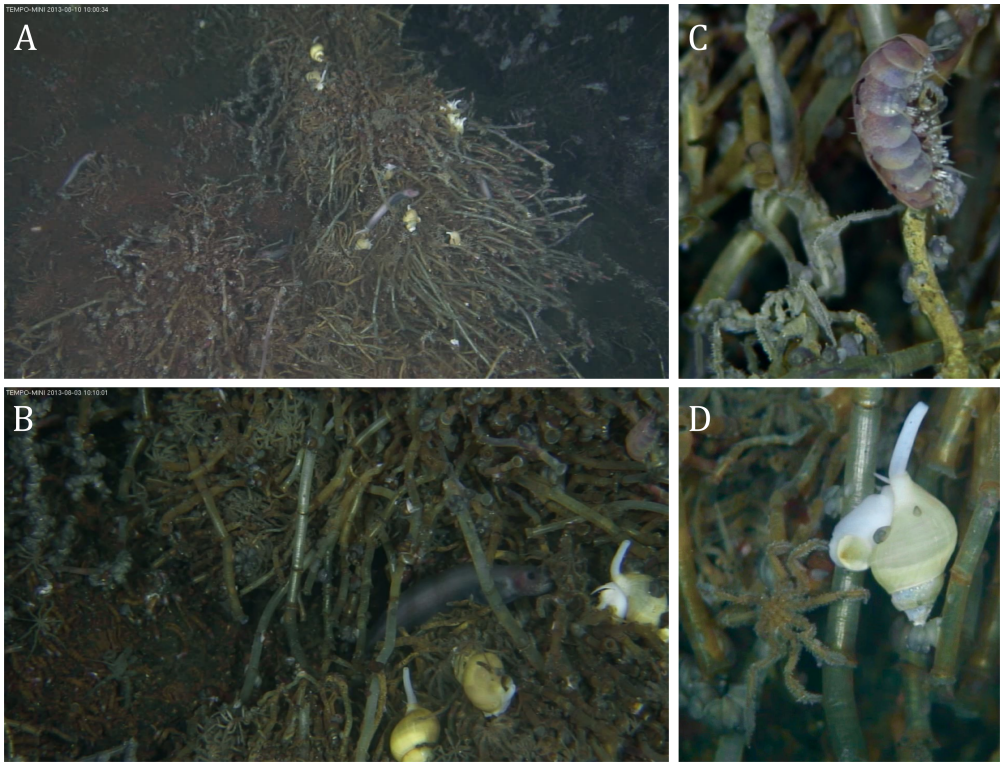


Figure 3.3. The *Ridgeia piscesae* tubeworms assemblage and associated fauna as viewed by the TEMPO-mini ecological observatory module at 2196 m depth at the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour Field, JdFR), with (A) large and (B) medium views. (C) *Sericosura* sp. pycnogonids and Polynoidae polychaetes (*Branchinotogluma tunnicliffae*, *Lepidonotopodium piscesae* or *Levensteiniella kincaidi*) and (D) *Sericosura* sp. and the Buccinidae *Buccinum thermophilum* on the tubeworm assemblage.

All six observations were analysed during one summer (June 2014) and two winters (November and December 2014) months. These specific time windows were selected to minimize the amount of missing data generated by temporary shortcomings of the observatory and to maximize the presence of high-quality video imagery.

3.2.4. Statistical methods

All environmental variables were examined using two types of time-series analyses. Welch's averaged modified periodogram method [42,43] was used to identify the dominant periods, and tidal harmonic analyses using the open-source program T-TIDE [44] were used to assess the timing (phase of the cycles) and the degree to which the periodicities were determined by tidal forcing. Prior to analysis, the two-dimensional currents were rotated into components along and across the axis of the ridge. The spectra of the currents from 14 depths, ranging from 4 m to 30 m above the bottom, were examined.

Macrofaunal observed abundance time series were submitted to a Dutilleul multi-frequential periodogram analysis (MFPA) to identify the dominant periods [45]. This periodogram computes the variance of periods that may or may not correspond to an integer number of cycles (fractional frequencies), by regression on the sinusoidal representation of the considered frequencies. The statistic of Dutilleul's periodogram is defined as the fraction of the total variance of the time series explained by regressing the series on the cosine and sine corresponding to a considered frequency; p-values are produced. Prior to analysis, missing values were substituted using a *k*-nearest neighbour method.

To investigate the ocean dynamic's processes that affect the variability of macrofaunal observed abundances, path analyses [46] were performed using program *Piste 3.2.1* (Legendre laboratory). To obtain parsimonious path models, variables were selected using a forward selection procedure (9999 permutations). Therefore, path models were divided into three compartments: (*i*) hydrodynamic processes defined by axial currents; (*ii*) the degree of mixing of seawater and hydrothermal fluids, represented by temperature and oxygen saturation; and (*iii*) macrofaunal abundance. The models were computed separately for the June, November and December 2014 data and only for vent species showing relationships with physical forcings. The observations of the Buccinidae *Buccinum thermophilum* and the Zoarcidae *Pachycara gymnium* were too scarce to allow modelling.

3.3. Results and discussion

3.3.1. Ocean and hydrothermal ecosystem dynamic's

The spectral analysis showed that bottom pressure was dominated by peaks in energy centred on the diurnal (24.8 h) and semidiurnal tidal bands (12.4 h), near frequencies of 1 and 2 cycles per day (Figure S3.1). The ratio of energy between the near-semidiurnal and near-diurnal bands matched those of barotropic tidal models of the north-east Pacific [47,48] with the near-semidiurnal band being about twice as energetic as the near-diurnal. Similarly, the dominant peaks in the current spectra were in the diurnal and semidiurnal bands, with the near-semidiurnal band being five times more energetic than the near-

diurnal band (Figure S3.1). Harmonic analyses of the pressure and current time series revealed that the tidal constituents accounted for 99% and 31% of the variance, respectively.

Spectral analyses showed that periodicities in pressure and currents on Grotto occur at different frequency bands corresponding to distinct physical forcing mechanisms. First, the main near-semidiurnal band included the principal lunar semidiurnal M_2 and the principal solar semidiurnal S_2 tidal constituents, with periods of 12.42 h and 12 h, respectively (Figure S3.1). Tidal constituent M_2 had three times the amplitude of the second dominant constituent S_2. As shown in other studies, the semidiurnal frequency dominates tidal oscillations in the deep currents of the Endeavour axial valley [16,49]. Interestingly, the semidiurnal energy was almost entirely concentrated in the along-valley axis component and greatly diminished in the weak cross-axis component (data not shown). Second, the diurnal band resulted from the lunar diurnal K_1 and the solar diurnal P_1 tidal constituents, with periods of 23.93 and 24.07 h (Figure S3.1), respectively, and differing by a factor of 2.5. Finally, the enhanced energy peak with a period in the range of 3-4 days and at higher non-linear harmonics of the tidal frequencies (Figure S3.1). Four-day oscillations in current measurements have been widely observed over the JdFR [17,50] and seem to be related to atmospheric forcing [51].

The spectra of temperatures (F-probes) and oxygen saturation from a diffuse venting area also revealed significant peaks at the near-semidiurnal and near-diurnal frequencies (Figure S3.1). Tidal modulation of diffuse-flow vent temperatures has been previously reported at JdFR [14,52] and has also been observed in records from a thermistor chain associated with TEMPO-mini, deployed near the studied community [28] (Figure 3.2C). These tidal peaks had less power than those of the pressure and current spectra. Tidal oscillations were more episodic and less persistent in diffuse fluids than in the high-temperature black-smoker fluids, where tidal oscillations were steadier and comparable to the pressure record. This result may be explained by the fact that high-temperature black-smoker data were acquired by a probe inserted into the chimney orifice and, therefore, protected from the influence of near-bottom currents. In contrast, temperature data from diffuse-flow areas were exposed to bottom currents, thereby masking the tidal signal.

The potential mechanisms causing this tide-related variability on the hydrothermal abiotic environment include oceanic tidal pressure and modulation of horizontal bottom currents by ocean tides. Barreyre *et al*. [20] have reported that tidal variability in high-temperature black-smoker fluids was significantly more coherent with tidal pressure, while diffuse-flow vent temperatures were more coherent with tidal currents. These ambient currents and their hydrodynamic oscillations have a complex, but direct implication on the dispersal of hydrothermal effluents and influence temperature variability [15,21], suggesting a high variability of chemical conditions in the hydrothermal ecosystem [41,53]. In the Endeavour axial valley, where the dominant along-axis periodicity of ambient currents is tidal, ocean tides likely have a strong effect on the environment surrounding the faunal community. In our video sequences, we observed evident changes in environmental conditions with alternation between "clear" seawater and shimmering fluids characteristics of diffuse venting (Video S3.1).

3.3.2. Tides and vent faunal dynamics

Located near a hydrothermal diffuse area, the Ridgeia piscesae tubeworms assemblage filmed by TEMPO-mini was recognized as a 'V low-flow' community [38]. In the light of previous knowledge on JdFR species diversity, we assigned the Ammotheidae pycnogonids to the genus *Sericosura*, probably *S. verenae* although recent sampling at Grotto (unpublished data) suggested the occurrence of several species (L. Corbari, pers. comm). Similarly, Polynoidae polychaetes were assigned to three species including *Branchinotogluma tunnicliffae*, *Lepidonotopodium piscesae* and *Levensteiniella kincaidi*.

Table 3.1. Observed abundances and significant results of Dutilleul periodogram analysis of the hydrothermal vent fauna at the Grotto edifice (2 196 m depth). The data were obtained by visual analysis of the video images recorded by TEMPO-mini during a whole year (once a day) and during three selected months (6 times a day).

Taxa	Annual analysis		Monthly analyses					
	20 June 2013 to 20 June 2014		June 2014		November 2014		December 2014	
	min-max (mean - sd)	main periods	min-max (mean - sd)	main periods	min-max (mean - sd)	main periods	min-max (mean - sd)	main periods
Sericosura sp.	2-31 (14.7 - 5.85)	14.89-d	14-46 (24.32 - 5.62)	12.39 h	15-48 (26.75 - 5.57)	4.07-d 12.43 h	9-37 (23.65 - 5.36)	4.24-d 12.42 h
Polynoidae	1-34 (8.57 - 3.53)	-	4-20 (10.81 - 3.47)	-	7-24 (14.68 - 3.6)	16.03 h	7-25 (14.36 - 3.86)	12.39 h

Dutilleul's periodograms computed on one year of simulated data containing a tidal signal showed that, with one observation per day, a cosine with 12.42 h tidal period sampled once a day produced a significant 14.79-day harmonic. A 14.89-day period was detected in the periodogram of *Sericosura* sp. abundances observed during one year (Table 3.1), highlighting a tidal signal. For the June, November and December 2014 time series, periodograms displayed a significant ~12.4 h period corresponding to the semidiurnal tidal cycle (Table 3.1). The observed abundances of Polynoidae at the top of the Ridgeia bush exhibited a significant tidal cycle (12.4 h) in the December data only (Table 3.1).

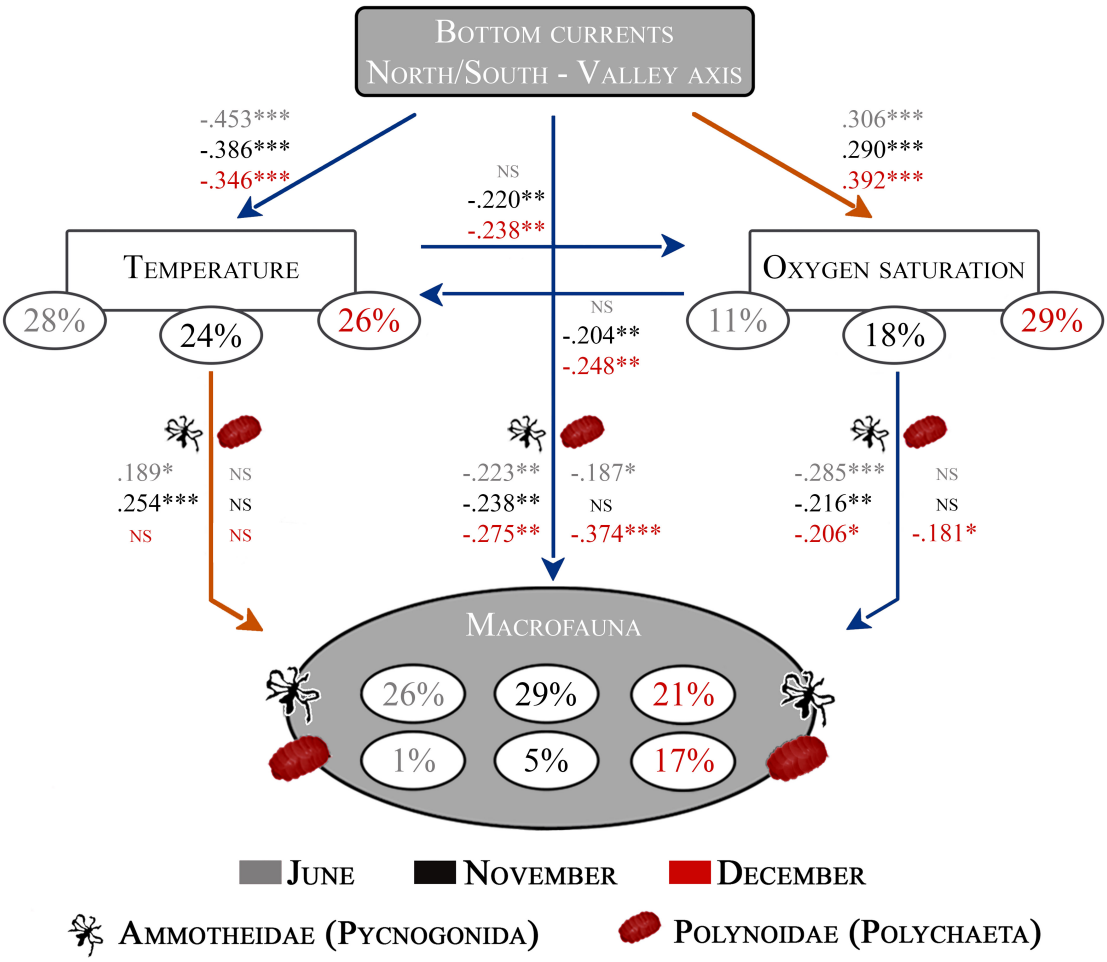


Figure 3.4. Path analysis model of ocean tide effects on Ammotheidae pycnogonids *Sericosura* sp. and Polynoidae polychaetes abundances in one summer (June 2014) and two winter (November and December 2014) months. Orange arrows indicate positive relationships, blue arrows negative relationships. Path coefficients indicate the direct relationships between the variables. Significance codes: not significant (ns), (*) $p \leq 0.05$, (**) $p \leq 0.01$ and (***) $p \leq 0.001$. Indirect effects were estimated by multiplying the coefficients of individual segments along paths. The percentages shown in ellipses indicate the proportion of variance explained by the model (adjusted R^2).

To deepen our understanding of tide-related variables on the behaviour of the two taxa that displayed significant tidal signals, we decomposed their linear effects on the temporal dynamics of vent species using path analyses performed on one-month observation periods (Figure 3.4). Tidal pressure was not retained in our path models, suggesting that the temporal dynamics of the studied vent taxa is mainly controlled by a mechanism related to tidal bottom currents. This result is in agreement with Barreyre *et al*. [20], which show that diffuse-flow vent environments are mainly affected by tidal bottom currents. Consistent with the main orientation of the ridge and the topography of Grotto (Figure S3.2), path models showed that temperature and oxygen saturation in the tubeworm's environment were strongly and significantly influenced by the northern and southern horizontal bottom tidal currents (along the valley axis). The horseshoe-shaped hydrothermal cluster is open on the north-east side, directly exposed to the north-south current axis (Figure 3.2B). The height of the northern towers (10 m) may further protect the studied assemblage from east/west currents, not retained in path models. Hydrodynamic processes lead to an alternating regime of abiotic conditions. During southern current phases (directed towards the north), the environment of the siboglinids was characterized by low temperatures and high oxygen saturation (Figure 3.4). Conversely, northern current phases (directed towards the south) were associated with high temperatures and low oxygen saturation (Figure 3.4), suggesting high inputs of hydrothermal fluids in the tubeworm habitat. High temperatures indicate high concentrations of hydrothermal fluids, therefore high concentrations of hydrogen sulphide and other reduced chemicals in the ambient habitat of the tubeworm assemblage [3,4,12,13].

Path models revealed that observed macrofaunal abundances (at the top of the bush) decreased during low temperature (positive path coefficients) and high oxygen saturation conditions (negative path coefficients; Figure 3.4). We hypothesize that, in these local favourable conditions (i.e. lower toxicity), species remain deeper in the tubeworm bush (Figure 3.5), protecting themselves against currents and predation, and possibly allocating their energy to nutrition and/or reproduction. Individuals within the bush were not visible to the observer, reducing the number of counted individuals. In the reverse conditions, we postulate that the high concentration of hydrothermal fluids in the environment prompted the vent species to reach the surface of the tubeworms (Figure 3.5) in search of more

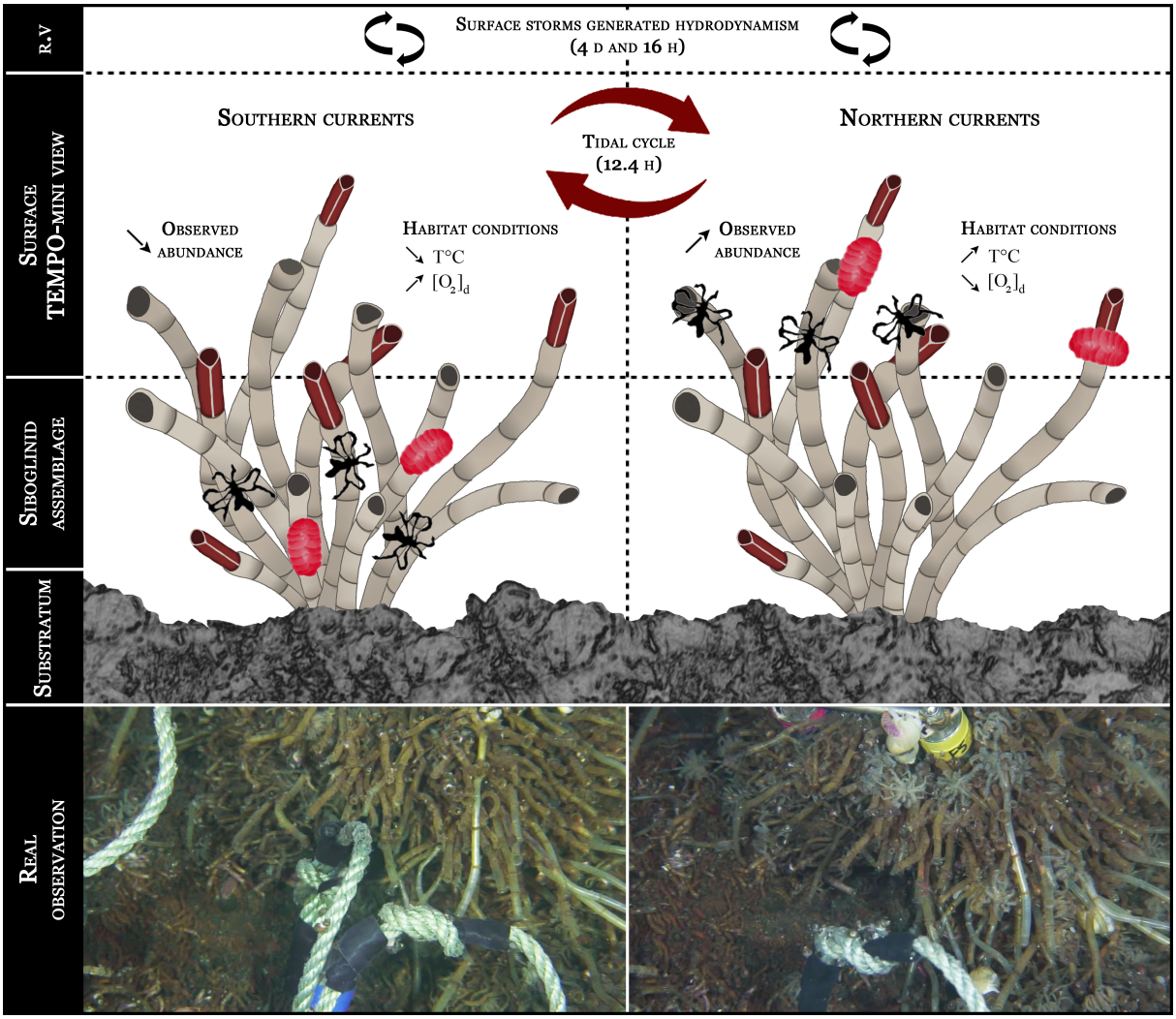


Figure 3.5. Schematic representation of the influence of ocean tides and local surface storms on the hydrothermal abiotic environment and vent species' dynamics, associated to real observation. Oscillatory currents affect the balance between hydrothermal fluid inputs and the surrounding seawater, modifying the physical and chemical conditions of the vent habitat. Hydrothermal species react to these habitat modifications by adjusting their behaviour, e.g. by moving up and down the tubeworm assemblage. The left and right sides represent the two states observed in relation to the tides. The horizontal dashed lines separate the different compartments from the Ridge Valley (R.V.) at the top, the surface of the bush (area visible with TEMPO-mini) in the middle and within the bush (invisible to the human eye) at the bottom.

favourable habitat conditions than inside the bush, such as higher oxygen saturation. This behaviour would then lead to a higher number of individuals, visible at the top of the bush.

Aggregation (defined as group > 5 individuals) at the top of tubeworms and enhanced activity of pycnogonids occurred during high-temperature and low-oxygen saturation periods. This behavioural observation may be associated with respiration. In the absence of a respiratory system and pigments that can transport oxygen, pycnogonids breathe by

diffusion through their chitinous exoskeleton [54]. Because their cardiac system is too weak to circulate haemolymph [55], leg joint and peristaltic movements exert pressure on haemolymph, allowing oxygen transport [54,56]. Oxygen consumption varies not only with their activity levels, but also with the contact between individuals [57]. Pycnogonid respiration appears to be greater when they are in groups than when they are isolated [57]. This would explain the aggregations observed in periods of relatively low oxygen availability. In this study, oxygen saturations varied from 1.5 to 22%. Following Woods et al. [58], these levels of oxygen represent low species tolerance. Interestingly in the Antarctic, a close relative of *Sericosura* also supports low level of oxygen, suggesting an evolutionary history of a wider dissolved oxygen range in ammotheids, which relates well with the successful dominance of Ammotheidae in chemosynthetic, hypoxic environments [58].

Polynoidae showed no distinctive patterns in abundance with respect to temperature variability (Figure 3.4). Laboratory experiments in pressurized aquaria have shown that hydrothermal polynoids tolerate a wide range of thermal conditions, with an activity recorded from 2.5 to 23 °C and thermal limits in the range of 35–40 °C [59]. Here, temperatures experienced by the organisms as measured by the F-probes in the field of view ranged between 1.6 °C and 13.6 °C. The absence of significant influence of temperature on their abundances corroborates with these previous findings and suggests that polynoids are in their optimal niche. In contrast with littoral species, the presence of gills and haemoglobin with high oxygen affinity in vent polynoids promotes oxygen uptake in hypoxic environments. However, in December 2014, the abundance pattern of polynoids followed a tidal signal (Table 3.1). Near-bottom currents may modulate the availability of food or/and other unmeasured environmental variables, but the detection of this signal only in December remains to be investigated.

3.3.3. Surface storms and deep-sea fauna

Many studies have shown an influence of surface storms on near-bottom currents and their repercussions on hydrothermal abiotic environments [17,31,50,60]. However, the effects of atmospheric forcing on vent fauna were poorly explored [30]. Dutilleul's periodograms computed for November show that the observed abundances of pycnogonids and polynoids

responded to local atmospheric forcing with a ~4-day oscillation and 16-h inertial oscillation respectively, possibly related to surface storms (Table 3.1). Similarly in December, pycnogonids observed abundances responded to a signal corresponding possibly to local atmospheric forcing with a ~4-day oscillation (Table 3.1).

The Rossby wave-like nature of winter storms at mid-latitudes imparts a 3-4 day cycle in atmospheric pressure due to the passage of alternating high and low pressure systems. This pressure oscillation has been known to set up bottom-trapped waves on the flanks of the JdFR. Spectra from our pressure and current records (Figure S3.1) show evidence of a 4-day peak as previously reported [17,31,50,51]. An earlier study reported amplification of the 4-day energy during winter and coherence between local wind stress and 4-day periods in currents, supporting storm-induced generation [51]. In contrast to the inertial motions, 4-day energy is maximal in the Endeavour axial valley, where inertial wave energy cannot propagate [51]. As suggested by Cannon and Thomson [17], the 4-day oscillation may have an important implication on the local advection of hydrothermal effluents, periodically inducing changes in habitat conditions and vent species' responses to abiotic constraints and/or food availability. A 4.5 day cycle in buccinid abundance was observed by Cuvelier *et al*. [28], but no abiotic data were reported.

At the latitude of Grotto, the 16-h period found in observed polychaete abundances corresponds to that of wind-generated inertial currents [31,61]. Induction of these episodic inertial motions may be caused by the passage of storms. When winds at the sea surface are weak or absent, previously induced water movements trace inertial circles because of the Coriolis effect due to the Earth's rotation. This inertial period was previously observed in October 2010 in a Grotto hydrothermal flux time series, showing that surface winter storms influence hydrothermal plume dynamics [29]. However, the environmental variable spectra (Figure S3.1) within the axial valley did not reveal significant energy at the 16-h inertial period. Thomson et al. [31] reported that inertial motions are the most energetic component of the flow variability in the vicinity of Endeavour during the winter season, except within the axial valley. The narrowness and small size of the rift valley may not permit entry of internal inertial waves, which are large and propagate at a very small (< 2°) angle to

the horizontal plane. Conversely, these inertial waves are enhanced above the ridge (~200 mab) where vent plumes of the MEF rise to a level of neutral buoyancy at 50–350 mab [16]. These inertial motions may periodically contribute to the advection of hydrothermal flow, resident particles and chemical components.

The 4-day oscillation and 16-h inertial period may influence vent species dynamics, by modifying the periodic variability of local environmental conditions and particles settling from the hydrothermal plumes (Figure 3.5). For example, surface generated mesoscale eddies were observed to influence the transport of hydrothermal vent efflux and vent larvae away from the ridge [30]. The addition of sediment traps could help validating this hypothesis. This evidence of the influence of surface storms on vent species dynamics emphasizes the need to deepen our understanding of the impacts of atmospheric forcing on hydrothermal ecosystems.

3.4. Conclusion and perspectives

Our results strongly demonstrate that global ocean dynamics significantly influence the functioning of hydrothermal ecosystems. To our knowledge, this is the first study showing that ocean tides and winter surface storms influence the dynamics of benthic non-symbiotic hydrothermal vent species. Deep-sea currents generate different regimes of abiotic conditions within *Ridgeia piscesae* assemblage and associated fauna. Alternating periods of high- and low- hydrothermal fluid inputs trigger temporal variability in vent species by possibly modulating their activity and behaviour in search of optimal conditions. An alternative explanation assumes that vent fauna harbour endogenous timekeeping mechanisms, the so-called biological clock. Encoded by clock genes, biological rhythms are phylogenetically constrained without necessarily being linked to existing cyclic environmental signals. These rhythms may constitute an anticipated response of organisms to changing environmental conditions caused by ocean variability. Possibly related to these internal biological rhythms, Colaço *et al*. [62] reported that vent mussels *Bathymodiolus azoricus* spawned annually, in January, both in controlled aquaria conditions at atmospheric pressure and in the wild population. Our results call therefore for experimental studies to

investigate this assumption by using pressurised aquaria or molecular approaches to identify the presence of active clock genes in the vent fauna.

References

1. Lonsdale, P. 1977 Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **24**, 857–863.
2. Tunnicliffe, V. 1991 The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **29**, 319–407.
3. Sarradin, P.-M., Caprais, J.-C., Briand, P., Gaill, F., Shillito, B. & Desbruyères, D. 1998 Chemical and thermal description of the Genesis hydrothermal vent community environment (13°N, EPR). *Cah. Biol. Mar.* **39**, 159–167.
4. Childress, J. J. & Fisher, C. R. 1992 The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30**, 337–441.
5. Sarrazin, J., Juniper, S. K., Massoth, G. & Legendre, P. 1999 Physical and chemical factors influencing species distributions on hydrothermal sulfide edifices of the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **190**, 89–112.
6. Levesque, C., Juniper, S. K. & Marcus, J. 2003 Food resource partitioning and competition among alvinellid polychaetes of Juan de Fuca Ridge hydrothermal vents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **246**, 173–182.
7. De Busserolles, F., Sarrazin, J., Gauthier, O., Gélinas, Y., Fabri, M.-C., Sarradin, P.-M. & Desbruyères, D. 2009 Are spatial variations in the diets of hydrothermal fauna linked to local environmental conditions? *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **56**, 1649–1664.
8. Micheli, F., Peterson, C. H., Mullineaux, L. S., Fisher, C. R., Mills, S. W., Sancho, G., Johnson, G. A. & Lenihan, H. S. 2002 Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents. *Ecol. Monogr.* **72**, 365–382.
9. Mullineaux, L. S., Peterson, C. H., Micheli, F. & Mills, S. W. 2003 Successional mechanism varies along a gradient in hydrothermal fluid flux at deep-sea vents. *Ecol. Monogr.* **73**, 523–542.

10. Tunnicliffe, V., Embley, R. W., Holden, J. F., Butterfield, D. A., Massoth, G. J. & Juniper, S. K. 1997 Biological colonization of new hydrothermal vents following an eruption on Juan de Fuca Ridge. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 44*, 1627–1644.
11. Crone, T. J., Wilcock, W. S. D. & McDuff, R. E. 2010 Flow rate perturbations in a black smoker hydrothermal vent in response to a mid-ocean ridge earthquake swarm. Geochemistry, *Geophys. Geosystems* **11**, 1–13.
12. Johnson, K. S., Beehler, C. L., Sakamoto-Arnold, C. M. & Childress, J. J. 1986 *In situ* measurements of chemical distributions in a deep-sea hydrothermal vent field. *Science*. **231**, 1139–1141.
13. Johnson, K. S., Childress, J. J., Hessler, R. R., Sakamoto-Arnold, C. M. & Beehler, C. L. 1988 Chemical and biological interactions in the Rose Garden hydrothermal vent field, Galapagos spreading center. *Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap.* **35**, 1723–1744.
14. Tivey, M., Bradley, A., Terrence, J. & Kadco, D. 2002 Insights into tide-related variability at seafloor hydrothermal vents from time-series temperature measurements. *Earth Planet. Sci. Lett.* **202**, 693–707.
15. Scheirer, D. S., Shank, T. M. & Fornari, D. J. 2006 Temperature variations at diffuse and focused flow hydrothermal vent sites along the northern East Pacific Rise. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **7**, 1–23.
16. Thomson, R. E., Mihály, S. F., Rabinovich, A. B., McDuff, R. E., Veirs, S. R. & Stahr, F. R. 2003 Constrained circulation at Endeavour ridge facilitates colonization by vent larvae. *Nature* **424**, 545–549.
17. Cannon, G. A. & Thomson, R. E. 1996 Characteristics of 4-day oscillations trapped by the Juan de Fuca Ridge. *Geophys. Res. Lett.* **23**, 1613–1616.
18. Connell, J. H. 1972 Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**, 169–192.
19. Kinoshita, M., Von Herzen, R. P., Matsubayashi, O. & Fujioka, K. 1998 Tidally-driven effluent detected by long-term temperature monitoring at the TAG hydrothermal mound, Mid-Atlantic Ridge. *Phys. Earth Planet. Inter.* **108**, 143–154.
20. Barreyre, T., Escartin, J., Sohn, R. A., Cannat, M., Ballu, V. & Crawford, W. C. 2014 Temporal variability and tidal modulation of hydrothermal exit-fluid temperatures at

the Lucky Strike deep-sea vent field, Mid-Atlantic Ridge. *J. Geophys. Res. Solid Earth* **119**, 2543–2566.

21. Little, S. A., Stolzenbach, K. D. & Grassle, F. J. 1988 Tidal current effects on temperature in diffuse hydrothermal flow: Guaymas basin. *Geophys. Res. Lett.* **15**, 1491–1494.
22. Johnson, K. S., Childress, J. J., Beehler, C. L. & Sakamoto, C. M. 1994 Biogeochemistry of hydrothermal vent mussel communities: The deep-sea analogue to the intertidal zone. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **41**, 993–1011.
23. Cosson, R. P., Thiébaut, É., Company, R., Castrec-Rouelle, M., Colaço, A., Martins, I., Sarradin, P. M. & Bebianno, M. J. 2008 Spatial variation of metal bioaccumulation in the hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus azoricus*. *Mar. Environ. Res.* **65**, 405–415.
24. Charmasson, S., Sarradin, P.-M., Le Faouder, A., Agarande, M., Loyen, J. & Desbruyères, D. 2009 High levels of natural radioactivity in biota from deep-sea hydrothermal vents: a preliminary communication. *J. Environ. Radioact.* **100**, 522–526.
25. Schöne, B. R. & Giere, O. 2005 Growth increments and stable isotope variation in shells of the deep-sea hydrothermal vent bivalve mollusk *Bathymodiolus brevior* from the North Fiji Basin, Pacific Ocean. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res.* Pap. **52**, 1896–1910.
26. Nedoncelle, K., Lartaud, F., de Rafelis, M., Boulila, S. & Le Bris, N. 2013 A new method for high-resolution bivalve growth rate studies in hydrothermal environments. *Mar. Biol.* **160**, 1427–1439.
27. Nedoncelle, K., Lartaud, F., Contreira-Pereira, L., Yücel, M., Thurnherr, A. M., Mullineaux, L. & Le Bris, N. 2015 *Bathymodiolus* growth dynamics in relation to environmental fluctuations in vent habitats. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **106**, 183–193.
28. Cuvelier, D., Legendre, P., Laes, A., Sarradin, P.-M. & Sarrazin, J. 2014 Rhythms and community dynamics of a hydrothermal tubeworm assemblage at main endeavour field - A multidisciplinary deep-sea observatory approach. *PLoS One* **9**, e96924.

29. Xu, G., Jackson, D. R., Bemis, K. G. & Rona, P. A. 2013 Observations of the volume flux of a seafloor hydrothermal plume using an acoustic imaging sonar. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **14**, 2369–2382.
30. Adams, D. K., Mcgillicuddy Jr, D. J., Zamudio, L., Thurnherr, A. M., Liang, X., Rouxel, O., German, C. R. & Mullineaux, L. S. 2011 Surface-generated mesoscale eddies transport deep-sea products from hydrothermal vents. *Scienc*e. **332**, 580–583.
31. Thomson, R. E., Roth, S. E. & Dymond, J. 1990 Near-inertial motions over a mid-ocean ridge: Effects of topography and hydrothermal plumes. *J. Geophys. Res.* **95**, 7261–7278.
32. D'Asaro, E. A. 1995 Upper-ocean inertial currents forced by a strong storm. Part III: Interaction of inertial currents and mesoscale eddies. *J. Phys. Oceanogr.* **25**, 2953–2958.
33. Khripounoff, A., Vangriesheim, A., Crassous, P., Segonzac, M., Lafon, V. & Warén, A. 2008 Temporal variation of currents, particulate flux and organism supply at two deep-sea hydrothermal fields of the Azores Triple Junction. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **55**, 532–551.
34. Sarrazin, J., Cuvelier, D., Peton, L., Legendre, P. & Sarradin, P.-M. 2014 High-resolution dynamics of a deep-sea hydrothermal mussel assemblage monitored by the EMSO-Açores MoMAR observatory. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **90**, 62–75.
35. Matabos, M., Bui, A. O. V., Mihály, S., Aguzzi, J., Juniper, K. & Ajayamohan, R. S. 2014 High-frequency study of epibenthic megafaunal community dynamics in Barkley Canyon : A multi-disciplinary approach using the NEPTUNE Canada network. *J. Mar. Syst.* **130**, 56–68.
36. Matabos, M., Cuvelier, D., Brouard, J., Shillito, B., Ravaux, J., Zbinden, M., Barthelemy, D., Sarradin, P.-M. & Sarrazin, J. 2015 Behavioural study of two hydrothermal crustacean decapods: *Mirocaris fortunata* and *Segonzacia mesatlantica*, from the lucky strike vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* **121**, 146-158.
37. Xu, G., Jackson, D. R., Bemis, K. G. & Rona, P. A. 2014 Time-series measurement of hydrothermal heat flux at the Grotto mound, Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge. *Earth Planet. Sci. Lett.* **404**, 220–231.

38. Sarrazin, J., Robigou, V., Juniper, S. K. & Delaney, J. R. 1997 Biological and geological dynamics over four years on a high-temperature sulfide structure at the Juan de Fuca Ridge hydrothermal observatory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **153**, 5–24.
39. Auffret, Y. et al. 2009 TEMPO-mini: a custom-designed instrument for real-time monitpring of hydrothermal vent ecosystems. *Instrum. Viewp.* **8**, 17.
40. Delauney, L., Compare, C. & Lehaitre, M. 2010 Biofouling protection for marine environmental sensors. *Ocean Sci.* **6**, 503–511.
41. Le Bris, N., Rodier, P., Sarradin, P.-M. & Le Gall, C. 2006 Is temperature a good proxy for sulfide in hydrothermal vent habitats? *Cah. Biol. Mar.* **47**, 465–470.
42. Welch, P. D. 1967 The use of fast Fourier transform for the estimation of power spectra: a method based on time averaging over short, modified periodograms. *IEEE Trans Audio AU-15*, 70–73.
43. Thomson, R. E. & Emery, W. J. 2014 *Data Analysis Methods in Physical Oceanography.* Waltham, MA: Elsevier Science.
44. Pawlowicz, R., Beardsley, B. & Lentz, S. 2002 Classical tidal harmonic analysis including werror estimates in MATLAB using T_TIDE. *Comput. Geosci.* **28**, 929–937.
45. Dutilleul, P. 2001 Multi-frequential periodogram analysis and the detection of periodic components in time series. *Commun. Stat. - Theory Methods* **30**, 1063–1098.
46. Wright, S. 1934 The method of path coefficients. *Ann. Math. Stat.* **5**, 161–215.
47. Flather, R. A. 1987 A tidal model of the northeast Pacific. *Atmosphere-Ocean* **25**, 22–45.
48. Foreman, M. G. G., Crawford, W. R., Cherniawsky, J. Y., Henry, R. F. & Tarbotton, M. R. 2000 A high-resolution assimilating tidal model for the northeast Pacific Ocean. *J. Geophys. Res.* **105**, 28629.
49. Veirs, S. R., McDuff, R. E. & Stahr, F. R. 2006 Magnitude and variance of near-bottom horizontal heat flux at the Main Endeavour hydrothermal vent field. *Geochemistry, Geophys. Geosystems* **7**.
50. Cannon, G. A. & Pashinski, D. J. 1990 Circulation near Axial Seamount. *J. Geophys. Res. Solid Earth* 95, **12**,823-12,828.
51. Cannon, G. A., Pashinski, D. J. & Lemon, M. R. 1991 Middepth flow near hydrothermal venting sites on the Southern Juan de Fuca Ridge. *J. Geophys. Res.* 96, **12**,815-12,831.

52. Lee, R. W., Robert, K., Matabos, M., Bates, A. E. & Juniper, S. K. 2015 Temporal and spatial variation in temperature experienced by macrofauna at Main Endeavour hydrothermal vent field. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* **106**, 154–166.
53. Johnson, K. S., Childress, J. J. & Beehler, C. L. 1988 Short-term temperature variability in the Rose Garden hydrothermal vent field : an unstable deep-sea environment. *Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap.* **35**, 1711–1721.
54. Davenport, J., Blackstock, N., Davies, D. A. & Yarrington, M. 1987 Observations on the physiology and integumentary structure of the Antarctic pycnogonid *Decolopoda austratis. J. Zool.* **211**, 451–465.
55. Tjonneland, A., Kland, S. & Nylund, A. 1987 Evolutionary aspects of the arthropod heart. *Zool. Scr.* **16**, 167–175.
56. Tjonneland, A., Kryvi, H., Ostnes, J. P. & Okland, S. 1985 The heart ultrastructure in two species of pycnogonids, and its phylogenetic implications. *Zool. Scr.* **14**, 215–219.
57. Dresco-Derouet, L. 1978 Métabolisme respiratoire de *Nymphon gracile* Leach et d'*Endeis spinosa* (Montagu) (Pycnogonida). *Cah. Biol. Mar.* **19**, 309–315.
58. Woods, H. A., Moran, A. L., Arango, C. P., Mullen, L. & Shields, C. 2009 Oxygen hypothesis of polar gigantism not supported by performance of Antarctic pycnogonids in hypoxia. *Proc. Biol. Sci.* **276**, 1069–1075.
59. Bates, A. E., Lee, R. W., Tunnicliffe, V. & Lamare, M. D. 2010 Deep-sea hydrothermal vent animals seek cool fluids in a highly variable thermal environment. *Nat. Commun.* **1**, 1–14.
60. Cannon, G. A. & Pashinski, D. J. 1997 Variations in mean currents affecting hydrothermal plumes on the Juan de Fuca Ridge. *J. Geophys. Res.* **102**, 24,965-24,976.
61. Pashinski, D. J. 1998 The VENTS current observation program, 1984-1997 analysis: Periodic motions, M2 and K1 tidal constituents, inertial and 4-day period forced motions. *US Dep. Commer. Natl. Ocean. Atmos. Adm. Environ. Res. Lab. Pacific Mar. Environ. Lab.*
62. Colaço, A. et al. 2006 Annual spawning of the hydrothermal vent mussel, *Bathymodiolus azoricus*, under controlled aquarium, conditions at atmospheric pressure. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **333**, 166–171.

Data accessibility. The raw data used in this research have been made publicly available on Ocean Networks Canada website: http://www.oceannetworks.ca.

Competing interests. We have no competing interests.

Authors' contributions. P.M.S., J.S. and R.L. designed the research project and developed the instrumentation. Y.L., P.L., M.M., S.M. P.M.S and J.S. conceived the ideas and contributed to the interpretation of the results. Y.L., P.L. and S.M. analysed data. C.A. provided assistance in the interpretation of pycnogonid behaviour. P.L., M.M. and J.S. supervised the research project. All authors contributed to the writing process and revised the manuscript.

Funding statement. This research was supported by Ifremer budget, and a NSERC research grant to P.L. and a grant from the LabexMER (ANR-10-LABX-19).

Acknowledgments. The authors thank the engineers and technicians who developed and maintain TEMPO-mini (Ifremer RDT, LEP, ONC). Extended thanks go to the captain and crews of the *R/V Thomas G. Thompson*, the staff of ONC and ROVs *ROPOS* and Oceaneering Millennium® during the deployment and recovery cruises. We are grateful to all PIs of ONC for accessing their temporal data. This work was supported by the "Laboratoire d'Excellence" LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'avenir". We are also grateful to M. Lelièvre, L. Corbari (MNHN, France) and the Québec Centre for Biodiversity Science.

Conclusion

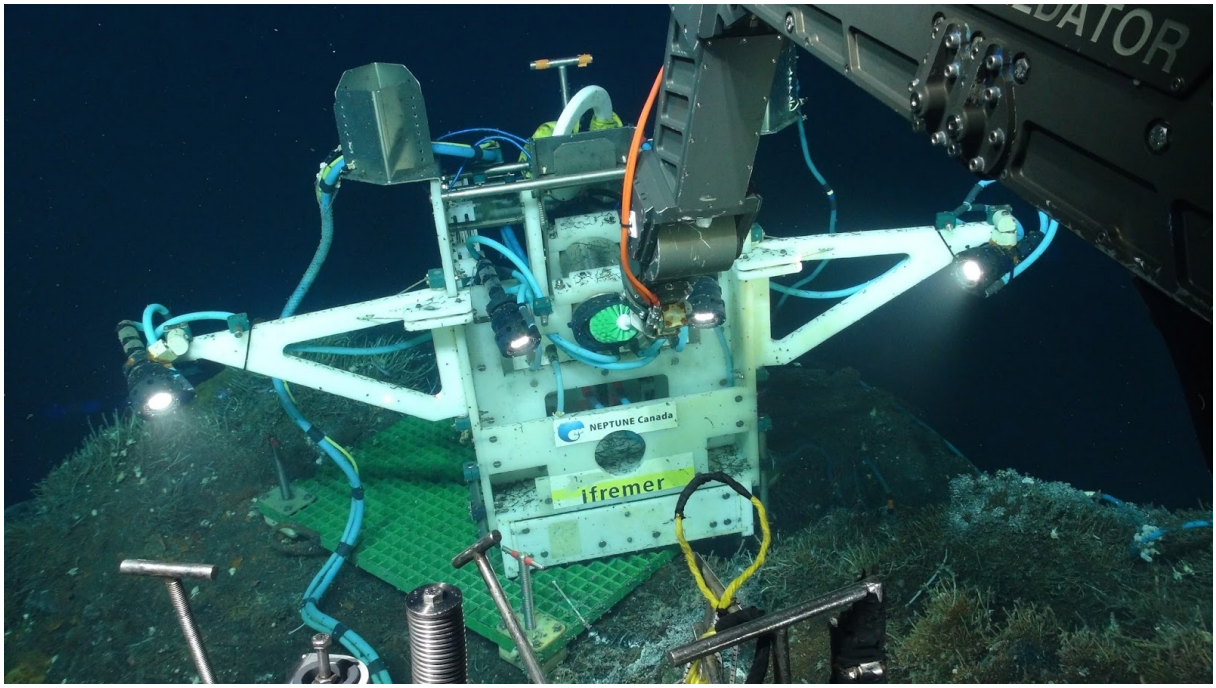
La littérature portant sur l'impact des marées océaniques et des tempêtes de surface avait d'ores et déjà mis en lumière une relation entre ces deux sources de variabilité et l'environnement hydrothermal (Thomson *et al.* 1990; Cannon *et al.* 1991; Cannon & Thomson 1996; Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Barreyre *et al.* 2014a), émettant ainsi l'hypothèse d'une potentielle influence sur les communautés animales (Tunnicliffe *et al.* 1990; Adams *et al.* 2011). Cependant, en raison des difficultés qu'impose l'étude de ces écosystèmes, l'approche long-terme de la dynamique temporelle des communautés hydrothermale avait été très peu appréhendée. Les travaux de Schöne & Gière (2005), Nedoncelle (2013, 2015) et Cuvelier (2014) avaient toutefois apporté une première pierre à l'édifice, en mettant en évidence une influence des marées sur les espèces symbiotiques. Basée sur les données multidisciplinaires de l'observatoire *Ocean Networks Canada*, cette étude se distingue des recherches précédentes en mettant l'accent sur des espèces mobiles non-symbiotiques ainsi que par la longueur des séries temporelles analysées. Les données d'imagerie vidéo fournies par le module écologique d'observation TEMPO-mini, déployé sur l'édifice hydrothermal Grotto à 2 196 m de profondeur, ont permis d'appréhender la variabilité des espèces en terme d'abondance selon deux stratégies : (*i*) 1 observation/jour sur une année complète (20-06-2013 au 20-06-2014) et (ii) 6 observations/jour sur 1 mois, répétées sur 3 mois (juin, novembre et décembre 2014) afin d'identifier une potentielle composante saisonnière.

Les analyses fréquentielles réalisées sur ces données d'abondances observées ont ainsi montré une réponse de certaines espèces non-symbiotiques hydrothermales au cycle semi-diurne (12.42 h) de la marée. Plus surprenant encore, une composante saisonnière fut également identifiée au sein des données d'abondances avec la présence de cycles de 4 jours et de 16 heures durant les périodes hivernales (novembre et décembre 2014), en relation avec un forçage d'origine atmosphérique. Ces forçages génèrent des périodicités au sein de la masse d'eau et par conséquent sur les courants locaux, dont les effets vont se répercuter sur le fluide hydrothermal (Cannon & Thomson 1996; Cannon & Pashinski 1997; Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Xu *et al.* 2013, 2014; Barreyre *et al.* 2014b). Ces courants locaux vont ainsi entraîner différents régimes de conditions abiotiques. Les

courants venant du nord engendreraient une augmentation de la température, associée à une diminution de la saturation en oxygène dissous, suggérant une plus forte proportion de fluide hydrothermal au niveau de l'assemblage étudié. Ces phases sont associées à un nombre plus élevé d'individus observés sur les images vidéo. Cette étude a mené à l'hypothèse que les espèces viendraient à la surface de l'assemblage de Siboglinidae à la recherche de conditions plus favorables, telle qu'une saturation en oxygène plus élevée. Inversement, lorsque les courants proviennent du sud, la température au sein de l'assemblage diminuerait et la saturation en oxygène augmenterait. Ainsi, les espèces migreraient au sein de l'assemblage de Siboglinidae afin de se protéger de la prédation et d'allouer leur énergie à d'autres activités telles que la nutrition et/ou la reproduction. Les individus ne sont donc pas visibles à la caméra, conduisant à un nombre d'individus observés plus faible. Les variations d'abondances observées seraient donc dues à un changement d'activité des organismes hydrothermaux qui, en fonction des conditions de l'habitat, viendraient à la surface ou s'enfouiraient au sein de l'assemblage de Siboglinidae.

Bien que l'édifice Grotto soit situé à plus de 2 km de profondeur, les évènements de surface exercent une influence sur l'écosystème hydrothermal dans sa globalité (Cannon & Thomson 1996; Cannon & Pashinski 1997; Xu *et al.* 2013, 2014). Ces environnements éloignés ne sont donc pas des entités fonctionnellement indépendantes, mais des maillons d'une chaîne dans laquelle tous les compartiments s'intègrent et interagissent dans un réseau complexe d'interactions et d'échanges. Dans un contexte plus global, l'accentuation du réchauffement climatique dans les décennies à venir pourrait engendrer une augmentation de l'intensité ainsi que des changements dans la fréquence des tempêtes. Ce réchauffement pourrait donc potentiellement avoir un impact direct sur l'écologie des écosystèmes hydrothermaux et les océans profonds en général. Cette perspective montre ainsi l'importance des séries temporelles, et donc des observatoires fond de mer, dans notre compréhension de la dynamique naturelle et du fonctionnement des écosystèmes hydrothermaux. L'approche « observatoire » est une science nouvelle en écologie hydrothermale. Par conséquent, l'analyse des données d'imagerie à partir desquelles ont été extraites les séries temporelles écologiques analysées dans cette étude comportait un certain nombre de contraintes. Ce travail de thèse a donc été l'opportunité de développer et mettre en place une démarche méthodologique quant à l'acquisition et l'utilisation de ces nouvelles données.

Amphisamytha carlgreni



CHAPITRE 4. MÉTHODOLOGIE ASSOCIÉE AUX DONNÉES D'IMAGERIE ISSUES DES OBSERVATOIRES FOND DE MER

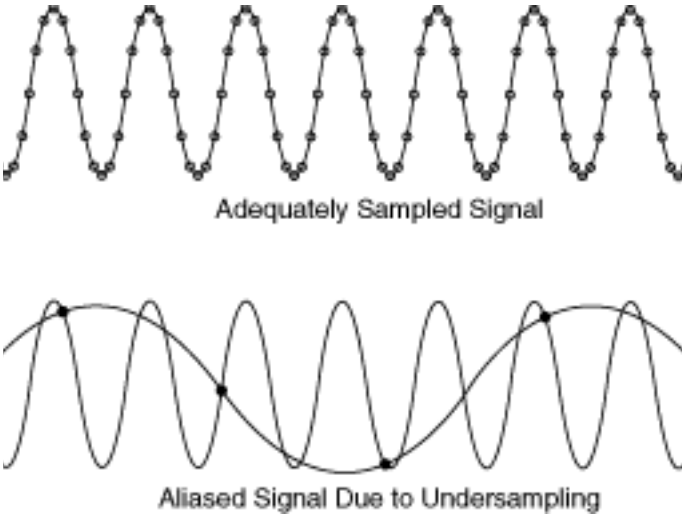


Figure 4.1. En haut : photographie de l'entretien annuel du module TEMPO-mini lors de la mission *Expedition 2015 : Wiring the Abyss © Ocean Networks Canada*. En bas à gauche : représentation du phénomène de repliement de spectre © *National Instruments*. En bas à droite : photographie d'un pycnogonide *Sericosura* sp. et d'un polynoidé sur le gastéropode *Buccinum thermophilum* au sein d'un assemblage de *R. piscesae* par la caméra de TEMPO-mini © *Ocean Networks Canada/Ifremer*.

Contexte

Notre connaissance actuelle de l'écologie hydrothermale est principalement issue d'échantillonnages et d'expérimentations effectués lors de missions ponctuelles à bord de navires océanographiques et avec l'utilisation d'engins sous-marins. De plus, l'utilisation des engins télé-opérés nécessite des conditions météorologiques clémentes, réduisant la fenêtre temporelle des missions océanographiques et conduisant ainsi à des retours sur zones aux mêmes périodes de l'année. Étant donné ces contraintes, les études menées sur la variabilité temporelle des communautés hydrothermales furent, jusqu'à récemment, restreintes à des échelles de temps dépendantes de la durée des campagnes océanographiques (< mois) et aux visites annuelles ou pluriannuelles (Sarrazin *et al.* 1997; Podowski *et al.* 2010; Cuvelier *et al.* 2011b; Sen *et al.* 2014). Le développement des observatoires fond de mer pluridisciplinaires (Favali & Beranzoli 2006; Juniper *et al.* 2007; Favali *et al.* 2010; Ruhl *et al.* 2011; Barnes *et al.* 2013) a permis pour la première fois l'obtention de longues séries temporelles (< années) enregistrées à haute résolution (de la seconde à quelques heures en fonction de l'instrument). Ces infrastructures constituent de véritables laboratoires sous-marins, en supportant une vaste gamme d'instruments qui, ensemble, observent et mesurent en continu la variabilité temporelle des écosystèmes marins profonds et de la faune qui y vit (Board *et al.* 2000).

L'imagerie est un outil indispensable pour appréhender la distribution et la variabilité temporelle des communautés hydrothermales, que ce soit à partir de données issues de submersibles et de ROVs (Sarrazin *et al.* 1997; Tunnicliffe *et al.* 1997; Shank *et al.* 1998; Copley *et al.* 2007; Cuvelier *et al.* 2009, 2011b; Podowski *et al.* 2010) ou de caméras fixes déployées sur le fond marin (Johnson & Tunnicliffe 1985; Tunnicliffe *et al.* 1990; Cuvelier *et al.* 2014; Sarrazin *et al.* 2014; Matabos *et al.* 2015; Lelièvre *et al.* 2017). Contrairement à l'échantillonnage, l'imagerie, à travers l'utilisation des ROVs, permet d'étendre la couverture spatiale étudiée et d'avoir un aperçu plus détaillé de l'habitat et de la distribution des communautés benthiques (Sarrazin *et al.* 1997; Podowski *et al.* 2010). En plus de cela, l'imagerie présente l'avantage d'être une méthode non invasive (Tunnicliffe *et al.* 1990; Cuvelier *et al.* 2012), permettant d'étudier la dynamique temporelle (Cuvelier *et al.* 2014; Sarrazin *et al.* 2014), ou bien encore les interactions biotiques et le comportement des

espèces *in situ* (Tunnicliffe *et al.* 1990; Matabos *et al.* 2015), tout en préservant l'intégrité de l'écosystème. Au niveau des sources hydrothermales, les caméras déployées sur les observatoires ont d'ores et déjà permis d'apporter des résultats significatifs sur notre compréhension du fonctionnement et de la dynamique des communautés biologiques, que ce soit dans l'océan Atlantique sur l'édifice hydrothermal Tour Eiffel (Lucky Strike, dorsale médio-Atlantique) (Sarrazin *et al.* 2014; Matabos *et al.* 2015), ou dans l'océan Pacifique sur l'édifice Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) (Cuvelier *et al.* 2014; Lelièvre *et al.* 2017).

Néanmoins, bien que l'imagerie représente une technique puissante en écologie hydrothermale, elle présente quelques inconvénients (Cuvelier *et al.* 2012). Les écosystèmes hydrothermaux, et de manière plus globale, les écosystèmes marins profonds, sont des milieux dépourvus de toute lumière. La luminosité associée aux instruments d'observation devient donc potentiellement une perturbation anthropique pouvant influencer le comportement et la dynamique naturelle des communautés (Aguzzi *et al.* 2011). Les instruments exigent donc un paramétrage spécifique, avec des fréquences d'observation souvent plus faibles que celles des processus écologiques périodiques étudiés. L'imagerie est également au centre d'un important paradigme. Bien que les données issues de cette méthode soient précieuses, ces dernières s'accumulent plus rapidement que le pouvoir de traitement des laboratoires et des instituts de recherche (Matabos *et al.* 2017). La donnée brute que l'imagerie génère renferme un ensemble d'informations dont l'extraction exige, dans la plupart des cas, des ressources humaines. Alors que des algorithmes informatiques existent ou sont en cours de développement (Purser *et al.* 2009; Schoening *et al.* 2009, 2012), la complexité de l'imagerie hydrothermale fait que l'œil humain demeure, pour le moment, plus précis et plus fiable pour l'extraction des données écologiques (Purser *et al.* 2009). Ce manque d'automatisation rend le traitement des données d'imagerie profondément chronophage. Pour ces raisons, il devient indispensable de mettre en œuvre des démarches méthodologiques dans le but de standardiser et d'optimiser le temps passé à l'extraction et au traitement de ces nouveaux *big data*. Dans ce cadre, les objectifs du présent chapitre étaient (*i*) d'identifier les informations écologiques pouvant être extraites des données issues de l'imagerie en milieu hydrothermal et de caractériser les limitations associées à cette technique ; (*ii*) d'apporter une méthodologie ainsi que des

recommandations quant au traitement des données d'imagerie ; et (*iii*) d'évaluer l'importance des simulations numériques dans le développement d'une stratégie d'observation en vue d'étudier la dynamique temporelle des communautés fauniques, ainsi que dans l'interprétation des périodicités détectées par les périodogrammes.

Ce travail est présenté sous la forme d'un article rédigé pour soumission prochaine à la revue ***Marine Environmental Research***.

Lelièvre, Y., Matabos, M., Sarrazin, J., Dutilleul, P., Larocque, G. & Legendre, P. (2017). Ecological information from seafloor observatories: recommendations and limitations for vent imagery processing. *Marine Environmental Research*, en préparation.

Résumé. Le développement mondial des observatoires fond de mer multidisciplinaires offre de nouvelles perspectives pour étudier l'océan profond et les processus écologiques interdépendants sur des échelles allant de la seconde à plusieurs décennies. L'imagerie sous-marine constitue une méthode puissante et une source d'information importante dans l'évaluation de la variabilité naturelle des communautés benthiques. Toutefois, le traitement de ces images complexes constitue un véritable défi qui nécessite toujours une intervention humaine, ce qui en fait un processus chronophage et sujet aux erreurs. À partir des données d'imagerie fournies par l'observatoire câblé *Ocean Networks Canada* (nord-est Pacifique), nous avons évalué les informations écologiques qui pouvaient être extraites des images et fourni un protocole standardisé pour le traitement de ces dernières. Nous proposons également une méthode basée sur des simulations numériques afin de mieux interpréter les résultats issus des périodogrammes, et plus particulièrement les périodicités associées au phénomène d'*aliasing* (repliement de spectre). Enfin, cette étude évalue les principales limites de l'imagerie et fournit des recommandations pour des améliorations futures.

Mots-clés: *Océan profond ; observatoire fond de mer ; traitement d'images, périodogrammes ; simulations numériques ; stratégie d'échantillonnage ; aliasing.*

Ecological information from seafloor observatories: recommendations and limitations for vent imagery processing

Yann Lelièvre[1,2*], Marjolaine Matabos[1], Jozée Sarrazin[1], Pierre Dutilleul[3], Guillaume Larocque[4], Pierre Legendre[2]

[1]Ifremer, Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada. [3]Department of Plant Science, McGill University, Macdonald Campus, Sainte-Anne-de-Bellevue, Québec, H9X 3V9, Canada. [4]Quebec Centre for Biodiversity Science, McGill University, Montréal, Québec, Canada.

Abstract. The worldwide development of multidisciplinary seafloor observatories offers new opportunities to study the deep ocean and the interrelated ecological processes over time scales ranging from seconds to decades. Underwater imagery constitutes a powerful method and an important source of information for assessing natural variability of deep-sea benthic communities. However, image processing is challenging in deep-sea ecosystems and most often requires human intervention, making it a time-consuming and error-prone process. Using video imagery acquired by an ecological module deployed on the Endeavour node of the cabled observatory *Ocean Networks Canada* (northeast Pacific), we investigated the ecological information that can be extracted from images of hydrothermal vent communities and proposed a standardized protocol for image processing. We also provided numerical simulations to help in the interpretation and detection of aliased periodicities in periodograms computed on ecological time series. These simulations will assist in the detection of periodicities in time-series that were sub-sampled for a given signal. Finally, this study evaluates the main limitations of deep-sea imagery and provides recommendations for future improvements.

Keywords: *Deep-sea; seafloor observatories; imaging methods; periodograms; numerical simulations; sampling strategies; aliasing.*

4.1. Introduction

The deep ocean, defined as the environment beyond the continental shelf, is the largest biome on Earth (Danovaro et al., 2014; Rogers, 2015). Paradoxically, it remains largely unexplored, making deep-sea ecosystems the last frontiers of our planet (Ramirez-Llodra et al., 2010). Technological challenges, limited access and costs of deep-sea exploration hamper our knowledge on ecological processes occurring at different timescales (Glover et al., 2010). Apart from a small number of deep-sea sites that have been the target of seasonal long-term observations, including Station M in the Pacific (Ruhl 2008; Smith and Druffel, 1998) and the Porcupine Abyssal Plain in the north Atlantic (Billett et al., 2001), most temporal studies carried on deep-sea ecosystems are based on annual at best or pluri-annual visits performed with submersibles (Cuvelier et al., 2011; Lessard-Pilon et al., 2010; Lundsten et al., 2010; Marcon et al., 2014; Marcus et al., 2009; Sarrazin et al., 1997; Shank et al., 1998). Restricted to short periods of time (few days to weeks), these investigations do not allow high-resolution measurements on long time scales (several years), limiting our ability to understand the dynamics of the deep ocean and the influence of seasonal events on these remote habitats. Long-term time series provide essential information necessary to discern real long-term trends in environmental drivers and their biological consequences from periodic variability of the ecosystem. Understanding the natural dynamics of deep-sea environments is thus fundamental to assess and predict the impacts and responses of these ecosystems to large-scale disturbances caused by climate change or human activities (Ramirez-Llodra et al., 2010).

In order to address the lack of knowledge on deep-sea ecosystems' natural variability, the scientific community developed a number of *in situ* monitoring arrays, always pushing further the technological limits (Thiel et al., 1994). Among the new approaches and recent technological advances, the development of seafloor observatories offer scientists a unique opportunity to advance their understanding of the temporal dynamics of deep-sea environments, over time scales varying from seconds to decades (Favali et al., 2010; Favali and Beranzoli, 2006; Ruhl et al., 2011). The concept of "seafloor observatories" was defined as an "*[...] unmanned system, at a fixed site, of instruments, sensors, and command modules connected to land either acoustically or via a seafloor junction box to a surface buoy or a fibre-optic cable*" (Board et al., 2000) following the "Symposium on Seafloor Observatories"

meeting (Islamorada, Florida, 2000). Two types of seafloor observatories can be identified: (*i*) cabled observatories, connected to land by a submarine cable providing the energy necessary for its operation, allowing a permanent link and a broadband connection (Barnes et al., 2013; Chave et al., 2004; Dewey et al., 2007; Favali et al., 2010). The continuous availability of energy to the instruments and high-bandwidth communication promote high-resolution sampling, long-term monitoring, event detection and transmission of large volumes of data to users in near real time (Barnes et al., 2007; Favali and Beranzoli, 2006); (*ii*) autonomous observatories with energy-independent moorings, and the possibility of being equipped with near real-time data transmission capabilities *via* satellite link (Blandin et al., 2010; Cannat et al., 2016; Colaço et al., 2011). These observatories operate in standalone configuration for energy and have limited capabilities in terms of connectivity and data transfer (Favali and Beranzoli, 2009, 2006). However, their deployment is less expensive and provides greater flexibility. Seafloor observatories are designed to conduct multidisciplinary approaches through the installation of a wide range of instruments and sensors on the same area, allowing for an integrated vision of the temporal dynamics of deep-sea ecosystems (Barnes et al., 2013; Juniper et al., 2007; Taylor, 2009). Their emergence conveys new research perspectives and contributes to federate a dynamic, collaborative and multidisciplinary approach.

Seafloor observatories constitute valuable tools to understand deep-sea ecosystems dynamics, particularly through the use of imagery. This non-invasive method allows the collection of ecological information without requiring any physical sampling. This contributes to preservation of the integrity of the ecosystems (Cuvelier et al., 2012; Tunnicliffe et al., 1990). In Norway, imagery from the LTER (Long-Term Ecological Research) deep-sea observatory HAUSGARTEN provided valuable information on zonation patterns of abundances and community composition (Soltwedel et al., 2009; Taylor et al., 2016) as well as faunal interannual variations (Bergmann et al., 2011; Meyer et al., 2013). Similarly, imagery from the Lofoten-Vesterålen cabled ocean observatory (LoVe), located in the north of Norway at a depth of approximately 260 m, provided ecological information on temporal and spatial faunal distribution (Osterloff et al., 2016). In Barkley Canyon, off Vancouver island (Canada, northeast Pacific), imagery video from the cabled observatory *Ocean Networks Canada* brought new knowledge on bioturbation (Robert and Juniper, 2012),

species behaviour (Doya et al., 2013) or benthic community dynamics (Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014). At hydrothermal vents, the use of imaging systems provided valuable information on species ecology (e.g. Cuvelier et al., 2011; Johnson and Tunnicliffe, 1985, 1988; Sarrazin et al., 1997; Tunnicliffe et al., 1997, 1990). Underwater imagery is a key data collection method to implement at sites where destructive methods are prohibited, such as on the Endeavour segment, the world's first hydrothermal Marine Protected Areas (MPA, 2003) (Devey et al., 2007; Tunnicliffe and Thomson, 1999). Indeed, the protective measures of MPA limits and even prohibits sampling at certain sites, emphasizing the increasing importance of imagery to better understand hydrothermal ecology (Cuvelier et al., 2012). Fixed cameras deployed in marine protected areas on the autonomous EMSO-Açores MoMAR and cabled *Ocean Networks Canada* seafloor observatory platforms provide a new gateway to study the hydrothermal environment and have already proved their worth in monitoring the natural temporal dynamics of vent communities (Cuvelier et al., 2014; Lelièvre et al., 2017; Sarrazin et al., 2014) or behaviour of vent species (Matabos et al., 2015a).

Hydrothermal ecosystems are highly dynamic environments influenced by diverse external forces of astronomical (Barreyre et al., 2014; Scheirer et al., 2006; Tivey et al., 2002), atmospheric (Cannon et al., 1991; Cannon and Thomson, 1996; Thomson et al., 1990) and geodynamic (Crone et al., 2010) origins. Stochastic events, environmental disturbances and hydrodynamic processes represent specific sources of variability whose influence interfere with the distribution and dynamics of faunal communities (Cuvelier et al., 2014; Lelièvre et al., 2017; Marcus et al., 2009; Nedoncelle et al., 2015, 2013; Sarrazin et al., 1997). Depending on the degree and temporal scale of variability of the surrounding environment and the intensity of disturbances, vent communities may respond differently to these variations by, for example, modifying their structures through community succession (Sarrazin et al., 1997; Shank et al., 1998), or by modifying their behaviour in response to underlying processes such as tides (Cuvelier et al., 2014; Johnson and Tunnicliffe, 1985; Lelièvre et al., 2017; Nedoncelle et al., 2015, 2013; Tunnicliffe et al., 1990) or surface storms (Lelièvre et al., 2017). Imagery provided new and valuable information at these small temporal scales (Cuvelier et al., 2014; Lelièvre et al., 2017; Sarrazin et al., 2014), essential to understand the functioning and the dynamics of these ecosystems. However, deep-sea imagery has limitations. Firstly, light

becomes an anthropogenic disturbance in the dark deep sea and its use must be, until its influence is better understood, subjected to strict restrictions, therefore limiting the observation frequency of instruments. For example, internal rules on the *Ocean Networks Canada* observatory limit the use of deep-sea cameras and their projectors to 2 hours per day. Consequently, the temporal dynamics of benthic species is apprehended at a lower frequency than that of the variability of some environmental processes characterizing the vent habitat. Secondly, the manual processing of imagery data to obtain meaningful ecological data series is time consuming and human observers are prone to error, especially while doing repetitive tasks (MacLeod et al., 2010). The implementation of a methodology to quantify, with accuracy and reliability, ecological data from imagery is needed. Thirdly, the challenge for scientists is now to integrate and analyse the complex and abundant data sets acquired by deep-sea observatories worldwide. In this context, and based on the example of hydrothermal vents, the aims of the present study were to (*i*) identify the series of ecological information that can be extracted from video imagery and the limitations associated with this method; (*ii*) provide guidance and recommendations to researchers to optimize the processing of their images; and (*iii*) assess the importance of numerical simulations in the interpretation of periodicities detected by periodograms in ecological data.

4.2. Materials and methods

4.2.1. Sampling site and data acquisition

The video sequences analysed in this study were acquired by an ecological observatory module (TEMPO-mini) deployed at 2196 m depth on the Grotto hydrothermal edifice (47°56.958'N, 129°5.899'W), a vent site of the Juan de Fuca Ridge in the northeast Pacific Ocean, off Vancouver Island, Canada. Connected to the Endeavour node of the *Ocean Networks Canada* observatory, TEMPO-mini was designed to monitor the dynamics of hydrothermal faunal communities (Auffret et al., 2009). The module is equipped with 4 x 20 W LEDs lights and an Axis Q1755 camera featuring a 1/30 Progressive Scan CMOS 2 Megapixel image sensor, which recorded videos with a resolution of 1440 x 1080 pixels at a frame rate of 24 fps. The camera was programmed to record 20-min video sequences six times a day (02.00, 06.00, 10.00, 14.00, 18.00 and 22.00 UTC) with three zoom levels per sequence corresponding to 'large', 'medium' and 'fine' views (Figure 4.2). The high-

resolution camera filmed a surface that covered approximately 0.315 m^2 and was focused on an assemblage of the siboglinid tubeworms *Ridgeia piscesae* and their associated fauna, nearby a hydrothermal diffusion area. The camera was equipped with a localized microchlorination system to reduce the nuisance generated by biofouling (Delauney et al., 2010).

4.2.2. Vent imagery processing

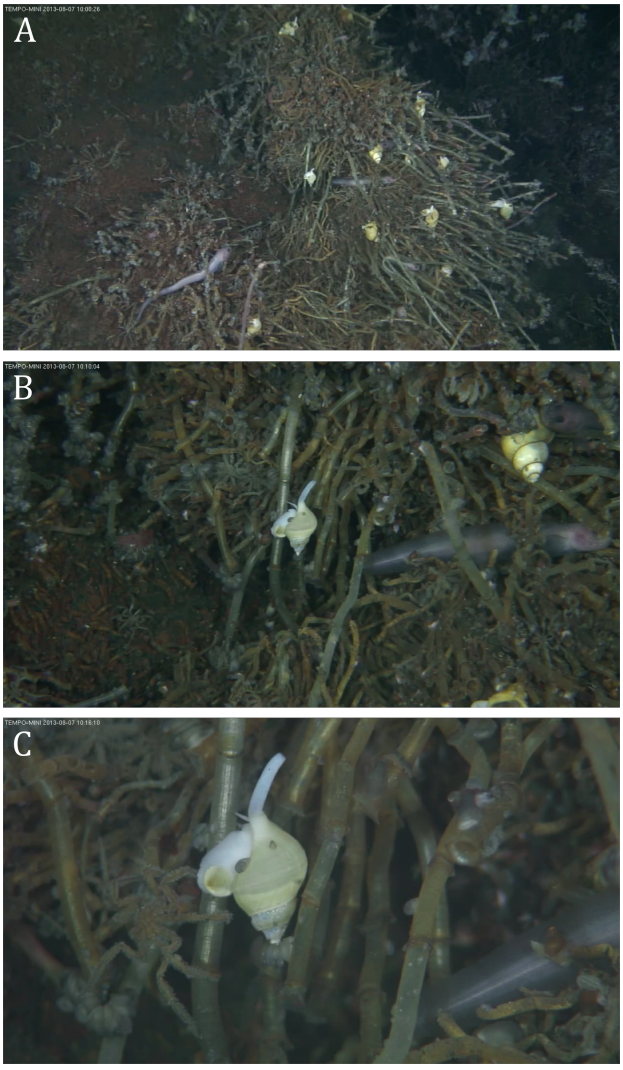


Figure 4.2. Three zoom levels of the TEMPO-mini ecological module camera deployed on the Grotto hydrothermal edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge) at 2196 m depth with: (A) large; (B) medium; and (C) fine views. The camera was focused on a long-skinny *Ridgeia piscesae* assemblage and its associated fauna located near a hydrothermal diffuse area.

The observed abundance of four visible taxa (Ammotheidae pycnogonids, Polynoidae polychaetes, Buccinidae gastropods and Zoarcidae eelpouts) was assessed. These target species have been selected primarily for their size and easy identification. They were manually counted at 10.00 UTC every day over a 2-year period, from 20 June 2013 to 20 June 2015. They were also monitored every 4-h during a 3 month period, from November 2014 to January 2015. Due to their stacking behaviour and their colour similar to the background, Ammotheidae pycnogonids were followed on the medium view to limit underestimation. Video sequences were analysed in random order to avoid observation bias. Ecological data series were obtained from equally spaced observations through time, in order to identify periodic components. The time of the day and study periods were selected to minimize the amount of missing data due to shortcomings of the

observatory and to maximize the presence of high-quality video imagery. We also investigated the potential ecological information that can be extracted from the images. In the light of our observations, we provide a methodology design to optimize image processing.

4.2.3. Multi-frequential periodogram analysis and numerical simulations

The detection of significant periodicities in ecological data series was performed by multi-frequential periodogram analysis (MFPA) (Dutilleul, 2001). The MFPA applies to univariate time series and provides estimates of the number of periodic components of the time series and the associated frequencies at the end of a stepwise procedure. It is an extension of Schuster's periodogram (Schuster, 1898), as the MFPA allows the computation of the variance associated with periods that do not correspond to integer numbers of cycles (fractional frequencies) over the series (Dutilleul, 2001). This generalized type of periodogram can thus identify several periodic phenomena with different frequencies in a single data series. The expected value of Dutilleul's periodogram statistic is the exact portion of the total variance of the time series, explained by regressing the series on the sines and cosines corresponding to the periodic components when there are several of them (Legendre and Legendre, 2012). Prior to the MFPA of the biological and environmental data series, missing values – if any – were substituted using a *k*-nearest neighbour method.

To evaluate the advantages of numerical simulations in the interpretation of periodogram results, we developed an R function whose input arguments are the sampling frequency f_C, the length of the temporal series L, the period(s) of the signal(s) of interest as well as the possibility of adding noise at a selected level. Numerical simulations were generated with a periodic component corresponding to the semi-diurnal (12.42 h) tidal cycle and with the addition of different levels of random noise (0%, 25%, 50%, and 75%); the methodology could be used for other cycles. The simulated data were analysed by MFPA and compared with results of the MFPA analysis of real video time series. The TEMPO-mini camera is recording 6 times a day, so that frequencies of 6, 3, 2 and 1 observations/day are possible when forming data series with regular spacing of observations. Using our 3 months of video analysis every 4 hours, real-data time series were assembled with lengths of 7 days (3 replicate series), 14 days (3 replicates), 1 month (3 replicates), 2 months and 3 months (1

replicate each). The real data series contained (*i*) biological observations (pycnogonid counts), and (*ii*) environmental measures (bottom pressure and temperature monitored in the vicinity of the faunal assemblage filmed by the camera).

4.3. Results and discussion

4.3.1. From imagery to hydrothermal vent and deep-sea ecology

The development of multidisciplinary seafloor observatories increases our capacity to study deep-sea ecology by opening up new research avenues in the analysis of the temporal dynamics of ecosystems. In the present study, we used the TEMPO-mini video and time-lapse still images to capture the ecological information that could be extracted from vent imagery. A large amount of metrics can be extracted from an image as shown in Table 4.1. The human intervention remains currently more efficient than computer algorithms in extracting information from complex imagery data (Aguzzi et al., 2011; Matabos et al., 2017; Purser et al., 2009) and therefore, image processing and analysis is still mainly done manually. Besides being a highly time-consuming task, manual annotation is also error-prone (MacLeod et al., 2010). The challenge of manual image data processing is thus to minimize these errors, by developing a systematic observation protocol.

Guidance for imagery data processing

(i) Scientific objectives: formulate hypotheses and research questions – The first step when designing an experiment is to clearly formulate the objectives and research questions. This is essential to develop an effective and appropriate survey design and methodology, and to identify the data needed to answer these questions (Durden et al., 2016; Underwood and Chapman, 2013). The observer's objective is to transpose the raw imagery data in a readable and exploitable database. The information must be extracted in line with the final objectives and should be adapted to the subsequent analyses. Without specific objectives, the observer can be confronted with a mass of useless raw information while certain important elements could go unnoticed because they are poorly targeted. Image analysis is the thorough process in which the observer has to detect, recognize and identify objects and situations in the raw imagery data and report them.

Table 4.1. Overview of the ecological information that was extracted from imagery video in various hydrothermal vent temporal studies (adapted from Cuvelier et al., 2012).

Imagery features	Type of data	Vent imagery refrences	
		Seafloor observatories	Other references
Biological	**Faunal community structure**		
	Abundance/density of larger (>1cm) species	Cuvelier et al., 2014; Sarrazin et al., 2014; Lelièvre et al., 2017	
	Taxa identification & Diversity	Cuvelier et al., 2012	
	Biomass	Cuvelier et al., 2012	Chevaldonné and Jollivet, 2003
	Behaviour and interactions		
	Rhythms (e.g. retraction-expansion rates of tubeworms branchial plumes, opening mussels valves)	Cuvelier et al., 2014; Sarrazin et al., 2014; Lelièvre et al., 2017	Tunnicliffe et al., 1990; Chevaldonné and Jollivet, 2003; Bates et al., 2013
	Biotic interactions - Locomotion - Niche segregation/partitioning/distribution	Cuvelier et al., 2014; Matabos et al., 2015	Bates et al., 2005; Grélon et al., 2006; Robert et al., 2012; Bates et al., 2013
	Growth rates		Urcuyo et al., 2003
	Mean sizes	Cuvelier et al., 2012	
	Coverage		
	Faunal coverage	Lee et al., 2015	Hessler et al., 1988; Sarrazin et al., 1997; Cuvelier et al., 2011; Podowski et al., 2010
	Microbials mats	Cuvelier et al., 2012; Sarrazin et al., 2014	Cuvelier et al., 2011
	Temporal variations		
	Communities dynamic (short and long-term)	Cuvelier et al., 2014; Sarrazin et al., 2014; Cuvelier et al., 2017; Lelièvre et al., 2017	Shank et al., 1998; Copley et al., 2007
	Communities succession		Sarrazin et al., 1997; Shank et al., 1998
Environmental	**Hydrothermal activity**		
	Fluid flow debit (intensity/flow rate)	Sarrazin et al., 2014	Sarrazin et al., 2009; Sarrazin et al., 2014
Geological	**Substratum**		
	Type of substratum (sulphur, basalts, carbonates)		Cuvelier et al., 2009
	Initiation-evolution-cessation (sulphide slides)		Cuvelier et al., 2011
Technical	Surface estimations	Cuvelier et al., 2012	Sarrazin et al., 1997
	Image quality		

(ii) Obtain an overview of the entire dataset – A preliminary analysis of the original dataset should be done to identify and select the best segments of the imagery video recordings to analyse. Biofouling – created by the attachment and growth of animals and microbial mats on surfaces of operational importance (projectors and camera) (Abarzua and Jakubowski, 1995) – and/or reduced light can prevent species identification and abundance estimates, in some cases rendering underwater footage unusable (Figure 4.3). Segments should be selected that minimize the amount of missing data generated by temporary shortcomings of the observatory and maximize high-quality video imagery.

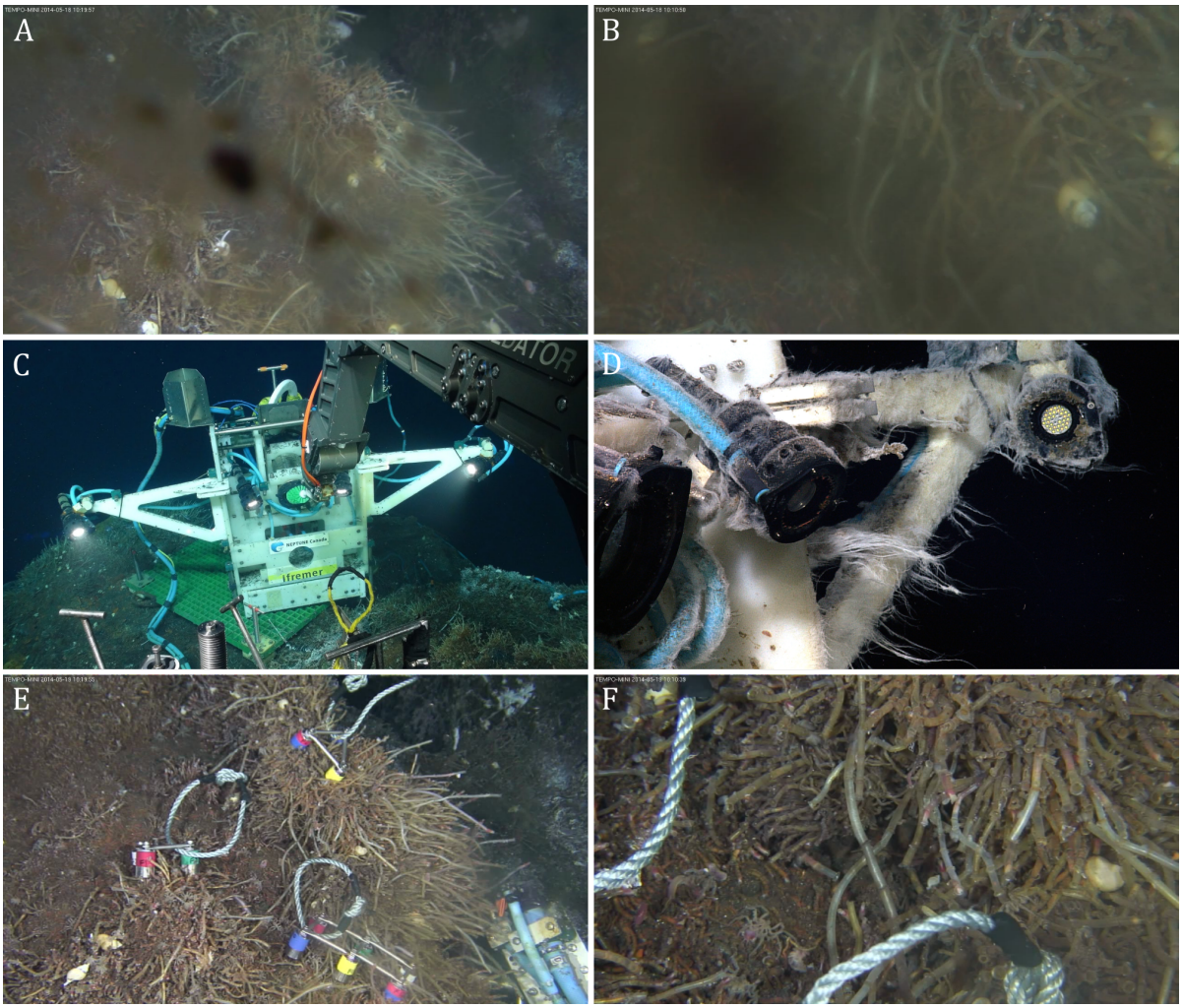


Figure 4.3. Annual maintenance of the TEMPO-mini module camera to preserve an optimal imagery quality. (A) Large and (B) medium views before the cleaning of the camera (2014-05-18) associated with the presence of an important biofouling (mostly bacterial filaments); (C) and (D) cleaning of the camera lenses; (E) large and (F) medium views after the camera cleaning (2014-05-19).

(iii) Design a training procedure – The image analysis quality is insured by a period of training, called the "observer calibration". Howell et al. (2014) suggested that the observers

learn as they annotate, so the reliability of their analyses increases with experience. A period of familiarization with the study system should be planned, using a fixed percentage of randomly selected images/video. White et al. (2007) suggested that 10% of the data have to be included in this process. Similarly, any noticeable change in image quality (lighting, camera cleaning, etc.) should be followed by a new period of calibration by the observer. These preliminary observations should be reviewed and discussed with an experienced observer who can confirm their relevance and approve the validity of the acquired data (Durden et al., 2016). An expert is a trained observer who knows the ecological system under study and has experience in imagery analysis. This observer calibration period is essential to better circumscribe the scientific objectives.

(iv) Select the appropriate variables – The next step is to select the variables to be measured. Depending on data availability and resolution, variables can be selected to minimize the observation bias. For instance, the size of the object to analyse is one of the major criteria in monitoring variations in abundance. The smaller the object the harder its identification. For example in this study, pycnogonids were only counted in zoomed videos, the uncertainty in the large view being too high. Another criterion to consider is the number of individuals of a given species. For example, if one seeks to characterize temporal variations and potential cyclicity in species abundances, organisms with high abundances should be favoured over those present in low abundances. This maximizes the chance of identifying existing periodic processes. Indeed, the errors due to the observer have smaller effects on the observed variability for an object present in large amounts than for less abundant ones. The latter is less likely to display statistically significant periods because errors increase the random variance of abundance data.

(v) Extract the information from the images – Imagery data should be treated in random order to ensure that the observations are independent of one another and benefit from a constant attention effort over time. Due to observer fatigue, by force of habit or because of diminished attentional resources, the human cognition performance in imagery analysis decreases after 60 min of annotation (Schoening et al., 2016). To avoid these negative effects on the accuracy on data encoding accuracy, we recommend taking a 5 min break every hour. To maximize the identification of individuals on the images, observers should

also alternatively analyse still images and the corresponding video sequences when available. Indeed, several factors such as high densities, overlapping and camouflage may complicate data processing on a still image. Human eyes are less suitable to static situations. Consequently, we recommend the use of video sequences, fast-forward and back, to create a motion and gain a better perception of the objects in the images. For example, Ammotheidae pycnogonids are more easily identifiable on moving images (Figure 4.4, Video 4.1).

Figure 4.4. Difference in perception of Ammotheidae pycnogonids on a same footage between a static image and a video from the TEMPO-mini camera. The video should be used by fast-forwarding and backing the sequence to create a motion in the image. A higher number of pycnogonids, not discernible on an image capture, can be observed (see Video 4.1).

(vi) Identify statistical methods – Deciding about the most appropriate statistical methods to answer the research question is the last step in the methodology design. Seafloor observatories offer unprecedented opportunities for time series observations, and the challenge is now to analyse and interpret these complex and pluridisciplinary data sets.

4.3.2. Numerical simulations – A decision and interpretation-making tool

To understand how MFPA helps detect periodic processes for a given sampling or observation design (sampling frequency f_C, length of the temporal series L, periodic signal of

interest, and noise level), an R function was written (Appendix 4.1). Successful detection of periodic signals in ecological time series relies on the sampling frequency f_C and the total length L of the time series. The total length is given by N, the number of observations, or equivalently the total length expressed in time units is L = N f_C. According to the Nyquist–Shannon sampling theorem (Shannon, 1949), a signal must be sampled at least twice as fast as the bandwidth of the signal to accurately reconstruct the waveform. However, the limited use of artificial lighting in some deep-sea observatories imposes some limits to the sampling frequency. Under-sampling a high-frequency signal may generate an artificial signal (*alias*) in the data series, for which the frequency is lower than the highest possible frequency (called the Nyquist frequency; 1/2f_C). This type of signal distortion is called *aliasing* (Priestley, 1981). This phenomenon was observed in the detection of the semi-diurnal tidal signal (12.42 h) using numerical simulations and real observations (observed pycnogonid's abundance, bottom pressure and temperature), with aliased periods of 354.857 h (i.e. 14.79 days) for sampling strategies of 1 and 2 observations/day and 22.48 h with 3 observations/day (Table 4.2). While the tidal period was detected at a period of approximately 22.48 h for all environmental data series with 3 observations/day, this period was found in only one replicate of the 14-days series and in two replicates of the 1-month series of biological data (Table 4.2). No tidal signal was revealed by the periodogram computed on biological data with an observation design of 1 and 2 observations/day (Table 4.2). Without numerical simulations, users cannot match the tidal semi-diurnal period with aliased periods, thus missing important ecological information or misinterpreting the data by trying to give a meaning to the estimated periodicity. The interpretation of periodogram analysis results requires that users have a certain knowledge of the periodic processes in operation. From this information and numerical simulations, it is possible to predict whether and how the signal of interest could be detected, and consequently, to identify the presence of an aliasing effect. We showed that numerical simulations are essential to build a sampling strategy, but also to interpret periodogram analysis results in order to draw clear conclusions on the periodic processes that influence the temporal behaviour of an ecological variable.

The statistical power, i.e. the capacity of detecting significant periodicities, when these in fact exist in the data, increases with the amount of data collected and analysed. However, it

Table 4.2. Detection of the tidal semi-diurnal period (12.42 h) by the multifrequential periodogram analysis (MFPA), performed on simulated (at different noise levels (n.l.) with 9999 permutations), environmental (bottom pressure and temperature in diffusion zones) and biological (pycnogonid abundance) data. Periodogram analyses were conducted on the possible regular series from the sampling frequency of TEMPO-mini camera and with different lengths of data series.

Sampling frequency	Data		Data series length											
			3 months	2 months	1 month			14 days			7 days			
					November	December	January	November	December	January	November	December	January
6 observations/day	Theory	0% n.l.	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420	12.420
		25% n.l.	12.420 ± 0.001	12.420 ± 0.002	12.420 ± 0.005	12.420 ± 0.005	12.420 ± 0.005	12.420 ± 0.018	12.420 ± 0.018	12.420 ± 0.018	12.421 ± 0.053	12.421 ± 0.053	12.421 ± 0.053
		50% n.l.	12.420 ± 0.002	12.420 ± 0.003	12.420 ± 0.009	12.420 ± 0.009	12.420 ± 0.009	12.420 ± 0.030	12.420 ± 0.030	12.420 ± 0.030	12.421 ± 0.091	12.421 ± 0.091	12.421 ± 0.091
		75% n.l.	12.420 ± 0.003	12.420 ± 0.005	12.420 ± 0.015	12.420 ± 0.015	12.420 ± 0.015	12.429 ± 0.423	12.429 ± 0.423	12.429 ± 0.423	12.562 ± 2.093	12.562 ± 2.093	12.562 ± 2.093
	Environmental	Bottom pressure	12.420	12.420	12.412	12.429	12.419	12.374	12.382	12.365	12.435	12.462	12.385
		Diffuse temperature	12.426	12.423	12.419	12.427	12.436	12.402	12.361	12.333	12.414	12.413	12.373
	Biological	Pycnogonid abundance	12.423	12.413	12.430	12.424	12.429	12.571	12.310	-	12.426	12.478	12.448
3 observations/day	Theory	0% n.l.	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480	22.480
		25% n.l.	22.480 ± 0.005	22.480 ± 0.009	22.480 ± 0.025	22.480 ± 0.025	22.480 ± 0.025	22.481 ± 0.090	22.481 ± 0.090	22.481 ± 0.090	22.490 ± 0.279	22.490 ± 0.279	22.490 ± 0.279
		50% n.l.	22.480 ± 0.008	22.480 ± 0.015	22.480 ± 0.043	22.480 ± 0.043	22.480 ± 0.043	22.482 ± 0.149	22.482 ± 0.149	22.482 ± 0.149	22.546 ± 1.442	22.546 ± 1.442	22.546 ± 1.442
		75% n.l.	22.480 ± 0.014	22.480 ± 0.026	22.486 ± 0.590	22.486 ± 0.590	22.486 ± 0.590	22.890 ± 4.202	22.890 ± 4.202	22.890 ± 4.202	24.157 ± 13.887	24.157 ± 13.887	24.157 ± 13.887
	Environmental	Bottom pressure	22.482	22.480	22.521	22.508	22.521	22.660	22.836	22.677	23.457	23.068	23.238
		Diffuse temperature	22.455	22.412	22.496	22.368	22.470	22.631	22.526	22.661	22.974	23.334	22.990
	Biological	Pycnogonid abundance	22.455	22.514	-	22.504	22.489	-	22.855	-	-	-	-
2 observations/day	Theory	0% n.l.	354.857	354.857	354.857	354.857	354.857	354.858	354.858	354.858	336	336	336
		25% n.l.	354.893 ± 1.554	354.885 ± 2.851	354.895 ± 8.619	354.895 ± 8.619	354.895 ± 8.619	362.541 ± 88.675	362.541 ± 88.675	362.541 ± 88.675	292.191 ± 55.624	292.191 ± 55.624	292.191 ± 55.624
		50% n.l.	354.876 ± 2.510	354.816 ± 4.706	354.851 ± 14.760	354.851 ± 14.760	354.851 ± 14.760	349.673 ± 141.801	349.673 ± 141.801	349.673 ± 141.801	266.297 ± 79.637	266.297 ± 79.637	266.297 ± 79.637
		75% n.l.	354.985 ± 4.240	354.937 ± 8.489	350.485 ± 46.636	350.485 ± 46.636	350.485 ± 46.636	294.166 ± 181.459	294.166 ± 181.459	294.166 ± 181.459	194.674 ± 111.639	194.674 ± 111.639	194.674 ± 111.639
	Environmental	Bottom pressure	354.496	355.133	357.543	360.342	355.118	-	-	-	-	-	-
		Diffuse temperature	350.385	335.176	339.677	343.106	364.421	-	-	-	-	-	-
	Biological	Pycnogonid abundance	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1 observation/day	Theory	0% n.l.	354.857	354.857	354.857	354.857	354.857	354.858	354.858	354.858	336	336	336
		25% n.l.	354.882 ± 2.248	354.846 ± 4.188	354.832 ± 13.080	354.832 ± 13.080	354.832 ± 13.080	342.649 ± 112.847	342.649 ± 112.847	342.649 ± 112.847	274.826 ± 68.554	274.826 ± 68.554	274.826 ± 68.554
		50% n.l.	354.860 ± 3.683	354.929 ± 7.088	355.332 ± 22.890	355.332 ± 22.890	355.332 ± 22.890	307.687 ± 148.666	307.687 ± 148.666	307.687 ± 148.666	246.179 ± 87.928	246.179 ± 87.928	246.179 ± 87.928
		75% n.l.	354.509 ± 11.795	351.520 ± 32.773	333.030 ± 83.747	333.030 ± 83.747	333.030 ± 83.747	250.856 ± 154.380	250.856 ± 154.380	250.856 ± 154.380	209.955 ± 97.664	209.955 ± 97.664	209.955 ± 97.664
	Environmental	Bottom pressure	357.314	354.831	358.582	366.867	351.797	-	-	-	-	-	-
		Diffuse temperature	348.700	351.130	362.414	-	348.511	-	-	-	-	-	-
	Biological	Pycnogonid abundance	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

is necessary to establish a balance between cost (i.e. processing time) and profitability (i.e. information). There is a point where any additional observations do not improve the information, but increase the cost associated to data processing. In an optimization approach, it is therefore important to adapt the sampling frequency and the time devoted to data processing to the objectives sought. Numerical simulations may be used to help in deciding about data frequencies and length of the data series to be analysed.

Analyses performed on simulated data with a noise level reaching 75% show that the MFPA is a very powerful method to detect periodicities in temporal data (Table 4.2). From 3 observations/day during 1 month, the period detected by the periodogram with a noise level below 75% is very similar to results without noise, which a low standard error. For other sampling strategies, the average periods detected are also close to the tidal period, but the standard errors were more important and increased with the level of noise (Table 4.2). The greater the number of observations, the greater is the periodogram accuracy (Table 4.2). However, numerical simulations that included noise show that the first period detected by the MFPA was not always the tidal period but sometimes an interference period (data not shown but identifiable in numerical simulations, Appendix 4.1). Noise may thus interfere with the periodic components of a time series in a mixed spectrum (Priestley, 1981). Periodicities in biological data appear to be more difficult to identify than those in environmental data because faunal dynamics include more random processes and possible observer errors related to the extraction of biological data from imagery. In addition, stochastic events (tectonic, volcanic or food inputs), found at deep-sea and hydrothermal vents (Clague et al., 2014; Rubin et al., 2012), may generate irregularities in biological cycles and mask underlying rhythmicity if the species response is stronger than the signal of interest (Aguzzi et al., 2009; De Miguel and Aréchiga, 1994; Matabos et al., 2011). These possible sources of noise can mitigate detection of the signal. Finally, species abundance variations may be influenced by other environmental processes as well as by biotic interactions and stochastic factors.

Another statistical method commonly used in deep-sea temporal studies (Cuvelier et al., 2014; Matabos et al., 2017, 2015a, 2015b, 2014; Sarrazin et al., 2014) is the Whittaker-Robinson (WR) periodogram (Whittaker and Robinson, 1924). However, the periods

detected by the WR periodogram are less accurate than those found by the MFPA for data with aliasing. A further application of numerical simulations concerns the interpretation of the WR periodogram results, in which periodicities may have components that represent the harmonic periods, often found to be also significant. Consequently, we provide also an R function to conduct numerical simulations using the WR periodogram in order to identify the better sampling strategy, but also to better interpret the periodogram results (Appendix 4.2).

4.3.3. Limitations and recommendations

Cameras from seafloor observatories have become an important tool in understanding the functioning and dynamics of benthic communities. For instance, the TEMPO-mini camera can give access to key ecological information on *in situ* animal behaviour and biotic interactions, such as predation (Video 4.2), territoriality (Video 4.3) and reproduction (Video 4.4). These valuable ecological information are exclusively available through video imagery (Cuvelier et al., 2012). Imaging systems can perform repeated sampling at precisely the same location and data archives can be used to repeat the analysis (Smith and Rumohr, 2005). However, the use of imagery video also has limitations.

The spatial coverage of a fixed camera is limited (< $1m^2$) and any extrapolation to larger spatial scales should be done with caution (Aguzzi et al., 2015). The acquisition of complementary data, including samples and/or video transects, is thus essential to expand the spatial footprint of observations, complete the information collected by fixed underwater cameras and validate the patterns observed at finer scale. The lack of light and heterogeneity of the background, caused by the three-dimensional structure of the substratum or engineer species, makes species recognition difficult (Aguzzi et al., 2011). With the resolution of our camera system, the acquisition of biological information is limited to larger (> 1 cm), visible and discernible species. Smaller organisms are hard to see and consequently, are not considered in most imagery-based ecological studies. However, this size threshold might decrease as video cameras increase in resolution. Oceanographic cruises represent opportunities to sample faunal communities and acquire biological information that cannot be extracted from imagery, such as a quantitative assessment of biological indicators (Cuvelier et al., 2012). Indeed, despite major technological advances,

taxonomic richness, density and biomass are clearly underestimated with imagery (Cuvelier et al., 2012). For instance, while we identified 28 taxa in the tubeworm assemblages similar to those filmed by TEMPO-mini (Lelièvre et al., submitted), only seven taxa can be identified from the three views of the camera (Figure 4.2).

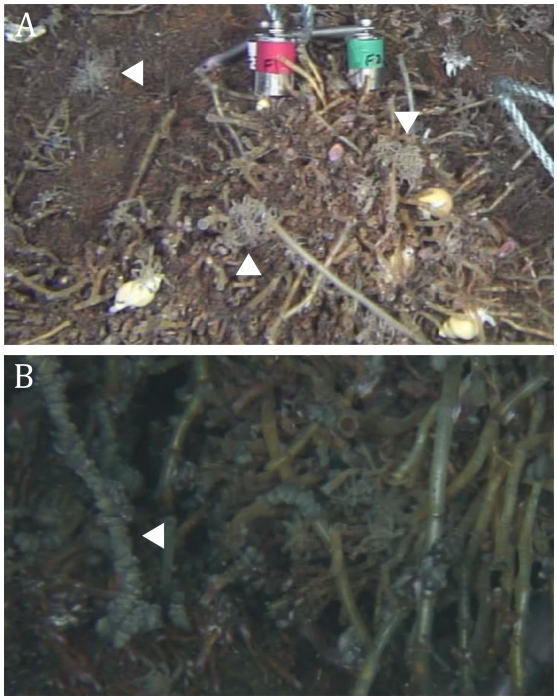


Figure 4.5. (A) Individuals of *Sericosura* sp. pycnogonids aggregated to one another and (B) aggregations of *Lepetodrilus fucensis* gastropods attached to *Ridgeia piscesae* tubeworms. White arrows identify these groups of individuals.

Indeed, five taxa were identifiable to species level, i.e. *Ridgeia piscesae*, *Lepetodrilus fucensis*, *Provanna variabilis*, *Buccinum thermophilum* and *Pachycara gymnium*. For the other two, we grouped them into taxa at the family level, e.g. Ammotheidae pycnogonids and Polynoidae polynoids, in order to avoid taxonomic identification errors. These two taxa have several species representatives that are impossible to discern on video imagery. In addition, some species – such as Ammotheidae pycnogonids (Figure 4.5A) and *L. fucensis* gastropods (Figure 4.5B) – form dense aggregations attached to biogenic structures or create patches in the camera field of view. This can lead to bias in their identifications and their density assessment. In addition, the presence of large engineer species creates interstices in which vent species are not visible to cameras. Finally, the complex three-dimensional structure of the mineral or biological substratum is analysed like two-dimensional and planar surfaces (e.g. Cuvelier et al., 2011; Sarrazin et al., 1997). Consequently, bias in surface area estimation from 2-D images leads to errors in estimation of surface-dependent ecological descriptors such as density and biomass (Gauthier et al., 2010). The development of algorithms and 3-D reconstruction techniques will certainly represent a major breakthrough (Brandou et al., 2007; Robert et al., 2017; Thornton et al., 2016), permitting more accurate determination of surface areas from video imagery and by

offering cm-scale resolution that will allow the assessment of fine-scale changes in species distributions.

Video-imaging systems deployed in the ocean and vent environments for extended periods of time are vulnerable to biofouling (Sarrazin et al., 2007; Underwood and Chapman, 2013). Frequent maintenance operations are thus needed to ensure an optimal imagery quality (Figure 4.3) and long-term acquisition. Because it affects image quality, biofouling can lead to underestimations of species abundances, particularly for smaller organisms such as Polynoidae polychaetes and Ammotheidae pycnogonids (Figure 4.6), and ecological data series obtained before and after camera cleaning need to be analysed separately. The development of promising techniques such as ultraviolet, laser, ultrasonic or low frequency sound, should allow researchers to avoid the use of biocides (Whelan and Regan, 2006), as it is presently the case with the localized microchlorination systems to avoid biofouling (Auffret et al., 2009; Delauney et al., 2010).

Figure 4.6. Monitoring of the macrofaunal abundance of 4 taxa (Buccinidae gastropods, Zoarcidae eelpouts, Polynoidae polynoids and Ammotheidae pycnogonids) during two years, from 2013-06-20 to 2015-06-20 by the TEMPO-mini camera. Black line and star represent the annual maintenance of the TEMPO-mini camera (2014-05-19).

Another major methodological limitation of the continuous or semi-continuous video recording in the dark deep-sea is related to the requirement of an artificial illumination (Aguzzi et al., 2015). Studied more thoroughly on terrestrial and coastal communities (Longcore and Rich, 2004; Nakamura and Yamashita, 1997; Salmon, 2003), the impact of artificial lighting in the deep ocean remains poorly documented (Aguzzi et al., 2010). As reported at Barkley Canyon, deep-sea fishes may be attracted by light sources, biasing abundance observation results (Doya et al., 2013). In addition, periodic illumination over time could disturb biological rhythms by disrupting the internal clocks, endocrine systems or behaviour of the species. Artificial lighting may also affect biotic interactions such as predation, reproduction or interspecific competition, by modifying prey distribution and thus food availability (Longcore and Rich, 2004). Although no significant behavioural change in relation to light was observed in our time series, a regular shuffling of the observation periods is recommended in order to protect the natural dynamics of vent communities. Infrared light, which is not detectable by most marine organisms, could be an alternative to lights with wavelengths in the visible spectrum and could allow continuous monitoring. Widder et al. (2005) reported that red light was significantly less disruptive than white light for observing deep-sea fish behaviour. However, long wavelengths like infrared light are rapidly attenuated by seawater (Widder et al., 2005) and thus impose a short distance between the camera and the studied system. Similarly, the use of passive (such as monitoring the natural sounds generated by animals and background noise) and active (such as recording movements through sounds emitted by the camera) acoustic camera systems – such as those used on the Deep-ocean Environmental Long-term Observatory System (DELOS) observatory (Bagley et al., 2007) located off Angola – represent another solution to investigate the behaviour and dynamics of marine species (Priede and Bagley, 2000). The effect of acoustic signal on animal behaviour remains to be assessed, however.

Seafloor observatories provide a massive volume of imagery data at a terabyte scale and data archives are growing exponentially (Matabos et al., 2017). They thus contribute to the three V's (volume, variety and velocity) that define *big data* (Hampton et al., 2013) in which volume refers to the amount of data, variety refers to different types of data and velocity refers to the speed at which data are accumulating on a daily basis. Semi-automated and automated approaches are presently under development that may soon facilitate image

processing (Aguzzi et al., 2011; Schoening et al., 2012). Image learning appears to be a promising avenue. Citizen sciences also represent a key to widen the bottleneck in deep-sea imagery processing and could be used to develop machine-learning algorithms (Matabos et al., 2017).

4.4. Conclusion

Seafloor observatories provide a new approach to understand the functioning and dynamics of the deep ocean. By offering access to previously inaccessible marine habitats, the development of imagery techniques opens novel perspectives in benthic ecological studies. Its use requires an international effort regarding the design of standardization methods that would facilitate large-scale and comparative studies. Workshops and conferences are appropriate events to promote this synergy philosophy, providing opportunities to scientists and managers to discuss around guiding questions. In this study, we provided guidance for imagery data processing as well as the limitations and associated recommendations of this method. Because of a restricted use of artificial light, and consequently a limited sampling frequency, the dark deep-sea is a challenging environment to study the temporal dynamics of communities. We described a method to interpret the results of periodogram analyses and to reveal aliased periodicities. This method may ultimately help in the interpretation of time series. Imagery technologies could become an important tool in understanding the impacts of anthropogenic activities such as climate change and deep-sea mining, but also in helping the management of marine resources and marine protected areas.

References

Abarzua, S., Jakubowski, S., 1995. Biotechnological investigation for the prevention of biofouling. . Biological and biochemical principles for the prevention of biofouling. Mar. Ecol. Prog. Ser. 123, 301.

Aguzzi, J., Bahamon, N., Marotta, L., 2009. The influence of light availability and predatory behavior of the decapod crustacean *Nephrops norvegicus* on the activity rhythms of continental margin prey decapods. Mar. Ecol. 30, 366–375.

Aguzzi, J., Costa, C., Furushima, Y., Chiesa, J.J., Company, J.B., Menesatti, P., Iwase, R., Fujiwara, Y., 2010. Behavioral rhythms of hydrocarbon seep fauna in relation to internal tides. Mar. Ecol. Prog. Ser. 418, 47–56.

Aguzzi, J., Doya, C., Tecchio, S., De Leo, F.C., Azzurro, E., Costa, C., Sbragaglia, V., Del Río, J., Navarro, J., Ruhl, H.A., Company, J.B., Favali, P., Purser, A., Thomsen, L., Catalán, I.A., 2015. Coastal observatories for monitoring of fish behaviour and their responses to environmental changes. Rev. Fish Biol. Fish. 25, 463–483.

Aguzzi, J., Mànuel, A., Condal, F., Guillén, J., Nogueras, M., del Rio, J., Costa, C., Menesatti, P., Puig, P., Sardà, F., Toma, D., Palanques, A., 2011. The new seafloor observatory (OBSEA) for remote and long-term coastal ecosystem monitoring. Sensors 11, 5850–5872.

Auffret, Y., Coail, J.-Y., Delauney, L., Legrand, J., Dupont, J., Dussud, L., Guyader, G., Ferrant, A., Barbot, S., Laes, A., Bucas, K., Sarrazin, J., Sarradin, P.-M., 2009. TEMPO-mini: a custom-designed instrument for real-time monitoring of hydrothermal vent ecosystems. Instrum. Viewp. 8, 17.

Bagley, P.M., Smith, K.L., Bett, B., Priede, I.G., Rowe, G., Clarke, J., Walls, A., 2007. Deep-ocean Environmental Long-term Observatory System (DELOS):-Long-term (25 year) monitoring of the deep-ocean animal community in the vicinity of offshore hydrocarbon operations. Ocean. 2007-Europe 1–5.

Barnes, C.R., Best, M.M.R., Bornhold, B.D., Juniper, S.K., Pirenne, B., Phibbs, P., 2007. The NEPTUNE Project - A cabled ocean observatory in the NE Pacific: Overview, challenges and scientific objectives for the installation and operation of Stage I in Canadian waters. Int. Symp. Underw. Technol. UT 2007 - Int. Work. Sci. Use Submar. Cables Relat. Technol. 2007 308–313.

Barnes, C.R., Best, M.M.R., Johnson, F.R., Pautet, L., Pirenne, B., 2013. Challenges, benefits, and opportunities in installing and operating cabled ocean observatories: Perspectives from NEPTUNE Canada. IEEE J. Ocean. Eng. 38, 144–157.

Barreyre, T., Escartin, J., Sohn, R.A., Cannat, M., Ballu, V., Crawford, W.C., 2014. Temporal variability and tidal modulation of hydrothermal exit-fluid temperatures at the Lucky Strike deep-sea vent field, Mid-Atlantic Ridge. J. Geophys. Res. Solid Earth 119, 2543–2566.

Bates, A., Tunnicliffe, V., Lee, R.W., 2005. Role of thermal conditions in habitat selection by hydrothermal vent gastropods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 305, 1–15.

Bates, A.E., Bird, T.J., Robert, K., Onthank, K.L., Quinn, G.P., Juniper, S.K., Lee, R.W., 2013. Activity and positioning of eurythermal hydrothermal vent sulphide worms in a variable thermal environment. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 448, 149–155.

Bergmann, M., Soltwedel, T., Klages, M., 2011. The interannual variability of megafaunal assemblages in the Arctic deep sea: Preliminary results from the HAUSGARTEN observatory (79°N). Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 58, 711–723.

Billett, D.S.M., Bett, B.J., Rice, A.L., Thurston, M.H., Galéron, J., Sibuet, M., Wolff, G.A., 2001. Long-term change in the megabenthos of the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic). Prog. Oceanogr. 50, 325–348.

Blandin, J., Colaço, A., Legrand, J., Cannat, M., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., 2010. The MoMAR-D project : a challenge to monitor in real time the Lucky Strike hydrothermal vent field. ICES J. Mar. Sci. 68, 416–424.

Board, Ocean Studies, Council National Research, 2000. Illuminating the Hidden Planet: The Future of Seafloor Observatory Science. National Academies Press.

Brandou, V., Allais, A.G., Perrier, M., Malis, E., Rives, P., Sarrazin, J., Sarradin, P.M., 2007. 3D reconstruction of natural underwater scenes using the stereovision system IRIS. Ocean. 2007 - Eur. 1–6.

Cannat, M., Sarradin, P.M., Blandin, J., Ballu, V., Chavagnac, B.V., Colaço, A., Crawford, W., Daniel, R., 2016. EMSO-Azores: Monitoring seafloor and water column processes at the Mid-Atlantic Ridge. Fix03-Project Newsletter. Serv. Act. Spec. 3.

Cannon, G.A., Pashinski, D.J., Lemon, M.R., 1991. Middepth flow near hydrothermal venting sites on the Southern Juan de Fuca Ridge. J. Geophys. Res. 96, 12,815-12,831.

Cannon, G.A., Thomson, R.E., 1996. Characteristics of 4-day oscillations trapped by the Juan de Fuca Ridge. Geophys. Res. Lett. 23, 1613–1616.

Chave, A.D., Waterworth, G., Maffei, A.R., Massion, G., 2004. Cabled ocean observatory systems. Mar. Technol. Soc. J. 38, 30–43.

Chevaldonné, P., Jollivet, D., 1993. Videoscopic study of deep-sea hydrothermal vent alvinellid polychaete populations: biomass estimation and behaviour. Mar. Ecol. Prog. Ser. 95, 251-262.

Clague, D.A., Dreyer, B.M., Paduan, J.B., Martin, J.F., Caress, D.W., Guilderson, T.P., Mcgann, M.L., 2014. Eruptive and tectonic history of the Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge,

based on AUV mapping data and lava flow ages. Geochemistry, Geophys. Geosystems 15, 3364–3391.

Colaço, A., Blandin, J., Cannat, M., Carval, T., Chavagnac, V., Connelly, D., Fabian, M., Ghiron, S., Goslin, J., Miranda, J.M., Reverdin, G., Sarrazin, J., Waldmann, C., Sarradin, P.-M., 2011. MoMAR-D: A technological challenge to monitor the dynamics of the Lucky Strike vent ecosystem. ICES J. Mar. Sci. 68, 416–424.

Copley, J.T., Jorgensen, P.B.K., Sohn, R.A., 2007. Assessment of decadal-scale ecological change at a deep Mid-Atlantic hydrothermal vent and reproductive time-series in the shrimp *Rimicaris exoculata*. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 87, 859–867.

Crone, T.J., Wilcock, W.S.D., McDuff, R.E., 2010. Flow rate perturbations in a black smoker hydrothermal vent in response to a mid-ocean ridge earthquake swarm. Geochemistry, Geophys. Geosystems 11, 1–13.

Cuvelier, D., De Busserolles, F., Lavaud, R., Floc'h, E., Fabri, M.-C., Sarradin, P.M., Sarrazin, J., 2012. Biological data extraction from imagery - How far can we go? A case study from the Mid-Atlantic Ridge. Mar. Environ. Res. 82, 15–27.

Cuvelier, D., Legendre, P., Laes, A., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., 2014. Rhythms and community dynamics of a hydrothermal tubeworm assemblage at Main Endeavour Field - A multidisciplinary deep-sea observatory approach. PLoS One 9, e96924.

Cuvelier, D., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J.T., Glover, A.G., Tyler, P.A., Serrão Santos, R., Desbruyères, D., 2011. Community dynamics over 14 years at the Eiffel Tower hydrothermal edifice on the Mid-Atlantic Ridge. Limnol. Oceanogr. 56, 1624–1640.

Danovaro, R., Snelgrove, P.V.R., Tyler, P., 2014. Challenging the paradigms of deep-sea ecology. Trends Ecol. Evol. 1–11.

De Miguel, F.F., Aréchiga, H., 1994. Circadian locomotor activity and its entrainment by food in the crayfish *Procambarus clarki*. J. Exp. Biol. 190, 9–21.

Delauney, L., Compare, C., Lehaitre, M., 2010. Biofouling protection for marine environmental sensors. Ocean Sci. 6, 503–511.

Devey, C.W., Fisher, C.R., Scott, S., 2007. Responsible science at hydrothermal vents. Oceanography 20, 162–171.

Dewey, R., Round, A., Macoun, P., Vervynck, J., Tunnicliffe, V., 2007. The VENUS cabled observatory: Engineering meets science on the seafloor. Ocean. Conf. Rec. 1–7.

Doya, C., Aguzzi, J., Pardo, M., Matabos, M., Company, J.B., Costa, C., Mihaly, S., Canals, M., 2013. Diel behavioral rhythms in sablefish (*Anoplopoma fimbria*) and other benthic species, as recorded by the deep-sea cabled observatories in Barkley canyon (NEPTUNE-Canada). J. Mar. Syst. 130, 69–78.

Durden, J.M., Schoening, T., Althaus, F., Friedman, A., Garcia, R., Glover, A.G., Greinert, J., Jacobson Stout, N., Jones, D.O.B., Jordt, A., Kaeli, J.W., Köser, K., Kuhnz, L.A., Lindsay, D., Morris, K.J., Nattkemper, T.W., Osterloff, J., Ruhl, H.A., Singh, H., Tran, M., Bett, B.J., 2016. Perspectives in visual imaging for marine biology and ecology: from acquisition to understanding. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. 54, 1–72.

Dutilleul, P., 2001. Multi-frequential periodogram analysis and the detection of periodic components in time series. Commun. Stat. - Theory Methods 30, 1063–1098.

Favali, P., Beranzoli, L., 2009. EMSO: European multidisciplinary seafloor observatory. Nucl. Instruments Methods Phys. Res. Sect. A Accel. Spectrometers, Detect. Assoc. Equip. 602, 21–27.

Favali, P., Beranzoli, L., 2006. Seafloor Observatory Science: a review. Ann. Geophys. 49, 515–567.

Favali, P., Person, R., Barnes, C.R., Kaneda, Y., Delaney, J.R., Hsu, S.K., 2010. Seafloor observatory science. Proc. Ocean. 9, 21–25.

Gauthier, O., Sarrazin, J., Desbruyères, D., 2010. Measure and mis-measure of species diversity in deep-sea chemosynthetic communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 402, 285–302.

Glover, A.G., Gooday, A., Bailey, D.M., Billett, D.S.M., Chevaldonné, P., Colaco, A., Copley, J., Cuvelier, D., Desbruyeres, D., Kalogeropoulou, V., 2010. Temporal change in deep-sea benthic ecosystems: a review of the evidence from recent time-series studies. Adv. Mar. Biol. 58, 1–95.

Grelon, D., Morineaux, M., Desrosiers, G., Juniper, K., 2006. Feeding and territorial behavior of *Paralvinella sulfincola*, a polychaete worm at deep-sea hydrothermal vents of the Northeast Pacific Ocean. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 329, 174–186.

Hampton, S.E., Strasser, C.A., Tewksbury, J.J., Gram, W.K., Budden, A.E., Batcheller, A.L., Duke, C.S., Porter, J.H., 2013. Big data and the future of ecology. Front. Ecol. Environ. 11, 156–162.

Hessler, R.R., Smithey, W.M., Boudrias, M.A., Keller, C.H., Lutz, R.A., Childress, J.J., 1988. Temporal change in megafauna at the Rose Garden hydrothermal vent (Galapagos Rift; eastern tropical Pacific). Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap. 35, 1681–1709.

Johnson, P., Tunnicliffe, V., 1985. Time-series measurements of hydrothermal activity on northem Juan de Fuca Ridge. Geophys. Res. Lett. 12, 685–688.

Johnson, P.H., Tunnicliffe, V., 1988. Time lapse photography of a hydrothermal system: a successful one-year deployment. Eos (Washington. DC). 69, 1024–1026.

Juniper, S.K., Escartin, J., Cannat, M., 2007. Monitoring and Observatories: Multidisciplinary, Time-Series Observations at Mid-Ocean Ridges. Oceanography 20, 128–137.

Juniper, S.K., Matabos, M., Mihály, S., Ajayamohan, R.S., Gervais, F., Bui, A.O.V., 2013. A year in Barkley Canyon: A time-series observatory study of mid-slope benthos and habitat dynamics using the NEPTUNE Canada network. Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 92, 114–123.

Lee, R.W., Robert, K., Matabos, M., Bates, A.E., Juniper, S.K., 2015. Temporal and spatial variation in temperature experienced by macrofauna at Main Endeavour hydrothermal vent field. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 106, 154–166.

Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology, Third Edit. ed. Elsevier B.V.

Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihály, S., Lee, R.W., Sarradin, P.-M., Arango, C.P., Sarrazin, J., 2017. Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 284, 20162123.

Lessard-Pilon, S., Porter, M.D., Cordes, E.E., MacDonald, I., Fisher, C.R., 2010. Community composition and temporal change at deep Gulf of Mexico cold seeps. Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 57, 1891–1903.

Longcore, T., Rich, C., 2004. Ecological light pollution. Front. Ecol. Environ. 2, 191–198.

Lundsten, L., Schlining, K.L., Frasier, K., Johnson, S.B., Kuhnz, L.A., Harvey, J.B.J., Clague, G., Vrijenhoek, R.C., 2010. Time-series analysis of six whale-fall communities in Monterey Canyon, California, USA. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 57, 1573–1584.

MacLeod, N., Benfield, M., Culverhouse, P., 2010. Time to automate identification. Nature 467, 154–155.

Marcon, Y., Sahling, H., Allais, A.-G., Bohrmann, G., Olu, K., 2014. Distribution and temporal variation of mega-fauna at the Regab pockmark (Northern Congo Fan), based on a

comparison of videomosaics and geographic information systems analyses. Mar. Ecol. 35, 77–95.

Marcus, J., Tunnicliffe, V., Butterfield, D.A., 2009. Post-eruption succession of macrofaunal communities at diffuse flow hydrothermal vents on Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge, Northeast Pacific. Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 56, 1586–1598.

Matabos, M., Aguzzi, J., Robert, K., Costa, C., Menesatti, P., Company, J.B., Juniper, S.K., 2011. Multi-parametric study of behavioural modulation in demersal decapods at the VENUS cabled observatory in Saanich Inlet, British Columbia, Canada. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 401, 89–96.

Matabos, M., Bui, A.O. V., Mihály, S., Aguzzi, J., Juniper, K., Ajayamohan, R.S., 2014. High-frequency study of epibenthic megafaunal community dynamics in Barkley Canyon : A multi-disciplinary approach using the NEPTUNE Canada network. J. Mar. Syst. 130, 56–68.

Matabos, M., Cuvelier, D., Brouard, J., Shillito, B., Ravaux, J., Zbinden, M., Barthelemy, D., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., 2015a. Behavioural study of two hydrothermal crustacean decapods: *Mirocaris fortunata* and *Segonzacia mesatlantica*, from the lucky strike vent field (mid-Atlantic Ridge). Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 121, 146–158.

Matabos, M., Hoeberechts, M., Doya, C., Aguzzi, J., Nephin, J., Reimchen, T.E., Leaver, S., Marx, R.M., Branzan Albu, A., Fier, R., Fernandez-Arcaya, U., Juniper, S.K., 2017. Expert, Crowd, Students or Algorithm: Who holds the key to deep-sea imagery “big data” processing? Methods Ecol. Evol.

Matabos, M., Piechaud, N., De Montigny, F., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., 2015b. The VENUS cabled observatory as a method to observe fish behaviour and species assemblages in a hypoxic fjord, Saanich Inlet (British Columbia, Canada). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 72, 1–13.

Meyer, K.S., Bergmann, M., Soltwedel, T., 2013. Interannual variation in the epibenthic megafauna at the shallowest station of the HAUSGARTEN observatory (79°N, 6°E). Biogeosciences 10, 3479–3492.

Nakamura, T., Yamashita, S., 1997. Phototactic behavior of nocturnal and diurnal spiders : negative and positive phototaxes. Zoolog. Sci.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., Contreira-Pereira, L., Yücel, M., Thurnherr, A.M., Mullineaux, L., Le Bris, N., 2015. *Bathymodiolus* growth dynamics in relation to environmental fluctuations in vent habitats. Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 106, 183–193.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., de Rafelis, M., Boulila, S., Le Bris, N., 2013. A new method for high-resolution bivalve growth rate studies in hydrothermal environments. Mar. Biol. 160, 1427–1439.

Osterloff, J., Nilssen, I., Nattkemper, T.W., 2016. A computer vision approach for monitoring the spatial and temporal shrimp distribution at the LoVe observatory. Methods Oceanogr. 15–16, 114–128.

Podowski, E.L., Ma, S., Luther, G.W., Wardrop, D., Fisher, C.R., 2010. Biotic and abiotic factors affecting distributions of megafauna in diffuse flow on andesite and basalt along the Eastern Lau Spreading Center, Tonga. Mar. Ecol. Prog. Ser. 418, 25–45.

Priede, I.G., Bagley, P.M., 2000. *In situ* studies on deep-sea demersal fishes using autonomous unmanned lander platforms. Oceanogr. Mar. Biol. an Annu. Rev. 38, 357–392.

Priestley, M.B., 1981. The aliasing effect, in: Spectral Analysis and Time Series. pp. 504–509.

Purser, A., Bergmann, M., Lundälv, T., Ontrup, J., Nattkemper, T.W., 2009. Use of machine-learning algorithms for the automated detection of cold-water coral habitats: a pilot study. Mar. Ecol. Prog. Ser. 397, 241–251.

Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C.R., Levin, L.A., Martinez Arbizu, P., Menot, L., Buhl-Mortensen, P., Narayanaswamy, B.E., Smith, C.R., Tittensor, D.P., Tyler, P.A., Vanreusel, A., Vecchione, M., 2010. Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. Biogeosciences 7, 2851–2899.

Robert, K., Huvenne, V.A.I., Georgiopoulou, A., Jones, D.O.B., Marsh, L., Carter, G.D.O., Chaumillon, L., 2017. New approaches to high-resolution mapping of marine vertical structures. Sci. Rep. 7.

Robert, K., Juniper, S.K., 2012. Surface-sediment bioturbation quantified with cameras on the NEPTUNE Canada cabled observatory. Mar. Ecol. Prog. Ser. 453, 137–149.

Robert, K., Onthank, K.L., Juniper, S.K., Lee, R.W., 2012. Small-scale thermal responses of hydrothermal vent polynoid polychaetes: Preliminary *in situ* experiments and methodological development. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 420–421, 69–76.

Rogers, A.D., 2015. Environmental change in the deep ocean. Annu. Rev. Environ. Resour. 40, 11.1–11.38.

Rubin, K.H., Soule, S.A., Chadwick Jr., W.W., Fornari, D.J., Clague, D.A., Embley, R.W., 2012. Volcanic eruptions in the deep sea. Oceanography 25, 142–157.

Ruhl, H.A., 2008. Community change in the variable resource habitat of the abyssal northeast Pacific. Ecology 89, 991–1000.

Ruhl, H.A., André, M., Beranzoli, L., Çagatay, M.N., Colaço, A., Cannat, M., Dañobeitia, J.J., Favali, P., Géli, L., Gillooly, M., Greinert, J., Hall, P.O.J., Huber, R., Karstensen, J., Lampitt, R.S., Larkin, K.E., Lykousis, V., Mienert, J., Miguel Miranda, J., Person, R., Priede, I.G., Puillat, I., Thomsen, L., Waldmann, C., 2011. Societal need for improved understanding of climate change, anthropogenic impacts, and geo-hazard warning drive development of ocean observatories in European Seas. Prog. Oceanogr. 91, 1–33.

Salmon, M., 2003. Artificial lighting and sea turtles. Biologist 50, 163–168.

Sarrazin, J., Blandin, J., Delauney, L., Dentrecolas, S., Dorval, P., Dupont, J., Legrand, J., Leroux, D., Leon, P., Lévèque, J.-J., Rodier, P., Vuillemin, R., Sarradin, P.-M., 2007. TEMPO: a new ecological module for studying deep-sea community dynamics at hydrothermal vents. Ocean. 2007 - Eur. 1–4.

Sarrazin, J., Cuvelier, D., Peton, L., Legendre, P., Sarradin, P.-M., 2014. High-resolution dynamics of a deep-sea hydrothermal mussel assemblage monitored by the EMSO-Açores MoMAR observatory. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 90, 62–75.

Sarrazin, J., Robigou, V., Juniper, S.K., Delaney, J.R., 1997. Biological and geological dynamics over four years on a high-temperature sulfide structure at the Juan de Fuca Ridge hydrothermal observatory. Mar. Ecol. Prog. Ser. 153, 5–24.

Scheirer, D.S., Shank, T.M., Fornari, D.J., 2006. Temperature variations at diffuse and focused flow hydrothermal vent sites along the northern East Pacific Rise. Geochemistry, Geophys. Geosystems 7, 1–23.

Schoening, T., Bergmann, M., Ontrup, J., Taylor, J., Dannheim, J., Gutt, J., Purser, A., Nattkemper, T.W., 2012. Semi-automated image analysis for the assessment of megafaunal densities at the Artic deep-sea observatory HAUSGARTEN. PLoS One 7, 1–14.

Schoening, T., Osterloff, J., Nattkemper, T.W., 2016. RecoMIA—Recommendations for Marine Image Annotation: Lessons Learned and Future Directions. Front. Mar. Sci. 3.

Schuster, A., 1898. On the investigation of hidden periodicities with application to a supposed 26 day period of meteorological phenomena. J. Geophys. Res. 3, 13–41.

Shank, T.M., Fornari, D.J., Von Damm, K.L., Lilley, M.D., Haymon, R.M., Lutz, R.A., 1998. Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9°50'N, East Pacific Rise). Deep. Res. Part II-Topical Stud. Oceanogr. 45, 465–515.

Shannon, C.E., 1949. Communication in the presence of noise. Proc. IEEE 37, 10–21.

Smith, K.L., Druffel, E.R.M., 1998. Long time-series monitoring of an abyssal site in the NE Pacific: an introduction. Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 45, 573–586.

Smith, C.J., Rumohr, H., 2005. Imaging techniques, in: Methods for the Study of Marine Benthos. pp. 87–111.

Soltwedel, T., Jaeckisch, N., Ritter, N., Hasemann, C., Bergmann, M., Klages, M., 2009. Bathymetric patterns of megafaunal assemblages from the arctic deep-sea observatory HAUSGARTEN. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 56, 1856–1872.

Taylor, J., Krumpen, T., Soltwedel, T., Gutt, J., Bergmann, M., 2016. Regional- and local-scale variations in benthic megafaunal composition at the Arctic deep-sea observatory HAUSGARTEN. Deep. Res. Part I 108, 58–72.

Taylor, S.M., 2009. Transformative ocean science through the VENUS and NEPTUNE Canada ocean observing systems. Nucl. Instruments Methods Phys. Res. Sect. A Accel. Spectrometers, Detect. Assoc. Equip. 602, 63–67.

Thiel, H., Kirstein, K.O., Luth, C., Luth, U., Luther, G., Meyer-Reil, L.A., Pfannkuche, O., Weydert, M., 1994. Scientific requirements for an abyssal benthic laboratory. J. Mar. Syst. 4, 421–439.

Thomson, R.E., Roth, S.E., Dymond, J., 1990. Near-inertial motions over a mid-ocean ridge: Effects of topography and hydrothermal plumes. J. Geophys. Res. 95, 7261–7278.

Thornton, B., Bodenmann, A., Pizarro, O., Williams, S.B., Friedman, A., Nakajima, R., Takai, K., Motoki, K., Watsuji, T., Hirayama, H., Matsui, Y., Watanabe, H., Ura, T., 2016. Biometric assessment of deep-sea vent megabenthic communities using multi-resolution 3D image reconstructions. Deep. Res. Part I 116, 200–219.

Tivey, M., Bradley, A., Terrence, J., Kadco, D., 2002. Insights into tide-related variability at seafloor hydrothermal vents from time-series temperature measurements. Earth Planet. Sci. Lett. 202, 693–707.

Tunnicliffe, V., Embley, R.W., Holden, J.F., Butterfield, D.A., Massoth, G.J., Juniper, S.K., 1997. Biological colonization of new hydrothermal vents following an eruption on Juan de Fuca Ridge. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 44, 1627–1644.

Tunnicliffe, V., Garrett, J.F., Johnson, H.P., 1990. Physical and biological factors affecting the behaviour and mortality of hydrothermal vent tubeworms (vestimentiferans). Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap. 37, 103–125.

Tunnicliffe, V., Thomson, R., 1999. The Endeavour hot vents area: a pilot Marine Protected Area in Canada's Pacific Ocean. Oceans Background Report.

Underwood, A.J., Chapman, M.G., 2013. Design and analysis in benthic surveys in environmental sampling, in: Methods for the Study of Marine Benthos. Wiley Blackell, pp. 1–40.

Urcuyo, I., Massoth, G., Julian, D., Fisher, C., 2003. Habitat, growth and physiological ecology of a basaltic community of *Ridgeia piscesae* from the Juan de Fuca Ridge. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 50, 763–780.

Whelan, A., Regan, F., 2006. Antifouling strategies for marine and riverine sensors. J. Environ. Monit. 8, 880–886.

Whittaker, E.T., Robinson, G., 1924. *The calculus of observations – A treatise on numerical mathematics*. Ed. Blackie & Son, London.

Widder, E.A., Robison, B.H., Reisenbichler, K.R., Haddock, S.H.D., 2005. Using red light for *in situ* observations of deep-sea fishes. Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap. 52, 2077–2085.

Author's contributions. J.S. designed the research project and developed the instrumentation. Y.L.: data acquisition and analyses. Y.L., P.L., P.D., M.M., G.L. and J.S. conceived the ideas and selected methods of analysis, and contributed to the interpretation of the results. P.L., M.M. and J.S.: supervised the research project. All authors contributed to the writing process and revised the manuscript.

Competing interests. The authors declare that they have no conflict of interest.

Acknowledgements. The authors would like to thank *Ocean Networks Canada*, a Major Science Initiative recognized by the Canada Foundation for Innovation and supported by the governments of Canada and British Columbia. Extended thanks go to engineers and technicians who developed and maintain TEMPO-mini (RDT, LEP, ONC). This research was funded by a Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) research grant to P.L. and by Ifremer internal funds. It was also supported by the "Laboratoire d'Excellence" LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the French government under the program "Investissements d'Avenir". This paper is part of the Ph.D. thesis of Y.L. carried out under joint supervision between Université de Montréal, Université de Bretagne Occidentale and Ifremer.

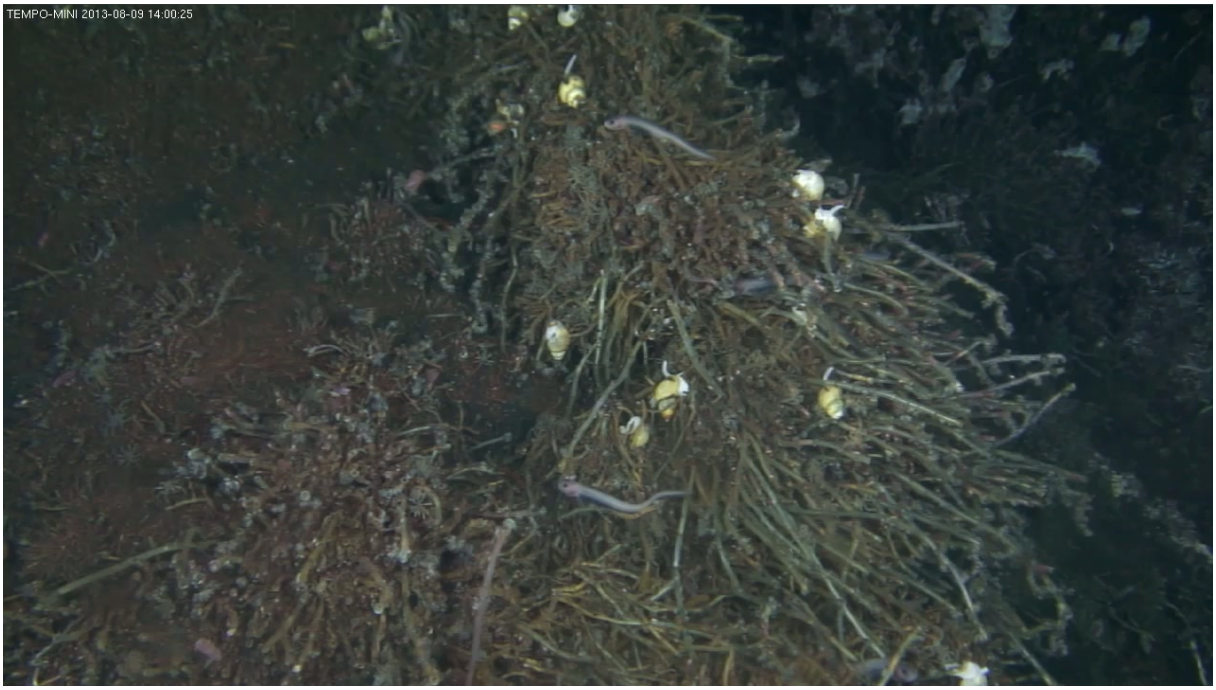
Conclusion

Les dernières décennies ont été caractérisées par d'importantes avancées et innovations technologiques (Thiel *et al.* 1994). L'émergence des observatoires fond de mer dans les différents océans du globe matérialise ce progrès et marque un nouveau pas dans l'histoire de l'océanographie (Favali & Beranzoli 2006; Favali *et al.* 2010). À travers une approche multidisciplinaire, ces laboratoires sous-marins fournissent l'occasion d'étudier les processus écologiques des écosystèmes marins profonds à des résolutions temporelles extrêmement fines et sur de grandes échelles de temps (plusieurs années) (Favali & Beranzoli 2006; Favali *et al.* 2010). Parmi la diversité des données acquises par ces observatoires, l'imagerie vidéo constitue le principal moyen d'étude dans l'appréhension des questions d'ordre écologiques (Bergmann *et al.* 2011; Doya *et al.* 2013; Meyer *et al.* 2013; Sarrazin *et al.* 2014; Matabos *et al.* 2015; Lelièvre *et al.* 2017). Comme le faisait remarquer le philosophe Confucius : « *une image vaut mille mots* ». L'imagerie recèle en effet une importante quantité d'informations (Cuvelier *et al.* 2012) dont le traitement demeure majoritairement manuel et chronophage (MacLeod *et al.* 2010). À travers les données numériques transmises par l'observatoire *Ocean Networks Canada* (Barnes *et al.* 2007; Taylor 2009), et plus particulièrement par le module écologique d'observation TEMPO-mini (Auffret *et al.* 2009), cette étude a permis d'identifier l'ensemble des variables potentielles qui pouvaient être extraites de l'imagerie vidéo, et de mettre en place une méthodologie quant à l'extraction de ces données. Les observatoires fond de mer instaurent une science nouvelle en écologie benthique. Par conséquent, standardiser les protocoles d'observations et de traitements est primordial dans l'optique de réaliser des études comparatives et à grandes échelles (Ruhl *et al.* 2011). Les conférences internationales ou les groupes de discussions – tel que le « *Marine Imaging Workshop* » organisé tout les deux ans – sont des occasions idéales pour les ingénieurs, scientifiques et gestionnaires d'harmoniser leur méthode de collecte et de partage des données. La coordination et la standardisation des méthodologies permettront d'assurer une meilleure accessibilité à ces nouveaux ensembles de données et, ultimement, d'augmenter leurs utilisations et favoriser les collaborations entre les divers instituts de recherche (Ruhl *et al.* 2011).

L'imagerie est une méthode aux multiples avantages et complète les informations obtenues à partir de l'échantillonnage (Cuvelier *et al.* 2012). Cependant, bien qu'elle soit non-invasive (Tunnicliffe *et al.* 1990; Cuvelier *et al.* 2012), l'imagerie en milieu marin profond comporte un certain nombre de contraintes. L'illumination des zones filmées par les projecteurs constitue, dans ces environnements, une source de pollution anthropique pouvant potentiellement perturber le comportement des espèces (Widder *et al.* 2005; Doya *et al.* 2013). Dès lors, dans un souci de minimiser les effets négatifs potentiels de la lumière, l'acquisition des données biologiques peut être réalisée à des fréquences inférieures à celles de certains processus écologiques opérant au sein de l'écosystème. Ces faibles fréquences d'observations ont pour conséquence de générer des signaux artificiels, plus connus sous le nom d'*alias* ou repliement de spectre (Priestley 1981), lors de la recherche de périodicités au sein des séries temporelles. Afin de palier à ce phénomène et d'interpréter la véritable nature des périodicités détectées par les périodogrammes, des simulations numériques ont été développées et rendues disponibles aux utilisateurs sous forme de scripts adaptables aux données de chacun. Une connaissance des processus écologiques agissant au sein de l'écosystème, associée à l'utilisation de ces simulations numériques, permettra aux utilisateurs de mieux comprendre les résultats issus des analyses statistiques. Outre cet aspect, l'analyse des images réalisée au cours de cette étude a permis de mettre en évidence les principaux problèmes associés à l'imagerie et de fournir des recommandations quant aux possibles améliorations futures. Parmi ces multiples limitations et recommandations, l'extraction des données à partir de l'image semble être l'une des principales priorités. En effet, les progrès rapides réalisés dans le domaine des technologies de l'imagerie ont permis à ce domaine d'entrer dans l'ère du *big data* (Hampton *et al.* 2013). Les observatoires fond de mer amassent une importante quantité de données et les moyens mis en œuvre par les laboratoires et instituts de recherche sont insuffisants pour un traitement exhaustif des données acquises (Matabos *et al.* 2017), soulignant ainsi l'importance de développer des méthodes semi- ou automatisées (Purser *et al.* 2009; Schoening *et al.* 2009, 2012; Durden *et al.* 2016). Le développement d'algorithmes puissants et performants passe à travers l'accès à de volumineuses bibliothèques d'images – telles que celles générées par les observatoires fond de mer – afin d'améliorer le perfectionnement des algorithmes. À l'image de la « *période de calibration* » que nous préconisons dans notre étude pour un observateur, l'algorithme nécessite également une banque de données pour accomplir son apprentissage.

Ce « *machine learning* » permettra alors aux algorithmes d'évoluer et de devenir de plus en plus fiables et performants au fur et à mesure du traitement des images. Si de nombreuses améliorations restent encore à faire dans ce domaine, le futur doit tendre vers une analyse, non plus des images, mais des résultats issus des algorithmes.

Buccinum thermophilum



CHAPITRE 5. DISCUSSION GÉNÉRALE – CONCLUSION - PERSPECTIVES

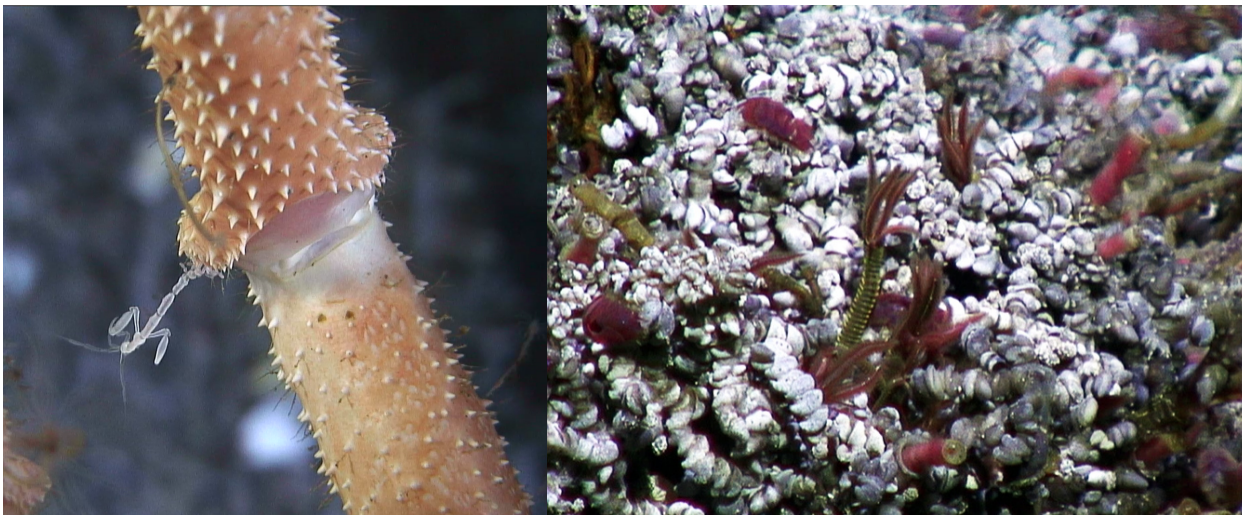


Figure 5.1. En haut : photographie de la « vue globale » filmée par la caméra du module TEMPO-mini, centrée sur un assemblage de Siboglinidae *Ridgeia piscesae* et sa faune associée © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. En bas à gauche : capture d'image d'un crabe araignée *Macroregonia macrochira* monté sur le module TEMPO-mini avec un individu de Caprellidae (*Caprella bathytatos*, Caprellidae, Amphipoda) attaché à l'une de ses pattes © *Ocean Networks Canada/Ifremer*. En bas à droite : photographie d'un assemblage caractérisé par la dominance du gastéropode *Lepetodrilus fucensis* et du polychète *Paralvinella* sp. sur la dorsale Juan de Fuca © *Ocean Networks Canada*.

Depuis la découverte des écosystèmes hydrothermaux (Lonsdale 1977), les recherches menées sur ces environnements ont considérablement fait évoluer notre connaissance sur leur fonctionnement et leur dynamique. Ces écosystèmes s'inscrivent comme des *hot-spots* d'interactions au cœur du « désert » abyssal. Bien qu'ils soient géographiquement isolés, le fonctionnement et la dynamique de ces environnements s'organisent autour d'une diversité de processus écologiques, formant un couplage complexe entre les quatre sphères de la planète : géosphère-hydrosphère-biosphère-atmosphère (Thomson *et al.* 1990; Cannon & Pashinski 1997; Kinoshita *et al.* 1998; Johnson *et al.* 2000; Tivey *et al.* 2002; Lilley *et al.* 2003; Scheirer *et al.* 2006; Sohn 2007; Crone *et al.* 2010; Adams *et al.* 2011; Barreyre *et al.* 2014b). L'installation des observatoires fond de mer, et de leur éventail d'instruments et de capteurs multidisciplinaires, sur certains sites hydrothermaux ouvre de nouvelles perspectives quant à l'étude de la dynamique et du fonctionnement de ces habitats. L'observatoire câblé *Ocean Networks Canada*, implémenté sur la dorsale Juan de Fuca (nord-est Pacifique), figure comme l'un des pionniers de cette initiative (Barnes *et al.* 2007; Taylor 2009). L'instrumentation déployée sur l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) à 2196 m de profondeur, a d'ores et déjà permis de mettre en évidence une influence significative des forçages environnementaux sur la variabilité temporelle des effluents hydrothermaux (Xu & Di Lorio 2012; Xu *et al.* 2013, 2014; Lee *et al.* 2015). L'existence de fréquences caractéristiques des marées océaniques et d'oscillations inertielles spécifiques aux tempêtes de surface au sein des émissions hydrothermales de cet édifice indique la présence de relations étroites entre les processus globaux et l'océan profond (Xu *et al.* 2013, 2014). Les écosystèmes hydrothermaux ne sont donc pas des zones apériodiques (Kinoshita *et al.* 1998; Tivey *et al.* 2002; Scheirer *et al.* 2006; Xu *et al.* 2013; Barreyre *et al.* 2014b). Au contraire, et tel que suggéré par Tunnicliffe *et al*. (1990), les cycles environnementaux influenceraient fortement les organismes hydrothermaux symbiotiques (Nedoncelle *et al.* 2013, 2015; Cuvelier *et al.* 2014). Afin de mieux cerner les interactions unissant la faune et son environnement et comprendre le rôle relatif des différents facteurs environnementaux, cette thèse s'est attelée à coupler l'approche temporelle des observatoires avec l'approche échantillonnage, profitant des maintenances annuelles menées sur l'observatoire *Ocean Networks Canada*.

L'opportunité de réaliser un échantillonnage biologique approfondi sur l'édifice Grotto a permis de caractériser la diversité et le réseau trophique de six échantillons de Siboglinidae *Ridgeia piscesae*, correspondant à des niveaux de successions distincts. La structure physique tridimensionnelle de *R. piscesae* crée des habitats biogéniques dont la présence favorise l'établissement d'une faune associée diversifiée (Sarrazin & Juniper 1999; Govenar *et al.* 2002; Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Urcuyo *et al.* 2003; Bergquist *et al.* 2007). En cela, cette espèce est considérée comme « fondatrice » (Dayton 1972) et « ingénieure autogénique » (Jones *et al.* 1994) de l'écosystème. La reconstitution des réseaux trophiques a permis de mettre en évidence que les relations proies-prédateurs ne constituaient pas les fondements principaux du fonctionnement de ces communautés. Ces résultats corroborent d'autres études menées sur les écosystèmes chimiosynthétiques qui ont mis en évidence une structure trophique basée principalement sur la coexistence entre espèces (Levesque *et al.* 2006; Portail *et al.* 2016). En effet, bien que certaines espèces soient affectées par la prédation, les séquences vidéo issues de TEMPO-mini appuient les résultats isotopiques obtenus au cours de cette thèse, en révélant une proéminence de relations pacifiques entre espèces. Les gradients environnementaux fournis par la structure des assemblages de *R. piscesae* sont susceptibles de promouvoir la diversité locale et la coexistence des espèces, en permettant un fort partitionnement des niches écologiques et trophiques à l'échelle des communautés (Levesque *et al.* 2006). Une complexification du réseau trophique a d'ailleurs été observée au cours de la succession écologique avec un plus grand nombre d'espèces et notamment de prédateurs dans les assemblages de *R. piscesae* les plus développés. Cette thèse apporte d'autre part des informations nouvelles et précieuses pour aider à comprendre les processus écologiques gouvernant la distribution et la dynamique des communautés hydrothermales. Jusqu'à présent, les études menées sur l'écologie hydrothermale se focalisaient sur les relations faune-habitat par l'analyse indépendante des variables environnementales et biologiques (Cuvelier *et al.* 2014; Sarrazin *et al.* 2014). L'originalité de notre étude, portant sur la dynamique temporelle des communautés, réside dans l'utilisation conjointe de séries temporelles écologiques à long terme et à haute fréquence d'observation, et de mesures abiotiques à l'échelle de la communauté. Cette thèse est l'une des premières à fournir un modèle conceptualisant le mécanisme d'influence des forçages environnementaux sur la dynamique écosystémique. La force de ce modèle est l'adéquation des résultats avec une multitude de facteurs. En ne retenant pas la pression

dans la construction du modèle le plus parcimonieux, ces résultats soutiennent ceux de Barreyre *et al*. (2014), indiquant une influence importante des processus hydrodynamiques sur les zones d'émissions diffuses. De même, l'exclusion statistique des courants est-ouest concorde avec la topologie de la dorsale, caractérisée par une vallée axiale nord-sud. Les résultats de ce modèle évoquent ainsi le fait que la dynamique locale de l'océan affecte l'équilibre entre les fluides hydrothermaux et l'eau de mer ambiante, modifiant ainsi périodiquement les conditions physiques et chimiques de l'habitat. Les résultats obtenus apportent une avancée majeure dans notre compréhension de la dynamique des communautés hydrothermales, en révélant une influence significative du cycle semi-diurne de la marée sur le comportement et l'abondance des espèces hydrothermales mobiles et non-symbiotiques pour lesquelles une indépendance au fluide était moins attendue. De manière plus surprenante, la découverte de périodicités spécifiques aux tempêtes de surface durant la saison hivernale dans les données d'abondances met en évidence le couplage étroit entre la surface et les profondeurs de l'océan, déjà observé dans les conditions abiotiques de différents environnements profonds (Cannon & Thomson 1996; Cannon & Pashinski 1997; Thomson *et al.* 2003; Sanchez-Vidal *et al.* 2012). Selon nos hypothèses, les espèces hydrothermales réagiraient à ces modifications périodiques de l'habitat en ajustant leur comportement, à travers des déplacements le long des tubes de l'assemblage de *Ridgeia piscesae*, à la recherche de conditions optimales. Ces modifications périodiques des conditions abiotiques de l'habitat pourraient ainsi engendrer une modification spatiale du partitionnement des niches écologiques et trophiques à l'échelle des communautés et, par conséquent, des espèces hydrothermales. Ces niches évolueraient ainsi périodiquement dans le temps et l'espace. De même, les variations cycliques des marées, de la disponibilité des ressources ou toute autre périodicité, peuvent agir comme des synchroniseurs de l'environnement, dits *zeitgebers* ou « *donneurs de temps* ». La prévisibilité de ces *zeitgebers* a pu amener les espèces hydrothermales à organiser temporellement leur système biologique, allant du métabolisme à leur comportement. L'omniprésence des rythmes biologiques, tant chez les procaryotes que les eucaryotes, pourrait être un avantage adaptatif à la forte variabilité de l'environnement, permettant aux espèces d'anticiper les changements réguliers de leur milieu et d'optimiser leur fonctionnement (Emerson *et al.* 2008; Yerushalmi & Green 2009). Les fortes interactions existantes entre la faune et son environnement ouvrent donc de nombreuses pistes de réflexions et permettent d'envisager

des perspectives expérimentales visant à mieux comprendre l'écologie temporelle des écosystèmes profonds. Dans des contextes expérimentaux contrôlés, deux études pourraient ainsi être mises en œuvre afin d'étudier ces rythmes biologiques : (*i*) l'étude *in vivo* des organismes hydrothermaux profonds au sein d'un mésocosme apériodique dont la pression correspondrait à celle de leurs conditions de vie. Ce dispositif serait possible à travers l'utilisation d'instruments pressurisés (cellule de récolte isobare PERISCOP (Shillito *et al.* 2008), aquariums pressurisés IPOCAMP™ (Shillito *et al.* 2014) et cellule de transfert BALIST (Ravaux *et al.* 2013)). (*ii*) Des approches moléculaires permettraient de mettre en évidence l'existence ou non d'une horloge interne chez un certain nombre d'espèces hydrothermales. Une méthode serait, après la recherche et l'identification de « gènes horaires », de transplanter ces-derniers au sein de génomes d'espèces littorales phylogénétiquement proches, plus faciles à maintenir en aquarium, et d'étudier ainsi leurs expressions. La mise en place de ces espèces génétiquement modifiées dans des conditions apériodiques pourrait permettre de différencier la réponse des espèces induite par les fluctuations environnementales ou la présence de rythmes biologiques internes. En regard des conclusions de ce mémoire, les résultats obtenus ont permis d'apporter des informations essentielles quant à notre compréhension de l'influence des processus agissant à l'échelle sub-annuelle, améliorant ainsi notre vision globale du fonctionnement et de la dynamique de l'écosystème hydrothermal (Figure 5.2).

Les perspectives de recherches qu'offrent les observatoires fond de mer en écologie hydrothermale sont multiples et diversifiées. Exploiter les données chronologiques acquises par cette diversité instrumentale revêt une importance capitale dans la compréhension de la dynamique naturelle des communautés hydrothermales et de la résilience de ces écosystèmes face à des perturbations (Van Dover 2014). Dans un contexte où la pression anthropique sur le milieu profond, et plus particulièrement sur les écosystèmes hydrothermaux, se fait de plus en plus ressentir (Thiel 2003; Ramirez-Llodra *et al.* 2011; Van Dover 2014), soit directement, par l'exploitation des ressources minérales (Boschen *et al.* 2013; Van Dover 2014), soit indirectement sous l'effet des changements globaux liés au réchauffement climatique (Levin & Le Bris 2015), une meilleure connaissance de la dynamique naturelle des communautés et des mécanismes sous-tendant leur fonctionnement est plus que nécessaire afin de prédire la résilience de ces écosystèmes face

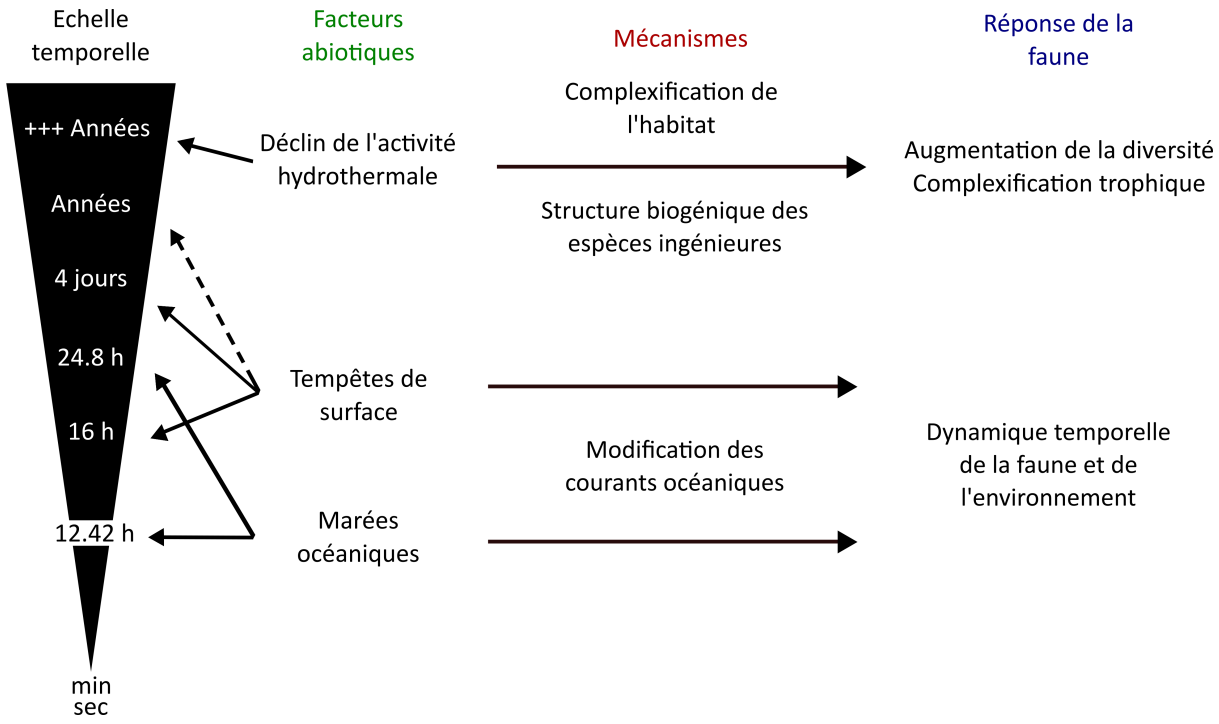


Figure 5.2. Représentation schématique des résultats obtenus au cours de ce doctorat illustrant l'influence et les mécanismes d'actions des processus écologiques agissant sur le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème hydrothermal.

à ces nouveaux enjeux. Les rejets de particules suite à l'exploitation minière sont de possibles vecteurs d'une modification de la composition chimique de la colonne d'eau (Gollner *et al.* 2017) et, par conséquent, pourraient possiblement influer sur les ressources alimentaires des espèces et leur physiologie. Il a déjà été montré, dans le cadre du projet DISCOL (*DIsturbance and reCOLonization experiment*) conduit dans les zones à nodules polymétalliques du bassin du Pérou, que l'exploitation minière réduisait les activités microbiennes et modifiait de manière significative la structure des communautés de micro-organismes (Vonnahme *et al.* 2016). Les analyses trophiques menées durant cette thèse et celles conduites dans de nombreuses études soutiennent l'importance de la diversité microbienne au sein des réseaux trophiques de ces écosystèmes (Van Dover & Fry 1994; Colaço *et al.* 2002; Levesque *et al.* 2006; Bergquist *et al.* 2007; Govenar 2012; Govenar *et al.* 2015; Portail *et al.* 2016). Des modifications structurelles des communautés microbiennes pourraient avoir des impacts sur les niveaux trophiques supérieurs, mettant en péril l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème (Gollner *et al.* 2017). La capacité de réponse des espèces hydrothermales et les effets cascade qu'une telle empreinte anthropique pourrait engendrer restent toutefois majoritairement inconnus. Les résultats obtenus au

cours de ce doctorat recommandent donc, au même titre que les récifs coralliens (Almany *et al.* 2009) ou les herbiers (Orth *et al.* 2006) dans les systèmes intertidaux, de préserver les espèces fondatrices hydrothermales telle que *R. piscesae*. Ces habitats biogéniques constituent des priorités de conservation à l'échelle globale puisque, de ces espèces, dépend l'habitat de toute une faune spécifique et endémique de l'écosystème hydrothermal (Govenar *et al.* 2002; Bergquist *et al.* 2003, 2007; Tsurumi & Tunnicliffe 2003; Gollner *et al.* 2006; Zekely *et al.* 2006; Govenar & Fisher 2007; Galkin & Goroslavskaya 2008, 2010). Sur un plan expérimental, l'une des perspectives de recherche serait de « nettoyer » de toute faune la zone filmée par TEMPO-mini afin de suivre la dynamique de recolonisation. Cette étude pourrait être comparée aux résultats d'une étude similaire en cours sur des assemblages de modioles de la dorsale médio-Atlantique (projet européen MERCES, thèse Marticorena, J.). Les objectifs de cette étude sont (*i*) d'évaluer la capacité et le taux de régénération naturelle des communautés hydrothermales suite à une perturbation majeure, (*ii*) d'estimer le rôle des grands prédateurs sur la recolonisation de la faune, (*iii*) d'appréhender le rôle des zones périphériques inactives dans la recolonisation les zones actives, et (*iv*) de développer des indicateurs de perturbation et de l'état écologique de l'écosystème en focalisant sur certains traits fonctionnels au cours des étapes de la succession. Les résultats obtenus pourraient ainsi être comparés entre deux systèmes de dorsales et entre deux assemblages de faune distincts, structurés par les espèces ingénieures *Ridgeia piscesae* sur la dorsale rapide Juan de Fuca et *Bathymodiolus azoricus* sur la dorsale lente médio-Atlantique. Ces nouvelles connaissances permettraient de mieux comprendre la dynamique naturelle des communautés hydrothermales et donc de mieux appréhender les échelles de temps et les mécanismes relatifs à la restauration de l'écosystème hydrothermal. *In fine*, ces connaissances permettront de contribuer aux projets de gestions des aires marines protégées en milieu hydrothermal.

Au-delà de ces avancées, les études menées au cours de doctorat ont tenté de pallier aux diverses lacunes rencontrées dans plusieurs études en écologie des milieux profonds, telles qu'énoncées par Tsurumi & Tunnicliffe (2003) : (1) l'absence de réplicas, (2) le manque d'une information systématique complète, (3) le manque de mesures abiotiques détaillées à l'échelle des organismes, et (4) le manque d'une description spatio-temporelle de l'habitat en terme de productivité, de conditions environnementales et de réponses des organismes.

Ce travail a en partie répondu à ces recommandations en se focalisant sur un édifice actif de la dorsale Juan de Fuca à partir de l'analyse combinée d'échantillons biologiques, d'analyses vidéo dans le temps et des données environnementales associées. De plus, l'acquisition des données écologiques à travers l'approche des observatoires fond de mer a permis de développer une série de recommandations et d'outils quant à l'extraction et l'interprétation des données issues de l'imagerie. Ces outils méthodologiques permettront aux futures études d'optimiser leur stratégie d'observation et d'exploitation des données, face à ces nouveaux « *big data* ». Néanmoins, le temps consacré à l'analyse manuelle des données d'imagerie reste un facteur limitant dans la réalisation des études écologiques de longues durées. Le développement d'outils de traitements d'images alternatifs, tels que des méthodes automatisées et/ou semi-automatisées (Purser *et al.* 2009; Schoening *et al.* 2009, 2012) ou de sciences participatives (Matabos *et al.* 2017), est donc indispensable. Dans le cadre des sciences citoyennes associées aux observatoires fond de mer, l'application « *Espion des grands fonds* » (*Deep-Sea Spy*), développée par l'Ifremer et mis en ligne en 2017, vise à traiter les grands volumes d'images acquis par les observatoires EMSO-Açores (dorsale médio-Atlantique) et l'observatoire *Ocean Networks Canada* (dorsale Juan de Fuca). Ces futures bases de données offrent dont la perspective de mieux comprendre la dynamique temporelle des communautés hydrothermales sur des échelles de temps supérieures à l'année et ainsi de détecter d'éventuelles variations saisonnières ou annuelles au sein des communautés animales.

Tout écosystème évolue sur une trajectoire temporelle. Ainsi, depuis l'installation du module TEMPO-mini sur l'édifice en 2013, le milieu et sa faune associée ont été en constante évolution (Figure 5.3). Alors que l'assemblage filmé lors du déploiement du module était caractéristique d'un assemblage de type V de faible flux (Sarrazin *et al.* 1997), les années qui suivirent ont permis de constater que l'assemblage se dirigeait vers la dernière phase du processus de succession (Figure 5.3), c'est-à-dire une phase sénescente de type VI où l'assemblage de *Ridgeia piscesae* et sa faune associée disparaissent progressivement (Sarrazin *et al.* 1997). Comme l'environnement hydrothermal est dynamique, le déclin de cet assemblage au cours des années s'est vu accompagner de la naissance d'autres communautés (Figure 5.3). De nouvelles fractures ont permis l'arrivée de nouvelles zones d'émissions de flux diffus et la création d'un nouveau substrat (surplomb ou « *flange* ») à

l'arrière-plan de l'assemblage de Siboglinidae. Ce substrat nouvellement formé a rapidement été colonisé par *Paralvinella sulfincola* (assemblage de type I), comme prédit par le modèle de succession émis par Sarrazin *et al*. (1997) (Figure 5.3). Au cours du temps, les zones de fractures se sont modifiées et les communautés ont évoluées conjointement à ces sorties de fluides hydrothermaux (Figure 5.3). Alors que les études à courte durée ne permettent pas de saisir les variations graduelles et lentes qui peuvent s'opérer dans les communautés, TEMPO-mini offre la possibilité de valider et de complémenter les modèles de succession émis sur la dorsale Juan de Fuca (Sarrazin *et al.* 1997; Marcus *et al.* 2009). Les modèles de succession émis à ce jour sont basés sur des visites annuelles ou pluriannuelles, limitant notre capacité à comprendre la transition entre ces différents assemblages. L'une des pistes de réflexion qui devrait ainsi être abordée dans la préparation d'une prochaine mission de maintenance annuelle de l'observatoire *Ocean Networks Canada* serait de déplacer le module TEMPO-mini vers ces nouveaux assemblages et ainsi, suivre la dynamique naturelle de ces communautés depuis les premiers stades de colonisation. Après plus de quatre ans d'acquisition sur l'édifice Grotto, ces opérations de maintenance pourraient être mises à profit pour équiper TEMPO-mini des dernières technologies de pointes. À l'image du module jumeau TEMPO sur la dorsale médio-Atlantique, TEMPO-mini pourrait ainsi être doté d'une caméra Axis Q1765-LE dont les capacités permettraient d'avoir une résolution plus importante (1920 × 1080 contre 1440 × 1080 pixels sur l'Axis Q1755), un zoom optique plus puissant (18x contre 10x sur l'Axis Q1755) ainsi qu'une meilleure sensibilité à l'éclairage (0.5 lux contre 2 lux sur l'Axis Q1755), permettant ainsi une meilleure résolution pour l'identification des espèces. De même, une caméra stéréoscopique offrirait une vision en trois dimensions du champ de vue et permettrait de pouvoir prendre en compte l'aspect du relief et de l'hétérogénéité des communautés et de leur habitat.

Enfin, il serait intéressant de coupler à nouveau le module à l'analyseur chimique en flux *in situ* CHEMINI (*CHEmical MINIaturised analyser*) afin d'acquérir des mesures sur les concentrations de fer dissous, utilisées comme proxy du fluide hydrothermal, au niveau de l'assemblage observé (Vuillemin *et al.* 2009). Ces données permettraient de confirmer l'influence des courants sur la variabilité périodique de l'habitat et apporteraient de nouvelles informations quant à l'influence de cette variable sur la dynamique des communautés hydrothermales.

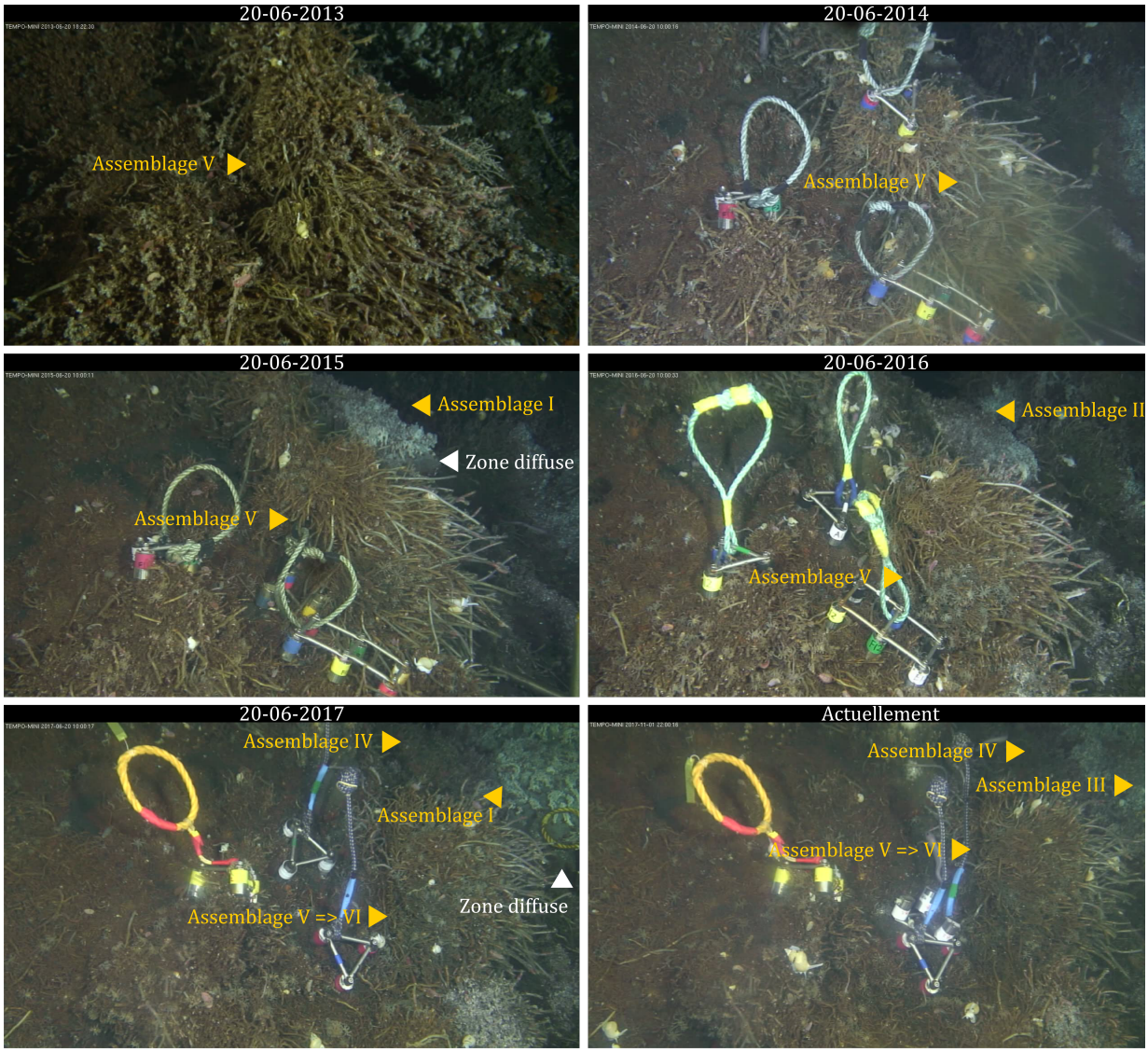


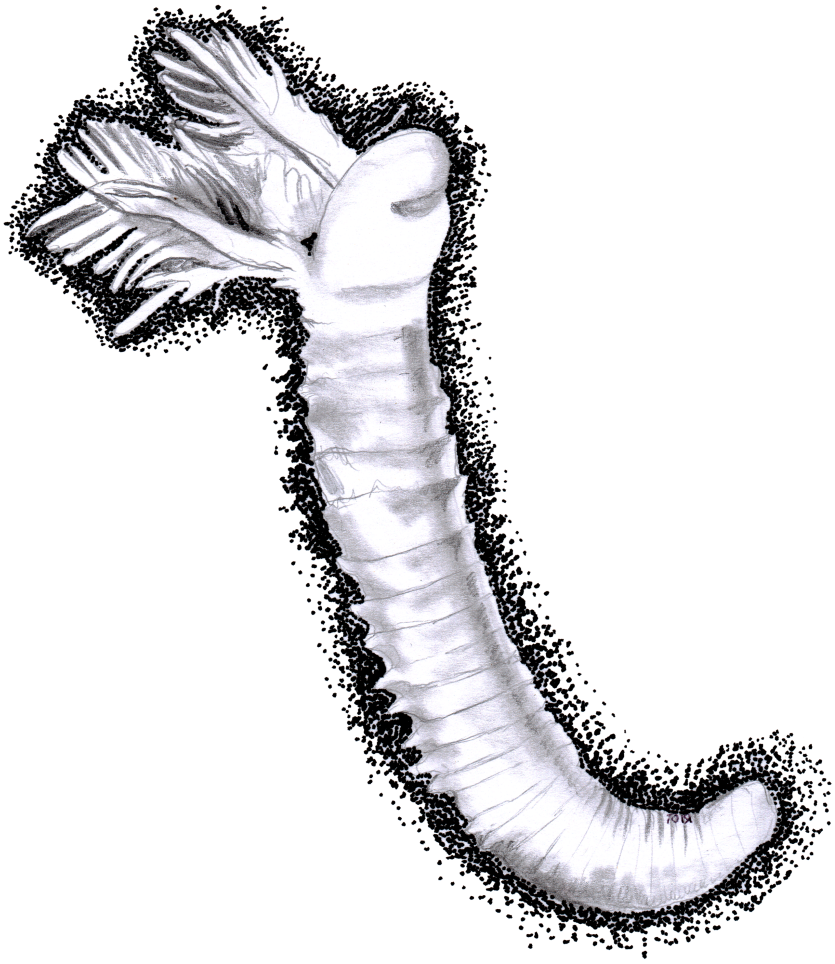
Figure 5.3. Évolution annuelle de la parcelle hydrothermale filmée par le module écologique d'observation TEMPO-mini déployé sur l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour, dorsale Juan de Fuca) à 2196 m de profondeur depuis son déploiement le 20 juin 2013 jusqu'au 1 novembre 2017. Les flèches blanches indiquent les nouvelles zones d'émissions diffuses créées en cours du temps et les flèches jaunes indiquent le développement et l'évolution des communautés hydrothermales associées.

Entreprendre une approche multidisciplinaire, c'est d'abord envisager d'acquérir une vision intégrée des processus se déroulant au cœur d'un écosystème. L'acquisition simultanée de données environnementales et d'imagerie est indispensable pour affiner notre compréhension des interactions entre les conditions abiotiques et la dynamique des communautés fauniques. Des variables intéressantes comme celles fournies par COVIS (*Cabled Observatory Vent Imaging Sonar*), permettant de quantifier le flux hydrothermal à

travers des images acoustiques des émissions hydrothermales (Rona & Light 2011), n'ont pas été intégrées au sein de nos analyses statistiques en raison d'un nombre trop important de données manquantes et d'une fréquence de mesures non compatible avec celle de TEMPO-mini. Les observatoires doivent donc encourager et promouvoir, aussi systématiquement que possible, des relations d'échange entre les chercheurs des divers instituts de recherche impliqués et les instruments qu'ils déploient. En alliant l'approche des observatoires fond de mer et la capacité des chercheurs à collaborer ensemble, ce doctorat illustre pleinement le potentiel des synergies, tant humaines qu'instrumentales, dans l'amélioration de notre compréhension globale du fonctionnement de l'écosystème hydrothermal, et plus globalement des écosystèmes marins profonds.

« Nous, on vient, on explore, on découvre puis on repart, mais le réseau NEPTUNE reste là et continue de permettre une observation dans le temps »

Robert Ballard



Paralvinella sp. (juvénile)

Références bibliographiques

A

Adams, D.K., Mcgillicuddy Jr, D.J., Zamudio, L., Thurnherr, A.M., Liang, X., Rouxel, O., German, C.R. & Mullineaux, L.S. (2011). Surface-generated mesoscale eddies transport deep-sea products from hydrothermal vents. *Science*, **332**, 580–583.

Aguzzi, J., Company, J.B., Costa, C., Menesatti, P., Garcia, J.A., Bahamon, N., Puig, P. & Sarda, F. (2011). Activity rhythms in the deep-sea: a chronobiological approach. *Frontiers in Bioscience*, **16**, 131–150.

Almany, G.R., Connolly, S.R., Heath, D.D., Hogan, J.D., Jones, G.P., McCook, L.J., Mills, M., Pressey, R.L. & Williamson, D.H. (2009). Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs*, **28**, 339–351.

Alt, J.C. (1995). Seafloor hydrothermal vents: physical, chemical, biological and geological interactions. pp. 85–114. Washington: Geophysical Monograph.

Andersen, A.. C., Flores, J.F. & Hourdez, S. (2006). Comparative branchial plume biometry between two extreme ecotypes of the hydrothermal vent tubeworm *Ridgeia piscesae*. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1810–1822.

Auffret, Y., Coail, J.-Y., Delauney, L., Legrand, J., Dupont, J., Dussud, L., Guyader, G., Ferrant, A., Barbot, S., Laes, A., Bucas, K., Sarrazin, J. & Sarradin, P.-M. (2009). TEMPO-mini: a custom-designed instrument for real-time monitoring of hydrothermal vent ecosystems. *Instrumentation viewpoint*, **8**, 17.

B

Bachraty, C., Legendre, P. & Desbruyères, D. (2009). Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 1371–1378.

Barnes, C.R., Best, M.M.R., Bornhold, B.D., Juniper, S.K., Pirenne, B. & Phibbs, P. (2007). The NEPTUNE Project - A cabled ocean observatory in the NE Pacific: Overview, challenges and scientific objectives for the installation and operation of Stage I in Canadian waters. *International Symposium on Underwater Technology, UT 2007 - International Workshop on Scientific Use of Submarine Cables and Related Technologies 2007*, 308–313.

Barnes, C.R., Best, M.M.R., Johnson, F.R., Pautet, L. & Pirenne, B. (2013). Challenges, benefits, and opportunities in installing and operating cabled ocean observatories: Perspectives from NEPTUNE Canada. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, **38**, 144–157.

Barreyre, T., Escartin, J., Sohn, R. & Cannat, M. (2014a). Permeability of the Lucky Strike deep-sea hydrothermal system: Constraints from the poroelastic response to ocean tidal loading. *Earth and Planetary Science Letters*, **408**, 146–154.

Barreyre, T., Escartin, J., Sohn, R.A., Cannat, M., Ballu, V. & Crawford, W.C. (2014b). Temporal variability and tidal modulation of hydrothermal exit-fluid temperatures at the Lucky Strike deep-sea vent field, Mid-Atlantic Ridge. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **119**, 2543–2566.

Bates, A.E. (2007). Feeding strategy, morphological specialisation and presence of bacterial episymbionts in lepetodrilid gastropods from hydrothermal vents. *Marine Ecology Progress Series*, **347**, 87–99.

Bates, A., Tunnicliffe, V. & Lee, R.W. (2005). Role of thermal conditions in habitat selection by hydrothermal vent gastropods. *Marine Ecology Progress Series*, **305**, 1–15.

Beaulieu, S.E., Baker, E.T., German, C.R. & Maffei, A. (2013). An authoritative global database for active submarine hydrothermal vent fields. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **14**, 4892–4905.

Bergmann, M., Soltwedel, T. & Klages, M. (2011). The interannual variability of megafaunal assemblages in the Arctic deep sea: Preliminary results from the HAUSGARTEN observatory (79°N). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **58**, 711–723.

Bergquist, D.C., Eckner, J.T., Urcuyo, I.A., Cordes, E.E., Hourdez, S., Macko, S.A. & Fisher, C.R. (2007). Using stable isotopes and quantitative community characteristics to determine a local hydrothermal vent food web. *Marine Ecology Progress Series*, **330**, 49–65.

Bergquist, D., Ward, T., Cordes, E., McNelis, T., Howlett, S., Kosoff, R., Hourdez, S., Carney, R. & Fisher, C. (2003). Community structure of vestimentiferan-generated habitat islands from Gulf of Mexico cold seeps. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **289**, 197–222.

Black, M.B., Halanych, K.M., Maas, P.A.Y., Hoeh, W.R., Hashimoto, J., Desbruyères, D., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C. (1997). Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vents and cold-water seeps. *Marine Biology*, **130**, 141–149.

Black, M.B., Trivedi, A., Maas, P.A.Y., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C. (1998). Population genetics and biogeography of vestimentiferan tube worms. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **45**, 365–382.

Board, Ocean Studies & Council National Research. (2000). *Illuminating the Hidden Planet: The Future of Seafloor Observatory Science*. National Academies Press.

Boschen, R.E., Rowden, A.A., Clark, M.R. & Gardner, J.P.A. (2013). Mining of deep-sea seafloor massive sulfides: A review of the deposits, their benthic communities, impacts from mining, regulatory frameworks and management strategies. *Ocean and Coastal Management*, **84**, 54–67.

Both, R., Crook, K., Taylor, B., Brogan, S., Chappell, B., Frankel, E., Liu, L., Sinton, J. & Tiffin, D. (1986). Hydrothermal chimneys and associated fauna in the Manus Back-Arc Basin, Papua New Guinea. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **67**, 489–490.

Butterfield, D.A., McDuff, R.E., Mottl, M.J., Lilley, M.D., Lupton, J.E. & Massoth, G.J. (1994). Gradients in the composition of hydrothermal fluids from the Endeavour segment vent field: phase separation and brine loss. *Journal of Geophysical Research*, **99**, 9561–9583.

C

Cannon, G.A. & Pashinski, D.J. (1990). Circulation near Axial Seamount. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **95**, 12,823-12,828.

Cannon, G.A. & Pashinski, D.J. (1997). Variations in mean currents affecting hydrothermal plumes on the Juan de Fuca Ridge. *Journal of Geophysical Research*, **102**, 24,965-24,976.

Cannon, G.A., Pashinski, D.J. & Lemon, M.R. (1991). Middepth flow near hydrothermal venting sites on the Southern Juan de Fuca Ridge. *Journal of Geophysical Research*, **96**, 12,815-12,831.

Cannon, G.A. & Thomson, R.E. (1996). Characteristics of 4-day oscillations trapped by the Juan de Fuca Ridge. *Geophysical Research Letters*, **23**, 1613–1616.

Cao, H., Wang, Y., Lee, O.O., Zeng, X., Shao, Z. & Qian, P.-Y. (2014). Microbial sulfur cycle in two hydrothermal chimneys on the souhwest Indian Ridge. *MBio*, **5**, e00980-13.

Carney, S.L., Peoples, J.R., Fisher, C.R. & Schaeffer, S.W. (2002). AFLP analyses of genomic DNA reveal no differentiation between two phenotypes of the vestimentiferan

tubeworm *Ridgeia piscesae*. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 363–366.

Cavanaugh, C.M., Gardiner, S.L., Jones, M.L., Jannasch, H.W. & Waterbury, J.B. (1981). Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts. *Science*, **213**, 340–342.

Chadwick, W.W. & Embley, R.W. (1994). Lava flows from a mid-1980s submarine eruption on the Cleft segment, Juan de Fuca Ridge. **99**, 4761–4776.

Chevaldonné, P., Desbruyères, D. & Le Haître, M. (1991). Time-series of temperature from three deep-sea hydrothermal vent sites. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **38**, 1417–1430.

Childress, J.J. & Fisher, C.R. (1992). The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry, and autotrophic symbioses. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, **30**, 337–441.

Clague, D.A., Dreyer, B.M., Paduan, J.B., Martin, J.F., Caress, D.W., Guilderson, T.P. & Mcgann, M.L. (2014). Eruptive and tectonic history of the Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge, based on AUV mapping data and lava flow ages. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **15**, 3364–3391.

Colaço, A., Dehairs, F. & Desbruyères, D. (2002). Nutritional relations of deep-sea hydrothermal fields at the Mid-Atlantic Ridge: A stable isotope approach. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **49**, 395–412.

Connell, J.H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 169–192.

Connelly, D.P., Copley, J.T., Murton, B.J., Stansfield, K., Tyler, P.A., German, C.R., Van Dover, C.L., Amon, D., Furlong, M., Grindlay, N., Hayman, N., Hühnerbach, V., Judge, M., Le Bas, T., McPhail, S., Meier, A., Nakamura, K., Nye, V., Pebody, M., Pedersen, R.B., Plouviez, S., Sands, C., Searle, R.C., Stevenson, P., Taws, S. & Wilcox, S. (2012). Hydrothermal vent fields and chemosynthetic biota on the world's deepest seafloor spreading centre. *Nature Communications*, **3**, 620.

Conway, N.M., Kennicutt, M.C. & Van Dover, C.L. (1994). Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, pp. 158–186.

Copley, J.T., Jorgensen, P.B.K. & Sohn, R.A. (2007). Assessment of decadal-scale ecological change at a deep Mid-Atlantic hydrothermal vent and reproductive time-series in the

shrimp *Rimicaris exoculata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**, 859–867.

Cordes, E.E., Hourdez, S., Predmore, B.L., Redding, M.L. & Fisher, C.R. (2005). Succession of hydrocarbon seep communities associated with the long-lived foundation species *Lamellibrachia luymesi*. *Marine Ecology Progress Series*, **305**, 17–29.

Crone, T.J. & Wilcock, W.S.D. (2005). Modeling the effects of tidal loading on mid-ocean ridge hydrothermal systems. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **6**, 1–25.

Crone, T.J., Wilcock, W.S.D. & McDuff, R.E. (2010). Flow rate perturbations in a black smoker hydrothermal vent in response to a mid-ocean ridge earthquake swarm. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **11**, 1–13.

Cuvelier, D., De Busserolles, F., Lavaud, R., Floc'h, E., Fabri, M.-C., Sarradin, P.M. & Sarrazin, J. (2012). Biological data extraction from imagery - How far can we go? A case study from the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Environmental Research*, **82**, 15–27.

Cuvelier, D., Legendre, P., Laes, A., Sarradin, P.-M. & Sarrazin, J. (2014). Rhythms and community dynamics of a hydrothermal tubeworm assemblage at Main Endeavour Field - A multidisciplinary deep-sea observatory approach. *PLoS ONE*, **9**, e96924.

Cuvelier, D., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J.T., Desbruyères, D., Glover, A.G., Serrao Santos, R. & Tyler, P.A. (2011a). Hydrothermal faunal assemblages and habitat characterisation at the Eiffel Tower edifice (Lucky Strike, Mid-Atlantic Ridge). *Marine Ecology*, **32**, 243–255.

Cuvelier, D., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J., Desbruyères, D., Glover, A.G., Tyler, P. & Serrão Santos, R. (2009). Distribution and spatial variation of hydrothermal faunal assemblages at Lucky Strike (Mid-Atlantic Ridge) revealed by high-resolution video image analysis. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 2026–2040.

Cuvelier, D., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J.T., Glover, A.G., Tyler, P.A., Serrão Santos, R. & Desbruyères, D. (2011b). Community dynamics over 14 years at the Eiffel Tower hydrothermal edifice on the Mid-Atlantic Ridge. *Limnology and Oceanography*, **56**, 1624–1640.

D

Dayton, P.K. (1972). Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica*, pp. 81–96.

De Busserolles, F., Sarrazin, J., Gauthier, O., Gélinas, Y., Fabri, M.-C., Sarradin, P.-M. & Desbruyères, D. (2009). Are spatial variations in the diets of hydrothermal fauna linked to local environmental conditions? *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **56**, 1649–1664.

Delaney, J.R., Robigou, V., McDuff, R.E. & Tivey, M.K. (1992). Geology of a vigorous hydrothermal system on the Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge. *Journal of Geophysical Research*, **97**, 19663–19682.

Delauney, L., Compare, C. & Lehaitre, M. (2010). Biofouling protection for marine environmental sensors. *Ocean Science*, **6**, 503–511.

DeMets, C., Gordon, R.G. & Argus, D.F. (2010). Geologically current plate motions. *Geophysical Journal International*, **181**, 1–80.

Desbruyères, D., Almeida, A., Biscoito, M., Comtet, T., Khripounoff, A., Le Bris, N., Sarradin, P.-M. & Segonzac, M. (2000). A review of the distribution of hydrothermal vent communities along the northern Mid-Atlantic Ridge: dispersal vs. environmental controls. *Island, Ocean and Deep-Sea Biology*, pp. 201–216. Springer Netherlands.

Desbruyères, D., Crassous, P., Grassle, J., Khripounoff, A., Reyss, D., Rio, M. & Van Praet, M. (1982). Biological observations on new submarine thermal springs on East Pacific Rise. *Sciences, Comptes rendus de l'académie des*, **295**, 489.

Desbruyères, D., Olu, K., Colaco, A., Comtet, T., Sarradin, P.-M., Biscoito, M. & Fouquet, Y. (2001). Composition et distribuition des communautés associées à l'hydrothermalisme océanique au point triple des Açores sur la dorsale médio-Atlantique. *Boletim do Museu Municipal do Funchal (Funchal, Portugal)*, **6**, 75–110.

Desbruyères, D., Segonzac, M. & Bright, M. (2006). *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*.

Doya, C., Aguzzi, J., Pardo, M., Matabos, M., Company, J.B., Costa, C., Mihaly, S. & Canals, M. (2013). Diel behavioral rhythms in sablefish (*Anoplopoma fimbria*) and other benthic species, as recorded by the deep-sea cabled observatories in Barkley canyon (NEPTUNE-

Canada). *Journal of Marine Systems*, **130**, 69–78.

Dubilier, N., Bergin, C. & Lott, C. (2008). Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews Microbiology*, **6**, 725–740.

Duperron, S., Bergin, C., Zielinski, F., Blazejak, A., Pernthaler, A., McKiness, Z.P., DeChaine, E., Cavanaugh, C.M. & Dubilier, N. (2006). A dual symbiosis shared by two mussel species, *Bathymodiolus azoricus* and *Bathymodiolus puteoserpentis* (Bivalvia: Mytilidae), from hydrothermal vents along the northern Mid-Atlantic Ridge. *Environmental Microbiology*, **8**, 1441–1447.

Duperron, S., Lorion, J., Samadi, S., Gros, O. & Gaill, F. (2009). Symbioses between deep-sea mussels (Mytilidae: Bathymodiolinae) and chemosynthetic bacteria: diversity, function and evolution. *Comptes Rendus - Biologies*, **332**, 298–310.

Durand, L., Zbinden, M., Cueff-Gauchard, V., Duperron, S., Roussel, E.G., Shillito, B. & Cambon-Bonavita, M.A. (2010). Microbial diversity associated with the hydrothermal shrimp *Rimicaris exoculata* gut and occurrence of a resident microbial community. *FEMS Microbiology Ecology*, **71**, 291–303.

Durden, J.M., Schoening, T., Althaus, F., Friedman, A., Garcia, R., Glover, A.G., Greinert, J., Jacobson Stout, N., Jones, D.O.B., Jordt, A., Kaeli, J.W., Köser, K., Kuhnz, L.A., Lindsay, D., Morris, K.J., Nattkemper, T.W., Osterloff, J., Ruhl, H.A., Singh, H., Tran, M. & Bett, B.J. (2016). Perspectives in visual imaging for marine biology and ecology: from acquisition to understanding. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, **54**, 1–72.

E

Edmond, J.M., Von Damm, K.L., McDuff, R.E. & Measures, C.I. (1982). Chemistry of hot springs on the East Pacific Rise and their effluent dispersal. *Nature*, **297**, 187–191.

Edwards, K.J., Bach, W., McCollom, T.M. & Rogers, D.R. (2004). Neutrophilic iron-oxidizing bacteria in the ocean: their habitats, diversity, and roles in mineral deposition, rock alteration, and biomass production in the deep-sea. *Geomicrobiology Journal*, **21**, 393–404.

Emerson, K.J., Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2008). Concordance of the circadian clock with the environment is necessary to maximize fitness in natural populations. *Evolution*, **62**, 979–983.

F

Favali, P. & Beranzoli, L. (2006). Seafloor Observatory Science: a review. *Annals of Geophysics*, **49**, 515–567.

Favali, P., Person, R., Barnes, C.R., Kaneda, Y., Delaney, J.R. & Hsu, S.K. (2010). Seafloor observatory science. *Proceedings of the OceanObs*, **9**, 21–25.

Felbeck, H. (1981). Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera). *Science*, **213**, 336–338.

Fisher, C.R., Childress, J.J. & Minnich, E. (1989). Autotrophic carbon fixation by the chemoautotrophic symbionts of *Riftia pachyptila*. *The Biological Bulletin*, **177**, 372–385.

Fisher, C., Takai, K. & Le Bris, N. (2007). Hydrothermal vent ecosystems. *Oceanography*, **20**, 14–23.

Forget, N.L. & Kim Juniper, S. (2013). Free-living bacterial communities associated with tubeworm (*Ridgeia piscesae*) aggregations in contrasting diffuse flow hydrothermal vent habitats at the Main Endeavour Field, Juan de Fuca Ridge. *MicrobiologyOpen*, **2**, 259–275.

Fox, M., Juniper, S.K. & Vali, H. (2002). Chemoautotrophy as a possible nutritional source in the hydrothermal vent limpet *Lepetodrilus fucensis*. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 371–376.

Fustec, A., Desbruyères, D. & Juniper, S.K. (1987). Deep-sea hydrothermal vent communities at 13°N on the East Pacific Rise : microdistribution and temporal variations. *Biological Oceanagraphy*, **4**, 37–41.

G

Galkin, S. V. & Goroslavskaya, E.I. (2010). Bottom fauna associated with *Bathymodiolus azoricus* (Mytilidae) mussel beds in the hydrothermal fields of the Mid-Atlantic Ridge. *Oceanology*, **50**, 51–60.

Galkin, S. V. & Goroslavskaya, E.I. (2008). Bottom fauna associated with mussel beds and alvinellid communities in the hydrothermal field at 9° N of the East Pacific Rise. *Oceanology*, **48**, 509–516.

Gaudron, S.M., Lefebvre, S., Nunes Jorge, A., Gaill, F. & Pradillon, F. (2012). Spatial and temporal variations in food web structure from newly-opened habitat at hydrothermal

vents. *Marine Environmental Research*, **77**, 129–140.

Gaudron, S.M., Marqué, L., Thiébaut, E., Riera, P., Duperron, S. & Zbinden, M. (2015). How are microbial and detrital sources partitioned among and within gastropods species at East Pacific Rise hydrothermal vents? *Marine Ecology*, **36**, 18–34.

Gebruk, A.V., Southward, E.C., Kennedy, H. & Southward, A.J. (2000). Food sources, behaviour, and distribution of hydrothermal vent shrimps at the Mid-Atlantic Ridge. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **80**, 485–499.

Girguis, P.R. & Childress, J.J. (2006). Metabolite uptake, stoichiometry and chemoautotrophic function of the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*: responses to environmental variations in substrate concentrations and temperature. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 3516–3528.

Girguis, P.R., Childress, J.J., Freytag, J.K., Klose, K. & Stuber, R. (2002). Effects of metabolite uptake on proton-equivalent elimination by two species of deep-sea vestimentiferan tubeworm, *Riftia pachyptila* and *Lamellibrachia cf luymesi*: proton elimination is a necessary adaptation to sulfide-oxidizing chemoautotr. *The Journal of experimental biology*, **205**, 3055–3066.

Gollner, S., Govenar, B., Fisher, C.R. & Bright, M. (2015). Size matters at deep-sea hydrothermal vents: Different diversity and habitat fidelity patterns of meio- and macrofauna. *Marine Ecology Progress Series*, **520**, 57–66.

Gollner, S., Kaiser, S., Menzel, L., Jones, D.O.B., Brown, A., Mestre, N.C., van Oevelen, D., Menot, L., Colaço, A., Canals, M., Cuvelier, D., Durden, J.M., Gebruk, A., Egho, G.A., Haeckel, M., Marcon, Y., Mevenkamp, L., Morato, T., Pham, C.K., Purser, A., Sanchez-Vidal, A., Vanreusel, A., Vink, A. & Martinez Arbizu, P. (2017). Resilience of benthic deep-sea fauna to mining activities. *Marine Environmental Research*, **129**, 76–101.

Gollner, S., Zekely, J., Dover, C.L. Van, Govenar, B., Le Bris, N., Nemeschkal, H.L., Bright, M., Hole, W. & Hole, W. (2006). Benthic copepod communities associated with tubeworm and mussel aggregations on the East Pacific Rise. *Cahiers de Biologie Marine*, **47**, 397–402.

Govenar, B. (2012). Energy transfer through food webs at hydrothermal vents: linking the lithosphere to the biosphere. *Oceanography*, **25**, 246–255.

Govenar, B.W., Bergquist, D.C., Urcuyo, I.A., Eckner, J.T. & Fisher, C.R. (2002). Three *Ridgeia piscesae* assemblages from a single Juan de Fuca Ridge sulphide edifice: Structurally

different and functionally similar. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 247–252.

Govenar, B., Le Bris, N., Gollner, S., Glanville, J., Aperghis, A.B., Hourdez, S. & Fisher, C.R. (2005). Epifaunal community structure associated with *Riftia pachyptila* aggregations in chemically different hydrothermal vent habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **305**, 67–77.

Govenar, B. & Fisher, C.R. (2007). Experimental evidence of habitat provision by aggregations of *Riftia pachyptila* at hydrothermal vents on the East Pacific Rise. *Marine Ecology*, **28**, 3–14.

Govenar, B., Fisher, C.R. & Shank, T.M. (2015). Variation in the diets of hydrothermal vent gastropods. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **121**, 193–201.

Grehan, A.J. & Juniper, S.K. (1996). Clam distribution and subsurface hydrothermal processes at Chowder Hill (Middle Valley), Juan de Fuca Ridge. *Marine Ecology Progress Series*, **130**, 105–115.

Grelon, D., Morineaux, M., Desrosiers, G. & Juniper, K. (2006). Feeding and territorial behavior of *Paralvinella sulfincola*, a polychaete worm at deep-sea hydrothermal vents of the Northeast Pacific Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **329**, 174–186.

Guezennec, J., Ortega-Morales, O., Raguenes, G. & Geesey, G. (1998). Bacterial colonization of artficial substrate in the vicinity of deep-sea hydrothermal vents. *FEMS Microbiology Ecology*, **26**, 89–99.

H

Hampton, S.E., Strasser, C.A., Tewksbury, J.J., Gram, W.K., Budden, A.E., Batcheller, A.L., Duke, C.S. & Porter, J.H. (2013). Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 156–162.

Hannington, M.D., Jonasson, I.R., Herzig, P.M. & Petersen, S. (1995). Seafloor hydrothermal systems: physical, chemical, biological and geological interactions. pp. 115–157. Washington: Geophysical Monograph.

Hashimoto, J., Ohta, S., Gamo, T., Chiba, H., Yamaguchi, T., Tsuchida, S., Okudaira, T., Watabe, H., Yamanaka, T. & Kitazawa, M. (2001). First hydrothermal vent communities from the Indian Ocean discovered. *Zoological Science*, **18**, 717–721.

Haymon, R.M., Fornari, D.J., Von Damm, K.L., Lilley, M.D., Perfit, M.R., Edmond, J.M., Shanks, W.C., Lutz, R.A., Grebmeier, J.M., Carbotte, S., Wright, D., McLaughlin, E., Smith, M., Beedle, N. & Olson, E. (1993). Volcanic eruption of the mid-ocean ridge along the East Pacific Rise crest at 9°45–52'N: Direct submersible observations of seafloor phenomena associated with an eruption event in April, 1991. *Earth and Planetary Science Letters*, **119**, 85–101.

Haymon, R.M., Fornari, D.J., Edwards, M.H., Carbotte, S., Wright, D. & Macdonald, K.C. (1991). Hydrothermal vent distribution along the East Pacific Rise crest (9°09'-54'N) and its relationship to magmatic and tectonic processes on fast-spreading mid-ocean ridges. *Earth and Planetary Science Letters*, **104**, 513–534.

Hekinian, R., Fevrier, M., Avedik, F., Cambon, P., Charlou, J.L., Needham, H.D., Railllard, J., Boulegue, J., Merlivat, L., Moinet, A., Manganini, S. & Lange, J. (1983). East Pacific Rise near 13°N: geology of new hydrothermal fields. *Science*, **219**, 1321–1324.

Hessler, R. & Smithey, W. (1983). The distribution and community structure of megafauna at the Galapagos Rift hydrothermal vents. *Hydrothermal processes at seafloor spreading centers*, 735–770.

Huber, J.A., Butterfield, D.A. & Baross, J.A. (2003). Bacterial diversity in a subseafloor habitat following a deep-sea volcanic eruption. *FEMS microbiology ecology*, **43**, 393–409.

Hügler, M. & Sievert, S.M. (2011). Beyond the Calvin cycle: autotrophic carbon fixation in the ocean. *Annual Review of Marine Science*, **3**, 261–289.

Hurtado, L.A., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C. (2004). Distinct patterns of genetic differentiation among annelids of eastern Pacific hydrothermal vents. *Molecular Ecology*, **13**, 2603–2615.

Hurtado, L.A., Mateos, M., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C. (2002). Molecular evidence for multiple species of *Oasisia* (Annelida: Siboglinidae) at eastern Pacific hydrothermal vents. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 377–380.

J

Jamieson, J.W., Hannington, M.D., Clague, D. a., Kelley, D.S., Delaney, J.R., Holden, J.F., Tivey, M.K. & Kimpe, L.E. (2013). Sulfide geochronology along the Endeavour Segment of the Juan de Fuca Ridge. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **14**, 2084–2099.

Jan, C., Petersen, J.M., Werner, J., Teeling, H., Huang, S., Glöckner, F.O., Golyshina, O. V., Dubilier, N., Golyshin, P.N., Jebbar, M. & Cambon-Bonavita, M.A. (2014). The gill chamber epibiosis of deep-sea shrimp *Rimicaris exoculata*: An in-depth metagenomic investigation and discovery of *Zetaproteobacteria*. *Environmental Microbiology*, **16**, 2723–2738.

Jannasch, H.W. (1995). Microbial interactions with hydrothermal fluids. *Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, chemical, biological, and geological interactions*, pp. 273–296.

Jannasch, H.W. (1985). Review lecture: The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **225**, 277–297.

Johnson, K.S., Beehler, C.L., Sakamoto-Arnold, C.M. & Childress, J.J. (1986). In situ measurements of chemical distributions in a deep-sea hydrothermal vent field. *Science*, **231**, 1139–1141.

Johnson, K.S., Childress, J.J. & Beehler, C.L. (1988a). Short-term temperature variability in the Rose Garden hydrothermal vent field : an unstable deep-sea environment. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **35**, 1711–1721.

Johnson, K.S., Childress, J.J., Beehler, C.L. & Sakamoto, C.M. (1994). Biogeochemistry of hydrothermal vent mussel communities: The deep-sea analogue to the intertidal zone. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **41**, 993–1011.

Johnson, K.S., Childress, J.J., Hessler, R.R., Sakamoto-Arnold, C.M. & Beehler, C.L. (1988b). Chemical and biological interactions in the Rose Garden hydrothermal vent field, Galapagos spreading center. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **35**, 1723–1744.

Johnson, H.P., Hutnak, M., Dziak, R.P., Fox, C.G., Urcuyo, I., Cowen, J.P., Nabelek, J. & Fisher, C. (2000). Earthquake-induced changes in a hydrothermal system on the Juan de Fuca mid-ocean ridge. *Nature*, **407**, 174–177.

Johnson, P. & Tunnicliffe, V. (1985). Time-series measurements of hydrothermal activity on northem Juan de Fuca Ridge. *Geophysical Research Letters*, **12**, 685–688.

Jones, M.L. (1985). On the Vestimentifera, new phylum: six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, **6**, 117–158.

Jones, M.L. (1981). *Riftia pachyptila* Jones: observations on the vestimentiferan worm from the Galapagos Rift. *Science*, **213**, 333–336.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Ecosystem management* (ed Springer New York), pp. 130–147.

Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. **78**, 1946–1957.

Juniper, S.K., Escartin, J. & Cannat, M. (2007). Monitoring and Observatories: Multidisciplinary, Time-Series Observations at Mid-Ocean Ridges. *Oceanography*, **20**, 128–137.

Juniper, S.K., Jonasson, I.R., Tunnicliffe, V. & Southward, A.J. (1992). Influence of a tube-building polychaete on hydrothermal chimney mineralization. *Geology*, **20**, 895–898.

Juniper, S.K. & Tunnicliffe, V. (1997). Crustal accretion and the hot vent ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **355**, 459–474.

K

Kelley, D.S., Carbotte, S.M., Caress, D.W., Clague, D.A., Delaney, J.R., Gill, J.B., Hadaway, H., Holden, J.F., Hooft, E.E.E., Kellogg, J.P., Lilley, M.D., Stoermer, M., Toomey, D., Weekly, R. & Wilcock, W.S.D. (2012). Endeavour Segment of the Juan de Fuca Ridge: one of the most remarkable places on earth. *Oceanography*, **25**, 44–61.

Kelly, N.E. & Metaxas, A. (2007). Influence of habitat on the reproductive biology of the deep-sea hydrothermal vent limpet *Lepetodrilus fucensis* (Vetigastropoda: Mollusca) from the Northeast Pacific. *Marine Biology*, **151**, 649–662.

Kinoshita, M., Von Herzen, R.P., Matsubayashi, O. & Fujioka, K. (1998). Tidally-driven effluent detected by long-term temperature monitoring at the TAG hydrothermal mound, Mid-Atlantic Ridge. *Physics of the Earth and Planetary Interiors*, **108**, 143–154.

Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1991). *Ecological heterogeneity*. Springer New York.

Kong, L., Ryan, W.B.F., Mayer, L., Detrick, R., Fox, P.J. & Manchester, K. (1985). Bare-rock drill sites, ODP Legs 106 and 109: evidence for hydrothermal activity at 23 N in the Mid-Atlantic Ridge. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, **66**, 936.

L

Lalou, C. (1991). Deep-sea hydrothermal venting: A recently discovered marine system. *Journal of Marine Systems*, **1**, 403–440.

Lalou, C., Reyss, J.-L., Brichet, E., Arnorld, M., Thompson, G., Fouquet, Y. & Rona, P.A. (1993). New age data for Mid-Atlantic Ridge hydrothermal sites: TAG and Snakepit chronology revisited. **98**, 9705–9713.

Lalou, C., Thompson, G., Arnold, M., Brichet, E., Druffel, E. & Rona, P.A. (1990). Geochronology of TAG and Snakepit hydrothermal fields, Mid-Atlantic Ridge: witness to a long and complex hydrothermal history. *Earth and Planetary Science Letters*, **97**, 113–128.

Larson, B.I., Olson, E.J. & Lilley, M.D. (2007). In situ measurement of dissolved chloride in high temperature hydrothermal fluids. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **71**, 2510–2523.

Lee, R.W., Robert, K., Matabos, M., Bates, A.E. & Juniper, S.K. (2015). Temporal and spatial variation in temperature experienced by macrofauna at Main Endeavour hydrothermal vent field. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **106**, 154–166.

Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihály, S., Lee, R.W., Sarradin, P.-M., Arango, C.P. & Sarrazin, J. (2017). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **284**, 20162123.

Levesque, C., Juniper, S.K. & Marcus, J. (2003). Food resource partitioning and competition among alvinellid polychaetes of Juan de Fuca Ridge hydrothermal vents. *Marine Ecology Progress Series*, **246**, 173–182.

Levesque, C., Kim Juniper, S. & Limén, H. (2006). Spatial organization of food webs along habitat gradients at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, Northeast Pacific. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **53**, 726–739.

Levin, L.A. & Le Bris, N. (2015). The deep ocean under climate change. *Science*, **350**, 766–768.

Levin, L.A., Mendoza, G.F., Konotchick, T. & Lee, R. (2009). Macrobenthos community structure and trophic relationships within active and inactive Pacific hydrothermal sediments. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **56**, 1632–1648.

Levin, L.A., Ziebis, W., F. Mendoza, G., Bertics, V.J., Washington, T., Gonzalez, J., Thurber, A.R., Ebbe, B. & Lee, R.W. (2013). Ecological release and niche partitioning under stress: Lessons from dorvilleid polychaetes in sulfidic sediments at methane seeps. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **92**, 214–233.

Lilley, M.D., Butterfield, D.A., Lupton, J.E. & Olson, E.J. (2003). Magmatic events can produce rapid changes in hydrothermal vent chemistry. *Nature*, **422**, 878–881.

Limén, H. & Juniper, S.K. (2006). Habitat controls on vent food webs at Eifuku Volcano, Mariana Arc. *Cahiers de biologie marine*, **47**, 449–455.

Limén, H., Levesque, C. & Kim Juniper, S. (2007). POM in macro-/meiofaunal food webs associated with three flow regimes at deep-sea hydrothermal vents on Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge. *Marine Biology*, **153**, 129–139.

Lister, C.R.B. (1972). On the thermal balance of a Mid-Ocean Ridge. *Geophysical Journal International*, **26**, 515–535.

Little, S.A., Stolzenbach, K.D. & Grassle, F.J. (1988). Tidal current effects on temperature in diffuse hydrothermal flow: Guaymas basin. *Geophysical Research Letters*, **15**, 1491–1494.

Lonsdale, P. (1977). Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **24**, 857–863.

Luther, G., Gartman, A., Yücel, M., Madison, A., Moore, T., Nees, H., Nuzzio, D., Sen, A., Lutz, R., Shank, T. & Fisher, C. (2012). Chemistry, temperature, and faunal distributions at diffuse-flow hydrothermal vents: comparison of two geologically distinct ridge systems. *Oceanography*, **25**, 234–245.

Luther, G., Rozan, T., Taillefert, M., Nuzzio, D., Di Meo, C., Shank, T., Lutz, R. & Cary, C. (2001). Chemical speciation drives hydrothermal vent ecology. *Nature*, **410**, 813–816.

M

MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594–598.

Macdonald, K.C. (1998). Linkages between faulting, volcanism, hydrothermal activity and segmentation on fast spreading centers. *Geophysical monograph-American geophysical union*, **106**, 27–58.

MacLeod, N., Benfield, M. & Culverhouse, P. (2010). Time to automate identification. *Nature*, **467**, 154–155.

Marcus, J., Tunnicliffe, V. & Butterfield, D.A. (2009). Post-eruption succession of macrofaunal communities at diffuse flow hydrothermal vents on Axial Volcano, Juan de Fuca Ridge, Northeast Pacific. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **56**, 1586–1598.

Matabos, M., Le Bris, N., Pendlebury, S. & Thiebaut, E. (2008a). Role of physico-chemical environment on gastropod assemblages at hydrothermal vents on the East Pacific Rise (13°N/EPR). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **88**, 995–1008.

Matabos, M., Cuvelier, D., Brouard, J., Shillito, B., Ravaux, J., Zbinden, M., Barthelemy, D., Sarradin, P.-M. & Sarrazin, J. (2015). Behavioural study of two hydrothermal crustacean decapods: *Mirocaris fortunata* and *Segonzacia mesatlantica*, from the lucky strike vent field (mid-Atlantic Ridge). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **121**, 146–158.

Matabos, M., Hoeberechts, M., Doya, C., Aguzzi, J., Nephin, J., Reimchen, T.E., Leaver, S., Marx, R.M., Branzan Albu, A., Fier, R., Fernandez-Arcaya, U. & Juniper, S.K. (2017). Expert, Crowd, Students or Algorithm: Who holds the key to deep-sea imagery 'big data' processing? *Methods in Ecology and Evolution*.

Matabos, M., Thiébaut, E., Le Guen, D., Sadosky, F., Jollivet, D. & Bonhomme, F. (2008b). Geographic clines and stepping-stone patterns detected along the East Pacific Rise in the vetigastropod *Lepetodrilus elevatus* reflect species crypticism. *Marine Biology*, **153**, 545–563.

McHugh, D. & Tunnicliffe, V. (1994). Ecology and reproductive biology of the hydrothermal vent polychaete *Amphisamytha galapagensis* (Ampharetidae). *Marine Ecology Progress Series*, **106**, 111–120.

Meyer, K.S., Bergmann, M. & Soltwedel, T. (2013). Interannual variation in the epibenthic megafauna at the shallowest station of the HAUSGARTEN observatory (79°N, 6°E). *Biogeosciences*, **10**, 3479–3492.

Micheli, F., Peterson, C.H., Mullineaux, L.S., Fisher, C.R., Mills, S.W., Sancho, G., Johnson, G.A. & Lenihan, H.S. (2002). Predation structures communities at deep-sea hydrothermal vents. *Ecological Monographs*, **72**, 365–382.

Mittelstaedt, E., Davaille, A., Van Keken, P.E., Gracias, N. & Escartin, J. (2010). A noninvasive method for measuring the velocity of diffuse hydrothermal flow by tracking moving refractive index anomalies. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **11**, 1–10.

Moalic, Y., Desbruyères, D., Duarte, C.M., Rozenfeld, A.F., Bachraty, C. & Arnaud-Haond, S. (2011). Biogeography revisited with network theory: Retracing the history of hydrothermal vent communities. *Systematic Biology*, **61**, 127–137.

Mullineaux, L.S., Fisher, C.R., Peterson, C.H. & Schaeffer, S.W. (2000). Tubeworm succession at hydrothermal vents: use of biogenic cues to reduce habitat selection error? *Oecologia*, **123**, 275–284.

Mullineaux, L.S., Peterson, C.H., Micheli, F. & Mills, S.W. (2003). Successional mechanism varies along a gradient in hydrothermal fluid flux at deep-sea vents. *Ecological Monographs*, **73**, 523–542.

N

Nakagawa, S. & Takai, K. (2008). Deep-sea vent chemoautotrophs: diversity, biochemistry and ecological significance. *FEMS Microbiology Ecology*, **65**, 1–14.

Nakagawa, S., Takai, K., Inagaki, F., Chiba, H., Ishibashi, J.I., Kataoka, S., Hirayama, H., Nunoura, T., Horikoshi, K. & Sako, Y. (2005). Variability in microbial community and venting chemistry in a sediment-hosted backarc hydrothermal system: Impacts of subseafloor phase-separation. *FEMS Microbiology Ecology*, **54**, 141–155.

Nakamura, K., Kawagucci, S., Kitada, K., Kumagai, H., Takai, K. & Okino, K. (2015). Water column imaging with multibeam echo-sounding in the mid-Okinawa Trough: Implications for distribution of deep-sea hydrothermal vent sites and the cause of acoustic water column anomaly. *Geochemical Journal*, **49**, 579–596.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., Contreira-Pereira, L., Yücel, M., Thurnherr, A.M., Mullineaux, L. & Le Bris, N. (2015). *Bathymodiolus* growth dynamics in relation to environmental fluctuations in vent habitats. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **106**, 183–193.

Nedoncelle, K., Lartaud, F., de Rafelis, M., Boulila, S. & Le Bris, N. (2013). A new method for high-resolution bivalve growth rate studies in hydrothermal environments. *Marine Biology*, **160**, 1427–1439.

O

Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, **3877**, 262–270.

Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Kendrick, C.M., Judson Kenworthy, W., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M. & Williams, S.L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, **56**, 987–996.

Ostfeld, R.S., Pickett, S.T.A., Shachak, M. & Likens, G.E. (1997). Defining the scientific issues. *The Ecological Basis of Conservation*, pp. 3–10.

P

Pedersen, R.B., Rapp, H.T., Thorseth, I.H., Lilley, M.D., Barriga, F.J.A.S., Baumberger, T., Flesland, K., Fonseca, R., Früh-Green, G.L. & Jorgensen, S.L. (2010). Discovery of a black smoker vent field and vent fauna at the Arctic Mid-Ocean Ridge. *Nature Communications*, **1**, 126.

Petersen, J.M., Zielinski, F.U., Pape, T., Seifert, R., Moraru, C., Amann, R., Hourdez, S., Girguis, P.R., Wankel, S.D., Barbe, V., Pelletier, E., Fink, D., Borowski, C., Bach, W. & Dubilier, N. (2011). Hydrogen is an energy source for hydrothermal vent symbioses. *Nature*, **476**, 176–180.

Plouviez, S., Shank, T.M., Faure, B., Daguin-Thiebaut, C., Viard, F., Lallier, F.H. & Jollivet, D. (2009). Comparative phylogeography among hydrothermal vent species along the East Pacific Rise reveals vicariant processes and population expansion in the South. *Molecular Ecology*, **18**, 3903–3917.

Podowski, E.L., Ma, S., Luther, G.W., Wardrop, D. & Fisher, C.R. (2010). Biotic and abiotic factors affecting distributions of megafauna in diffuse flow on andesite and basalt along the Eastern Lau Spreading Center, Tonga. *Marine Ecology Progress Series*, **418**, 25–45.

Ponsard, J., Cambon-Bonavita, M.-A., Zbinden, M., Lepoint, G., Joassin, A., Corbari, L., Shillito, B., Durand, L., Cueff-Gauchard, V. & Compère, P. (2013). Inorganic carbon fixation by chemosynthetic ectosymbionts and nutritional transfers to the hydrothermal vent host-shrimp *Rimicaris exoculata*. *The ISME Journal*, **7**, 96–109.

Portail, M., Olu, K., Dubois, S.F., Escobar-Briones, E., Gelinas, Y., Menot, L. & Sarrazin, J. (2016). Food-web complexity in Guaymas Basin hydrothermal vents and cold seeps. *PLoS ONE*, **11**, e0162263.

Priestley, M.B. (1981). The aliasing effect. *Spectral analysis and time series*, pp. 504–509.

Purser, A., Bergmann, M., Lundälv, T., Ontrup, J. & Nattkemper, T.W. (2009). Use of machine-learning algorithms for the automated detection of cold-water coral habitats: a pilot study. *Marine Ecology Progress Series*, **397**, 241–251.

R

Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C.R., Levin, L.A., Martinez Arbizu, P., Menot, L., Buhl-Mortensen, P., Narayanaswamy, B.E., Smith, C.R., Tittensor, D.P., Tyler, P.A., Vanreusel, A. & Vecchione, M. (2010). Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences*, **7**, 2851–2899.

Ramirez-Llodra, E., Shank, T. & German, C. (2007). Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species: thirty years of discovery and investigations. *Oceanography*, **20**, 30–41.

Ramirez-Llodra, E., Tyler, P.A., Baker, M.C., Bergstad, O.A., Clark, M.R., Escobar, E., Levin, L.A., Menot, L., Rowden, A.A., Smith, C.R. & van Dover, C.L. (2011). Man and the last great wilderness: human impact on the deep sea. *PLoS ONE*, **6**.

Ramondenc, P., Germanovich, L.N., Von Damm, K.L. & Lowell, R.P. (2006). The first measurements of hydrothermal heat output at 9°50'N, East Pacific Rise. *Earth and Planetary Science Letters*, **245**, 487–497.

Ravaux, J., Hamel, G., Zbinden, M., Tasiemski, A.A., Boutet, I., Léger, N., Tanguy, A., Jollivet, D. & Shillito, B. (2013). Thermal limit for metazoan life in question: *in vivo* heat tolerance of the Pompeii worm. *PLoS ONE*, **8**, 4–9.

Renard, V., Hekinian, R., Francheteau, J., Ballard, R.D. & Backer, H. (1985). Submersible observations at the axis of the ultra-fast-spreading East Pacific Rise (17°30' to 21°30'S). *Earth and Planetary Science Letters*, **75**, 339–353.

Resing, J.A., Sedwick, P.N., German, C.R., Jenkins, W.J., Moffett, J.W., Sohst, B.M. & Tagliabue, A. (2015). Basin-scale transport of hydrothermal dissolved metals across the South Pacific Ocean. *Nature*, **523**, 200–203.

Robidart, J.C., Bench, S.R., Feldman, R.A., Novoradovsky, A., Podell, S.B., Gaasterland, T., Allen, E.E. & Felbeck, H. (2008). Metabolic versatility of the *Riftia pachyptila*

endosymbiont revealed through metagenomics. *Environmental Microbiology*, **10**, 727–737.

Rogers, A.D. (2015). Environmental change in the deep ocean. *Annual Review of Environment and Resources*, **40**, 11.1–11.38.

Rona, P.A., Denlinger, R.P., Fisk, M.R., Howard, K.J., Taghon, G.L., Klitgord, K.D., McClain, J.S., McMurray, G.R. & Wiltshire, J.C. (1990). Major off-axis hydrothermal activity on the northern Gorda Ridge. *Geology*, **18**, 493–496.

Rona, P.A., Klinkhammer, G., Nelsen, T.A., Trefry, J.H. & Elderfield, H. (1986). Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic Ridge. *Nature*, **321**, 33–37.

Rona, P. & Light, R. (2011). Sonar images hydrothermal vents in seafloor observatory. *Eos*, **92**, 169–170.

Ruhl, H.A., André, M., Beranzoli, L., Çagatay, M.N., Colaço, A., Cannat, M., Dañobeitia, J.J., Favali, P., Géli, L., Gillooly, M., Greinert, J., Hall, P.O.J., Huber, R., Karstensen, J., Lampitt, R.S., Larkin, K.E., Lykousis, V., Mienert, J., Miguel Miranda, J., Person, R., Priede, I.G., Puillat, I., Thomsen, L. & Waldmann, C. (2011). Societal need for improved understanding of climate change, anthropogenic impacts, and geo-hazard warning drive development of ocean observatories in European Seas. *Progress in Oceanography*, **91**, 1–33.

S

Sanchez-Vidal, A., Canals, M., Calafat, A.M., Lastras, G., Pedrosa-Pàmies, R., Menéndez, M., Medina, R., Company, J.B., Hereu, B., Romero, J. & Alcoverro, T. (2012). Impacts on the deep-sea ecosystem by a severe coastal. *PLoS ONE*, **7**, e30395.

Sancho, G., Fisher, C.R., Mills, S., Micheli, F., Johnson, G. a., Lenihan, H.S., Peterson, C.H. & Mullineaux, L.S. (2005). Selective predation by the zoarcid fish *Thermarces cerberus* at hydrothermal vents. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 837–844.

Sarradin, P.-M.M., Lannuzel, D., Waeles, M., Crassous, P., Le Bris, N., Caprais, J.C., Fouquet, Y., Fabri, M.C. & Riso, R. (2008). Dissolved and particulate metals (Fe, Zn, Cu, Cd, Pb) in two habitats from an active hydrothermal field on the EPR at 13 degrees N. *Science of the Total Environment*, **392**, 119–129.

Sarrazin, J., Blandin, J., Delauney, L., Dentrecolas, S., Dorval, P., Dupont, J., Legrand, J., Leroux, D., Leon, P., Lévèque, J.-J., Rodier, P., Vuillemin, R. & Sarradin, P.-M. (2007). TEMPO: a new ecological module for studying deep-sea community dynamics at hydrothermal vents. *OCEANS 2007 - Europe*, 1–4.

Sarrazin, J., Cuvelier, D., Peton, L., Legendre, P. & Sarradin, P.-M. (2014). High-resolution dynamics of a deep-sea hydrothermal mussel assemblage monitored by the EMSO-Açores MoMAR observatory. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **90**, 62–75.

Sarrazin J. & Desbruyères, D. (2015). Les sources hydrothermales : oasis des profondeurs . In Diversité et fonctions de systèmes écologiques marins. pp. 239-302.

Sarrazin, J. & Juniper, S.K. (1999). Biological characteristics of a hydrothermal edifice mosaic community. *Marine Ecology Progress Series*, **185**, 1–19.

Sarrazin, J., Juniper, S.K., Massoth, G. & Legendre, P. (1999). Physical and chemical factors influencing species distributions on hydrothermal sulfide edifices of the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **190**, 89–112.

Sarrazin, J., Levesque, C., Juniper, S.K. & Tivey, M.K. (2002). Mosaic community dynamics on Juan de Fuca Ridge sulphide edifices: Substratum, temperature and implications for trophic structure. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 275–279.

Sarrazin, J., Robigou, V., Juniper, S.K. & Delaney, J.R. (1997). Biological and geological dynamics over four years on a high-temperature sulfide structure at the Juan de Fuca Ridge hydrothermal observatory. *Marine Ecology Progress Series*, **153**, 5–24.

Schander, C., Rapp, H.T., Kongsrud, J.A., Bakken, T., Berge, J., Cochrane, S., Oug, E., Byrkjedal, I., Todt, C., Cedhagen, T., Fosshagen, A., Gebruk, A., Larsen, K., Levin, L., Obst, M., Pleijel, F., Stöhr, S., Warén, A., Mikkelsen, N.T., Hadler-Jacobsen, S., Keuning, R., Petersen, K.H., Thorseth, I.H. & Pedersen, R.B. (2010). The fauna of hydrothermal vents on the Mohn Ridge (North Atlantic). *Marine Biology Research*, **6**, 155–171.

Scheirer, D.S., Shank, T.M. & Fornari, D.J. (2006). Temperature variations at diffuse and focused flow hydrothermal vent sites along the northern East Pacific Rise. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **7**, 1–23.

Schmidt, C., Vuillemin, R., Le Gall, C., Gaill, F. & Le Bris, N. (2008). Geochemical energy sources for microbial primary production in the environment of hydrothermal vent shrimps. *Marine Chemistry*, **108**, 18–31.

Schoening, T., Bergmann, M., Ontrup, J., Taylor, J., Dannheim, J., Gutt, J., Purser, A. & Nattkemper, T.W. (2012). Semi-automated image analysis for the assessment of megafaunal densities at the Artic deep-sea observatory HAUSGARTEN. *PLoS ONE*, **7**, 1–14.

Schoening, T., Ehnert, N., Ontrup, J. & Nattkemper, T.W. (2009). BIIGLE tools - A web 2.0 approach for visual bioimage database mining. *Proceedings of the International Conference on Information Visualisation*, 51–56.

Schöne, B.R. & Giere, O. (2005). Growth increments and stable isotope variation in shells of the deep-sea hydrothermal vent bivalve mollusk *Bathymodiolus brevior* from the North Fiji Basin, Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 1896–1910.

Schultz, A., Delaney, J.R. & McDuff, R.E. (1992). On the Partitioning of Heat Flux Between Diffuse and Point Source Seafloor Venting. *Journal of Geophysical Research*, **97**, 12,299-12,314.

Schultz, A., Dickson, P. & Elderfield, H. (1996). Temporal variations in diffuse hydrothermal flow at TAG. *Geophysical Research Letters*, **23**, 3471–3474.

Schultz, A. & Elderfield, H. (1997). Controls on the physics and chemistry of seafloor hydrothermal circulation. *Philosophical Transactions: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **355**, 387–425.

Seewald, J., Cruse, A. & Saccocia, P. (2003). Aqueous volatiles in hydrothermal fluids from the Main Endeavour Field, northern Juan de Fuca Ridge: Temporal variability following earthquake activity. *Earth and Planetary Science Letters*, **216**, 575–590.

Sen, A., Podowski, E.L., Becker, E.L., Shearer, E.A., Gartman, A., Yücel, M., Hourdez, S., Luther, G.W.I. & Fisher, C.R. (2014). Community succession in hydrothermal vent habitats of the Eastern Lau Spreading Center and Valu Fa Ridge, Tonga. *Limnology and Oceanography*, **59**, 1510–1528.

Seyfried, W.E., Seewald, J.S., Berndt, M.E., Ding, K. & Foustoukos, D.I. (2003). Chemistry of hydrothermal vent fluids from the Main Endeavour Field, northern Juan de Fuca Ridge: Geochemical controls in the aftermath of June 1999 seismic events. *Journal of Geophysical Research*, **108**, 1–23.

Shank, T.M., Fornari, D.J., Von Damm, K.L., Lilley, M.D., Haymon, R.M. & Lutz, R.A. (1998). Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-

sea hydrothermal vents (9°50'N, East Pacific Rise). *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography*, **45**, 465–515.

Shillito, B., Gaill, F. & Ravaux, J. (2014). The IPOCAMP pressure incubator for deep-sea fauna. *Journal of Marine Science and Technology*, **22**, 97–102.

Shillito, B., Hamel, G., Duchi, C., Cottin, D., Sarrazin, J., Sarradin, P.M., Ravaux, J. & Gaill, F. (2008). Live capture of megafauna from 2300 m depth, using a newly designed Pressurized Recovery Device. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **55**, 881–889.

Sievert, S.M., Ziebis, W., Kuever, J. & Sahm, K. (2000). Relative abundance of Archaea and Bacteria along a thermal gradient of a shallow-water hydrothermal vent quantified by rRNA slot-blot hybridization. *Microbiology*, **146**, 1287–1293.

Smith, C.R. & Kukert, H. (1989). Vent fauna on whale remains. *Nature*, **341**, 27–28.

Sohn, R.A. (2007). Stochastic analysis of exit fluid temperature records from the active TAG hydrothermal mound (Mid-Atlantic Ridge, 26°N): 2. Hidden Markov models of flow episodes. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **112**, 1–16.

Soto, L.A. (2009). Stable carbon and nitrogen isotopic signatures of fauna associated with the deep-sea hydrothermal vent system of Guaymas Basin, Gulf of California. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **56**, 1675–1682.

Southward, E.C., Tunnicliffe, V. & Black, M. (1995). Revision of the species of *Ridgeia* from northeast Pacific hydrothermal vents, with a redescription of *Ridgeia piscesae* Jones (Pogonophora: Obturata = Vestimentifera). *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 282–295.

Spiess, F.N., Macdonald, K.C., Atwater, T., Ballard, B., Carranza, A., Cordoba, D., Cox, C., Diaz Garcia, M., Francheteau, J., Guerrera, J., Hawkins, J., Haymon, R., Hessler, R., Juteau, M., Kastner, M., Larson, R., Luyendyk, B., Macdougall, J.D., Miller, S., Normak, W., Orcutt, J. & Rangin, C. (1980). East Pacific Rise: Hot Sprin and Geophysical Experimer. *Science*, **207**, 1421–1433.

Sweetman, A.K., Levin, L.A., Rapp, H.T. & Schander, C. (2013). Faunal trophic structure at hydrothermal vents on the southern Mohn's Ridge, Arctic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **473**, 115–131.

T

Takai, K., Gamo, T., Tsunogai, U., Nakayama, N., Hirayama, H., Nealson, K.H. & Horikoshi, K. (2004). Geochemical and microbiological evidence for a hydrogen-based, hyperthermophilic subsurface lithoautotrophic microbial ecosystem (HyperSLiME) beneath an active deep-sea hydrothermal field. *Extremophiles*, **8**, 269–282.

Takai, K., Hirayama, H., Nakagawa, T., Suzuki, Y., Nealson, K.H. & Horikoshi, K. (2005). *Lebetimonas acidiphila* gen. nov., sp. nov., a novel thermophilic, acidophilic, hydrogen-oxidizing chemolithoautotroph within the '*Epsilonproteobacteria*', isolated from a deep-sea hydrothermal fumarole in the Mariana Arc. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **55**, 183–189.

Takai, K., Suzuki, M., Nakagawa, S., Miyazaki, M., Suzuki, Y., Inagaki, F. & Horikoshi, K. (2006). Sulfurimonas paralvinellae sp. nov., a novel mesophilic, hydrogen-and sulfur-oxidizing chemolithoautotroph within the Epsilonproteobacteria isolated from a deep-sea hydrothermal vent polychaete nest, reclassification of *Thiomicrospira denitrificans*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **56**, 1725–1733.

Taylor, S.M. (2009). Transformative ocean science through the VENUS and NEPTUNE Canada ocean observing systems. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research, Section A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipment*, **602**, 63–67.

Thiel, H. (2003). Anthropogenic impacts on the deep sea. *Ecosystems of the World*, pp. 427–472.

Thiel, H., Kirstein, K.O., Luth, C., Luth, U., Luther, G., Meyer-Reil, L.A., Pfannkuche, O. & Weydert, M. (1994). Scientific requirements for an abyssal benthic laboratory. *Journal of Marine Systems*, **4**, 421–439.

Thistle, D. (2003). The deep-sea floor: an overview. *Ecosystems of the World*, pp. 5–38.

Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall Jr., R.O., Hladyz, S., Kitching, R.L., Martinez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B. & Tylianakis, J.M. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 689–697.

Thomson, R.E., Mihály, S.F., Rabinovich, A.B., McDuff, R.E., Veirs, S.R. & Stahr, F.R. (2003). Constrained circulation at Endeavour ridge facilitates colonization by vent larvae.

Nature, **424**, 545–549.

Thomson, R.E., Roth, S.E. & Dymond, J. (1990). Near-inertial motions over a mid-ocean ridge: Effects of topography and hydrothermal plumes. *Journal of Geophysical Research*, **95**, 7261–7278.

Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2–16.

Tivey, M.K. (2007). Generation of seafloor hydrothermal vent fluids and associated mineral deposits. *Oceanography*, **20**, 50–65.

Tivey, M., Bradley, A., Terrence, J. & Kadco, D. (2002). Insights into tide-related variability at seafloor hydrothermal vents from time-series temperature measurements. *Earth and Planetary Science Letters*, **202**, 693–707.

Tivey, M.K. & Delaney, J.R. (1986). Growth of large sulfide structures on the endeavour segment of the Juan de Fuca ridge. *Earth and Planetary Science Letters*, **77**, 303–317.

Tsurumi, M. & Tunnicliffe, V. (2001). Characteristics of a hydrothermal vent assemblage on a volcanically active segment of Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 530–542.

Tsurumi, M. & Tunnicliffe, V. (2003). Tubeworm-associated communities at hydrothermal vents on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **50**, 611–629.

Tunnicliffe, V. (1988). Biogeography and evolution of hydrothermal-vent fauna in the Eastern Pacific Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **233**, 347–366.

Tunnicliffe, V. (1991). The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, **29**, 319–407.

Tunnicliffe, V., Botros, M., DeBurgh, M.E., Dinet, A., Johnson, H.P., Juniper, K. & McDuff, R.E. (1986). Hydrothermal vents of Explorer Ridge, northeast Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, **33**, 401–412.

Tunnicliffe, V., Embley, R.W., Holden, J.F., Butterfield, D.A., Massoth, G.J. & Juniper, S.K. (1997). Biological colonization of new hydrothermal vents following an eruption on Juan de Fuca Ridge. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **44**, 1627–1644.

Tunnicliffe, V., Garrett, J.F. & Johnson, H.P. (1990). Physical and biological factors affecting the behaviour and mortality of hydrothermal vent tubeworms (vestimentiferans). *Deep*

Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers, **37**, 103–125.

Tunnicliffe, V., Juniper, S.K. & De Burgh, M.E. (1985). The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. *Bulletin of the biological society of Washington*, **6**, 453–464.

Tunnicliffe, V., McArthur, A.G. & McHugh, D. (1998). *A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna*.

Tunnicliffe, V., St Germain, C. & Hilário, A. (2014). Phenotypic variation and fitness in a metapopulation of tubeworms (*Ridgeia piscesae* Jones) at hydrothermal vents. *PLoS ONE*, **9**.

Tyler, P.A., German, C.R., Ramirez-Llodra, E. & Van Dover, C.L. (2003). Understanding the biogeography of chemosynthetic ecosystems. *Oceanologica Acta*, **25**, 227–241.

U

Urakawa, H., Dubilier, N., Fujiwara, Y., Cunningham, D.E., Kojima, S. & Stahl, D.A. (2005). Hydrothermal vent gastropods from the same family (Provannidae) harbour ε- and γ-proteobacterial endosymbionts. *Environmental Microbiology*, **7**, 750–754.

Urcuyo, I., Massoth, G., Julian, D. & Fisher, C. (2003). Habitat, growth and physiological ecology of a basaltic community of *Ridgeia piscesae* from the Juan de Fuca Ridge. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **50**, 763–780.

Urcuyo, I.A., Massoth, G.J., Macdonald, I.R. & Fisher, C.R. (1998). In situ growth of the vestimentiferan *Ridgeia piscesae* living in highly diffuse flow environments in the main Endeavour segment of the Juan de Fuca Ridge. *Cahiers de Biologie Marine*, **39**, 267–270.

V

Van Dover, C.L. (2002a). Community structure of mussel beds at deep-sea hydrothermal vents. *Marine Ecology Progress Series*, **230**, 137–158.

Van Dover, C.L. (2014). Impacts of anthropogenic disturbances at deep-sea hydrothermal vent ecosystems: A review. *Marine Environmental Research*, **102**, 59–72.

Van Dover, C.L. (2002b). Trophic relationships among invertebrates at the Kairei hydrothermal vent field (Central Indian Ridge). *Marine Biology*, **141**, 761–772.

Van Dover, C.L. & Fry, B. (1994). Microorganisms as food resources at deep-sea

hydrothermal vents. *Limnology and Oceanography*, **39**, 51–57.

Van Dover, C.L., German, C.R., Speer, K.G., Parson, L.M. & Vrijenhoek, R.C. (2002). Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. *Science*, **295**, 1253–1257.

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

Van Dover, C.L. & Trask, J.L. (2000). Diversity at deep-sea hydrothermal vent and intertidal mussel beds. *Marine Ecology Progress Series*, **195**, 169–178.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

Vismann, B. (1991). Sulfide tolerance: physiological mechanisms and ecological implications. *Ophelia*, **34**, 1–27.

Vonnahme, T., Janssen, F., Molari, M., Wenzhöfer, F. & Boetius, A. (2016). Effects of simulated deep-sea mining impacts on microbial communities and functions in the DISCOL experimental area. *EU FP7 MIDAS final meeting*.

Vrijenhoek, R.C. (2010). Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. *Molecular Ecology*, **19**, 4391–4411.

Vrijenhoek, R.C., Shank, T.M. & Lutz, R.A. (1998). Gene flow and dipersal in deep-sea hydrothermal vent animals. *Cahiers de Biologie Marine*, **39**, 363–366.

Vuillemin, R., Le Roux, D., Dorval, P., Bucas, K., Sudreau, J.P., Hamon, M., Le Gall, C. & Sarradin, P.M. (2009). CHEMINI: A new in situ CHEmical MINIaturized analyzer. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 1391–1399.

W

Widder, E.A., Robison, B.H., Reisenbichler, K.R. & Haddock, S.H.D. (2005). Using red light for in situ observations of deep-sea fishes. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 2077–2085.

Wilcock, W.S.D., Hooft, E.E.E., Toomey, D.R., McGill, P.R., Barclay, A.H., Stakes, D.S. &

Ramirez, T.M. (2009). The role of magma injection in localizing black-smoker activity. *Nature Geoscience*, **2**, 509–513.

Windoffer, R. & Giere, O. (1997). Symbiosis of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautilei* (Provannidae) with endobacteria-structural analyses and ecological considerations. *The Biological Bulletin*, **193**, 381–392.

Won, Y., Young, C.R., Lutz, R.A. & Vrijenhoek, R.C. (2003). Dispersal barriers and isolation among deep-sea mussel populations (Mytilidae: *Bathymodiolus*) from eastern Pacific hydrothermal vents. *Molecular Ecology*, **12**, 169–184.

X

Xu, G., Jackson, D.R., Bemis, K.G. & Rona, P.A. (2013). Observations of the volume flux of a seafloor hydrothermal plume using an acoustic imaging sonar. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **14**, 2369–2382.

Xu, G., Jackson, D.R., Bemis, K.G. & Rona, P.A. (2014). Time-series measurement of hydrothermal heat flux at the Grotto mound, Endeavour Segment, Juan de Fuca Ridge. *Earth and Planetary Science Letters*, **404**, 220–231.

Xu, G. & Di Lorio, D. (2012). Deep sea hydrothermal plumes and their interaction with oscillatory flows. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **13**, 1–18.

Y

Yerushalmi, S. & Green, R.M. (2009). Evidence for the adaptive significance of circadian rhythms. *Ecology Letters*, **12**, 970–981.

Z

Zekely, J., Van Dover, C.L., Nemeschkal, H.L. & Bright, M. (2006). Hydrothermal vent meiobenthos associated with mytilid mussel aggregations from the Mid-Atlantic Ridge and the East Pacific Rise. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **53**, 1363–1378.

Annexe I

Informations supplémentaires des chapitres

Chapitre 2

Supplementary information for
Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge

Yann Lelièvre[1,2*], Jozée Sarrazin[1], Julien Marticorena[1], Gauthier Schaal[3], Thomas Day[1], Pierre Legendre[2], Stéphane Hourdez[4], Marjolaine Matabos[1]

[1]Ifremer, Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada. [3]Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UMR 6539 9 CNRS/UBO/IRD/Ifremer, BP 70, 29280, Plouzané, France. [4]Sorbonne Universités, UPMC Univ. Paris 06, CNRS UMR 7144, Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff, 29688 Roscoff, France.

La soumission de cet article à la revue Biogeosciences fut accompagnée d'une séquence vidéo illustrant la prédation d'un ver Polynoidae sur le panache branchial d'un ver Ridgeia piscesae. Cette séquence vidéo est annexée à ce mémoire de thèse.

Video S2.1. A polynoid polychaete attacking a *Ridgeia piscesae* tubeworm branchial plume with its proboscis. Footage recorded by the ecological observatory module TEMPO-mini at 2196 m depth on the Grotto hydrothermal vent edifice (Main Endeavour, Juan de Fuca Ridge).

Chapitre 3

Supplementary information for

Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates

Yann Lelièvre[1,2*], Pierre Legendre[2], Marjolaine Matabos[1], Steve Mihály[3], Raymond W. Lee[4], Pierre-Marie Sarradin[1], Claudia P. Arango[5], Jozée Sarrazin[1]

[1]Ifremer Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC H3C 3J7, Canada. [3]Ocean Networks Canada, University of Victoria, PO Box 1700 STN CSC, Victoria, BC V8W 2Y2, Canada. [4]School of Biological Sciences, Washington State University, Pullman, WA 99164, USA. [5]Biodiversity Program, Queensland Museum, PO BOX 3300 South Brisbane QLD 4101, Australia.

Cet article, publié au sein de la revue Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences, fut accompagné d'une annexe composée de deux figures, d'un tableau ainsi qu'une séquence vidéo. Cette séquence vidéo est annexée à ce mémoire de thèse.

Video S3.1. Footage of a medium view recorded by the TEMPO-mini ecological observatory module at 2186 m depth on the Grotto vent edifice (Main Endeavour Field). The camera was focused on a *Ridgeia piscesae* assemblage and associated fauna located near a hydrothermal diffuse area. Emanating hydrothermal fluid that surrounds the community is visible as shimmering water.

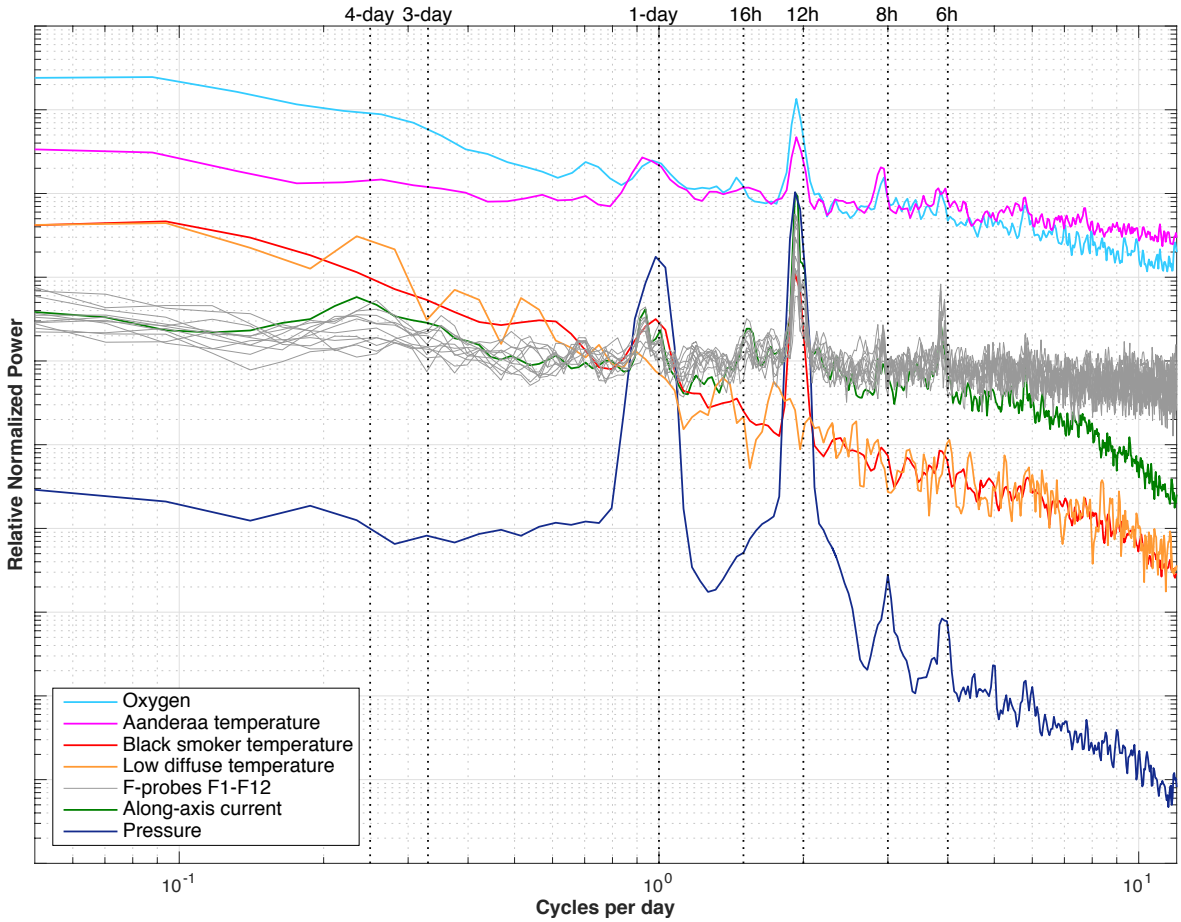


Figure S3.1. Normalized spectra of measured environmental variables with identified periodicity bands. Degrees of freedom used to generate the spectra ranged from 24 to 98 based on the length and resolution of the time series. The spectrum of currents was obtained from the mean of 4 mab and 30 mab data.

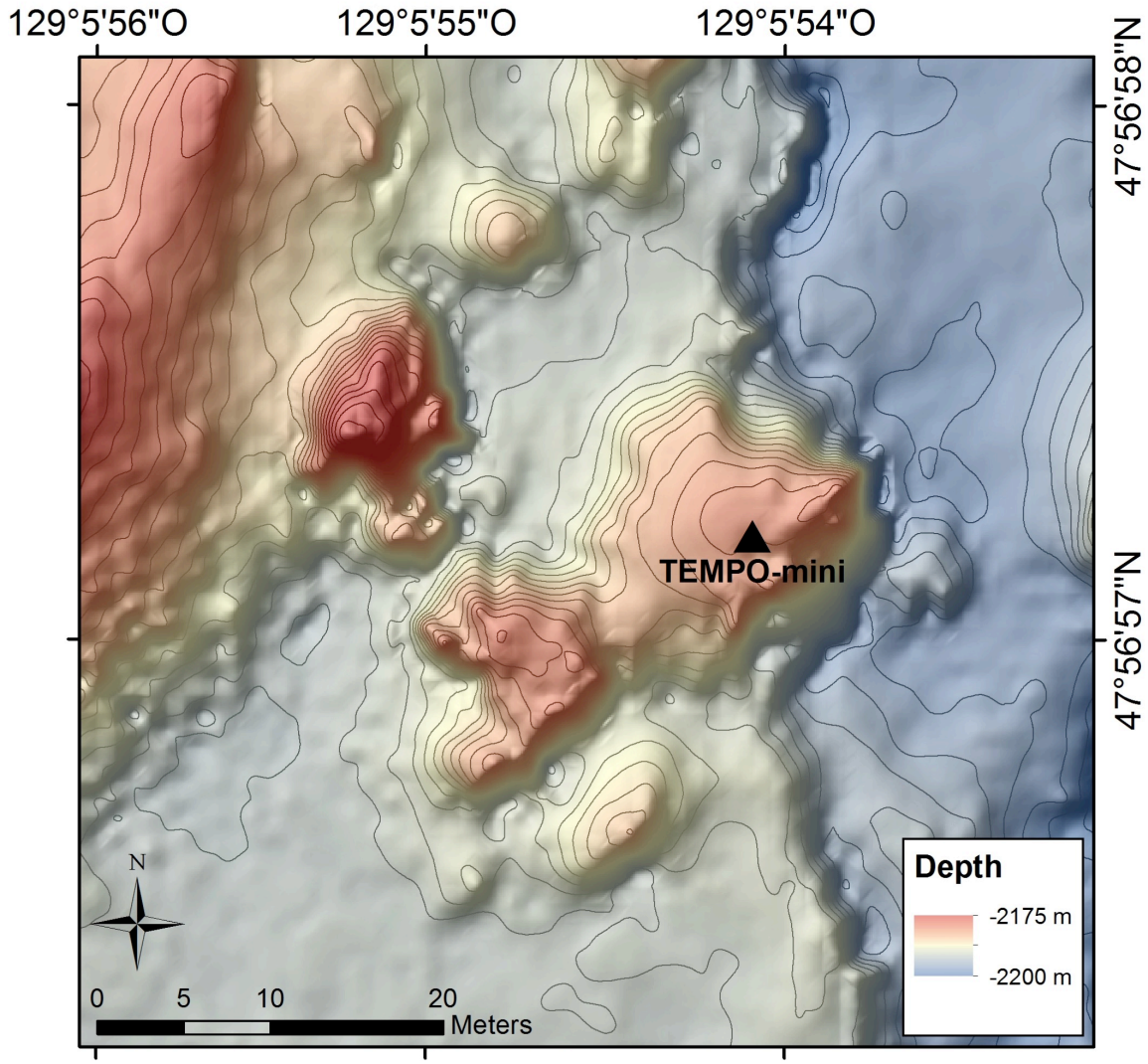


Figure S3.2. High-resolution bathymetric map of the Grotto active hydrothermal edifice and location of the TEMPO-mini site (black triangle). The 10 m high sulphide structure is located in the Main Endeavour Field vent field (47°56.958'N, 129°5.899'W) on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific.

Table S3.1. List of instruments used in this study, summarizing the characteristics, the habitat conditions as well as the periods for each variable of interest, and the principal investigators responsible for the instruments.

Instruments (units)	Sample interval	Acquisition frequency	min-max (mean ± sd)	Main periods	Principal Investigators
BPR (bar) *Bottom Pressure Recorder*	Pressure	1 second	220.03-222.69 (221.32 ± 3.78)	3-4 day 12.4 h and 24.8 h	R.Thomson
ADCP (cm/s) *Acoustic Doppler Current Profiler*	Bottom currents	1 second	0.00-20.73 (4.99 ± 2.83)	3-4 day 12.4 h and 24.8 h	S. Mihály
BARS (°C) *Benthic and Resistivity Sensors*	Temperature black smoker	20 seconds	330.43-334.7 (332.58 ± 0.64)	12.4 h 24.8 h	M. Lilley
RAS (°C) *Remote Access Water Sampler*	Temperature diffuse flow	1 second	31.47-74.66 (45.71 ± 5.76)	12.4 h 24.8 h	D. Butterfield
F-probes (°C) F1-F12	Temperature Siboglinidae assemblage	1 hour	1.6-13.6 (3.9 ± 0.6)	12.4 h 24.8 h	R. Lee
Andearaa Optode Temperature (°C)	Temperature Siboglinidae assemblage	30 seconds	1.93-4.96 (2.7 ± 0.32)	12.4 h 24.8 h	P-M. Sarradin
Andearaa Optode Oxygen (% saturation)	Oxygen Siboglinidae assemblage	15 minutes	1.53-22.07 (11.56 ± 3.35)	12.4 h 24.8 h	P-M. Sarradin

Chapitre 4

Supplementary information for Ecological information from seafloor observatories: recommendations and limitations for vent imagery processing

Yann Lelièvre[1,2*], Marjolaine Matabos[1], Jozée Sarrazin[1], Pierre Dutilleul[3], Guillaume Larocque[4], Pierre Legendre[2]

[1]Ifremer, Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France. [2]Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3J7, Canada. [3]Department of Plant Science, McGill University, Macdonald Campus, Sainte-Anne-de-Bellevue, Québec, H9X 3V9, Canada. [4]Quebec Centre for Biodiversity Science, McGill University, Montréal, Québec, Canada.

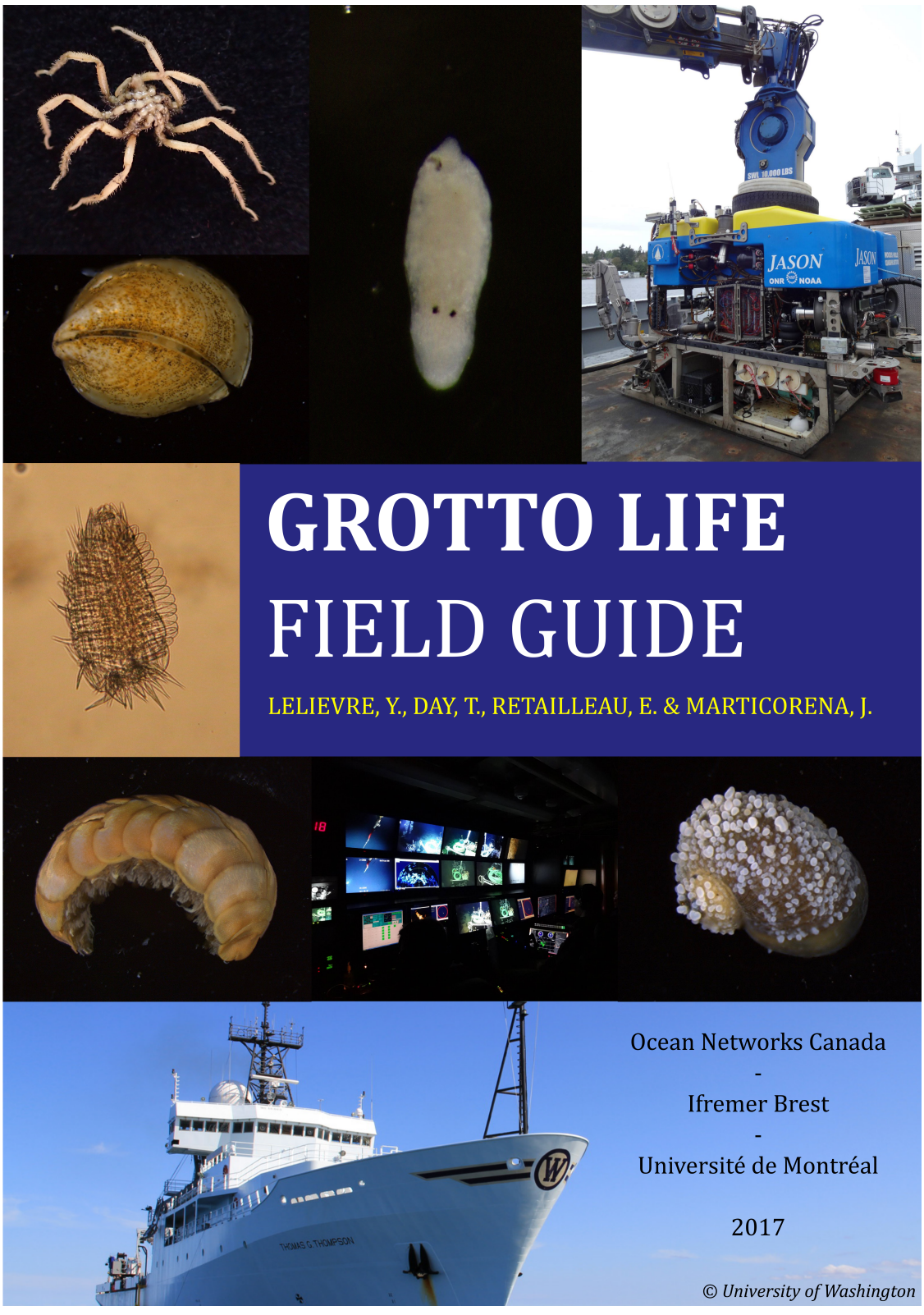
Cet article, en préparation pour une soumission au sein de la revue Marine Environmental Research, fut accompagné d'une annexe composée de deux scripts :

Appendix S4.1. Detection of simulated signal: Multifrequential periodogram analysis – numerical simulations.

Appendix S4.2. Detection of simulated signal: Whittaker-Robinson periodogram – numerical simulations.

Annexe II

Grotto Life Field Guide



Ifremer

Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (Ifremer)

Unité Étude des Écosystèmes Profonds - Laboratoire Environnement Profond

Z.I. de la Pointe du Diable - Centre de Brest - CS 10070

29280 Plouzané - France

Université de Montréal

Université de Montréal - Département de sciences biologiques

Pavillon Marie-Victorin - Laboratoire de recherche Pierre Legendre F227

90, Avenue Vincent-d'Indy - Montréal (Québec) H2V 2S9

Project manager and author: *Yann Lelièvre*

Design: *Yann Lelièvre, Thomas Day, Élie Retailleau & Julien Marticorena*

Photography: *Yann Lelièvre, Thomas Day, Élie Retailleau & Julien Marticorena*

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the following people who have contributed to this guide by helping us with the identification of the species: Paulo Bonifácio, Stéphane Hourdez, James Blake, Lénaick Menot, Marjolaine Matabos, Laure Corbari, Claudia Arango, Gabin Droual, Hayato Tanaka, Moriaki Yasuhara, Christopher Plum, Daniela Zeppilli, Nuria Sánchez Santos. Extended thanks go to the captain and crews of the *R/V Thomas G. Thompson* and the *E/V Nautilus*, the staff of Ocean Networks Canada and ROVs *Jason* and *Hercules* for sampling of Grotto hydrothermal edifice in 2015 and 2016. Thanks also to Pauline Chauvet for faunal sampling during the ONC 2016 cruise.

© Grotto Life Field Guide, 2017

INTRODUCTION

The Grotto Life Field Guide is the first compilation and identification document for species inhabiting the Grotto vent edifice (Main Endeavour vent field, Juan de Fuca Ridge). This latter is based on the faunal sampling of two oceanographic cruises conducted by *Ocean Networks Canada*. The main objective of these cruises was focused on the observatory maintenance.

The Grotto hydrothermal edifice

"Grotto (47°56.958'N, 129°5.899'W) is an active hydrothermal sulphide vent cluster located at 2196 m depth covering 450 m^2 in surface area and 10 m high, forming a cove with an opening to the north. As on many sulphide structures within the Main Endeavour vent field, the site is colonized by a mosaic of faunal assemblages, including low-flow *Ridgeia piscesae* tubeworm assemblages and their associated fauna. Grotto was the target of several scientific investigations, and for the deployment of observational and measuring instruments by the cabled observatory *Ocean Networks Canada*."

Oceanographic cruises

August 25 to September 14, 2015 - *R/V Thomas G. Thompson*

Expedition 2015: Wiring the Abyss - | Ocean Networks Canada

Sampling Dive: J0831

May 10 to May 29, 2016 - *E/V Nautilus*

Expedition 2016: Wiring the Abyss - | Ocean Networks Canada

Sampling Dive: H1506

MACROFAUNA CONTENTS (>250 µM)

MOLLUSCA

Solenogastres 6
Simrothiellidae 6
Gastropoda 7
Buccinidae 7
Lepetodrilidae 8
Peltospiridae 10
Provannidae 11

ANNELIDA

Polychaeta 12
Alvinellidae 12
Ampharetidae 14
Ctenodrilidae 15
Dorvilleidae 16
Hesionidae 17
Maldanidae 18
Oribiniidae 19
Phyllodocidae 20
Polynoidae 21
Siboglinidae 24
Sigalionidae 24
Spionidae 25
Syllidae 26

ARTHROPODA

Malacostraca 27
Alicellidae 27
Calliopiidae 27
Arachnida 28
Halacaridae 28
Ostracoda 29
Cytheruridae 29
Philomedinae 29
Pycnogonida 30
Ammotheidae 30

NEMERTEA – SIPUNCULA

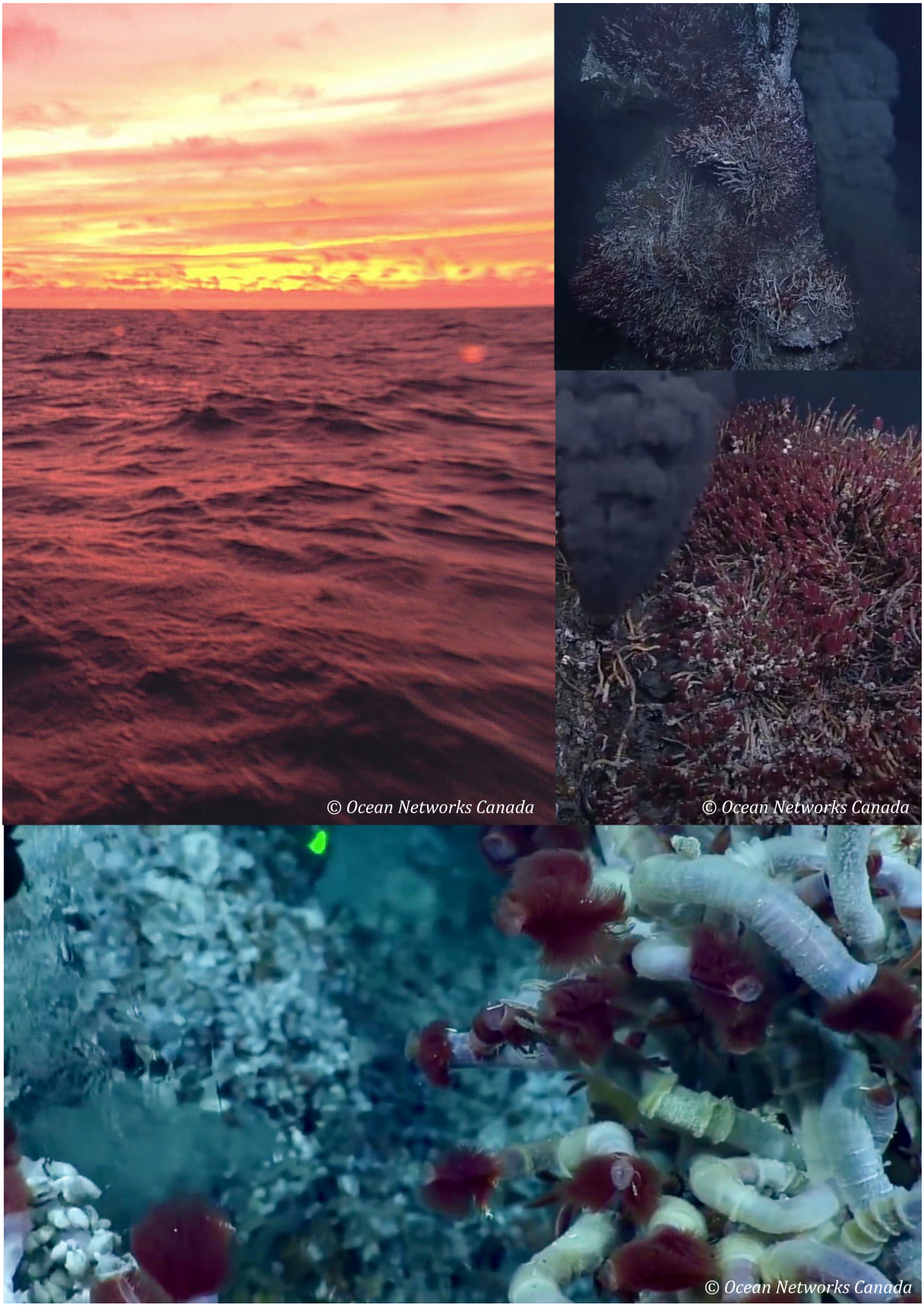
Unknown 31

ECHINODERMATA

Unknown 32

CHORDATA

Zoarcidae 33


© Ocean Networks Canada
© Ocean Networks Canada
© Ocean Networks Canada

Helicoradomenia juani

Taxonomy

Class
Solenogastres

Order
Cavibelonia

Family
Simrothiellidae

Genus
Helicoradomenia

Original description

Scheltema, A.H., & Kuzirian, A.M. (1991). Helicoradomenia juani gen. et sp. nov., a Pacific hydrothermal vent Aplacophora (Mollusca: Neomeniomorpha). The Veliger, 34(2), 195-203.

Buccinum thermophilum

Taxonomy

Class
Gastropoda

Order
Neogastropoda

Family
Buccinidae

Genus
Buccinum

Original description

Harasewych, M.G., & Kantor, Y.I. (2002). Buccinum thermophilum (Gastropoda: Neogastropoda: Buccinidae), a new species from the Endeavour vent field of the Juan de Fuca Ridge. Journal of Molluscan Studies, 68(1), 39-44.

Clypeosectus curvus

Taxonomy

Class
Gastropoda

Order
-

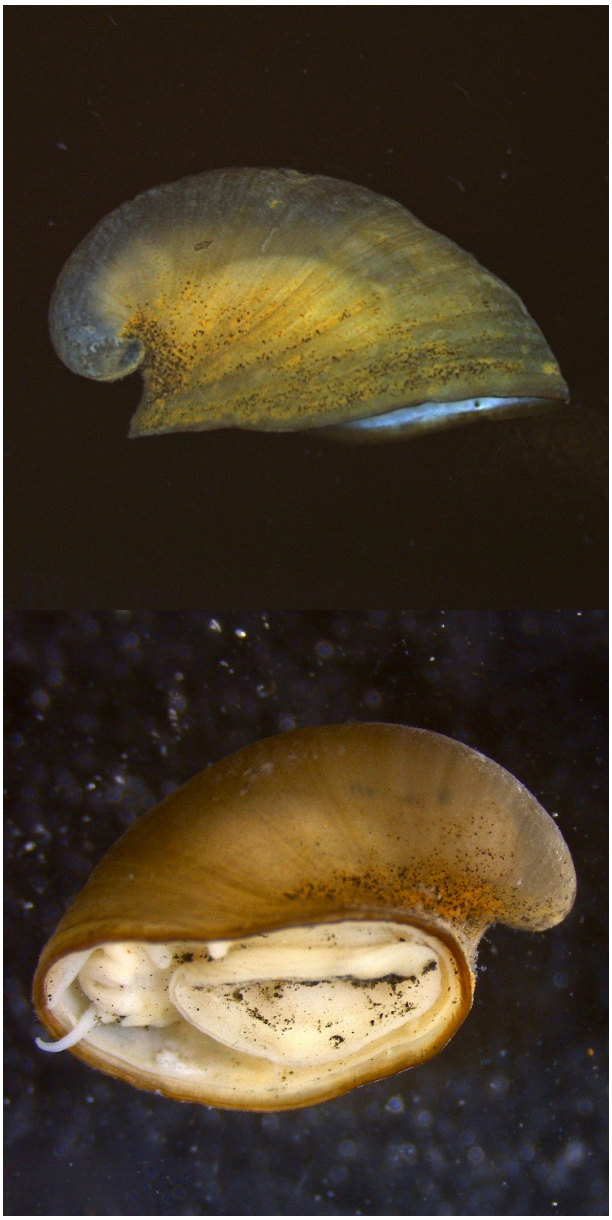
Family
Lepetodrilidae

Genus
Clypeosectus

Original description

McLean, J.H. (1989). New slit-limpets (Scissurellacea and Fissurellacea) from hydrothermal vents. Part 1. Systematic descriptions and comparisons based on shell and radular characteristics. Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science, 407:1-29

Lepetodrilus fucensis



Taxonomy

Class
Gastropoda

Order
-

Family
Lepetodrilidae

Genus
Lepetodrilus

Original description

McLean, J.H. (1988). New archaeogastropod limpets from hydrothermal vents; superfamily Lepetodrilacea I. Systematic descriptions. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 319(1192), 1-32.

Depressigyra globulus

Taxonomy

Class
Gastropoda

Order
-

Family
Peltospiridae

Genus
Depressigyra

Original description

Warén, A. & Bouchet, P. (1989). New gastropods from East Pacific hydrothermal vents. Zoologica Scripta, 18(1), 67-102.

Provanna variabilis

Taxonomy

Class
Gastropoda

Order
Caenogastropoda

Family
Provannidae

Genus
Provanna

Original description

Warén, A. & Bouchet, P. (1986). Four new species of Provanna DALL (Prosobranchia, Cerithiacea?) from East Pacific hydrothermal sites. Zoologica Scripta, 15(2), 157-164.

Paralvinella dela

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Alvinellidae

Genus
Paralvinella

Original description

Detinova, N.N. 1988. New species of polychaetous annelids from hydrothermal vents of the Juan-de-Fuca Ridge (Pacific Ocean). Zoologicheskii zhurnal, 67(6): 858-864.

Paralvinella palmiformis

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Alvinellidae

Genus
Paralvinella

Original description

Desbruyères, D. & Laubier, L. 1986. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie. Canadian Journal of Zoology, 64(10): 2227-2245.

Paralvinella pandorae

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Alvinellidae

Genus
Paralvinella

Original description

Desbruyères, D. & Laubier, L. 1986. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie. Canadian Journal of Zoology, 64(10): 2227-2245.

Paralvinella sulfincola

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Alvinellidae

Genus
Paralvinella

Original description

Tunnicliffe, V., Desbruyères, D., Jollivet, D. & Laubier, L. 1993. Systematic and ecological characteristics of Paralvinella sulfincola Desbruyères and Laubier, a new polychaete (Family Alvinellidae) from northeast Pacific hydrothermal vents. Canadian Journal of Zoology 71(2): 286-297.

Juvenile - Paralvinella sp.

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Alvinellidae

Genus
Paralvinella

Original description
-

Amphisamytha caldarei

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Terebellida

Family
Ampharetidae

Genus
Amphisamytha

Original description
Stiller, J., Rousset, V., Pleijel, F., Chevaldonné, P., Vrijenhoek, R.C., & Rouse, G.W. (2013). Phylogeny, biogeography and systematics of hydrothermal vent and methane seep Amphisamytha (Ampharetidae, Annelida), with descriptions of three new species. Systematics and Biodiversity, 11(1), 35-65.

Raricirrus sp.

Taxonomy

Class
Polychaeta

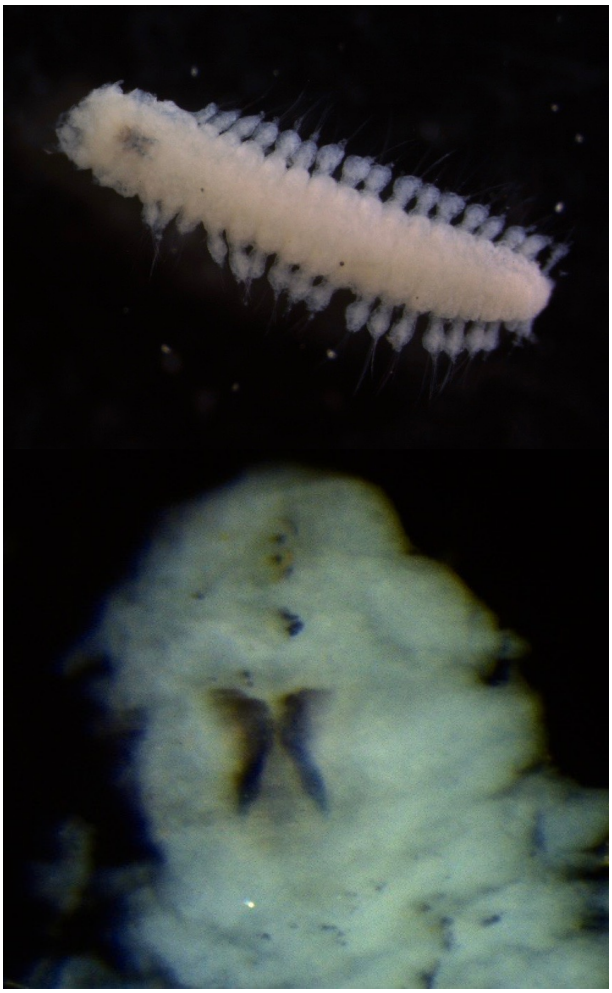
Order
Terebellida

Family
Ctenodrilidae

Genus
Raricirrus sp.

Original description
-

Ophryotrocha globopalpata



Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Eunicida

Family
Dorvilleidae

Genus
Ophryotrocha

Original description

Blake, J.A. & Hilbig, B. (1990). Revision of two dorvilleid species from the pacific coast of North America (Annelida: Polychaeta). Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 89(3): 109-114.

Hesiospina legendrei sp. nov.

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

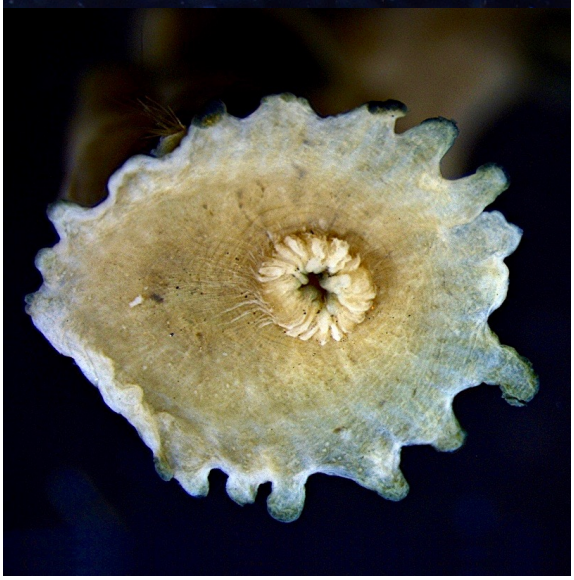
Family
Hesionidae

Genus
Hesiospina

Original description

Bonifácio, P. & Lelièvre, Y. (2017). Hesiospina legendrei sp. nov., a new species of Hesionidae (Polychaeta) from hydrothermal vents (Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific). En préparation.

Nicomache venticola



Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
-

Family
Maldanidae

Genus
Nicomache

Original description

Blake, J.A. & Hilbig, B. (1990). Polychaeta from the vicinity of deep-sea hydrothermal vents in the Eastern Pacific Ocean. II. New species and records from the Juan de Fuca and Explorer Ridge systems. Pacific Science. 44(3): 219-253.

Berkeleyia sp. nov.

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
-

Family
Orbiniidae

Genus
Berkeleyia

Original description
New species. In progress with James Blake (USA).

Protomystides verenae

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

Family
Phyllodocidae

Genus
Protomystides

Original description

Blake, J.A. & Hilbig, B. (1990). Polychaeta from the vicinity of deep-sea hydrothermal vents in the Eastern Pacific Ocean. II. New species and records from the Juan de Fuca and Explorer Ridge systems. Pacific Science. 44(3): 219-253.

Branchinotogluma tunnicliffae

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

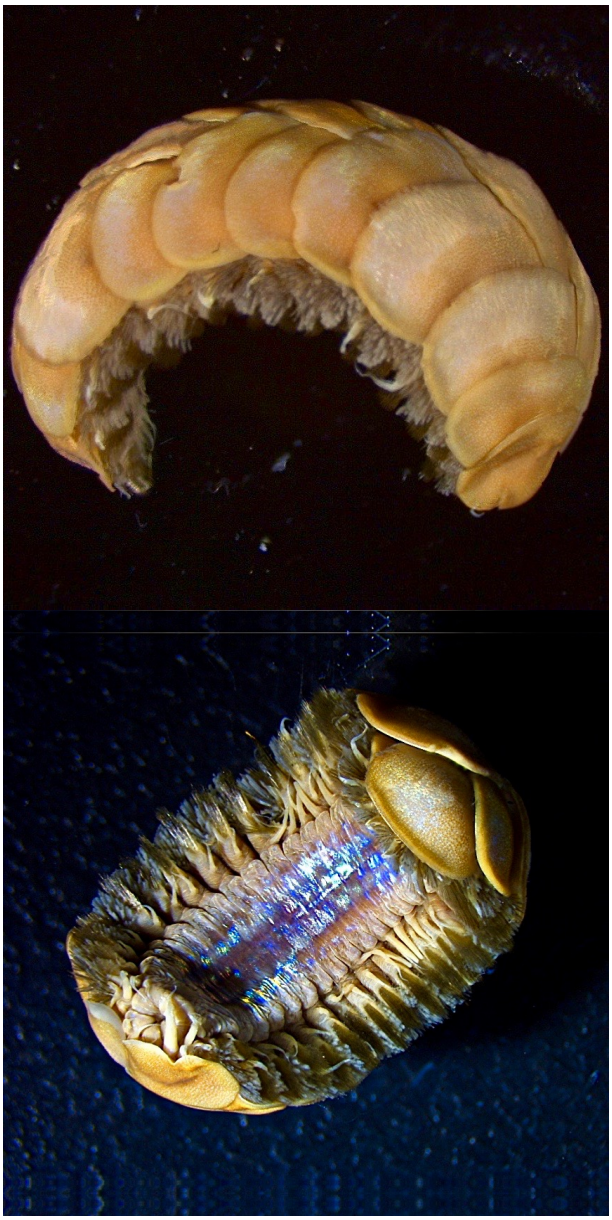
Family
Polynoidae

Genus
Branchinotogluma

Original description

Pettibone, M.H. (1988). New species and new records of scaled polychaetes (Polychaeta: Polynoidae) from hydrothermal vents of the Northeast Pacific Explorer and Juan de Fuca Ridges. Proceedings of the Biological Society of Washington. 101(1): 192-208.

Lepidonotopodium piscesae



Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

Family
Polynoidae

Genus
Lepidonotopodium

Original description

Pettibone, M.H. (1988). New species and new records of scaled polychaetes (Polychaeta: Polynoidae) from hydrothermal vents of the Northeast Pacific Explorer and Juan de Fuca Ridges. Proceedings of the Biological Society of Washington. 101(1): 192-208.

Levensteiniella kincaidi

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

Family
Polynoidae

Genus
Levensteiniella

Original description

Pettibone, M.H. 1985. New genera and species of deep-sea Macellicephalinae and Harmothoinae (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift areas off the Galapagos and western Mexico at 21 N and from Santa Catalina Channel. Proceedings of the Biological Society of Washington 98(3): 740-757.

Ridgeia piscesae

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Sabellida

Family
Siboglinidae

Genus
Ridgeia

Original description

Jones, M.L. (1985). On the Vestimentifera, new phylum: six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere. Bulletin of the Biological Society of Washington, (6), 117-158.

Pholoe courtneyae

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

Family
Pholoidae

Genus
Pholoe

Original description

Blake, J.A. (1995). Family Pholoidae Kinberg, 1858. pages 175-188. IN: Blake, James A.; Hilbig, Brigitte; and Scott, Paul H. Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. 5 - The Annelida Part 2. Polychaeta: Phyllodocida (Syllidae and scale-bearing families), Amphinomida, and Eunicida. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara.

Prionospio sp.

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Spionida

Family
Spionidae

Genus
Prionospio

Original description

-

Sphaerosyllis ridgensis

Taxonomy

Class
Polychaeta

Order
Phyllodocida

Family
Syllidae

Genus
Sphaerosyllis

Original description

Blake, J.A., Hilbig, B. (1990). Polychaeta from the vicinity of deep-sea hydrothermal vents in the Eastern Pacific Ocean. II. New species and records from the Juan de Fuca and Explorer Ridge systems. Pacific Science. 44(3): 219-253.

Paralicella cf. vaporalis

Taxonomy

Class
Malacostraca

Order
Amphipoda

Family
Alicellidae

Genus
Paralicella

Original description
Barnard, J.L. & Ingram, C.L. (1990). Lysianassoid Amphipoda (Crustacea from deep-sea hydrothermal vents.

Oradarea cf. walkeri

Taxonomy

Class
Malacostraca

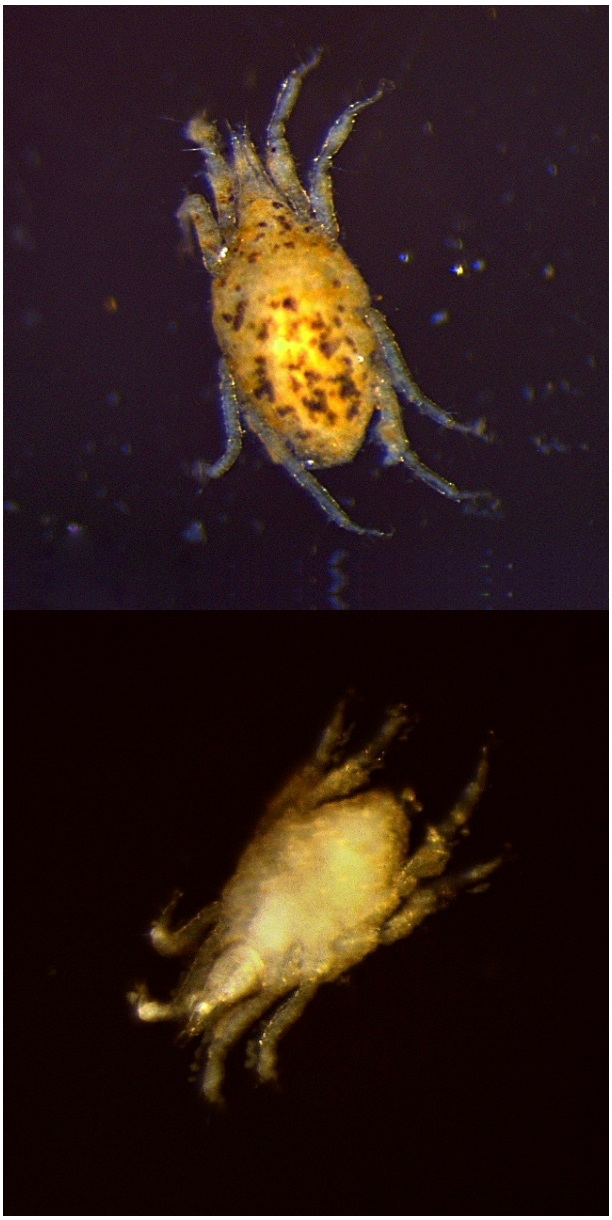
Order
Amphipoda

Family
Calliopiidae

Genus
Oradarea

Original description
Shoemaker, C.R. (1930). The amphipoda of the Cheticamp expedition of 1917. Contributions to Canadian Biology and Fisheries, 5(1), 219-359.

Copidognathus papillatus



Taxonomy

Class
Arachnida

Order
Trombidiformes

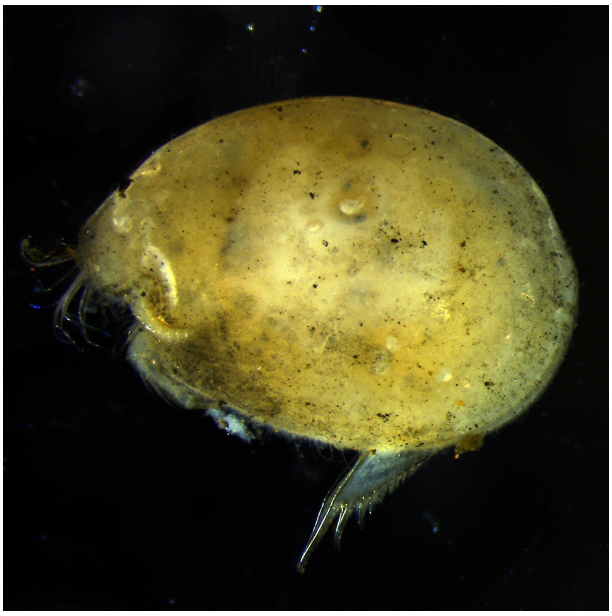
Family
Halacaridae

Genus
Copidognathus

Original description

Krantz, G.W. (1982). A new species of Copidognathus Trouessart (Acari: Actinedida: Halacaridae) from the Galapagos Rift. Canadian Journal of Zoology, 60(7), 1728-1731.

Euphilomedes climax



Taxonomy

Class
Ostracoda

Order
Myodocopida

Family
Philomedidae

Genus
Euphilomedes

Original description

Kornicker, L.S. (1991). Myodocopid Ostracoda of hydrothermal vents in the eastern Pacific Ocean (No. 516-519). Smithsonian Institution Press.

Xylocythere sarrazinae sp. nov.

Taxonomy

Class
Ostracoda

Order
Podocopida

Family
Cytheruridae

Genus
Xylocythere

Original description

Tanaka, H., Lelièvre, Y. & Yasuhara, M. (2017). Xylocythere sarrazinae n. sp. from hydrothermal vent field on Juan de Fuca Ridge, with phylogenetic position. En préparation.

Sericosura verenae

Taxonomy

Class
Pycnogonida

Order
Pantopoda

Family
Ammotheidae

Genus
Sericosura

Original description

Child, C.A. (1987). Ammothea verenae and Sericosura venticola, two new hydrothermal vent-associated pycnogonids from the northeast Pacific. Proceedings of the Biological Society of Washington, 100(4), 892-901.

Sipuncula sp.

Taxonomy

Class

-

Order

-

Family

-

Genus

-

Original description

-

Nemertea sp.

Taxonomy

Class

-

Order

-

Family

-

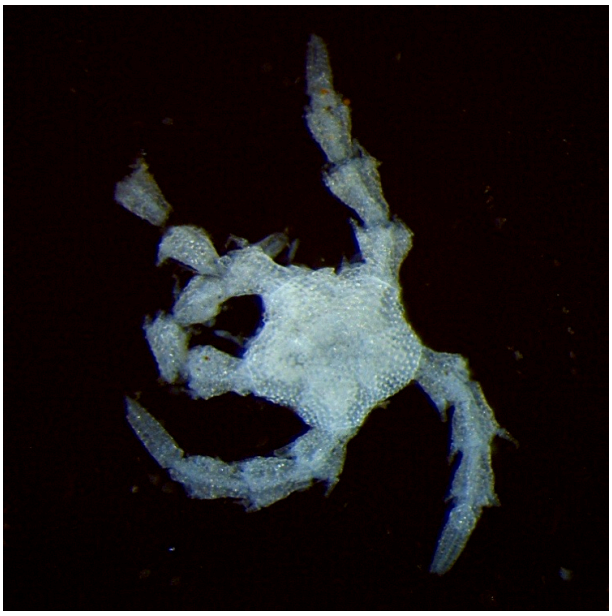
Genus

-

Original description

-

Ophiuroidea sp.



Taxonomy

Class
Ophiuroidea

Order
-

Family
-

Genus
-

Original description
-

Pachycara gymnium

Taxonomy

Class
Actinopterygii

Order
Perciformes

Family
Zoarcidae

Genus
Pachycara

Original description

Anderson, M.E. & Peden, A.E. (1988). The eelpout genus Pachycara (Teleostei: Zoarcidae) in the north-eastern Pacific Ocean, with descriptions of two new species. Proceedings of the California Academy of Sciences. 83-94.

OCEAN
NETWORKS
CANADA
DISCOVER THE OCEAN.
UNDERSTAND THE PLANET.

Annexe III

Prix d'excellence en vulgarisation scientifique 2015

Fonds d'investissements des cycles supérieurs de l'Université de Montréal (FICSUM)

Lelièvre, Y. (2015). Les observatoires fond de mer : une lumière dans la nuit abyssale*. Dire-Université de Montréal,* 24**(2)**, 32–38*.*

Les observatoires fond de mer: une lumière dans la nuit abyssale

Dernière frontière inexplorée de la planète, l'océan profond est aujourd'hui un enjeu majeur pour la communauté scientifique internationale. La découverte en 1977 des premières sources hydrothermales profondes et de leur faune luxuriante a bousculé notre conception de la vie dans les abysses. Les défis technologiques posés par l'étude de ces environnements, l'accessibilité limitée à ces milieux ainsi que leurs conditions extrêmes font que de nombreux secrets restent encore enfouis dans les profondeurs des océans. Les observatoires fond de mer offrent alors une occasion unique d'accroître notre compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes et de percer les derniers mystères de la planète bleue.

L'espace est aujourd'hui mieux connu que les fonds océaniques[1]. Alors que la surface de la Lune et de Mars a été entièrement cartographiée, les océans de notre propre planète ne le sont qu'à hauteur de 5%. Formée il y a environ 4,5 milliards d'années, la Terre régénère en permanence sa surface. Ce renouvellement a lieu au niveau des dorsales océaniques, des chaînes de montagnes sous-marines qui serpentent autour du globe sur environ 60 000 km, par près de 3 000 m de profondeur. Jusqu'à présent, moins de 10% de ces dorsales ont un jour attiré la curiosité de l'être humain[2,3]. Pourtant, ces sites voient naître les sources hydrothermales, des sortes de cheminées libérant dans l'océan une étrange fumée. Les

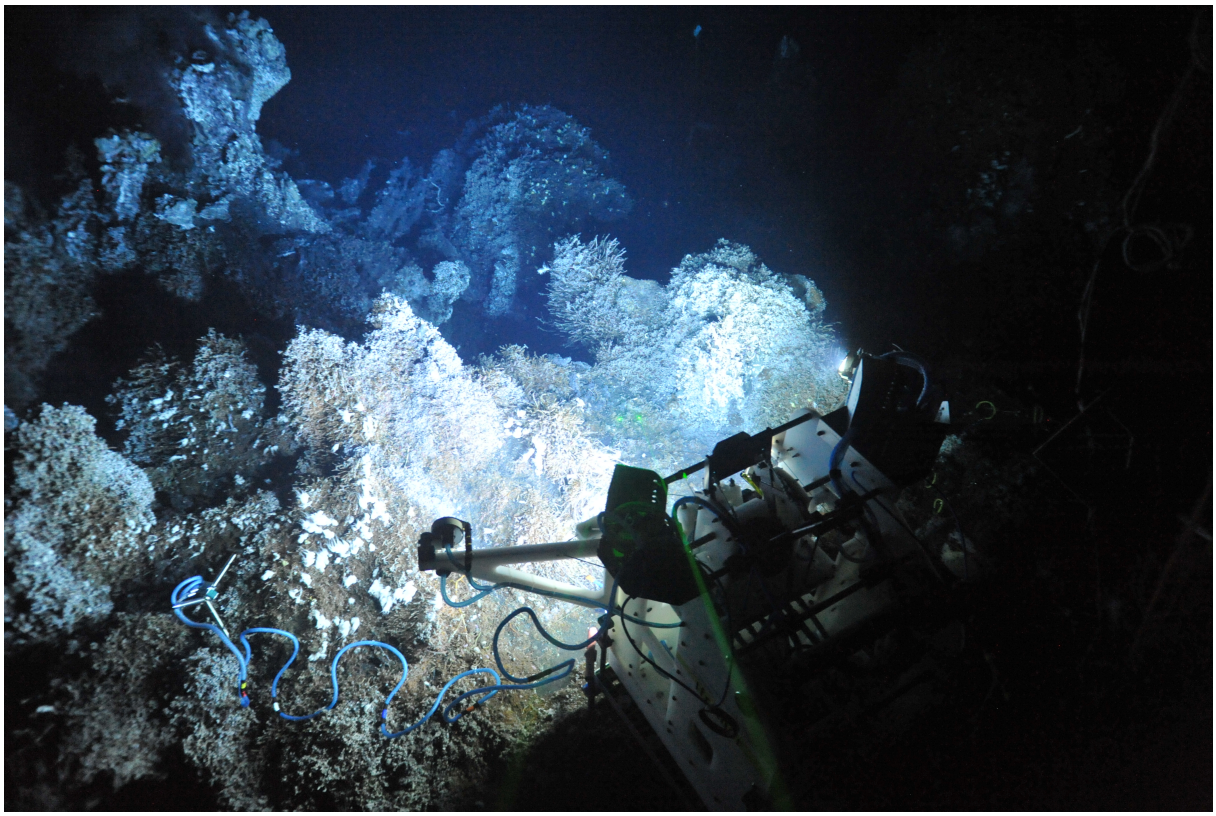


Figure S6.1. TEMPO-mini : un module écologique d'observation déployé à 2 196 m de profondeur à la base de l'édifice hydrothermal Grotto (Main Endeavour Field, dorsale Juan de Fuca) le 29 septembre 2011 © *ONC/CSSF*.

océans profonds, d'au-delà de 200 m, restent donc largement inconnus, ce qui laisse à penser qu'ils réservent encore quelques surprises et de grandes découvertes. À l'image de ce que pensaient les scientifiques il y a seulement une trentaine d'années, les abysses sont très souvent perçus comme un monde éteint, où la nuit et le silence règnent. Les fonds marins étaient auparavant décrits comme de vastes plaines abyssales que quelques espèces de poissons sillonnaient. Mais la découverte des sources hydrothermales et d'écosystèmes originaux basés sur la chimiosynthèse* a complètement bouleversé l'idée d'homogénéité que l'Homme se faisait des abysses. À certains endroits, les océans profonds fleurissent de vie : une vie sans lumière, indépendante de la photosynthèse. Dès lors, ces découvertes majeures ont remis en cause les hypothèses sur l'origine de la vie et ont été le point de départ d'une véritable conquête abyssale, suivie d'un développement des technologies qui allait permettre l'étude de ces écosystèmes si particuliers.

Les instituts de recherche disposent aujourd'hui d'équipements de pointe affectés à l'étude des océans profonds. Les navires océanographiques possèdent à leur bord des laboratoires,

des submersibles habités (*Nautile*, *Alvin*, etc.) ainsi que des véhicules téléguidés (*Victor6000*, *ROPOS*, etc.) appelés « ROV » (*Remotely Operated Vehicles*) pouvant être utilisés jusqu'à une profondeur de 6 000 m. Ces précieux outils constituent les yeux et les bras des océanographes. Ils permettent de réaliser des expériences, de prélever des échantillons, mais également de mettre en place et d'entretenir des observatoires. Toutefois, le recours à ces technologies est restreint à des conditions météorologiques clémentes. Ainsi, les missions océanographiques s'effectuent souvent à la même période de l'année, ne laissant aux chercheurs qu'une fenêtre temporelle réduite pour étudier ces environnements. De plus, la recherche sur les grands fonds marins est très onéreuse. Le financement des travaux pour 30 scientifiques dans le cadre d'une campagne océanographique revient en moyenne à 90 000 $ par jour. Les coûts associés aux outils de recherche sont également très élevés, puisqu'il faut compter au moins 20 000 $ par jour pour un véhicule téléguidé et bien davantage pour un submersible habité. Ces inconvénients ont amené les scientifiques à se réunir et à adopter une approche novatrice : la mise en place d'observatoires fond de mer. Ces derniers s'avèrent nécessaires pour mieux comprendre ce qui se passe au cœur des abysses, et pour explorer davantage les sources hydrothermales et leur faune aussi fascinante qu'intéressante.

La découverte et la naissance des sources hydrothermales

C'est en février 1977, lors d'une mission océanographique américaine réalisée au large des Galápagos que deux géologues, Corliss et Van Andel, vont découvrir à bord du submersible américain *Alvin* et à 2 500 m de profondeur les premières sources hydrothermales[4]. Au cours de leur exploration, ils découvrent une vie foisonnante autour de foyers d'eau tiède (une dizaine de degrés au-dessus de la température ambiante de 2 °C). La littérature voit alors apparaître des espèces animales sous des noms évocateurs comme « *ver tubicole géant* », « *clam géant* » ou bien « *ver spaghetti* ». Dès lors, les propos de Jacques Piccard, décrivant sa plongée dans la fosse des Mariannes à 10 910 m le 23 janvier 1960, ont pris une nouvelle dimension :

« *Au moment où nous arrivâmes sur le fond, après quatre heures et trente minutes, nous eûmes la chance immense de voir, juste au milieu du cercle de lumière apportée par un de nos projecteurs, un poisson. Ainsi donc, en une seconde, mais après des années de*

préparation, nous pouvions répondre à la question que des milliers d'océanographes s'étaient posée. La vie, sous forme supérieurement organisée, était donc possible quelle que soit la profondeur.[5] »

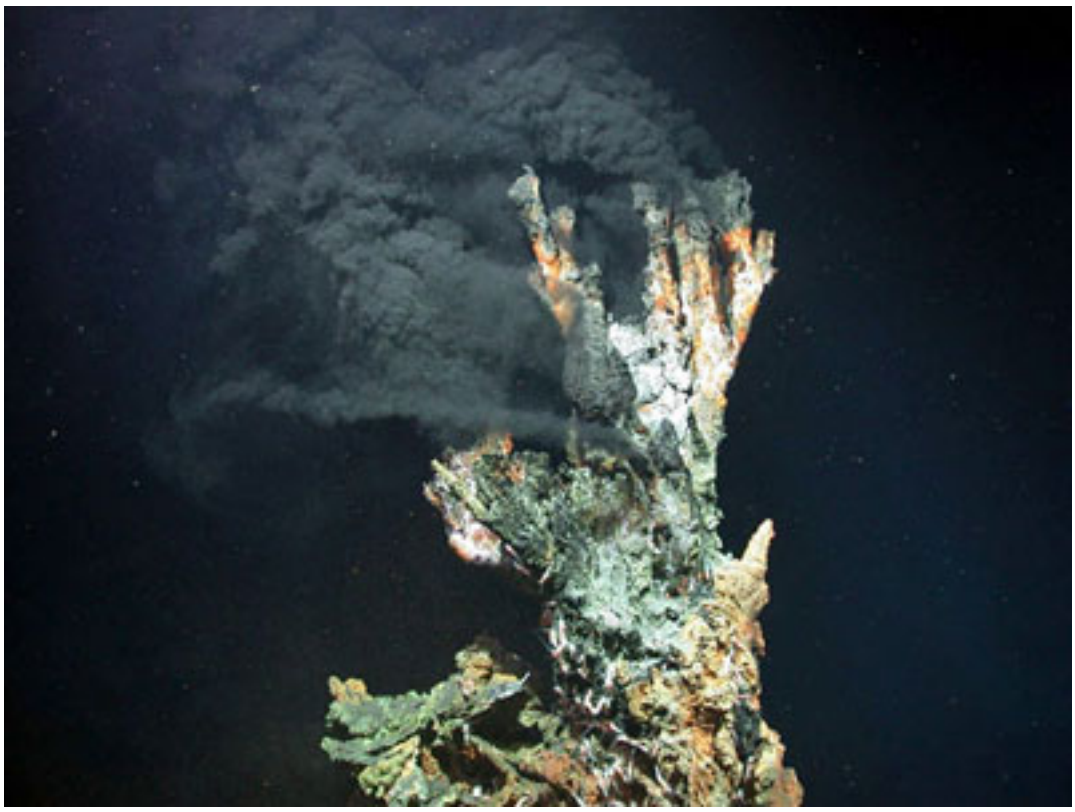


Figure S6.2. Source hydrothermale, appelée également « fumeur noir » en raison de la quantité importante de sulfures libérés dans son fluide hydrothermal (Logatchev, dorsale médio-Atlantique) *© Université de Bremen 2004*.

La formation des sources hydrothermales est liée à l'activité volcanique et aux mouvements tectoniques. Ces processus géologiques vont altérer la croûte océanique et générer des failles et anfractuosités qui vont permettre à l'eau de mer, dense et froide, de s'infiltrer sur plusieurs kilomètres[6]. À l'approche de la chambre magmatique et au contact des roches en fusion, l'eau va se réchauffer, ce qui entraîne une diminution de sa densité et sa remontée du fait de la pression générée. Le fluide hydrothermal pourra atteindre des températures extrêmement élevées (de 350 à 400 °C). En lessivant les roches lors de cette remontée, le fluide va se charger en éléments métalliques (Zn, Mn, Fe, Si, etc.) et en gaz dissous (H_2S, H_2, CH_4, CO, CO_2, etc.), s'appauvrir en oxygène ainsi qu'en divers composés (Mg^{2+}, SO_4^{2-}, NO_3^-, PO_4^{2-}, etc.). La composition du fluide hydrothermal varie selon de nombreux critères : la nature des roches qu'il a traversées, sa température et la pression ambiante. Au contact de

l'eau de mer, froide et oxygénée, les fluides hydrothermaux surchauffés vont générer des précipités de sulfures polymétalliques et de sulfates de calcium formant des édifices minéraux appelés « cheminées »[7,8].

Les sources hydrothermales : des oasis de vie éphémères…

Les espèces vivant près des sources hydrothermales se distribuent en fonction de leurs préférences physicochimiques, de l'espace disponible et de leur capacité à résister aux composés toxiques émis par les émissions de fluides hydrothermaux. Ainsi, ces espèces adopteront une répartition en mosaïque ou bien en auréoles concentriques autour des cheminées hydrothermales. Leur diversité est relativement réduite, mais la biomasse est extrêmement élevée. Sur l'ensemble des sites explorés à ce jour, seulement 600 espèces animales vivant à proximité des sources hydrothermales ont été décrites[9], mais ce nombre n'a cessé d'augmenter au cours des années. Le taux d'endémicité, soit le fait de retrouver une espèce exclusivement à un endroit géographique, y est à hauteur de 75%. Pour prospérer dans ces milieux, de nombreuses espèces ont fait preuve d'ingéniosité et ont développé, au fil de l'évolution, des processus d'adaptation comme la symbiose. Voici deux espèces que les scientifiques qualifient d'espèces clés, du fait qu'elles offrent « le gîte et le couvert » à de nombreuses autres espèces : le ver *Riftia pachyptila* et les modioles *Bathymodiolus azoricus*.

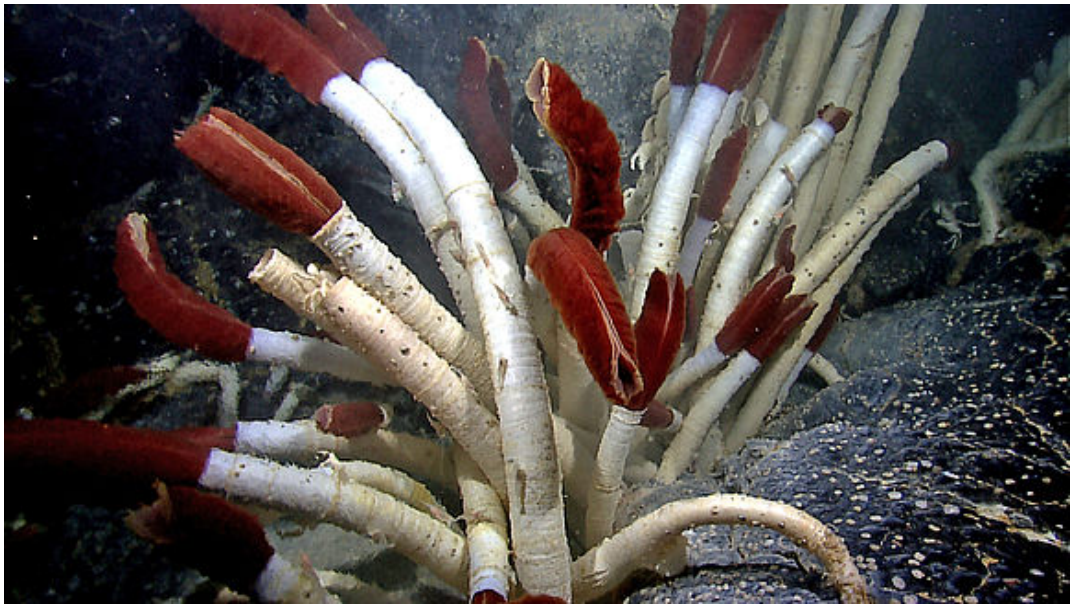


Figure S6.3. Vers tubicoles *Riftia pachyptila* (siboglinidés) *© NOAA Okeanos Explorer Program, Galapagos Rift Expedition, 2011.*

L'espèce emblématique des sources hydrothermales est sans aucun doute le ver *Riftia pachyptila*. Sa grande particularité : il ne possède ni bouche, ni tube digestif, ni anus. Comment ce ver fait-il pour se nourrir ? La réponse se trouve à l'intérieur du corps de l'animal, dans un organe bien particulier : le trophosome. C'est dans cette sorte de poche que l'animal héberge des bactéries chimiosynthétiques. Pour subvenir aux besoins de ces hôtes au nombre de $3{,}7\times10^{9}$ par gramme de poids frais, le ver capte, grâce à son panache branchial rouge vif, l'oxygène et les sulfures émis dans les fluides hydrothermaux. Il recevra en échange des sucres et diverses molécules synthétisées par les bactéries qui sont indispensables à sa survie. Cette alliance animale, qui bénéficie à chacune de ces espèces, constitue ce que l'on appelle la symbiose.

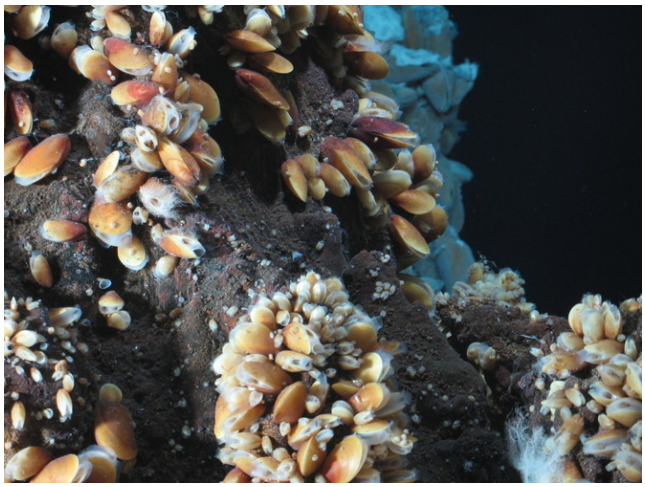


Figure S6.4. Modioles *Bathymodiolus azoricus* sur l'édifice hydrothermal Tour Eiffel (dorsale médio-Atlantique). Photo ROV Victor *© Ifremer, 2010*.

Une autre espèce, les modioles, de lointaines cousines des moules de nos côtes, vont encore plus loin et pratiquent la double symbiose. L'espèce majoritaire de la dorsale médio-Atlantique, les modioles *Bathymodiolus azoricus* forment des moulières (assemblages de moules) importantes dans les zones abyssales. Pouvant atteindre jusqu'à 15 cm de longueur, les modioles sont associées en symbiose à des bactéries qui logent dans leurs cellules branchiales. Des bactéries thiotrophes vont s'y alimenter en hydrogène sulfuré H_2S, alors que des bactéries méthanotrophes y consommeront le méthane CH_4. Ces bactéries vont être capables de synthétiser de la matière organique en utilisant le gaz carbonique dissous et l'énergie chimique issue de l'oxydation des composés minéraux (hydrogène sulfuré ou méthane). La double symbiose de *B. azoricus* lui permet non seulement de se nourrir, mais aussi de s'adapter rapidement aux variations des conditions de l'environnement.

Le peuple abyssal a su mettre en œuvre de multiples stratégies pour vivre dans ces environnements extrêmes. Cette synergie entre les espèces leur permet de supporter des conditions de vie difficiles et de s'épanouir dans un habitat qui serait toxique et inhospitalier pour l'être humain. Pourtant, ces milieux regorgeant de vie ne sont pas éternels. Les milieux hydrothermaux font preuve d'un caractère instable. Les émissions hydrothermales ne resteraient actives qu'entre 20 et 100 ans. Ainsi, lorsqu'une source s'éteint, les espèces ne peuvent échapper à leur destin et meurent avec celle qui leur avait donné naissance. L'activité géologique de notre planète formera de nouvelles sources hydrothermales qui se feront à leur tour coloniser, et le cycle de la vie reprendra. Malgré de nombreuses hypothèses, le déplacement des larves menant à la colonisation des sources hydrothermales reste encore mystérieux.

MoMAR et NEPTUNE Canada : deux observatoires aux grandes ambitions

Depuis quelques années, la communauté scientifique internationale se mobilise pour étudier les écosystèmes marins profonds sur de longues échelles de temps (> durée de la mission océanographique). La mise en place de ces observatoires a pour objectifs d'apporter de nouvelles connaissances et de donner un nouvel élan à l'étude des océans profonds. Les observatoires relèvent d'une approche pluridisciplinaire[10,11]. Des instruments y sont déployés pour observer et mesurer en continu la variabilité temporelle des écosystèmes marins profonds et de la faune qui y vit.

L'observatoire EMSO-Açores MoMAR, situé au large des Açores, est installé sur le champ hydrothermal Lucky Strike au cœur de la dorsale médio-atlantique. MoMAR n'étant pas relié au continent, une partie des données qu'il recueille est transmise par acoustique et satellite à partir d'une bouée de surface. L'autre partie des données est stockée, puis récupérée à la visite suivante du site. Deux nœuds d'observation, appelés « Seamon Ouest » et « Seamon Est », constituent l'observatoire. Ils fournissent aux instruments qui leur sont reliés les moyens d'effectuer leurs mesures, de les stocker et de les communiquer au monde extérieur. Seamon Ouest est affecté à la géophysique, tandis que Seamon Est est réservé à l'étude de la faune hydrothermale et de son environnement. Les objectifs scientifiques de MoMAR sont l'étude de la variabilité temporelle des processus actifs tels que l'hydrothermalisme, la dynamique des écosystèmes, le volcanisme, la sismicité et la

déformation du sol, afin que les scientifiques comprennent la dynamique des écosystèmes de la dorsale médio-océanique.

Du côté du Pacifique, NEPTUNE Canada est le plus grand observatoire sous-marin au monde. Située à l'ouest de Vancouver, à 300 km au large de la Colombie-Britannique, l'installation fonctionne grâce à un réseau de 800 km de câbles (fibres optiques et électriques) qui reposent sur les fonds marins le long de la plaque tectonique Juan de Fuca[12]. L'observatoire se compose de six nœuds, où des instruments de mesure ont été déployés. La force de NEPTUNE Canada réside dans la diversité des disciplines représentées par ses chercheurs (biologie, chimie, physique, géologie, microbiologie, etc.) et dans la disponibilité instantanée des données acquises par les instruments de mesure. Établi pour 25 ans, NEPTUNE Canada amassera plus de 60 téraoctets de données scientifiques par an, soit l'équivalent de 60 millions de livres, sur l'ensemble des processus biologiques, physiques, chimiques et autres qui ont cours de l'océan Pacifique.

TEMPO-mini : un œil dans les abysses

Sur le segment Endeavour de la dorsale Juan de Fuca, l'observatoire NEPTUNE Canada dispose de divers instruments pour des mesures géophysiques, sismiques et de flux hydrothermal, ainsi qu'un module écologique d'observation appelé TEMPO-mini. Véritable défi technologique, TEMPO-mini est conçu pour étudier la dynamique des communautés hydrothermales[13]. Déployé sur l'édifice Grotto à 2 196 m de profondeur, il transmet en temps réel et en continu des données d'imagerie vidéo ainsi que des enregistrements de données environnementales. Sa caméra haute résolution (2,0 mégapixels) est centrée sur un assemblage de vers tubicoles siboglinidés *Ridgeia piscesae* situé à proximité d'une zone de diffusion hydrothermale. Lorsque les projecteurs du module s'allument, la caméra révèle pendant 20 minutes (la durée de l'enregistrement) un écosystème dynamique, avant de s'éteindre pour laisser cours à la nuit abyssale. La lumière éveillera de nouveau ces habitants des grands fonds quatre heures plus tard, fréquence à laquelle les enregistrements sont réalisés. Durant cette courte période d'observation, il sera possible de faire la rencontre d'espèces uniques telles que le ver tubicole *Ridgeia piscesae*. Ce ver peuple principalement l'édifice Grotto et structure l'écosystème en fournissant une large gamme d'habitats dont vont dépendre de nombreuses espèces. Les buccinidés (*Buccinum thermophilum*) ainsi que

les lepetodrilidés (*Lepetodrilus fucensis*) sont deux espèces de gastéropodes (mollusques) associées à ces buissons de siboglinidés. Les pycnogonidés, semblables à de petites araignées, les polynoidés, appelés également « vers à écailles », ainsi que les zoarcidés (poissons abyssaux) font également partie de la faune visible sur l'édifice Grotto. Il arrivera occasionnellement de croiser la route d'autres visiteurs tels que le crabe araignée *Macroregonia macrochira* ou des cténophores (organismes transparents) venant se laisser filmer l'espace de quelques secondes. Plus qu'une simple caméra, TEMPO-mini nous ouvre les portes d'un monde discret pourtant bien vivant. Paparazzi des profondeurs, il comble notre attirance pour l'inaccessible en offrant à notre regard, un lieu situé à plus de 2 km sous la surface de l'océan.

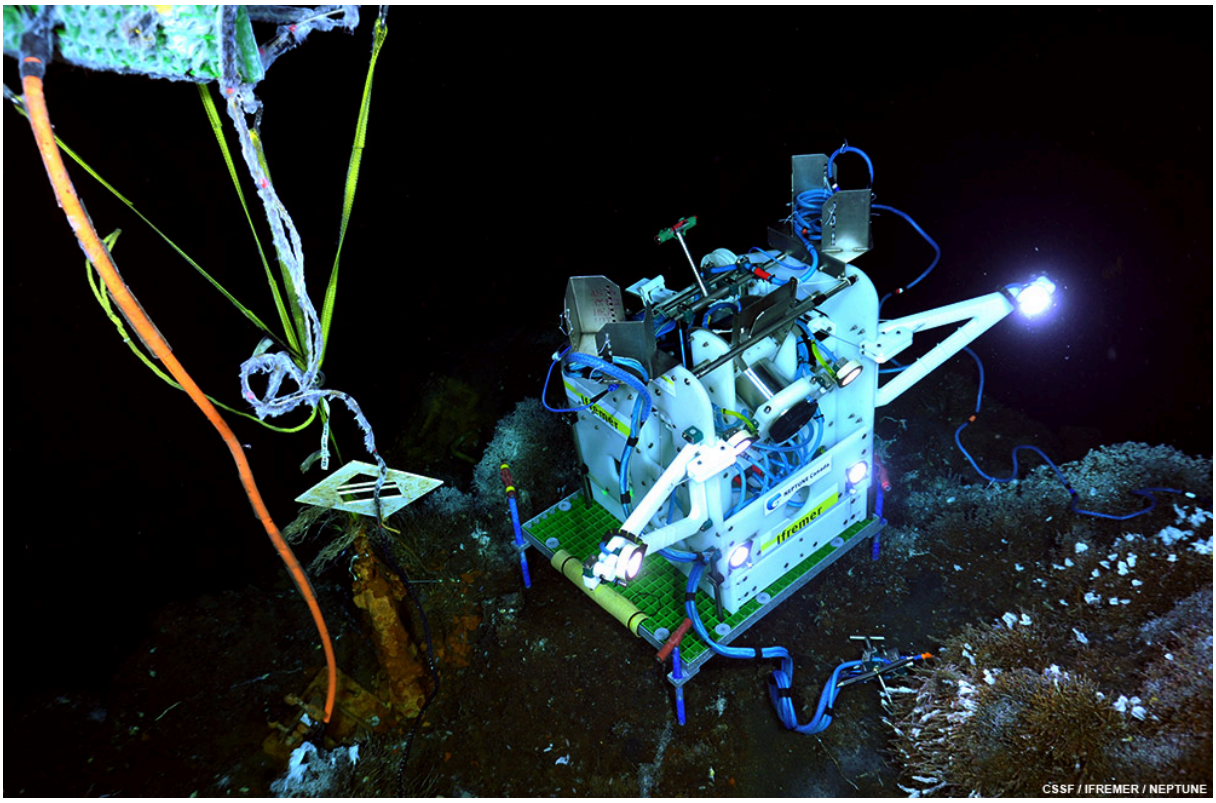


Figure S6.5. TEMPO-mini filmant l'assemblage de siboglinidés et la faune associée de l'édifice hydrothermal Grotto *© ONC/CSSF/Ifremer*.

C'était impensable il y a seulement quelques décennies, mais la distance qui sépare l'Homme des profondeurs océaniques a considérablement diminué. Faisant autrefois office de frontière pour la technologie, le mur d'eau situé entre les abysses et la surface n'est aujourd'hui qu'une phase de transition entre un monde où le jour et la nuit se côtoient. En

quelques années, la mise en place des observatoires fond de mer a permis une nouvelle vision de l'étude de ces écosystèmes et a remis en question les connaissances actuelles dans de nombreux domaines tels que l'histoire des océans, les adaptations aux milieux extrêmes ou les limites de la vie. Ces observatoires sous-marins bénéficient de l'expertise de scientifiques de nombreuses disciplines (écologie, chimie, physique, sismologie, microbiologie, ingénierie, etc). Le développement des biotechnologies ne cesse d'accroître le potentiel de ces observatoires et est la clé qui percera les mystères les plus profonds de notre planète. Désireux de rencontrer ces habitants abyssaux? Naviguez dès maintenant sur l'infrastructure Ocean Networks Canada[14] pour une rencontre en direct avec les fonds océaniques.

Lexique

**Chimiosynthèse* : Processus menant à la production de substances à partir de l'énergie de molécules chimiques comme le sulfure d'hydrogène plutôt que de la lumière du Soleil.

Références

[1] NOUVIAN, Claire. *Abysses*, Paris, Fayard, 2006.

[2] BAKER, Edward, Christopher GERMAN et Henry ELDERFIELD. « Hydrothermal plumes over spreading-center axes: Global distributions and geological inferences », dans HUMPHRIS, Susan E. et collab. (dir.). *Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*, Washington, American Geophysical Union, 1995, p. 47-71.

[3] BAKER, Edward et Christopher GERMAN. « On the global distribution of hydrothermal vent fields », dans GERMAN, Christopher et collab. *Mid-Ocean Ridges*, Wiley, 2004, p. 245-266.

[4] CORLISS, John et Robert BALLARD. « Oases of life in cold abyss », *National Geographic*, vol. 152, n°4, 1977, p. 441-453.

[5] Ifremer, « La découverte de la vie dans les grandes profondeurs », http://wwz.ifremer.fr/grands_fonds/Les-enjeux/Les-decouvertes/ Vie-au-fond/Historique, page consultée le 8 décembre 2014.

[6] EDMOND, John M., Karen VON DAMM, Russell E. McDUFF et Christopher I. MEASURES. « Chemistry of hot springs on the East Pacific Rise and their effluent dispersal », *Nature*, vol. 297, n°5863, 1982, p. 187-191.

[7] ALT, Jeffrey C. « Subsea floor processes in mid-ocean ridge hydrothermal systems », dans HUMPHRIS, Susan E. et collab. (dir). *Seafloor Hydrothermal Vents: Physical, Chemical, Biological and Geological Interactions*, Washington, American Geophysical Union, 1995, p. 85-114.

[8] HANNINGTON, Mark D., Ian R. JONASSON, Peter M. HERZIG et Sven PETERSEN. « Physical and chemical processes of seafloor mineralization at mid-ocean ridges », dans HUMPHRIS, Susan E. et collab. (dir.). *Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*, Washington, American Geophysical Union, 14 1995, p. 115-157.

[9] DESBRUYERES, Daniel et Michel SEGONZAC. *Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna*, Éditions Quae, Versailles, 1997.

[10] AUFFRET, Yves, Jozée SARRAZIN, Pierre- Marie SARRADIN, Jean-Yves COAIL, Laurent DELAUNEY, Julien LEGRAND et collab. « TEMPO-mini: A custom-designed instrument for real time monitoring of hydrothermal vent ecosystems », *Instrumentation Viewpoint*, vol. 8, 2009, p. 17.

[11] BARNES, Chris R., Mairi M. BEST et Adam ZIELINSKI. « The NEPTUNE Canada regional cabled ocean observatory », *Technology*, vol. 50, 2008, p. 3.

[12] BARNES, Chris R., Mairi. M. BEST, Fern R. JOHNSON, Lucie PAUTET et Benoît PIRENNE. « Challenges, benefits, and opportunities in installing and operating cabled ocean observatories: Perspectives from NEPTUNE Canada », *Oceanic Engineering, IEEE Journal of Oceanic Engineering*, vol. 38, n°1, 2013, p. 144-157.

[13] AUFFRET et collab., *op. cit*., p. 17.

[14]Ocean Networks Canada, http://www. oceannetworks.ca, page consultée le 8 décembre 2014.

Annexe IV

Liste des publications et des communications scientifiques

Publications scientifiques

Lelièvre, Y., Sarrazin, J., Marticorena, J., Schaal, G., Day, T., Legendre, P., Hourdez, S. & Matabos, M. (2018). Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with siboglinid tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge. *Biogeosciences*, **soumis**.

Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihály, S., Lee, R.W., Sarradin, P.-M., Arango, C.P. & Sarrazin, J. (2017). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **284**, 20162123. **Accepté**.

Lelièvre, Y., Matabos, M., Sarrazin, J., Dutilleul, P., Larocque, G. & Legendre, P. (2018). Ecological information from seafloor observatories: recommendations and limitations for vent imagery processing. *Marine Environmental Research*, **en préparation**.

Tanaka, H., Lelièvre, Y. & Yasuhara, M. (2018). *Xylocythere sarrazinae* n. sp. from hydrothermal vent field on Juan de Fuca Ridge, with phylogenetic position. **Soumis**.

Bonifácio, P. & Lelièvre, Y. (2018). *Hesiospina legendrei* sp. nov., a new species of Hesionidae (Polychaeta) from hydrothermal vents (Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific). **Soumis**.

Vulgarisations scientifiques

Lelièvre, Y. (2015). Les observatoires fond de mer : une lumière dans la nuit abyssale*. Dire-Université de Montréal,* 24**(2)**, 32–38*.* **Accepté**.

Lelièvre, Y. (2016). Habitats de l'extrême : quand la nature devient une artiste*. Dire-Université de Montréal,* 25**(3)**, 31–36*.* **Accepté**.

Communications

Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J. & Matabos M. (2014). Les observatoires fond de mer : vers une meilleure connaissance de l'écologie des fonds océaniques. Forum Environnement de l'Université de Montréal, Montréal, Canada. **Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J. & Matabos M. (2014). Temporal study of macrofaunal communities associated with a Siboglinidae assemblage using the NEPTUNE-Canada

observatory. Workshop Multidisciplinary Observatories in Vent Ecosystems (MOVE), Brest, Finistère, France. **Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Sarrazin J., Matabos M. & Mihály S. (2015). Impact de la marée sur la dynamique temporelle des communautés de macrofaune associées aux sources hydrothermales. XXVe Symposium du Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada. **Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M. & Sarrazin J. (2016). Aux portes des abysses. 6 ans après… que sont-ils devenus ?, Le Havre, Seine-Maritime, France. **Organisation & Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M. & Sarrazin J. (2016). Les observatoires fond de mer : un nouveau regard sur les abysses. Journée de l'EDSM, Brest, Finistère, France. **Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M., Mihály S., Arango C.P., Lee R.W., Sarradin P-M. & Sarrazin J. (2016). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. Brest CONNECT 2, Brest, Finistère, France. **Communication**.

Lelièvre Y. & Chauvet, P. (2017). Les observatoires fond de mer : vers une meilleure connaissance des écosystèmes profonds. Journée imagerie autour de l'écologie benthique, Brest, Finistère, France. **Communication**.

Lelièvre Y., Legendre P., Matabos M., Mihály S., Arango C.P., Lee R.W., Sarradin P-M. & Sarrazin J. (2017). Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. 6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems (CBE6), Woods Hole, Massachusetts, États-Unis. **Poster**.

Médias

Martin, J. (2017). Marées et tempêtes influencent-elles la vie des animaux des grands fonds ? *Espace presse, Ifremer*. Paris, France. **Entrevue**.

Chabalier, M. (2017). Les marées donnent le rythme. *Sciences Ouest*, n°353-juin 2017. Rennes, France. **Entrevue**.

Spée, M. (2017). Dans les abysses. *Curium*, n°32-septembre 2017. Québec, Canada. **Entrevue**.