

**Diversité et résilience de la méiofaune face à une perturbation induite
sur le champ hydrothermal Lucky Strike à 1700 m de profondeur.**



Kenza Herman

Laboratoire d'accueil :

Laboratoire environnement profond (LEP)

Ifremer Plouzané

Encadrement :

Marjolaine Matabos (Chercheuse en écologie benthique)

Jozée Sarrazin (Chercheuse en écologie benthique)

Pierre-Antoine Dessandier (Chercheur en écologie benthique)

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| Table des matières | 2 |
| Présentation de la structure d'accueil | 3 |
| Introduction | 4 |
| 1 - Un écosystème particulier | 4 |
| 1.1) Environnements profonds | 4 |
| 1.2) Écosystèmes hydrothermaux profonds | 5 |
| 2 - La méiofaune hydrothermale | 8 |
| 3 - Résilience des écosystèmes hydrothermaux | 9 |
| 4 - Objectifs de l'étude | 9 |
| Matériel et méthode | 11 |
| 1 - La mission et le site d'étude | 11 |
| 2 - Plan expérimental | 12 |
| 3 - Traitement des échantillons | 14 |
| 3.1) Extraction et tamisage de la méiofaune à 32 µm et 300 µm | 14 |
| 3.2) Mise en place et test du protocole de sous échantillonnage (sub-samples) | 14 |
| 3.3) Comptage et "picking" | 15 |
| 3.4) Identification des nématodes | 16 |
| 4 - Traitement des données | 17 |
| 4.1) Conditions environnementales | 18 |
| 4.2) Biodiversité et structure des communautés de Montségur | 18 |
| 4.3) Recolonisation des quadrats | 18 |
| Résultats | 19 |
| 1 - Caractérisation et conditions environnementales des habitats étudiés | 19 |
| 2 - Diversité et structure des communautés de référence de l'édifice Montségur | 22 |
| 2.1) Diversité de la méiofaune sur l'édifice Montségur | 22 |
| 2.2) Diversité dans le phylum Nematoda sur l'édifice Montségur | 24 |
| 3 - Caractéristiques des communautés après perturbation | 27 |
| 3.1) Dynamique de recolonisation de la méiofaune | 27 |
| 3.2) Dynamique de recolonisation du phylum Nematoda | 28 |
| Discussion | 30 |
| 1 - Les limites de l'étude | 31 |
| 2 - Caractérisation environnementale de Montségur | 31 |
| 3 - Diversité et structure des communautés de méiofaune de référence sur l'édifice actif Montségur | 33 |
| 3.1) Diversité et structure des communautés de méiofaune | 33 |
| 3.2) Diversité et structure des communautés de nématodes | 34 |
| 4 - Patrons de recolonisation | 36 |
| Conclusion | 39 |
| Remerciements | 40 |
| Bibliographie | 42 |
| Annexes | 54 |

Présentation de la structure d'accueil

L'institut Ifremer, institut de recherche pour l'exploitation de la mer, entièrement dédié à l'océan, est reconnu dans le monde entier comme l'un des tout premiers instituts en sciences et technologies marines. Par la recherche scientifique et technologique, l'innovation et l'expertise, l'Ifremer contribue à la protection et à la restauration des océans, à la gestion durable des ressources et milieux marins, ainsi qu'à l'échange de données et d'informations marines. L'institut mène des recherches du littoral jusqu'aux grands fonds. L'Ifremer est impliqué dans de nombreuses initiatives et programmes scientifiques nationaux, européens et internationaux. Ses laboratoires sont présents sur toutes les façades maritimes de l'hexagone et des outremer.

Les 1500 chercheurs, ingénieurs et techniciens font progresser les connaissances sur l'une des dernières frontières inexplorées de notre planète, l'Océan. Ils contribuent à éclairer les politiques publiques et l'innovation pour une économie bleue durable. Leurs missions consistent aussi à sensibiliser le grand public aux enjeux maritimes. Fondé en 1984, l'Ifremer est un établissement public à caractère industriel et commercial (EPIC) dont le budget avoisine les 240 millions d'euros. Il est placé sous la tutelle conjointe des ministères de l'enseignement supérieur, de la recherche et de l'innovation (MESRI), de la transition écologique et solidaire (MTES), de l'agriculture et de l'alimentation (MAA).

Au sein de l'unité mixte de recherche Biologie et Ecologie des Ecosystèmes Marins Profonds (UMR BEEP), le Laboratoire Environnement Profond (LEP) est constitué de chercheurs, d'ingénieurs, de techniciens, de doctorants et de post doctorants ainsi que des alternants et des stagiaires. L'équipe se caractérise par sa pluridisciplinarité (essentiellement l'écologie, la génétique, la chimie et l'instrumentation), lui permettant d'être l'un des seuls laboratoires exclusivement dédiés à l'écologie des écosystèmes profonds. La mission principale du LEP est de contribuer à la connaissance et à l'exploration des profondeurs des océans par l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes associés aux sources hydrothermales, aux sources de fluides froids et aux milieux sédimentaires dépendant indirectement de la production photosynthétique de surface. Il contribue également au développement et à la validation d'une instrumentation dédiée à l'étude des écosystèmes (machines d'échantillonnage, de mesures, d'observation et d'expérimentation embarquées sur les navires océanographiques et dans les engins submersibles).

Ainsi, le LEP est impliqué dans l'étude des écosystèmes sédimentaires incluant les champs de nodules polymétalliques, les coraux profonds, les canyons sous-marins, les sources froides et les sources hydrothermales.

Introduction

De nos jours, le manque de connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes hydrothermaux limite notre capacité à prédire leur résilience face à des perturbations, qu'elles soient naturelles ou anthropiques. La découverte des sources hydrothermales est relativement récente (1977) et les connaissances acquises sur la structure et le fonctionnement de leurs écosystèmes sont encore parcellaires. Pourtant, les ressources minérales sous-marines, notamment celles associées aux dépôts de sulfures polymétalliques, sont de plus en plus convoitées par l'industrie en raison de leur teneur en métaux stratégiques (Boschen *et al.*, 2013). Accroître nos connaissances sur ces écosystèmes est donc particulièrement important dans un contexte où la demande mondiale en métaux et minéraux utilisés dans divers secteurs (électronique, éolien, automobile) est croissante (Van Dover *et al.*, 2020). Ces milieux profonds sont déjà soumis aux pressions anthropiques, tels que le changement climatique ou la pollution (Ramirez-Llodra *et al.*, 2011, Sweetman *et al.*, 2017) et les protocoles liés à l'exploitation de leurs ressources dans les eaux internationales sont en cours de finalisation, d'où l'urgence de définir la biodiversité qui y est associée. Dans cette conjoncture, il est impératif de multiplier nos efforts afin de mieux comprendre les processus de (re)colonisation de ces habitats suite à une perturbation.

1 - Un écosystème particulier

1.1) Environnements profonds

L'océan profond recouvre plus de 50% de la planète et représente environ 95% du volume habitable de la planète (Ramirez-Llodra *et al.*, 2010). C'est le plus vaste environnement et le plus grand réservoir de carbone sur Terre, il fournit de nombreux services écosystémiques (Ramirez-Llodra *et al.*, 2010 ; Thurber *et al.*, 2014). Notamment, il joue un rôle principal dans l'équilibre climatique, stocke et redistribue la chaleur et le carbone émis par les activités anthropiques dans l'atmosphère (Talley *et al.*, 2016 ; Chen *et al.*, 2022) et absorbe environ 90% de la chaleur générée par la hausse des émissions de gaz à effet de serre (Nations Unies - Action climat, 2023). Ces services jouent un rôle à long terme dans la séquestration du dioxyde de carbone et du méthane ainsi que dans les cycles biogéochimiques et ceux des nutriments. Les chaînes alimentaires dépendent de ces cycles et influencent directement certaines activités économiques telles que la pêche. De plus, l'océan profond fournit de nombreuses ressources, telles que les ressources biologiques exploitées par les pêcheries et les ressources énergétiques dont font partie les hydrocarbures (Le & Sato, 2017). Or, l'océan profond est d'ores et déjà affecté dans sa capacité à absorber de nombreux polluants et déchets provenant des activités humaines (Ramirez-Llodra *et al.*, 2010 ; Levin & Le Bris, 2015 ; Sweetman *et al.*, 2017). Les pressions anthropiques croissantes, avec le développement de nouvelles activités comme l'extraction minière, sont susceptibles de générer de nouveaux impacts dont la portée est difficilement prédictible. Afin de les protéger, il est non seulement essentiel d'accroître nos connaissances fondamentales mais aussi d'informer les politiques et industriels pour une meilleure gestion des écosystèmes associés (Levin *et al.* 2016).

Des études à long terme sont donc nécessaires pour évaluer les impacts potentiels de ces activités futures et pour identifier les menaces qui risquent d'affecter les services écosystémiques que fournissent ces milieux.

Au milieu des années 1800, certains scientifiques ont émis l'hypothèse que les eaux profondes des océans étaient dépourvues de vie (Ricklefs & Relyea, 2019). Ce n'est qu'à la fin des années 1970 que la découverte de denses assemblages de faune aux abords d'une cheminée hydrothermale (dorsale des Galápagos), permet de mettre en avant l'existence d'un écosystème basé sur une source d'énergie alternative liée à la chimiosynthèse (Corliss *et al.*, 1979).

1.2) Écosystèmes hydrothermaux profonds

Au niveau des dorsales océaniques, quand deux plaques tectoniques s'écartent, un nouveau plancher océanique fracturé et fissuré se construit. L'eau de mer froide et oxygénée pénètre dans le manteau lithosphérique, se rapprochant peu à peu d'une chambre magmatique. Cette eau se réchauffe et réagit chimiquement avec les roches environnantes. Ces réactions changent la composition de l'eau. Au cours de cette transformation, l'eau de mer initiale devient anoxique (dépourvue d'oxygène) et enrichie en éléments réduits (ex. sulfures, méthane) et en métaux. Ce nouveau fluide, fluide hydrothermal, a une densité plus faible que l'eau de mer et remonte vers la surface du plancher à travers les anfractuosités de la roche. Au contact de l'eau de mer froide, les sulfures polymétalliques (ex. fer, zinc, cuivre) qu'il contient précipitent, créant petit à petit des accumulations qui prennent la forme de cheminées et de monts hydrothermaux (Hannington *et al.*, 1995). Les fluides purs, qui peuvent atteindre des températures de 400°C, sont émis sous forme de fumeurs noirs, couleur donnée par les particules de sulfures et de métaux. Ces derniers forment un panache qui est ensuite transporté dans l'océan sur de longues distances (Baker, 1994, Figure 1). D'autres manifestations hydrothermales existent, dépendamment du degré de mélange entre l'eau de mer et le fluide enrichi. Ainsi, lorsque ce dernier entre en contact avec l'eau de mer en sub-surface, ou que la transformation de l'eau de mer n'est que partielle, l'activité hydrothermale prend la forme de fumeurs blancs ou d'émissions diffuses (Hannington *et al.*, 1995 ; Bemis & Farough, 2012).

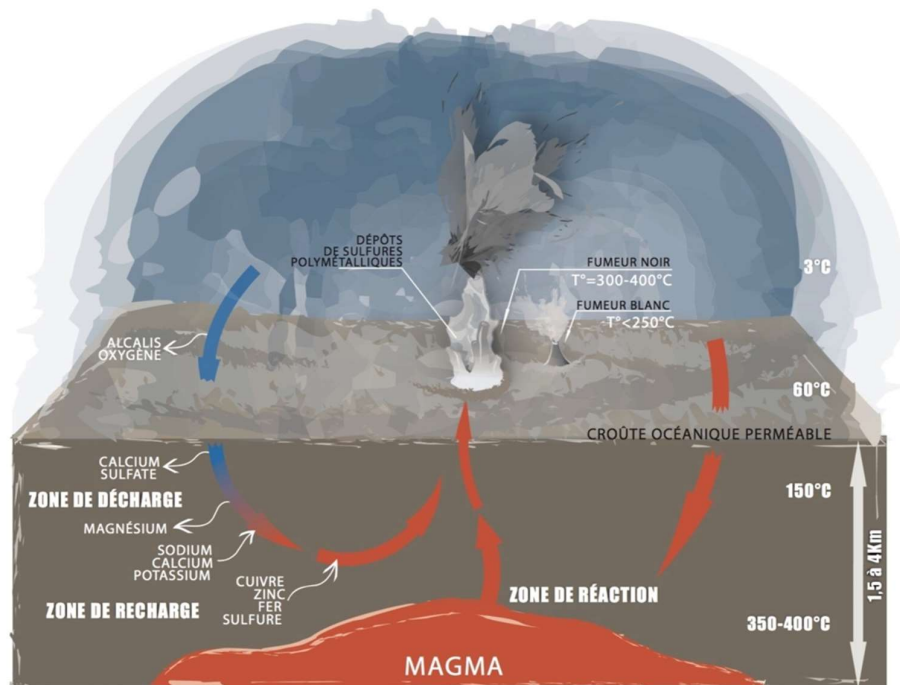


Figure 1. Schéma de la mise en place de la circulation hydrothermale et des interactions eau-roche à la surface du plancher océanique (Sarrazin & Desbruyères, 2015).

En 2020, 613 champs hydrothermaux étaient répertoriés le long des dorsales océaniques et des bassins arrière-arc (Beaulieu & Szafranski, 2020). Une grande diversité morphologique et géologique est observée entre ces différents systèmes hydrothermaux, classés en fonction de la vitesse d'expansion des dorsales. Ainsi, les rides médio-océaniques sont séparées en 5 grandes catégories : ultra lente, lente, intermédiaire, rapide et très rapide (Beaulieu & Szafranski 2020). La dorsale médio-atlantique, lieu de notre étude, présente un taux d'expansion lent avec une vitesse d'expansion comprise entre 2 cm et 5 cm par an (Morel, 1979).

Les sources hydrothermales soutiennent des communautés animales luxuriantes caractérisées par une faible biodiversité mais de fortes biomasses. En effet, alors que la majorité des sources de nourriture des grands fonds marins proviennent de la surface et sont à la base principale de la chaîne alimentaire (Tunnicliffe *et al.*, 1991), celles des écosystèmes hydrothermaux proviennent d'une source d'énergie alternative : l'énergie chimique contenue dans le fluide. Ainsi, via un processus appelé chimiosynthèse, des micro-organismes chimiolithotrophes sont capables d'oxyder les composés chimiques réduits présents dans le fluide hydrothermal en tant que donneurs d'électrons pour se procurer l'énergie nécessaire à la fixation du dioxyde de carbone, produisant ainsi des molécules organiques (Jannasch, 1985). Cette production primaire est à la base des réseaux trophiques associés aux sources hydrothermales, mais également d'autres écosystèmes chimiosynthétiques, comme les sources froides ou les carcasses de baleine.

Les écosystèmes hydrothermaux sont considérés comme des « hotspots » de productivité et de biomasse soutenue par l'importante activité microbienne autotrophe et hétérotrophe (Jannasch, 1985 ; Cathalot *et al.*, 2021). Ces communautés microbiennes peuvent vivre libres, dans l'eau ou sous forme de mattes microbiennes, mais aussi en symbiose avec des espèces de grandes tailles (Childress & Fisher, 1992). Ces espèces symbiotiques, dites ingénieures, sont capables de structurer l'habitat et servent de refuge, de nurserie et de sources de nourriture, permettant ainsi une diversification des niches écologiques (Tunnicliffe, 1991 ; Govenar *et al.*, 2005). Ces symbioses existent dans un grand nombre de phyla comme les vers polychètes siboglinidae et des mollusques gastéropodes dans le Pacifique, ou les moules du genre *Bathymodiolus* et certaines espèces de crevettes dans l'Atlantique (Tunnicliffe, 1991). Les communautés hydrothermales sont principalement composées d'espèces endémiques spécialisées et caractérisées par une diversité spécifique relativement faible comparativement aux communautés environnantes (Tunnicliffe, 1991 ; Van Dover, 2002). Cette faible diversité peut être attribuée aux adaptations anatomiques, physiologiques et comportementales nécessaires pour vivre dans ces conditions extrêmes (Powell & Somero, 1986 ; Sarrazin & Juniper, 1999 ; Hourdez & Lallier, 2006 ; Bates *et al.*, 2010).

Les espèces hydrothermales se répartissent le long du gradient étroit de conditions physico-chimiques générées par le mélange entre fluide hydrothermal et eau de mer en fonction de leur tolérance physiologique, de leurs besoins nutritionnels mais aussi des interactions biotiques, générant ainsi des mosaïques d'assemblages sur les édifices hydrothermaux (Figure 2 - Sarrazin & Juniper, 1999 ; Mullineaux *et al.*, 2003 ; Bates *et al.*, 2005 ; Cuvelier *et al.*, 2009). Plusieurs facteurs abiotiques comme la complexité topographique des zones d'émission, la nature du substrat, les variations de la porosité de la roche influencent également la distribution de la faune (Sarrazin & Juniper, 1999 ; Cuvelier *et al.*, 2009 ; Girard *et al.*, 2020). Sur les édifices complexes, l'interaction des courants benthiques avec la topographie et la position des sorties de fluides jouent aussi un rôle important dans la distribution des espèces, en contrôlant localement l'apport en particules (Girard *et al.*, 2020). Les interactions biotiques sont quant à elles difficiles à quantifier. D'après certaines études, elles jouent un rôle important dans la structure des communautés (Micheli *et al.*, 2002 ; Govenar & Fisher 2007). Le rôle et la capacité des espèces ingénieures, capables de moduler et diversifier les conditions environnementales créant ainsi des niches écologiques, ont été mis en évidence dans plusieurs publications (Johnson *et al.*, 1988 ; Le Bris *et al.*, 2006 ; Govenar & Fisher 2007 ; Lelièvre *et al.*, 2018). Les communautés de méiofaune, jouant un rôle clé entre les compartiments biologiques, restent jusqu'ici encore peu étudiées.



Figure 2. Illustration du gradient étroit de condition physico-chimique généré par le mélange entre fluide hydrothermal et eau de mer. Les moules visibles appartiennent à l'espèce *Bathymodiolus azoricus* et l'eau trouble visible est caractéristique du moirage, expulsion du fluide hydrothermal.

2 - La méiofaune hydrothermale

La méiofaune est constituée de l'ensemble des organismes benthiques de petites tailles (entre 20 μm et 1 mm) se trouvant dans les habitats marins et d'eau douce. Les organismes de la méiofaune sont une partie essentielle des communautés benthiques, ils sont la source de nourriture d'espèces macroscopiques benthiques et pélagiques et ont même la capacité de reminéraliser la matière organique (Schmidt-Rhaesa, 2020). Les nématodes, vers ronds au corps non segmentés, et les petits crustacés benthiques que sont les copépodes, constituent généralement les deux taxons dominant la méiofaune des écosystèmes hydrothermaux. D'autres taxons de méiofaune tels que les ostracodes ou les polychètes se retrouvent en plus faible abondance (Gollner *et al.*, 2010 ; Lelièvre *et al.*, 2018 ; Zeppilli *et al.*, 2018). Jusqu'à présent dans les environnements profonds, seuls quelques phyla tels que les Arthropoda (Acariformes, Copepoda, Cumacea, Isopoda, Ostracoda, Tanaidacea), les Foraminifera (Granuloreticulosa) et les Nematoda ont été répertoriés. Des études récentes, sur la dorsale médio-atlantique, montrent que la méiofaune représente au moins 50% de la diversité totale de la faune hydrothermale, avec des communautés dominées par des nématodes généralistes et des copépodes endémiques (Zekely *et al.*, 2006 ; Sarrazin *et al.*, 2015). Cependant, à grande échelle, la diversité de la méiofaune est encore peu connue. Il existe encore de nos jours des sources hydrothermales au niveau des dorsales médio-océaniques dans lesquelles aucune espèce d'ostracode, de tanaidacés, d'acarien ou de nématode n'a encore été identifiée (Desbruyères *et al.*, 2006). Le rôle des communautés de méiofaune dans le fonctionnement de ces écosystèmes extrêmes a commencé à être évalué récemment dans des études d'écologie hydrothermale (Zeppilli *et al.*, 2015, Alfaro-Lucas *et al.*, 2020). Les schémas de distribution de la méiofaune ne sont pas encore bien compris, pourtant certaines espèces semblent avoir une large distribution. La méiofaune pourrait également représenter un maillon clé dans les processus de recolonisation de ces milieux.

3 - Résilience des écosystèmes hydrothermaux

Le concept de résilience est aujourd'hui entré dans le langage courant. Ce dernier a pourtant été longuement repris et redéfini dans de nombreuses disciplines (Marticorena, 2021). Les définitions du terme résilience font encore aujourd'hui l'objet de nombreux débats (Hodgson *et al.*, 2015 ; Yeung & Richardson, 2016 ; Ingrisch & Bahn, 2018). Dans cette étude, la résilience est définie comme la capacité d'un système à conserver sa structure principale et d'assurer les mêmes fonctions en réponse à des changements induits par une perturbation (Gollner *et al.* 2017 ; Gladstone-Gallagher *et al.*, 2019). Ce concept dépend principalement de deux processus connectés (Côté & Darling 2010 ; McClanahan *et al.*, 2012) :

(1) La résistance écologique (i.e. "ecological resilience") fait référence à la quantité de stress et de perturbation qu'un système est capable de supporter avant de subir des changements d'ordre structurel ou fonctionnel (Gunderson, 2000). (2) Le rétablissement (i.e. "recovery"), désigne la capacité d'un écosystème à retrouver les mêmes conditions que celles de l'état de référence lorsque celles-ci ont été affectées par une perturbation (Lotze *et al.*, 2011).

En 2021, une étude a été réalisée sur 10 cheminées hydrothermales afin de mettre en évidence le caractère unique et la rareté de ces champs mais également leur importance fonctionnelle et leur fragilité. La compilation des résultats de cette étude (Gollner *et al.*, 2021) met en évidence que les caractéristiques liées à la biodiversité de ces sites rendraient une récupération difficile face à une perturbation, du fait de la complexité structurelle, de la biodiversité, des schémas de productivité, ainsi que des services écosystémiques de ces écosystèmes spécifiques. Aussi, la restauration de ces milieux est difficile voire impossible, notamment lorsque l'élimination des ressources présentes équivaut à l'élimination totale de l'habitat (Cuvelier *et al.*, 2018). Les communautés hydrothermales peuvent présenter des capacités de résilience distinctes, liées à des différences observées en termes de biologie des espèces, de composition des communautés, de stabilité des conditions environnementales et de la fréquence d'occurrence des perturbations naturelles majeures (Gollner *et al.*, 2017). A l'heure actuelle, peu de données existent sur le sujet d'où l'importance de mise en place d'expérimentation à petite échelle.

4 - Objectifs de l'étude

Ce stage s'inscrit dans le cadre du projet européen DEEP-REST qui vise à acquérir des connaissances fondamentales sur la structure et le fonctionnement de deux écosystèmes menacés par l'exploitation minière : les sources hydrothermales et les nodules polymétalliques. Il vise également à évaluer la résilience de ces écosystèmes face à des perturbations afin d'améliorer la gestion de l'espace marin et d'assurer la conservation des écosystèmes. Il est basé sur une expérimentation *in situ* initiée en 2017 au niveau de l'édifice Montségur (Figure 3), du champ hydrothermal Lucky Strike le long de la dorsale médio-atlantique dans le cadre du projet H2020 Européen MERCES (Marine Ecosystem Restoration in Changing European Seas). Cette étude vise à évaluer la capacité de récupération naturelle (restauration passive) des communautés de

macrofaune (Thèse de J. Marticorena, 2016-2019) et de méiofaune (Thèse de W. Johnson Da Silva, 2022-2025) hydrothermales suite à une perturbation induite.

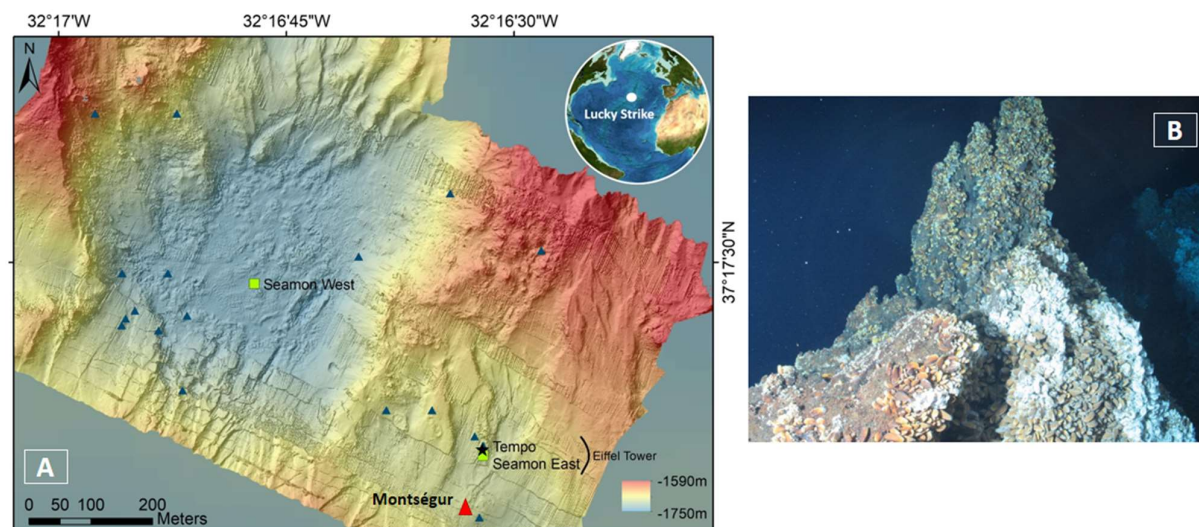


Figure 3. Caractéristiques de l'édifice Montségur. A) Carte de la localisation du champ hydrothermal Lucky Strike et des différents édifices qui y sont associés. B) Photo représentative des moulières observables sur le champ Lucky Strike. Tiré et adapté de Van Audenhaege, 2023 et communications personnelles du LEP, Ifremer.

L'expérimentation réalisée *in situ*, consistait à enlever la faune au sein d'une série de 17 quadrats déployés sur trois types d'habitats : un site hydrothermal actif, une zone sédimentaire périphérique et un édifice inactif afin de suivre la récupération des communautés faunistiques de macrofaune associées aux assemblages de moules *Bathymodiolus azoricus* au cours du temps (2017 - 2019) en lien avec l'environnement (Figure 3 - Marticorena, 2021). Un modèle de succession post-perturbation a été proposé en se focalisant sur la macrofaune (> 300 μm), de l'ouverture d'un nouvel espace de colonisation jusqu'à l'atteinte d'une communauté climax.

Ce stage vient en soutien au projet de thèse de William Johnson Da Silva (2022-2025) qui met l'accent sur l'étude du compartiment de la méiofaune. Les quatre grands objectifs définis pour la thèse sont (i) d'évaluer la capacité de récupération des communautés de méiofaune, (ii) de comparer les résultats obtenus avec ceux des communautés de macrofaune, (iii) de compléter le modèle de succession, et (iv) *in fine* de développer des indicateurs de perturbation et d'évaluation de l'état écologique de l'écosystème en se focalisant sur certains traits fonctionnels (stades de reproduction, complexité du réseau trophique) au cours des étapes de la succession.

Dans ce cadre, l'objectif principal de ce stage est de suivre la dynamique de recolonisation de la méiofaune hydrothermale des zones impactées et de caractériser les paramètres abiotiques influant les processus de recolonisation. Cette étude se concentre sur 6 des 21 échantillons provenant uniquement de la zone hydrothermale active. Quatre d'entre eux concernent l'analyse des communautés avant et 1 an après la perturbation (pré et post impact) et les deux derniers l'analyse des communautés avant et 2 ans après la perturbation. La description de la structure des

communautés de méiofaune via l'analyse des échantillons biologiques fournira des informations sur l'évolution temporelle de l'abondance et de la diversité au sein des assemblages étudiés et ce, en fonction des variables environnementales mesurées et du temps après perturbation. Les résultats de cette recherche permettront l'étude comparative des différents compartiments faunistiques et seront intégrés dans un contexte plus large de succession écologique hydrothermale et discutés dans le cadre actuel d'exploitation minières et de pression sociétale.

Matériel et méthode

Cette étude s'est concentrée sur la fraction fine, 32 - 300 μm de la faune, largement dominée par des organismes communément décrits dans la méiofaune (20 μm - 1 mm). Pour des raisons de simplicité de lecture, nous utiliserons par la suite dans ce rapport le terme de méiofaune pour cette fraction (32 - 300 μm). La méiofaune des échantillons se trouvant entre 300 μm et 1 mm sera considérée au sein de la thèse de W. Johnson Da Silva, cette fraction ayant déjà été traitée auparavant (Marticorena, 2021).

1 - La mission et le site d'étude

En 2010, pour la première fois, un système d'observation non câblé a été déployé sur le champ hydrothermal Lucky Strike, le long de la dorsale médio-atlantique. Ce champ se situe au sud du point de jonction triple des Açores, où se rencontrent les plaques tectoniques nord-américaine, africaine et eurasiennne (Desbruyère *et al.*, 2001). Il est localisé à 1700 m de fond au sommet d'un volcan axial et se compose d'un lac de lave fossilisé entouré d'une vingtaine d'édifices hydrothermaux actifs (Ondreas *et al.*, 2009). La zone d'étude de ce projet fait partie de la Zone Économique Exclusive du Portugal et d'une « Zone Marine Protégée » (OSPAR). Cet observatoire (EMSO-Açores), est une des composantes de l'infrastructure européenne EMSO ERIC (European Multidisciplinary Seafloor and water column Observatory). Il vise à acquérir des données sur des séries temporelles afin d'en connaître plus sur les processus hydrothermaux, tectoniques, volcaniques et les écosystèmes qui y sont associés. Des campagnes en mer telles que MoMARSAT sont réalisées chaque année afin d'assurer la maintenance de l'observatoire mais aussi de récolter des données environnementales et biologiques au niveau des différents sites.

Tableau 1. Caractéristiques importantes du prélèvement des échantillons effectués lors des campagnes MoMARSAT.

| Campagne | Navire | Plongée | Submersible | Date | Echantillon | Surface échantillonnée (cm ²) |
|---------------|----------------|---------|-------------|-------|-------------|---|
| MoMARSAT 2017 | Pourquoi pas ? | 673-7 | Victor 6000 | 20/07 | C1a | 886.9 |
| MoMARSAT 2017 | Pourquoi pas ? | 672-6 | Victor 6000 | 19/07 | C1b | 899.9 |
| MoMARSAT 2017 | Pourquoi pas ? | 669-3 | Victor 6000 | 14/07 | C2b | 817.7 |
| MoMARSAT 2018 | Atalante | 700-5 | Victor 6000 | 16/08 | C1a | NA |
| MoMARSAT 2018 | Atalante | 700-5 | Victor 6000 | 16/08 | C1b | NA |
| MoMARSAT 2019 | Pourquoi pas ? | 1943-5 | Nautile | 17/06 | C2b | NA |

C'est donc au cours de ces campagnes que l'expérimentation visant à caractériser la résilience des communautés hydrothermales a été mise en place en 2017 (Tableau 1). L'ensemble des échantillons traités proviennent de l'édifice actif Montségur situé au sud-est du champ hydrothermal Lucky Strike au niveau de la dorsale médio-atlantique (Figure 4). Il s'agit d'un mont de sulfures mesurant entre 5 et 7 mètres de haut, il s'étend sur une surface de 24 m x 16 m sur du "slab"¹ hydrothermal (Langmuir *et al.*, 1997 ; Barreyre *et al.*, 2012 - Figure 4). Les campagnes océanographiques MoMARSAT 2018 et 2019 ont permis de suivre l'évolution *in situ* de cette expérimentation (Sarradin & Cannat, 2017 ; Cannat, 2018 ; Sarradin & Legrand, 2019).

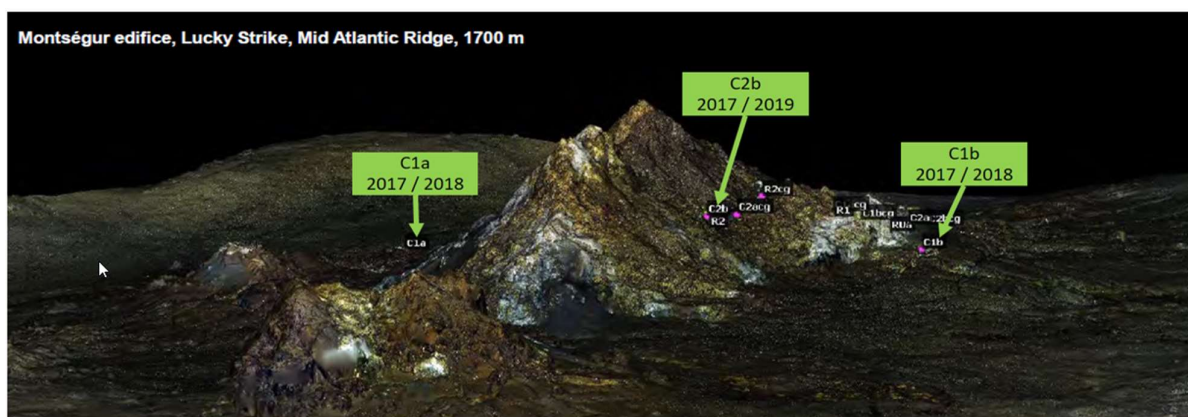


Figure 4. Représentation 3D de l'édifice actif Montségur avec l'emplacement des 12 différents échantillons effectués lors de la campagne MoMARSAT 2017. Les encadrés verts représentent les sites dont les échantillons ont été utilisés et analysés dans cette étude.

2 - Plan expérimental

L'expérimentation a été réalisée sur 12 quadrats au total, au niveau du site actif. Au vu du temps imparti pour le stage, seulement 3 quadrats de 25 x 25 cm (C1a, C1b, C2b) ont été considérés. Ces derniers ont été entièrement défaunés en 2017 et ré-échantillonnés un an (en 2018 : C1a, C1b) et deux ans (en 2019 : C2b) après la perturbation, ceci totalisant donc 6 échantillons : C1a - 2017, C1b - 2017, C2b - 2017, C1a - 2018, C1b - 2018, C2b - 2019. Les 3 premiers échantillons prélevés en 2017, correspondent à l'état de référence de ces assemblages (Figure 5). La faune a ensuite été ré-

¹ Le slab est composé d'une consolidation de matériel volcanique et hydrothermal. Il comprend des fragments de verre basaltique et des cristaux de plagioclase, incrustés dans de la barytine et de la silice (Langmuir *et al.*, 1997)

échantillonnée en 2018 sur les C1 (2 échantillons) et en 2019 sur le C2 (1 échantillon). Les échantillons C1 de 2018 correspondent donc aux prélèvements réalisés un an après la perturbation induite sur les quadrats C1a - 2017 et C1b - 2017. L'échantillon C2b de 2019 correspond aux prélèvements réalisés deux ans après la perturbation induite sur le quadrat C2b - 2017. L'ensemble des échantillons ont été récoltés grâce à la pince hydraulique et des aspirateurs à faune des engins submersibles Victor6000 (ROV) et Nautilie (sous-marin habitable) mis à l'eau depuis les navires océanographiques L'Atalante et Pourquoi Pas ?. Durant l'échantillonnage, des images à haute définition des surfaces échantillonnées ont été réalisées afin de calculer l'aire d'échantillonnage pour chaque assemblage.

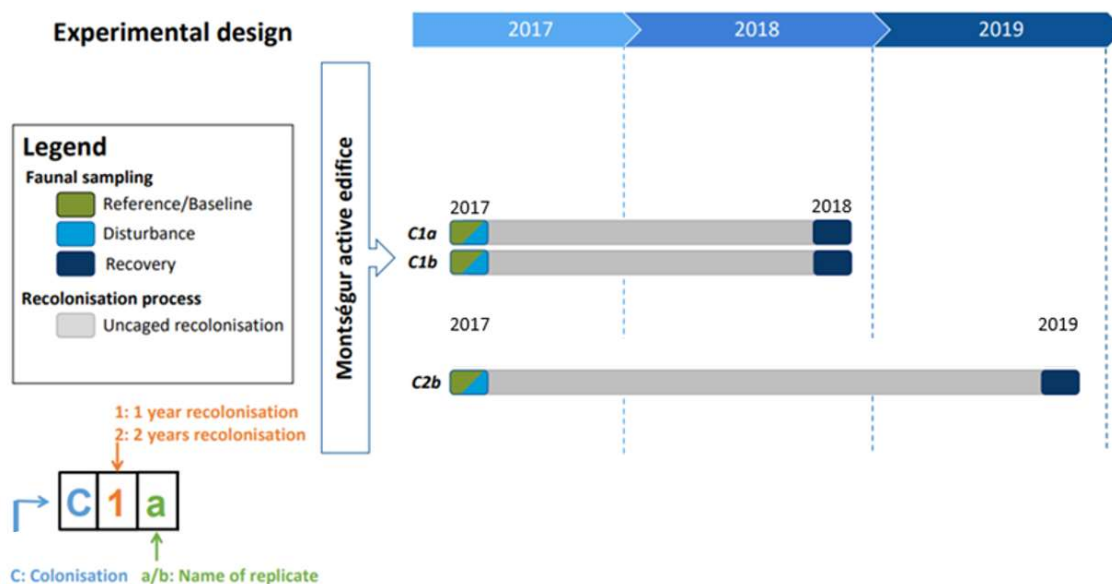


Figure 5. Résumé du plan d'expérience mis en place pour le suivi de la structure des communautés hydrothermales en réponse à une perturbation induite. Les carrés bleus/verts représentent l'échantillonnage initial des quadrats et le TO de la perturbation (défaunation). Les rectangles bleus foncés représentent la période de recolonisation étudiée pour chaque quadrat. Les quadrats nommés C1 et C2 (quadrats expérimentaux) ont subi une défaunation en 2017 et ont été ré-échantillonnés respectivement 1 an et 2 ans après la perturbation. Tirée et adaptée de la thèse de Julien Marticorena (2021).

En parallèle à cette récolte de faune, une caractérisation physico-chimique des habitats a été réalisée sur chacun des quadrats. Des mesures *in situ* de concentrations en dioxygène (O₂) ont été mesurées avec une optode et celles du fer total (TdFe) et des sulfures totaux (TdS) dissous à l'aide de l'analyseur chimique *in situ* CHEMINI (Vuillemin *et al.*, 2009). Pour ces variables, trois mesures ont été réalisées en trois points différents, - un au centre et deux autres aux coins - dans chaque quadrat afin de rendre compte de l'hétérogénéité à petite échelle. Le système de prélèvement d'eau PEPITO a lui permis de filtrer et d'échantillonner du fluide afin d'obtenir des mesures de pH et de concentration en cuivre (Cu), zinc (Zn) et méthane (CH₄) après analyses en laboratoire. Un prélèvement par quadrat a été effectué. La température a été mesurée en deux points différents sur chaque quadrat toutes les deux heures, pendant un an grâce à des sondes autonomes iButtonsTM.

3 - Traitement des échantillons

Pour l'ensemble des échantillons, un tamisage a été réalisé à bord du bateau sur un tamis de 300 μm pour séparer la faune de grande taille (macrofaune) et la partie supérieure de la méiofaune (faune entre 300 μm et 1 mm (thèse de Julien Marticorena, 2021). Cette partie a été préservée en alcool 96%. La faune de plus petite taille (20 μm -300 μm) a été récoltée sur un tamis de 20 μm . Une fois au laboratoire, l'ensemble des échantillons a été passé sur un tamis de 32 μm permettant ainsi d'éliminer une partie de la matière organique et de suivre le protocole établi à l'échelle internationale (Autorité internationale des fonds marins) pour l'étude de la méiofaune dans un contexte de pression minière (Lins *et al.*, 2021).

3.1) Extraction et tamisage de la méiofaune à 32 μm et 300 μm

La première étape de ce stage a consisté à la mise en place d'un protocole systématique permettant l'acquisition de données d'abondance, de diversité et de biomasse de la méiofaune. Les analyses réalisées au cours de ce stage se focalisent sur le groupe des nématodes, l'un des groupes les plus abondants de la méiofaune sur le site d'étude (Sarrazin *et al.*, 2015, Zeppilli *et al.*, 2015).

Une fois l'ensemble des échantillons tamisés, une extraction à l'aide du polymère de silice colloïdale (Ludox) a été réalisée afin de séparer les organismes du sédiment, encore présents dans les échantillons. Le protocole détaillé est consultable en annexe 1 de ce rapport. Une fois cette étape réalisée, nous possédons donc les échantillons originaux contenant le sédiment après extraction avec la fraction se trouvant entre 20 μm et 32 μm et les échantillons après extraction contenant la méiofaune entre 32 μm et 300 μm . Ces derniers ont été colorés avec une goutte de phloxine afin de faire apparaître plus facilement à la loupe les organismes présents à identifier (figure 7).

3.2) Mise en place et test du protocole de sous échantillonnage (sub-samples)

Après la réalisation des extractions de l'ensemble de nos échantillons, beaucoup de matière organique était encore présente, rendant l'étude de la totalité des échantillons difficile. Il a donc été choisi de réaliser un sous-échantillonnage. Pour 100 ml de volume total par échantillon, 50 ml uniquement ont été étudiés afin ensuite d'extrapoler les résultats obtenus pour obtenir l'abondance totale. Toutefois, afin de s'assurer de la robustesse de ce protocole, la totalité d'un échantillon a été compté (C2b - 2019 - Annexe 2), puis séparé en deux, et les individus présents dans les deux sous-échantillons de 50 ml ont été recomptés. Ce comptage a été réalisé en utilisant des cuves de Dollfus divisées en petits carrés, une loupe binoculaire, une aiguille nous permettant de bouger la matière organique cachant parfois des individus et un compteur. Les résultats obtenus ont montré que le protocole pouvait être appliqué, car pour le comptage d'un sous-échantillon de 50 ml, quasiment la moitié du nombre total d'individus (i.e 303 et 329) a pu être observée, de même en termes de richesse taxonomique (i.e. 7 vs 7).

3.3) Comptage et "picking"

Une fois le protocole de sous-échantillonnage validé, l'ensemble des 6 échantillons a été divisé en deux pots contenant chacun 50 ml de l'échantillon initial. Ce procédé a été réalisé à l'aide d'un bécher de 100 ml et d'une micro-pipette de 5 ml. Au total, 10 prélèvements de 5 ml ont été effectués pour chaque échantillon afin d'équilibrer les deux sous-échantillons formés. Il est à noter qu'entre chaque prélèvement à la micropipette, l'échantillon était parfaitement homogénéisé manuellement. Cette homogénéisation a permis une représentation optimale de l'abondance et de la diversité des phyla dans les 2 sous-échantillons. Les 6 pots contenant les 50 ml qui n'ont pas été comptés au cours de ce stage ont été réservés afin que l'étudiant en thèse (William Johnson Da Silva) puisse s'en servir par la suite.

L'ensemble des 6 pots contenant la moitié de l'abondance initiale de méiofaune ont été analysés à l'aide d'une cuve et d'une loupe binoculaire. À l'aide de pinces fines et dures, chaque organisme vivant observé a été compté, prélevé et déposé dans un microtube en les classant par "morpho-espèce" en fonction de la première identification faite directement à la loupe. Cette étape est appelée "picking" (Figure 7). Pour le phylum des nématodes, un total de 300 individus pour chaque échantillon a été extrait et isolé dans un microtube. Pour le phylum des copépodes, 200 individus par échantillon ont été extraits. Les naupliis n'ont pas été extraites car difficiles à identifier. Il est à noter que pour certains échantillons l'abondance des individus ne dépassent pas ce nombre fixé. Pour l'échantillon C2b - 2019, uniquement 213 nématodes ont été comptés, la deuxième partie des 50 ml réservée pour la thèse de William Johnson Da Silva a donc dû être observée afin de récupérer le nombre d'individus manquant (87 individus). Une fois cette étape réalisée, nous possédons donc les échantillons originaux, les échantillons après extraction et les microtubes contenant les "morpho-espèces" de la faune extraite (Figure 6).

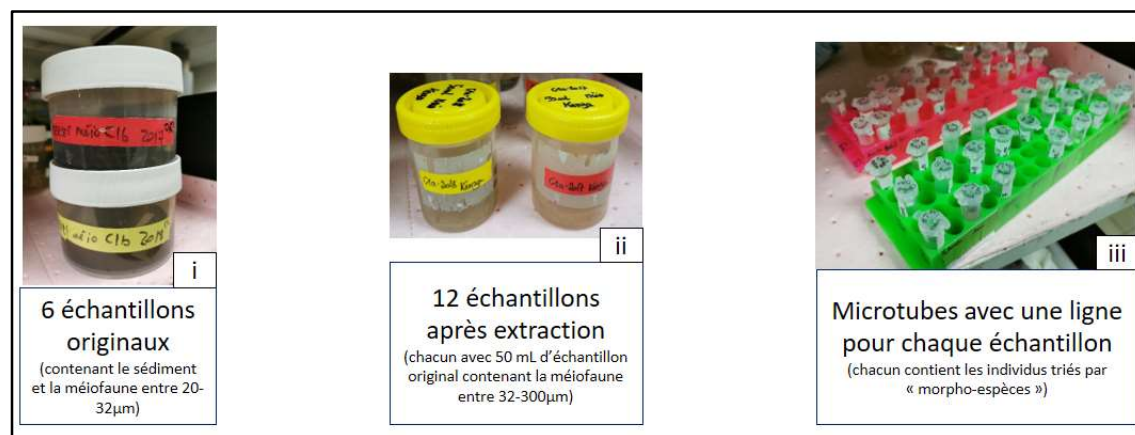


Figure 6. Récapitulatif des échantillons obtenus à la fin de l'étape du comptage : (i) les **6 échantillons originaux** contenant le sédiment après extraction et la partie se trouvant entre 20 μ m et 32 μ m, (ii) les **échantillons après extraction** (x 12) contenant la **première partie** (50 mL) et la **deuxième partie** (50 ml) de la méiofaune entre 32 μ m et 300 μ m (cette dernière mise de côté pour la thèse de William), (iii) les **supports de microtubes** avec pour chaque ligne les tubes correspondant au "picking" des 50 premiers ml d'un unique échantillon, ces tubes contenant les individus triés par "morpho-espèces".

Pour l'identification des individus, nous nous sommes focalisés sur les nématodes car il s'agit souvent du groupe le plus abondant de ces écosystèmes et l'expertise de l'identification est présente au laboratoire. Une analyse taxonomique jusqu'au genre de chaque individu a été réalisée.

3.4) Identification des nématodes

Sur les 300 nématodes extraits de chaque échantillon, environ 150 ont été montés sur lame et identifiés à l'aide d'un microscope. Une marge de 150 nématodes est nécessaire afin de pouvoir refaire des lames suite à de possibles erreurs de manipulations (écrasement, perte, inidentifiable - Danovaro, 2010). Les 150 nématodes identifiés au genre correspondent à ceux récupérés à l'issue du processus de fixation à la glycérine. En effet, sur les 300 initialement échantillonnés, de nombreux ont été "perdus" lors de la manipulation .

Pour faciliter l'identification des nématodes, un protocole standard de fixation a été réalisé en utilisant la méthode glycérine-éthanol de Seinhorst (1959), modifiée par De Grisse (1965/1969). Le principe de ce protocole est de transférer les nématodes fixés au formol peu à peu vers de la glycérine pure. Pour ce faire, trois solutions De Grisse ont été utilisées (solution I, solution II et solution III) contenant respectivement 99 % de formol pour 1 % de glycérine, 95 % d'éthanol pour 5 % de glycérine puis 50 % d'éthanol pour 50 % de glycérine. Le processus a été réalisé à l'étuve afin de permettre la création d'une atmosphère "d'éthanol" permettant l'évaporation du formol et l'entrée de la glycérine dans les tissus des individus. L'ensemble de la manipulation a duré trois jours. Après ce processus, et pour chaque échantillon, les nématodes ont été montés sur des lames (20 individus par lame, divisés sur 2 lamelles) puis identifiés jusqu'au genre et photographiés à l'aide d'un microscope (Leica DM 2500 LED, grossissement à l'huile x 100) réalisant des clichés à haute résolution (caméra Leica DMC 4500).

Pour l'identification des nématodes, plusieurs caractéristiques principales sont cruciales pour déterminer le genre observé : la cuticule, la cavité buccale, l'aspect de l'amphide, les setæ, les suppléments, l'aspect de la queue, le système reproductif et enfin l'aspect du spicule et du gubernaculum pour les mâles (Annexe 3).

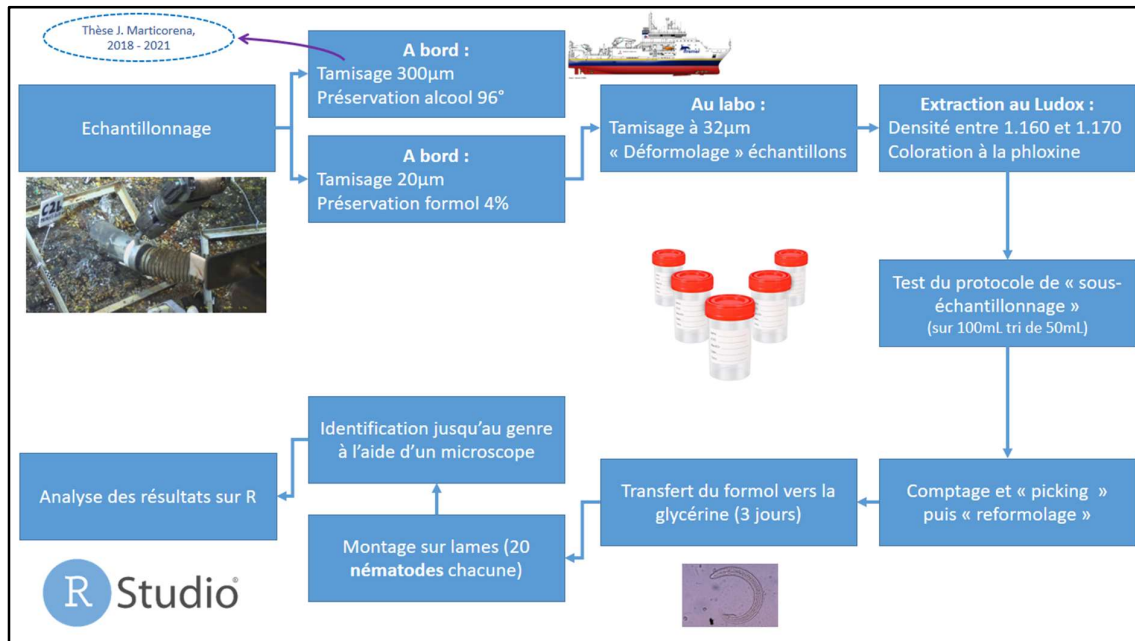


Figure 7. Schéma de traitement de la méiofaune appliqué dans cette étude.

4 - Traitement des données

Les résultats d'abondance des taxons de méiofaune ont au préalable été extrapolés, soit multipliés par 2 pour un total de 100 ml, en vue d'obtenir une estimation de l'abondance totale pour chaque échantillon. Les analyses réalisées pour obtenir les courbes de raréfaction n'ont pas été basées sur les données extrapolées car il s'agissait ici de tester l'efficacité même du protocole. Pour l'identification des genres de nématodes, environ 150 individus ont été identifiés pour chaque échantillon. Les analyses multivariées étant basées sur les abondances relatives, l'extrapolation des données n'affecte pas les résultats. Ces données ont été laissées brutes pour les analyses car il est considéré qu'à partir d'un certain nombre d'identifications (150 pour les nématodes - Danovaro, 2010), les analyses qui en découlent sont représentatives de la diversité de genres présente dans les échantillons. Enfin, pour l'ensemble des résultats, les spécimens regroupés sont le nom de "nauplii" n'ont pas été pris en compte. En effet, il s'agit d'un stade juvénile pouvant appartenir à plusieurs taxons (copépodes, ostracodes ou autres). Les abondances brutes obtenues à l'issue du comptage en laboratoire sont disponibles en Annexe 4.

L'ensemble des analyses a été réalisé dans l'environnement R (R.4.2.2).

4.1) Conditions environnementales

La température mesurée par les sondes présente sur iButtonsTM a été utilisée pour caractériser chaque assemblage/quadrat. En outre, les concentrations moyennes d'oxygène, de méthane, de fer et de sulfures dissous mesurés avant la perturbation ont été utilisées pour caractériser la variabilité spatiale des facteurs abiotiques entre les différents quadrats. Une analyse en composantes principales (ACP) a été construite avec la totalité des variables environnementales afin de représenter les conditions environnementales des quadrats et de déterminer quelles

variables représentaient la plus grande partie de la variance observée. Il est à noter que dans le Tableau 2, pour les valeurs marquées en dessous du niveau de détection pour la concentration en fer, une valeur par défaut de 0,001 μm a été attribuée à la place des valeurs manquantes (BDL - Below Detection Level). Les corrélations entre les différentes variables ont été explorées avec le coefficient de corrélation de Spearman. L'ensemble de ces analyses a été rendu possible grâce aux packages FactoMineR et factoextra dans R (Kassambara & Mundt, 2009).

4.2) Biodiversité et structure des communautés de Montségur

Cette étude est la première à caractériser les communautés de méiofaune associée à l'édifice actif Montségur. Une série d'analyses a donc été menée afin de caractériser les assemblages de méiofaune de référence et d'évaluer l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de l'édifice. Par conséquent, seule la méiofaune des quadrats échantillonnés en 2017 a été prise en compte pour ces analyses (C1a - 2017 / C1b - 2017 / C2b - 2017). Les communautés post-perturbation sont représentées par les échantillons de 2018 et 2019 (C1a - 2018 / C1b - 2018 / C2b - 2019). Des courbes de raréfaction des individus appartenant à la méiofaune et des genres de nématodes identifiés ont été calculées pour chaque échantillon, afin de vérifier la robustesse de l'effort d'échantillonnage et caractériser la diversité globale. La richesse spécifique (S), l'indice de Shannon (H'), l'indice d'équitabilité de Pielou (J) et la densité totale en individus par cm^2 ont été calculés à l'aide des packages vegan et SciViews dans R (Oksanen *et al.*, 2019). Pour la densité totale, les valeurs de surface utilisées sont celles évaluées au sein de la thèse de Julien Marticorena. Des analyses d'abondance relative ont également été réalisées sous Excel, elles ont été calculées à partir des données d'abondance obtenues (Annexe 5).

4.3) Recolonisation des quadrats

La diversité avant et après perturbation a été comparée grâce aux calculs des indices de diversité (i.e. richesse spécifique (S), indice de Shannon (H'), indice d'équitabilité de Pielou (J) (Figure 8). Des analyses multivariées ont permis de caractériser la structure des communautés au sein de l'édifice. Celles-ci ont été effectuées sur les données d'abondance d'espèces préalablement transformées par Hellinger (racine carrée de l'abondance relative de chaque espèce/taxon). Afin d'évaluer l'hétérogénéité spatiale de la distribution de la méiofaune à l'échelle de l'édifice, deux analyses canoniques de redondance (RDA) ont été utilisées, l'une sur les données de méiofaune et l'autre sur les genres de nématode, en fonction des variables environnementales retenues par une sélection prospective (forward.sel) grâce au package vegan (Oksanen *et al.*, 2019). Cette analyse permet d'évaluer le rôle des conditions abiotiques sur la structure des communautés. La significativité de ces deux RDA a été testée par un test ANOVA, sur les deux modèles et en fonction des axes et des facteurs environnementaux de chacun. Pour observer l'effet du temps après la perturbation, une variable binaire "année" a été ajoutée.

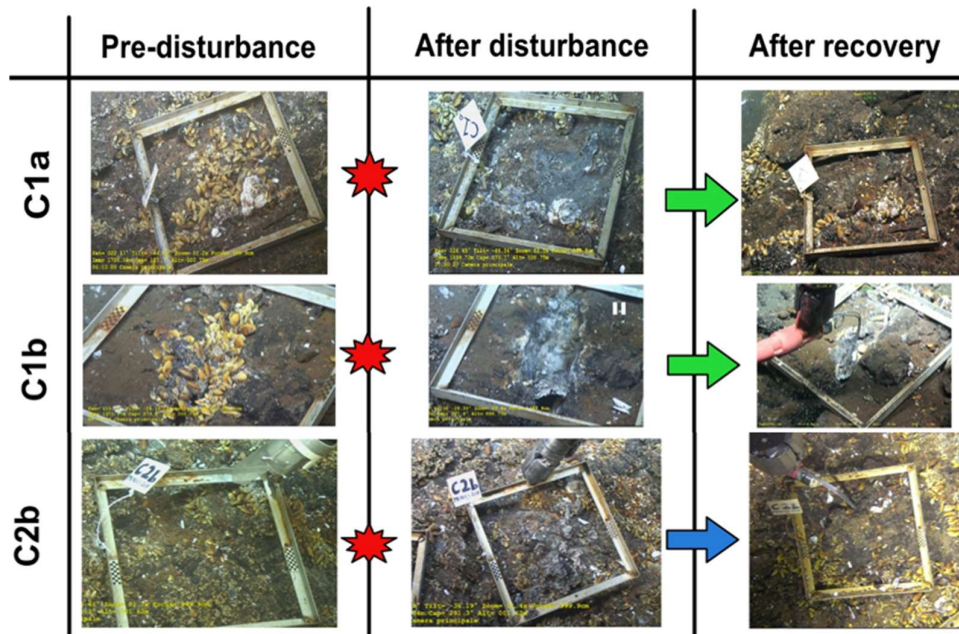


Figure 8. Représentation visuelle des quadrats avant, après la perturbation et au début de la recolonisation 1 an après pour le C1a et le C1b et 2 ans après pour le C2b. Tiré et adapté de Marticorena, 2021.

Résultats

1 - Caractérisation et conditions environnementales des habitats étudiés

Les températures moyennes calculées sont toutes plus hautes ($> 6.1\text{ }^{\circ}\text{C}$) que celles de l'eau de mer de fond mesurées à Lucky Strike ($4.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$) et la présence de sulfure, méthane et fer ont été détectées.

Tableau 2. Conditions environnementales des différents quadrats déployés sur l'édifice Montségur (champ hydrothermal Lucky Strike, dorsale médio-atlantique) en 2017, 2018 et 2019 : température moyenne (T.avg), température écart-type (T.sd), température maximum (T.max), température minimum (T.min), obtenues avec les iButtonsTM et Oxygène (O2), sulfure total dissous (TdS), fer total dissous (TdFe), obtenus par l'analyseur CHEMINI. Le méthane (CH4) et le pH ont été mesurés par l'analyse des échantillons prélevés avec l'échantillonneur d'eau PEPITO.

| Quadrat | | C1a - 2017 | C1a - 2018 | C1b - 2017 | C1b - 2018 | C2b - 2017 | C2b - 2019 |
|--------------|------------|-------------|--------------|-------------|--------------|-------------|--------------|
| Température | T.avg (°C) | 6.1 | 6.0 | 6.4 | 5.2 | 5.3 | 5.2 |
| | T.sd (°C) | 0.3 | 0.3 | 0.4 | 0.3 | 0.2 | 0.5 |
| | T.min (°C) | 5.1 | 5.1 | 4.6 | 4.6 | 5.00 | 4.5 |
| | T.max (°C) | 7.1 | 7.1 | 10.6 | 8.6 | 6.1 | 6.5 |
| Moyenne ± SD | O2 (µM) | 207.4 ± 0.1 | 224.1 ± 0.76 | 206.2 ± 1 | 222.2 ± 1.77 | 205.2 ± 0.5 | 205.3 ± 0.62 |
| | TdS (µM) | 3.2 ± 0.8 | NA | 10.8 ± 14.7 | NA | 3.8 ± 3.8 | 0.6 ± 0.16 |
| | TdFe (µM) | 0.2 ± 0.1 | BDL | 0.3 ± 0.3 | BDL | 0.9 ± 0.4 | 0.4 ± 0.17 |
| | CH4 (µM) | 0.7 | 0.8 | 1.1 | 0.7 | 0.4 | NA |
| | pH | 7.6 | 7.8 | 7.4 | 6.6 | 7.8 | NA |

| | | | |
|-----|------------------------|----|------------|
| NA | No data available | SD | Ecart-type |
| BDL | Bellow Detection Limit | | |

La température moyenne dans les différents quadrats de Montségur a varié entre 5,2 °C et 6,4°C (Tableau 2) sur les différentes années. Le quadrat C1b en 2017 est celui présentant la température maximale la plus élevée (10,6 °C), mais également les concentrations de sulfure (10,8 ± 14,7 µM) et de méthane (1,1 µM) les plus élevées. Les concentrations en sulfure et méthane demeurent relativement faibles sur le reste des quadrats avec peu de variations, soit entre 0,6 et 3,8 µM pour le sulfure et 0,4 et 0,8 µM pour le méthane. Le quadrat C1a en 2018 affiche la concentration en dioxygène la plus élevée ainsi que le pH le plus élevé. Le pH varie entre 7,4 et 7,8 en fonction des quadrats excepté pour le quadrat C1b en 2018 avec un pH plus faible de 6,6.

Si uniquement les variables des conditions initiales sont observées (C1a 2017, C1b 2017 et C2b 2017), les concentrations en O2 et les valeurs de pH sont globalement les mêmes pour les trois quadrats de référence. La concentration en fer était plus élevée sur le quadrat C2b (Tableau 2).

Les températures varient peu. Seul le quadrat C1b a vu une baisse de plus de 1°C température entre 2017 et 2018, passant de 6,4 °C à 5,2 °C en température moyenne. Le taux de dioxygène a augmenté pour deux quadrats sur trois. Du fait d'un grand nombre de valeurs manquantes, il n'est pas possible de décrire la tendance du sulfure dissous (TdS) pour les quadrats C1a et C1b. Toutefois, le TdS a diminué entre 2017 et 2019 pour le quadrat C2b. Le fer dissous (TdFe) a diminué pour l'ensemble des quadrats au cours du temps, la valeur était d'ailleurs en-dessous du niveau de détection en 2018 pour C1a et C1b. Deux sondes de température séparées de ± 10 cm déployées sur chaque quadrat ont été utilisées pour caractériser la variabilité spatiale et temporelle des conditions abiotiques à des échelles fines. Alors que les températures étaient homogènes au sein des quadrats C1a et C2b, une forte variabilité des températures dans le gradient spatial étroit (quelques centimètres) a été observée pour le C1b (Annexe 6).

Une distinction entre les différents habitats correspondant aux quadrats a été mise en évidence par l'Analyse en Composantes Principales (ACP). Le premier axe explique 40.93 % de la variance totale des conditions abiotiques et distingue les quadrats C1b et C2b, tandis que l'axe 2 en explique 24.48 % et distingue les conditions de C2b-2019 et C1b-2018 des autres (Figure 9). Le cercle de corrélation de l'ACP a montré que le premier axe était principalement corrélé avec l'influence du fluide hydrothermal, associé à des températures, des concentrations de TdS et CH₄ plus élevées et des valeurs de pH plus faibles. Les concentrations de fer (TdFe.mean) et de dioxygène affichent des résultats plus surprenants mais sont peu corrélés avec les deux axes (Figure 9).

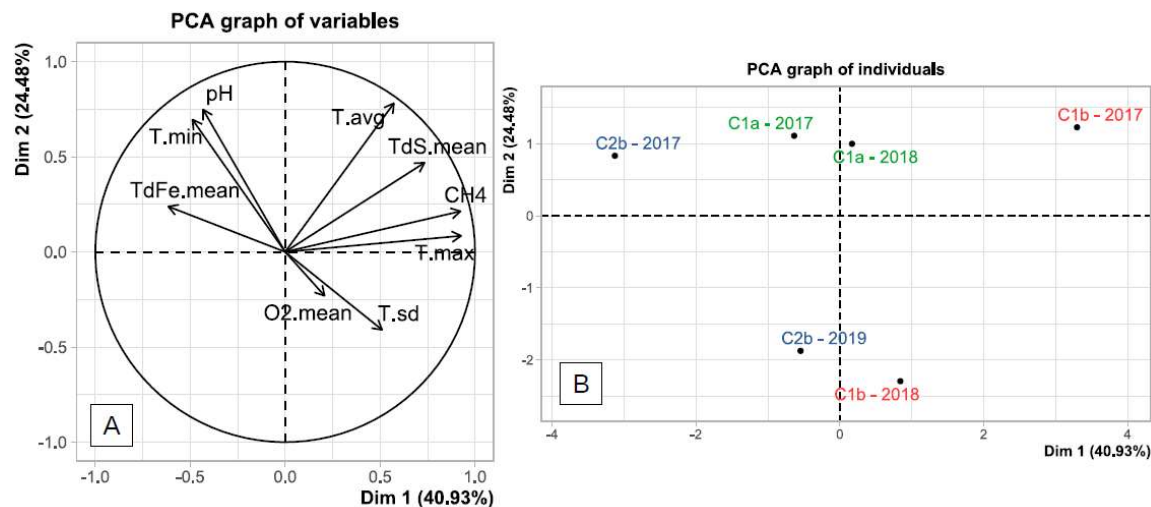


Figure 9. Analyse en Composantes Principales (ACP) des variables environnementales mesurées sur les 3 quadrats étudiés sur le site actif Montségur au niveau du champ hydrothermal Lucky Strike (dorsale médio-atlantique) de 2017 à 2019. **A)** Cercle de corrélation des variables utilisées pour construire l'ACP sur les deux premiers axes principaux. **B)** Projection des différents échantillons dans l'espace formée par les deux premiers axes principaux.

Pour le test de corrélation de Spearman, il est observé une corrélation positive (ρ proche de 1) entre la température maximale et la concentration moyenne de méthane ($R^2 = 0.666$ et p -value = 0.2189), entre la température minimale et le pH ($R^2 = 0.729$ et p -value = 0.1614), de même pour la température moyenne et la concentration moyenne de sulfures dissous ($R^2 = 0.8$ et p -value = 0.2). Toutefois, malgré des coefficients élevés, les corrélations entre les différentes variables n'étaient pas significatives. Aussi, l'absence de significativité, les coefficients de corrélations et l'ACP suggèrent que le méthane et le pH sont corrélés à la température. Aussi, la présence de NA (valeurs Non Applicables) rendant difficiles certaines analyses telles que les Analyses de Redondance (RDA), ces variables ainsi que le pH ont été retirés par la suite. La température sera considérée comme un proxy du fluide hydrothermal.

2 - Diversité et structure des communautés de référence de l'édifice Montségur

Dans cette section, uniquement les échantillons collectés en 2017 seront considérés afin de caractériser la diversité et la structure de communautés de méiofaune de référence associées à

l'édifice actif Montségur. Les abondances brutes obtenues à l'issue du comptage sont disponibles en annexe 4.

2.1) Diversité de la méiofaune sur l'édifice Montségur

Les courbes de raréfaction construites pour chaque échantillon ont presque atteint une asymptote montrant que l'effort d'échantillonnage était suffisant - à l'exception de C1b - pour représenter la diversité taxonomique globale des communautés benthiques méiofauniques de l'édifice actif Montségur d'un point de vue des grands groupes taxonomiques (Figure 10).

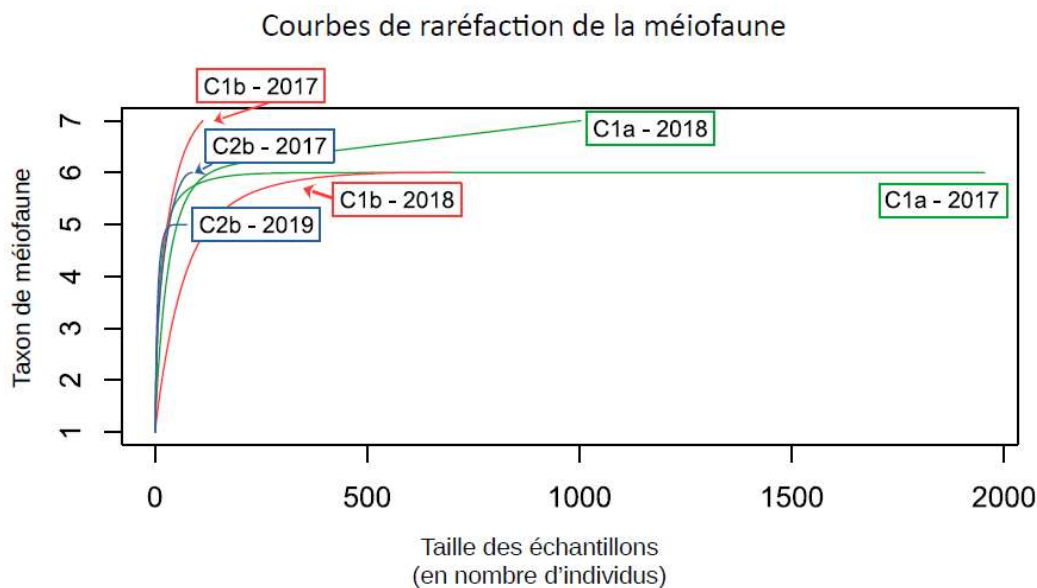


Figure 10. Courbes de raréfaction obtenues sous R pour l'ensemble des taxons de méiofaune observés en fonction du nombre total d'individus comptés.

Au total, neuf taxons ont été identifiés parmi un total de 38 618 individus dans les différents échantillons, ils représentent la diversité de l'ensemble des quadrats étudiés ici. Six taxons sont communs à tous les échantillons : les nématodes, les copépodes, les polychètes, les acariens, les gastéropodes et les ostracodes. Les plathelminthes ont été retrouvés uniquement dans deux échantillons (C1a et C1b), alors que les loricifères (C1b) et les némertes (C2b) ont été retrouvés dans un seul échantillon (Figure 11 et Figure 12).

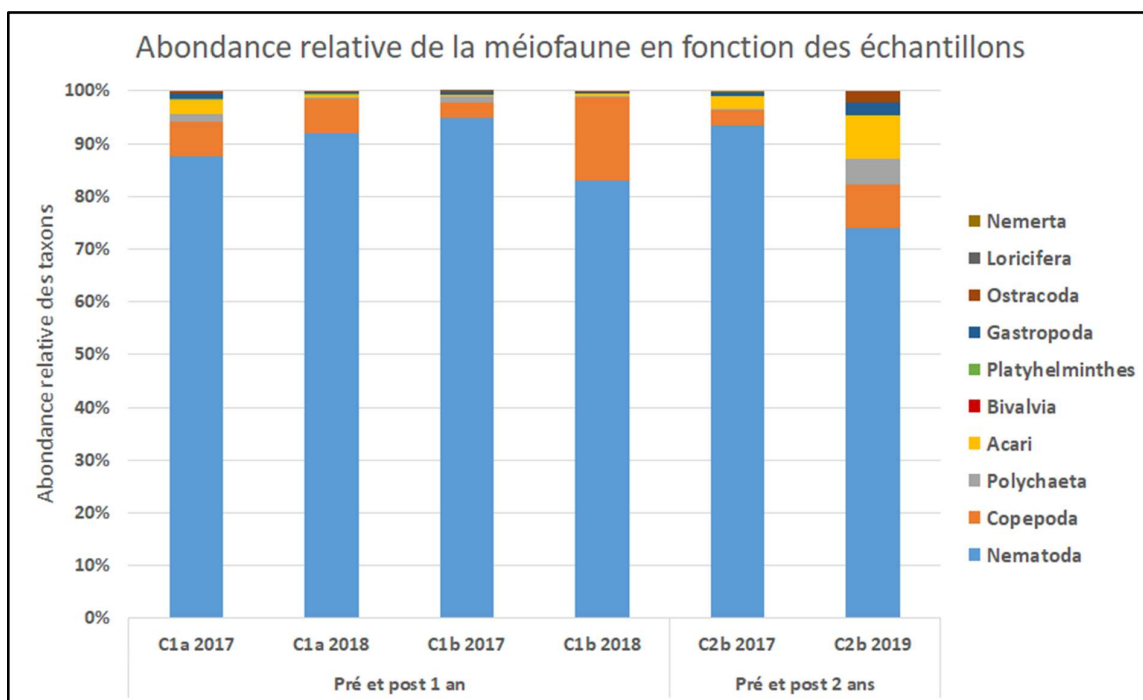


Figure 11. Abondance relative de la méiofaune en fonction des échantillons, pré et post perturbation (1 an et 2 ans après) sur l'édifice actif Montségur du champ hydrothermal Lucky Strike.

L'abondance totale et la densité des individus varient fortement d'un quadrat à l'autre soit de 2 700 à 31 560 individus et 3,30 à 35,58 ind.cm⁻² respectivement (tableau 3). Le quadrat C1a présentait une abondance totale et une densité élevée par rapport aux 2 autres quadrats, avec un facteur de presque 10. Le C2b était le quadrat avec la plus faible abondance et densité (Tableau 3).

Tableau 3. Indices de biodiversité obtenus pour les échantillons en fonction des taxons de méiofaune observés. Les valeurs d'abondance totale ont été extrapolées pour l'ensemble des échantillons, la densité totale a été calculée à partir de ces mêmes abondances.

| Type de communauté | Quadrat | Abondance totale | Richesse taxonomique | Indice de Shannon | Equitabilité de Pielou | Densité totale (ind.cm ⁻²) | Indice de raréfaction |
|-----------------------------|------------|------------------|----------------------|-------------------|------------------------|--|-----------------------|
| Communauté de référence | C1a (2017) | 31560 | 7 | 0.54 | 0.28 | 35.58 | 5.99 |
| | C1b (2017) | 4358 | 8 | 0.27 | 0.13 | 4.84 | 7.00 |
| | C2b (2017) | 2700 | 7 | 0.32 | 0.17 | 3.30 | 6.00 |
| 1 an après la perturbation | C1a (2018) | 25070 | 8 | 0.34 | 0.16 | 28.27 | 6.29 |
| | C1b (2018) | 8206 | 7 | 0.53 | 0.27 | 9.12 | 5.77 |
| 2 ans après la perturbation | C2b (2019) | 576 | 6 | 0.96 | 0.53 | 0.70 | 5.00 |

Les assemblages sont caractérisés par une richesse taxonomique équivalente variant entre 7 et 8 taxons majeurs (tableau 3). L'échantillon C1b, situé sur le côté *est* en bas de l'édifice, a montré la

plus grande richesse taxonomique avec l'occurrence de huit taxons en 2017, tandis que C1a et C2b affichaient sept taxons (tableau 3). Plus de 87 % de l'abondance relative de chacun des quadrats est représentée par le phylum des nématodes. Les copépodes sont le deuxième taxa le plus abondant. En tout, cinq taxons peuvent être considérés comme "rares" en raison de leur faible occurrence et abondance dans les différents échantillons ; c'est-à-dire en dessous de 1 % d'abondance relative, il s'agit des Nemerta, des Loricifera, des Ostracoda, des Gastropoda et des Platyhelminthes. Le taxon des Acari est peu abondant mais des valeurs d'abondance relative supérieures à 1 % sont observées (Figure 11). Le C1b et le C2b affichent une abondance relative relativement similaire pour les deux taxons les plus abondants (nématodes et copépodes), respectivement 94.81 % et 2.89 % pour le C1b et 93.48 % et 2.96 % pour le C2b.



Figure 12. Illustration photographique des taxons les plus représentés dans les échantillons, observations réalisées à la loupe binoculaire. A) Nematoda, B) Copepoda, C) Polychaeta, D) Halacaridae, E) Gastropoda, F) Ostracoda.

2.2) Diversité dans le phylum Nematoda sur l'édifice Montségur

Afin d'évaluer la diversité des nématodes, entre 129 et 217 individus ont été identifiés pour chaque échantillon (Tableau 4).

Tableau 4. Indices de biodiversité obtenus pour les échantillons en fonction des genres de nématode observés.

| Type de communauté | Quadrat | Abondance totale | Nombre d'individus identifiés | Richesse taxonomique | Indice de Shannon | Equitabilité de Pielou | Densité totale (ind.cm-2) | Indice de raréfaction |
|-----------------------------|------------|------------------|-------------------------------|----------------------|-------------------|------------------------|---------------------------|-----------------------|
| Communauté de référence | C1a (2017) | 13826 | 167 | 10 | 1.50 | 0.65 | 15.59 | 8.49 |
| | C1b (2017) | 2066 | 160 | 6 | 0.76 | 0.42 | 2.30 | 5.92 |
| | C2b (2017) | 1262 | 142 | 10 | 1.31 | 0.57 | 1.54 | 9.72 |
| 1 an après la perturbation | C1a (2018) | 11532 | 136 | 8 | 1.09 | 0.53 | 13.00 | 7.84 |
| | C1b (2018) | 3405 | 217 | 9 | 1.09 | 0.49 | 3.78 | 7.83 |
| 2 ans après la perturbation | C2b (2019) | 213 | 129 | 4 | 0.95 | 0.69 | 0.26 | 4.00 |

Les courbes de raréfaction construites pour chaque échantillon n'ont pas toutes atteint une asymptote, montrant donc que l'effort d'échantillonnage n'a pas été suffisant pour représenter la diversité taxonomique globale des genres de nématodes sur l'édifice actif Montségur. En effet, les échantillons ne semblent pas avoir atteint un plateau montrant un seuil de diversité. Toutefois, cette croissance n'est pas exponentielle comme on peut l'observer grâce aux indices de raréfaction (Tableau 4).

Courbes de raréfaction des nématodes identifiés au genre

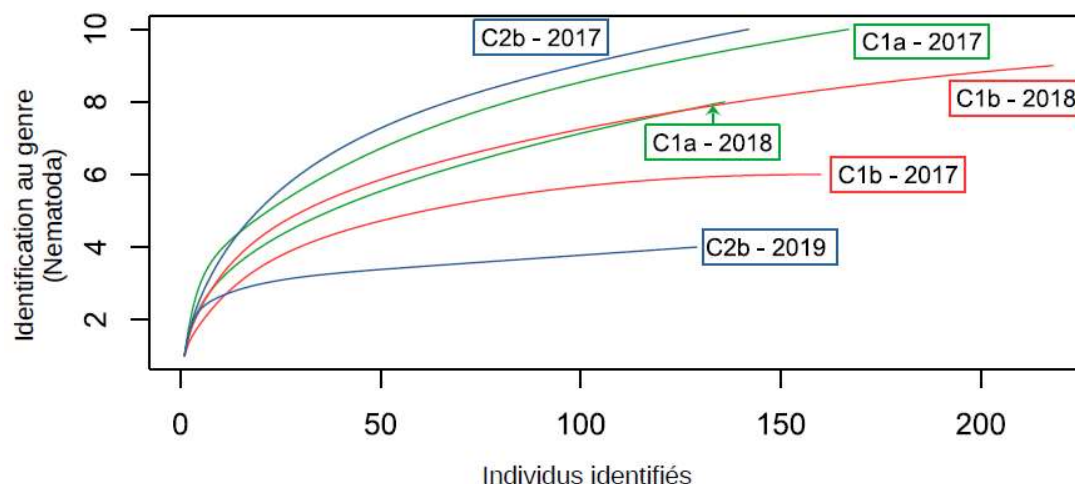


Figure 12. Courbes de raréfaction obtenues sous R pour l'ensemble des genres de nématodes en fonction du nombre total d'individus identifiés.

Au total, treize genres de nématodes sont identifiés parmi les différents échantillons de référence en 2017 pour un total de 469 identifications (figure 14). L'ensemble des assemblages est caractérisé par une richesse taxonomique variant entre 6 et 10 (figure 13). Les échantillons C1a et C2b sont caractérisés par la richesse taxonomique la plus élevée en 2017 avec dix genres identifiés. Pour la même année, le quadrat C1b affiche une richesse plus faible, de six genres (tableau 4). Les communautés de nématodes observées sont dominées par les genres *Cephalochaetosoma*,

Epsilonema et *Microlaimus*. Ensemble, ils représentent en moyenne 88,39% de l'abondance totale des quadrats étudiés. Trois genres (*Alaimella*, *Tricoma* et *Oncholaimus*) peuvent être considérés comme "rares" en raison de leur faible occurrence et abondance dans les différents échantillons de référence (<1% d'abondance relative ; figure 13) .

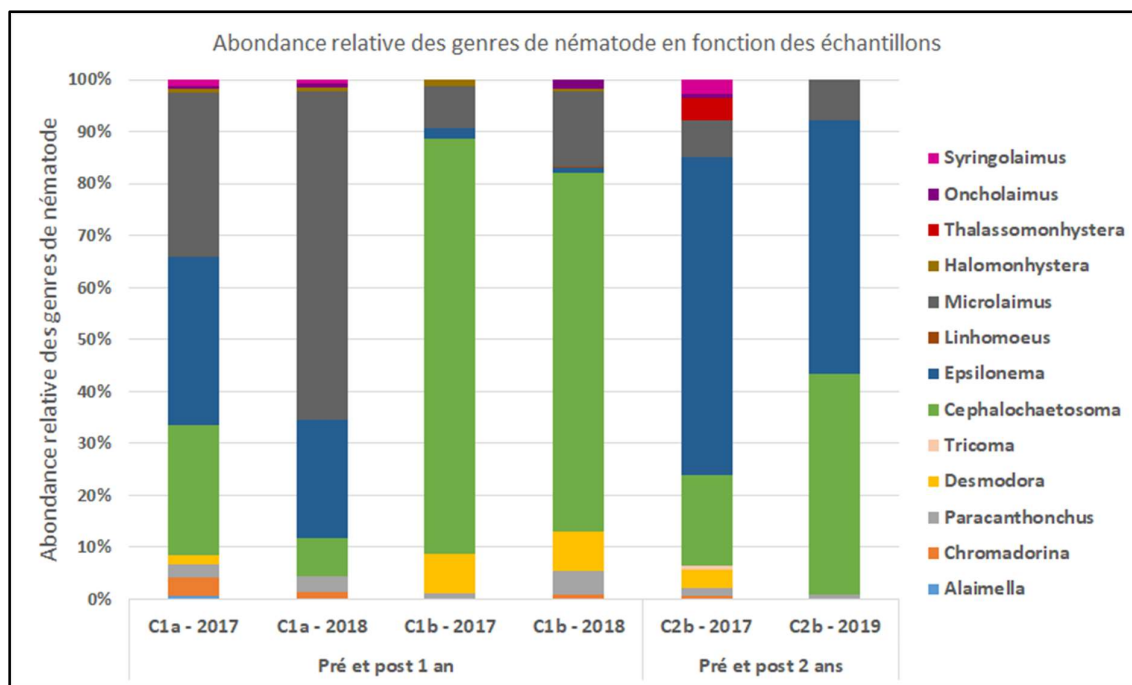


Figure 13. Abondance relative des genres de nématodes en fonction des échantillons, pré et post perturbation (1 an et 2 ans après).

La composition faunistique est très variable entre les trois quadrats. Des schémas de répartition au sein des différents quadrats se dessinent, avec une légère dominance relative des *Epsilonema* (32,34%) et *Microlaimus* (31,74%) pour C1a, pour le C1b une large dominance du genre *Cephalochaetosoma* (80% de l'abondance relative) et pour le C2b, une large dominance d'*Epsilonema* (61,27% de l'abondance relative). Parmi les treizes genres, cinq d'entre eux (*Paracanthonus*, *Desmodora*, *Cephalochaetosoma*, *Epsilonema* et *Microlaimus*) sont présents dans tous les échantillons. Trois genres sont uniquement présents dans un seul, *Alaimella* (C1a) et *Tricoma* et *Thalassomonhystera* (C2b). Quatre autres genres sont présents dans la moitié des échantillons de référence : *Chromadorina*, *Oncholaimus* et *Syringolaimus* (C1a, C2b) et *Halomonhystera* (C1a, C1b - Figure 13).

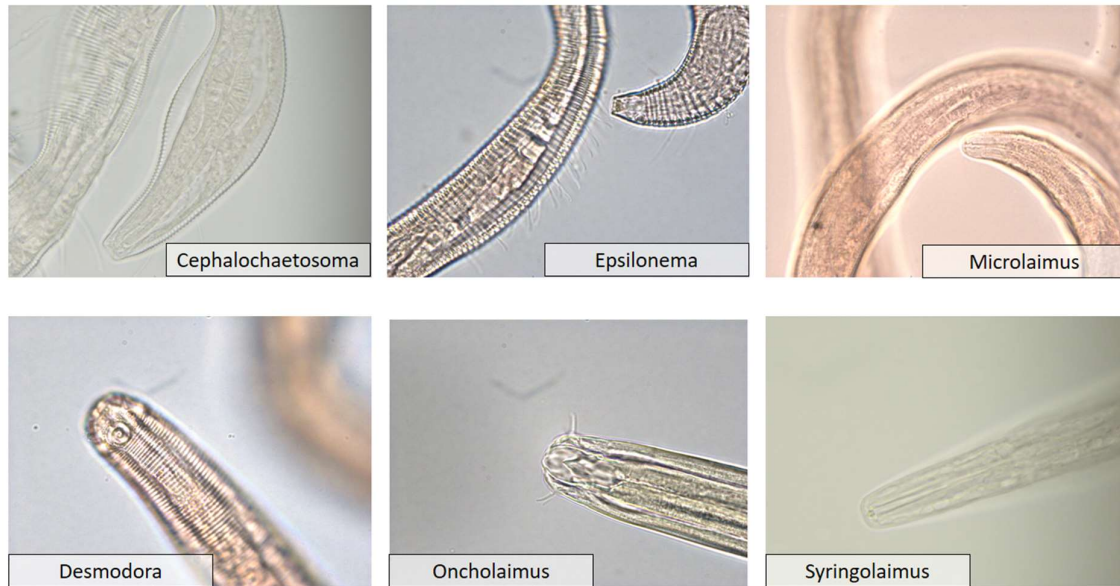


Figure 14. Illustration photographique des genres de nématodes retrouvés dans notre étude. Les photos ont été prises à l'aide du microscope Leica DM 2500 LED, grossissement à l'huile x 100 grâce à la caméra Leica DMC 4500.

3 - Caractéristiques des communautés après perturbation

3.1) Dynamique de recolonisation de la méiofaune

La richesse taxonomique varie peu dans le temps. En effet, pour l'année de ré-échantillonnage post-perturbation (2018 pour C1a et C1b et 2019 pour C2b), chaque échantillon a gagné ou perdu un seul taxon de méiofaune. La richesse en taxons (S) est plus faible dans les assemblages C1b et C2b après perturbation par rapport aux communautés avant perturbation (moins un taxon). En revanche, un an après la perturbation, le quadrat C1a présentait une richesse taxonomique légèrement plus élevée (passant de 7 à 8). Excepté pour le quadrat C1a, l'indice de Shannon, indice caractérisant l'homogénéité du peuplement étudié, a augmenté au cours du temps. Il a presque triplé pour le quadrat C2b en passant en deux ans de 0.32 à 0.96 et doublé pour le quadrat C1b où l'indice est passé de 0.27 à 0.53 de 2017 à 2018. L'indice de Pielou représente l'équitabilité dans les abondances des peuplements étudiés. L'indice de Pielou suit la même tendance (Tableau XX). Cet indice a diminué pour le quadrat C1a suite à la perturbation mais il a augmenté pour les deux autres quadrats (C1b et C2b). Enfin, les densités totales des taxons de méiofaune étaient plus faibles pour deux quadrats après 1 an (C1a de 35.58 ind.cm² à 28.27 ind.cm²) et 2 ans (C2b de 3.30 ind.cm² à 0.70 ind.cm²). Le quadrat C1b affiche une augmentation passant de 4.84 ind.cm² à 9.12 ind.cm² en un an (tableau 3).

L'analyse canonique de redondance a permis de caractériser les facteurs environnementaux responsables de la structure des communautés entre quadrats et entre années. La sélection par analyse ascendante a permis d'identifier l'oxygène comme variable explicative significative, suivi par l'année. La sortie du modèle RDA, explique significativement 72.68 % de la variance entre les quadrats en termes de composition méiofaunique ($p = 0.0263$) (Figure 15).

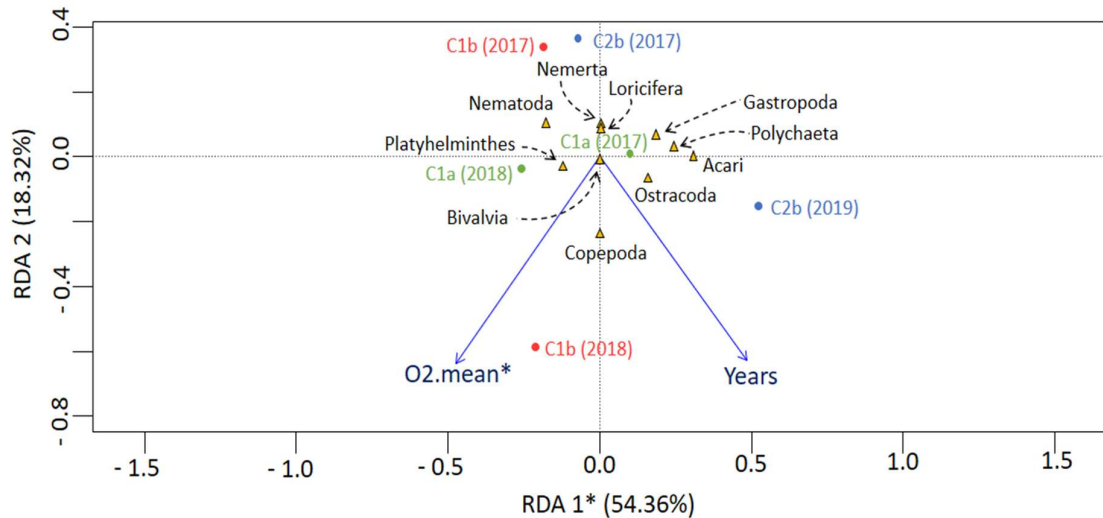


Figure 15. Analyse canonique de redondance (RDA, scaling 2) montrant l'influence des variables explicatives pour les abondances de méiofaune transformées par Hellinger, observées dans la communauté de l'édifice actif Montségur (Lucky Strike, dorsale médio-atlantique).

Le premier axe canonique (RDA1) représente 54.36 % de la variance totale des densités de méiofaune et distingue l'échantillon C2b-2019 des autres (* $p = 0.0291$). Le second axe, non significatif, représente 18.32 % de la variance totale et sépare les échantillons 2017 des autres. Les p -values par termes à l'aide du test ANOVA nous donnent une valeur significative pour la variable environnementale O2.mean* (* p -value = 0.044) et une valeur marginalement significative pour la variable année (* p -value = 0.057). Les copépodes semblent être le groupe le plus corrélé à la variable O2.mean et l'année, et les nématodes le moins.

3.2) Dynamique de recolonisation du phylum Nematoda

Globalement, les indices de diversité et la densité ont peu changé avant et après perturbation. La richesse en genres (S) est légèrement plus faible dans les assemblages après perturbation par rapport aux communautés avant perturbation (tableau 4) pour deux quadrats sur trois, le quadrat C1b présentant une richesse taxonomique plus élevée un an après perturbation (passant de 6 à 9).

Un seul nouveau genre, le genre *Linhomoeus* est observé après la perturbation pour le quadrat C1b. Une disparition totale des genres *Alaimella* (C1a), *Tricoma* et *Thalassomonhystera* (C2b) est visible après la perturbation. De même, l'apparition du genre *Chromadorina* et *Oncholaimus* est observable pour C1b. Le quadrat ayant le plus de perte en termes de diversité de genres est le C2b. Ceci est observable dans le tableau 4 par l'indice de richesse taxonomique qui a largement diminué passant de 10 à 4. En effet, deux ans après la perturbation, les genres *Chromadorina*, *Tricoma*, *Thalassomonhystera*, *Oncholaimus* et *Syringolaimus* sont absents. L'indice de Shannon a légèrement diminué suite à la perturbation pour C1a et C2b, passant respectivement de 1.50 à 1.09 et de 1.31 à 0.95. Celui du quadrat C1b a légèrement augmenté après la perturbation passant de

0.76 à 1.09. La régularité de Piélou est restée plus ou moins similaire au cours du temps et entre les quadrats. Elle a légèrement diminué pour le quadrat C1a (passant de 0.65 à 0.53) et légèrement augmentée pour les C1b (passant de 0.42 à 0.49) et C2b (passant de 0.57 à 0.69). Le quadrat C2b est donc celui affichant le plus grand équilibre au sein de la communauté (tableau 4). Les densités totales observées sont également plus faibles après perturbation pour le C1a et le C2b, le C1b affiche une légère hausse passant de 2.30 ind.cm² à 3.78 ind.cm² en un an (Tableau 3).

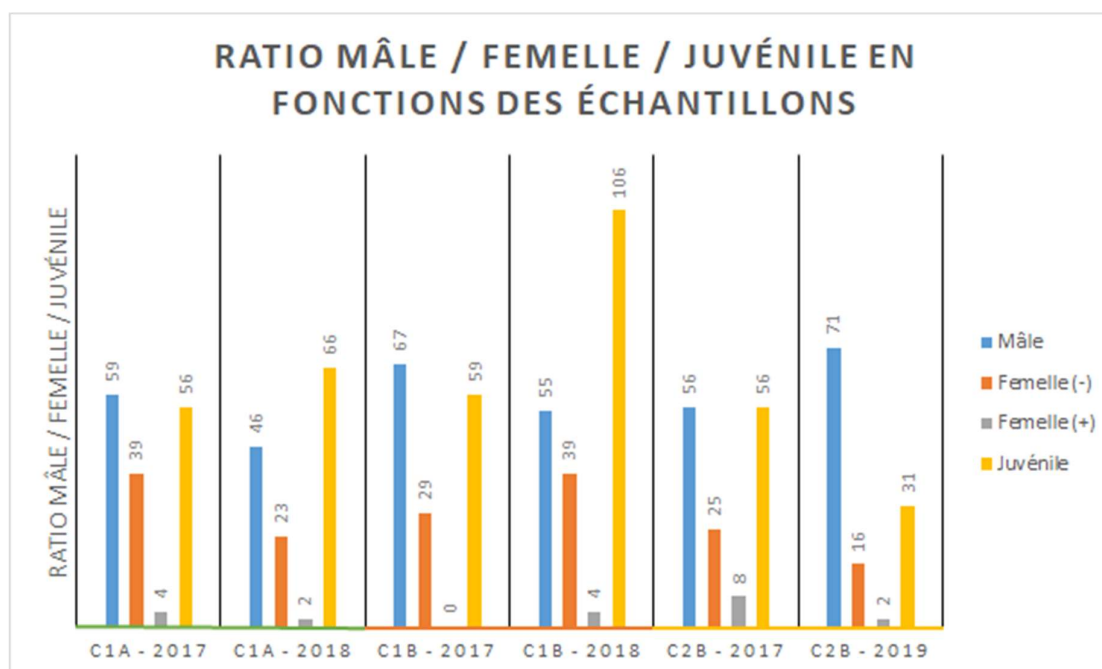


Figure 16. Ratios mâles, femelles et juvéniles pour les nématodes identifiés en fonction des différents échantillons. Femelle (+) correspond aux femelles gravides et femelle (-) correspond aux femelles non gravides.

Les quadrats C1a et C1b affichent une bonne récupération en termes de proportion de juvéniles après la perturbation, notamment pour le C1b qui a presque doublé d'effectif. Le C2b quant à lui affiche une perte pour l'effectif de juvéniles. Les proportions de mâles/femelles demeurent relativement identiques avant et après perturbation (Figure 16).

La fonction "forward.sel" a sélectionné uniquement la variable environnementale T.max. La RDA correspondante explique significativement 49.95 % de la variance entre quadrats en termes de la composition méiofaunique (*p=0.019) (Figure 17). Le principal facteur de cette différence observée est la température maximum avec une *p-value de 0.00694. Le premier axe canonique (RDA1), significatif (*p = 0.019) représente 49.95 % de la variance totale des abondances de méiofaune et distingue les différents quadrats. Il est observé que les 3 quadrats sont corrélés entre eux en fonction des années. La variable T.max est corrélée positivement au quadrat C1b et négativement au quadrat C2b. Le quadrat C1b est associé au genre *Cephalochaetosoma* et à des températures maximales plus élevées alors que les quadrats C1a et C2b sont plutôt associés aux espèces du genre *Epsilonema*. Le quadrat C1a est associé à la présence des espèces du genre *Microlaimus*.

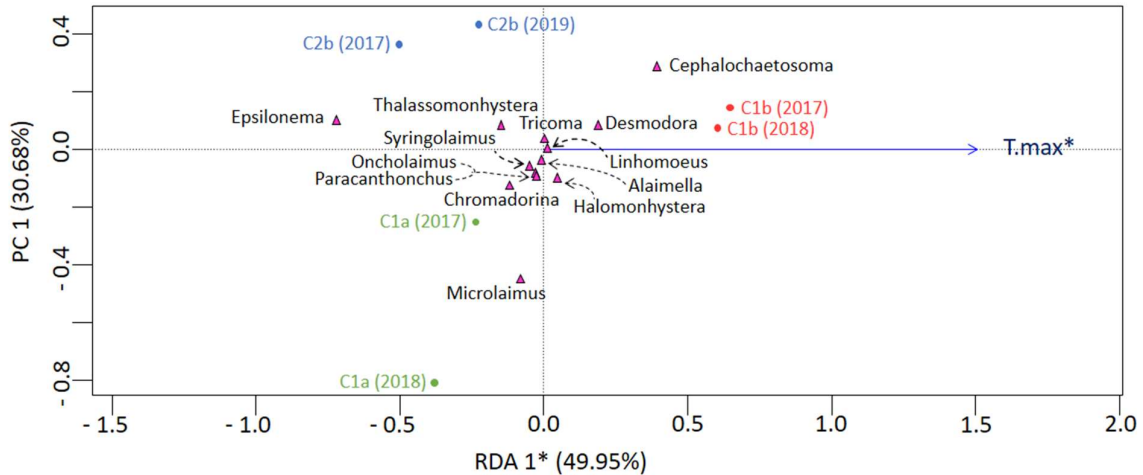


Figure 17. Analyse de redondance canonique (RDA, scaling 2) montrant les effets des variables explicatives pour les abondances de genre de nématodes transformées par Hellinger, observées dans la communauté de l'édifice actif de Montségur (Lucky Strike, dorsale médio-atlantique).

La p-value du facteur environnemental T.max est donc également de la même valeur que celle du modèle et de l'axe * $p = 0.019$.

Discussion

Cette étude est pionnière pour l'édifice Montségur, puisqu'aucune autre étude ne s'est intéressée à la méiofaune associée à ce site du champ Lucky Strike. Toutefois, le site voisin Tour Eiffel est un édifice largement étudié et des similarités de diversité de macrofaune ont été observées (Sarrazin *et al.*, 2020) entre ces deux édifices. Cette similarité a pu être expliquée par la présence d'une composition chimique des fluides hydrothermaux relativement similaire sur les deux sites représentant un seul et même domaine chimique (Chavagnac *et al.*, 2018).

Dans ce travail, nous fournissons une première évaluation du rétablissement des communautés de méiofaune benthiques hydrothermales suite à une expérience de perturbation à petite échelle (<1 m²) sur le site actif Montségur. La structure des communautés pré-perturbées et leurs schémas de rétablissement ont été caractérisés par l'analyse de la composition, de la diversité, et de la structure des communautés en lien avec les facteurs environnementaux. Ce modèle expérimental représente une approche innovante pour évaluer le rétablissement des communautés hydrothermales dans des zones où les opportunités d'observer des perturbations naturelles sont rares. Ces données sont essentielles à l'élaboration de stratégies de conservation dans le contexte d'activités minières potentielles en eaux profondes sur les sulfures massifs polymétalliques du plancher océanique (Van Dover *et al.*, 2020).

1 - Les limites de l'étude

Le processus d'échantillonnage mis en place dans cette étude n'était pas complètement adapté à la méiofaune car il a été conçu, à l'origine, pour échantillonner la macrofaune. En effet, l'aspiration de la méiofaune avec les sous-marins requiert la mise en place de filtre de maille inférieure à celle utilisée. D'autre part, la méiofaune est traditionnellement échantillonnée à l'aide de carottiers, ce qui n'est pas réalisable sur substrat dur. La méthode combinant pince et aspirateur (embouchure d'environ 5 cm) n'a peut-être pas permis d'échantillonner la totalité de ce compartiment faunistique. Enfin, des individus de méiofaune ont pu être perdus avec les changements entre les mailles de tamis lors du pré-traitement des échantillons. Les résultats obtenus sont donc à prendre avec précaution car il est possible que certaines parties de la méiofaune aient été omises. Les analyses en laboratoire comportent également quelques biais. Le nombre de nématodes identifiés au genre n'était pas exactement de 150 pour chaque échantillon, une portion égale d'identification aurait permis une meilleure représentativité de la diversité. De plus, l'identification des individus abîmés ou pris dans la paraffine n'était pas possible et seuls les individus visibles après le processus de fixation à la glycérine ont été identifiés. Les autres plus petits et donc non visibles après ce processus n'ont pas pu être identifiés. Malgré ces limites, cette étude apporte des données importantes, étant la toute première à s'intéresser à la méiofaune de l'édifice Montségur et une des rares à s'intéresser à ce compartiment dans le cadre d'études de processus de recolonisation.

Les mesures environnementales n'ont été effectuées qu'au niveau de trois points maximum ce qui rend difficilement compte de l'hétérogénéité réelle à petite échelle des quadrats où un fort gradient des conditions environnementales s'établit sur quelques centimètres (Sarradin *et al.*, 2009). De plus, elles ont été mesurées en des points différents. Par exemple, il est difficile de comparer trois points de mesures pour le sulfure, le fer et le dioxygène contre un seul pour le méthane. Enfin, ces mesures sont difficilement comparables avec la température car les iButtons qui ont été utilisés, réalisaient des mesures toutes les deux heures sur une période d'un an. Or les conditions physico-chimiques peuvent fortement varier sur de courtes échelles temporelles (Johnson *et al.*, 1988)

La réalisation d'une étude de cette ampleur reste difficile car l'échantillonnage en milieu profond reste contraignant. Les interprétations de la diversité des échantillons discutées ici sont donc à nuancer en fonction des limites de l'étude et des biais d'échantillonnage énumérées.

2 - Caractérisation environnementale de Montségur

Au niveau des écosystèmes hydrothermaux, les conditions environnementales observées sont liées à la chimie des fluides ainsi qu'au niveau de mélange entre le fluide et l'eau de mer environnante créant de forts gradients physico-chimiques (Sarradin *et al.*, 1999).

Cette étude s'est focalisée sur les assemblages faunistiques dominés par la modiole *Bathymodiolus azoricus*. Cette espèce symbiotique est dite ingénieure puisqu'elle crée un habitat à trois dimensions, modifie les conditions physico-chimiques locales, permettant ainsi une diversification des niches écologiques, favorisant l'installation de faune associée (Sarrazin *et al.*, 2015). Les assemblages des moules de l'édifice Tour Eiffel colonisent une large gamme de conditions environnementales et leur distribution varie selon la taille des organismes (Husson *et al.*, 2017). Les conditions physico-chimiques, observées en 2017 sur les trois quadrats étudiés correspondent à celles décrites auparavant sur Montségur (Sarrazin *et al.*, 2020) et sur le site Tour Eiffel (Sarrazin *et al.*, 2015 ; Husson *et al.*, 2017). Les habitats de l'édifice Tour Eiffel sont par exemple caractérisés par un pH moyen variant de 6.01 à 6.87 selon les assemblages de modioles et des concentrations en sulfures dissous (TdS) variant de 3.31 à 32.38 μM (Sarradin *et al.*, 1999 ; Sarrazin *et al.*, 2015). Les conditions des quadrats étudiés dans cette étude correspondent à celles étudiées précédemment avec des températures moyennes variant de 5.2 à 6.4°C et des valeurs maximales atteignant 10.6°C, un pH moyen de 7.6 et des concentrations en sulfures dissous variant de 3.8 ± 3.8 à $10.8 \pm 14.7 \mu\text{M}$. L'ensemble des conditions environnementales observées ici sont en tout point cohérentes avec la présence d'activité hydrothermale au sein ou à proximité de ces quadrats, à l'exception des concentrations en fer qui étaient assez faibles et parfois même dans la limite de détection. Au cours de la perturbation, seule la faune a été impactée, les facteurs environnementaux, température et facteurs chimiques n'ont pas été modifiés (Marticorena, 2021).

La température est considérée comme un proxy de l'apport du fluide hydrothermal (Sarradin *et al.*, 1999 ; Cuvelier *et al.*, 2011). Pourtant, les corrélations de Spearman n'ont pas montré de corrélation significative entre la température moyenne et la concentration moyenne de sulfures dissous ainsi qu'entre la température minimum et le pH, bien que ces facteurs soient corrélés positivement. L'absence de corrélation significative résulte probablement du biais méthodologique mentionné plus haut.

Alors que les températures étaient homogènes au sein des quadrats C1a et C2b, une forte variabilité des températures dans le gradient spatial étroit (quelques centimètres) a été observée pour le C1b. Cette variabilité à petite échelle est caractéristique de l'habitat hydrothermal, où des changements de température peuvent être observés sur une surface réduite (Johnson *et al.*, 1998 ; Sarradin *et al.*, 1999). Cette variabilité temporelle et spatiale à petite échelle peut résulter de plusieurs processus : l'utilisation des sulfures et de l'oxygène par la faune (Johnson *et al.*, 1988), la formation de fluides diffus en subsurface, la réactivité chimique de la zone de mélange, la porosité du substrat dans les habitats actifs (Butterfield *et al.*, 1990 ; Sarrazin *et al.*, 2002, Le Bris *et al.*, 2006) ou encore les oscillations des marées (Barreyre *et al.*, 2014) qui restent perceptibles à cette profondeur. En effet, la présence de périodes semi-diurnes et diurnes significatives détectées au niveau des conditions environnementales montrent la présence d'oscillations périodiques liées aux processus de marée au sein des assemblages de modioles (Sarrazin *et al.*, 2014 ; Cuvelier *et al.*, 2017 ; Mat *et al.*, 2020).

L'ACP définit trois domaines environnementaux. La température maximum et le CH₄ corrélés positivement à l'échantillon C1b en 2017 montrent une plus grande influence hydrothermale caractérisant un premier domaine. Le pH et la température minimum sont corrélés négativement avec le quadrat C1b en 2018 et C2b en 2019 affichant un autre domaine avec un pH moins acide. Ces variables environnementales sont corrélées positivement avec le quadrat C2b et C1a en 2017, affichant un domaine qui se rapproche de l'eau de mer environnante. Le C1b serait donc le quadrat le plus influencé par un apport hydrothermal et le C2b le moins. La dimension 1 est donc liée au gradient fluide hydrothermal/eau de mer. La dimension 2 ressort moins clairement, elle peut potentiellement être rattachée avec les concentrations d'oxygène généralement plus élevées dans l'eau de mer.

3 - Diversité et structure des communautés de méiofaune de référence sur l'édifice actif Montségur

3.1) Diversité et structure des communautés de méiofaune

Les nématodes et les copépodes sont les groupes de méiofaune les plus abondants des écosystèmes hydrothermaux (Zeppilli *et al.*, 2018), nos résultats le confirment.

Sur l'édifice actif de Montségur, tous les quadrats expérimentaux étaient largement dominés par le groupe des nématodes. Cette abondance est cohérente avec les études antérieures (Alfaro-Lucas *et al.*, 2020). En effet, les nématodes dominent l'abondance de la méiofaune dans plusieurs études sur les grands fonds, avec une part comprise entre 80 et 90 % (Giere, 2009 ; Danovaro, 2012 ; Dell'Anno, 2015). Les données obtenues pour cette étude sont également en accord avec celles obtenues par Sarrazin *et al.* (2015) sur l'édifice voisin Tour Eiffel. La distribution similaire des taxons de la méiofaune et de la macrofaune entre les deux édifices (situés à environ 50 mètres l'un de l'autre) peut être liée à leur appartenance au même domaine chimique mais aussi à la proximité géographique facilitant la connectivité et la colonisation de nouveaux habitats (Chavagnac *et al.*, 2018, Sarrazin *et al.*, 2020).

Les indices de diversité calculés pour 2017 montrent une richesse taxonomique et des indices de Shannon et de Pielou peu élevés du fait du niveau d'identification taxonomique utilisé. Pourtant, parmi les 9 taxons de méiofaune identifiés en 2017, environ 44% présentent une faible fréquence d'abondance (<1 %) et peuvent être considérés comme des taxons « rares ». La part importante de ces taxons "rares" est mise en avant par la dominance très forte du taxon des nématodes représentant en moyenne de 91 à 97% de l'abondance. Les densités totales d'organismes étaient très variables dans les communautés pré-perturbées. Ceci peut s'expliquer par les caractéristiques de l'habitat échantillonné. L'échantillonnage a été réalisé sur les moulières qui renferment de nombreux microhabitats pour la faune associée (Van Dover & Trask, 2000). Les quadrats C1a et C1b étaient couverts de moulières constituées d'un grand nombre de larges individus avant la perturbation, formant de denses réseaux de byssus. L'abondance importante de méiofaune

rencontrée au sein de ces deux quadrats peut être justifiée par la présence même des moulières et notamment de leurs byssus, fibres enchevêtrées leur permettant d'adhérer au substrat, créant ainsi une véritable niche écologique pour la méiofaune. La méiofaune est capable de coloniser de minuscules espaces entre les fils de byssus, les sédiments ou même à l'intérieur de la cavité palléale des moules (Gibbons, 1988). Le quadrat C2b, contient le moins de méiofaune et était caractérisé par la présence de petites moules éparses uniquement. La présence de *Bathymodiolus azoricus* de grandes tailles pourrait ainsi favoriser la présence d'une méiofaune plus abondante. Par ailleurs, les quadrats C1a et C2b se situent sur l'édifice, le substrat y est donc plus poreux en comparaison au quadrat C1b situé à la base de l'édifice. Plus la porosité diminue, plus l'influence des flux de fluides provenant du substrat diminue au profit des flux latéraux (Sarrazin *et al.*, 2002). Cette hypothèse pourrait également expliquer les différences d'abondance entre le quadrat C1a et C1b. La méiofaune serait donc plus abondante sur le quadrat C1a du fait de la porosité du substrat et de la présence des moules. La structuration de l'habitat par les assemblages de moules ingénieuses ainsi que la nature du substrat semblent ainsi influencer significativement la répartition de la méiofaune (Gestoso *et al.*, 2013 ; Zeppilli *et al.*, 2018).

Les courbes de raréfaction obtenues pour la méiofaune suggèrent que l'effort d'échantillonnage est suffisant à ce niveau taxonomique. Toutefois, l'identification a été faite au niveau des grands groupes taxonomiques, et ne rend pas compte de la biodiversité fine, au niveau spécifique. L'identification de la méiofaune à un niveau taxonomique plus bas fournirait des informations importantes sur la distribution de la faune en fonction des conditions environnementales et/ou de certains traits fonctionnels.

3.2) Diversité et structure des communautés de nématodes

Tous les quadrats expérimentaux étaient largement dominés par les genres des *Microlaimus*, *Cephalochaetosoma* et *Epsilonema* en 2017. Ces genres ont également été observés sur l'édifice Tour Eiffel ainsi que sur les champs TAG et Snake Pit, notamment pour le genre *Microlaimus* et *Cephalochaetosoma* (Sarrazin *et al.*, 2015 ; Spedicato *et al.*, 2020). De plus, l'ensemble des nématodes identifiés dans nos échantillons a déjà été observé dans d'autres écosystèmes marins comme les suintements froids, les récifs coralliens ou encore les monts sous-marins (Vanreusel *et al.*, 1997, 2010 ; Zeppilli & Danovaro, 2009). Généralement, la diversité des espèces de nématodes est faible dans les écosystèmes profonds (Zeppilli *et al.*, 2015), ceci est en accord avec le nombre peu élevé de genres différents observés dans cette étude. Parmi les trois quadrats, le genre *Halomonhystera*, nématode dépositore, étonnamment dominant au niveau de sources hydrothermales dans des études précédentes (Vanreusel *et al.*, 2010 ; Cuvelier *et al.*, 2014), était l'un des groupes les moins abondants dans nos données. Les substrats étudiés dans ces deux études étaient plutôt sédimentaires pour l'étude de Vanreusel *et al.* (2010) ou alors de l'ardoise et du bois dans le cas de l'expérience menée par Cuvelier *et al.* (2014). Les substrats de notre étude étaient inorganiques et plus rigides, les interactions trophiques, ainsi que les conditions environnementales

peuvent expliquer cette différence. Leur absence pourrait également résulter des biais d'échantillonnage mentionnés plus haut.

La famille Microlaimidae, contenant le genre *Microlaimus*, a déjà été observée sur des sites à faible émission et sur des sites intermédiaires lors d'une expérience de colonisation (Zeppilli *et al.*, 2015) ou alors sur des sites actifs mais en faible abondance (inférieure à 22 % ; Sarrazin *et al.*, 2015).

Cephalochaetosoma est un genre qui a déjà été observé sur l'édifice Tour Eiffel (Cuvelier *et al.*, 2014). Il appartient à la famille des Draconematidae, très souvent présente en milieu hydrothermal. Il a été montré que la dominance de cette famille s'accroît avec l'augmentation de l'activité hydrothermale (Zeppilli *et al.*, 2015).

Les Epsilonematidae et les Draconematidae sont caractérisés par la présence de structures locomotrices uniques, des soies ambulatoires sur la face ventrale de leur corps postérieur pour les Epsilonematidae et des tubes d'adhésion céphaliques et postérieurs pour les Draconematidae (Gourbault & Decraemer, 1996 ; Decraemer *et al.*, 1997). Ces structures permettent aux nématodes de se fixer sur un substrat et/ou de ramper sur sa surface (Stauffer, 1924 ; Lorenzen, 1973).

Il est intéressant de noter l'absence dans nos échantillons du genre *Oncholaimus*, connu pour se développer dans les zones sous forte influence hydrothermale (Zeppilli *et al.*, 2019). Ceci s'explique par la fraction de taille considérée dans cette étude. En effet *Oncholaimus divae* était présent en abondance relativement élevée dans la fraction supérieure de la méiofaune (>300 µm) surtout avant la perturbation (Marticorena, 2021). La communauté était donc bien établie avec des individus matures. L'abondance de ce nématode dans les échantillons peut s'expliquer par son association avec des micro-organismes chimiosynthétiques, favorisant leur survie dans le milieu hydrothermal (Zeppilli *et al.*, 2019).

Des compositions faunistiques différentes, probablement dues à l'hétérogénéité des conditions physico-chimiques et du substrat entre les quadrats ont été observées. En effet, l'ACP nous a montré que les quadrats C2b et C1a étaient caractérisés par un domaine environnemental associé aux températures plus froides et les deux se situaient sur l'édifice actif, donc sur des zones de sulfure plus poreuses. L'abondance en *Epsilonema* et en *Microlaimus* au sein de ces quadrats pourraient donc être expliqués par ces caractéristiques environnementales. Le quadrat C1b, situé à la base de l'édifice au niveau d'une fissure du slab imperméable, était lui caractérisé par une plus grande influence hydrothermale, probablement lié à la présence d'une émission hydrothermale plus focalisée.

4 - Patrons de recolonisation

Lors du processus de recolonisation suite à une perturbation, plusieurs facteurs peuvent favoriser le rétablissement des communautés. La colonisation faunistique et la succession écologique des milieux hydrothermaux sont fortement affectées par les conditions environnementales et leur variabilité spatio-temporelle (Sarrazin *et al.*, 1997 ; Marcus *et al.*, 2009 ;

Sen *et al.*, 2014). Les traits biologiques comme la reproduction (Kelly & Metaxas 2007), les modes de dispersion des larves et les capacités de recrutement (Mullineaux *et al.*, 2003, 2012 ; Levin, 2006) représentent des facteurs clés influençant les processus de colonisation de la faune. Les stratégies alimentaires et les interactions biotiques telles que la compétition pour l'espace, la facilitation ou la prédation, ont également été identifiées comme des moteurs importants de la succession faunistique (Sarrazin *et al.* 1997, Govenar & Fisher, 2007 ; Cuvelier *et al.* 2014 ; Van Audenhaege *et al.* 2019). Dans cette étude, l'impact des perturbations induites est visible dans certains quadrats notamment en termes d'abondance alors que la composition faunistique, elle, semble avoir été peu impactée. En effet, les processus de recolonisation ont permis une récupération relativement rapide de la diversité des échantillons, mais une récupération partielle de l'abondance relative (baisse pour C1b et C2b), autant pour la méiofaune que pour les genres de nématodes. Ces résultats sont en accord avec les conclusions obtenues pour les communautés de macrofaune (Marticorena, 2021). L'espèce ingénieuse *Bathymodiolus azoricus* n'avait que partiellement réinvesti l'espace libéré par la perturbation (Marticorena, 2021). Or cette espèce est reconnue pour jouer un rôle important dans la structuration de l'habitat de la méiofaune notamment et dans la régulation des conditions environnementales (Johnson *et al.*, 1988) favorisant ainsi la richesse taxonomique des espèces associées (Govenar & Fisher, 2007).

Le quadrat C1a présentait une forte abondance brute de méiofaune avant la perturbation et une légère diminution un an après, de même pour le quadrat C1b. Le quadrat ayant le moins bien récupéré en termes d'abondance relative est curieusement le C2b, l'échantillonnage a pourtant eu lieu deux ans après la perturbation induite. Seulement 21 % de l'abondance initiale de la méiofaune a été récupérée en 2019. Il s'agit du quadrat qui présentait le moins de couverture de moules en 2017, la recolonisation difficile de la méiofaune et des moules de ce quadrat pourrait s'expliquer par le fait que les byssus des moules présentes à l'origine de la perturbation n'étaient pas assez développés. Ceci n'a donc pas permis une récupération des byssus initiaux et donc des microhabitats associés nécessaires au développement des individus de méiofaune. La taille des moules est également à prendre en compte; des petites moules éparses créent sûrement moins de niches colonisables qu'un groupe avec des grosses moules bien établies. Nous pourrions conclure que, plus la communauté en moules est dense, meilleure sera la récupération de la petite faune.

En outre, du fait de cette "non-récupération" pour le groupe des nématodes, nous pouvons voir que d'autres taxons ont pu se développer. En effet, on observe des abondances relativement plus élevées pour certains taxons tels que les polychètes, les acariens et les gastéropodes. Le quadrat C1b, à l'inverse, affiche une forte récupération avec une abondance brute de méiofaune à 188 % après perturbation.

Les analyses multivariées ont mis en avant le rôle de l'année afin d'expliquer la variance dans la composition faunistique des grands groupes de méiofaune pour les différents quadrats, suggérant la présence d'un patron commun de recolonisation du milieu. Les abondances relatives de la

méiofaune montrent que le pourcentage de nématodes est resté supérieur à 70% dans les échantillons avant et après perturbation. Ce pourcentage a légèrement augmenté pour le C1a, ce qui présente une récupération totale voire même positive en termes d'abondance relative pour ce quadrat. Les deux autres quadrats, à l'inverse, n'ont pas récupéré l'abondance relative initiale, une baisse d'environ 10% est observée pour C1b et de presque 20% pour le C2b. La proximité de moulières dans le voisinage direct du quadrat C1a, facilitant la migration des individus, pourrait expliquer une recolonisation plus rapide. La récupération de l'abondance relative des nématodes pour chaque quadrat est probablement fortement liée à la présence des moules qui créent une niche écologique grâce à leur réseau de byssus.

Le groupe des copépodes augmente dans chaque quadrat, un an et deux ans après récupération. Ce groupe est un des plus abondants de la méiofaune avec les nématodes (Zeppilli *et al.*, 2018). Les copépodes détiennent un rôle pionnier dans la colonisation des milieux. Leur diversité varie en fonction des types de substrats rencontrés et des conditions physico-chimiques. En effet, une étude de colonisation sur des substrats de nature variée a montré une grande diversité de copépodes pour des densités relativement faibles le long d'un gradient d'activité hydrothermale (Plum *et al.*, 2017). Dans nos échantillons, il semblerait qu'après la perturbation, une augmentation de l'abondance relative des copépodes soit observée. La grande mobilité des copépodes pourrait ainsi leur permettre de recoloniser plus rapidement le milieu. Pour autant, il est difficile de parler davantage de ce groupe car la résolution taxonomique de cette étude ne nous le permet pas. Cette avancée se fera dans le cadre de la thèse de William Johnson Da Silva (2022-2025). Dans cette étude, la colonisation par les copépodes semble corrélée avec les concentrations en oxygène suggérant que les copépodes ont une plus faible tolérance aux conditions hypoxiques que les nématodes. Leur forte mobilité leur permettrait d'effectuer des mouvements rapides pour échapper aux fluctuations extrêmes (Zeppilli *et al.* 2018).

Malgré la diminution relativement faible des nématodes en un an, pour le quadrat C1a, l'abondance de *Microlaimus* après la perturbation est importante, représentant plus de 60 % de la communauté de nématodes, il s'agit de nématodes brouteurs. Ici en milieux profonds ils se nourrissent de bactéries (communication personnelle, Daniela Zeppilli). La perturbation induite n'a vraisemblablement pas permis de "nettoyer" les tapis microbiens sur le substrat. La présence prédominante de ce genre pour le quadrat C1a après perturbation pourrait donc être liée à la présence d'une source de nourriture importante pour les *Microlaimus*. Bezerra *et al.*, (2016) ont caractérisé ce genre comme étant opportuniste, principalement en raison de la large gamme d'habitats perturbés et non perturbés qu'ils habitent. Ces mêmes auteurs ont associé sa résistance aux différentes conditions environnementales, qui pourrait permettre une colonisation rapide de nouveaux milieux et expliquer la vaste répartition du genre.

Dans l'échantillon C1b, le genre *Epsilonema* est peu présent pour les deux années d'échantillonnage, c'est le genre *Cephalochaetosoma* qui domine sur cette période. Ces deux genres sont dépositivores (Wieser, 1953 ; Vanaverbeke *et al.*, 2004 ; Soltwedel *et al.*, 2018), leur régime alimentaire étant similaire, ces patrons de dominance peuvent être le résultat d'une compétition

pour l'espace ou la ressource. Les *Cephalochaetosoma* sont plus abondants que les communautés d'*Epsilonema* dans nos échantillons, ceci pourrait s'expliquer par la compétition, d'où la faible présence (<2%) de ces derniers. A l'inverse, pour le quadrat C2b, c'est le genre des *Epsilonema* qui domine pour les deux années (>45%), supplantant le développement de quasiment l'ensemble de tous les autres genres. Nous pouvons également émettre ici l'hypothèse de la compétition pour l'espace ou la ressource. On observe que leur abondance initiale est rapidement retrouvée pour les années après perturbation, la facilité de déplacement pour ces deux genres pourrait donc leur permettre de recoloniser plus rapidement les nouveaux espaces en accentuant une possible compétition.

Il est intéressant de noter que pour les genres de nématodes, à l'inverse des résultats sur les grands groupes taxonomiques de la méiofaune, les échantillons après recolonisation ne montrent pas réellement de différence en termes de composition faunistique. Au contraire, les échantillons restent groupés par quadrat indépendamment de l'année, mettant en avant l'importance de l'hétérogénéité spatiale au sein du site. Encore une fois, les résultats mettent en avant le rôle important de l'activité hydrothermale. La différence d'habitat expliquerait donc la différence en composition des genres et se caractérise par une dominance du genre *Cephalochaetosoma*.

Dans cette expérience, la perturbation induite a ouvert un nouvel espace disponible pour la colonisation. À l'échelle locale, cette recolonisation peut s'effectuer par l'intermédiaire de la migration d'individus adultes depuis les assemblages faunistiques adjacents pour occuper le nouvel habitat vacant. *Bathymodiolus azoricus* est capable de se déplacer et peut parcourir des distances de plusieurs centimètres (Van Audenhaege *et al.*, 2022). Le suivi de la structure démographique des populations révèle la présence d'individus de grande taille au cours des deux années consécutives à la perturbation, confirmant la migration d'individus adultes (Marticorena, 2021). Ces individus ont pu transporter des organismes de petite taille se trouvant sur leur coquille ou dans leur byssus. L'échelle de temps du processus de recolonisation dépendra du degré de connectivité et de la distance des communautés environnantes non perturbées, de la capacité de dispersion des colonisateurs ainsi que des courants régionaux (Mullineaux *et al.*, 2010). Les populations adultes de *B. azoricus* entouraient la zone impactée, permettant une recolonisation parfois rapide par migration ou par recrutement. L'établissement de cette principale espèce d'ingénieur favoriserait alors le recrutement du reste de la communauté (Marticorena, 2021), avant que les assemblages de moules atteignent un stade climax (Cuvelier *et al.*, 2011). Ceci est visible avec le rétablissement des communautés de méiofaune dans notre étude, notamment les nématodes où une récupération rapide est visible à l'aide des abondances de juvéniles relativement importantes après la perturbation. Les interactions biotiques telles que la compétition, la prédation ou encore les associations entre organismes peuvent par la suite entrer en jeu et provoquer des changements dans les communautés.

Conclusion

Ce travail a permis d'effectuer une description de la méiofaune associée aux assemblages de macrofaune au sein de l'édifice actif Montségur. Les résultats obtenus présentent une similitude en termes de diversité et d'abondance avec les communautés décrites sur l'édifice voisin Tour Eiffel, confirmant une connectivité à l'échelle du champ hydrothermal Lucky Strike entre les différents édifices (Sarrazin *et al.*, 2020).

La dynamique de recolonisation de la méiofaune sur Montségur, à la suite de la défaunation, semble gouvernée par la migration d'individus adultes de *Bathymodiolus azoricus* provenant des assemblages périphériques, transportant la méiofaune associée. Cette espèce ingénieuse, à travers la création de multiples niches écologiques au sein de l'assemblage, favorise l'installation du compartiment de la méiofaune. Les résultats obtenus pour cette étude montrent clairement que les nématodes sont le groupe de méiofaune le plus opportuniste après la perturbation. Les genres *Epsilonema*, *Cephalochaetosoma* et *Microlaimus* sont les plus enclins à recoloniser un milieu après perturbation. Leur dominance, par rapport au groupe des copépodes, semble liée à une tolérance plus grande aux conditions hypoxiques, leur conférant un avantage dans les habitats sous forte influence du fluide hydrothermal. En effet, le groupe des copépodes, organismes très mobiles, et très abondants dans ces milieux hydrothermaux semblent être les premiers de la méiofaune à recoloniser le milieu après la perturbation avec une augmentation des abondances relatives un et deux ans après la perturbation. Le suivi de la diversité et des abondances de méiofaune sur cet édifice a mis en évidence un rétablissement relativement bon de la richesse taxonomique, à l'exception de quelques genres de nématodes « rares », au cours des deux années suivant la perturbation. En effet, la diversité au sein des quadrats avant et après perturbation reste relativement la même. Ces résultats contrastent avec un faible retour en termes d'abondance et sont en accord avec les observations sur la macrofaune.

Dans une perspective d'une meilleure compréhension de la recolonisation de la méiofaune du milieu hydrothermal, il serait intéressant de poursuivre le modèle de succession proposé à l'issue de la thèse de Julien Marticorena (2017-2021, Annexe 7). Aussi, les plateaux de diversité n'ont pas été atteints pour les courbes de raréfaction de notre étude, la poursuite de l'identification des nématodes à un niveau taxonomique plus bas, l'espèce, sera important afin obtenir un aperçu détaillé de la diversité de ce groupe au sein de l'édifice Montségur. Ce travail sera réalisé dans le cadre de la thèse de William Johnson Da Silva (2022-2025).

La comparaison des résultats entre les deux niveaux taxonomiques nous montrent l'importance de décrire la faune et la diversité des milieux car les résultats obtenus sont totalement différents, aboutissant à une interprétation contrastée. Ainsi, alors qu'au niveau des groupes taxonomiques, l'année après recolonisation apparaît comme facteur important pour expliquer les différences en composition faunistique, au niveau des genres, pour le groupe des nématodes, c'est l'hétérogénéité environnementale entre quadrats qui explique la plus grosse partie de la variance entre échantillons avant et après perturbation. Le niveau d'identification de la faune est donc important à

prendre en compte et vecteur de nombreuses informations. Ces résultats démontrent l'importance de savoir décrire la biodiversité en prenant en compte la totalité des groupes. Une identification à des niveaux taxonomiques plus bas de chacun des groupes pourrait donc mener à des conclusions très différentes. Le manque de connaissances pour les groupes de méiofaune en milieu hydrothermal rend difficile l'analyse du processus de résilience. Pourtant dans un contexte où il devient urgent de décrire les communautés de référence afin de prédire l'impact et d'informer les parties prenantes, un gros retard est visible sur notre capacité à décrire cette biodiversité hydrothermale.

Cette étude à petite échelle ne concernait que le nettoyage de la faune, sans destruction d'habitat, ni de changement des conditions abiotiques. Dans une situation de perturbation à grande échelle telle qu'une éruption volcanique, un séisme majeur ou encore la mise en place d'une exploitation minière, une modification significative des facteurs environnementaux sera visible. On sait d'ores et déjà que l'exploitation minière peut avoir des impacts directs (destruction d'habitats, éradication de la faune) et indirects (étendue du panache, lumière et bruit) sur les communautés faunistiques à l'échelle entière d'un champ hydrothermal (Ramirez-Llodra *et al.*, 2011 ; Boschen *et al.*, 2013 ; Gollner *et al.*, 2017). La réalisation d'études écologiques expérimentales sur les processus de recolonisation, en particulier dans les zones où les études et observations *in situ* sont difficiles, est le seul moyen d'acquérir les connaissances nécessaires à la préservation de ces milieux qui restent fragiles et largement inexplorés.

Remerciements

En premier lieu, je souhaite remercier chaleureusement Marjolaine Matabos et Jozée Sarrazin mes co-encadrantes pour leur aide et leurs précieux commentaires, parfois tard le soir, qui m'ont permis de m'aiguiller et de m'épanouir dans mes recherches. Le partage de leurs expertises au quotidien fut très enrichissant et m'a permis d'acquérir de nombreuses connaissances tant sur le sujet d'étude que sur le monde de la recherche. Merci de m'avoir fait confiance et offert l'opportunité de réaliser ce stage de professionnalisation dans le domaine de l'environnement profond, milieu tout simplement fascinant et encore peu connu dont je ne connaissais pas grand-chose (j'avais tout à apprendre).

Merci également à Pierre-Antoine Dessandier qui a su répondre à mes questions techniques et égayé les journées froides d'hiver lors du comptage au laboratoire du CENTOB.

Je souhaite également remercier grandement Eve-Julie Pernet qui s'est toujours rendue disponible et à l'écoute de mes doutes et questionnements multiples.

Merci à Daniela Zeppilli, chercheuse en écologie benthique et grande spécialiste des nématodes, pour m'avoir aidée dans l'identification et la compréhension de ces organismes parfois si complexes à comprendre et reconnaître.

Un grand merci à William Johnson Da Silva qui a traversé l'Atlantique depuis le Brésil pour venir réaliser sa thèse à Brest, merci de m'avoir aiguillé et appris à aimer les nématodes, ces tout petits êtres si captivants. On a finalement fini par se comprendre, si ce n'était ni l'anglais, ni le français alors le "portugol" faisait l'affaire.

Merci à Annaïg Wittische-Helou pour sa gentillesse et son accompagnement dans les aspects administratifs de ce stage.

Merci à Valentine Foulquier qui m'a accueillie au CENTOB et initiée aux différentes manipulations sur la faune benthique.

Merci aux collègues et amis du laboratoire, Alicia, Ranju, Gabriel, Marin pour les moments partagés. Enfin, merci à Mathilde Benard, ma collègue de bureau, une rencontre, une amie.

Bibliographie

Alfaro-Lucas, J.M., Pradillon, F., Zeppilli, D., Michel, L.N., Martinez Arbizu, P., Tanaka, H., Foviaux, M., Sarrazin, J. (2020). High environmental stress and productivity increase functional diversity along a deep-sea hydrothermal vent gradient. *Ecology* 101, 11. doi : <https://doi.org/10.1002/ecy.3144>

Baker, E.T. (1994). A 6-year time series of hydrothermal plumes over the Cleft segment of the Juan de Fuca Ridge. *Journal of Geophysical Research : Solid Earth*, 99(B3), 4889-4904. <https://doi.org/10.1029/93JB01030>

Barreyre, T., Escartín, J., Garcia, R., Cannat, M., Mittelstaedt, E., Prados, R. (2012). Structure, temporal evolution, and heat flux estimates from the Lucky Strike deep-sea hydrothermal field derived from seafloor image mosaics. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 13(4). DOI : [10.1029/2011GC003991](https://doi.org/10.1029/2011GC003991)

Barreyre, T., Escartín, 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. *Journal of Geophysical Research : Solid Earth* 119:2543–2566.

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. *Nature Communications* 1:14. doi : [10.1038/ncomms1014](https://doi.org/10.1038/ncomms1014)

Bates, A.E., Tunnicliffe, V., Lee, R.W. (2005). Role of thermal conditions in habitat selection by hydrothermal vent gastropods. *Marine Ecology Progress Series*, 305, 1–15. doi : [10.3354/meps305001](https://doi.org/10.3354/meps305001)

Beaulieu, S.E., Szafranski, K.M. (2020). Global Distribution of Hydrothermal Vent Fields - InterRidge Global Database of Active Submarine Hydrothermal Vent Fields Version 3.4. PANGAEA. <https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.917894>

Bezerra, T.N., de Cássia Coelho Lima, R., Lins, L., Pasotti, F., Hauquier, F., da Silva, M.C., Esteves, A.M., Vanreusel, A., Moens, T. (2016). Global-scale distribution of *Microlaimus de Man, 1880* with updated list of valid species, in : Lampadariou, N. *et al.* 16th International Meiofauna Conference, Book of Abstracts. pp. 54

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 & Coastal Management*, 84, 54–67. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.07.005>

Bright, M. (2006). Hydrothermal vent meiofauna. *Denisia* 18:27–28.

Butterfield, D. A., Massoth, G. J., McDuff, R. E., Lupton, J. E., and Lilley, M. D. (1990). Geochemistry of hydrothermal fluids from Axial Seamount hydrothermal emissions study vent field, Juan de Fuca Ridge: Subseafloor boiling and subsequent fluid-rock interaction, *J. Geophys. Res.*, 95(B8), 12895–12921, doi:10.1029/JB095iB08p12895.

Cannat, M. (2018). MOMARSAT2018 cruise, RV L'Atalante. <https://doi.org/10.17600/18000514>

Cathalot, C., Roussel, E.G., Perhirin, A., Creff, V., Donval, J.P., Guyader, V., Roullet, G., Gula, J., Tamburini, C., Garel, M., Godfroy, A., Sarradin, P.-M. (2021). Hydrothermal plumes as hotspots for deep-ocean heterotrophic microbial biomass production. *Nature Communications*, 12(1), 4–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26877-6>

Chavagnac, V., Leleu, T., Fontaine, F., Cannat, M., Ceuleneer, G., & Castillo, A. (2018). Spatial variations in vent chemistry at the Lucky Strike hydrothermal field, mid-Atlantic ridge (37°N): Updates for subseafloor flow geometry from the newly discovered Capelinhos vent. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 19, 4444– 4458. <https://doi.org/10.1029/2018GC007765>

Chen, H., Haumann, F.A, Talley, L.D., Johnson, K.S., Sarmiento, J.L. (2022). The Deep Ocean's Carbon Exhaust. *Global Biogeochemical Cycles*. 36,1–21. <https://doi.org/10.1029/2021GB007156>

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

Copley, J.T.P., Flint, H.C., Ferrero, T.J., Van Dover, C.L. (2007). Diversity of meiofauna and free-living nematodes in hydrothermal vent mussel beds on the northern and southern East Pacific Rise. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(5), 1141-1152.

Corliss, J.B., Dymond, J., Gordon, L.I., Edmond, J.M., Von Herzen, R.P., Ballard, R.D., Green, K., Williams, D., Bainbridge, A., Crane, K., Van Andel, T.H. (1979). Submarine Thermal Springs on the Galápagos Rift. *Science* 203, 1073–1083. doi : <https://doi.org/10.1126/science.203.4385.1073>

Côté, I.M., Darling, E.S. (2010) Rethinking Ecosystem Resilience in the Face of Climate Change. *PLOS Biology* 8:121. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000438>

Cunha, B.P., Fonseca, G., Amaral A.C.Z. (2022) Diversity and Distribution of Cyatholaimidae (Chromadorida: Nematoda) : A Taxonomic and Systematic Review of the World Records. *Frontiers in Marine Science*. 9:836670. doi: 10.3389/fmars.2022.836670

Cuvelier, D., Beesau, J., Ivanenko, V.N., Zeppilli D., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J. (2014). First insights into macro and meiofaunal colonization patterns on paired wood/slate substrata at Atlantic deep-sea hydrothermal vents. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 87:70–81. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.02.008>

Cuvelier, D., Gollner, S., Jones, D.O.B., Kaiser, S., Martinez Arbizu, P., Menzel, L., Mestre, N.C., Morato, T., Pham, C., Pradillon, F., Purser, A., Raschka, U., Sarrazin, J., Simon-Lledo, E., Stewart, I.M., Stuckas, H., Sweetman, A.K., Colaço, A. (2018). Potential Mitigation and Restoration Actions in Ecosystems Impacted by Seabed Mining. *Frontiers in Marine Science*. Section Deep-Sea Environments and Ecology. 5. doi: 10.3389/fmars.2018.00467

Cuvelier, D., Legendre, P., Laës-Huon, A., Sarradin, P., Sarrazin, J. (2017). Biological and environmental rhythms in (dark) deep-sea hydrothermal ecosystems. *Biogeosciences*, 14(12), 2955–2977. <https://doi.org/10.5194/bg-14-2955-2017>

Cuvelier, D., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J.T., Desbruyères, D., Glover, A.G., Santos, R.S. and Tyler, P.A. (2011), Hydrothermal faunal assemblages and habitat characterisation at the Eiffel Tower edifice (Lucky Strike, Mid-Atlantic Ridge). *Marine Ecology*, 32: 243-255. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00431.x>

Cuvelier, D., Sarrazin, J., Colaço, A., Copley, J., Desbruyères, D., Glover, A.G., Tyler, P., Serrao Santos, R. (2009). Distribution and spatial variation of hydrothermal faunal assemblages at LuckyStrike (Mid-Atlantic Ridge) revealed by high-resolution video image analysis. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*. 56, 2026–2040. doi: 10.1016/j.dsr.2009.06.006

Danovaro, R. (2009). *Methods for the study of deep-sea sediments, their functioning and biodiversity*. CRC Press

Danovaro, R. (2012). Extending the approaches of biodiversity and ecosystem functioning to the deep ocean. *Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning: Frameworks, methodologies, and integration*, edited by: Solan, M., Aspden, RJ, and Paterson, DM, Oxford University Press, Oxford, 115-126. doi: 10.1093/acprof:oso/9780199642250.003.0009

Danovaro, R., Gambi, C., Dell'Anno, A., Corinaldesi, C., Frascetti, S., Vanreusel, A., Vincx, M., Gooday, A.J. (2008). Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18(1), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.056>

Decraemer, W., Coomans, A., Baldwin, J. (2014). *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Vol. 2 : Nematoda. 1 - Morphology of Nematoda*. ISBN 978-3-11-027375-5

Decraemer, W., Goubault, N., Backeljau, T. (1997). Marine nematodes of the family Draconematidae (Nemata): a synthesis with phylogenetic relationships. *Hydrobiologia*, 357, 185-202.

Dell'Anno A, Carugati L, Corinaldesi C, Riccioni G, Danovaro R. (2015). Unveiling the Biodiversity of Deep-Sea Nematodes through Metabarcoding: Are We Ready to Bypass the Classical Taxonomy? *PLoS One*. 23;10(12) doi: 10.1371/journal.pone.0144928.

Desbruyères, D., Biscoito, M., Caprais, J.-C., Colaço, A., Comtet, T., Crassous, P., Fouquet, Y., Khrípounoff, A., Le Bris, N., Olu, K., Riso, R., Sarradin, P.-M., Segonzac, M., Vangriesheim, A. (2001). Variations in deep-sea hydrothermal vent communities on the Mid-Atlantic Ridge near the Azores plateau. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*. 48, 1325–1346.

Desbruyères, D., Segonzac, M., Bright, M. (2006). *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*. Second completely revised edition. Denisia, 18. Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen: Linz. ISBN 3-85474-154-5. 544 pp.

Dick, G.J. (2019). The microbiomes of deep-sea hydrothermal vents : distributed globally, shaped locally. *Nature Reviews Microbiology*. 17,271– 283. doi : [10.1038/s41579-019-0160-2](https://doi.org/10.1038/s41579-019-0160-2)

Dubilier, N., Bergin, C., Lott, C. (2008). Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews Microbiology*. 6,725–740. doi : [10.1038/nrmicro1992](https://doi.org/10.1038/nrmicro1992)

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. (2004). Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35, 557–581. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711)

Gart, J.J., Siegel, A.F., German, R.Z. (1982). Rarefaction and Taxonomic Diversity. *Biometrics*, 38,235-241.

Gestoso, I., Arenas, F., Rubal, M., Veiga, P., Peña, M., Olabarria, C. (2013). Shifts from native to non-indigenous mussels: enhanced habitat complexity and its effects on faunal assemblages. *Marine environmental research*, 90, 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.05.015>

Gibbons, M.J. (1988). The impact of sediment accumulations, relative habitat complexity and elevation on rocky shore meiofauna. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 122(3), 225-241.[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90125-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90125-6)

Giere, O. (2008). *Meiobenthology: the microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Springer Science & Business Media.

Girard, F., Sarrazin, J., Arnaubec, A., Cannat, M., Sarradin, P.-M. Wheeler, B. Matabos, M. (2020). Currents and topography drive assemblage distribution on an active hydrothermal edifice. *Progress in Oceanography*. 187. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102397>

Gladstone-Gallagher, R.V., Pilditch, C.A., Stephenson, F., Thrush, S.F. (2019). Linking Traits across Ecological Scales Determines Functional Resilience. *Trends in Ecology & Evolution*. 34, 1080–1091.

Gollner, S., Colaço, A., Gebruk, A., Halpin, P.N., Higgs, N., Menini, E., Mestre, N.C., Qian, P.-Y., Sarrazin, J., Szafranski, K., Van Dover, C.L. (2021). Application of scientific criteria for identifying hydrothermal ecosystems in need of protection. *Marine Policy*. 132, 104641. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104641>

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., Riemer, B., Martinez Arbizu, P., Le Bris, N., Bright, M. (2010). Diversity of meiofauna from the 9°50'N East Pacific rise across a gradient of hydrothermal fluid emissions. *PloS One*, 5(8), e12321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012321>

Gourbault, N., & Decraemer, W. (1996). Marine nematodes of the family Epsilonematidae: a synthesis with phylogenetic relationships. *Nematologica*, 42(2), 133-158.

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
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00148.x>

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. doi : 10.3354/meps305067

Gunderson, L.H. (2000). Ecological resilience - In Theory and Application. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31,425-39. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.425>

Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nature Communications*. 7615,1-7.
<https://doi.org/10.1038/ncomms8615>

Hannington, M.D., Jonasson, I.R., Herzig, P.M., Petersen, S. (1995). Physical and chemical processes of seafloor mineralization at mid-ocean ridges. In *Seafloor Hydrothermal Systems : Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. 91,115-157. <https://doi.org/10.1029/GM091p0115>

Hodgson, D., McDonald, J.L., Hosken, D.J. (2015). What do you mean, 'resilient' ? *Trends in Ecology & Evolution*. 30,503-506. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>

Hourdez, S., Lallier, F.H. (2006). Adaptations to hypoxia in hydrothermal-vent and cold-seep invertebrates. In *Life in Extreme Environments*. *Review Environnement Sciences Biotechnology*. 6,143-159.

Husson, B., Sarradin, P. M., Zeppilli, D., & Sarrazin, J. (2017). Picturing thermal niches and biomass of hydrothermal vent species. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 137, 6-25. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.05.028>

Ingrisch, J., Bahn, M. (2018). Towards a Comparable Quantification of Resilience. *Trends in Ecology & Evolution*. 33,251-259. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.01.013>

Jannasch, H.W. (1985). The Chemosynthetic Support of Life and the Microbial Diversity at Deep-Sea Hydrothermal Vents. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 225(1240), 277-297. <https://doi.org/10.1098/rspb.1985.0062>

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 Research Part A. Oceanographic Research Papers*. 35 (10),1711–1721. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90045-3](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90045-3)

Kassambara and Mundt, 2009. Factoextra : Extract and Visualize the Results of Multivariate Data 746 Analyses. (2023), R package.

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. DOI 10.1007/s00227-006-0505-z

Langmuir, C., Humphris, S., Fornari, D., Van Dover, C., Von Damm, K., Tivey, M.K., Colodner, D., Charlou, J.-L., Desonie, D., Wilson, C., Fouquet, Y., Klinkhammer, G., Bougault, H. (1997). Hydrothermal vents near a mantle hot spot : the Lucky Strike vent field at 37°N on the Mid-Atlantic Ridge. *Earth and Planetary Science Letters*. 148,69–91. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(97\)00027-7](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(97)00027-7)

Le, J. T., Sato, K. N. (2017). Ecosystem services of the deep ocean. *Ocean Climate*, 49–54. http://levin.ucsd.edu/people/satofiles/Le&Sato_ecosystem-services-deep-ocean_OCPScientificNotes_2016.pdf

Le Bris, N., Govenar, B., Le Gall, C., Fisher, C.R. (2006). Variability of physico-chemical conditions in 9°50'N EPR diffuse flow vent habitats. *Marine Chemistry*. 98,167–182. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2005.08.008>

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 tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge. *Biogeosciences*, 15,2629–2647, <https://doi.org/10.5194/bg-15-2629-2018>, 2018

Levin, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology*, 46(3), 282–297. <https://doi.org/10.1093/icb/icj024>

Levin, L.A., Baco, A.R., Bowden, D.A., Colaço, A., Cordes, E.E., Cunha, M.R., Demopoulos, A.W.J., Gobin, J., Grupe, B.M., Le, J., Metaxas, A., Netburn, A.N., Rouse, G.W., Thurber, A.R., Tunnicliffe, V., Van Dover, C.L., Vanreusel, A., Walting, L. (2016). Hydrothermal Vents and Methane Seeps : Rethinking the Sphere of Influence. Review from *Frontiers in Marine Science*. In *Deep-Sea Environments and Ecology Section*. Vol 3. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00072>

Levin, L.A., Le Bris, N. (2015). The deep ocean under climate change. *Science*, 350,766–768. DOI: [10.1126/science.aad0126](https://doi.org/10.1126/science.aad0126)

Levin, L.A., Le Bris, N., Cordes, E., Eddebbar, Y., Jeffreys, R., Sato, K., Wei, C.L. et le groupe de travail sur le changement climatique de DOSI Deep-Ocean Stewardship Initiative. (2016). Plaidoyer pour une attention spécifique à l'océan profond dans le contexte du changement climatique. ocean-climate.org.

Lilley, M.D., Feely, R.A., Trefry, J.H. (1995). Chemical and Biochemical Transformations in Hydrothermal Plumes. In *Seafloor Hydrothermal Systems : Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. Geophysical Monograph Series. 91,369–391. doi : [10.1029/GM091p0369](https://doi.org/10.1029/GM091p0369)

Lins, L., Zeppilli, D., Menot, L., Michel, L.N., Bonifacio, P., Brandt, M., Pape, E., Rossel, S., Uhlenkott, K., Macheriotou, L., Bezerra, T.N., Sanchez, N., Alfaro-Lucas, J.M., Arbizu, P.M., Kaiser, S., Murakami, C., Vanreusel, A. (2021). Toward a reliable assessment of potential ecological impacts of deep-sea polymetallic nodule mining on abyssal infauna. *Technology and Oceanography*. 19 (9), 626–650. <https://doi.org/10.1002/lom3.10448>

Lorenzen, S. (1973). Die Familie Epsilonematidae (Nematodes). *Akademie der Wiss. und der Literatur. Mikrofauuna Meeresboden*,25, 411–494.

Lotze, H.K., Coll, M., Magera, A.M., Ward-Paige, C., Airoidi, L. (2011). Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*. 26,595–605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.07.008>

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(19–20), 1586–1598. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.05.004>

Marticorena, J. (2021). Résilience des écosystèmes hydrothermaux : résultats d'une expérience de perturbation au sein du champ hydrothermal Lucky Strike (dorsale médio-atlantique). [Thèse]. [Brest] : Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale.

Mat, A.M., Sarrazin, J., Markov, G.V., Apremont, V., Dubreuil, C., Eché, C., Fabioux, C., Klopp, C., Sarradin, P., Tanguy, A., Huvet, A., Matabos, M. (2020). Biological rhythms in the deep-sea hydrothermal mussel *Bathymodiolus azoricus*. *Nature Communications*, 11(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17284-4>

McClanahan, T.R., Donner, S.D., Maynard, J.A., MacNeil, M.A., Graham, N.A.J., Maina, J., Baker, A.C., Alemu, I.J.B., Beger, M., Campbell, S.J., Darling, E.S., Eakin, C.M., Heron, S.F., Jupiter, S.D., Lundquist, C.J., McLeod, E., Mumby, P.J., Paddock, M.J., Selig, E.R., van Woesik, R. (2012). Prioritizing Key Resilience Indicators to Support Coral Reef Management in a Changing Climate. *PLOS ONE*. 7,e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>

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. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0365:PSCADS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0365:PSCADS]2.0.CO;2)

Morel, J.M. (1979). Évolution magmatique le long des dorsales Médio-Atlantique et Est-Pacifique. Structure et évolution géologiques des océans. [Thèse]. [Brest]. Structure et évolution géologiques des océans. Université de Bretagne Occidentale.

Mullineaux, L. S., Adams, D. K., Mills, S. W., & Beaulieu, S. E. (2010). Larvae from afar colonize deep-sea hydrothermal vents after a catastrophic eruption. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(17), 7829–7834. <https://doi.org/10.1073/pnas.0913187107>

Mullineaux, L. S., Le Bris, N., Mills, S. W., Henri, P., Bayer, S. R., Secrist, R. G., & Siu, N. (2012). Detecting the influence of initial pioneers on succession at deep-sea vents. *PLoS One*, 7(12), e50015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050015>

Mullineaux, L.S., Peterson, C.H., Micheli, F., Mills, S.W. (2003). Successional mechanisms varies along a gradient in hydrothermal fluid flux at deep-sea vents. *Ecological Monographs*, 73(4), 523–542. <https://doi.org/10.1890/02-0674>

Nations Unies. (2022). Action Climat. Les effets du changement climatique sur les océans. <https://www.un.org/fr/climatechange/science/climate-issues/ocean-impacts>

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., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*.

Ondréas, H., Cannat, M., Fouquet, Y., Normand, A., Sarradin, P.M., Sarrazin, J. (2009). Recent volcanic events and the distribution of hydrothermal venting at the Lucky Strike hydrothermal field, Mid-Atlantic Ridge. *From Geochemistry, Geophysics, Geosystems*. Vol 10. <https://doi.org/10.1029/2008GC002171>

Paulus, E. (2021). Shedding Light on Deep-Sea Biodiversity - A Highly Vulnerable Habitat in the Face of Anthropogenic Change. *Frontiers in Marine Science*. Section Global Change and the Future Ocean. 8,1–15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.667048>

Platt, H.M., Warwick, R.M. (1983). *Free living Marine Nematodes. Part II, British Chromadorids*. No. 38. Published for the Linnean Society of London and The Estuarine and Brackish-water Sciences Association.

Plum, C., Pradillon, F., Fujiwara, Y., Sarrazin, J. (2017). Copepod colonization of organic and inorganic substrata at a deep-sea hydrothermal vent site on the Mid-Atlantic Ridge. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 137, 335–348. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.06.008>

Powell, M.A., Somero, G.N. (1986). Adaptations to sulfide by hydrothermal vent animals : sites and mechanisms of detoxification and metabolism. *The Biological Bulletin*. Chicago Journals. 171,274–290.

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. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2851-2010>

Ramirez-Llodra, E., Tyler, P.A., Baker, M.C., Bergstad, O.A., Clark, M.R., Escobar, E.G., 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(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022588>

Ricklefs, R.E. and Relyea, R. (2019). Ecology : The economy of Nature. Ed. 8th. First published in the United States by W. H. Freeman and company.

Sarradin, P.-M., Cannat, M. (2017) MOMARSAT2017 cruise, RV Pourquoi pas ?, <https://doi.org/10.17600/17000500>

Sarradin, P.-M., Caprais, J.C., Riso, R., Kerouel, R., Aminot, A. (1999). Chemical environment of the hydrothermal mussel communities in the Lucky Strike and Menez Gwen vent fields, Mid Atlantic Ridge. *Cahiers de biologie marine*, 40(1), 93-104.

Sarradin, P.-M., Legrand, J. (2019) MOMARSAT2019 cruise, RV Pourquoi pas ?, <https://doi.org/10.17600/18001110>

Sarradin, P., Waeles, M., Bernagout, S., Le Gall, C., Sarrazin, J., & Riso, R. (2009). Speciation of dissolved copper within an active hydrothermal edifice on the Lucky Strike vent field (MAR, 37°N). *Science of the Total Environment*, 407, 869–878. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.09.056>

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. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.04.004>

Sarrazin, J., Desbruyères, D. (2015). "Hydrothermal Vents : Oases at Depth". In *Marine Ecosystems : Diversity and Functions*, eds. Monaco, A., Prouzet, P. From the Seas and Oceans. Chap.6, pp.225-292. doi : [10.1002/9781119116219.ch6](https://doi.org/10.1002/9781119116219.ch6)

Sarrazin, J., Juniper, S.K. (1999). Biological characteristics of a hydrothermal edifice mosaic community. *Marine Ecology Progress Series*. 185,1-19. doi: 10.3354/meps185001

Sarrazin, J., Legendre, P., De Busserolles, F., Fabri, M.C., Guilini, K., Ivanenko, V.N., Morineaux, M., Vanreusel, A., Sarradin, P.-M. (2015) Biodiversity patterns, environmental drivers and indicator species on a high temperature hydrothermal edifice, Mid-Atlantic Ridge. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*. 121,177–192. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.04.013>

Sarrazin, J., Levesque, C., Juniper, S., & Tivey, M. (2002). Mosaic community dynamics on Juan de Fuca Ridge sulphide edifices: substratum, temperature and implications for trophic structure. *CBM-Cahiers de Biologie Marine*, 43(3-4), 275-279.

Sarrazin, J., Portail, M., Legrand, E., Cathalot, C., Laes, A., Lahaye, N., Sarradin, P.-M., Husson, B. (2020). Endogenous versus exogenous factors: What matters for vent mussel communities?. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 160, 103260. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103260>

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. doi:10.3354/meps153005

Schmidt-Rhaesa, A. (2020). Guide to the identification of marine meiofauna. (Ed.) Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, Germany. 608 pp, 2011-08 to 2014-05 | BA Biology Education. doi : 10.1111/ivb.12304 ISBN: 978-3-89937-244-1.

Seinhorst, J.W. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. (1959). *Nematologica*. 4(1), 67-69.

Sen, A., Podowski, E.L., Becker, E.L., Shearer, E.A., Gartman, A., Yücel, M., Hourdez, S., Luther, III, G.W., 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(5), 1510-1528. <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.5.1510>

Soltwedel, T., Guilini, K., Sauter, E., Schewe, I., & Hasemann, C. (2018). Local effects of large food-falls on nematode diversity at an arctic deep-sea site: results from an in situ experiment at the deep-sea observatory HAUSGARTEN. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 502, 129-141. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.03.002>

Somerfield, P.J., Warwick, R.M. (2013). Meiofauna Techniques. In *Methods for the Study of Marine Benthos*. Fourth Edition. Ed. Eleftheriou A. Chap. 6. <https://doi.org/10.1002/9781118542392.ch6>

Stauffer H. (1924) Die Lokomotion der Nematoden Beiträ g zur Kausalmorphologie der Fadenwu der Fadenwürmer) (Doctoral dissertation, Zoologisches Institut Universität Bern). 49, 1–118

Sweetman, A.K., Thurber, A.R., Smith, C.R., Levin, L.A., Mora, C., Wei, C.-L., Gooday, A.J., Jones, D.O. B., Rex, M., Yasuhara, M., Ingels, J., Ruhl, H.A., Frieder, C.A., Danovaro, R., Würzberg, L., Baco, A., Grupe, B.M., Pasulka, A., Meyer, K.S., Dunlop, K.M., Henry, L.-A., Roberts, J.M. (2017). Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. *Elementa Science of the Anthropocene*, 5, 4. <https://doi.org/10.1525/elementa.203>

Talley, L.D., Feely, R.A., Sloyan, B.M., Wanninkhof, R., Baringer, M.O., Bullister, J.L., Carlson, C.A., Doney, S.C., Fine, R.A., Firing, E., Gruber, N., Hansell, D.A., Ishii, M., Johnson, G.C., Katsumata, K., Key, R.M., Kramp, M., Langdon, C. (2016). Changes in Ocean Heat, Carbon Content, and Ventilation : A Review of the First Decade of GO-SHIP Global Repeat Hydrography. *Annual Review of Marine Science*. 8, 185–2015. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-052915-100829>

Thurber, A.R., Sweetman, A.K., Narayanaswamy, B.E., Jones, D.O.B., Ingels, J., Hansman, R.L. (2014). Ecosystem function and services provided by the deep sea. *Biogeosciences*. 11, 3941–3963. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3941-2014>

Tunnicliffe, V. (1991). The biology of hydrothermal vents : Ecology and evolution. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. Department of Biology, University of Victoria, British Columbia, Canada V8W 2Y2. 29,319–407.

Vanaverbeke, J., Steyaert, M., Soetaert, K., Rousseau, V., Van Gansbeke, D., Parent, J. Y., Vincx, M. (2004). Changes in structural and functional diversity of nematode communities during a spring phytoplankton bloom in the southern North Sea. *Journal of Sea Research*, 52(4), 281-292. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.02.004>

Van Audenhaege, L. (2023). Étude par l'imagerie de la distribution spatio-temporelle multi-échelles des communautés benthiques associées au champ hydrothermal Lucky Strike, Imaging study of the multi-scale spatio-temporal distribution of benthic communities associated with the Lucky Strike hydrothermal field (Doctoral dissertation, Université de Bretagne Occidentale).

Van Audenhaege, L., Fariñas-Bermejo, A., Schultz, T., Van Dover, C.L. (2019). An environmental baseline for food webs at deep-sea hydrothermal vents in Manus Basin (Papua New Guinea). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 148, 88-99

Van Audenhaege, L., Matabos, M., Brind'Amour, A., Drugmand, J., Laës-Huon, A., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J. (2022). Long-term monitoring reveals unprecedented stability of a vent mussel assemblage on the Mid-Atlantic Ridge. *Progress in Oceanography*, 204, 102791. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.04.018>

Van Dover, C.L. (2002). Community structure of mussel beds at deep-sea hydrothermal vents. *Marine Ecology Progress Series*. 230, 137–158. doi:10.3354/meps230137

Van Dover, C.L., Colaço, A., Collins, P.C., Croot, P., Metaxas, A., Murton, B.J., Swaddling, A., Boschen-Rose, R.E., Carlsson, J., Cuyvers, L., Fukushima, T., Gartman, A., Kennedy, R., Kriete, C., Mestre, N.C., Molodtsova, T., Myhrvold, A., Pelleter, E., Popoola, S.O., Qian, P.-Y., Sarrazin, J., Sharma, R., Suh, Y.J., Sylvan, J.B., Tao, C., Tomczak, M., Vermilye, J. (2020). Research is needed to inform environmental management of hydrothermally inactive and extinct polymetallic sulfide (PMS) deposits. *Marine Policy*. 121, 104183. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104183>

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. doi:10.3354/meps195169

Vanreusel, A., Fonseca, G., Danovaro, R., Da Silva, M. C., Esteves, A. M., Ferrero, T., Gad, G., Galtsova, V., Gambi, C., da Fonsêca Genevois, V., Ingels, J., Ingole, B., Lampadariou, N., Merckx, B., Miljutin, D., Miljutina, Muthumbi, A., Netto, S., Portnova, D., Radziejewska, T., Raes, M., Tchesunov, A., Vanaverbeke, J., Van Gaever, S., Venekey, V., Bezerra, T.N., Flint, H., Copley, J., Pape, E., Zeppilli, D., Martinez Arbizu, P., Galeron, J. (2010). The contribution of deep-sea macrohabitat heterogeneity to global nematode diversity. *Marine Ecology*, 31(1), 6-20. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00352.x>

Vanreusel, A., Van den Bossche, I., & Thiermann, F. (1997). Free-living marine nematodes from hydrothermal sediments: similarities with communities from diverse reduced habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 207-219. doi:10.3354/meps157207

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(8), 1391–1399. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.02.002>

WIESER, W. (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine o'kologisch—morphologische Studie. *Arkiv fo'r Zoologi* 4, 439–483.

Yeung, A.C.Y., Richardson, J.S. (2016). Some Conceptual and Operational Considerations when Measuring 'Resilience': a response to Hodgson *et al.* *Trends of Ecology and Evolution*. 31,2–3.

Zekely, J., Gollner, S., Van Dover, C., Govenar, B., Le Bris, N., Nemeschkal, H., Bright, M. (2006) Nematode communities associated with tubeworm and mussel aggregations on the East Pacific Rise. *Cahiers De Biologie Marine (Station Biologique de Roscoff)*. 47,477–482.

Zeppilli, D., Bellec, L., Cambon-Bonavita, M. A., Decraemer, W., Fontaneto, D., Fuchs, S., Gayet, N., Mandon, P., Michel, L.N., Portail, M., Smol, N., Sørensen, M.V., Vanreusel, A., Sarrazin, J. (2019). Ecology and trophic role of *Oncholaimus dyvae* sp. nov. (Nematoda: Oncholaimidae) from the lucky strike hydrothermal vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Bmc Zoology*, 4(1), 1-15.

Zeppilli, D., Danovaro, R. (2009). Meiofaunal diversity and assemblage structure in a shallow-water hydrothermal vent in the Pacific Ocean. *Aquatic Biology*, 5(1), 75-84. DOI: <https://doi.org/10.3354/ab00140>

Zeppilli, D., Leduc, D., Fontanier, C., Fontaneto, D., Fuchs, S., Gooday, A.J., Goineau, A., Ingels, J., Ivanenko, V.N., Kristensen, R.M., Neves, R.C., Sanchez, N., Sandulli, R., Sarrazin, J., Sørensen, M.V., Tasiemski, A., Vanreusel, A., Autret, M., Bourdonnay, L., Claireaux, M., Coquillé, V., De Wever, L., Rachel, D., Marchant, J., Toomey, L., Fernandes, D. (2018). Characteristics of meiofauna in extreme marine ecosystems : a review. *Marine Biodiversity*. 48,35–71. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0815-z>

Zeppilli, D., Sarrazin, J., Leduc, D., Martinez Arbizu, P., Fontaneto, D., Fontanier, C., Gooday, A.J., Møbjerg Kristensen, R., Ivanenko, V.N., Sørensen, M.V., Vanreusel, A., Thébault, J., Mea, M., Allio, N., Andro, T., Arvigo, A., Castrec, J., Danielo, M., Foulon, V., Fumeron, R., Hermabessiere, L., Hulot, V., James, T., Langonne-Augen, R., Le Bot, T., Long, M., Mahabror, D., Morel, Q., Pantalos, M., Pouplard, E., Raimondeau, L., Rio-Cabello, A., Seite, S., Traisnel, G., Urvoy, K., Van Der Stegen, T., Weyand, M., Fernandes, D. (2015). Is the meiofauna a good indicator for climate change and anthropogenic impacts ? *Marine Biodiversity*. 45, 505-535. DOI : 10.1007/s12526-015-0359-z.

Zeppilli, D., Vanreusel, A., Pradillon, F., Fuchs, S., Mandon, P., James, T., Sarrazin, J. (2015). Rapid colonisation by nematodes on organic and substrata deployed at the deep-sea Lucky Strike hydrothermal vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Marine Biodiversity*. 45,489–504. doi: 10.1007/s12526-015-0348-2

Annexes

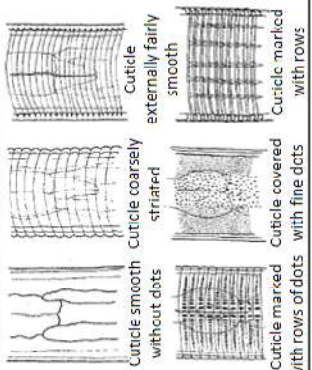
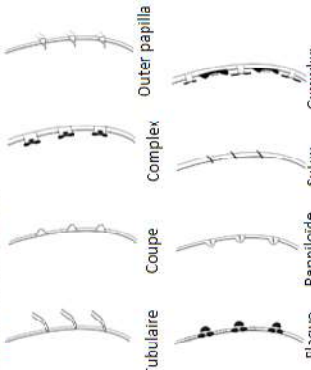
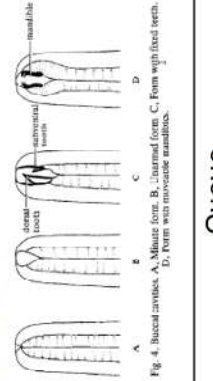
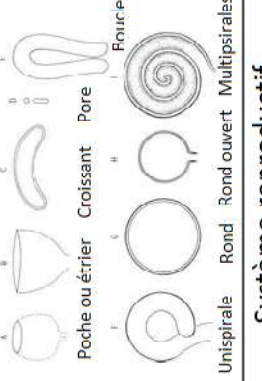
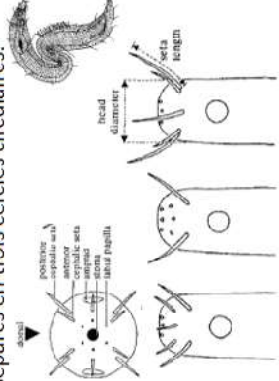
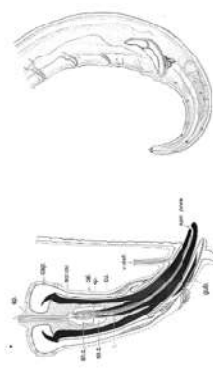
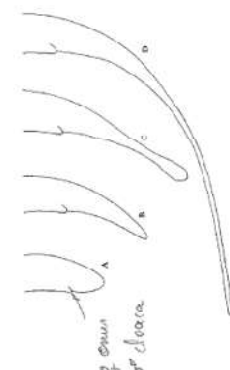

Annexe 1. Détails du protocole d'extraction au Ludox.

Une fois l'ensemble des échantillons tamisés, chacun a ensuite été réparti équitablement dans 2 ou 4 tubes Falcons selon la quantité de sédiments présents par échantillon. Une extraction à l'aide du polymère de silice colloïdale (Ludox) a ensuite été réalisée afin de séparer les organismes du sédiment, encore présents dans les échantillons. La densité du Ludox utilisé a été mesurée à l'aide d'un densimètre en mélangeant environ 100 ml d'eau pour 150 ml de Ludox afin d'atteindre une densité de 1.165 (Danovaro 2009; Somerfield & Warwick, 2013). Pour cela, chaque tube a été rempli avec du Ludox, en fonction du volume du sédiment (qui doit représenter un tiers), puis pesé et équilibré selon leur masse deux par deux. Les échantillons ont été placés à la centrifugeuse pendant 10 min à 2500 tpm. Le surnageant de chaque réplique a été versé dans un tamis (32 µm) alors que le sédiment restant dans les tubes a une nouvelle fois été passé à la centrifugeuse après l'ajout de Ludox. Ces étapes doivent être répétées au total 3 fois pour chaque échantillon afin de s'assurer que l'ensemble de la petite faune présente ait été extraite du sédiment. Une fois l'ensemble des surnageants des différents répliques présents dans le tamis, 5 rinçages à l'eau permettent d'enlever l'excédent de Ludox. Cette partie de l'échantillon représente notre extraction finale contenant la méiofaune à étudier. Elle a donc été remise dans un nouveau tube contenant les inscriptions de son contenu (nom de l'échantillon) et re-formolée. Le sédiment resté dans le fond des tubes Falcons (le culot) a également été rincé 5 fois à l'eau puis remis dans les échantillons originaux.

Annexe 2. Mise en place du protocole de sous-échantillonnage afin de tester sa robustesse.

| | C2b - 2019 | | | |
|------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|---------------------|
| Phylum / Class/Famille | Comptage premier extrait de 50 ml | Comptage deuxième extrait de 50 ml | Somme des deux extraits de 50 ml | Comptage des 100 ml |
| Nematoda | 213 | 290 | 503 | 438 |
| Copepoda | 24 | 6 | 30 | 34 |
| Polychaeta | 14 | 7 | 21 | 17 |
| Halacaridae | 24 | 5 | 29 | 48 |
| Nauplii | 15 | 14 | 29 | 44 |
| Gastropoda | 7 | 1 | 8 | 7 |
| Ostracoda | 6 | 6 | 12 | 11 |
| Total individus | 303 | 329 | 632 | 599 |

Annexe 3. Caractéristiques importantes à observer pour l'identification des nématodes. Tirée et adaptée de Decreamer *et al.*, 2014 - Cunha *et al.*, 2022 - Platt & Warwick, 1983.

| <p>Cuticule</p> <p>Les motifs présents sur la cuticule sont très importants à prendre en compte dans l'identification.</p>  <p>Cuticle smooth without dots Cuticle marked with rows of dots Cuticle coarsely striated Cuticle externally fairly smooth</p> <p>Suppléments</p>  <p>Tubulaire Plaque Pappiloïde Setae Coupe Complex Outer papilla Corripex</p> | <p>Cavité buccale</p> <p>Les cavités buccales ont une variabilité de forme importante, leurs dents reflètent le niveau trophique des individus (dépositives, omnivores...) Les mandibules, la taille et la forme de la cavité buccale sont aussi importants.</p>  <p>buccal cavity buccal teeth anterior teeth mandible buccal cavity with fixed teeth</p> <p>Fig. 4. Buccal cavities. A, Minute form; B, Unarmed form; C, Form with fixed teeth; D, Form with intermediate mandibles.</p> | <p>Amphide</p> <p>Il s'agit de sensilles spéciales ou organe chémosensoriel se trouvant sur la partie céphalique de l'individu, elles sont au nombre de deux, diamétralement opposées.</p>  <p>Poche ou ériér Croissant Pore Unispiraie Rond Rond ouvert Multipisiraies</p> | <p>Setæ</p> <p>Il s'agit de sensilles en forme de longs setae pouvant se répartir sur tout le corps de l'individu, sur la tête, ils sont séparés en trois cercles circulaires.</p>  <p>anterior dorsal ventral head diameter seta length</p> | <p>Spicules et gubernaculum</p> <p>Typiquement, nous pouvons observer une paire de spicules et un organe directeur, le gubernaculum. Leur forme et leur taille varient considérablement et sont importants pour l'identification.</p>  | <p>Queue</p> <p>A l'extrémité de la queue, la forme du spirerite, structure spécialisée dans la sécrétion d'un adhésif, est importante à observer.</p>  <p>♀ <i>Osman</i> ♂ <i>Clavica</i></p> <p>Fig. 7. Tail shape. A, <i>Sternostoma</i>; B, <i>Conus</i>; C, <i>Coarso-cylindrical with swollen tail</i> (various); D, <i>Eimeriac</i>, tubum.</p> | <p>Système reproductif</p> <p>Les femelles ont un ou deux ovaires, monodelphique ou didelphique, ce nombre est important et peut être utilisé pour distinguer différents nématodes, de même que la taille, la forme et la position des testicules.</p>  <p>Unispiraie Rond Didelephique</p> <p>Testicule</p> |
|---|--|--|--|---|---|--|
|---|--|--|--|---|---|--|

Annexe 4. Abondances brutes de la méiofaune et des nématodes identifiés au genre obtenues à l'issue du comptage en laboratoire.

| Abundance de la méiofaune | | | | | | |
|---------------------------|------------------|--------------|-------------|-------------|-------------------|------------|
| Phylum / Taxa | Pré et post 1 an | | | | Pré et post 2 ans | |
| | C1a 2017 | C1a 2018 | C1b 2017 | C1b 2018 | C2b 2017 | C2b 2019 |
| Nematoda | 13826 | 11532 | 2066 | 3405 | 1262 | 213 |
| Nauplii | 1276 | 1264 | 84 | 889 | 77 | 15 |
| Copepoda | 1040 | 830 | 63 | 651 | 40 | 24 |
| Polychaeta | 230 | 25 | 29 | 12 | 3 | 14 |
| Acari | 417 | 70 | 3 | 13 | 31 | 24 |
| Bivalvia | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Platyhelminthes | 29 | 23 | 1 | 3 | 0 | 0 |
| Gastropoda | 142 | 21 | 11 | 7 | 10 | 7 |
| Ostracoda | 96 | 33 | 4 | 12 | 2 | 6 |
| Loricifera | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Nemerta | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| Total | 17056 | 13799 | 2263 | 4992 | 1427 | 303 |

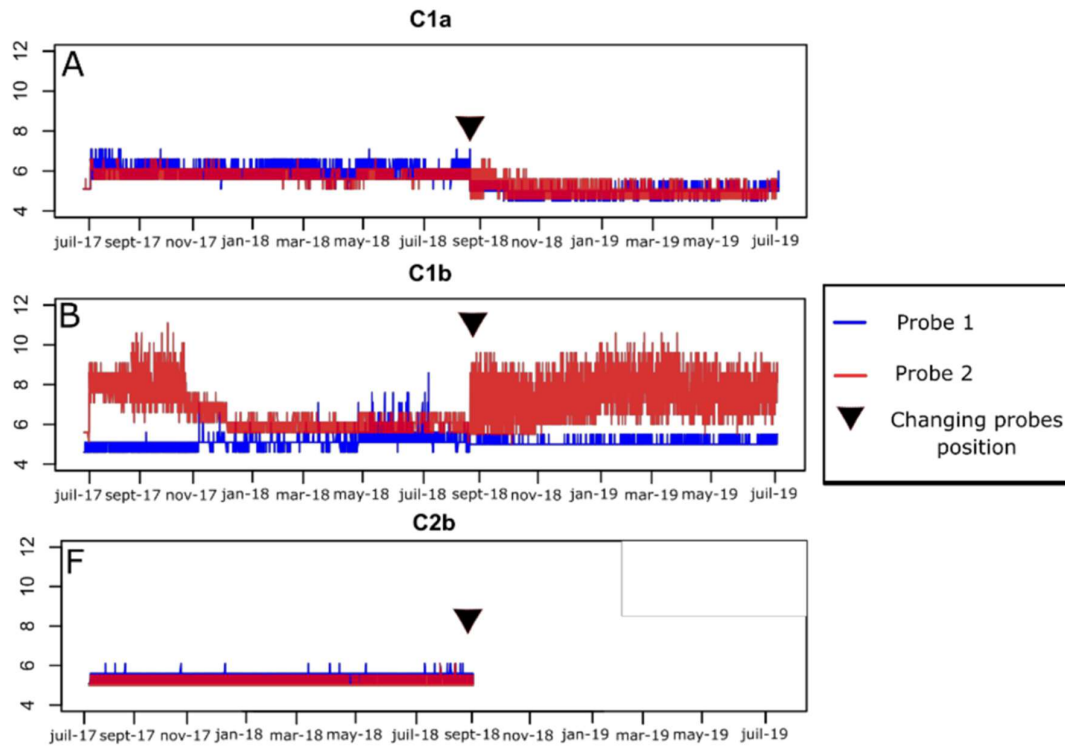
| Abondance des nématodes identifiés au genre | | | | | | | | |
|--|-----------------|-------------------|----------------|------------|------------|------------|----------------|------------|
| | | | Pre and post 1 | | | | Pre and post 2 | |
| Sub Classe | Famille | Genre | C1a - 2017 | C1a - 2018 | C1b - 2017 | C1b - 2018 | C2b - 2017 | C2b - 2019 |
| Chromadoria | Camacolaimidae | Alaimella | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Chromadoridae | Chromadorina | 6 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 |
| | Cyatholaimidae | Paracanthonus | 4 | 4 | 2 | 10 | 2 | 1 |
| | Desmodoridae | Desmodora | 3 | 0 | 12 | 16 | 5 | 0 |
| | | Tricoma | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | Draconematidae | Cephalochaetosoma | 42 | 10 | 128 | 150 | 25 | 55 |
| | Epsilonematidae | Epsilonema | 54 | 31 | 3 | 2 | 87 | 63 |
| | Linhomoeidae | Linhomoeus | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | Microlaimidae | Microlaimus | 53 | 86 | 13 | 31 | 10 | 10 |
| | Monhysteridae | Halomonhystera | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| Thalassomonhystera | | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | |
| Enoplia | Oncholaimidae | Oncholaimus | 1 | 1 | 0 | 4 | 1 | 0 |
| | Rhabdolaimidae | Syringolaimus | 2 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 |
| Total des individus identifiés par échantillon | | | 167 | 136 | 160 | 217 | 142 | 129 |

Annexe 5. Abondances relatives de la méiofaune et des nématodes identifiés au genre obtenues à partir des abondances brutes.

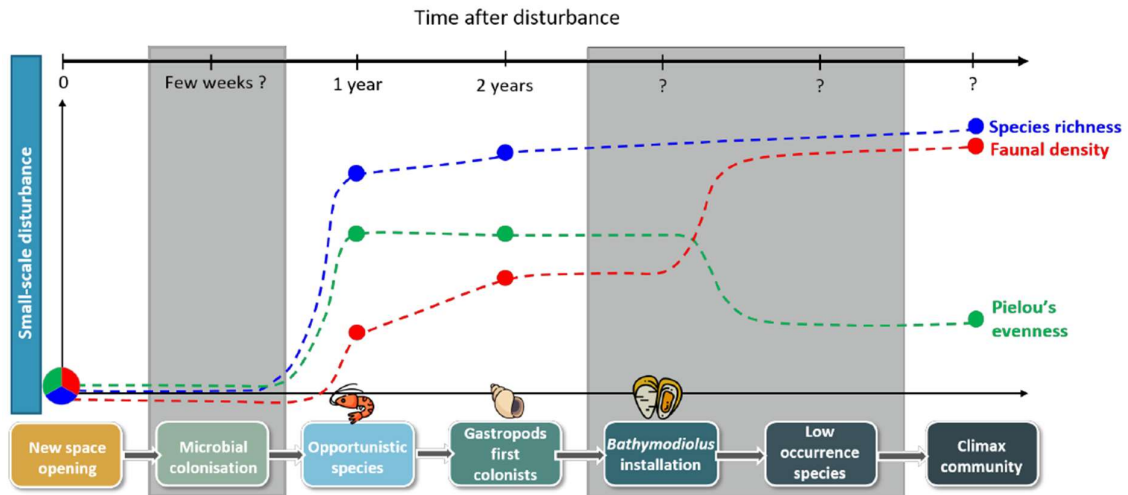
| Abondance relative de la méiofaune (en %) | | | | | | |
|---|------------------|------------|------------|------------|-------------------|------------|
| Phylum / Taxa | Pré et post 1 an | | | | Pré et post 2 ans | |
| | C1a 2017 | C1a 2018 | C1b 2017 | C1b 2018 | C2b 2017 | C2b 2019 |
| Nematoda | 87,62 | 92,00 | 94,81 | 82,99 | 93,48 | 73,96 |
| Copepoda | 6,59 | 6,62 | 2,89 | 15,87 | 2,96 | 8,33 |
| Polychaeta | 1,46 | 0,20 | 1,33 | 0,29 | 0,22 | 4,86 |
| Acari | 2,64 | 0,56 | 0,14 | 0,32 | 2,30 | 8,33 |
| Bivalvia | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Platyhelminthes | 0,18 | 0,18 | 0,05 | 0,07 | 0,00 | 0,00 |
| Gastropoda | 0,90 | 0,17 | 0,50 | 0,17 | 0,74 | 2,43 |
| Ostracoda | 0,61 | 0,26 | 0,18 | 0,29 | 0,15 | 2,08 |
| Loricifera | 0,00 | 0,00 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Nemerta | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,15 | 0,00 |
| Total | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

| Abondance relative des genres de nématodes (en %) | | | | | | | | |
|---|-----------------|-------------------|------------------|------------|------------|------------|-------------------|------------|
| Sub Classe | Famille | Genre | Pré et post 1 an | | | | Pré et post 2 ans | |
| | | | C1a - 2017 | C1a - 2018 | C1b - 2017 | C1b - 2018 | C2b - 2017 | C2b - 2019 |
| Chromadoria | Camacolaimidae | Alaimella | 0,60 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| | Chromadoridae | Chromadorina | 3,59 | 1,47 | 0,00 | 0,92 | 0,70 | 0,00 |
| | Cyatholaimidae | Paracanthochus | 2,40 | 2,94 | 1,25 | 4,61 | 1,41 | 0,78 |
| | | Desmodoridae | Desmodora | 1,80 | 0,00 | 7,50 | 7,37 | 3,52 |
| | | Tricoma | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,70 | 0,00 |
| | Draconematidae | Cephalochaetosoma | 25,15 | 7,35 | 80,00 | 69,12 | 17,61 | 42,64 |
| | Epsilonematidae | Epsilonema | 32,34 | 22,79 | 1,88 | 0,92 | 61,27 | 48,84 |
| | Linhomoeidae | Linhomoeus | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,46 | 0,00 | 0,00 |
| | Microlaimidae | Microlaimus | 31,74 | 63,24 | 8,13 | 14,29 | 7,04 | 7,75 |
| | Monhysteridae | Halomonhystera | 0,60 | 0,74 | 1,25 | 0,46 | 0,00 | 0,00 |
| Thalassomonhystera | | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 4,23 | 0,00 | |
| Enoplia | Oncholaimidae | Oncholaimus | 0,60 | 0,74 | 0,00 | 1,84 | 0,70 | 0,00 |
| | Rhabdolaimidae | Syringolaimus | 1,20 | 0,74 | 0,00 | 0,00 | 2,82 | 0,00 |
| Total des individus identifiés par échantillon | | | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

Annexe 6. Variabilité des températures suivies par les iButtonsTM dans les quadrats expérimentaux de l'édifice de Montségur entre juillet 2017 et juillet 2019. Couleurs : mesures de la sonde n°1 en bleu et mesures de la sonde n°2 en rouge. Le triangle noir représente le temps de remplacement des sondes lors de la campagne Momarsat 2018. Aucune donnée n'est disponible pour C2b pendant la deuxième période d'échantillonnage. Tiré de Marticorena, 2021.



Annexe 7. Modèle conceptuel de colonisation et de succession écologique jusqu'au climax après une perturbation à petite échelle sur les assemblages de macrofaune du champ d'événements de Lucky Strike. Évolution de la richesse en espèces, des densités faunistiques et de l'indice de régularité de Pielou au cours du processus de rétablissement, sur la base des principaux résultats de notre expérience de perturbation (points pleins) et des conclusions tirées de la littérature (cases grises). Tiré de Marticorena, 2021.



Résumé

Le manque de connaissances sur la dynamique naturelle des écosystèmes hydrothermaux limite grandement notre capacité à prédire la résilience de ces écosystèmes face à des perturbations naturelles ou anthropiques. Pourtant, dans un contexte où les ressources minérales sous-marines sont de plus en plus convoitées, il est impératif de multiplier nos efforts pour comprendre les processus de (re)colonisation de nouveaux habitats.

Cette étude est basée sur une expérimentation *in situ* initiée en 2017. Elle a consisté à enlever la faune au sein d'une série de 17 quadrats (25 cm x 25 cm) déployés sur trois types d'habitats : un site hydrothermal actif, une zone sédimentaire périphérique et une zone inactive. Ce stage fait suite à la thèse de Julien Marticorena qui s'intéressait à la résilience de la macrofaune (>300µm) après une perturbation induite (Marticorena, 2021) et vient en appui de la thèse de William Johnson Da Silva qui s'intéresse à la méiofaune (32 µm-1 mm) liée à cette même expérimentation.

Dans le cadre de ce stage, la fraction fine de la faune (entre 32 µm et 300 µm) de 6 quadrats du site actif Montségur, situé sur le champ hydrothermal Lucky Strike, à 1700 m de profondeur, a été comptée, triée et identifiée. L'objectif principal est de suivre, pendant 2 ans, la dynamique de recolonisation des zones impactées par la défaunation et de caractériser les paramètres abiotiques (température ainsi que les concentrations en oxygène, fer et sulfures), influant les processus de recolonisation en se focalisant sur les nématodes, phylum le plus abondant de la méiofaune du site étudié.

Mots clés : Cheminée hydrothermale, Méiofaune, Nématode, Perturbation, Colonisation, Récupération, Succession écologique, Écologie benthique, Exploitation minière, Océan profond, Dorsale médio-atlantique

Abstract

The lack of knowledge about the natural dynamics of hydrothermal ecosystems severely limits our ability to predict the resilience of these ecosystems facing natural or anthropogenic disturbances. However, in a context where marine mineral resources are increasingly coveted, it is imperative to step up our efforts to understand the processes involved in the (re)colonization of new habitats.

This study is based on an *in situ* experiment initiated in 2017. It involved removing fauna within a series of 17 quadrats (25 cm x 25 cm) deployed over three types of habitat : an active hydrothermal site, a peripheral sedimentary zone and an inactive zone. This internship follows on Julien Marticorena's thesis on the resilience of macrofauna (>300µm) after induced disturbance (Marticorena, 2021), and supports William Johnson Da Silva's thesis on the meiofauna (32 µm-1 mm) associated with the same experiment. As part of this internship, the fine fauna fraction (between 32 µm and 300 µm) of 6 quadrats from the Montségur active site, located on the Lucky Strike hydrothermal field at a depth of 1700 m, was counted, sorted and identified. The main objective is to monitor, over a 2-year period, the recolonization dynamics of the areas impacted by the defaunation and to characterize the abiotic parameters (temperature as well as oxygen, iron and sulfide concentrations) influencing the recolonization processes, focusing on nematodes, the most abundant phylum in the meiofauna of the site studied.

Key words : Hydrothermal vent, Meiofauna, Nematod, Disturbance, Colonisation, Recovery, Deep-sea mining, Ecological succession, Benthic ecology, Mid-Atlantic Ridge