



HAL
open science

Etude de la dynamique temporelle et environnementale contrôlant la mégafaune profonde vivant dans le Canyon de Barkley grâce à l'utilisation de l'observatoire Ocean Network Canada

Pauline Chauvet

► **To cite this version:**

Pauline Chauvet. Etude de la dynamique temporelle et environnementale contrôlant la mégafaune profonde vivant dans le Canyon de Barkley grâce à l'utilisation de l'observatoire Ocean Network Canada. Ecosystèmes. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2018. Français. NNT : 2018BRES0084 . tel-02139444

HAL Id: tel-02139444

<https://theses.hal.science/tel-02139444>

Submitted on 24 May 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE
DE BRETAGNE OCCIDENTALE
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du littoral
Spécialité : Biologie Marine

Par

Pauline CHAUVET

Temporal dynamic and environmental control of deep-sea megafauna in
Barkley Canyon using Ocean Networks Canada Observatory

Etude de la dynamique temporelle et environnementale contrôlant la mégafaune
profonde vivant dans le Canyon de Barkley grâce à l'utilisation de l'observatoire Ocean
Networks Canada

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 07 Décembre 2018
Unité de recherche : Laboratoire Environnement Profond, Ifremer, Brest

Rapporteurs avant soutenance :

Marina CUNHA: Auxiliary Professor, Universidade de Aveiro

Kim JUNIPER: Professor and BC Leadership Chair in Ocean
Ecosystems and Global Change, University of Victoria and Chief
Scientist at Ocean Network Canada

Composition du Jury :

- Marina CUNHA: Auxiliary Professor,
Universidade de Aveiro, Portugal.

Rapportrice

- Kim JUNIPER: Professor and BC Leadership Chair
Ocean Ecosystems and Global Change,
University of Victoria, British Columbia, Canada.

Rapporteur

- François LE LOC'H : Directeur de recherche,
Laboratoire des sciences de l'Environnement MARin (LEMAR).
Brest, France

Président du jury

- Karine OLU : Cadre de recherche,
Laboratoire Environnement Profond (LEP), Ifremer Brest, France.
Directrice de thèse

Invité(e.s)

- Antoine CARLIER Cadre de recherche,
Laboratoire d'Ecologie Benthique et Côtière (LEBCO), Ifremer Brest.

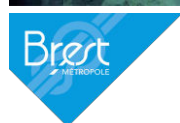
Examineur

- Marjolaine MATABOS Cadre de recherche,
Laboratoire Environnement Profond (LEP), Ifremer Brest, France.

Co-directrice de thèse

- Anna METAXAS Professor,
University of Dalhousie, Nova Scotia Canada.

Co-directrice de thèse



DALHOUSIE
UNIVERSITY



Ifremer

Remerciements

Les premières personnes à remercier plus que chaleureusement sont, sans aucun doute, mes trois directrices de thèse les Drs **Marjolaine Matabos**, **Karine Olu** (Laboratoire Environnement Profond, Ifremer, Brest) et la Pr **Anna Metaxas** (dpt océanographie, Université de Dalhousie, Halifax, Canada) et (Laboratoire Environnement Profond, Ifremer, Brest). En me donnant l'opportunité de poursuivre mon stage de master par cette thèse, elles m'ont permis d'aller jusqu'au bout de cette aventure.

Je souhaite remercier **Kim Juniper**, professeur à l'Université de Victoria et **Marina Cunha**, professeure auxiliaire à l'Université d'Aveiro pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Votre intérêt pour ce travail est très gratifiant. Un grand merci également à **François Le Loc'h**, chargé de recherche au Laboratoire des sciences de l'Environnement MARin et à **Antoine Carlier** cadre de recherche au Laboratoire d'Ecologie Benthique et Côtière pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Marjolaine, étant ta première thésarde, je souhaite te remercier pour ta très grande implication, ta bienveillance, ta patience et ton intégrité personnelle et scientifique. Ces qualités font de toi une directrice formidable (ce mot est pesé et pensé). Merci de m'avoir transmis tes connaissances, ta passion et ta vision des choses. Je ne saurai dire à tes prochains thésards qu'une seule chose, c'est qu'ils ont bien de la chance !

Anna, je te remercie pour ta bonne humeur et ton accueil chaleureux à Halifax, ta confiance en moi et enfin, ton recul sur mon sujet qui a permis d'éviter que je ne me perde dans des milliers de détails. Ton franc parler et ton intégrité scientifique m'auront sans aucun doute fait grandir, professionnellement et personnellement.

Karine, merci pour ton soutien et ton accompagnement tout le long de la thèse. Je suis ravie d'avoir appris à mieux te connaître pendant cette formation au pays de Galles dont je garde d'excellents souvenirs (finalement les statistiques c'est fantastique).

Je tiens maintenant à remercier le Laboratoire Environnement Profond, dirigé par **Jozée Sarrazin**, qui a beaucoup compté dans le bon déroulement de ma thèse. Merci à **Pierre-Marie Sarradin**, responsable de l'unité de recherche Etude des Ecosystèmes Profonds pour son dynamisme et sa bonne humeur incroyable ! Ma première entrée dans ce laboratoire en master 1 grâce à **Lénaïck Menot** a fait naître en moi le plus beau des sentiments envers le milieu profond: la curiosité. Merci à tous ceux qui, en passant de simple collègue à amis auront rendu cette thèse un peu plus heureuse chaque jour. Je m'étais promis

de ne faire qu'une page de remerciement dont ni l'écriture, ni la lecture ne rougirait mes yeux sensib'. Sachez cependant que tous, vous avez eu une grande importance pour moi, que vos blagues, vos « ralleries », vos discussions philosophiques (ou pas) ont gravé dans ma mémoire de merveilleux souvenirs. Je ne pourrais cependant omettre les noms de mes supers collègues de bureau, **Joan** et **Julien**, nos discussions de pêche, l'amour déraisonné des ordinateurs de Joan et du vélo en justaucorps de Julien vont me manquer. Un petit pincement au cœur pour **Eve-Julie** et **Sandra**, vous avez toujours été là, pour les blagues douteuses, pour les conseils de zouz, de poules (non ça n'est pas la même chose), de chien, de paddle, mais aussi pour les moments moins funky de la vie, les ptits coups de mou et les gros coups de gueule... Merci mille fois !

Les copains, **Leslie, Gabin, Marc, Laura, Doriane, Pauline, François** et tous les autres, votre amour de la vie, de la nature et des blagues pourries sont, sans conteste ce qu'il y a de plus précieux à mes yeux.

Nolwenn, tu as toujours été là pour moi, même en ses dernières minutes. Je suis tellement fière de toi et de ton magnifique petit bonhomme. Dans ces yeux bleus pleins d'étincelles, on lit un avenir merveilleux, tu as fait la plus belle chose au monde !

Les parents, Adrien... il n'y a pas de mots assez grands. Vous avez toujours cru en moi et toujours su trouver les mots ou les câlins pour m'encourager.

Ronan merci pour tous les moments partagés, pour le soutien... pour l'amour.

Table des matières

Liste des figures -----	v
Liste des tables -----	vii
Liste des abbréviations -----	viii
Avant-propos -----	1
Introduction -----	3
Plan de thèse -----	6
Etat de l'art -----	7
1 Les canyons de l'océan profond -----	7
1.1 Formation et architecture d'un canyon-----	8
1.1.1 Hydrodynamique et processus sédimentaires-----	12
1.1.2 Importance écologique-----	16
1.1.3 Impacts anthropique-----	21
1.2 Étude de la dynamique temporelle des écosystèmes : les observatoires-----	25
1.2.1 Outils pour le suivi des écosystèmes profonds-----	27
1.2.2 Les observatoires grands fonds-----	30
1.2.3 L'observatoire Ocean Networks Canada (ONC)-----	30
2 Site d'étude, méthodes et données-----	32
2.1 Le Canyon de Barkley : une région cible de l'observatoire Ocean Networks Canada-----	32
2.1.1 Formation géologique-----	32
2.1.2 Contexte environnemental général-----	33
2.2 La faune du Canyon de Barkley-----	35
2.3 Dispositifs d'observation-----	37
2.4 Méthode d'échantillonnage biologique : acquisition vidéo-----	43
2.5 Traitement des données temporelles : les analyses statistiques-----	45
Chapitre 2 : Dynamique temporelle de la communauté de mégafaune épibenthique dans l'axe du Canyon de Barkley (Colombie-Britannique, Canada) : réponses aux variations de l'environnement ---	49
1 Introduction-----	50

2	Dynamique annuelle et saisonnière de la communauté de mégafaune épibenthique profonde du Canyon de Barkley (Colombie Britannique, Canada) : une réponse à la climatologie, la productivité de surface et aux variations de la couche benthique limite-----	53
2.1	Résumé-----	54
2.2	Abstract-----	54
2.3	Mots clés-----	55
2.4	Keywords-----	55
2.5	Introduction-----	55
2.6	Materials and methods-----	57
2.6.1	Sampling site-----	57
2.6.2	Data collection-----	58
2.6.3	Data analysis-----	60
2.7	Results-----	63
2.7.1	Environmental characterization-----	63
2.7.2	Community structure composition and diversity-----	66
2.7.3	Environmental influence on community dynamics-----	71
2.8	Discussion-----	74
2.8.1	Environmental characterization-----	75
2.8.2	Characteristics of the epibenthic megafaunal community in Barkley Canyon-----	76
2.8.3	Scales of variation in the community dynamics-----	77
2.9	Conclusion-----	79
2.10	Acknowledgments-----	80
3	Synthèse des résultats de l'étude et perspectives-----	80

Chapitre 3 : Focalisation sur la dynamique temporelle d'une communauté de mégafaune épibenthique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley (Colombie-Britannique, Canada) : *Chionoecetes tanneri*-----85

1	Introduction-----	86
2	Variation interannuelle de la dynamique de population de crabes profonds <i>Chionoecetes tanneri</i> juvéniles (accepté)-----	88
2.1	Résumé-----	89
2.2	Abstract-----	90
2.3	Mots clés-----	90

2.4	Keywords-----	90
2.5	Introduction-----	90
2.6	Materials and methods-----	94
	2.6.1 Sampling site-----	94
	2.6.2 Data collection-----	95
	2.6.3 Data processing-----	98
2.7	Results-----	103
2.8	Discussion-----	109
2.9	Acknowledgments-----	114
3	Synthèse des résultats de l'étude et perspectives :-----	115
Chapitre 4 : Comparaison de la dynamique temporelle de trois communautés de mégafaune épibentique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley ainsi que de la pente adjacente (Colombie-Britannique, Canada)-----		
1	Introduction-----	120
2	Materials and methods-----	122
	2.1 Sampling sites-----	122
	2.2 Data collection-----	123
	2.2.1 Environmental characterization-----	123
	2.2.2 Sediment traps-----	125
	2.2.3 Faunal characterization-----	128
	2.3 Data analysis-----	128
	2.3.1 Environmental characterization-----	128
	2.3.2 Community composition and diversity-----	129
	2.3.3 Temporal analysis-----	129
3	Results-----	129
	3.1 Community dynamics at the upper-slope-----	131
	3.1.1 Environmental characterization-----	131
	3.1.2 Community composition and diversity-----	133
	3.1.3 Influence of environmental parameters on variability of the community-----	136
	3.2 Community dynamics at the wall of the canyon-----	140
	3.2.1 Environmental characterization-----	140

3.2.2	Community composition and diversity-----	141
3.2.3	Influence of environmental parameters on community dynamics-----	143
3.3	Spatial variation within the Barkley region-----	146
3.3.1	Environmental conditions across sites-----	146
3.3.2	Temporal patterns across site within the Barkley Canyon region-----	149
4	Discussion-----	151
4.1	Ecosystem dynamics in Barkley Canyon (Upper slope and canyon wall) -----	151
4.1.1	Upper slope site-----	151
4.1.2	The canyon wall site-----	155
4.2	Comparison of the sites-----	157
4.2.1	Environmental comparison-----	157
4.2.2	Site comparisons of community dynamics-----	159
5	Acknowledgments-----	159
6	Synthèse des résultats de l'étude et perspectives-----	160
	Synthèse, discussion générale et perspectives-----	163
1	Etude de la dimension temporelle-----	165
1.1	Variations intrannuelles-----	166
1.1.1	L'importance des saisons-----	166
1.1.2	Un rôle de la marée ? -----	170
1.2	Variations interrannuelles-----	173
2	Les limites rencontrées et quelques solutions alternatives-----	174
2.1	Utilisation des caméras-----	174
2.2	Contraintes liées au fonctionnement d'un observatoire grand fond-----	176
2.2.1	Limites technologiques-----	176
2.2.2	Travail en communauté : les compromis inhérents au partage des installations-----	177
3	Perspectives et recommandations-----	177
3.1	Echelle spatiale et système vidéo-----	177
3.2	Description des communautés-----	178
3.3	Qualification et quantification des apports de matériel-----	178
	Conclusion-----	179

Bibliographie -----	181
Annexes -----	208

Liste des figures

	page
Chapitre 1: Etat de l'art	
Figure 1-1 Schéma de la morphologie générale des canyons sous-marins.	8
8Figure 1-2 : Schémas montrant l'évolution des canyons en trois étapes.	9
Figure 1-3: Schéma récapitulatif des différents processus hydrodynamiques rencontrés dans les canyons.	13
Figure 1-4 Schéma résumant les différents courants d'advection au niveau d'un canyon sous-marin.	15
Figure 1-5 Schéma représentant un observatoire sous-marin	29
Figure 1-6 Représentation des observatoires NEPTUNE (à gauche) et VENUS (à droite), Ocean Networks Canada (CB, Canada).	30
Figure 1-7 : Carte de la marge continentale avec, à environ 80 km au large de l'île de Vancouver (CB, Canada) le Canyon de Barkley.	31
Figure 1-8 : Coupe transversale du bord de la plaque nord-américaine au niveau du front de subduction, coupant l'île de Vancouver jusqu'au détroit de Georgia.	32
Figure 1-9 Illustration de l'influence plus ou moins importante des courants de surface d'Alaska et de Californie sur la côte ouest de l'Amérique du Nord en fonction de l'Oscillation Décennale Pacifique.	33
Figure 1-10 Carte de la concentration annuelle (2009) en oxygène enregistrée à 500 m de profondeur.	34
Figure 1-11 Profils d'oxygène, salinité, et température mesurés jusqu'à 2000 m de profondeur dans le Canyon de Barkley (CB, Canada).	34
Figure 1-12 Schéma sur carte bathymétrique du nœud Barkley Canyon.	37
Figure 1-13 : plan de la disposition des plateformes instrumentées sur chaque site après la mission de maintenance de juin 2012.	38
Figure 1-14 : Exemple du balayage obtenu grâce à la rotation de la caméra montée sur son trépied.	42
Figure 1-15 : exemple de la méthode employée pour le calcul de la surface observée.	44
Chapitre 2:	
Figure 2-1: Location map.	54
Figure 2-2: Time series of surface chlorophyll concentration, daily anomaly of sea surface temperature, wave height, atmospheric pressure and along-slope and cross-slope wind.	61
Figure 2-3: Time series of in-situ measurements made at POD1 ONC observatory site at the axis of Barkley Canyon.	62
Figure 2-4: Images of the major species observed with a stationary video camera at the axis of Barkley Canyon.	63
Figure 2-5: Time series of density (ind/m ²) of major species recorded with a stationary video camera at the axis of Barkley Canyon.	64
Figure 2-6: Cumulative frequency of species density aggregated by their motility type and by month.	66
Figure 2-7: PCA performed on megafaunal density.	67
Figure 2-8: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the axis of Barkley Canyon.	68
Figure 2- 9: Conditions océaniques entre 2011 et 2015. (a) Oscillation Décennale du Pacifique	79
Chapitre 3:	
Figure 3-1: Location map	90
Figure 3-2: Adult of <i>Chionoecetes tanneri</i> sampled at the wall (pod 3) at 890 m depth in Barkley Canyon	91
Figure 3-3: Example of a snapshot taken at 985 m depth at the axis (pod1) of Barkley Canyon	93
Figure 3-4: Illustration of cadaver observed at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon	97
Figure 3-5: Density time-series of <i>Chionoecetes tanneri</i> at the canyon axis and wall	98
Figure 3-6: Example of MIX analysis on one sampling date (22 February 2013)	99
Figure 3-7: Time-series of the density of each cohort of <i>Chionoecetes tanneri</i> measured on each observation date.	102

Figure 3-8: Biplot of PCoA (Principal coordinate analysis) ordinating the transformed distance matrix generated from Hellinger-transformed density of <i>Chionoecetes tanneri</i>	104
Figure 3-9: Using data from Gillespie et al. (2004), Keller et al. (2012), Tester and Carey, (1986) and this study, we reconstructed the probable development cycle of one cohort from its recruitment (year 0) to its maturity stage (year 3).	109
Chapitre 4:	
Figure 4-1: Site location map	118
Figure 4-2: Deployment of the sediment trap in May 2012 at 396 m depth at the Upper slope site in the Barkley Canyon region.	122
Figure 4-3: Snapshots of the camera fields of view at the three different sites.	124
Figure 4-4 Time series of in situ environmental parameters acquired at the Upper-slope site.	127
Figure 4-5: Time-series of megafaunal densities (individuals per m ²) of major species recorded using a stationary video camera at the Upper-slope site.	130
Figure 4-6: Principal Component Analyses performed on megafaunal density recorded with stationary video camera from 8.00 to 8.05 a.m. daily at the Upper slope.	130
Figure 4-7: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Upper-slope.	133
Figure 4-8: Time series of in situ environmental parameters acquired at the Wall POD3/4 site.	135
Figure 4-9 Time-series of megafaunal densities (individual per m ²) of major species recorded using a stationary video camera at the Wall site.	136
Figure 4-10: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Wall site.	139
Figure 4-11 : Principal Component Analyses performed on megafaunal density recorded with stationary video camera from 8.00 to 8.05 a.m.	139
Figure 4-12: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Wall site.	140
Figure 4-13: Principal Component Analysis performed on in-situ environmental parameters measured at the Wall.	142
Figure 4-14 Principal Component Analysis performed on data obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall.	144
Figure 4-15: Boxplots of the parameters obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall and at the Upper-slope.	144
Figure 4-16: Venn diagrams of variation partitioning in the community sampled from July 2012 to May 2013 at the Upper-slope, the Wall and the Axis.	146
Chapitre 5:	
Figure 5-1: Schéma général des différents facteurs et processus influençant la dynamique des communautés sur les échelles temporelles décrites dans nos analyses	169
Figure 5-2: Arrivage massif des crabs tanneurs <i>Chionoecetes tanneri</i> en janvier 2015 sur l'axe du Canyon de Barkley	171

Liste des tableaux

	page
Chapitre 1: Etat de l'art	
Tableau 1-1: Liste des sites (plateformes) instrumentés du Canyon de Barkley (CB, Canada) qui seront utilisés dans cette thèse.	39
Tableau 1-2 Liste des instruments utilisés sur les sites et la période de temps d'échantillonnage choisie pour cette thèse et allant de juin 2012 à janvier 2015 dans le Canyon de Barkley	40
Tableau 1-3: Caractéristiques des caméras installées lors de chaque mission de maintenance. Les périodes d'enregistrement indiquent les périodes entre chaque changement des paramètres de la caméra.	43
Chapitre 2:	
Table 2-1: List of instruments measuring hydrographic parameters at POD1 station	55
Table 2-2: Characteristics of cameras installed at each maintenance cruise at the axis of Barkley Canyon	56
Table 2-3: Environmental parameters measured at the axis of Barkley Canyon and at the sea surface around Barkley Canyon.	60
Table 2-4: List of benthic megafauna recorded from the axis of Barkley Canyon	65
Table 2-5: Results of the correlations performed on the densities of all OTUs aggregated by month and motility at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon	66
Table 2-6: R ² and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community sampled with a stationary video camera from 08h00 to 08h05 every day at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon.	69
Table 2-7: Results of the correlations performed between daily anomaly of sea surface temperature and the daily densities of major OTUs observed at 985 m depth in the axis	70
Chapitre 3:	
Table 3-1: List of the characteristics of the camera systems deployed in Barkley Canyon	92
Table 3-2: List of instruments acquiring environmental data in Barkley Canyon	94
Table 3-3: Mean size of subadults and juvenile of <i>Chionoecetes tanneri</i> cohorts	95
Table 3-4: Results of MIX analysis conducted on carapace width of <i>Chionoecetes tanneri</i>	100
Table 3-5: Results of the ccf analysis performed between cohorts of juveniles of <i>C. tanneri</i>	103
Table 3-6: Results of the ccf analysis performed between cohorts of juveniles of <i>C. tanneri</i> and environmental parameters	105
Chapitre 4:	
Table 4-1 List of instruments measuring hydrographic parameters at the Upper slope and the Wall.	120
Table 4-2 : Rotation parameters for sediment traps deployed from June 2012 to May 2013 at Barkley Canyon	121
Table 4-3 :Details of the video data acquisition from the Wall and Upper-slope	123
Table 4-4 : List of benthic megafauna at the Upper-slope	128
Table 4-5 : Shannon and Simpson diversity indices calculated on densities of megafauna at each site in and near Barkley Canyon	131
Table 4-6 : Environmental parameters measured at the Wall and at the Upper-slope	132
Table 4-7: R ² and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community at the Upper slope	134
Table 4-8: List of benthic megafauna counted at the Wall	138
Table 4-9: R ² and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community at the Wall	141
Table 4-10 : Summary of the variables measured from sediment traps sampled at the Wall and at the Upper-slope	143
Table 4-11 : Summary of the temporal sub-models and the explained percentage of community variation determined using dbMems analysis on benthic megafauna community data sampled using video camera at the Wall, the Upper-slope and the Axis	145

Liste des abbreviations

ODO (PDO): oscillation décennale du pacifique

MO (OM) : matière organique

ONC : ocean networks canada

ZMO (OMZ) : zone du minimum d'oxygène

OD (DO) : oxygène dissous

ADCP : acoustic doppler profiler

CTD : conductivity temperature depth

BBLc: benthic boundary layer current

OTU: operational taxonomic unit

ASST: anomaly of sea surface temperature

PCA: principal component analysis

PCoA: principal coordinates analysis

dbMEM distance based Moran's eigenvector map

CCF: cross correlation analysis

RDA: redundancy analysis

ROV: remotely operated vehicle

IOV: internet operated vehicle

AUV: autonomous underwater vehicle

DVM: diel vertical migration

Glossaire

Océan profond : partie de l'océan sous la limite de 200 m de profondeur

Embouchure du canyon : partie distale du canyon

Pod : plateforme instrumentée

Couche benthique limite : couche la plus basse de l'océan dont la dynamique est affectée par le fond

El Niño/La Niña : lors d'un épisode El Niño, les hautes pressions du Pacifique Sud diminuent. Les alizés faiblissent, voire se renversent. Les eaux chaudes de surface, accompagnées de nuages et de précipitations, refluent de l'ouest vers l'est. La Niña est le phénomène inverse. Ces évènements apparaissent régulièrement tous les 2 à 7 ans.

Oscillation Décennale du Pacifique : la signature en surface de l'Oscillation décennale du Pacifique est une fluctuation de la température du Pacifique dont la période est de 20 à 30 ans.

Advection : transport, souvent horizontal, d'une quantité telle que la chaleur, l'énergie interne, un élément chimique arbitraire du milieu environnant.

Hypoxie : une eau en hypoxie est en dessous d'une valeur limite d'oxygène fixée à 1,40 mL/L

Zone d'oxygène minimum : volume océanique, à moyenne profondeur, dans lequel la teneur en oxygène demeure très faible. Des valeurs égales ou inférieures à 0,5 mL/L.

Infrannuelle : en deçà d'une année

Niche temporelle : dimension temporelle de la niche écologique

Avant-propos

L'origine de cette thèse remonte à 2014. Marjolaine Matabos et Anna Metaxas publient une offre de stage de deuxième année de master : "Temporal variability of megafaunal epibenthic community on the shelf and a submarine canyon: influence of physico-chemical parameters and hydrology. Labex subject including a stay of 2 months (28th of February to 9th of May) at Dalhousie University, Nova Scotia, Canada » à laquelle j'ai répondu. Les conclusions de ce master sont claires, les données ont un réel potentiel et un travail de thèse permettrait de les exploiter pleinement. Après une année nécessaire à la création du projet et à la recherche de financements, j'intègre en 2015 le Laboratoire Environnement Profond à l'Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) pour démarrer ce travail de thèse.

Les travaux présentés dans ce manuscrit de thèse ont été financés à hauteur de 50% par l'Ifremer et à hauteur de 50 % par la Région Bretagne dans le cadre d'une Allocation de Recherche Doctorale (ARED) fléchée « Laboratoire d'Excellence » (LabexMER). Pendant ces trois années j'ai été accueillie au sein de l'unité de recherche Etude des Ecosystèmes Profonds du Laboratoire Environnement Profond sur le site Brestois de l'Ifremer. Dans le cadre de la codirection avec la Professeure Anna Metaxas du département d'océanographie de l'Université de Dalhousie, j'ai eu la chance d'effectuer plusieurs séjours de recherche à Halifax (Nouvelle Ecosse, Canada). Un premier séjour de trois mois de janvier à mars 2016 a été financé par le LabexMER dans le cadre d'une bourse de cotutelle et codirection internationale. Un second séjour de deux semaines en août 2017 a été financé par l'Ifremer dans le cadre d'une bourse de mobilité des doctorants.

Les résultats présentés proviennent de données acquises puis partagées par l'observatoire Ocean Networks Canada (www.oceannetworks.ca/about-us/funders-partners/funders). Deux des chapitres de cette thèse sont issus d'articles dont j'ai présenté certains résultats dans le cadre de conférences internationales :

- Chauvet P., (2015) Spatial and seasonal variations in Barkley Canyon megafaunal communities. Barkley Canyon Refresh Workshop. Octobre 2015, Victoria (CB, Canada). Durant lequel j'ai présenté mon travail de Master 2 initiant cette thèse. Financé par le comité d'organisation.
- Chauvet P., Metaxas A., Hay A., Olu K., Matabos M., (2016) Characterisation of the factors controlling the biodiversity and the macro-megafaunal community dynamics associated to Barkley Canyon. International Network for Submarine Canyon Investigation and Scientific Exchange Symposium 2016, Victoria (CB, Canada). Financé par la bourse de voyage aux étudiants du comité d'organisation et une bourse accordée par la Deep-Sea Biology Society.
- Chauvet P., Metaxas A., Hay A., Matabos M., (2018) Intra and inter-annual dynamics of deep-sea megafaunal epibenthic communities in Barkley Canyon (British Columbia, Canada): a response to surface and deep-sea environmental variation. World Conference on Marine Biodiversity 2018, Montréal (Québec, Canada). Financé par le Labex Mer dans le cadre d'une bourse doctorante de participation à un colloque international.

J'ai également eu la chance de participer à la campagne océanographique « Wiring the abyss 2016 » du 7 mai au 2 juin 2016. Cette mission avait pour but d'échantillonner des individus de différentes espèces et de participer au déploiement des plateformes instrumentées du Canyon de Barkley. Pour cette campagne j'ai obtenu une bourse du LabexMER dans le cadre du projet DEEPAC et des financements d'Ocean Networks Canada.

J'ai bénéficié par ailleurs d'une formation aux « analyses statistiques spatiales » en avril 2017 au Pays de Galles financée par Brest Métropole dans le cadre d'une bourse de soutien à la mobilité internationale des étudiants.

Enfin, les liens étroits qui existent entre l'Ifremer et l'Université de Bretagne Occidentale m'ont permis de réaliser 126 heures (Heures Equivalent Travaux Dirigés, HETD) d'enseignement réparties entre des travaux dirigés de statistiques appliquées sous R (logiciel de programmation) aux étudiants en première année de Master Microbiologie (Sciences, Technologies, Santé) et des travaux pratiques de biologie animale aux étudiants en première année de Licence Science de la Vie (Sciences, Technologies, Santé) au cours des années universitaires 2016-2017 et 2017-2018. J'ai également eu le plaisir d'encadrer un groupe pluridisciplinaire d'étudiants en première année de Master Sciences de la Mer et du Littoral dans le cadre de l'unité d'enseignement Science et Société.

Introduction

La planète Terre est recouverte à 71 % d'eau ce qui lui a valu le joli surnom de « planète bleue ». Or, plus de 98 % du volume des océans se situe dans le noir, au-delà de 200 m de profondeur, là où les derniers rayons de soleil s'éteignent pour laisser place à l'obscurité. Cette frontière photique marque l'entrée dans « l'océan profond » dont la profondeur moyenne est de 3600 m et la profondeur maximale dépasse localement les 11 000 m (Fosse des Mariannes) (Ballard, 2017; Gage and Tyler, 1999; Louchet and Miotto, 2015; Ramirez-Llodra et al., 2011). Siège de nombreux mythes et légendes, l'océan profond fut longtemps considéré comme un milieu stable, presque inerte, où la vie ne pouvait s'établir (Forbes, 1843). Si quelques pêcheurs avaient déjà eu l'occasion de remonter des animaux vivant au-delà de 200 m, ce n'est que lors des opérations de maintenance des instruments de communication intercontinentaux que nous avons réellement pris conscience d'une vie dans les grands fonds, bousculant ces vieux paradigmes. Notamment, en 1861, la présence d'animaux fixés sur des câbles télégraphiques reliant la Sardaigne à l'Algérie restés pendant trois ans entre 1500 et 2000 m de fond a éveillé la curiosité des scientifiques (Kornprobst and Laverne, 2011). Entre 1872 et 1876, des expéditions de sondages et de dragages, réalisés par le HMS Challenger, récoltent des animaux jusqu'à 5500 m de profondeur (Ballard, 2017; Gage and Tyler, 1999). Entre 1930 et 1960, une course aux records de profondeur permet le développement rapide de submersibles habités (le Bathysphère de Beebe et Barton, le FRNS2 de Picard puis le Trieste de Picard fils) qui seront adaptés par la suite aux besoins de la science (Ballard, 2017). Même si depuis, d'énormes progrès technologiques ont vu le jour (AUV, ROV, Landers, observatoires fonds de mer), cet environnement reste très difficile à échantillonner et chaque jeu de données récolté demeure une performance technique. Acquis d'abord dans un but purement fondamental de connaissances des écosystèmes et de la biodiversité associée, ces données sont aujourd'hui utilisées dans la mise en place de stratégies de gestion et de plans de conservation (Halpern et al., 2007; Koslow, 2000; Rengstorf et al., 2013). En effet, cet environnement, bien qu'encore méconnu, recèle de nombreuses ressources pétrochimiques et halieutiques qui l'expose à des pressions de plus en plus fortes de la part des grandes sociétés d'exploitation des ressources naturelles (Glover and Smith, 2003; Ramirez-Llodra et al., 2011). Ces pressions anthropiques directes s'ajoutent aux effets indirects de l'intense développement industriel datant de la fin du XIX^e siècle et responsables du changement climatique que nous connaissons actuellement (Glover and Smith, 2003; Levin and Le Bris, 2015; Ramirez-Llodra et al., 2011; Sweetman et al., 2017). Il existe des liens forts entre les processus climatiques et les processus benthiques et pélagiques profonds, mais il reste difficile de prévoir les effets à long terme de tels changements (Glover and Smith, 2003). L'étude du couplage entre le benthos profond et la surface s'avère donc être du plus grand intérêt

pour la compréhension de ces écosystèmes. Au-delà de 200 m, les fonds sont dépendants des arrivages réguliers et irréguliers (en temps, en quantité et en qualité) d'éléments nutritifs depuis la surface. Ces variations courent sur des échelles temporelles allant de la saison à la décennie et semblent affecter la structure de certaines communautés benthiques profondes au travers de mécanismes qui demeurent mal connus (Baldwin et al., 1998; Kiriakoulakis et al., 2001; Lampitt et al., 2010a, 2010b; Smith Jr and Baldwin, 1984). Afin de modéliser et, potentiellement prévoir les réponses de ces communautés face aux perturbations, il est nécessaire de connaître et comprendre l'ensemble des facteurs impliqués dans la dynamique des communautés profondes ainsi que les mécanismes qui entrent en jeu aux différentes échelles de temps.

C'est ce besoin de comprendre de manière intégrée la dynamique naturelle des communautés associées aux écosystèmes profonds qui a mené l'équipe en charge du projet « Perturbations dans l'Océan Profond » à développer un système d'instrumentation sur plusieurs sites du Canyon de Barkley (Colombie Britannique, Canada). Ce projet s'inscrit dans le cadre du réseau câblé de l'observatoire NEPTUNE appartenant à Ocean Networks Canada et permettant un suivi quasi-continu et pluridisciplinaire des écosystèmes sur le long terme (Barnes et al., 2007, 2011). Dans le but de comprendre et quantifier l'influence du canyon sur les arrivages de matière organique et l'importance de ces derniers sur la structure et le fonctionnement des communautés benthiques, des zones précises situées sur la pente continentale et dans le canyon ont été sélectionnées. L'installation est maintenant fonctionnelle depuis 2010. L'analyse des premières vidéos de la faune benthique, enregistrées entre 400 et 1000 m par l'observatoire à une fréquence horaire, a permis à plusieurs scientifiques de conduire des observations approfondies sur la dynamique de certaines espèces (Doya et al., 2014; Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014). Ils ont mis en évidence plusieurs échelles de variations temporelles en lien avec les cycles de marées (marée diurne, marée de morte-eau/vive-eau) dans la dynamique de certaines espèces. Une hypothèse de cycle saisonnier a également été émise, sans que la durée des échantillonnages (série maximum d'un an) n'ait permis de la confirmer.

Dans cette thèse, nous cherchions à mettre en évidence les cycles temporels qui régissent les communautés vivant au sein du Canyon de Barkley et à comprendre leurs origines dans les facteurs et les mécanismes biotiques et abiotiques. Pour cela, nous voulions : (i) caractériser les communautés ainsi que leurs environnements situés entre 400 et 1000 mètres de profondeur, (ii) identifier les échelles caractéristiques de la variation temporelle de ces communautés et (iii) comprendre les mécanismes sous-jacents à ces variations, qu'elles soient d'origine biotique ou environnementale. Les hypothèses principales étaient que la composition et la dynamique de la communauté de la pente adjacente serait

fondamentalement différente de celles du canyon en réponse à un environnement *in-situ* bien distinct. Cependant, et même si les apports depuis la surface n'arrivent probablement pas de la même manière à 400 m de profondeur, sur la pente et à 900-1000 m dans le canyon, nous présumons d'une forte saisonnalité dans la dynamique de toutes ces communautés en réponse à l'arrivage massif de nutriments issu des efflorescences printannières et estivales de surface.

Pour confirmer ou infirmer ces hypothèses, nous avons mis en place un échantillonnage à partir des vidéos acquises entre juin 2012 et janvier 2015 sur le haut de pente (400 m de profondeur), sur le mur et sur l'axe du Canyon de Barkley (900 et 1000 m respectivement). Nous avons également utilisé les données hydrographiques concomitantes, fournies par l'observatoire NEPTUNE d'Ocean Networks Canada ainsi que les données météorologiques et hydrographiques de surface fournies par la bouée LaPerouse bank située dans la zone du canyon. Les données satellitaires (NASA) de concentration en chlorophylle de surface ont également été utilisées dans ce travail.

Plan de thèse

Ce manuscrit est organisé pour répondre aux règles de la thèse sur articles. Les principaux résultats sont présentés en reprenant la publication de deux articles acceptés dans des revues internationales à comité de lecture. Sont aussi présentés les résultats préliminaires issus de l'analyse de données pluridisciplinaires provenant du haut de pente adjacente au Canyon de Barkley ainsi que du mur et de l'axe.

Un premier chapitre présente le positionnement scientifique de cette recherche. Il est organisé en deux parties : (i) l'état de l'art de la question traitée et (ii) la présentation des sites d'études et des méthodes d'échantillonnage utilisées.

Le second chapitre est structuré autour d'un article publié dans *Progress in Oceanography*, reprenant les travaux réalisés sur la dynamique temporelle de la communauté vivant dans l'axe du Canyon de Barkley. Ce travail explore le rôle des facteurs environnementaux sur les variations temporelles de la structure et de la composition des communautés de mégafaune épibenthique entre 2012 et 2015.

Le troisième chapitre, organisé autour d'un article accepté dans *Frontiers in Marine Sciences*, présente la dynamique d'une population de crabe tanneur *C. tanneri* vivant dans l'axe et sur le mur du Canyon de Barkley. Les variations de la structure démographique de l'espèce sont analysées en lien avec les variations environnementales et les éléments connus du cycle de vie de celle-ci.

Le quatrième chapitre discute de l'importance des variations des conditions de surface dans la structuration de la dynamique de deux communautés distinctes vivant sur la pente adjacente et au sein du Canyon de Barkley. Il est basé sur les résultats préliminaires issus de l'analyse des données pluridisciplinaires échantillonnées sur ces sites. Une comparaison de la structure temporelle et des facteurs environnementaux corrélés des trois sites étudiés clôt ce dernier chapitre.

Le cinquième et dernier chapitre synthétise les résultats de la thèse, met en avant les limites méthodologiques des approches, et ouvre sur des perspectives de recherches complémentaires.

Etat de l'art

1 Les canyons de l'océan profond

Les canyons sous-marins **incisent les plateaux continentaux** et la **pente des marges continentales** de tous les océans de la planète (Shepard and Dill, 1966). Définis comme : « une dépression étroite, escarpée qui creuse la pente continentale » (c.-à-d. «An elongated, narrow, steep-sided depression that generally deepens down-slope. » ; IHO, 2013), ils couvrent une superficie totale de 4 393 640 km², représentant **1,21 % du fond de l'océan** et 11,2 % des pentes continentales (Encart 1) (Harris et al., 2014). Ces structures constituent un **lien direct entre le plateau continental et la plaine abyssale**, formant ainsi des conduits préférentiels de transfert du sédiment provenant de l'érosion des continents vers l'océan profond (Mauffrey, 2015).

C'est dans la baie de Monterey (Californie, USA) qu'est rapportée pour la première fois la présence d'un canyon sous-marin en 1857 à la suite des opérations de sondage des garde-côtes états-uniens (United States Coast Survey, 1958). Cette découverte est suivie par de nombreuses autres au début du XX siècle (Bucher, 1940; Daly, 1936; Shepard, 1932; Spencer, 1903). La première hypothèse sur la formation des canyons sous-marins n'apparaît cependant qu'au début du XX siècle grâce aux travaux de Spencer (1903). En se basant sur la ressemblance des structures sous-marines avec les canyons terrestres, Spencer développe alors l'idée selon laquelle les canyons sous-marins se sont formés par l'abrasion induite par les fleuves et les glaciers pendant une période d'émergence, faisant ici référence aux variations « prodigieuses » du niveau de la mer à des échelles de temps géologiques (Spencer, 1903).

1.1 Formation et architecture d'un canyon

Un canyon sous-marin est formé de trois grandes parties, du continent vers l'océan : la tête, le corps et l'embouchure (Figure 1-1). La tête, partie la moins profonde, se trouve soit sur la pente soit sur le plateau continental (Encart 1). Le canyon est dit confiné s'il n'atteint pas le plateau continental et incisant lorsqu'il le découpe largement (Twichell and Roberts, 1982). Sur une même marge, la tête du canyon peut avoir des formes très variées (Mauffrey, 2015). Les murs du canyon bordent un axe, plus ou moins large et ramifié en bras, dans le corps du canyon. Ils peuvent présenter de grosses fissures ou des replats, formant des 'terrasses' intermédiaires. La pente abrupte au niveau de la tête s'adoucit jusqu'au pied du corps. Là, les murs s'estompent laissant place à l'embouchure, partie la plus profonde du canyon, qui atteint le plancher océanique où s'accumulent les sédiments provenant du plateau et forment des lobes sédimentaires.

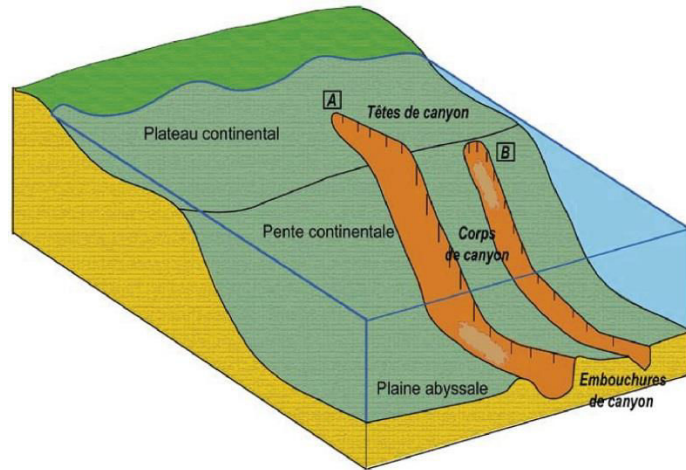


Figure 1-1 Schéma de la morphologie générale des canyons sous-marins incisant (A) et confiné (B). Schéma repris de (Mauffrey, 2015)

S'il existe des preuves de l'émersion de certaines têtes de canyon durant le Pléistocène (hypothèse de Spencer en 1903), le niveau marin n'est cependant pas descendu jusqu'au niveau moyen et inférieur des canyons. La question des processus actifs à ces niveaux inférieurs a trouvé un début de réponse grâce aux travaux de Daly (1936) qui émet l'hypothèse selon laquelle les courants de turbidité seraient à l'origine de l'érosion des canyons durant les glaciations. Soutenue par Kuenen (1937), cette hypothèse est encore, de nos jours, à la base des modèles de formation des canyons. Cependant, il existe toujours des discussions quant au sens de l'érosion (Amblas et al., 2018). Il peut être dirigé vers le bas, on parle d'**érosion par processus gravitaire** (Daly, 1936) ou vers le haut, on parle d'**érosion régressive** sur la pente (Farre et al., 1983). Ces deux processus décrivant la formation des canyons ont été résumés par Shepard (1981) et schématisés (Figure 1- 2) par Harris and Macmillan-Lawler (2015). L'hypothèse d'érosion régressive fut émise après l'observation de canyons non connectés au plateau continental sur la marge Atlantique nord-Américaine (Twichell and Roberts, 1982). Les canyons auraient des stades de maturité différents et une érosion du bas vers le haut permettrait à la tête du canyon de rejoindre progressivement la marge, ce qui

faciliterait par la suite la formation des courants de turbidité amplifiant ainsi l'érosion (Farre et al., 1983). La présence des canyons est d'origine multifactorielle mais elle serait favorisée, entre autres, par un abaissement du niveau marin en périodes glaciaires (Normark et al., 2009; Pratson et al., 2007), une présence de failles (Le Dantec et al., 2010), des plateaux continentaux étroits (Normark et al., 2009), des isobathes resserrées (Densmore et al., 1997), un apport sédimentaire continental (Pratson et al., 2007), et une présence d'hydrates de gaz (Yun et al., 1999).

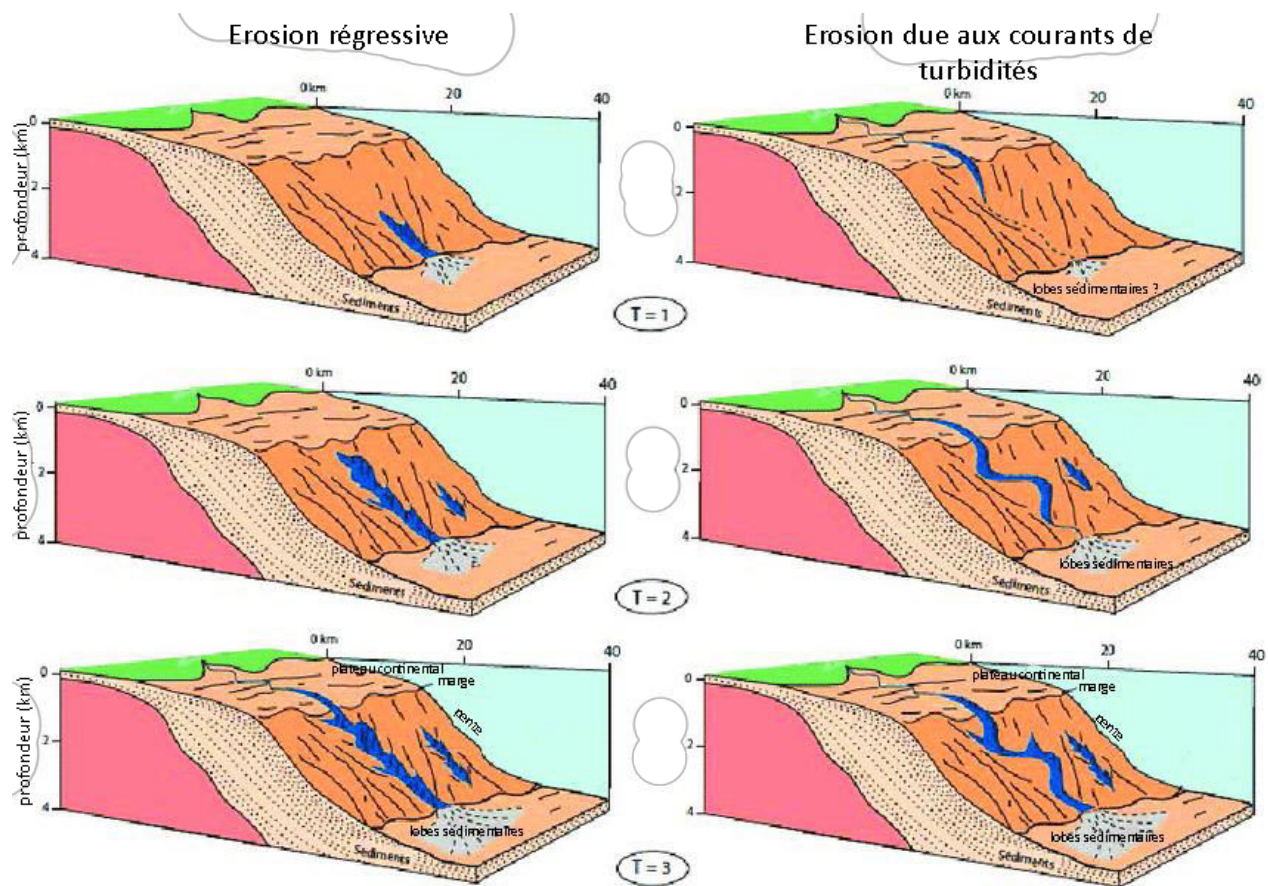


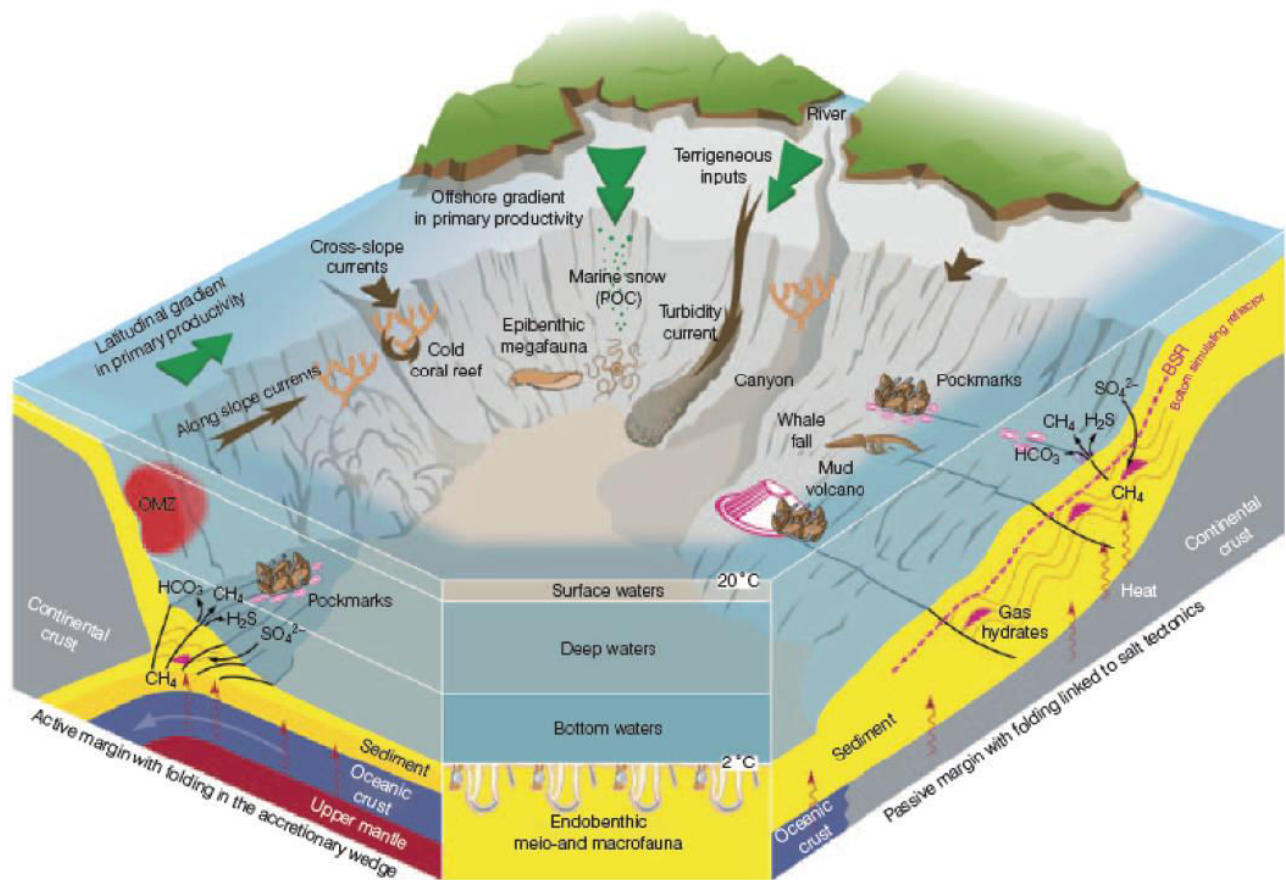
Figure 1- 2 : Schémas montrant l'évolution des canyons en trois étapes (T1 à T3). Les deux processus résumés par Shepard, (1981) sont montrés : (i) processus du bas vers le haut = érosion régressive et (ii) érosion due aux courants de turbidité originels du plateau continental. Schéma traduit depuis Harris and Macmillan-Lawler, (2015).

Depuis la première description du canyon de Monterey, l'attention croissante portée par les scientifiques à ces structures, ainsi que les avancées technologiques, ont permis de recenser les canyons sous-marins du monde entier (Harris et al., 2014; Harris and Whiteway, 2011). Aujourd'hui, **9 477 canyons « larges »** (c.-à-d., qui s'étendent sur une profondeur d'au moins 1 000 m et incisant au moins 100 m dans la pente Harris and Whiteway. (2011)) ont été cartographiés et classés en trois types : (1) les canyons incisant reliés à un système fluvial, (2) les canyons incisant non-reliés à un système fluvial, (3) les canyons confinés. La grande majorité des canyons (69 %) correspond au type 3, les types 1 et 2 ne représentent respectivement que 3 et 28 % (Harris and Whiteway, 2011). Ces répartitions peuvent varier selon le type de marges observées. Ainsi, sur les marges actives où l'on trouve la majorité des canyons (62 % contre 38 % sur les marges passives), on retrouvera, en proportion, plus de canyons de type 1.

Encart 1

Définition et importance des marges continentales profondes

Excluant le plateau continental, les marges continentales profondes trouvent leurs limites supérieures aux alentours de 140 m de profondeur et leurs limites géologiques inférieures à la frontière entre la croûte continentale et la croûte océanique, généralement entre 2000 et 5000 m de profondeur (Menot et al., 2010). Les marges continentales profondes couvrent environ 11 % de la surface océanique et restent l'une des composantes les plus complexes et cependant très peu étudiée de l'océan profond (Levin et Sibuet., 2012). La grande hétérogénéité des habitats qu'on y trouve est à l'origine du développement et du maintien de la biodiversité existant au sein de ces marges (Figure ci-dessous) (Levin et Dayton., 2009, Menot et al., 2010, Levin et al., 2010). Ainsi peut-on trouver des écosystèmes aussi divers que les fluides froids avec les volcans de boue et les pockmarks (e. g. Juniper et Sibuet., 1987, Sibuet et Olu-Le Roy., 2003, Ruffine et al., 2013 et Jiangong et al., 2015, Mikov., 2000 et Yin et al., 2003), les récifs de coraux profonds (e. g. Hovland., 2008 et Van den Beld., 2017) ou encore des canyons (e. g. Keller., 1976 et Vetter et Dayton., 1999)



Représentation schématique des principales caractéristiques géologiques, hydrologiques et biologiques des marges continentales. Figure: Menot et al., 2010

1.1.1 Hydrodynamique et processus sédimentaires

La morphologie des **canyons induit**, *via* divers processus décrits ci-dessous, une modification de l'hydrographie qui entraîne généralement une **augmentation de la production de surface** (Allen et al., 2001; Granata et al., 2004; Harris and Whiteway, 2011; Hickey, 1997) et une **intensification du transfert**, de la côte vers les abysses, de sédiment plus ou moins riche en matière organique (MO) (Nittrouer and Wright, 1994; Puig et al., 2014). Les canyons constituent ainsi des structures et **lieux 'clés' en terme d'échanges** entre le plateau continental et l'océan profond (Deep-Ocean Shelf Exchange, DOSE) (Allen and Durrieu de Madron, 2009)

1.1.1.1 Les courants benthiques

A la fin du XIX siècle, les scientifiques ont commencé à soupçonner l'**instabilité des sédiments** à la suite de ruptures de câbles traversant les pentes et canyons du plateau continental de Terre-Neuve (Milne, 1897). À cette époque, la nature exacte des processus de transport des sédiments n'était pas encore connue. Durant la première moitié du XX siècle, les chercheurs ont émis l'hypothèse d'un glissement de terrain continu ponctué sporadiquement d'évènements violents, en lien avec les tempêtes de surface, pouvant déplacer des blocs de taille importante (Shepard, 1972). Nous savons désormais que les canyons sont des conduits préférentiels au transfert de sédiments du plateau continental jusqu'à la plaine abyssale (Gardner, 1989; Hickey et al., 1986; Nittrouer and Wright, 1994; Puig and Palanques, 1998). Les phénomènes de courants gravitaires (p. ex. plongées d'eaux denses et courants de turbidités) et de concentration d'énergie (p. ex. courants de marées et ondes internes) jouent un rôle important dans le transfert et la rétention des sédiments (Gardner, 1989; Harris and Whiteway, 2011; Mauffrey, 2015). Ces phénomènes sont liés à l'**hydrodynamique complexe** et encore mal comprise des canyons, elle-même influencée par la **topographie**, la **circulation générale** et le **régime atmosphérique** (Palanques et al., 2005).

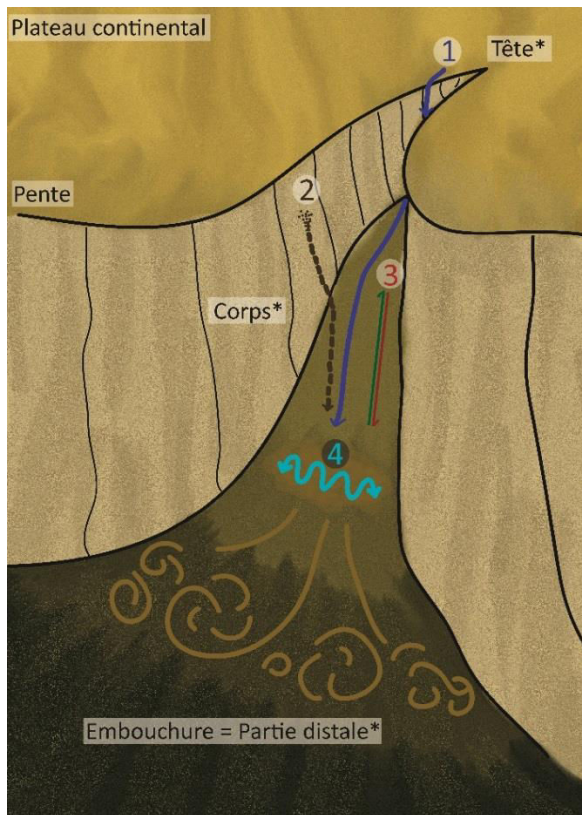


Figure 1- 3: Schéma récapitulatif des différents processus hydrodynamiques rencontrés dans les canyons. Les mots suivis d'une * reflètent les différentes parties du canyon. Les numéros associés aux flèches correspondent aux différents processus : 1- plongées d'eau dense (DSWC Dense shelf-water cascading), 2- écoulements turbulents ou courants de turbidité (turbidity currents), 3- courants de marée (Tidal bottom currents), 4- ondes internes (internal waves)

Les processus gravitaires permettent le transfert des sédiments du plateau vers le bassin profond sous l'effet de la gravité (Middleton and Hampton, 1973). Les **courants de turbidité** (Figure 1- 3), connus pour être à l'origine de la formation des canyons par érosion (Shepard, 1981), se forment par **mélange entre l'eau et le sédiment**. L'eau chargée est plus dense que l'eau environnante et va donc descendre le long de la pente créant un courant intense, rapide et en direction de la plaine abyssale. Ces courants peuvent être activés par l'arrivée ponctuelle d'une grande quantité de sédiment due notamment aux décharges fluviales (Arzola et al., 2008), ou à la remise en suspension des sédiments stockés sur le plateau continental (Palanques et al., 2006) lors des tempêtes atmosphériques (Canals et al., 2006; Xu et al., 2014). Ces courants peuvent avoir lieu à tout moment de l'année et à des intensités telles qu'elles sont reconnues pour causer d'énormes dégâts sur les pipelines, câbles radiophoniques et autres (Andrieux et al., 2013). Dans le canyon de Monterey (Californie, Etats-Unis), ces courants peuvent déplacer jusqu'à 500 000 m³/an de sédiment de la tête jusqu'à l'embouchure (Xu et al., 2004) atteignant des vitesses supérieures à 5 m/s (Chaplow et al., 2017; Xu et al., 2014). Un autre phénomène gravitaire, la **plongée d'eaux denses (Dense Shelf Water Cascading, DSWC)** (Figure 1- 3), se produit lorsque les **eaux côtières se densifient** (p. ex. perte de chaleur hivernale, évaporation, salinisation), elles vont alors dévaler la pente du plateau continental jusqu'à trouver un équilibre de densité où elles fusionneront avec les eaux plus profondes (Canals et al., 2006; Cooper and Vaux, 1949; Ivanov et al., 2004; Shapiro et al., 2003). Ce type de phénomène saisonnier pouvant atteindre des vitesses supérieures à 0,8 m/s, remodèle à chaque passage les sols, l'environnement benthique et l'apport en Matière Organique (MO) des canyons sous-marins (Canals et al., 2006).

Les canyons sont des régions atteignant des pentes critiques concentrant et amplifiant l'énergie responsable des **ondes internes** (Petruccio et al., 1998; Wunsch and Webb, 1979). Le plus souvent, ces ondes de hautes énergies provoquent des courants modérés avec des vitesses en deçà de 0,5 m/s (Shepard, 1975; Shepard et al., 1974). Ils sont cependant capables de remettre en suspension et transporter des sédiments, créant alors une **couche benthique néphéloïde** (de Madron et al., 1999; Müller and Henderson, 1995). Lorsque ces ondes ont une période correspondant à celle de la marée, on les appelle des **marées internes** (Figure 1- 3) dont la direction des courants est transversale pour les canyons non connectés à un système fluvial (Allen and Durrieu de Madron, 2009) et longitudinale pour les canyons connectés (Amaro et al., 2016). En raison de ces courants, la quantité de mélange eau/eau et eau/sédiment présente dans les canyons est extrêmement importante (Carter and Gregg, 2002).

Les courants benthiques des canyons sont donc influencés par de multiples facteurs (tempêtes, marée, ondes internes, taille des sédiments, topographie...) et varient donc entre deux canyons mais aussi au sein d'un même canyon à la fois dans le temps et dans l'espace, suivant la période et la profondeur observée (Hotchkiss and Wunsch, 1982; Xu et al., 2014).

1.1.1.2 Les remontées d'eau profonde ou upwellings

En présence de vents favorables à la formation d'**upwellings**, les canyons peuvent favoriser localement les remontées d'eaux froides et riches en nutriment à la subsurface de la marge continentale (phénomène observé pour la première fois dans le canyon d'Astoria, Oregon, Etats-Unis ; Allen et al., 2001; Hickey, 1997). Le mécanisme précis de formation de l'upwelling est complexe (Figure 1- 4) et ne sera pas détaillé dans ce chapitre (voir Allen et al., 2001; Freeland and Denman, 1982; Howatt and Allen, 2013). Plus simplement, les upwellings sont formés par des phénomènes d'advection dus à la morphologie particulière du canyon (Freeland and Denman, 1982). En période d'upwelling, les eaux peuvent remonter de profondeurs allant jusqu'à 450 m (Freeland, 1983) et, durant un épisode fort, afficher des flux de magnitude 2 fois supérieurs à ceux observés sur la pente adjacente (Hickey, 1997; Kinsella et al., 1987; Signorini et al., 1997).

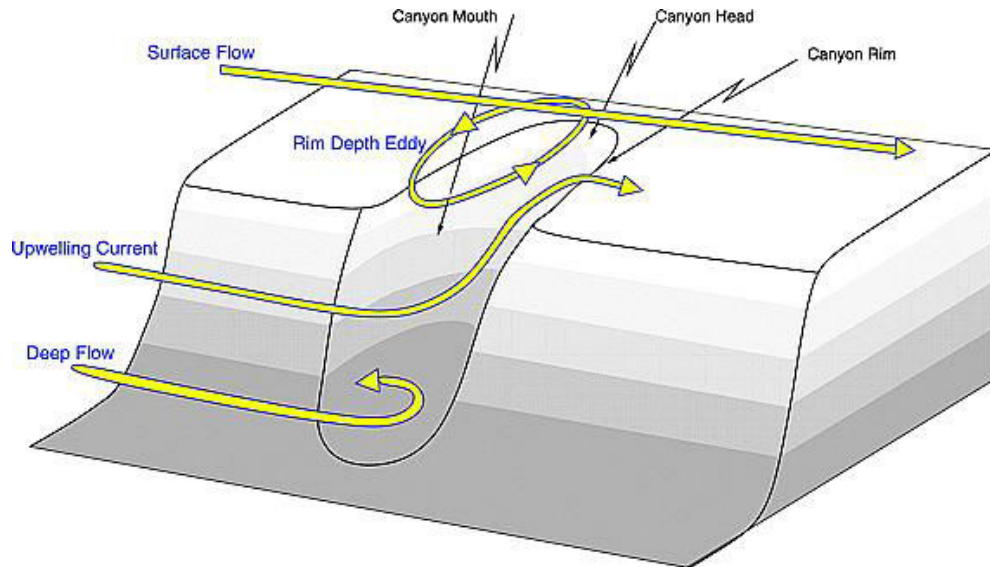


Figure 1- 4 Schéma résumant les différents courants d'advection au niveau d'un canyon sous-marin. 1-Le courant de surface n'est que peu affecté par le canyon. 2-Lorsque le courant circulant à la hauteur de la fracture marge/pente est remontant, il rentre dans le canyon et, par étirement de fluide, génère un tourbillon cyclonique fermé (Rim Depth Eddy). Lorsque ce courant est descendant, le tourbillon est anticyclonique. 3- Le courant circulant à un niveau inférieur ou égal à la pente (Upwelling Current) est transporté dans le canyon et remonte au niveau du tourbillon proche de la tête du canyon. Le déplacement vertical des masses d'eau diminue avec les profondeurs. Les eaux les plus profondes (Deep flow) ne sont donc pas remontées mais subissent un tourbillon cyclonique. Pour qu'un upwelling ait lieu dans un canyon, les courants favorables aux upwellings doivent s'étendre jusqu'à la fracture entre la marge et la pente. Figure 1- et explication de (Allen and Hickey, 2010)

Ces remontées en **augmentant la concentration en nutriments** des masses d'eau à partir de la tête du canyon peuvent mener à l'intensification de la production primaire et donc conduire à d'importantes **efflorescences phytoplanctoniques** (Granata et al., 2004; Harris and Whiteway, 2011; Macdonald et al., 1987; Ryan et al., 2005; Vetter et al., 2010). Ainsi, au travers de ces différents processus de transfert, de mélange et d'advection, les canyons agissent comme des lieux de concentration des nutriments nécessaires à l'alimentation de la faune locale, diverse et abondante (Vetter, 1994; Vetter and Dayton, 1999).

1.1.2 Importance écologique

1.1.2.1 Apport en nutriments

La MO nécessaire à la vie en milieu profond est synthétisée, dans la grande majorité des cas, dans la zone photique par les producteurs primaires. Les processus d'exportation sont donc très importants dans l'enrichissement en nutriments des environnements profonds car ils permettent de capter et concentrer la MO produite en surface (Piper and Normark, 2009; Shepard, 1963; Walsh and Nittrouer, 2009) puis de l'exporter au milieu profond via (1) la chaîne trophique, (2) la gravité au travers de la sédimentation du Carbone Organique Particulaire (POC), ou neige marine et/ou la redistribution de matière organique dissoute (MOD) dans les courants, et (3) l'arrivée de **cadavres** d'animaux de grande taille (p. ex. de baleines) (Ichino et al., 2015) et de débris d'origine végétale (p. ex. kelps) (Domke et al., 2017; Vetter, 1994; Vetter and Dayton, 1999).

Dans les canyons, les phénomènes d'agrégation (Allen et al., 2001) et de concentration des nutriments, via les processus physiques décrits ci-dessus, augmentent considérablement la productivité biologique. Estimée grâce aux mesures de carbone organique particulaire (POC), de nutriments inorganiques et de concentration en chlorophylle-a (Huang et al., 2017), cette **productivité** est souvent **plus importante que sur la pente adjacente** (Hickey and Banas, 2008; Leduc et al., 2014). Dans de nombreux cas, on observe une corrélation positive entre cette forte productivité et l'**abondance** et la **diversité** d'un grand nombre d'espèces benthiques et pélagiques dans les canyons (De Leo et al., 2014, 2012; Leduc et al., 2014; Mendes et al., 2011; Vetter and Dayton, 1999).

La **quantité et la qualité** de la nourriture qui arrive dans le canyon est **variable dans le temps et l'espace**. La théorie attendue selon laquelle la MO serait de plus en plus dégradée avec la profondeur a été contredite (Danovaro et al., 2003; Smith, 1987) en raison des flux latéraux de matière organique provenant d'autres sources. Cette MO peut être issue de la remise en suspension des sédiments liés à l'hydrodynamisme ou aux chalutages plus haut dans le canyon ou sur la pente adjacente (de Madron et al., 1999; de Stigter et al., 2007; Martín et al., 2014a), mais peut également trouver son origine dans les écosystèmes chimiosynthétiques profonds (Gage and Tyler, 1999; Jahnke et al., 1990; Levin et al., 2016). De plus la topographie fine comme les fissures et replats des murs peut influencer l'hydrographie à petite échelle en concentrant les processus de sédimentation sur des zones très spécifiques (Puig et al., 2014). On a ainsi retrouvé des **différences dans la distribution** de la matière organique, non seulement au sein d'un même canyon (échelle de l'ordre de la **centaine de mètres**), mais aussi au sein d'un même bras (Bianchelli et al., 2008; Pusceddu et al., 2010), à des échelles spatiales beaucoup plus réduites de l'ordre

de la **dizaine de mètres** (Campanyà-Llovet et al., 2018). La **variabilité temporelle** contribue également à l'hétérogénéité de la MO dans les canyons. En effet, les variations **saisonnnières** de surface alternant efflorescences estivales et tempêtes hivernales affectent la qualité de matière organique particulaire (POM), qui arrive plus fraîche et plus labile en été dans les canyons (Lopez-Fernandez et al., 2013). A des **échelles de temps plus fines (journée)**, Thomsen et al (2017) ont montré que les micro-efflorescences hivernales suivies d'une dépression atmosphérique permettent un apport direct de nourriture fraîche au fond du Canyon de Barkley. A cela s'ajoute l'effet de la faune benthique pouvant influencer la MO disponible sur les fonds via la consommation et le remaniement des sédiments (Amaro et al., 2010; Smith et al., 1986; Wheatcroft et al., 1990).

1.1.2.2 Environnement particulier

L'importance des canyons en tant que pourvoyeurs de fonction écologique réside dans la complexité de la topographie et l'hétérogénéité du substrat (Encart 2) qui fournissent des zones d'alimentation, d'abris, et de recrutement (Fernandez-Arcaya et al., 2017). La **zone de nourricerie** associée au canyon s'étend de l'embouchure jusqu'aux masses d'eau avoisinant la tête du canyon. Elle attire ainsi de nombreuses espèces, à commencer par les consommateurs primaires qui se concentrent autour des efflorescences massives favorisées par les courants d'advection liés au canyon. Ces courants affectent particulièrement les organismes mésopélagiques à migration verticale nyctémérale, comme les euphausidés (« krill »), (Allen et al., 2001), dont les points de regroupement coïncident très souvent avec la présence de canyons (Santora et al., 2018). Ces organismes jouent un rôle clé dans le réseau trophique des espèces pélagiques tels que les mammifères marins, poissons, calmars (voir Ainley et al., 1996; Field et al., 2006; Ressler et al., 2014), mais aussi des prédateur démersaux *via* les migrations verticales nyctémérales durant lesquelles il vient se nourrir près du fond (Brodeur, 2001; Greene et al., 1988; Guerra et al., 2017). Les espèces démersales ainsi que les espèces benthiques profitent également de l'arrivée de détritiques d'origine animale ou végétale comme ressource pour s'alimenter (Campanyà-Llovet and Snelgrove, 2018; Goffredi et al., 2004; Jeffreys et al., 2010; Smith et al., 1986; Vetter and Dayton, 1999). Le canyon fournit également de nombreux abris (Encart 2) servant ainsi de **refuge** à de nombreux groupes tels que les décapodes (Vetter and Dayton, 1999), les poissons (Ross et al., 2015) ou des petits invertébrés profitant des champs de coraux mous (Tissot et al., 2006). Ces champs de coraux, protégés des activités de pêche dans les canyons (Huvenne et al., 2011), jouent le rôle d'abris naturels pour d'autres espèces, incluant les poissons d'eau profonde dont certains sont la cible d'activités commerciales (D'Onghia et al., 2012). L'observation de grosses femelles gravide de merlu *Merluccius merluccius* et de lotte *Lophius piscatorius* (Farrugio, 2012), de capsule de requins (Etnoyer and Warrenchuk, 2007) et la présence renforcée de juvéniles de crustacés

et de poisson dans la couche néphéloïde intermédiaire (Fernandez-Arcaya et al., 2013; Puig et al., 2001) laissent à penser que les canyons sont également de hauts lieux de **recrutement**. En profitant du « gîte et du couvert », la faune associée au canyon est souvent plus **diversifiée et plus abondante** que sur la pente adjacente (De Leo et al., 2014; Fernandez-Arcaya et al., 2017; Paine et al., 2014; Puig et al., 2015; Vetter et al., 2010). Cette observation est valable pour les poissons comme le turbot *Pleuronichthys* sp, la lycode *Lycodes pacifica*, le grenadier *Coelorinchus* sp et *Coryphaenoides* sp, le sébaste *Sebastes* sp ou encore le merlu *Merluccius productus* (Brodeur, 2001; Cartes et al., 1994; De Leo et al., 2010; Vetter and Dayton, 1999), mais aussi pour les invertébrés comme les holothuridés, les ophiures et les décapodes (Amaro et al., 2009; Cartes et al., 1994; De Leo et al., 2010; Ross et al., 2015)

1.1.2.3 Faune des canyons

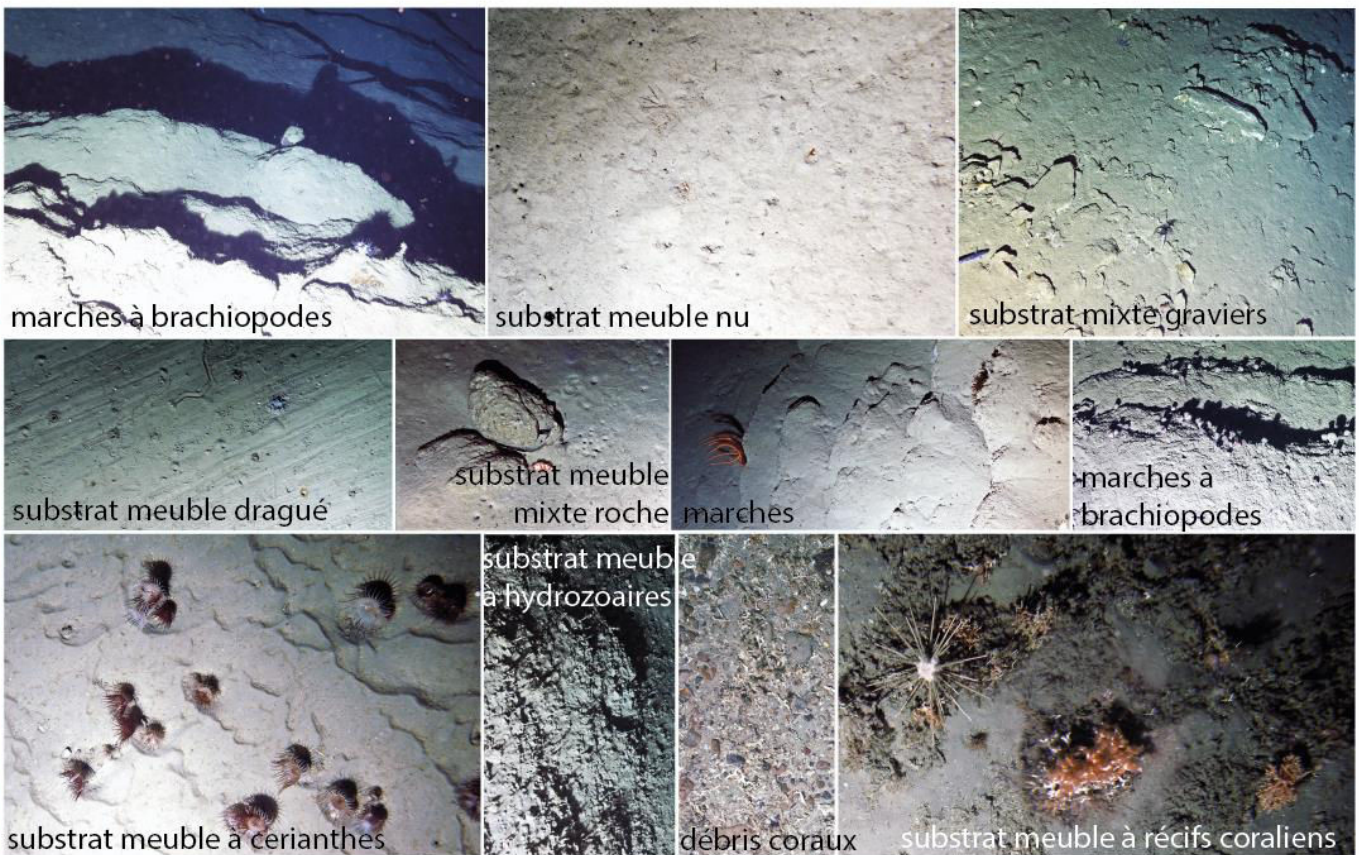
La majorité des espèces rencontrées dans les canyons est similaire à celles observées sur la pente adjacente à celui-ci (Valentine et al., 1980). Leur présence est fonction de différents facteurs tels que la latitude, la longitude, la bathymétrie ainsi que d'autres facteurs environnementaux important comme la température ou la concentration en oxygène (Valentine et al., 1980). Cependant, la présence d'un canyon favorisant la production de producteurs primaire à sa surface, convoyant une importante quantité de matière organique et procurant grande variété de substrat sur une zone géographique réduite, n'est pas sans effet sur les assemblages faunistiques (Fernandez-Arcaya et al., 2017). Dans de nombreux cas, l'abondance de la mégafaune est donc plus importante au sein du canyon que sur la pente adjacente (Fernandez-Arcaya et al., 2017). L'apport plus important en matière organique qui favorise le couplage benthopélagique (Thomsen et al., 2017) alimente des assemblages diversifiés de macro et mégafaunes benthiques et d'espèces benthonektonique (Company et al., 2008; Fernandez-Arcaya et al., 2017; Cartes et al., 2010). S'il ne s'agit pas ici de réaliser une liste exhaustive des espèces présentes dans les canyons, les lignes qui vont suivre s'attèlent à décrire les groupes observés dans la plupart des études faunistiques réalisées sur les canyons. Ainsi, on trouve parmi les arthropodes des crevettes d'eau profonde, des galathées, des crabes mais aussi des copépodes et des amphipodes dans les canyons de Méditerranée, d'Atlantique et du Pacifique (p. ex. Cunha et al., 2011; De Leo et al., 2014, 2010; Duineveld et al., 2001; Juniper et al., 2013; Lundsten et al., 2010; Sbragaglia, 2015; Workman et al., 2001; Würtz, 2012). Les échinodermes (holothuries, ophiures et oursins) sont typiquement retrouvés en agrégation sur des zones spécifiques de substrat fin meuble (c-à-d. peu de courants) (p. ex. Amaro et al., 2010; Billett et al., 2010; Domke et al., 2017). Ce type de substrat est également le lieu de prédilection des gastéropodes et notamment des tritons et des buccins (p. ex. Cunha et al., 2011; Domke et al., 2017; Duffy et al., 2014; Matabos et al., 2012; Workman et al., 2001; Würtz, 2012). La présence de murs et de sédiments grossiers,

souvent soumis à des courants importants, permet l'installation d'assemblage de filtreurs tels que les coraux (notamment *Madrepora oculata* et *Lophelia pertusa*, les zoanthidés, les éponges, les polychaetes sabellidés et les xenophyophores (p. ex. Duiniveld et al., 2001 ; Mortensen and Buhl-Mortensen, 2005 ; De Leo et al., 2010; Pierdomenico et al., 2017). Ces espèces ingénieuses sont connues comme hotspots de biodiversité et de biomasse. Elles ont des fonctions importantes, notamment de refuges et de zones d'alimentation, pour d'autres organismes (Van den Beld., 2017). Profitant des abris fournis par les canyons et par l'abondance de proies, des poissons osseux profonds comme les sébastes et les grenadiers sont souvent observés ainsi que, plus rarement, quelques elasmobranches tels que des raies d'eau profonde et des requins (p. ex. Brodeur, 2001; De Leo et al., 2010; Lorance, 2007; Ramirez-Llodra et al., 2010; Würtz, 2012). Au travers de la chaîne alimentaire, la présence de canyon va ainsi favoriser certaines espèces pélagiques incluant les grands prédateurs tels que des thonidés, des requins, des cétacés mais aussi, à la surface, des oiseaux marins (Würtz, 2012). En termes de méiofaune, Bianchelli et al., (2010) ont remarqué à travers l'étude de carottes de sédiments que le canyon favorise la présence d'espèces rares. Le turnover important d'espèces dans la méio et macrofaune (Mc Clain et Barry., 2010 ; Zeppili et al., 2013) favorise une diversité totale plus importante dans les canyons. En effet, sur des échelles spatiales fines (de la dizaine à la centaine de mètres), on peut observer dans un canyon des substrats très différents incluant, de manière non exhaustive, des substrats fins meubles, des gravières, des pentes escarpées et des marches offrant une grande diversité de surfaces de colonisation (Howell., 2010). Cependant, aucun canyon n'est identique à un autre et cela se reflète par des différences dans la composition des communautés faunistiques observées et ce, même entre les canyons situés le long d'une même pente (Valentine et al., 1980 ; Hecker, 1990; Rogers et al., 2002., Fanelli et al., 2018).

Encart 2

Diversité des substrats et de la topographie fine des canyons

La diversité des habitats présents dans les canyons est un facteur clé dans l'assemblage des communautés faunistiques (Sardà and Cartes., 1994, Fernandes Arcaya et al., 2013, De Leo et al., 2014, Van den Beld., 2017). Ces habitats sont constitués d'une grande variété de substrats (e.g. vase, sable, graviers, galets, rochers, sédiments indurés) (Baker et al., 2011) que l'on trouve sur différents types de topographie fine (e.g. mur, pente douce / raide, marches) et colonisés ou non par des espèces ingénieuses (e.g. coraux durs / mou, éponges, bivalves) (Buhl Mortensen et al., 2010, Santos et al., 2010). Ces habitats sont souvent à l'origine d'associations d'espèces particulières et, lorsqu'ils forment une structure 3D, peuvent servir de refuge pour les petits invertébrés (Tissot et al., 2006)



Exemple de différents types d'habitats rencontrés dans les canyons. Crédit photo ifremer. Photos prises au SCAMPI durant les plongées dans les canyons d'Athes et de Buache, EVHOE2012.

1.1.3 Impacts anthropique

Malgré leur importance écologique marquée, ces refuges sont également **menacés par les activités humaines**, telles que la pêche, l'exploitation pétrolière et gazière et la pollution (Fernandez-Arcaya et al., 2017; Martín et al., 2014a; Paine et al., 2014; Ramirez-Llodra et al., 2011; Van den Beld et al., 2017).

1.1.3.1 Relargage des déchets

A l'exemple du protocole de Londres de 1996 (Convention de Londres, 1996), dans de nombreux pays, la législation interdit le largage des déchets en mer depuis les bateaux. Cependant, il n'est pas rare de retrouver des déchets d'origines anthropiques dans les océans. Entraînés par les courants, ceux-ci peuvent être retrouvés jusqu'à des profondeurs supérieures à 7 000 m (Miyake et al., 2011). Les canyons n'échappent pas à cette pollution, en effet, via leur rôle de conduit du continent vers l'océan, ils représentent des zones particulièrement sensibles à l'accumulation de déchets (Galgani et al., 2015; Pham et al., 2014; Ramirez-Llodra et al., 2011; Van den Beld et al., 2017). Ce sont d'ailleurs les géoformes sous-marines comptant le plus de débris d'origine anthropique (Pham et al., 2014). La topographie fine des fonds peut présenter une forte structuration en trois dimensions, souvent liée aux formations d'origine biogène tels que les récifs de coraux froids, et donc favoriser l'accumulation des rebus (Bergmann and Klages, 2012; Galgani et al., 2015; Van den Beld et al., 2017). L'origine de cette grande diversité de déchets est difficile à définir, à l'exception des filets et des petits objets à sédimentation rapide comme des bouteilles retrouvées au large, associés aux activités de **pêche industrielle**. Parmi ces détritiques, le **plastique**, fléau de cette décennie est le plus commun (Galgani et al., 2015; Ramirez-Llodra et al., 2011; Van den Beld et al., 2017) même si son impact sur la faune benthique à échelle large est peu connu. À l'échelle de l'individu, Kühn et al. (2015) ont listé les risques d'étouffement, d'occlusion intestinale et d'emmêlement. D'autres types de pollution impliquent la dérive de matériel de pêche abandonné, appelé « pêche fantôme » (Pham et al., 2014; Ramirez-Llodra et al., 2013, pers. obs), ou la contamination via bioaccumulation de toxines dues à la présence de microplastiques (Lusher, 2015; Thompson et al., 2009), métaux lourds (p. ex. Hg, Cd, Pb, Ni), radio-éléments ou produits phytosanitaires (Asante et al., 2008; Fernandez-Arcaya et al., 2017).

1.1.3.2 Chalutage profond

À partir des années soixante, la réduction des stocks de poissons, le durcissement des législations sur la pêche côtière ainsi que l'amélioration des technologies a entraîné les industriels à pousser toujours **plus profond la pratique du chalutage** (Ramirez-Llodra et al., 2011). À titre d'exemple, pour les seules régions de Hatton et de Rockall Bank en Atlantique Nord, le suivi de 28 bateaux a permis une estimation maximale

de 13 920 km² de surface chalutée pour l'année 2005 (Benn et al., 2010). Les **canyons** ne font pas exception à cette règle, certaines **espèces d'intérêt commercial** étant connues pour venir s'y **agrèger** sous forme de **bancs très denses** allant jusqu'à 4 000 individus (Brodeur, 2001; Cartes et al., 1994; De Leo et al., 2010; Lorange et al., 2002; Vetter and Dayton, 1999). Ainsi la zone allant des bordures des canyons jusqu'au milieu de la pente subit une pression constante (Martín et al., 2014b). Cette pêche profonde ne cible que quelques espèces (p. ex. l'hoplostète orange *Hoplostethus atlanticus*, le sabre noir *Aphanopus cargo*, le doré austral *Pseudocythus maculatus*, les grenadiers *Coryphaenoides spp*, les sébastes *Sebastes spp* et *Sebaste spp*, la limande du pacifique *Microstomus pacificus*) mais est **extrêmement destructrice** car ces espèces ont des taux de croissance lents, couplés à une fécondité faible (Clark et al., 2016; Fernandez-Arcaya et al., 2017; Morato et al., 2006; Norse et al., 2012). En plus de cette exploitation non viable dans le temps, la pêche profonde s'avère très **dommageable pour les fonds**. En effet, les filets tractés peuvent détruire la structure 3D formée par les espèces ingénieuses telles que les coraux et les éponges, détruisant ainsi les structures biogéniques 3D servant d'abris à de nombreuses espèces (Foley et al., 2011; Fossa et al., 2002; Hall-Spencer et al., 2002; Van den Beld et al., 2017). Le chalutage des fonds provoque également une remise en suspension des sédiments importante, qui peut, sur la marge continentale, surpasser toutes les remises en suspension d'origine naturelle (Mengual et al., 2016). L'exploitation des bordures d'un canyon peut affecter ses fonds, via des courants de gravité et de l'érosion, jusqu'à 1 200 m de profondeur et potentiellement appauvrir en carbone organique les sédiments, changer la granulométrie, ou épaissir et augmenter la concentration en matière particulaire de la couche néphéloïde (Martín et al., 2014a, 2014b; Palanques et al., 2006; Puig et al., 2012; Wilson et al., 2015). Ce **remaniement important des fonds** affecte la faune locale avec une forte diminution de la biodiversité (jusqu'à 50% pour certains canyons), de l'abondance de la méiofaune ainsi qu'une **modification de la composition des communautés** benthiques et démersales (Koslow et al., 2001; Murillo et al., 2011; Pusceddu et al., 2014; Sañé et al., 2013).

1.1.3.3 Industries minières, pétrolières et gazières

Les grands groupes pétroliers, explorent de plus en plus les fonds au large des côtes. L'intérêt grandissant de ces groupes pour certains canyons sous-marins, et notamment en Australie où environ 25 % des **canyons** se trouvent dans les **zones de baux miniers** (Harris et al., 2007), a motivé la mise en place d'études des risques et dommages que pourrait engendrer l'intensification de l'exploitation offshore (Bakke et al., 2013; Currie and Isaacs, 2005; Ellis et al., 2012; Paine et al., 2014). Ces études ont montré que le largage dans l'écosystème des **déchets de forages**, appelés « produced water » (c.-à-d., une mixture de matières organiques dissoutes associée à des composés inorganiques contenant des hydrocarbures et des métaux

lourds) présentait un risque important de **contamination**. Les éléments les plus lourds de cette mixture sédimentent rapidement et s'accumulent sous le courant à une centaine de mètres des zones de forage (Bakke et al., 2013; Neff et al., 2011) alors que les éléments les plus légers sont retrouvés à plus de 4 km de leur point d'origine (Lepland and Mortensen, 2008). L'accumulation de ces toxiques dans le sédiment peut provoquer un changement dans la communauté benthique au profit d'espèces plus tolérantes aux polluants ainsi qu'une diminution de l'abondance et de la diversité (Ellis et al., 2012).

Un autre type de pollution liée à l'extraction des ressources fossiles provient lui, du continent. Il s'agit des DSTP ou « **transfert des résidus miniers dans le milieu profond** ». Traditionnellement, ces rejets sont stockés sur le continent mais le manque d'espace et les risques liés à un tel entreposage ont conduit les industriels à les transférer de plus en plus vers le milieu marin. En résulte une hyper-sédimentation, une toxicité, une augmentation de la turbidité ainsi qu'un changement dans la granulométrie du sédiment (Ramirez-Llodra et al., 2015). Les canyons sont très exposés à ce type de pollution, car, dans les zones où la marge continentale est étroite, ils sont aux pieds des sites industriels. C'est le cas, par exemple, du canyon de Cassidaigne (France) qui a longtemps accumulé les boues rouges de bauxite, résidus de la production d'alumine locale, et polluants « hydro-sédimentaires » pour la faune benthique (Fabri et al., 2017; Fontanier et al., 2012). L'anoxie des sédiments due à une réduction de l'échange d'eau surface/sédiment peut alors entraîner un changement profond des communautés d'endofaune (Kühn et al., 2015).

1.1.3.4 *Changement climatique*

Si l'impact de l'être humain dans les cas cités plus haut est relativement local à l'échelle spatiale, l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère liée à la très forte industrialisation du siècle dernier a engendré un changement climatique bien plus global (Pittock, 2005). Ce changement occasionne, entre autres, une **hausse de la température** de l'eau, une **acidification** des océans, une **modification du régime d'upwellings** et l'**intensification et l'extension des Zone de Minimum d'Oxygène (ZMO)** (Davies et al., 2007; Keeling et al., 2010; Menot et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2011). Des années soixante à nos jours, la température des océans a ainsi augmenté en moyenne de 0,1 °C et on estime ce chiffre à 0,5 °C pour le prochain siècle. Cette tendance n'épargne pas le milieu profond comme le constate le rapport du GIEC en 2014 rapportant l'augmentation depuis 1957 de la température des eaux allant jusqu'à 2 000 m de profondeur (GIEC, 2014). Or, en raison de leur connexion au continent, les canyons sont de nouveau les plus susceptibles de subir ces changements. Le réchauffement des eaux intensifie le **phénomène de stratification** dans les milieux **tempérés** ce qui réduit l'apport de nutriments, nécessaires à la production

primaire de surface (Morán et al., 2015, 2010; Smith et al., 2008), **diminuant de ce fait le transfert en MO jusqu'aux fonds** (Davies et al., 2007; Menot et al., 2010; Smith et al., 2008). À cela s'ajoute une probable diminution des courants gravitationnels, réduisant encore l'apport de MO (Canals et al., 2006; Sweetman et al., 2017). À l'inverse, dans les zones de **hautes latitudes**, l'augmentation de la température, en diminuant la couverture glaciaire, peut permettre des efflorescences plus intenses et plus longues (Chust et al., 2014; GIEC, 2014: *Changements climatiques: Rapport de synthèse.*; MacNeil et al., 2010). Enfin, sous l'effet d'un différentiel de température entre le continent et l'océan, les vents favorables aux upwellings s'intensifient, **stimulant** ainsi la **production de surface** lors de ces événements (Sweetman et al., 2017). En terme biologique, le réchauffement pourrait se traduire par un endommagement de la santé des coraux profonds, sensibles aux changements de température à long terme (Torrents et al., 2008), ainsi qu'à des changements dans les communautés en faveur d'espèces plus tolérantes à ces nouvelles températures (MacNeil et al., 2010). L'acidification des océans aura également un effet délétère sur certains coraux en créant des horizons de saturation en aragonite et calcite (Davies et al., 2008, 2007; Guinotte and Davies, 2014). D'autres organismes possédant un squelette calcaire comme les foraminifères, les mollusques et les échinoides seront également concernés par ce phénomène (Menot et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2011).

L'expansion des ZMO risque d'affecter la biodiversité en réduisant les habitats à structure tridimensionnelle comme les récifs coralliens profonds pour qui la baisse d'oxygène se traduit par un déclin des populations (Buhl-Mortensen et al., 2010; Davies et al., 2008; Hennige et al., 2015). Une diminution de l'endofaune en milieu hypoxique peut entraîner par effet de cascade une diminution du remaniement du sédiment et donc une baisse de la séquestration du carbone (Levin, 2003; Sweetman et al., 2017). Les espèces plus mobiles auront, elles ; tendance à migrer pour éviter les zones les plus hypoxiques (Koslow et al., 2011; Sato et al., 2017). En favorisant les espèces tolérantes à l'hypoxie, l'expansion des ZMO pourrait **avantager les communautés chimiosynthétiques**, augmentant ainsi l'importance de certaines bactéries et protozoaires (Diaz and Rosenberg, 2008; Levin, 2003; Sweetman et al., 2016, 2014).

Les canyons de l'océan profonds sont donc sous l'influence de nombreux facteurs, soient-ils d'origine physique, biotique, ou anthropiques. Ces facteurs affectent les canyons et leurs habitants de manière différentielle selon l'échelle temporelle considérée (de la seconde pour les interactions biotiques à la décennie pour les phénomènes géophysiques tel qu'el Niño voir au-delà pour les changements climatiques de plus grande ampleur). Pour comprendre la dynamique temporelle des peuplements ainsi que les

processus à leur origine, il est donc nécessaire de développer des outils d'observations adaptés. Ce besoin d'élaborer des approches plus temporelles dans l'étude des systèmes est un défi en écologie en général.

1.2 Étude de la dynamique temporelle des écosystèmes : les observatoires

Observer et comprendre les changements opérants dans l'océan a toujours été un des grands défis en écologie. L'échantillonnage sous-marin en milieu profond, coûteux et difficile à mettre en œuvre, constitue souvent, une « photographie » des conditions locales à un temps « t » et un lieu « l » (Koslow and Couture, 2015). Cependant, les changements globaux, régionaux et locaux en termes d'abondance, de diversité et de composition des communautés sont le résultat complexe de l'interaction de nombreux processus agissant sur une large gamme d'échelles spatio-temporelles (Levin, 1992). Les **observations isolées**, assimilant toutes ces échelles dans un seul échantillon présentent donc un certain nombre de limites : (i) elles peuvent ne refléter qu'une image partielle de la structure de communautés en fonction du « moment » de l'échantillonnage en ne prenant pas en compte l'existence potentielle de niches temporelles liées aux cycles géophysiques, météorologiques, climatologiques et océanographiques naturels (p. ex. les marées, les saisons, les successions el Niño/la Nina) (Aguzzi, 2011; Domisch et al., 2015; Glover et al., 2010), (ii) elles ne permettent pas d'établir des liens de causes à effets entre les variables environnementales et les patrons de distributions d'espèces, (iii) ni de faire la part relative entre la variabilité naturelle et les changements liés aux activités anthropiques (Glover et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2013; Thiel et al., 1994). Dans ce contexte, les **suivis temporels à haute fréquence et long terme** deviennent nécessaires pour mieux comprendre la variabilité des écosystèmes aux différentes échelles (Koslow and Couture, 2015). À Tokyo, en mai 1981, une réunion sur les séries de données temporelles relatives à l'océan (*Meeting on Time Series of Ocean Measurements (TSOM), 1981*) a analysé et interprété des séries temporelles déjà existantes. Parmi les conclusions formulées à l'issue de cette réunion on trouve : « Il convient d'encourager fortement la constitution de ces séries [temporelles] si l'on ne veut pas voir s'amoinrir la qualité et le niveau de ces données, le désir de les recueillir *in situ* dans des conditions difficiles et la volonté des institutions ou des nations de poursuivre les séries. Il est donc absolument nécessaire de démontrer l'importance et l'utilité que présentent les séries de données temporelles pour la compréhension des processus océaniques et atmosphériques. » (*Time series of ocean measurements, 1983*).

Si les suivis temporels sur les écosystèmes terrestres sont nés en même temps que l'écologie elle-même (McLean and May, 2007) avec certains datant de plus de 50 ans (p. ex. Silvertown et al., 2006), les **suivis à long terme** (plus de 10 ans) des communautés benthiques marines sont beaucoup plus rares (p. ex.

Francour, 2000; Galzin et al., 2016; Ibanez et al., 1993). Pourtant, ces études ont permis, entre autres, de **développer des outils d'analyse de métadonnées** encore utilisés de nos jours (Ibanez et al., 1993) et de **différencier les effets des variations climatiques naturelles, de ceux des impacts anthropiques** (p. ex. Francour, 2000; Galzin et al., 2016; Ibanez et al., 1993). Ainsi, l'étude en baie de Morlaix (France) sur le suivi de deux populations de 1977 à 1990, période incluant la marée noire liée au naufrage de l'Amoco Cadiz, a permis de décrire et distinguer les effets d'une pollution forte suivie des étapes de repeuplement des variations naturelles, supérieures ou égales au cycle annuel, liées aux facteurs hydro-climatiques (Ibanez et al., 1993). En Polynésie française, 32 ans de suivi d'abondance dans les assemblages de poissons et de coraux sur trois sites, entre 1983 et 2014, ont permis de distinguer des changements dans les groupes d'espèces sur différentes échelles temporelles (infra à interannuelles) en lien avec des perturbations naturelles telles que les cyclones et/ou des événements de prolifération de grands prédateurs (Galzin et al., 2016). Ces exemples nés il y a plus d'une trentaine d'années en milieu côtier ont ouvert la voie à d'autres programmes de surveillance à long terme du milieu benthique (p. ex. des programmes de surveillance comme Somlit, commencé en 1997 qui échantillonne régulièrement 12 sites sur la côte Française ; REBENT initié en 2000 par le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable à la suite de la catastrophe de l'Erika et qui opère dans des fonds < 50 m sur le littoral français ; RAMP, un programme pluridisciplinaire né en 2000 pour étudier les communautés de poissons coralliens et leur habitat dans les îles du centre ouest Pacifique (Ehrhold et al., 2011; Goberville et al., 2010; Heenan et al., 2017)). Tous démontrent l'intérêt de suivre les écosystèmes sur le long terme si l'on veut être capable de **prédire l'évolution** potentielle des écosystèmes face aux changements globaux. Cependant, pour ces exemples la **faible fréquence d'échantillonnage** avec un minimum de deux prélèvements par an et un maximum d'un par mois **ne permet pas** de résoudre l'impact de **processus à plus petite échelle** telles que les marées, ou même les saisons dans certains cas. Augmenter la fréquence d'échantillonnage requiert un plus gros effort sur le terrain, plus de tri/manipulations en laboratoire et reste donc contraignant, même en milieu côtier, zone pourtant facilement accessible. Dans les **milieux profonds**, où l'échantillonnage nécessite l'utilisation d'un navire océanographique avec parfois l'utilisation de submersibles, le retour sur zone plusieurs fois par an n'est pas envisageable en termes de **ressources matérielles et financières** (Glover et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2010; Thiel et al., 1994). Le **nombre de séries temporelles** acquises reste donc très **limité** avec une dizaine de suivis depuis les premiers essais de 1973 à la station M dans le Pacifique (Gage et al., 1980; Tyler, 1988) jusqu'à l'arrivée des observatoires. Ceci, ajouté à la non-constance des approches, des méthodes et des échelles d'acquisition, rend difficile la comparaison

entre les différentes régions (Glover et al., 2010). Des approches alternatives se sont donc révélées nécessaires.

1.2.1 Outils pour le suivi des écosystèmes profonds

Les progrès technologiques ont peu à peu facilité l'accès et l'échantillonnage en milieu profond (Encart 4). Nous sommes aujourd'hui bien loin des premiers sondages et dragages datant de la seconde partie du XIX siècle (Murray, 1895; Tyler et al., 2016) et des premiers records de profondeur atteints dans les bathyscaphes du début du XX siècle (Peres, 1966). Avec l'arrivée des submersibles scientifiques, habités (HOV) ou opérés à distance (ROV), et des caméras tractées à partir des années soixante, une **course à l'exploration des grands fonds** et de leur faune a commencé. Ces nouvelles méthodes d'échantillonnages ont démocratisé l'usage de l'**imagerie** en milieu profond avec, dans le même temps, l'ajout décisif de la **dimension temporelle** grâce à l'apparition de structures autonomes équipées. Ainsi en 1974 le BOM « Bottom Ocean Monitor », une caméra time-laps accompagnée d'instruments mesurant la température et le courant a été coulée à 4 900 m dans l'océan pacifique nord équatorial (Paul et al., 1978; Vardaro et al., 2007). Ces structures autonomes désormais appelées **landers** ont depuis été complexifiées par l'ajout d'autres instruments de mesure (Jamieson, 2016) (Encart 3). Un des premiers programmes incluant des séries temporelles à long terme était le projet DISCOL (Disturbance and reCOLonization of a manganese nodule area in the South Pacific Ocean) lancé en 1988. À plus de 4 000 m de fond, ce programme incluant des observations avant perturbation, pendant la perturbation des fonds (chalutage) puis un suivi à 6 mois, 3 et 7 ans après (1996) (Thiel et al., 2001) a permis de souligner l'impact durable de chalutage 7 ans après, ainsi qu'une capacité de résilience variable en fonction des groupes faunistiques observés (Bluhm, 2001). L'année suivante, en 1989, le suivi sporadique de la station M au nord-est du Pacifique initié en 1973 est transformée en observatoire toujours en fonction aujourd'hui et qui, au travers d'un **jeu de données complet couvrant plus de 20 ans**, a permis d'observer des changements dans la taille et l'abondance de la faune en lien avec la disponibilité de nourriture sur le fond (Ruhl, 2008; Ruhl and Smith, 2004). Cette même année vit la naissance de la seconde plus longue série temporelle en milieu profond, sur le site PAP (Porcupine Abyssal Plain) au nord-est de l'Atlantique et qui a révélé une augmentation de l'abondance et un changement de la composition spécifique de la faune entre 1989 et 2002 (Billett et al., 2010; Kalogeropoulou et al., 2010; Soto et al., 2010). D'autres projets ont suivi comme le projet **pluridisciplinaire** BENGAL (High-resolution temporal and spatial study of the BENThic biology and Geochemistry of a north-eastern Atlantic abyssal Locality) qui a échantillonné au large des côtes sud-ouest de l'Irlande entre 1995 et 1998. Les résultats ont montré des variations significatives de la densité et de la composition des communautés benthiques ainsi que de certains paramètres comme les flux de particules à l'échelle

saisonnaire et pluriannuelle (Billett and Rice, 2001). Ces projets (ainsi que d'autres non cités ici (Glover et al., 2010; Larkin et al., 2010)) ont développé au fur et à mesure des méthodes adaptées à l'échantillonnage de séries temporelles multidisciplinaires en milieu profond et ont conduit à l'**émergence des observatoires grands fonds** (Best et al., 2015; Glover et al., 2010; Matabos et al., 2016; Person et al., 2006; Priede et al., 2003; Thiel et al., 1994; Tunnicliffe et al., 2008). C'est ainsi qu'en 1999, le premier « observatoire sous-marin » profond HAUSGARTEN est né entre l'Atlantique Nord et l'océan Arctique. Il deviendra le précurseur de nombreux autres (Glover et al., 2010; Larkin et al., 2010).

Encart 3

Liste non exhaustive des outils utilisés pour l'exploration de l'océan profond

Engins habités

(A) Sous-marins embarqués :

Ils embarquent du personnel jusque dans les grands fonds. Cela permet aux scientifiques une meilleure vue 3D et d'être plus réactif qu'avec un ROV mais présente l'une autonomie et le nombre nombre d'embarquants sont limités.

Engins guidés à distance

(B) Remotely Operated Vehicle (ROV) :

Pilotés depuis la surface, ces robots sous-marins sont reliés au navire par un câble permettant le contrôle et la transmission d'énergie et d'informations. Equipés de nombreux outils de prélèvement et de manipulation de matériel, les ROVs, sont les bras à distance des scientifiques restés en surface.

Engins autonomes

(C) Landers :

Structures autonomes, équipées d'instruments préprogrammés, ils sont largués depuis un navire et viennent se positionner sur le fond. Ils mesurent et échantillonnent différents paramètres jusqu'au déclenchement de leur remontée depuis la surface, permettant ainsi le suivi temporel d'un lieu. C'est l'origine des observatoires fonds de mer.

(D) Autonomous Underwater Vehicle (AUV) :

Sans lien physique avec la surface, il est préprogrammé pour atteindre

Engins tractés

(E) Caméras tractées :

Les caméras tractées sont des structures solides comprenant une caméra et ou un appareil photo ainsi que des phares et sont trainées à faible vitesse par un navire qui contrôle la direction et la hauteur par rapport au sol de l'engin. Les images prises sont enregistrées et / ou envoyées au navire via un câble optique.

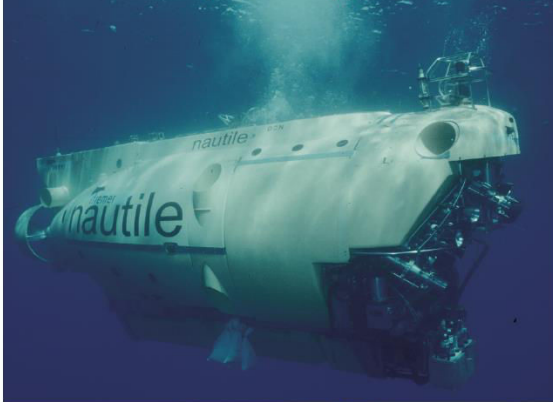
(F) Prélèvement de substrat : bennes et carottiers.

Pour échantillonner la meio, micro et macrofaune benthique ainsi que d'autres paramètres physico-chimiques propres au sédiment, les bennes en forme de pince, ou de boîtes, sont déployées mâchoires ouvertes depuis la surface puis se déclenchent automatiquement au contact du fond, se refermant sur le sédiment. Les carottiers sont eux manipulés par un ROV qui enfonce un tube dans le sédiment puis le ressort délicatement et le remonte à la surface.

(G, H, I) Engins de pêche :

La palangre (H) est constituée d'un corps de ligne sur lequel sont régulièrement fixés des hameçons. Elles sont parmi les engins de pêche les plus sélectifs. Les chaluts (I), moins sélectifs, sont des filets de forme conique, ouverts par des panneaux, perches et flotteurs, remorqués par un navire. Sur les chaluts de fond, un bourrelet avant maintient le chalut en contact avec le fond remaniant le sédiment de manière importante. Les dragues (G) sont des paniers en métal ou en filet fixés sur une armature rigide. Sa partie inférieure est munie d'une lame ou de dents qui raclent le sédiment. Elles sont extrêmement destructrices pour la faune benthique et le sédiment.

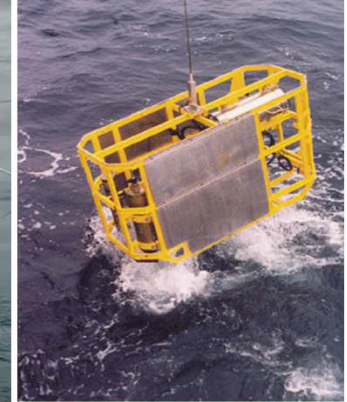
A Sous-marin embarqué le Nautilus (c) ifremer



C Lander, Brandt et al., 2016



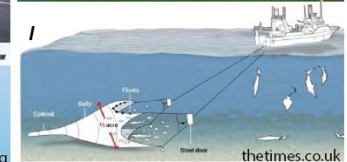
E Caméra tractée SCAMPI (c) ifremer



B ROV Victor 6000 (c) ifremer



D AUV GULPER(c) MBARI



Illustrations des engins d'exploration décrits ci-dessus

1.2.2 Les observatoires grands fonds

Le concept d'observatoire sous-marin benthique a donc été développé par la communauté scientifique afin de répondre au **besoin d'un suivi pluridisciplinaire, à long terme, et à haute fréquence** des écosystèmes marins, tout en **minimisant l'impact** sur le milieu (Matabos et al., 2016; Thiel et al., 1994). Selon le **National Research Council (2000)** les observatoires sous-marins benthiques sont définis comme « un système d'instrumentation fixe et automatisé, dont les instruments et modules sont connectés, soit par acoustique ou via une boîte de raccordement à une bouée de surface, soit par un câble relié à la terre. » (Figure 1- 5). Ces systèmes relient les instruments de mesures fixés au fond à un nœud qui permet l'alimentation électrique des instruments, l'échange et le transfert de données avec le centre d'archivage, tout cela en direct et en continu dans le cas d'un **observatoire câblé** directement relié à une station terrestre, ou quasi-continu pour les **observatoires autonomes** reliés par satellite via une bouée de surface. Ils permettent ainsi aux scientifiques d'étudier les écosystèmes profonds en termes de processus physiques, chimiques, géologiques et biologiques simultanément et sur des échelles allant de la seconde aux décennies (Barnes et al., 2011; Juniper et al., 2007; Tunnicliffe et al., 2008).

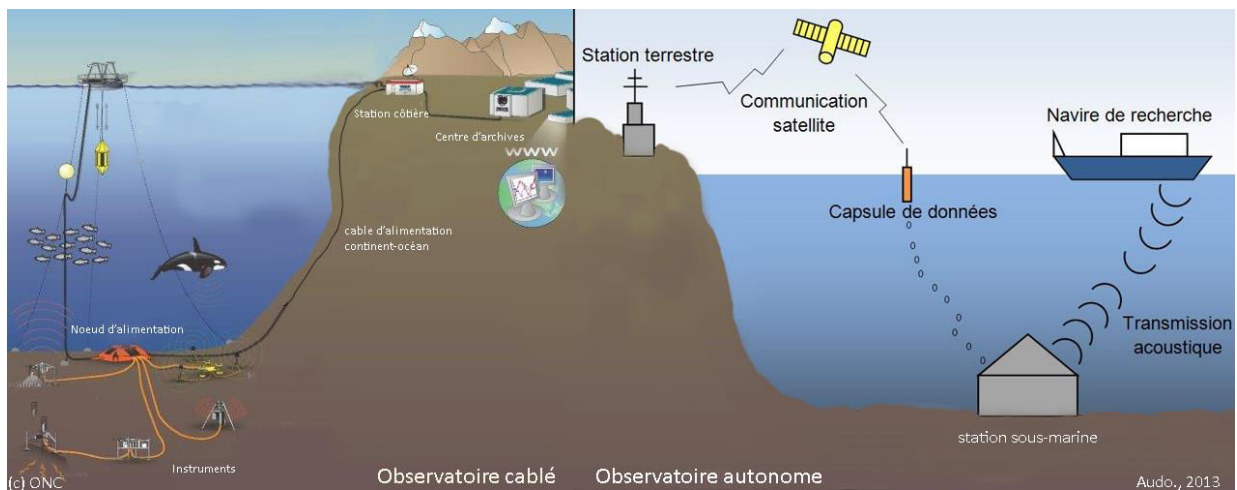


Figure 1- 5 Schéma représentant un observatoire sous-marin, images modifiées depuis Ocean Networks Canada © (Université de Victoria, CB, Canada) et (Audo, 2013).

1.2.3 L'observatoire Ocean Networks Canada (ONC)

Ocean Networks Canada (ONC) est un organisme à but non lucratif fondé en 2007 par l'université de Victoria (CB, Canada) dans le but de développer, gérer et exploiter les observatoires sous-marins câblés NEPTUNE-Canada (North-East Pacific Time-series Undersea Networked Experiments) et VENUS (Victoria Experimental Network Under the Sea). Situés dans le Nord-Est de l'océan Pacifique entre le détroit de Georgia et la dorsale Juan de Fuca (Figure 1- 6), ils forment le **plus grand observatoire sous-marin**

pluridisciplinaire au monde (Barnes et al., 2007; Best et al., 2015; Tunnicliffe et al., 2008). Ils permettent la récolte en direct et en continu de données haute résolution sur les processus géologiques, physiques, chimiques et biologiques du nord-est de l'océan Pacifique, sur de longues échelles de temps, favorisant ainsi les études pluridisciplinaires et interactives (Barnes et al., 2011, 2007; Taylor, 2009)

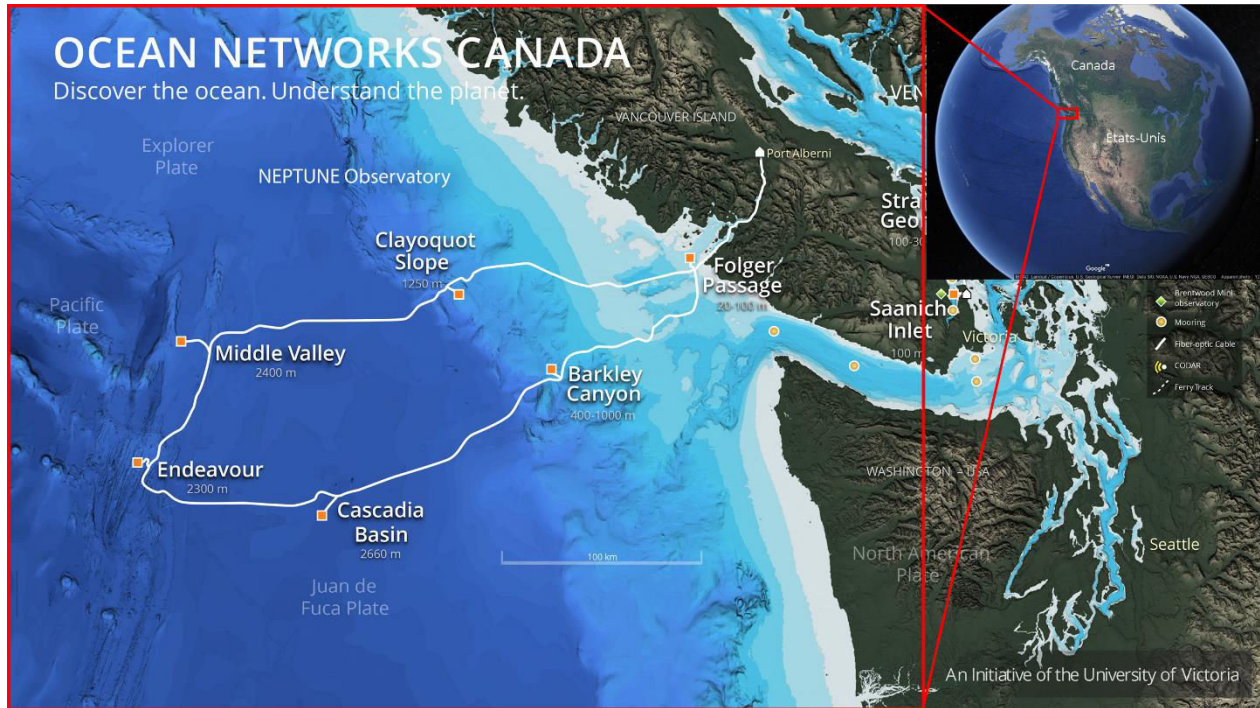


Figure 1- 6 Représentation des différents sites instrumentés composant l'observatoire NEPTUNE, Ocean Networks Canada (CB,Canada) © Ocean Networks Canada.

Le réseau câblé **NEPTUNE** Canada (Ocean Networks Canada) qui opère **depuis 2010**, relie la côte (Folger Passage) du Sud-Ouest de l'île de Vancouver à la dorsale Juan de Fuca (Endeavour et Middle Valley) à plus de 2000 m de profondeur en passant par le talus continental (Clayoquot Slope et Barkley Canyon), et la plaine abyssale (Cascadia Basin) via une boucle de **800 km de câbles** électriques et de fibre optique qui connecte ces cinq sites instrumentés (nœuds) (Figure 1- 6). La durée de vie prévue pour NEPTUNE Canada est de **25 ans** et toutes les données enregistrées sont archivées et publiquement disponibles en temps réel via le portail de données Oceans 2.0 d'ONC (www.oceannetworks.ca).

2 Site d'étude, méthodes et données

2.1 Le Canyon de Barkley : une région cible de l'observatoire Ocean Networks Canada

Le Canyon de Barkley mesure 42 km de longueur et 6 km au plus large. Il découpe la pente de la marge continentale de Cascadia à 80 km des côtes de l'île de Vancouver (CB, Canada) entre environ 400 m et 2 200 m de profondeur (Figure 1- 7).

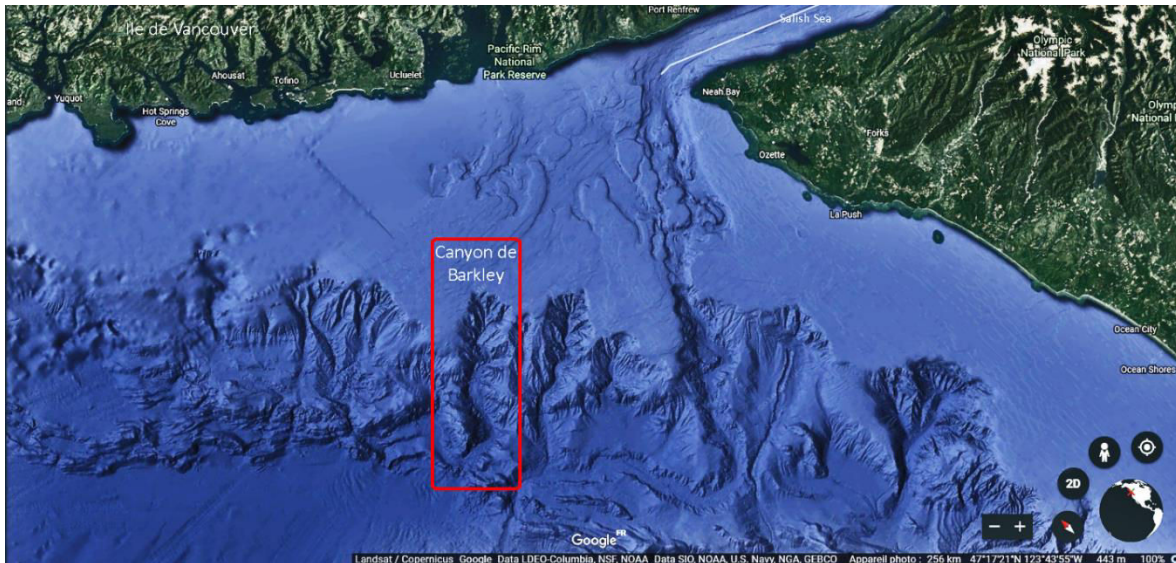


Figure 1- 7 : Carte de la marge continentale avec, à environ 80 km au large de l'île de Vancouver (CB, Canada) le Canyon de Barkley,(42 km de long) zone d'étude de cette thèse.

2.1.1 Formation géologique

La naissance de ce canyon remonte à environ une centaine de **millions d'années** quand l'île volcanique Wrangellia entra en collision avec l'Amérique du Nord (Figure 1- 8). L'île s'est alors soulevée et agrégée sur ce continent en expansion constante, formant ainsi les prémices de ce qui est aujourd'hui l'île de Vancouver (Yole and Irving, 1980). Les terres soulevées de Wrangellia se sont rapidement érodées, le sable et la boue creusant ces jeunes montagnes pour former des deltas et des dépôts marins, en surface et en profondeur, s'accumulant jusqu'à une épaisseur de cinq kilomètres. Durant le pléistocène supérieur, lors de la glaciation du Fraser (de -35 000 à -18 000 ans), une grande calotte glaciaire recouvrait les montagnes de l'île de Vancouver (Armstrong et al., 1965). La **glace**, sous son propre poids a glissé vers l'océan, **érodant profondément les sols** et formant ainsi les glaciers probablement à **l'origine des canyons** (Armstrong et al., 1965; Herzer and Bornhold, 1982). Il y a 18 000 ans, le climat a changé et la terre s'est réchauffée.

Le niveau global des océans est monté, couvrant une partie de la marge continentale inondant les anciennes vallées glaciaires, et formant ainsi les canyons sous-marins au large de l'île de Vancouver (Herzer and Bornhold, 1982)

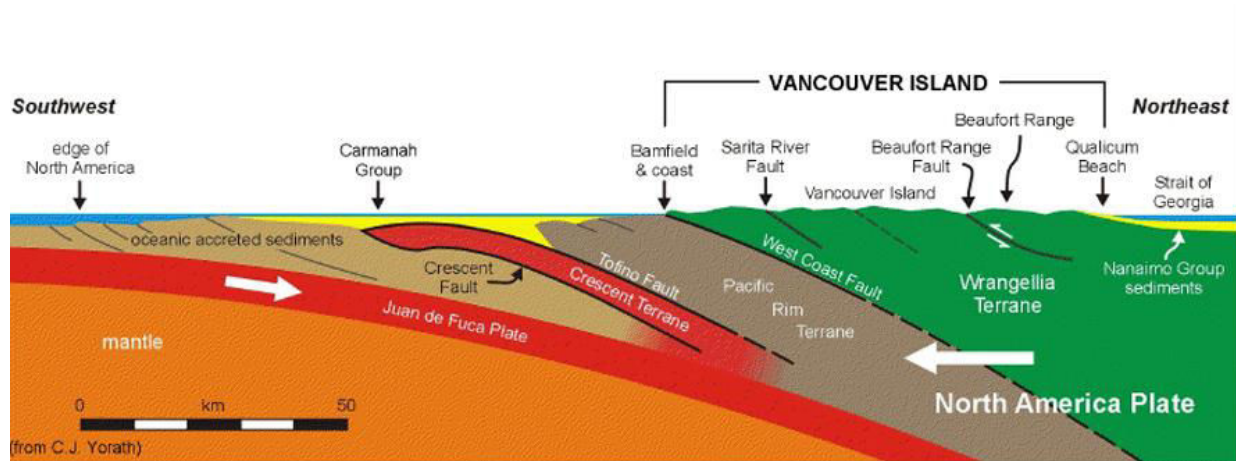


Figure 1- 8 : Coupe transversale du bord de la plaque nord-américaine au niveau du front de subduction, coupant l'île de Vancouver jusqu'au détroit de Georgia. Cette section montre le Terrane Pacific Rim en brun et le Terrane Crescent en rouge. Les roches sédimentaires du Crétacé et du Tertiaire sont représentées en jaune. Crédit d'image Steven Earle, PhD

2.1.2 Contexte environnemental général

2.1.2.1 Le système du courant nord californien

La Dérive Pacifique (DP) est un courant qui traverse l'océan Pacifique d'ouest en est, en direction de l'Amérique du Nord. En se rapprochant des côtes canadiennes, il se sépare en deux, au large de la Colombie Britannique : une partie s'écoule en direction du **Nord, c'est le Courant d'Alaska (CA)** et l'autre prend la direction du **sud, c'est le Courant Nord Californien (CNC)** (Figure 1-9). Cet ensemble de courant de surface influence la marge au large de l'île de Vancouver différemment suivant les saisons. Le Courant Nord Californien (CNC) s'installe au printemps avec un flux sud-est et se renforce en été (Hickey, 1979; Pierce et al., 2000; Thomson and Krassovski, 2010) ; après une transition des vents vers une direction opposée en hiver, ce courant s'affaiblit et est remplacé par le courant nord-ouest de Davidson et le CA (Hickey, 1979). Plus en profondeur (entre 150 et 300 m), les flux s'écoulent constamment vers le nord-ouest (Freeland et al., 1984; Hickey, 1998; Ikeda et al., 1984).

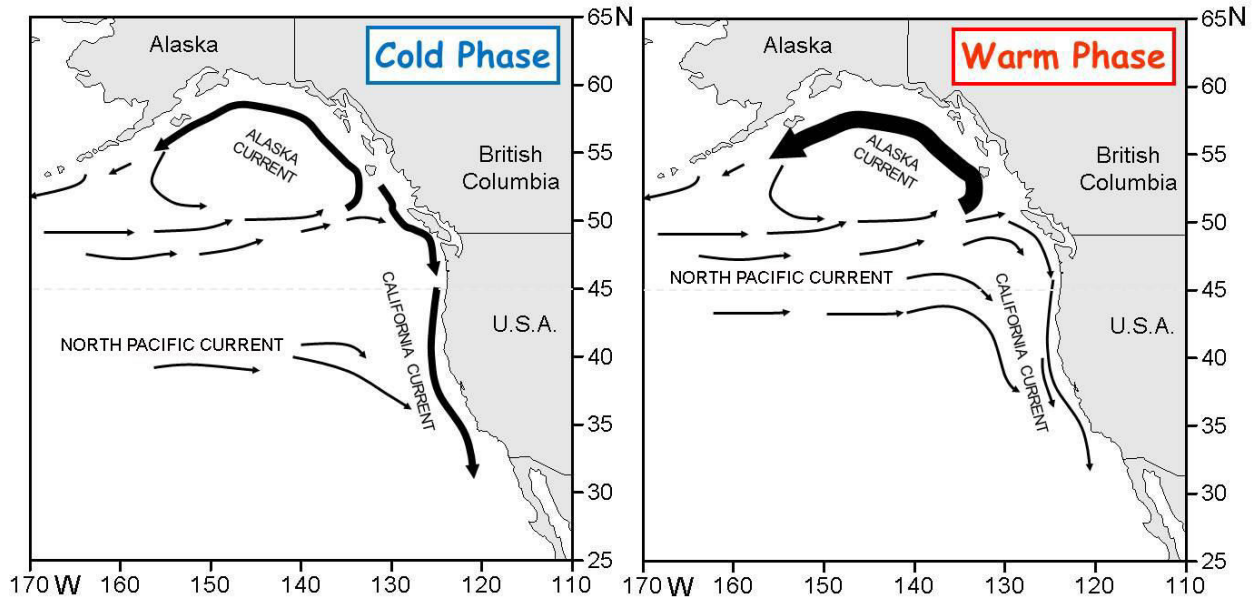


Figure 1- 9 Illustration de l'influence plus ou moins importante des courants de surface d'Alaska et de Californie sur la côte ouest de l'Amérique du Nord en fonction de l'Oscillation Décennale Pacifique. À gauche, en bleu, la phase froide et à droite, en rouge la phase chaude. Ces courants affectent la masse d'eau de 0 à 300 m de profondeur. NOAA © provenant de l'article en ligne www.nwfsc.noaa.gov/research/divisions/fe/estuarine/oeip/jb-climate-scale-phys-varia

L'alternance saisonnière de ces courants situés à la frontière orientale de l'océan Pacifique engendre, via différents forçages, des phénomènes d'upwellings en été et de downwelling en hiver (Allen et al., 2001; Allen and Hickey, 2010; Hickey, 1997). Il est à noter que des événements d'upwelling et de downwelling de courtes durées (quelques jours) peuvent se produire pendant chacune des saisons (Stone et al., 2018). Ces processus sont complexifiés par l'influence de la bathymétrie particulière de la pente continentale qui favorise les upwellings grâce aux nombreux canyons (Alford and MacCready, 2014; Connolly and Hickey, 2014; Hickey, 1997). Le Canyon de Barkley n'échappe pas à cette règle et a servi de cas d'études pour mieux connaître les processus physiques et biologiques ayant lieu durant un upwelling (Figure 1- 4) (Allen et al., 2001; Allen and Hickey, 2010). Ces études ont montré que le Canyon de Barkley est à l'origine de tourbillons suffisamment forts pour retenir des traceurs et permettre l'**advection des espèces de zooplancton** vivant en profondeur en direction de la côte (Allen et al., 2001). Son **influence se manifeste jusqu'en surface** (10 m de profondeur) et favorise la formation d'upwellings trouvant leur source à une profondeur comprise entre 250 et 350 m (Allen et al., 2001).

2.1.2.2 La Zone de Minimum d'Oxygène (ZMO) du nord Pacifique

La région du Canyon de Barkley est située dans la **Zone du Minimum d'Oxygène (ZMO) du nord-est du Pacifique** (Figure 1- 10). Les ZMOs, caractérisées par des concentrations en oxygène dissous très faibles (< 0,5 mL/L) (Kamykowski and Zentara, 1990) et stables dans le temps, affectent généralement les marges continentales entre 100 et 1 400 m de profondeur (Levin, 2003). Dans le Canyon de Barkley, la ZMO commence vers 600 m de profondeur et s'arrête vers 1400 m avec une valeur minimale de 0,159 ml/L aux alentours de 1000 m (Figure 1- 11.) (Domke et al., 2017). Les phénomènes d'upwellings se produisant dans toute la région peuvent remonter vers la surface des eaux pouvant être à la fois riches en nutriment mais également déficientes en oxygène dissous (Freeland et al., 1984).

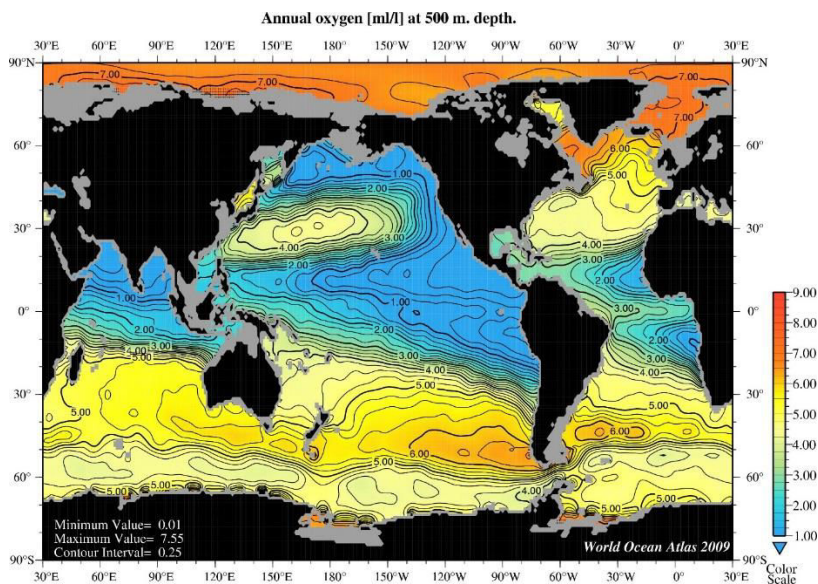


Figure 1-10 Carte de la concentration annuelle (2009) en oxygène enregistrée à 500 m de profondeur. © NOAA, disponible en ligne sur www.nodc.noaa.gov/cgi-bin/OC5/WOA09F/woa09f.pl

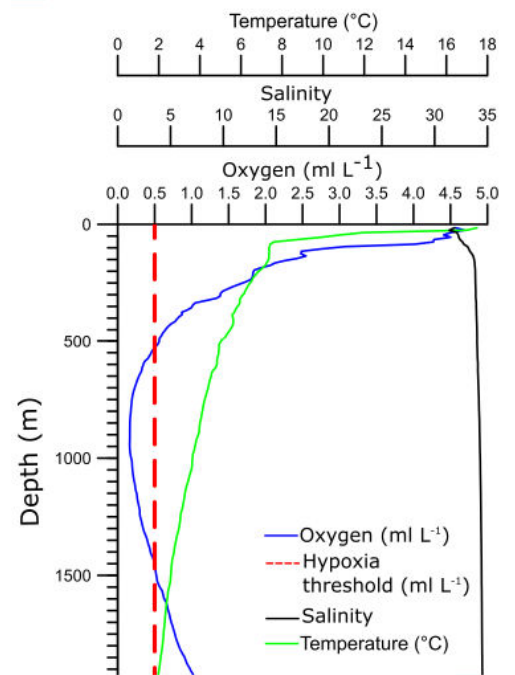


Figure 1-11 Profils d'oxygène, salinité, et température mesurés pendant les plongées du ROV ROPOS jusqu'à 2000 m. de profondeur dans le Canyon de Barkley (CB, Canada) en septembre 2013. La ligne rouge représente la limite entre la zone oxique et la ZOM (< 0,5 mL/L, Levin 2003). Figure issue de (Domke et al., 2017)

Plusieurs études rapportent que **l'intensification des upwellings** est corrélée avec le nombre d'événements **d'hypoxie sévère** à l'origine d'une décroissance à long terme de la concentration en oxygène dissous. (Bograd et al., 2008; Whitney et al., 2007). En 2002, l'arrivée brutale d'eaux fortement hypoxiques dans les eaux de surface du courant de Californie en Oregon (États-Unis), engendrant de fortes mortalités chez des poissons et invertébrés ciblés par la pêche industrielle, a révélé la sensibilité des écosystèmes côtiers aux variations des conditions de l'océan profond (Grantham et al., 2004). Cela souligne l'importance d'étudier les écosystèmes situés en zones de limites écologiques pour mieux comprendre l'évolution des communautés ainsi que leurs potentielles réactions face aux changements climatiques pour aider à la mise en place d'une bonne gestion des ressources.

2.2 La faune du Canyon de Barkley

Des observations benthopélagiques basées sur des données CTD ainsi que sur des filets à plancton effectués à 240 m dans le Canyon de Barkley ont révélé une forte concentration en **zooplancton benthopélagique** et / ou migrateur vertical nyctéméral, en majorité du krill (euphausidés), des crevettes (peracaridés) et des copépodes (Allen et al., 2001; Thomson and Allen, 2000). La mégafaune, observée grâce à des transects ROV, semble être plus ou moins caractéristique de certaines régions du canyon en fonction de la concentration en oxygène, de la qualité du substrat et de la bathymétrie qui les caractérisent (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017). Ainsi, dans la première partie du canyon associée à des substrats rocheux (200 à 600 m) et au-dessus de la ZMO, les observations révèlent une grande occurrence d'éponges, d'hydrozoaires, d'échinoides (*Stronglocentrotus fragilis*), de crinoïdes et de gastéropodes (*Fusitriton oregonesis*). Les **décapodes** suivent un schéma opposé avec une abondance plus élevée au-delà de 600 m de profondeur, au cœur de la ZMO. Certains groupes comme les holothuries et les actiniaires sont, eux, retrouvés tout le long du canyon sans ségrégation particulière (Domke et al., 2017). Une zonation transversale a également été observée pour quelques espèces avec, notamment, des murs nord-ouest caractérisés par la présence de porifères. Cette zonation est probablement liée aux topographies fines, distinctes aux deux flancs du canyon car édifiées sous l'influence asymétrique des courants (Allen et al., 2001; Allen and Durrieu de Madron, 2009; Domke et al., 2017). Des **espèces d'intérêt pour la pêche industrielle** sont également hébergées dans ce canyon comme le charbonnier (*Anoplopoma fimbria*), les sébastes (*Sebastes spp*), certains poissons plats (*Hippoglossus stenolepis*), et le crabe tanneur (*Chionoecetes tanneri*) (Chatzievangelou et al., 2016; Doya et al., 2014; Gervais et al., 2012; Juniper et al., 2013; Kabata et al., 1988; Matabos et al., 2014).

Les premières analyses effectuées avec l'observatoire sur les sites du mur (-890 m) et de l'axe du canyon (-985 m) ont mis en évidence, grâce à un rythme d'échantillonnage allant de toutes les 30 minutes à toutes les heures d'octobre à décembre 2011, le rôle de l'alternance jour/nuit ainsi que celui des marées sur l'activité de certaines espèces (Doya et al., 2014; Matabos et al., 2014). Sur la base d'un échantillonnage journalier durant l'année 2011 Juniper et al (2013) ont montré une possible variation saisonnière avec des espèces plus représentatives de l'hiver (galathée), du printemps jusqu'à la fin de l'été (charbonniers, décapodes et krills) et de l'automne (crevettes benthiques et sébastes). Dans un écosystème particulier, au niveau des champs d'hydrates situés à 600 mètres du mur du canyon (-890 m), les images fournies lors des transects du robot téléopéré WALLY effectués entre février 2013 et avril 2014 ont également permis de conclure à un possible effet des saisons sur la dynamique de certaines espèces de la communauté (Chatzievangelou et al., 2016; Doya et al., 2017).

2.3 Dispositifs d'observation

L'un des cinq nœuds de l'observatoire NEPTUNE Canada est situé sur le haut de la pente adjacente au Canyon de Barkley, et alimente quatre sites localisés de 396 m à 985 m de profondeur. Un site sur le **haut de pente** (-396 m) est équipé d'une plateforme instrumentée, nommée POD 2. Le mur du canyon, constitué de 2 sites, héberge 3 plateformes, une localisée dans un champ d'hydrates de gaz à 870 m de profondeur et située à 600 mètres des deux autres (POD 3 et 4), elles-mêmes séparées par une distance de 70 m à une profondeur de 890 m et 894 m respectivement. Le dernier site, équipé d'une plateforme (POD1), se trouve dans l'**axe** proche de la façade nord-ouest à -985 m (Figure 1- 12 et Figure 1- 13, Tableau 1- 1).

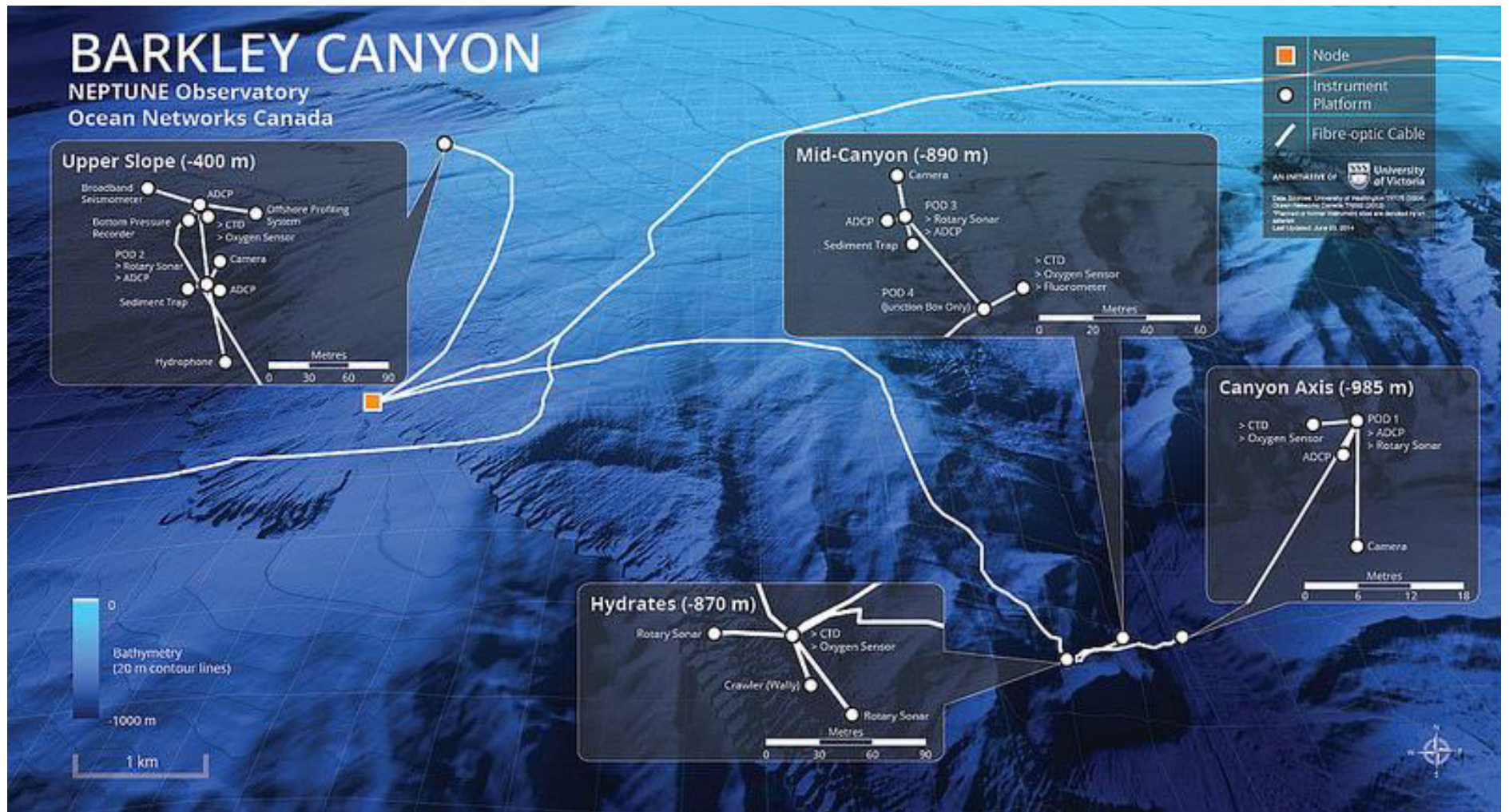


Figure 1- 12 Schéma sur carte bathymétrique du nœud Barkley Canyon localisé sur la pente de la marge continentale au large de l'île de Vancouver (CB, Canada) et alimentant 4 sites en 2015. © Ocean Networks Canada.

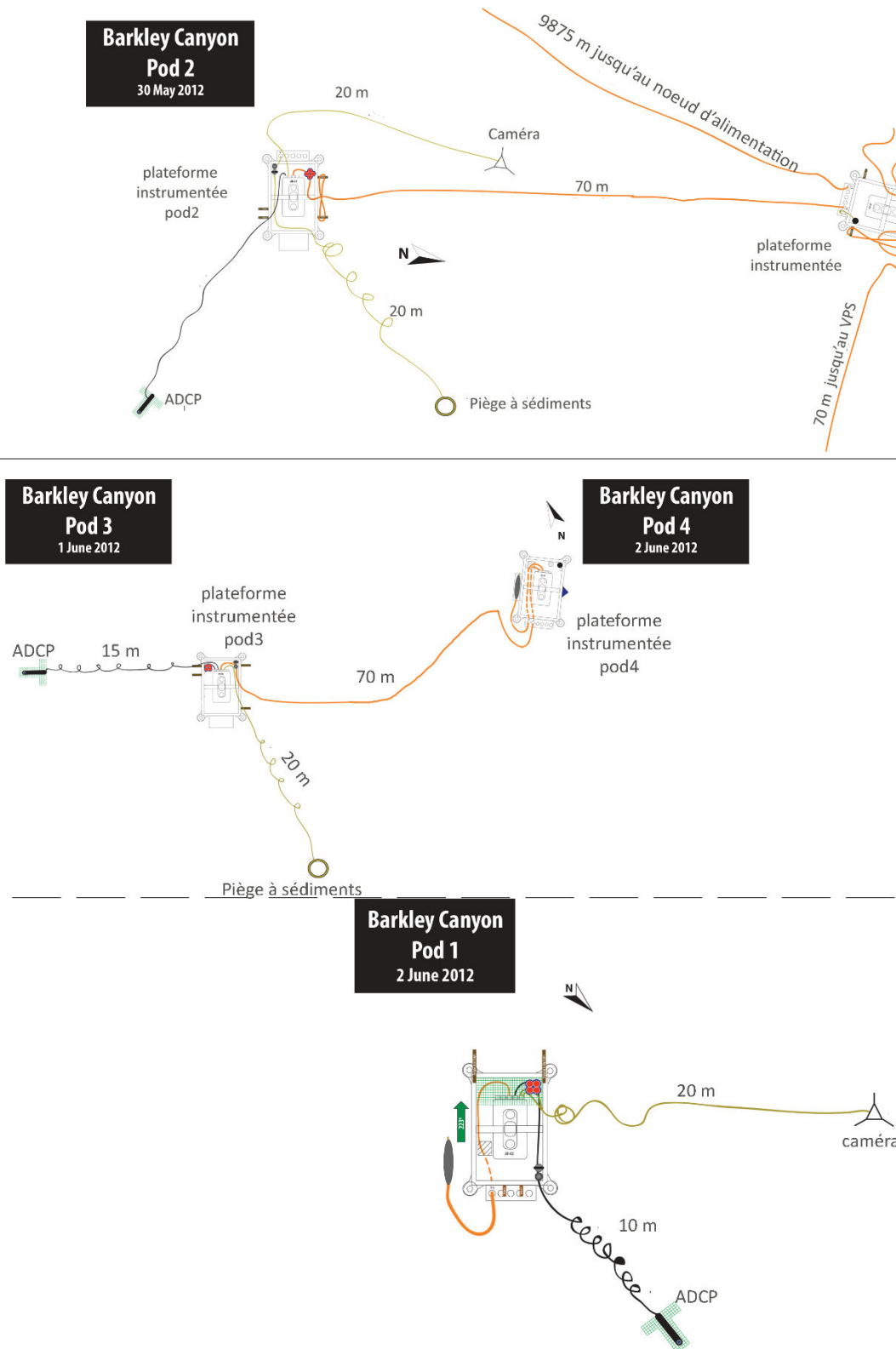


Figure 1- 13 : plan de la disposition des plateformes instrumentées sur chaque site après la mission de maintenance de juin 2012. En haut, pod2 site du haut de pente. Au centre, pod3 et 4 mur du canyon, ici la caméra était directement intégrée à la plateforme pod4, et en bas, pod1 axe du canyon.

Lors de son installation, le dispositif instrumental de Barkley avait pour but : (i) d'observer la faune de l'échelle microbienne jusqu'à la mégafaune vivant jusqu'à 10 m au-dessus du fond, (ii) de comprendre le transport épibenthique de sédiments et (iii) de mesurer la réponse de la faune à l'arrivée de matériel à différentes échelles de temps allant de la journée à la dizaine d'années. Pour répondre à ces objectifs, chaque plateforme est équipée d'un ensemble d'instruments pouvant mesurer les conditions physico-chimiques, les courants benthiques et dans la colonne d'eau, la qualité et la quantité de matériel arrivant sur le fond, la microtopographie des sols, l'abondance / la composition / l'activité / et la colonisation de la faune. Installée pour la première fois en 2010, la batterie d'instruments pluridisciplinaires ainsi que les plateformes sont remplacées ou entretenues chaque année au cours de missions de maintenance (Wiring the Abyss). En janvier 2015, un incident sur le nœud d'alimentation du Canyon de Barkley a entraîné l'arrêt de tous les enregistrements en cours. En plus de ces sites profonds, *Environment Canada* gère la **bouée météorologique la Pérouse Bank** située au nord-est du canyon (48°50'N, 126°00'W). Toutes les données relatives à la météo dans ce secteur proviennent de la NOAA (www.ndbc.noaa.gov/station_page.php?station=46206).

Tableau 1- 1: Liste des sites (plateformes) instrumentés du Canyon de Barkley (CB, Canada) qui seront utilisés dans cette thèse.

Plateforme	Profondeur (m)	Zone sur le canyon	Latitude (°N)	Longitude (°O)
POD2	396	Plateau continental/haut de pente	48°25.6215	126°10.4787
POD4 et POD3	894	Mur du canyon	48°18.8915	126°03.4912
POD1	985	Axe du canyon	48°19.0046	126°03.0075

Dans cette thèse, le site des hydrates de méthane ne sera pas étudié et l'attention sera particulièrement portée sur les trois sites les plus profonds du mur et de l'axe ([Tableau 1- 1](#)). La période d'échantillonnage choisie commence après la mission de maintenance de 2012 (fin mai), correspondant à la mise en place d'une stratégie long-terme de l'échantillonnage vidéo, et se termine au début de janvier 2015 au moment de l'arrêt total de l'acquisition de données. Durant cette période, une large gamme d'instruments a permis l'acquisition de données avec des fréquences allant de toutes les 10 secondes à tous les mois ([Encart 4](#)). Le [Tableau 1- 2](#) présente le détail des instruments, leur période de déploiement, leur fréquence d'échantillonnage et les paramètres mesurés.

Tableau 1- 2 Liste des instruments utilisés sur les sites et la période de temps d'échantillonnage choisie pour cette thèse et allant de juin 2012 à janvier 2015 dans le Canyon de Barkley (CB, Canada). Les données de tous les instruments utilisés sont disponibles sur le site de l'Ocean Network Canada : <http://dmas.uvic.ca>.

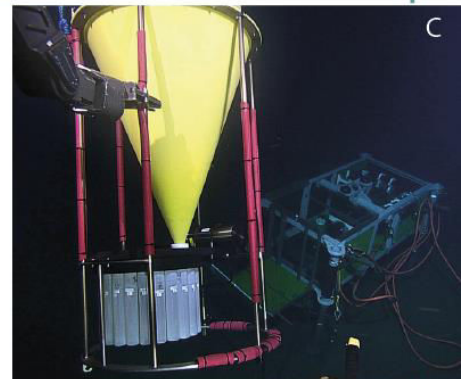
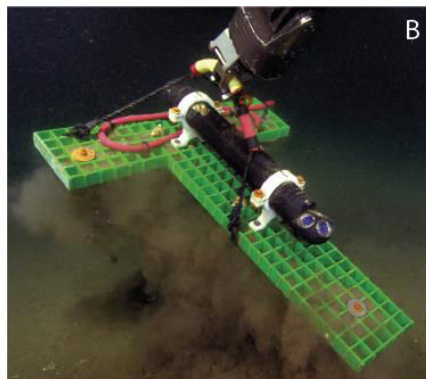
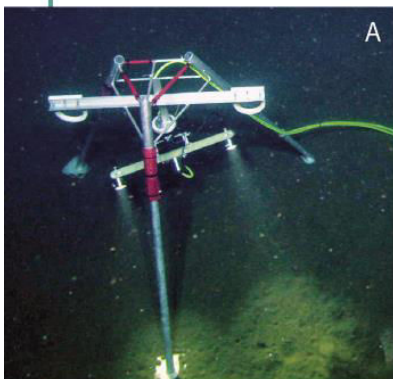
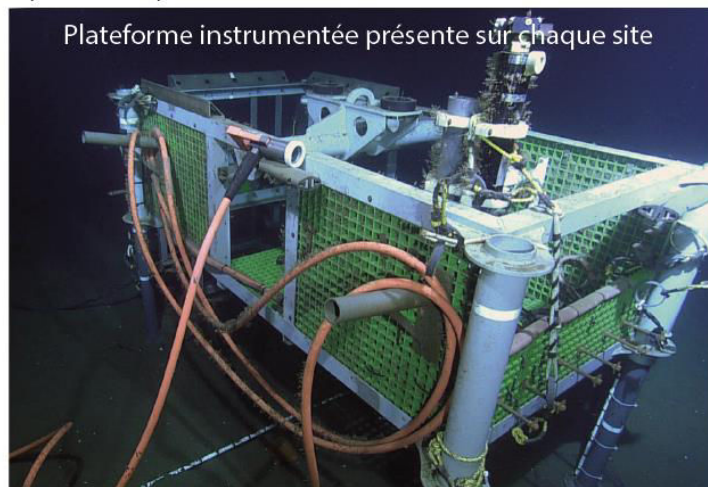
Emplacements	Instruments	Date de 1^{re} mise en place	Mesures effectuées	Fréquence d'échantillonnage
Haut de pente (POD2) -396 m	Caméra fixe	29-05-12	Données biologiques	2 heures
	Piège à particules	30-05-12	Proxy de la production primaire	1 sem à 4 mois
	ADCP 2 MHz	29-05-12	Courants dans la couche benthique	10 sec
	CTD	29-05-12	Température, conductivité, pression	1 min
	Optode (O ₂)	10-05-13	Teneur en oxygène	1 min
Mur du canyon (POD3 et 4) -894 m	Caméra fixe	25-06-12	Données biologiques	2 heures
	Optode (O ₂)	25-06-12	Teneur en oxygène	1 min
	CTD	25-06-12	Température, conductivité, pression	1 min
	Fluorimètre et Turbidimètre	25-06-12	Chlorophylle et turbidité	1 min
	ADCP 2 MHz	02-06-12	Courants dans la couche benthique	10 sec
	Sonar rotatif	17-05-13	Cartographie des fonds	1 heure
	Piège à particules	02-06-12	Proxy de la production primaire	1 sem à 1 mois
Axe du canyon (POD1) -985 m	Caméra fixe	02-06-12	Données biologiques	2 heures
	Optode (O ₂)	11-09-13	Teneur en oxygène	1 min
	ADCP 2 MHz	02-06-12	Courants dans la couche benthique (+ température et pression)	10 sec
	Sonar rotatif	02-06-12	Cartographie des fonds	1 heure

Encart 4

Illustration de quelques instruments disponibles sur les 3 sites d'étude

Le but étant de mieux connaître les mécanismes de transfert de sédiment, la faune et l'impact de l'environnement sur cette faune à différentes échelles de temps dans le canyon de Barkley, différents instruments ont été mis en place sur chacun des sites. Parmi eux, quelques instruments utilisés pendant cette thèse :

- A : une caméra fixée sur un trépied à 1,50 m de hauteur et capable d'effectuer, sur commande depuis la station terrestre, une rotation à 360° avec des changements d'angles et de zoom possibles. Elle est également programmable pour permettre un échantillonnage régulier.
- B : une ADCP 2Mhz (Accoustic Doppler Current Profiler) pour mesurer la vitesse à laquelle les particules circulent au travers de la colonne d'eau dans 2 directions perpendiculaires sur une couche de 0 à 1 m au-dessus du fond.
- C : un piège à particules avec rotation automatique des bouteilles (tous les mois en moyenne) pour récolter le flux de particules qui arrive sur le fond.



crédits photos ONC

2.4 Méthode d'échantillonnage biologique : acquisition vidéo

Pour chacune des études décrites dans cette thèse, la même méthode **d'échantillonnage de la faune à partir d'images** a été utilisée. Sur les 3 sites évoqués précédemment, une caméra montée sur un trépied (A, Encart 4) filmait le fond toutes les 2 heures pendant 5 minutes chaque jour de l'année. Pendant cette période d'enregistrement, le **fond était éclairé** à l'aide de deux spots positionnés sur des bras. Enregistreur de manière fixe pendant les deux premières minutes, la caméra pouvait effectuer, suivant les sites, une rotation sur elle-même allant de 0° (fixe, haut de pente, pod2) à 360° (tour complet, axe du canyon pod1 sauf entre août 2014 et janvier 2015) en passant par 180° (mur du canyon, pod4) (Figure 1- 14 et Tableau 1- 3). De plus, les paramètres d'inclinaisons et de zoom, modifiables par les scientifiques via le site d'ONC n'étaient pas identiques à tous les sites et toutes les périodes d'échantillonnage faisant varier la surface couverte par la caméra d'un minimum de 0,5 (haut de pente, pod2 entre mai 2013 et mai 2014) à un maximum de 9 m² (axe du canyon, pod1 entre mi 2013 et février 2014) (Tableau 1- 3). Cette surface a été calculée à chaque changement de paramétrage de la caméra (généralement lors des missions de maintenance annuelles) grâce à une grille de mise à l'échelle que nous avons créée à partir des deux lasers de la caméra fixant une largeur de 10 cm sur le fond ainsi qu'une règle de mesure déposée dans le champ de la caméra (Figure 1- 15). Des captures d'images se chevauchant ont été effectuées afin de couvrir la totalité de la surface balayée par la caméra lors de la rotation (Figure 1- 14) et ainsi estimer la surface échantillonnée en apposant la grille de mise à l'échelle sur chaque image.

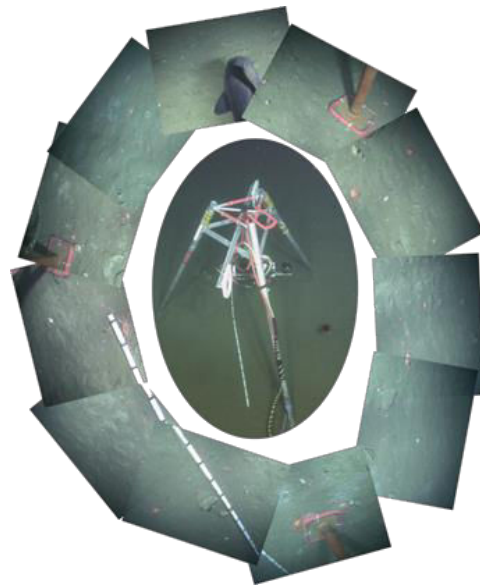


Figure 1- 14 : Exemple du balayage obtenu grâce à la rotation de la caméra montée sur son trépied (au centre de l'image) enregistrant le fond de l'axe du canyon entre juin 2012 et mai 2013. Autour de cette caméra, des captures d'images issues des 3 dernières minutes de l'enregistrement durant lesquelles le champ de la caméra balayait le fond sur 360°.

Tableau 1- 3: Caractéristiques des caméras installées lors de chaque mission de maintenance. Les périodes d'enregistrement indiquent les périodes entre chaque changement des paramètres de la caméra.

Station	Périodes d'enregistrement	Temps d'enregistrement	Rotation	Surface couverte (m ²)
Upper slope pod2	17 juin 2012 -14 mai 2013	5 min	0°	1,1
	21 mai 2013 - 14 mai 2014	5 min	0°	0,5
Wall pod4	26 juil 2012 - 11 mai 2013	4 min 30 s	180°	3,4
Axis pod1	17 juin 12 to 11 mai 13	5 min	360°	6,1
	12 mai 13 to 15 fév 14	5 min	360°	9
	16 fév 14 to 05 mai 14	5 min	360°	7,2
	11 mai 14 to 11 août 14	5 min	180° *2	6,1
	12 août 14 to 6 janv 15	5 min	100°+45°	3,9

Sur une fréquence d'un **échantillonnage journalier**, tous les enregistrements de 5 minutes effectués entre 8h00 et 8h05 (heure choisie pour minimiser les trous dans l'échantillonnage sur l'année) ont été visionnés avec le logiciel VLC 2.0.1 © afin de **compter et d'identifier** les individus au plus bas niveau taxonomique possible. La totalité des vidéos (2 minutes fixes + 3 minutes de balayage) ont été utilisées. Lorsque les conditions de visionnages n'étaient pas correctes (mauvaise mise au point ou nuage de particules trop important), les vidéos étaient comptées comme inutilisables. Lorsque l'identification à l'espèce n'était pas possible, des **unités taxonomiques opérationnelles (UTO)** ont été définies. Les abondances ont ensuite été normalisées à des **densités** en les divisant par la surface observée en m². Le jeu de données biologiques ainsi obtenu a été utilisé pour des analyses statistiques adaptées à chaque cas d'étude.

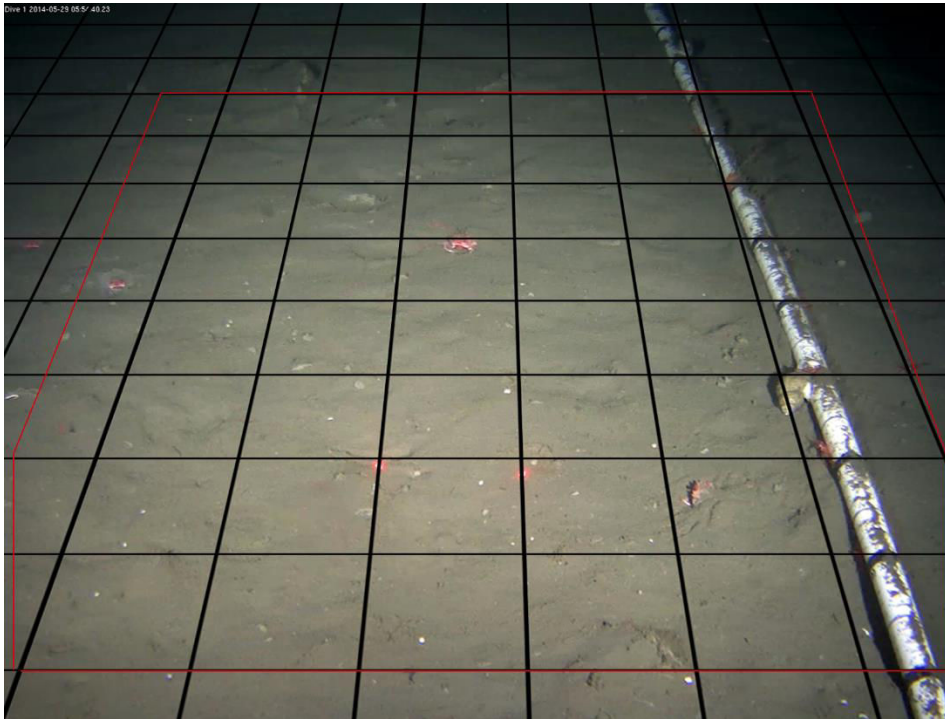


Figure 1- 15 : exemple de la méthode employée pour le calcul de la surface observée. Ici chaque carré de la grille de mesure représente 10 x 10 cm. Cette grille a été développée à l'aide de l'écartement entre les deux lasers fixant une largeur de 10 cm sur le fond ainsi qu'en utilisant la règle de mesure sur la droite de l'image. En tenant compte de la déformation de l'image sur les bords, ceux-ci n'ont pas été exploités dans les comptages des individus ni dans l'évaluation de la surface (extérieur de la délimitation en rouge).

2.5 Traitement des données temporelles : les analyses statistiques

Usuellement, les données biologiques et environnementales provenant de séries temporelles sont traitées à l'aide d'analyses statistiques univariées (c.à.d. une variable à la fois). Parmi ces analyses, des méthodes d'estimation de la densité spectrale basées sur la transformée de Fourier sont utilisées. Ainsi, les périodogrammes (dans notre cas, le périodogramme de Whitaker-Robinson) permettent de décomposer les harmoniques d'un signal et ainsi de détecter des phénomènes périodiques significatifs dans la variable quantitative étudiée (Girling, 1995, Legendre et Gauthier, 2014). Afin de tester la corrélation entre deux variables en incluant la dimension temporelle, l'utilisation d'analyses en corrélation croisée permet de tester si la variable X est corrélée avec la variable Y avec un lag de temps de x jours (pour $x = 0$, nous parlerons de simple corrélation). Si ces analyses peuvent être mises en place dans le cas où le nombre de variables est restreint, elles présentent cependant quelques limites et notamment : elles ne permettent pas d'étudier une communauté dans son ensemble lorsque le nombre de variable est élevé et elles ne

tiennent pas compte du problème d'autocorrélation des données. L'autocorrélation peut se résumer en ceci, la météo d'aujourd'hui à plus de chance d'être semblable à celle d'hier qu'à celle d'il y a trois mois. Pour pallier ces limites, nous avons choisi de nous inspirer des méthodes issues des analyses spatiales en utilisant les analyses multivariées dites « distance-based Moran's Eigenvector Maps » (dbMEMs).

L'analyse spatiale des fonctions propres est une famille de méthodes d'analyse multiéchelle de données de réponse univariées ou multivariées spatialement explicites. Ces méthodes ont récemment été revues dans le contexte de l'analyse écologique temporelle (Legendre et Gauthier, 2014). Ainsi, les séries temporelles des densités d'espèces sont utilisées ici comme variable à expliquer. Elles sont dans un premier temps transformées en utilisant une transformation de Hellinger (racine carrée de la densité relative de chaque date d'observation qui permet de limiter l'effet de la double absence comme indicateur de similarité réduisant le poids attribué aux espèces dominantes (Legendre et Gallagher., 2001)). Les tendances linéaires dans les séries temporelles des densités transformées sont explorées avec une analyse canonique de redondance (analyse RDA) puis enlevées pour la suite des analyses (Borcard et al., 2004). Une analyse de la distance basée sur la carte des vecteurs propres de Moran (dbMEM) est utilisée pour détecter et quantifier les structures temporelles de la densité des espèces au cours de la période échantillonnée (Dray et al., 2006) en suivant les étapes successives suivantes (Dray et al., 2006; Legendre et Gauthier, 2014) (Matériel supplémentaire figure 1):

- (i) Une matrice de distance parmi les dates d'observation est calculée;
- (ii) Un seuil de troncature est défini, il est égal à l'intervalle de temps pour les séries chronologiques régulières ou à la longueur du plus grand retard pour les irrégulières ;
- (iii) La matrice de distance est tronquée en transformant toutes les distances supérieures à la distance de troncature à quatre fois ce seuil, fournissant une matrice de distance tronquée (Mtrunk) décrivant les observations considérées comme étant voisines et la distance entre voisins;
- (iv) Une analyse des coordonnées principales effectuée sur cette matrice tronquée génère des coordonnées principales représentant une décomposition spectrale des relations temporelles entre les observations dans toutes les échelles temporelles disponibles dans le plan d'échantillonnage. La première et la seconde moitié des vecteurs propres modélisent respectivement des corrélations temporelles positives (valeurs propres positives) et négatives (valeurs propres négatives);
- (v) Ces coordonnées principales sont utilisées comme variables explicatives dans l'analyse canonique de redondance (RDA).

Dans l'analyse par corrélogramme, les structures temporelles se manifestent par le manque d'indépendance statistique entre les valeurs observées à différents intervalles dans la série. Les observations les plus rapprochées tendent à afficher des valeurs plus similaires que les observations appariées au hasard, ce qui entraîne une corrélation temporelle positive. Ces corrélations positives se retrouvent souvent lorsque l'échantillonnage a eu lieu plusieurs fois au cours d'un cycle (marée, jour ou saison, par exemple). Une corrélation négative est observée lorsque les observations ont été effectuées uniquement près du minimum et du maximum de chaque cycle, ce qui n'est pas le cas dans cette étude (une observation tous les jours). Pour cette raison, seuls les dbMEMS ayant un coefficient I de Moran positif (valeurs propres positives) sont sélectionnés et utilisés comme variables explicatives dans une analyse canonique de redondance (RDA) avec les données de densité d'espèces. Un test de permutation de la statistique RDA est effectué pour déterminer si le modèle basé sur les dbMEM positifs est significatif. Une sélection en aval est mise en œuvre pour identifier les dbMEM significatifs pour une analyse plus approfondie. Cette procédure utilise un test de permutation (999 permutations aléatoires) pour examiner la significativité de chaque fonction dbMEM entrant successivement dans le modèle. Il s'arrête lorsque la valeur p d'une nouvelle variable incluse est supérieure à un seuil alpha de 0,05. Les dbMEM significatifs sont regroupés dans des sous-modèles temporels en fonction de leurs périodes sinusoïdes. Le seuil pour les sous-modèles est défini graphiquement au travers de scalogrammes en groupant les dbMEM significatifs séparés par un ou plusieurs dbMEMs non significatifs. Un périodogramme de Whittaker-Robinson est ensuite utilisé pour déterminer la périodicité de chaque sous-modèle ([Legendre, comm. Pers.](#)). Les RDA sont utilisées pour tester la significativité de chaque sous-modèle sur la matrice biologique. Les axes significatifs sont finalement ajustés dans un modèle utilisant une régression linéaire ou RDA pour identifier la contribution significative des variables environnementales dans chaque sous-modèle. Les analyses précédemment décrites ont été réalisées grâce au package `adespatial` ([Matériel supplémentaire figure 2](#)) ([Dray et al., 2006](#), [Dray et al., 2012](#), [Borcard et Legendre., 2002](#)).

Chapitre n° 2

Dynamique temporelle de la communauté de mégafaune épibenthique dans l'axe du Canyon de Barkley (Colombie-Britannique, Canada) : réponses aux variations de l'environnement



1 Introduction

Notre capacité à prédire l'évolution des écosystèmes passe par la compréhension des mécanismes responsables des patrons écologiques observés. Ces mécanismes interviennent à différentes échelles de temps et d'espace et le niveau de variabilité du système observé est donc conditionné par l'échelle de description choisie (Levin, 1992; Stommel, 1963). A des échelles fines, les phénomènes stochastiques rendent complexe la prédictibilité de l'état d'un écosystème sur des temps plus grands. L'allongement des durées d'observation permet d'augmenter le nombre d'échantillons, de régulariser les variations observées et par conséquent, de généraliser les phénomènes identifiés et de mieux comprendre les facteurs impliqués dans ces mécanismes (Levin, 1992). Cependant, dans le domaine de l'océan profond, les observations à visée temporelle sont souvent réduites soit par leur durée soit par leur fréquence (Gage et al., 1980; Glover et al., 2010; Tyler, 1988). C'est en se basant sur cette constatation que le développement des observatoires câblés a été réfléchi (Glover et al., 2010; Matabos et al., 2016; Thiel et al., 1994). En autorisant un échantillonnage continu avec des fréquences élevées et sur des périodes prévues pour aller au-delà de la décennie, ils constituent l'outil idéal pour identifier les différentes échelles de variabilité temporelle, leurs interactions et leur importance relative sur la dynamique des communautés benthiques. Ce mode d'échantillonnage, bien que spatialement limité, permet d'obtenir de nombreuses informations et aide ainsi à faire la part entre les phénomènes stochastiques, les variations cycliques et les tendances à plus long terme.

Dans le Canyon de Barkley qui découpe la pente continentale au large de l'île de Vancouver (Colombie Britannique, Canada), un des nœuds de l'observatoire Ocean Networks Canada instrumente l'axe à 985 m de profondeur, au cœur de la zone de minimum d'oxygène (ZMO) du Pacifique nord. Sur ce site, une caméra fixe échantillonne la faune benthique et épibenthique, chaque jour, grâce à des vidéos de 5 minutes toutes les deux heures. En parallèle, d'autres instruments mesurent toutes les minutes (ou moins) les données océanographiques de la couche benthique limite telles que la température et les courants, l'oxygène et la salinité.

La dynamique temporelle des communautés, peu étudiée dans les canyons, répond à de nombreux processus climatiques, hydrodynamiques et biologiques agissant à différentes échelles temporelles. Dans le Pacifique des variations des conditions océanographiques, telles que la température de surface ou la concentration en oxygène, liées à l'oscillation décennale du Pacifique (OPD) et à El Niño / La Niña peuvent avoir une influence notable sur l'abondance et la structure des communautés benthiques (Arntz et al., 2006; Blanchard et al., 2010). De plus, dans cette région du Pacifique nord, durant la saison des vents

favorables, la présence de canyons tend à renforcer les phénomènes d'upwellings. En ramenant les eaux froides et riches en éléments nutritifs du fond vers la surface ils contribuent aux efflorescences de producteurs primaires à la surface de ces structures (Allen et al., 2001; Granata et al., 2004; Harris and Whiteway, 2011; Hickey, 1997; Macdonald et al., 1987; Ryan et al., 2005). En outre, la topographie des canyons engendre une hydrographie particulière avec des mouvements de mélange et d'advection des particules qui favorisent un plus fort approvisionnement en matière organique (MO) du continent vers le plateau océanique (Allen and Durrieu de Madron, 2009). Ce phénomène peut entraîner une modification saisonnière de la quantité et de la qualité de l'apport en nutriments dans le canyon (Gooday, 2002; Vetter, 1994; Vetter and Dayton, 1999). Identifier les patrons qui déterminent la variation des espèces dans le temps ainsi que les mécanismes qui les ont créés et maintenus est essentiel pour comprendre et prévoir l'évolution des communautés. Ces prévisions pourront permettre d'évaluer la résilience des espèces et des écosystèmes face aux perturbations d'origine anthropique (pollution, pêcheries industrielles, changement climatique). Au niveau du Canyon de Barkley, les premières études effectuées sur le mur (environ 895 m de profondeur) sur des périodes allant de 1 mois à 1 an, ont mis en évidence des effets du rythme des marées sur le comportement et l'abondance du charbonnier *Anoplopoma fimbria*, et la galathée *Munidopsis quadrata* (Doya et al., 2014; Matabos et al., 2014). Elles ont également souligné un potentiel patron saisonnier dans la répartition temporelle des espèces majeures de la communauté avec des espèces plus représentatives de l'hiver (galathée), du printemps jusqu'à la fin de l'été (*A. fimbria*, décapodes et krills) et de l'automne (crevettes benthiques et *Sebastes* spp) (Juniper et al., 2013). Sur la même profondeur, à environ 600 m du mur (au niveau des champs d'hydrates de méthanes), l'analyse des transects du robot téléopéré WALLY effectués entre février 2013 et avril 2014 a abouti aux mêmes conclusions (Chatzievangelou et al., 2016; Doya et al., 2017)

Dans ce second chapitre, le but est de décomposer la variation pluri-annuelle observée dans la communauté de la mégafaune épibenthique située à 985 m de profondeur dans l'axe du Canyon de Barkley en fonction des différentes échelles temporelles identifiables. En partant de l'hypothèse que : (i) la mégafaune serait principalement composée de décapodes, gastéropodes et ophiures, caractéristiques des zones hypoxiques, ainsi que d'espèces capables de s'adapter à ces bas niveaux d'oxygène (Domke et al., 2017; Levin, 2003); et (ii) la communauté pourrait répondre à un signal saisonnier lié à l'alternance des conditions environnementales estivales et hivernales au cours d'une année.

Pour confirmer ou infirmer ces hypothèses, un échantillonnage journalier de 5 minutes de vidéo sur 4 à 9 m² sur le côté nord-ouest de l'axe du canyon effectué entre Juin 2012 et Janvier 2015 a été analysé. En parallèle, des données environnementales recueillies à la surface de l'océan au niveau du canyon et *in-situ* ont également été analysées. Ces deux types d'échantillonnages concomitants ont permis de répondre aux trois questions initiales :

- (i) quelles espèces constituent la communauté de l'axe du canyon, comment cette communauté évolue-t-elle dans le temps et quelles sont les échelles temporelles impliquées dans cette variation ?
- (ii) quelles sont les échelles de variabilité de l'environnement dans lequel évolue cette communauté ?
- (iii) quel est l'influence de l'environnement sur la variation des communautés au sein des différentes échelles temporelles identifiées ?

2 Dynamique annuelle et saisonnière de la communauté de mégafaune épibenthique profonde du Canyon de Barkley (Colombie Britannique, Canada) : une réponse à la climatologie, la productivité de surface et aux variations de la couche benthique limite.

Annual and seasonal dynamics of deep-sea megafaunal epibenthic communities in Barkley Canyon (British Columbia, Canada): A response to climatology, surface productivity and benthic boundary layer variation



Annual and seasonal dynamics of deep-sea megafaunal epibenthic communities in Barkley Canyon (British Columbia, Canada): A response to climatology, surface productivity and benthic boundary layer variation

Pauline Chauvet^{a,*}, Anna Metaxas^b, Alex E. Hay^b, Marjolaine Matabos^a

^a Ifremer Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, France

^b Department of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, NS B3H 4R2, Canada

2.1 Résumé

Comprendre l'impact de l'environnement sur les variations temporelles dans la composition et l'abondance des espèces de l'océan profond est essentiel pour prévoir l'évolution des communautés dans le contexte actuel de changement climatique. Le développement récent des observatoires fonds de mer déployés en eau profonde a facilité le développement d'études pluridisciplinaires basées sur des longues périodes d'échantillonnage avec une haute fréquence d'échantillonnage. Nous avons utilisé les données acquises par une plateforme de l'observatoire Ocean Networks Canada localisée dans l'axe du Canyon de Barkley entre juin 2012 et janvier 2015 pour : (i) caractériser la mégafaune épibenthique et les conditions environnementales dans le canyon ; (ii) investiguer les patrons temporels de variation de la structure de la communauté faunistique et (iii) déterminer l'influence des conditions environnementales sur les patrons observés. La communauté de mégafaune épibenthique, qui inclut des espèces d'importance commerciale pour la pêche industrielle, était composée d'espèces présentant des adaptations aux conditions hypoxiques. Les analyses ont révélé une forte composante saisonnière dans la vitesse et la direction du vent, la hauteur des vagues, la température ainsi que la concentration en chlorophylle de surface. Cette composante saisonnière a également été retrouvée au niveau des variations de la composition de la mégafaune épibenthique, en lien avec les conditions environnementales *in-situ*, la météorologie en surface ainsi que la concentration en chlorophylle de surface. A des échelles interannuelles, un évènement d'anomalie de température des eaux de surface observé à partir de 2013 dans la région a potentiellement impacté la structure de la communauté avec un changement significatif des densités d'espèces, soulignant la nécessité de maintenir un effort de surveillance à long terme dans cette région.

2.2 Abstract

Understanding the impact of the environment on temporal trends in the composition and abundance of deep-sea species is essential for forecasting evolution of the community in the context of climate change. The recent development of deep-sea observatories enables multidisciplinary studies of long duration and high temporal resolution. We used a platform at the Ocean Networks Canada NEPTUNE Observatory located in the axis of Barkley Canyon between June 2012 and January 2015 to: (1) characterize the megabenthic community and the environmental conditions in the canyon; (2) investigate temporal patterns in the faunal community; and (3) determine the influence of environmental conditions on the observed patterns. The megafaunal epibenthic community, which included commercially important species, was composed of species known to be able to adapt to low oxygen conditions.

A strong seasonal pattern characterized wind speed and direction, wave height, temperature, and chlorophyll concentration at the sea surface. The epibenthic megafaunal community exhibited seasonal patterns which were influenced by in-situ benthic boundary layer currents and temperature, weather conditions and chlorophyll concentration at the sea surface. At inter-annual scales, the surface temperature anomaly event observed in 2013 in the region could potentially impact the community structure with significant changes in species' densities, highlighting the need for long-term monitoring in the region.

2.3 Mots clés

Observatoire profond, variation interannuelle, variation saisonnière, canyon profond, zoobenthos, zone de minimum d'oxygène, Canada, Colombie-Britannique, Canyon de Barkley

2.4 Keywords

Deep-sea observatory, inter-annual variation, seasonal variation, deep-sea canyon, zoobenthos, oxygen minimum zone, Canada, British Columbia, Barkley Canyon.

2.5 Introduction

Submarine canyons are elongated, narrow, steep-sided depressions that generally deepen down-slope (IHO, 2013). They incise the continental shelf and slope along all continental margins covering a total area of 4,393,640 km², which represents 1.21% of the ocean floor and 11.2% of continental slopes (Harris et al., 2014). The importance of canyons as providers of ecosystem services was recently reviewed by Fernandez-Arcaya et al. (2017). The complexity of the topography and the heterogeneity of the substrate, in addition to food input, promote a higher abundance, biomass and diversity of organisms in most canyons compared to the adjacent slope (De Leo et al., 2014, 2012; Paine et al., 2014; Puig et al., 2015). Canyons can also provide shelter (Farrugio, 2012), and areas for recruitment (Fernandez-Arcaya et al., 2017, 2013; Puig et al., 2001) and feeding (Ross et al., 2015) for some fish and crustaceans. Unfortunately, these services are threatened by human activities, such as fishing, oil and gas exploitation, and pollution (Fernandez-Arcaya et al., 2017; Martín et al., 2014; Paine et al., 2014; Ramirez-Llodra et al., 2011; Van den Beld et al., 2017). Climate change, by increasing the number and intensity of extreme events, is also predicted to affect canyon communities (Cheung et al., 2010; Danovaro et al., 2001; Ruhl and Smith, 2004). A better understanding of the diversity and dynamics of canyons is thus critical for predicting anthropogenic impact on the ecosystem structure and dynamics. While most studies in canyons have investigated the role of hydrodynamics, habitat complexity and food availability on the spatial distribution and structure of benthic communities (Duineveld et al., 2001; Gage et al., 1995; Vetter and Dayton, 1999),

only a few have focused on temporal dynamics (Aller and Stupakoff, 1996; Blanchard et al., 2010; Ruhl and Smith, 2004). However, intra-annual variation related to seasonality or tidal cycles can influence the response of benthic communities (Ruhl and Smith, 2004; Tyler, 1988). Canyons can intensify the seasonal upwelling of cold, nutrient rich waters to the surface (Allen et al., 2001; Hickey, 1997), and thus, increase primary production during spring and summer (Granata et al., 2004; Harris and Whiteway, 2011; Macdonald et al., 1987; Ryan et al., 2005). Through both advection and mixing processes, canyons also enhance the exchange of this nutritive material between the shelf edge and the deep ocean (Allen and Durrieu de Madron, 2009), and thus seasonally increase the quantity and quality of nutrient supply in canyons (Gooday, 2002; Vetter, 1994; Vetter and Dayton, 1999). In addition, canyons can act as conduits for particle flux, funneling sediment, nutrient and organic matter (OM) from the continental shelf to the abyssal plain (Nittrouer and Wright, 1994; Puig et al., 2014). On the shorter time scales (hours to days) of tidal regimes, internal waves and currents can affect the benthos on the continental margin by modulating daily species activity. For example, patterns such as the nocturnal behavior of the Norway lobster *Nephrops norvegicus* (Aguzzi, 2011; Sbragaglia et al., 2015) or diel displacements of the sablefish *Anoplopoma fimbria* within the canyon axis (Doya et al., 2014) have been observed. More stochastic processes such as benthic storms, river discharge, arrival of big carcasses or even trawling events can also affect deep-sea communities (Almeida et al., 2017; Goffredi et al., 2004; Okey, 1997). Temporal changes in species distribution also can occur as a consequence of transitions through life history stages. For example, spawning females of the monkfish *Lophius piscatorius* and the hake *Merluccius merluccius* preferentially inhabit canyons compared to the adjacent slope (Farrugio, 2012). Red crabs *Chaceon spp.* show patterns of migration linked to reproduction that, in turn, affect the size structure of the population with aggregating behavior in areas near canyons (López-Abellán et al., 2002). High resolution temporal studies over several years can provide insight into intra- and interannual variation in physical and biological processes affecting ecosystem dynamics. The influence of environmental variability and life histories on community dynamics in canyons is not well known. Short-term studies have suggested a potential impact of the environment on some species on time scales from days to seasons, but those studies covered only few months and were not repeated over multiple years (Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014). Understanding natural variability in canyons is paramount for the prediction of the response of benthic communities to short and long-term change in environmental conditions, and for the assessment of resilience of species and ecosystems. A large number of canyons incise the continental margin along the west coast of North America (Harris et al., 2014), yet, in terms of fauna, only few - e.g. Monterey Canyon, California (Lundsten et al., 2010; McClain and Barry, 2010; Ryan et al., 2005) - have been investigated.

Since 2009, the Ocean Networks Canada (ONC) observatory has provided continuous interdisciplinary data at various locations west of Vancouver Island (British Columbia, Canada), encompassing coastal areas to the abyssal plain. One of ONC's research themes focuses on the study of benthic-pelagic coupling in Barkley Canyon, a mid-slope submarine canyon for which few ecological data had previously been available (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017). Two major currents drive regional hydrodynamics: the California current which flows towards the equator in summer and the Alaska current flowing in the reverse direction in winter (Freeland et al., 1984). During summer, the upwelling-favorable wind stress, combined with the canyon's topography, directly affects the water column from a depth of 260 m to the sea surface (Connolly and Hickey, 2014). The canyon is considered hypoxic (< 1.40 ml/L) (Grantham et al., 2004), and the entire area is located in the Northeast Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ defined as concentration of Dissolved Oxygen-DO < 0.5 ml/L) (Levin, 2003). Areas within the canyon at similar depths as the ONC platform are mostly inhabited by sea urchins, deep-sea holothurians, pandalid shrimps, gastropods and actinarians (Domke et al., 2017). Improved knowledge of the benthic communities living in the axis of Barkley Canyon and their response to natural variability can help predict how these communities could adapt to changes in regional ocean circulation and the reduction in oxygen recorded in the region (Bograd et al., 2008; Chan et al., 2008). In the hypoxic environment of this submarine canyon, we hypothesized that: (i) the epibenthic megafaunal community would be mainly composed of decapods, gastropods and ophiurids, characteristic of hypoxic zones, as well as of species with adaptations to low oxygen conditions (Domke et al., 2017; Levin, 2003); and (ii) the community respond to a seasonal signal related to winter/ summer variations in nutrient input and changes in hydrographic conditions. Using the ONC platform, and over a period of three years, we: (i) described the community inhabiting the canyon, (ii) characterized the scales of variation in bottom and surface environmental conditions and chlorophyll concentration, and (iii) determined whether environmental forcing drives community dynamics.

2.6 Materials and methods

2.6.1 Sampling site

Barkley Canyon is ~ 42 km long, has a maximum width of 8 km at its head, and incises the continental margin 80 km west of off Vancouver Island (British Columbia, Canada) from its shallower rim at ~ 400 m to the fan at $\sim 2,200$ m depth (Figure 2- 1).

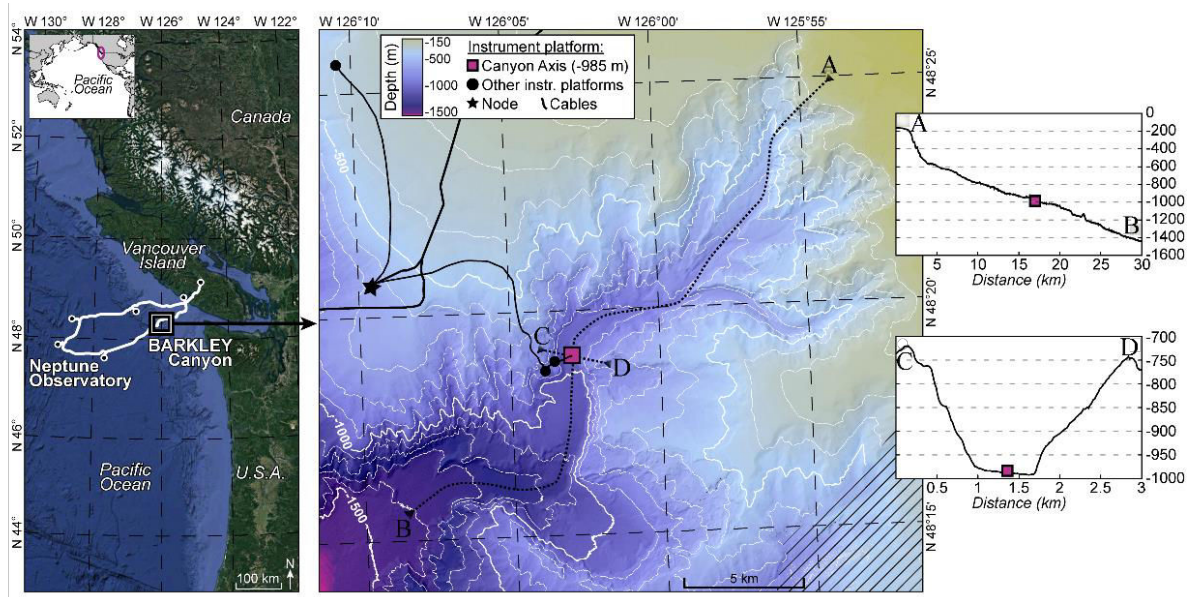


Figure 2- 1: Location map. Left panel: position of the observatory network Ocean Networks Canada offshore Vancouver Island (BC, Canada). Right panel: bathymetric map of Barkley Canyon showing ONC platforms; the axis (POD1 platform) sampling site, at 985 m depth, is shown as the pink square. Inset side: topography of transects crossing the canyon in length (A-B) and width (C-D).

The sampling site was located at the canyon axis (latitude: 48°19.0087'N, longitude: 126°03.077'W, depth: 985 m) at the ONC-designated POD1 site. POD1 is a cabled platform equipped with biological and physico-chemical sensors. For more details on cabled network specification, see [Juniper et al. \(2013\)](#).

2.6.2 Data collection

2.6.2.1 Environmental characterization

The data analyzed in this study were collected from 17 June 2012 to 6 January 2015. The instruments attached to POD1, listed in [Table 2- 1](#), measured: temperature (°C), salinity (psu) and pressure (dbar) at a sampling rate of 1/min; oxygen concentration (mL/L) at 1/min; and Benthic Boundary Layer currents (BBLc) using a 2-MHz Nortek Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP) with temporal and spatial resolutions of 10 sec and 1.43 cm, respectively. Atmospheric pressure (dbar), wave height (m) and period (s), and wind speed (m/s) and direction were acquired by NBDC meteorological buoy 46206 on La Perouse Bank (Tofino, British Columbia, latitude: 48°50'24"N, longitude: 126°00'00"W, <http://www.ndbc.noaa.gov>) ([Table 2- 1](#)). Surface concentration of chlorophyll was provided as 8-day averages by MODIS, NASA Earth Observations (NEO) Goddard Ocean Color Group (<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov>) ([Table 2- 1](#)).

Table 2- 1: List of instruments measuring hydrographic parameters at POD1 station (48°19'N, 126°03'W, 985 m depth) from 17 June 2012 to 6 January 2015 at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) and collecting atmospheric information at La Perouse buoy (48°50'N, 126°00'W, Tofino, British Columbia, Canada). We also used 8-day averaged data provided by the MODIS model which uses NASA satellites to obtain surface chlorophyll in a square surface around Barkley Canyon (45°56' to 50°05'N, 124°87' to 132°07'W). BBLc = Benthic Boundary Layer current.

Sampling Site	Instruments Sampling dates	Measured parameters	Sampling frequency	Units
Sea-floor Data	ADCP June-12 to Jan-15	Northward BBLc (Ubar)	10 sec	m/s
		Eastward BBLc (Vbar)	10 sec	m/s
	CTD Sept-13 to Jan-15	Temperature	10 sec	°C
		Pressure	1 min	dbar
		Salinity	1 min	psu
		Conductivity	1 min	S/m
		Density	1 min	kg/m ³
		Temperature	1 min	°C
	Oxygen optod Sept-13 to Jan-15	Oxygen	1 min	mL/L
Weather data	La Perouse Bank buoy June-12 to Jan-15	Significant wave height	1 hour	m
		Max. zero crossing wave height	1 hour	m
		Wave spectrum peak period	1 hour	s
		Direction from which the wind is blowing	1 hour	° TRUE
		Horizontal wind speed	1 hour	m/s
		Atmospheric pressure	1 hour	mbar
Sea-surface Data	NASA Satellites June-12 to Jan-15	Surface chlorophyll concentration	8 days	mg/m ³

2.6.2.2 Faunal characterization

Five-minute video sequences were recorded every two hours with a color camera mounted on a motorized pan/tilt head allowing for a 360° sweep (all videos are available at <http://dmas.uvic.ca/SeaTube>). Illumination was available on demand from two Deep-Sea Power and Light variable intensity projectors. Because the pan and tilt limit settings for the camera were modified during annual maintenance cruises, the surface area covered by the camera varied between 3.9 m² and 9 m² over the study period (see details in Table 2- 2). For our study, we analyzed the 4th sequence of the day (recorded from 0800 to 0805), every day from 17 June 2012 to 6 January 2015. This time was chosen to minimize the number of gaps in the time-series.

Table 2- 2: Characteristics of cameras installed at each maintenance cruise (1st- June 2012, 2nd-May 2013 and 3rd-May 2014) at POD1 station at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Dates indicate periods in between changes of the camera field of view (for maintenance or technical issues).

Cruises	Dates	Camera	Coordinates	Sweep angle	Surface covered
2012	17 June 12 to 11 May 13	AXIS P1347	48.31676 -126.05020	360°	6.1m ²
		SubAqua Im.Syst.Inc.			
2013	12 May 13 to 15 Feb 14	Dragonfish	48.31658	360°	9 m ²
	16 Feb 14 to 05 May 14	SubC Imaging	-126.0502	360°	7.2 m ²
2014	11 May 14 to 11 Aug 14	Dragonfish	48.316644	180° *2	6.1 m ²
	12 Aug 14 to 6 Jan 15	SubC Imaging	-126.050166	100°+45°	3.9 m ²

Each video was viewed using VLC media player®. All visible fauna (size > 0.5cm) were counted and identified to the lowest taxonomic rank possible. Because of the challenge to identify individuals at the species level from imagery, we used Operational Taxonomic Units (OTU) when species identification was not possible. We did not collect video information when sediment resuspension obscured the seafloor. Density data were obtained by dividing abundance by the surface area of the field of view.

2.6.3 Data analysis

2.6.3.1 Environmental characterization

Because the temporal range of the ADCP data acquisition matched the biological sampling period, we used temperature data from the ADCP rather than the CTD (Table 2- 1). Temperature, oxygen, salinity and density were averaged daily. The 10-second ADCP velocity data were first averaged in 10-minute intervals, and the resulting values averaged over the full vertical extent of the profile – ~ 0.2 to 1.75 m height above bottom – to yield a single time series for each Cartesian component of near-bed velocity. Daily-averaged velocities were then computed from these data and used as up-canyon and cross-canyon Benthic Boundary Layer currents (BBLc). Surface chlorophyll concentrations as provided by NASA Earth Observation (<https://neo.sci.gsfc.nasa.gov>) were already pooled across 8 days with a precision of 0.25 degrees. For these data, we defined a surface area of 144 km² around Barkley Canyon (Appendix A) over which we averaged the data at weekly intervals. Wind speed and direction were pooled using vector averaging to obtain daily-averaged wind speed and direction information. Atmospheric pressure and wave height were also daily averaged. The daily Anomaly of Sea Surface Temperature (ASST) was calculated as

the difference between the daily mean of Sea Surface Temperature (SST) over the entire time span recorded by the buoy (from 1988 to 2015) and the daily mean of the SST of each date of interest (each day from 17 June 2012 to 6 of January 2015).

For data gaps of fewer than 5 days, missing values were substituted using k-nearest neighbor modelling (package VIM). The Whittaker-Robinson periodogram (Whittaker and Robinson, 1923) method was used to identify the dominant periods in the environmental variables. The underlying statistic measuring the amplitude used in this periodogram function is the standard deviation of the means of the columns of the Buys-Ballot table (Legendre and Legendre, 2012). The WR periodogram can handle missing values in datasets. Prior to periodogram analyses, datasets were tested for stationarity. For non-stationary cases, trends were removed by linear regression and residuals were used in the periodogram analysis. Some degree of caution is needed during interpretation as this kind of periodogram also finds the harmonics of basic periods to be significant.

2.6.3.2 Community dynamics: composition and diversity

We defined major and rare species based on density (abundance per m²) and species recurrence over time. Species representing less than 5% of the community abundance over the entire period were defined as rare. Conversely, major species represented more than 90% of the community over the entire period. We used Whittaker-Robinson periodograms to identify significant periodicities in changes of density over time for each major species.

Because not all species respond similarly to changes in environmental conditions, particularly depending on their motility, we aggregated the monthly (sum) density of each OTU by motility category to explore possible temporal trends. Swimmers aggregated all the species able to move against current in the water mass, mostly fish. Walkers represented the species able to walk on the sediment and either jump or swim for short distance, here the arthropods. The species not able to swim against strong current and often observed through the camera as passively moving in the water mass were considered as Planktonic. Crawlers grouped all the species able to crawl on the sediment and unable to either jump or swim for even a short distance, mostly gastropods and echinoderms. Correlations between monthly aggregated densities of all categories were tested using Kendall correlations because data were not normally distributed. We used Whittaker-Robinson periodograms to identify significant periodicities in changes of density over time for each category.

To assess temporal patterns in community composition and explore a potential impact of maintenance cruises on these patterns, a multivariate regression tree (Borcard et al., 2011; De'Ath, 2002) was applied to Hellinger-transformed densities (see method description in Appendix B and C). Because none of the identified splits corresponded to the dates of the maintenance cruises, we disregarded a potential observation bias related to maintenance activities or changes in camera position and analyzed the entire time-series.

For all multivariate analyses, data were Hellinger-transformed to reduce the importance of double-zeros (i.e., to avoid inferring similarity between sites from double absences) in the data matrix (Legendre and Gallagher, 2001). This transformation preserves the Hellinger distance, which is appropriate in methods based on the Euclidean distance as those used below.

Species diversity was calculated for each day and month, i.e. monthly density is the sum of the 30/31 daily densities. Alpha biodiversity was computed on non-transformed densities using Shannon's and Simpson's diversity indices.

Principal Component Analysis was conducted to visualize the distribution of weekly community composition on the first two principal axes and define potential groups in community composition for each season. To avoid bias due to zero-inflated data and lighten the data matrix, the rare species were removed from the PCA. The aggregation per week was done by summing all daily densities over one week, and the obtained weekly values were then Hellinger-transformed.

2.6.3.3 *Relationships between community dynamics and the environment*

To identify temporal structure in community composition, and the role of potentially important environmental factors regulating this structure, a distance-based Moran's eigenvector maps (dbMEM) analysis was performed. dbMEM, belonging to spatial eigenfunction analyses, computes eigenvectors of spatial configuration matrices and uses them as predictors in linear models (Griffith and Peres-Neto, 2006). Extension to multivariate time series analysis is straightforward (Legendre and Gauthier, 2014) and dbMEM can be used to control for temporal correlation (Peres-Neto and Legendre, 2010). dbMEM is particularly useful for irregularly spaced temporal data (e.g. gaps in sampling dates because of maintenance cruises) (Borcard and Legendre, 2002). The steps involved in the generation of positive dbMEMs (+dbMEMs) (Rádková et al., 2014) are given in Appendix D. Scalograms were used to group +dbMEMs into 3 sub-models (Broad, Medium and Fine), defined as groups separated by non-significant +dbMEMs (Legendre and Gauthier, 2014). The first eigenvectors describe broad temporal structures, i.e.,

those that encompass several months to a year, while the last eigenvectors describe fine temporal structures (i.e. few days). To identify the corresponding time periods in each submodel, we computed a contingency periodogram (Borcard et al., 2004). These sub-models were then used as explanatory variables in redundancy analysis to: (1) estimate the percentage of variation in community composition explained by each sub-model; and (2) highlight the relative contribution of each environmental variable to the temporal structure associated with the scale of each sub-model. Partition of the variation in the faunal matrix among the two types of explanatory factors (the environment and the temporal structure), using redundancy analysis ordination (Legendre and Legendre, 1998) was illustrated through a Venn diagram (library `vegan`) (Legendre and Gauthier, 2014). The environmental variables available for the entire time-series were the cross-slope and along-slope winds, wave height and period, atmospheric pressure, in situ seafloor temperature and the up- and cross-canyon BBLc.

Chlorophyll concentration at the sea surface was tested separately from the other environmental parameters as we only had the weekly averaged values instead of higher daily sampling rates. The response of the four major species to the chlorophyll concentration was tested using Cross Correlation Function (CCF) analysis which gives the correlation between two time series computed as a function of the lag of one with respect to the other (Venables and Ripley, 2002). Because we are interested in the potential influence of chlorophyll concentrations on the density of fauna, only the negative lag will be presented.

2.7 Results

2.7.1 Environmental characterization

We used data on atmospheric and in situ factors to characterize the environment at our sampling site (Table 2- 3). The weather in the canyon area was characterized by mean wave heights of 2.03 m and wind speeds of ~5.58 m/s (Table 2- 3). The highest wave heights (> 4 m) were recorded in winter (end of November – early December 2012 – February 2013; end of September 2013 – January 2014; December 2014; Figure 2- 2). In summer, the along-shelf wind speeds were stronger than the cross-shelf winds, and mostly negative, corresponding to upwelling conditions. The reverse was observed in winter (Figure 2- 2). Periodogram analyses confirmed an annual cycle with significant periods between 276 and 373 days for cross-slope wind, 272 and 382 days for alongslope wind, 271 and 350 days for atmospheric pressure and 262 and 348 days for wave height and period. They also showed significant periods of 289–412 days for sea surface temperature and 312–385 days for the anomaly of sea surface temperature (Appendix D, Figure 2- D2).

Table 2- 3: Environmental parameters from 17 June 2012 to 6 January 2015 measured (i) at 985 m depth at the axis of Barkley canyon and (ii) at the sea surface around Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Wave height (WH), wind speed (WS), atmospheric pressure (AtmP), sea surface temperature (SST), daily anomaly of sea surface temperature (ASST) parameters are given or derived from hourly data recorded by LaPerouse buoy (Tofino, British Columbia). Chlorophyll (chl) data values are a spatial averaged of a square surface around Barkley Canyon (45°56' to 50°05'N, 124°87' to 132°07'W) obtained from the 8-day averages given by the MODIS model (neo.sci.gsfc.nasa.gov). In situ absolute value of BBLc, transverse component (Ubar) and up-canyon component (Vbar) and temperature (Temp) (from June 2012 to January 2015), and oxygen ([O2]), salinity (Sal) and density (De) (from September 2013 to January 2015) were measured at POD1 ONC observatory site using ADCP for BBLc and temperature, an Oxygen optode and a CTD for the salinity and density.

	Surface data						In-situ benthic boundary layer data					
	WH m	WS m/s	AtmP mbar	SST °C	ASST °C	Chl mg/L	[O] mL/L	Sal psu	De kg/m3	Temp °C	Vbar m/s	Ubar m/s
Min	0.4	0	976.7	7.2	-4	0.29	0.24	34.00	1031	3.51	0	0
Max	8.2	19.1	1045.3	16.7	3.8	7.09	0.34	34.40	1032	4.07	0.2	0.13
Mean	2.0	5.6	1017.6	11.7	-0.2	1.17	0.29	34.38	1032	3.76	0.03	0.02
Sd	1.22	3.57	8.10	2.47	1.60	0.871	0.020	0.023	0.026	0.090	0.020	0.015

The concentration of surface chlorophyll also followed a seasonal pattern with a first peak in April and a second in July every year (Figure 2- 2); the periodogram revealed an annual cycle with significant period between 51 and 56 weeks (~357–392 days). A maximum concentration of 7.09 mg/L (Table 2- 3) occurred in July 2014 (Figure 2- 2). The daily anomaly in sea surface temperature started to increase in June 2014 and stayed higher than previous observations until January 2015.

The very low standard deviation of the physico-chemical parameters (temperature, salinity and density) (Table 2- 3) revealed a relative homogeneous BBL environment over the study period (scale of ordinates, Figure 2- 3). Conversely, BBL currents (BBLc) showed high standard deviation, however transverse-canyon and up-canyon mean strength were weak and rarely exceeded means of 0.02 m/s and 0.03 m/s, respectively (Table 2- 3, Figure 2- 3). Over the entire sampling time, the dominant current was oriented down-canyon. The variability in BBL current speed relative to this down-canyon drift was mainly tidal, with amplitudes of 30–70 cm/s (results not shown). On longer time scales – i.e., weeks to months – the magnitude of the velocity variability was < 5 cm/s (Figure 2- 3). Variations on seasonal and semi-annual time scales, based on 5-days averaged values, had amplitudes of order 1 cm/s (not shown). Oxygen concentration remained below the threshold for hypoxia (max = 0.34 ml/L, Grantham et al., 2004) and showed a decrease from April 2014 to November 2014 (Figure 2- 3). Periodograms performed on BBLc showed three types of significant cycles: a fine scale of 4 days, a medium scale from 159 to 175 days, and a broad scale from 292 to 340 days. Even though amplitude of variation was weak, the physico-chemical parameters (salinity, pressure, density, temperature and oxygen) also showed a broad cycle of 290–400 days.

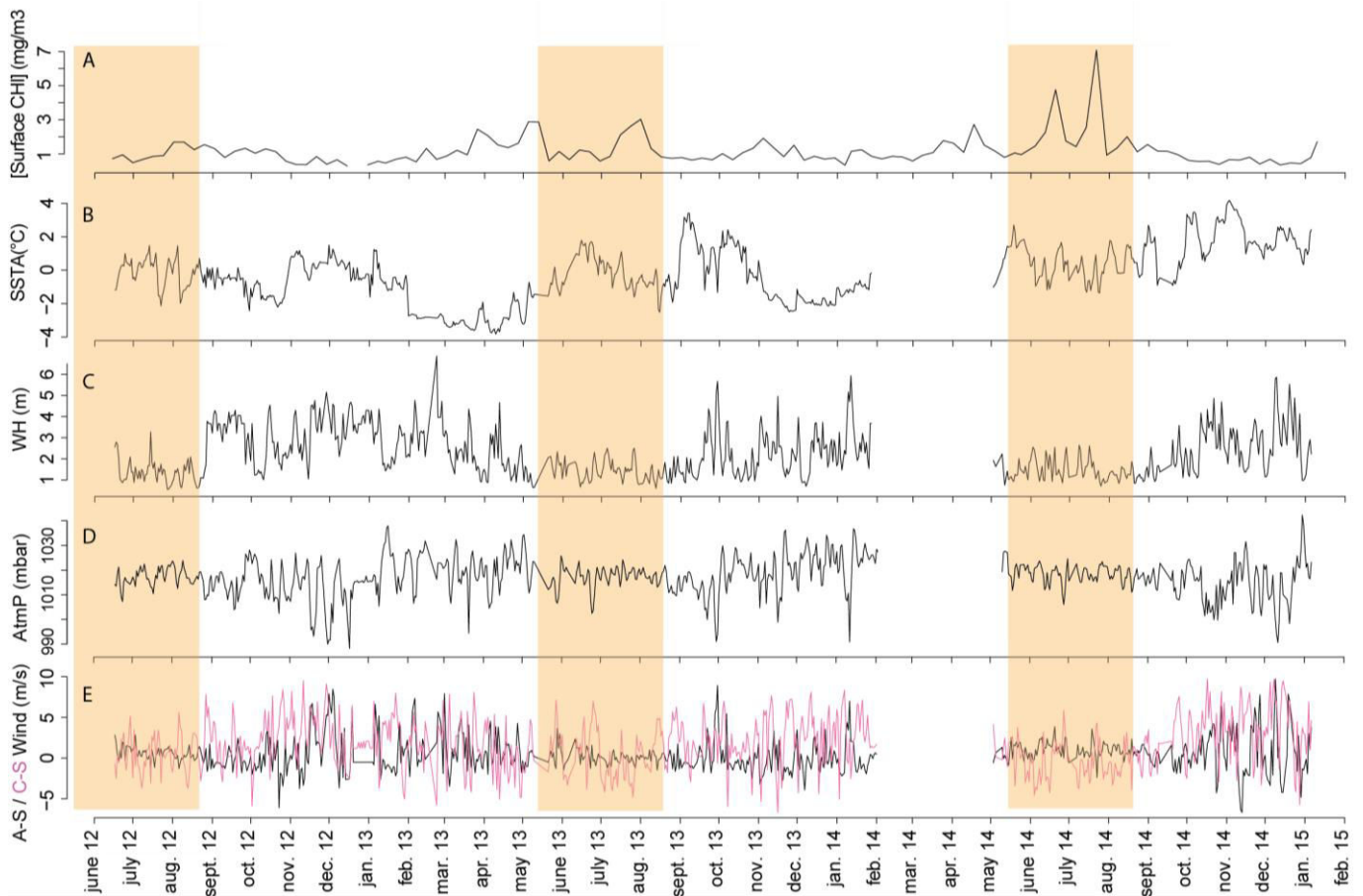


Figure 2- 2: Time series of A- surface chlorophyll concentration (8-day averaged of a single value representing a sampling in a square surface around Barkley Canyon (45°56' to 50°05'N, 124°87' to 132°07'W) obtained with the MODIS model using NASA satellites, B-Daily anomaly of sea surface temperature obtained from sea surface temperature recorded from 1988 to 2015 by La Perouse buoy (Tofino, British Columbia, Canada),) C- wave height (daily averaged) and D- atmospheric pressure (daily averaged) measured by LaPerouse buoy (Tofino, British Columbia, Canada) ,E- along-slope (black line) and cross-slope (red line) wind (daily vectored averaged). Yellow shading highlights summer time. Sampling dates are from 17 June 2012 to 6 January 2015.

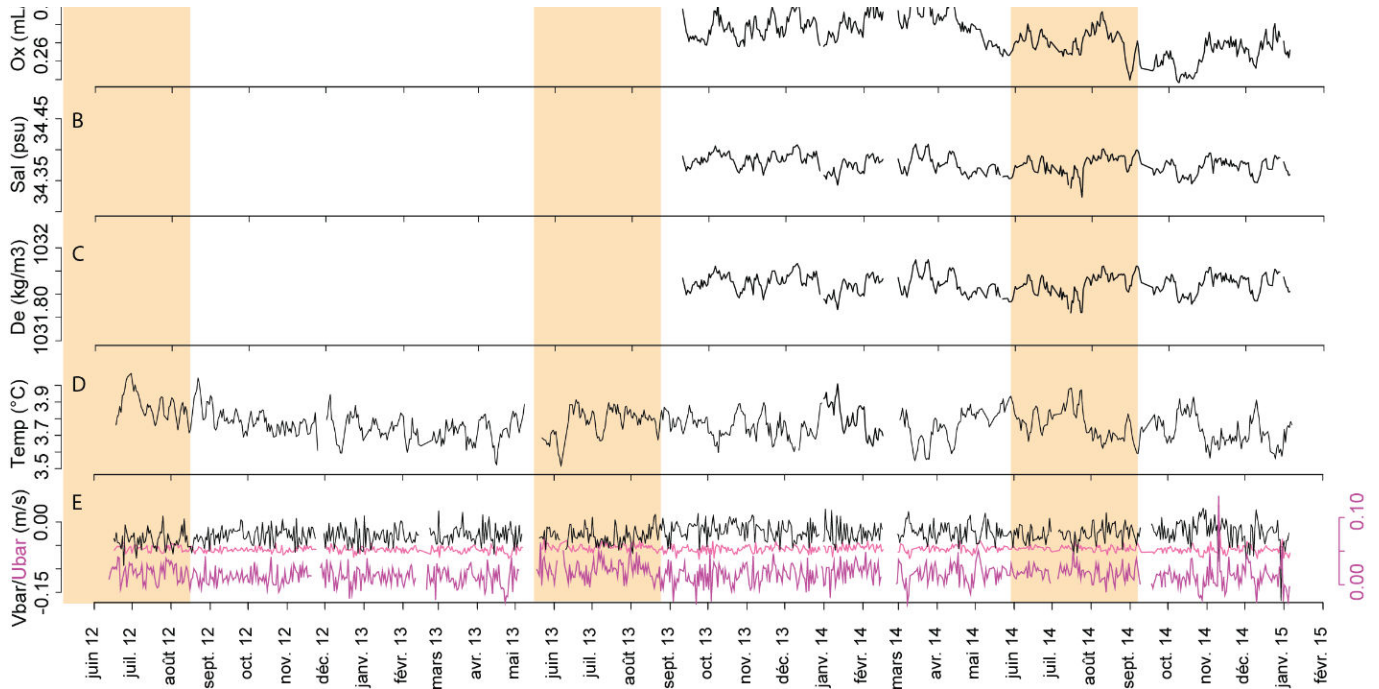


Figure 2- 3: Time series of in-situ measurements made at POD1 ONC observatory site at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) at 985 m depth using an optode (oxygen), a CTD (salinity and density) and an ADCP (BBLc and temperature). A- Oxygen concentration (ml/L), B- Salinity (psu) C- Density (kg/m3), D- Temperature (°C), E- Up-canyon (black) and transverse-canyon Benthic Boundary Layer currents (m/s). Yellow shading highlights summer time. Sampling dates are from 17 June 2012 to 6 January 2015.

2.7.2 Community structure composition and diversity

A total of 72,367 individuals were identified over the 847 days of sampling. We found 28 OTUs, including 4 identified to genus, and 7 identified to species (Table 2- 4). Major and rare species constituted 14% and 46% of the total community, respectively. Major species included the grooved tanner crab *Chionoecetes tanneri* (> 49,200 observations), the sablefish *Anoplopoma fimbria* (> 10,700 observations), a zooplanktonic species, probably mysids of the genus *Eucopia* (> 4100 obs.), and a species of buccinid or ranellid snails (> 3200 observations in total) (Table 2- 4 and Figure 2- 4). Periodograms revealed two significant cycles for *C. tanneri*: (i) between 198 and 220, and (ii) 334 and 338 days; and two for Buccinidae_OTU_2: (i) 111 and 112 days (and its probable harmonic at 223 days), and (ii) 335 days. No significant cycle was observed for *A. fimbria*. For the Mysids, periodograms revealed finer scale cycles of 7 days (and probable harmonics of 21, 42, 84, (...) days) (Appendix D, Figure 2- D5).

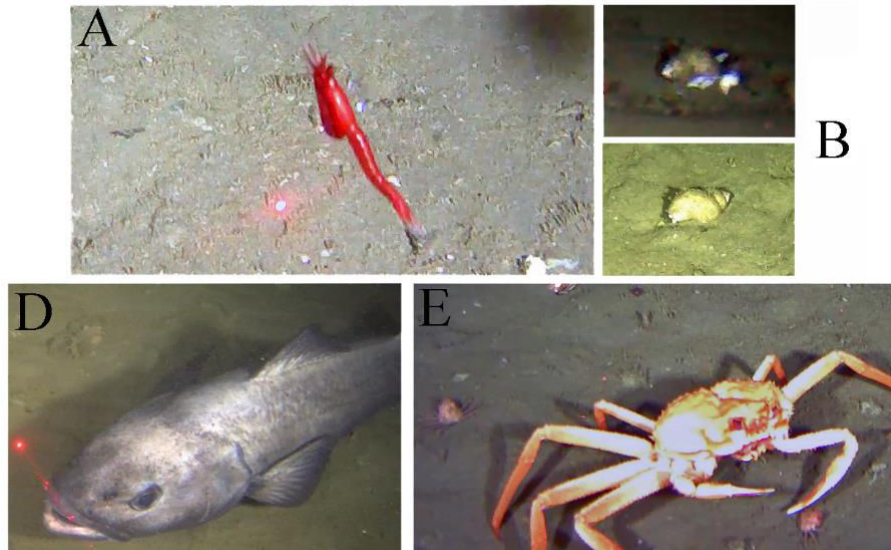


Figure 2- 4: Images of the major species observed with a stationary video camera at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) at 985 m depth from 17 June 2012 to 6 of January 2015. A Mysids, likely *Eucopia* spp; B Buccinidae_OTU_1; D *Anoplopoma fimbria* and; E *Chionoecetes tanneri*.

C. tanneri and *A. fimbria* displayed the highest densities (Figure 2- 5). The density of *C. tanneri* showed different peaks during the sampling period with a regular increase in October each year, and highest densities observed in autumn 2014. Density of mysids was very low (< 2 individual/m²) from June 2012 to May 2013, and then steadily increased until the end of the study period. Buccinidae_OTU_2 had the lowest abundance from June to late July of each year, with this low-density period extending into winter 2013. *A. fimbria* showed no clear intra or inter-annual pattern in density, although, as for *C. tanneri*, we observed highest density in autumn 2014 (Figure 2- 5).

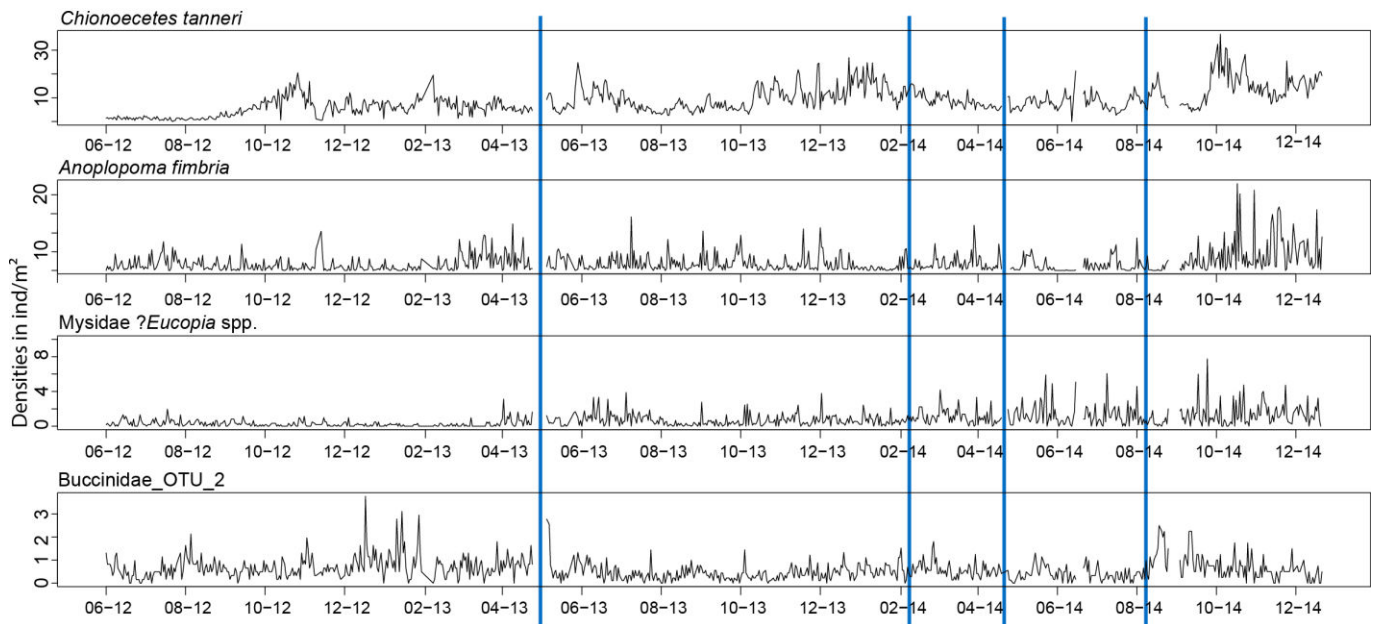


Figure 2- 5: Time series of density (ind/m²) of major species recorded with a stationary video camera at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) at 985 m depth from June 2012 to January 2015. The mysids were probably ?Eucopia spp. Blue vertical lines indicate a change in camera parameters which modified the field of view and/or the area coverage.

Table 2- 4: List of benthic megafauna recorded from the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) at 985 m depth from 17 June 2012 to 6 January 2015 and identified to the lowest taxonomic rank possible. Species considered as major are highlighted in blue and those considered as rare in grey. Buccinidae_OTU_2 could also be a member of the Ranellidae family. Actiniarians were always observed on Buccinidae_OTU_2 shell and are thus categorized as crawlers.

Phylum	OTUs name	Total of observations	Motility
Chordata	<i>Anoplopoma fimbria</i>	10740	Swimmer
	<i>Sebastolobus</i> sp.	11	Swimmer
	<i>Coryphaenoides</i> sp.	125	Swimmer
	<i>Bothrocara molle</i>	24	Swimmer
	Eelpout_OTU_1	781	Planktonic
	<i>Lycodapus</i> sp.	2	Swimmer
	<i>Lycenchelis</i> sp.	27	Swimmer
	<i>Eptatretus</i> sp.	99	Swimmer
	<i>Careproctus melanurus</i>	1	Swimmer
	<i>Bathyagonus niggripis</i>	32	Swimmer
	<i>Embassichthys bathybius</i>	2	Swimmer
Mollusca	Buccinidae_OTU_1	1124	Crawler
	Buccinidae_OTU_2 or	3217	Crawler
Arthropoda	Paguroidea	98	Walker
	<i>Chionoecetes tanneri</i>	49298	Walker
	Galatheidae	283	Walker
	Hippolytidae	1070	Walker
	Caridae	782	Walker
	Mysids: ? <i>Eucopia</i> spp.	4172	Planktonic
	Pandalidae	2	Walker
Echinodermata	Asteroidea_OTU_1	38	Crawler
	Solasteridae	2	Crawler
	Ophiuroidea	2	Crawler
Cnidaria	Actiniaria	82	Crawler*
	Scyphozoa	197	Planktonic
	<i>Poralia rufescens</i>	130	Planktonic
Ctenophora	Ctenophora	23	Planktonic
Annelida	Polychaete	3	Crawler/Swimmer

When megafauna were grouped by their motility capacity, walkers dominated during the entire sampling period (Figure 2- 6). The monthly aggregated density of the planktonic category was significantly correlated to that of both walkers and swimmers (Table 2- 5).

Table 2- 5: Results of the correlations performed on the densities of all OTUs aggregated by month and motility at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from 17 June 2012 to 11 January 2015. T = Kendall rank correlation coefficient and « ns » = non-significant.

	Swimmers		Planktonic		Crawlers	
	T	p-value	T	p-value	T	p-value
Walkers	0.21	0.089	0.46	0.000	0.24	0.050
Swimmers			0.31	0.012		ns
Planktonic						ns

Periodograms performed on the monthly aggregated density of each motility group showed no significant periods for walkers and an annual cycle with significant periods of 12, 15 and 11 months for swimmers, crawlers and the planktonic group, respectively (Appendix D, Figure 2- D4).

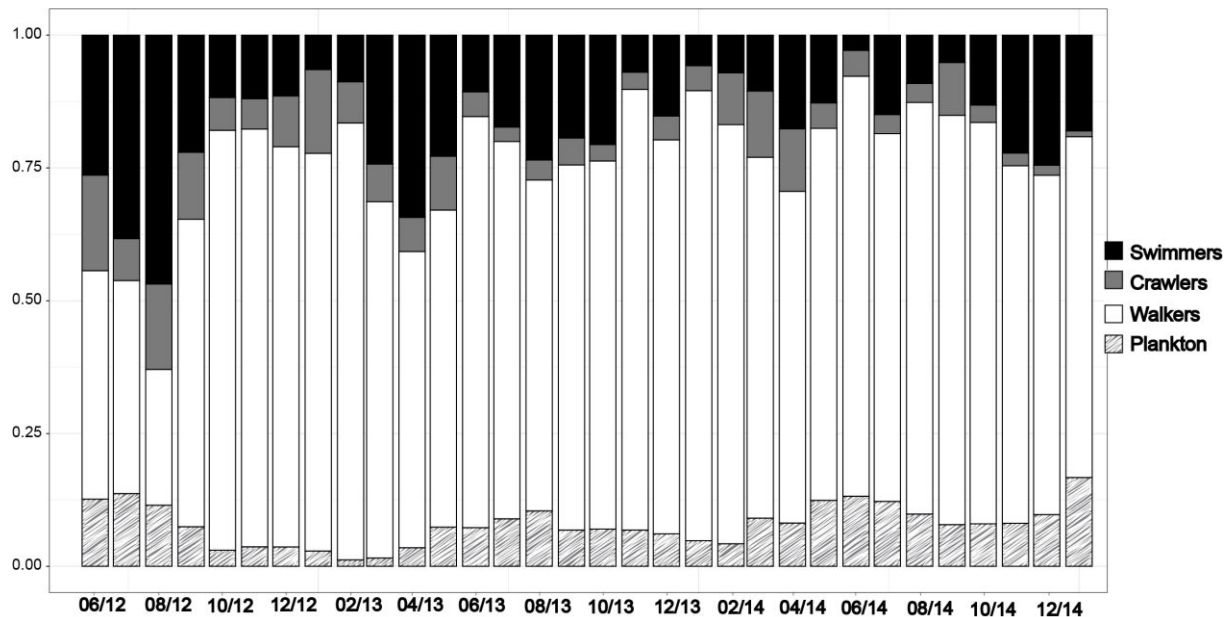


Figure 2- 6: Cumulative frequency of species density aggregated by their motility type and by month, sampled once per day with stationary video camera from 08 h 00 to 08 h 05 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon from 17 June 2012 to 6 January 2015.

Average alpha diversity was 0.5 (min = 0, max = 0.87; 1-Simpson's index) and 1.2 (min = 0, max = 2.4; Shannon's index), with a significant period between 184 and 193 days and an annual period between 312 and 339 days, respectively. The first two axes of the PCA (Figure 2- 7) explained 61.5% of the total variance. The first axis separated *C. tanneri* from *A. fimbria* and winter from other seasons. The second axis was associated with decapod shrimps (Hippolytidae) and mysids and separated summer from fall/ winter. The overlap between dates of the two principal axes from the different groups can be explained by the temporal continuum between seasons.

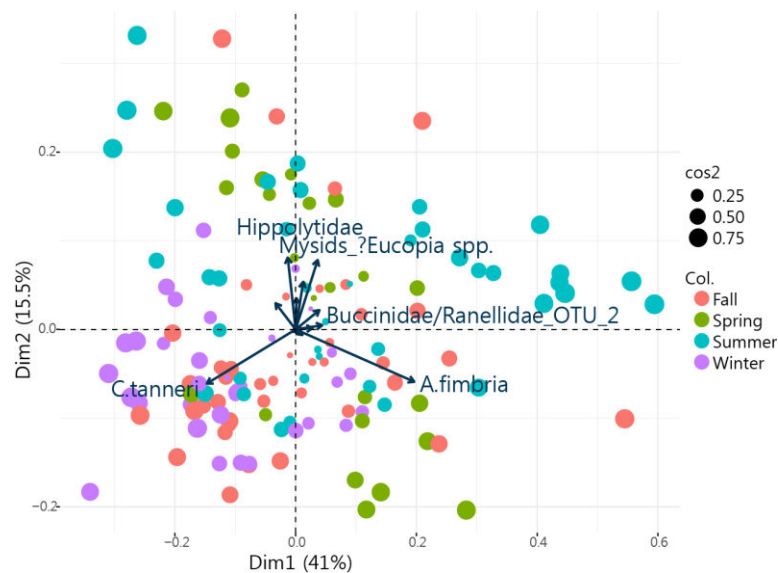


Figure 2- 7: PCA performed on megafaunal density recorded with a stationary video camera from 08 h 00 to 08 h 05 every day from 17 June 2012 to 6 January 2015 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Daily values were aggregated by week (sum) then transformed according to Hellinger. The arrows represent species that contributed to the observed variance. Species near the origin of the axes were removed to improve clarity. The size of the points is a function of \cos^2 , indicating the quality of its representation on the chosen dimensions.

2.7.3 Environmental influence on community dynamics

Cross correlation analysis showed that weekly values of surface concentration of chlorophyll measured in the region of Barkley Canyon were significantly and positively correlated with the density of *Buccinidae_OTU_2* (CCF = 0.2) with a lag of 2 months, and with a lag of 5 months with the densities of *C. tanneri*, mysids and *A. fimbria* (CCF = 0.35, 0.30 and 0.49 respectively). A total of 196 positive and 651 negative dbMEMs were found. Redundancy analysis (RDA) selected the 78 significantly positive dbMEMs that were used to model the faunal matrix. Most of the temporal structure in the variation of community composition was broad scaled (i.e., captured by significant dbMEMs with the lowest values), and the remainder was divided between medium and fine scales (Figure 2- 8).

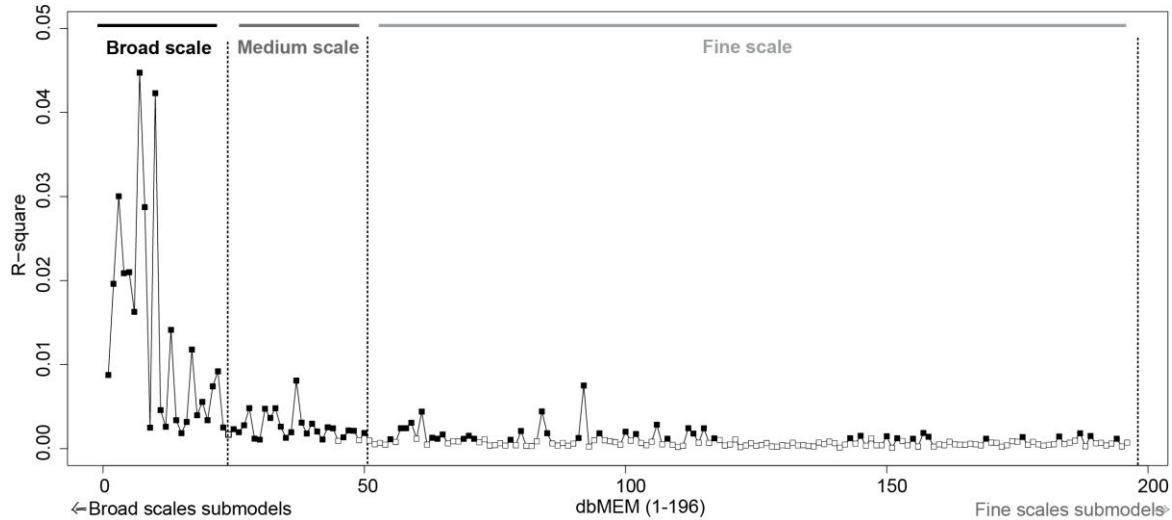


Figure 2- 8: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) sampled with a stationary video camera at 985 m depth every day from 08h00 to 08h05 from 17 June 2012 to 6 January 2015. Values on the ordinate are semi-partial R² (i.e., the variation explained by individual dbMEM variables), computed separately for each dbMEM eigenfunction with positive Moran's I (1-196). The statistics of the dbMEM that were selected by forward selection (i.e. the 78 that significantly contributed to model the faunal response data) are represented by black squares.

Periodograms revealed two cycles with periods of 212–243 days and 342–346 days for the broad scale sub-model, 46–51 days for the medium scale and 8 days for the fine scale (Table 2- 6). The variation partitioning of the megafaunal time series with respect to environmental (i.e. up and cross canyon bottom boundary layer (BBL) current, temperature, wave period, wave height, and wind speed, anomaly of sea surface temperature and sea surface temperature) and MEM model explanatory variables (based on significant positive dbMEMs only) revealed that 61% of the variance remained unexplained. Only 0.4% of variance was explained by the exclusive effect of the environmental variables and 8% by the combined effects of environmental parameters and temporal structure. Thirty percent of variation was explained by the temporal model only. The broad sub-model accounted for most of the variation in the community (27%), whereas the medium and fine scale sub-models accounted for only 3 and 4%, respectively. Shared effects of environmental factors and the broad-scale sub-model explained 8% of the variance (all tested factors were significant) (Table 2- 6). The combination of wave height, anomaly of sea surface temperature and in situ bottom temperature significantly explained 0.5% of the medium-scale temporal sub-model and none of the fine-scale sub-model (Table 2- 6). This shift in the benthic community temporal structure and environmental conditions is consistent with the cycle lengths revealed by the periodograms for all environmental factors (between 290 and 400 days). For all species (except *Buccinidae_OTU_2*), species' density was significantly positively correlated with the ASST (Table 2- 7).

Table 2- 6: R^2 and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community sampled with a stationary video camera from 08h00 to 08h05 every day at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). First line: R^2 of each spatial sub-model. Second line: R^2 of the regression of the sub-model (fitted values) on a subset of backward-selected environmental variables. Third line: product of the two previous lines, i.e. variation of the community data explained by the environmental variables at the scale considered. Other lines: p-values of the regression coefficients of the environmental variables in the model considered. (** for p -value<0.0001; ** for p -value<0.05, / for non-tested as R^2 was = 0).

	Axis community	Broad	Medium	Fine
		212-243	46-51	8
Significant period (days)		342-346		
R^2 adj of dbMEM submodel on axis community		0.269	0.0373	0.044
R^2 adj of environment on submodel		0.080	0.008	0.0004
R^2 adj of environment on axis community	0.004	0.022	0.0003	0.00001
Wave height	***	***	***	/
Wave period	***	***		/
Anomaly of sea surface temperature	***	***	***	/
Sea surface temperature	***	***		/
Atmospheric pressure	***	***		/
Along-slope wind	***	**		/
Cross-slope wind	**	**		/
Up-canyon boundary layer current	**	**		/
Cross-canyon boundary layer current	**	**		/
Temperature	***	**	***	/

Table 2- 7: Results of the correlations performed between daily anomaly of sea surface temperature -calculated using sea surface temperature (°C) measured from 1988 to 2015 at LaPerouse buoy (Tofino, British Columbia, Canada) - and the daily densities of major OTUs observed at 985 m depth in the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from 17 June 2012 to 11 January 2015. T = Kendall rank correlation coefficient and « ns » = non-significant.

	ASST	
	T	p-value
<i>A. fimbria</i>	0.06	0.014
<i>C. tanneri</i>	0.14	1.40e-09
Mysids ? <i>Eucopeia</i> spp.	0.17	1.60e-12
Buccinidae_OTU_2		ns

2.8 Discussion

This study is based on long term multidisciplinary data (3 years), sampled at high frequency (daily) at 1000 m depth in a canyon on a continental margin, and as such addresses repeated recommendations to better understand natural variability of deep-sea ecosystems in an integrated way (Levin et al., 2016; Levin and Le Bris, 2015; Lochte and Pfannkuche, 2002; Markus et al., 2017). The high resolution enabled detection of temporal cycles and structure over a wide range of scales from days to years in environmental and biological data. While previous studies have highlighted the role of tidal-related cycles on animal communities in different deep-sea environments (Cuvelier et al., 2014; Doya et al., 2014; Lelièvre et al., 2017; Wagner et al., 2007), including at Barkley Canyon (Doya et al., 2014; Matabos et al., 2014), most were too short to resolve longer period variations, such as seasons, or to validate observations on longer time scales such as inter-annually. However, several factors inherent to the use of fixed deep-sea camera systems limited our ability to generalize our results: the spatially restricted and varying area of sampling (< 10 m²), the size of organisms large enough to be visible on video (here > 0.5 cm), and the inability to identify species to low taxonomic levels. The structure of the instrument array itself could have influenced organismal behavior and consequently community composition. The use of lights for the camera could disrupt normal behaviors of certain species, such as avoidance of white lights by *Anoplopoma fimbria* (Widder et al., 2005), or have no influence on others such as for *Chionoecetes* crabs (Watanabe, 2002). Although Vardaro et al. (2007) showed the absence of a structural effect on abyssal fish and echinoids at 4100 m depth, to our knowledge, no study has been published on taxa known to aggregate, such as crabs (Stevens et al., 1994; Stone et al., 1993) and buccinids (Martell et al., 2002).

In any case, any effects related to the presence of the platform are expected to be consistent over time, and changes observed over the 3 years of study to be biologically relevant (Matabos et al., 2012).

2.8.1 Environmental characterization

Weather and sea surface parameters (atmospheric pressure, along- and cross-canyon wind, wave height and period and sea surface temperature) showed significant temporal cycles of ~1 year (300–400 days), likely as a result of seasonal variation in surface conditions in the region (Allen et al., 2001; Connolly and Hickey, 2014; Foreman et al., 2011). This intra-annual variation is related to climatic forcing, causing changes in wind and surface currents between summer and winter. The upwelling-favorable wind conditions observed in summer during our study are characteristic of the Northeast Pacific coast and consistent with previous studies conducted in the region (Allen et al., 2001; Hickey, 1997; McFarlane et al., 1997; Tinis et al., 2006). The upwelled, cold, nutrient rich water (Hickey and Banas, 2008; MacIsaac et al., 1985) supports the phytoplankton blooms measured between April and June of each year. During winter, downwelling-favorable conditions (northward, along shelf-break wind) (McFarlane et al., 1997; Tinis et al., 2006), combined with storm events, tend to enhance mixing processes within the upper layer of the water column (Dagg, 1977), in turn increasing downward particle flux (Zùñiga et al., 2009) in canyons. In Barkley Canyon, this phenomenon was reported by Thomsen et al. (2017) and also observed in this study. Starting in December, this process can impact the phytoplankton biomass, and the export of primary production on short temporal scales as short phytoplankton pulses followed by low pressure systems are expected to reach our sampling site as pulses of fresh organic matter in 12 to 72 h (Thomsen et al., 2017). The axis of the canyon at 985 m depth is located below the upwelling depth at 250 m (Allen et al., 2001) and within the core of the Oxygen Minimum Zone (in OMZ [O₂] < 0.5 ml/l Domke et al., 2017; Levin, 2003). The very low dissolved oxygen levels measured over the three years were similar to those measured a year earlier at the same site (Juniper et al., 2013), supporting a strong inter-annual stability of the OMZ within the canyon. Annual cycles were also significant in the Bottom Boundary Layer (BBL) suggesting the occurrence of seasonal variation. Mean near-bed flow was 2–4 cm/s, and down-canyon in all seasons and all three years; the variability in current speed relative to this down-canyon drift was mainly tidal. Variations on seasonal and semi-annual time scales were barely discernible and, if present, had amplitudes of order 1 cm/s. The amplitude of seasonal variations in the measured physico-chemical parameters was weak, suggesting that the axis of the canyon is relatively stable in terms of environmental conditions with a local temperature around 5 °C, and a severe hypoxia (0.30 ml/L). These homogeneous conditions could however be impacted by the variation in surface chlorophyll concentration through heterogeneous arrivals in quantity and quality of OM over time in the BBL of the axis.

2.8.2 Characteristics of the epibenthic megafaunal community in Barkley Canyon

From the 28 OTUs identified, 4 dominated the epibenthic megafaunal community, i.e. the crab *Chionoecetes tanneri*, the fish *Anoplopoma fimbria*, mysids (probably *Eucopia* spp.), and an OTU belonging to the buccinid or ranelid gastropod family. These results corroborate previous observations in Barkley Canyon (Juniper et al., 2013), and around whale carcasses in Monterey Canyon (California, USA) at 2018 m depth (Lundsten et al., 2010). Also, ROV surveys confirmed the presence of ranelid gastropods and *C. tanneri* in the core of the OMZ between 800 m and 1000 m depth in the axis of Barkley Canyon (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017). Studies based on IOV surveys at the wall of the canyon near cold seeps also confirmed the presence of buccinid gastropods, *C. tanneri* and *A. fimbria* but in different relative proportions than in our observations (Doya et al., 2017). The differences in species composition and observational patterns warrants caution when comparing data recorded with fixed cameras to those from moving platforms (towed camera, IOV, ROV, AUV), especially for highly mobile species. For example, large variations in sampled area prevented us from comparing local (alpha) biodiversity with these studies (Ramirez-Llodra et al., 2010; Vetter et al., 2010). In our study, the dominance of hypoxia-tolerant taxonomic groups associated with only a few other taxa, can be explained by the low dissolved oxygen concentrations characteristics of OMZ (De Leo et al., 2017). The major taxa found at the axis of the canyon have morphological or physiological adaptations to low oxygen concentrations. For example, adults of the sablefish *A. fimbria* exhibit weight-specific oxygen consumption rates which reduce metabolic rates (Sullivan and Smith Jr., 1982), along with large gill surface areas observed among OMZ populations (Friedman et al., 2012). All individuals of the grooved tanner crab *C. tanneri* were immature in our study - i.e. < 100 mm (Keller et al., 2016; Workman et al., 2002). No studies exist on physiological or morphological adaptations of *C. tanneri* to hypoxia, but the presence of immature individuals only may suggest that those stages are less sensitive to low oxygen. A higher resistance of juveniles has been observed in gastropods (Vosloo et al., 2013), but juveniles of different crustacean species, such as shrimps and blue crabs, avoid hypoxic regions altogether (Stickle et al., 1989). Alternatively, immature crabs may be using the canyon as shelter from predation by large fish that avoid the OMZ as they are more vulnerable and less foraging-efficient in hypoxia (Ekau et al., 2010; Pollock et al., 2007). Mysids can show important ventilation associated with larger gills and efficient respiratory pigment when found in a hypoxic area (Levin, 2002; Sanders and Childress, 1990). Buccinidae and ranellidae can endure low oxygen levels (Theede, 1973) and are commonly found in hypoxic zones, for example *Jerrybuccinum kantori* in the Chilean coast (Fraussen et al., 2014), *Neptuna* spp. in Monterey Bay (California) (Braby et al., 2007) and *Fusitriton oregonensis* in Barkley Canyon (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017).

2.8.3 Scales of variation in the community dynamics

Temporal structure explained 35% of the variance in the epibenthic megafaunal community in Barkley Canyon. Most of this variance (i.e. 27%) corresponded to a broad scale of 225 (+/- 15) and 344 (+/- 4) days, most likely an annual cycle that we hypothesized is related to seasonal variation. This hypothesis is strengthened by the highly significant correlation between the broad temporal scale and all measured surface and benthic boundary layer (BBL) hydrographic conditions. While analyses do not provide information on the mechanisms behind the observed dynamics, results suggest a strong influence of surface primary production. This hypothesis was supported by the strong link between all major species and surface chlorophyll concentration with a lag of 2–5 months. Despite the lack of quantitative measurements of the input in organic material, peaks in primary production recorded at the surface are expected to impact and reach the BBL in the axis of Barkley Canyon (Campanyà-Llovet et al., 2018; Thomsen et al., 2017). Indeed fresh organic material of phytoplanktonic and zooplanktonic origin was found around 800 m depth in Barkley Canyon and attributed to different sources: (i) sinking of phytoplankton from the surface and re-suspended material from shallower sites and, (ii) overwintering migration of copepods (Campanyà-Llovet et al., 2018). The amount and timing of surface production reaching these depths in the canyon will depend on topography and resuspension events under elevated flow (Thomsen et al., 2017). In our study, only 8% of the broad scale temporal sub-model is explained by the measured environmental conditions. But because of the difference in temporal sampling rates, surface production was not included in the analyses. Thus, part of the remaining variance could be attributed to the surface production, but also to other processes such as biotic interactions (e.g. predation, reproduction), occurring on seasonal scales. For instance, the intra-annual variation in crab density might reflect spatial movement of the population in response to resource availability. The seasonal increase in the density of juvenile of *Chionoecetes tanneri* in June and October, likely also observed shallower on the canyon wall (Doya et al., 2017), might be related to the arrival of the spring and summer surface phytoplankton blooms. Immature tanner crabs feed mostly on zooplankton (Phillips and Lauzier, 1997), accounting for the positive correlation with the planktonic group living at similar depth, which also increases during blooms (Burghart et al., 2010; Fulmer and Bollens, 2005; Roe, 1984). In addition, seasonal reproduction matching the timing of the spring bloom could explain the recruitment of young crabs in fall, in an area where they find refuge from predation. The seasonal pattern in faunal distribution we observed supports the hypothesis of seasonality proposed by Juniper et al. (2013) after a year of observations on the wall of Barkley Canyon. Similarly to our observations, those authors also noted that some species showed no temporal patterns but occurred throughout the year.

The absence of a seasonal signal in the abundance of the sablefish *A. fimbria* could be related to their high mobility (Sullivan and Smith Jr., 1982). Their opportunistic predatory behavior may explain the absence of an annual temporal pattern in abundance (Friedman et al., 2012; Sullivan and Somero, 1980). Over the three years, the combination of both environmental conditions and temporal components explained 39% of the variation in megafaunal community, suggesting the important role of factors, such as other environmental variables, biotic interactions, life-history traits, and stochastic events and random processes. In autumn 2014, a sudden increase in the density of *C. tanneri* was concomitant with higher variability in density of *A. fimbria* and *Eucopeia* spp., and a spring/summer peak in surface chlorophyll concentration. The high surface primary production observed in summer 2014, was associated with a greater daily anomaly in sea surface temperature compared to previous years. This phenomenon coincided with the “Blob”, i.e. the strongest temperature anomaly event recorded since the 1980s, which started in winter 2013–2014 in the NE Pacific Ocean, characterized by warm surface temperature (2 °C above average near-surface temperature anomalies), and a shallower mixed layer (5–10 m shallower) (Bond et al., 2015). Those abnormal values were observed until the end of 2014. Our results suggest that species in the canyon indirectly responded to this climatic anomaly through increased resource availability. Alternatively, the suppression of nutrient transport into the mixed layer (Bond et al., 2015) could have affected the diel vertical migration of the mysid prey and in turn altered their behavior and probably that of other zooplankton species. However, the processes and mechanisms underlying this community response remain to be determined. The trend observed in this study underlines the need to monitor future changes in environmental conditions in the region and the associated ecological responses. The combined effect of expanding OMZs (Whitney et al., 2007) and surface temperature warming in response to global change might precipitate the system into an alternative state with strongly modified community structure and ecosystem functions (Scheffer et al., 2001) if the system reaches its tipping point (van Nes et al., 2016).

2.9 Conclusion

This study revealed that the benthic community at 1000 m depth on the axis of Barkley Canyon is mainly composed of taxa adapted to severe hypoxic conditions and of, at least, two species of commercial interest: *Chionoectes tanneri* and *Anoplopoma fimbria*. The community exhibited an annual cycle in density that can be partly attributed to seasonal changes in sea surface weather and hydrographic conditions both at the sea surface and in the benthic boundary layer. Transport of nutrients from the sea surface to the seafloor is suggested to be the main mechanism regulating community dynamics. Despite strong seasonal trends, environmental conditions at 980 m depth on the axis of Barkley Canyon are homogeneous over the year, allowing species to adapt to this hypoxic environment. Lastly, an increase in the sea surface temperature anomaly attributed to the 'BLOB' led to changes in the benthic community composition, probably in response to an increase in surface production and/or a modification in nutrient transport. Our results underscore the need for long-term monitoring in the region, and a better understanding of ecosystem resilience to impacts related to climate change.

2.10 Acknowledgments

We are grateful to all PIs of ONC for accessing their temporal data. Funding for the Barkley Canyon instruments and installation was provided by the Canada Foundation for Innovation and the British Columbia Knowledge Development Fund. This research was supported by the « Laboratoire d'Excellence » LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the IFREMER and the region of Brittany. Authors are also very thankful to A. Warén, F. Gervais and G. Jensen who helped to identify taxa. K. Douglas provided the bathymetry data used by R. Autret to build the map of Barkley Canyon. We also thank F. De Leo, M. Cunha and an anonymous reviewer for their comments on an earlier version of the paper that significantly helped improving the manuscript.

3 Synthèse des résultats de l'étude et perspectives

Plusieurs études réalisées sur des environnements profonds, incluant le Canyon de Barkley, ont discuté la dynamique temporelle des communautés vivant au-delà de la zone photique (p. ex. Cartes, 1998; Cuvelier et al., 2014; De Leo et al., 2018; Doya et al., 2016, 2014; Juniper et al., 2013; Lelièvre et al., 2017; Matabos et al., 2014; Taylor et al., 2018). Dans ce contexte, l'originalité de ce travail réside, dans le choix d'une fréquence d'échantillonnage élevée (journalière) sur une période de près de trois ans. De plus, l'intégration des facteurs environnementaux comme variables explicatives de la variance de la communauté a permis de quantifier leur influence sur les patrons temporels identifiés et de répondre ainsi aux nombreuses recommandations publiées dans la littérature (p. ex. Levin et al., 2016; Levin and Le Bris, 2015; Lochte and Pfannkuche, 2002).

Grace à ce travail, une description plus complète de la communauté de mégafaune épibenthique vivant sur l'axe du Canyon de Barkley a pu être effectuée. Cette communauté est composée d'au moins 28 espèces différentes dont 4 largement majoritaires (93% de l'abondance totale). Ces dernières, dites espèces majeures, présentent toutes des adaptations particulières à la survie en milieu hypoxique. Entre juin 2012 et janvier 2015, l'environnement était stable avec des basses températures (3,5 °C), une hypoxie constante (0,3 mL/L) et des courants relativement faibles (entre 0,02 et 0,03 m/s). Les résultats de l'étude ont permis de mettre à jour la dynamique temporelle de la densité de ces espèces majeures sur les trois ans d'échantillonnage et de proposer des mécanismes explicatifs. Surtout, ces résultats ont permis de faire la part entre les variations cycliques de densités et les changements à plus grande échelle. Ils ont ainsi révélé des tendances, dont la confirmation requiert un suivi à plus long terme, qui pourraient être le signe d'un changement de l'état de l'écosystème vers des conditions caractéristiques d'une Oscillation Décennale du Pacifique positive. Ainsi, le crabe tanneur *Chionoecetes tanneri* dont la densité variait en suivant des cycles d'environ 340 jours, présentait également une tendance à l'augmentation sur la totalité de la période d'étude. Cette augmentation générale a également été observée chez le charbonnier *Anoplopoma fimbria* pour qui aucune cyclicité n'est observée de même que chez le krill pour qui des cycles de 7 jours sont identifiés. Les variations de densité d'espèces observées ont influencé la taille et la composition de la communauté de mégafaune benthique. Elles ont pu être mises en lien avec les variations environnementales aux différentes échelles observées grâce à l'intégration des données océanographiques, météorologiques et de production phytoplanctonique de surface, soulignant l'intérêt d'un observatoire pluridisciplinaire.

Le signal le plus marqué, à la fois dans la variabilité de l'environnement, la densité des espèces majeures et la structure des communautés, est un cycle annuel, vraisemblablement en lien avec l'alternance des saisons. A la surface de la mer au niveau du canyon, les variations des conditions environnementales à l'échelle infraannuelle résultent de l'alternance entre les conditions estivales (vents et vagues faibles accompagnés d'une pression atmosphérique et de températures d'eau de surface plus élevées) et hivernales (caractéristiques opposées). Sur la même échelle de temps, la concentration en chlorophylle de surface s'intensifie à deux périodes de l'année, autour des mois d'avril puis d'août. Cette alternance de conditions, bien que significative, n'est pas aussi évidente dans la couche benthique limite de l'axe du canyon avec, pour les facteurs mesurés, une amplitude de variation faible. A cette échelle infraannuelle, les analyses de la structure des communautés ont permis de constater que la structure temporelle correspondant à des périodes de 200 et 300 jours explique près de 30 % de la variance observée dans la communauté échantillonnée entre juin 2012 et janvier 2015. Cette échelle correspond à celle observée dans les facteurs environnementaux. Cependant, ces facteurs expliquent seulement 8 % de la variance de la communauté sur cette échelle de temps. D'après les corrélations trouvées ici et les résultats d'autres études (Campanyà-Llovet et al., 2018; Campanyà-Llovet and Snelgrove, 2018; Thomsen et al., 2017), l'apport en MO depuis la surface vers le fond pourrait être un facteur clé dans la dynamique de la communauté. Le pourcentage de variance inexplicée pourrait également indiquer l'influence d'autres facteurs abiotiques non mesurés dans cette étude (p. ex. la granulométrie du sédiment ou la concentration en éléments minéraux) ou des facteurs biotiques telles que la prédation, la compétition en lien avec le cycle de vie des espèces (par. Ex. migration, reproduction).

Entre mai 2012 et janvier 2015, la tendance à l'augmentation sur trois ans de la température, de l'oxygène dissous et de la densité de certaines espèces *in-situ*, a possiblement été contrainte par l'arrivée d'un phénomène particulier nommé le « blob » à partir de l'hiver 2013. Ce phénomène s'est traduit par l'augmentation de la température et de la production primaire à la surface du canyon de Barkley. Le « blob » est apparu en automne 2013 dans le golfe de l'Alaska et s'est étalé jusqu'aux côtes de l'Oregon (USA) en 2014 (Bond et al., 2015), cette hausse de température a atteint des anomalies de +4 °C (Bond et al., 2015; Peterson et al., 2015) et s'est finalement établie dans le nord-est Pacifique pour se transformer en Oscillation Décennale du Pacifique (ODP) positive (Peterson et al., 2016). La période d'échantillonnage intervient donc pendant la transition entre une période d'ODP négative (jusqu'en 2012) vers une période d'ODP positive en 2014-2015. Cette transition ou « blob », s'est traduite par divers symptômes tels que la réduction des vents et du mélange de la colonne d'eau résultant en une augmentation de la température des eaux de surface (Figure 2- 9, Du and Peterson, 2018). Cette transition correspond donc à une période

particulière dont les effets directs et indirects sur la communauté profonde sont encore inconnus. En 2014, [Gómez-Ocampo et al \(2017\)](#) ont constaté une augmentation de la production primaire au large de l'île de Vancouver. En Oregon (USA), dans les eaux côtières de l'île de Vancouver (Canada), et dans le golfe de l'Alaska, le changement dans la composition de la population de copépodes se traduisant par une forte abondance d'espèces typiques du sud (faibles en lipides) pourrait avoir de grosses conséquences pour les prédateurs tels que le hareng du pacifique *Culpea pallasii* ([McKinstry and Campbell, 2018](#); [Peterson et al., 2016](#)). D'autres conséquences comme une remontée des calmars vers le nord et une diminution des quantités débarquées de grosses crevettes ont affecté l'industrie de la pêche ([Peterson et al., 2016](#)). Les upwellings régulent l'intensité, la diversité spécifique et la succession des espèces de phytoplancton lors des efflorescences estivales ([Du et al., 2015](#)). Or, la réduction de l'intensité et de la durée des upwellings constatée à l'été 2015 au large de l'Oregon (USA) ([Du and Peterson, 2018](#)) est à l'origine de l'efflorescence sans précédent d'algue toxiques *Pseudo-nitzschia* allant de la Californie (USA) jusqu'à la Colombie-Britannique (Canada) ([Du et al., 2016](#); [Du and Peterson, 2018](#)). Dans notre cas, la hausse relativement soudaine de la densité de crevettes de type krill, de crabes tanneurs *C. tanneri* et de charbonniers *A. fimbria* à partir de l'hiver 2013, pourrait être liée avec la plus forte production primaire de surface observée dans cette zone.

Ainsi, la variance de communauté observée entre 2012 et 2015 est le résultat d'un assemblage de plusieurs échelles temporelles d'importances plus ou moins fortes. Ici, le cycle annuel dans la dynamique des communautés, correspondant à des périodes de 200 et 300 jours, semble lié à l'alternance des saisons estivales et hivernales et explique le plus grand pourcentage de variance dans les changements de structure de la communauté. A plus grande échelle, nos résultats suggèrent l'influence de changements climatiques en lien avec les variations de l'ODP. Cependant, nous n'avons pas pu quantifier son influence sur les trois années observées. Seule une série temporelle couvrant le cycle complet de l'ODP permettrait

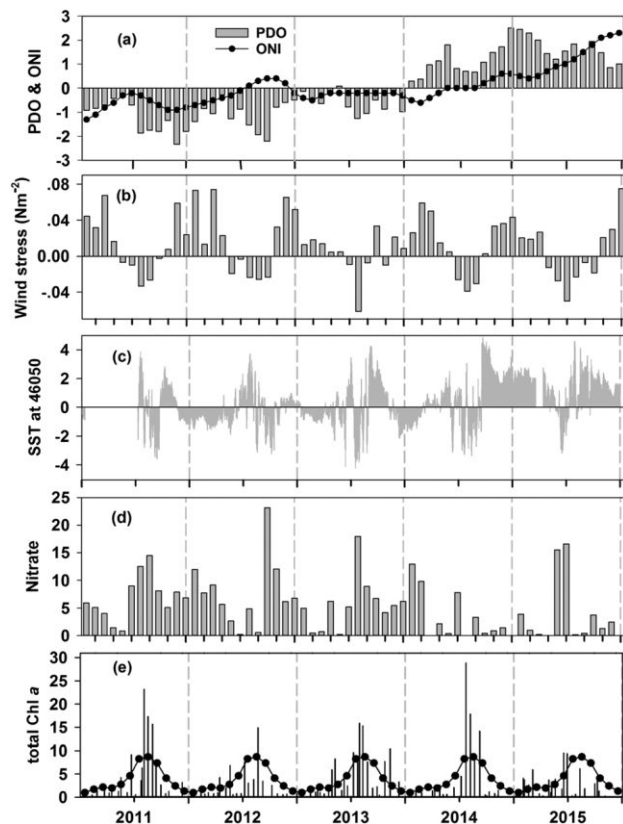
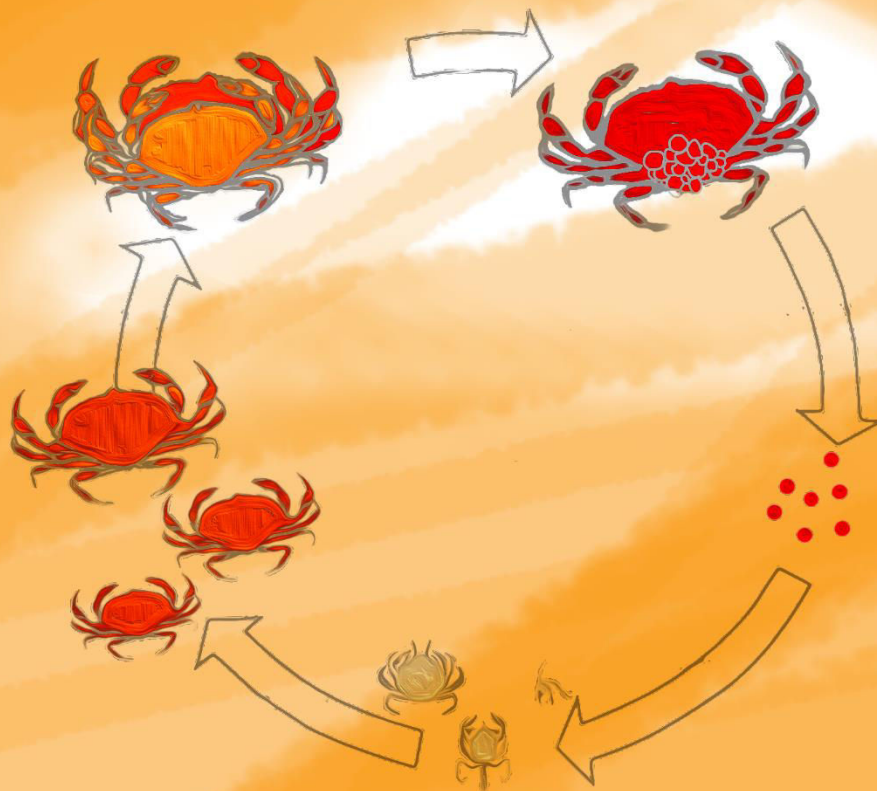


Figure 2- 9: Conditions océaniques entre 2011 et 2015. (a) Oscillation Décennale du Pacifique (PDO) en gris et Oceanic Niño Index (ONI) noir. (b) stress des vents parallèles à la côte. (c) anomalie de température de surface journalière (SST) en °C mesuré à 46°50N au large de l'Orégon (USA). (d) Concentration mensuelle de nitrate en surface (μM) et (e) concentration en chlorophylle a ($\mu g/L$) mesurée pendant les campagnes en mer (barres) et la moyenne mensuelle calculée de 1975-2015 (points) à 9km et 60 m de profondeur au large des côtes de l'Orégon (USA). Illustration de Du and Peterson, 2018

de confirmer (ou infirmer) ces changements climatiques sur la structure de la communauté. Aucun mécanisme unique n'explique les différents patrons temporels identifiés. Généralement les interactions biotiques (non mesurées ici) sont responsables des échelles fines (inférieures ou égale à la journée) alors que les processus océanographiques sont plus impliqués dans les échelles larges (au-delà de la saison) (Levin, 1992). Les facteurs influençant la dynamique de la communauté n'ont été que partiellement identifiés dans cette étude et ouvrent la discussion sur l'influence d'autres facteurs non mesurés, comme l'apport en MO depuis la surface ou *via* le canyon et le cycle de vie propre à chaque espèce. Afin d'apporter des éléments de réponses à ces deux derniers points, le chapitre 3 s'intéresse à la dynamique des populations des crabes tanneurs habitant le mur et l'axe du Canyon de Barkley, et le chapitre 4 s'attèle à l'analyse des données provenant de pièges à sédiments déployés sur la pente et sur le mur du canyon.

Chapitre n° 3

Focalisation sur la dynamique temporelle d'une espèce majeure de la communauté de mégafaune épibenthique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley (Colombie-Britannique, Canada) :
Chionoecetes tanneri



1 Introduction

Ce troisième chapitre s'inscrit à la suite des questionnements soulevés au terme de la précédente étude et s'intéresse en particulier à la cyclicité propre à chaque espèce, en lien avec leur cycle de vie et l'influence des facteurs environnementaux. La faible contribution des facteurs environnementaux sur les variations temporelles de la structure de la communauté de mégafaune épibenthique a conduit à l'hypothèse du rôle important des facteurs biotiques. Ces facteurs, en lien avec la disponibilité de la ressource (p. ex. efflorescence printanière) et le cycle de vie propre à chaque espèce auraient donc un poids important dans la dynamique de la communauté.

Par définition, un rythme est la répétition à intervalles réguliers d'un événement ou d'une séquence d'événements. Les cycles biologiques peuvent être endogènes ou exogènes. L'horloge biologique propre à chaque individu génère des rythmes biologiques endogènes allant de la centaine de millisecondes (réponse neuronale) à la décennie (rythme décennal à l'échelle d'une population) voir au-delà (Refinetti, 2012). Ces réactions sont produites par l'organisme sous contrainte génétique. Les rythmes exogènes sont le fruit du couplage de l'horloge biologique avec une variation périodique de son environnement (Goldbeter, 2010; Kumar, 2017). Ces rythmes biologiques sont modulés par les cycles environnementaux (marée, lumière, nourriture) sous le phénomène d'« entrainement », ou par les cycles d'autres espèces ou encore des congénères (synchronisation en fonction des interactions telles que la prédation, le mutualisme, etc...) (Daan and Aschoff, 2001; Enright, 1965; Refinetti, 2015, 2012; Sbragaglia, 2015). Leur existence permet aux espèces d'anticiper les changements environnementaux tels que l'alternance jour/nuit ou les marées. Enfin, ces cycles peuvent varier en fonction du stade du cycle de vie de l'individu lui-même, les juvéniles ne partageant pas le même rythme que les adultes (Refinetti, 2012). C'est l'intégration de tous ces rythmes ou cycles individuels modulés, que l'on observe et qu'il faut prendre en compte lorsque l'on étudie une espèce à l'échelle de sa population (Refinetti, 2012).

La bibliographie sur la dynamique temporelle des populations d'intérêt commercial en milieu profond étant limitée (Francis and Clark, 2005; Ramirez-Llodra et al., 2011), les réponses aux questions soulevées dans le premier chapitre ne peuvent donc pas être trouvées dans la littérature. Parmi les espèces majeures observées sur l'axe et montrant une saisonnalité dans leur densité, une seule semblait adaptée à un travail plus poussé sur le cycle de vie spécifique : le crabe tanneur *Chionoecetes tanneri*. Ce crabe est une des espèces majeures de la communauté de l'axe et est, à ce titre, représenté par une grande quantité d'individus sur ce site. Il est également peu mobile et d'une taille moyenne suffisante pour permettre une mesure relativement précise des individus, contrairement aux crevettes de type krill et au poisson

charbonnier *Anoplopoma fimbria*. Cette espèce était, en outre, présente sur un autre site du Canyon de Barkley, le mur, situé à 895 m de profondeur soit environ 100 m au-dessus du site de l'axe, permettant d'agrandir l'échelle spatiale de nos observations. Dès lors, un travail de mesure puis d'analyse des cohortes associées aux variations de la densité des individus ainsi qu'aux variations environnementales a été initié sur les vidéos enregistrées entre juin 2012 et janvier 2015.

En Colombie-Britannique, le crabe tanneur *Chionoecetes tanneri* a fait l'objet d'études de population à partir de la fin des années 90 dans le cadre d'un encouragement du gouvernement au développement d'une pêche durable sur de nouvelles espèces (Perry et al., 2005). Il est depuis, le sujet d'une attention particulière en raison de son potentiel en tant que ressource commerciale. Ce crabe vivant entre 450 et 1800 m de profondeur est retrouvé du golfe d'Alaska jusqu'au nord du Mexique (Hart, 1982; Pereyra, 1966; Rathbun, 1925; Workman et al., 2001). Cette espèce est connue pour pratiquer des migrations ontogéniques. En effet, les juvéniles vivent au-delà de 900 m de profondeur et migrent vers des zones moins profondes pour s'établir, à l'âge adulte, entre 600 et 900 m de profondeur avec un rassemblement annuel entre 800 et 900 mètres chaque hiver pour se reproduire (Gillespie et al., 2004; Keller et al., 2016, 2012; Pereyra, 1966; Workman et al., 2002, 2001). Trois ans étant nécessaires à un crabe tanneur pour passer du stade de l'œuf au stade adulte (Gillespie et al., 2004), nous nous attendions donc à observer toutes les étapes du cycle de vie juvéniles et subadultes de la population dans l'axe et le mur du canyon. Le but de l'étude de cette population était tout d'abord d'enrichir la littérature en décrivant avec précision la dynamique d'une population d'intérêt commercial vivant à plus de 1000 m de profondeur. Nous voulions ensuite comprendre comment cette dynamique répondait aux variations des facteurs environnementaux, et ainsi obtenir des éléments de réponse sur leur possible influence sur les variations observées à l'échelle de la communauté. Enfin, l'utilisation pour la première fois d'un observatoire profond pour décrire la dynamique d'une population sur plus de deux ans, permet de justifier du potentiel de cet outil et de ses avantages et inconvénients. Cela permet également de le comparer aux méthodes usuelles et ainsi de proposer des nouvelles méthodologies pour l'étude des populations biologiques en milieu profond.

2 Variation interannuelle de la dynamique de population de crabes profonds *Chionoecetes tanneri* juvéniles (accepté)

Interannual variation in the population dynamics of juveniles of the deep-sea crab *Chionoecetes tanneri* (accepted)



Interannual variation in the population dynamics of juveniles of the deep-sea crab *Chionoecetes tanneri*

Authors: Pauline Chauvet ^{1*}, Anna Metaxas ², Marjolaine Matabos ¹

¹ Ifremer Centre de Bretagne, REM/EEP, Laboratoire Environnement Profond, 29280 Plouzané, Bretagne, France.

²Department of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, NS B3H 4R2, Canada

2.1 Résumé

Comprendre la dynamique de population des espèces vivant dans les grands fonds à des échelles allant de la saison à plusieurs années est essentiel dans les zones où la pression de pêche est forte. En raison de la difficulté d'accès à l'environnement profond, les études précédentes se sont appuyées sur des échantillonnages au chalut. Le développement des observatoires fond de mer en milieux profonds permet au contraire d'y établir une présence à long terme et peu destructrice. Le développement des observatoires fond de mer en milieux profonds a permis une présence à long terme dans ce milieu. En utilisant les images fournies par l'observatoire Ocean Network Canada, ce travail démontre, pour la première fois, que l'utilisation d'un tel outil s'avère viable pour l'étude de la dynamique des populations en milieu profond. En utilisant 5 minutes de vidéos journalières provenant de caméras fixes, cette étude analyse la dynamique de population du crabe tanneur *Chionoecetes tanneri* vivant à 900-1000 m de profondeur dans le Canyon de Barkley, au large de Vancouver (Colombie-Britannique, Canada). Les objectifs étaient de décrire la dynamique de la population locale et d'examiner les réponses faces aux changements environnementaux et / ou aux comportements liés au cycle de vie. Seul des juvéniles (1-10 cm) ont été observés sur l'axe (1000 m de profondeur) avec des densités variant entre 0 et 144 individus par m², répartis dans les cohortes correspondant à celles identifiées par la littérature. Sur le mur du canyon (900 m de profondeur), quelques adultes (> 10 cm) ont été sporadiquement observés et, en général, la densité était plus faible que sur l'axe (maximum 13 individus par m²). La variation de la densité dans le temps était similaire sur les deux sites avec des arrivées massives en été et en automne de petits individus (< 2,4 cm). A l'exception d'un évènement migratoire particulier observé sur l'axe, la variabilité intra annuelle était plus élevée que la variabilité inter annuelle à l'exemple des cycles annuels ou sub-annuels (7,5 et 3,5 mois) détectés. Nos résultats confirment l'hypothèse d'une migration ontogénique et fournissent plus de détails sur les périodes de mues et d'inter-mues; nous avons ainsi montré qu'une durée de 16 mois était nécessaire à un crabe pour grandir de 1,8 cm jusqu'à plus de 5 cm. Nos résultats suggèrent un lien fort entre la dynamique de population et la concentration en chlorophylle de surface, ainsi que le régime de vent et de vague avec un potentiel impact des efflorescences de surface sur les patrons de migration de *C. tanneri*. Bien que limitée spatialement (surface maximum 9 m²), cette étude innovante à long terme fournit une preuve du potentiel des observatoires profonds dans l'étude de la structure des populations d'eau profonde.

2.2 Abstract

Understanding the population dynamics of deep-sea species from seasonal to inter-annual scales is of great importance in areas where fishing pressure is high. The remoteness of the deep-sea environment constitutes a challenge for monitoring inhabiting populations. The few studies that investigated population structure of deep-sea species have used trawls, a destructive approach for benthic ecosystems. The development of deep-sea observatories offers a continuous longer-term presence on the seafloor. Using imagery from the Ocean Network Canada deep-sea observatory, this study demonstrates for the first time that these tools can be used to study population dynamics. Based on daily fixed video footages, this study analyzed the population dynamics of deep-sea crab *Chionoecetes tanneri* living at 900-1000 m depth in Barkley Canyon, off Vancouver Island (BC, Canada). The objectives were to describe the dynamics of the local population and investigate how they respond to changes in environment and/or life-cycle related behaviors. Only juveniles (1-10 cm) were found at the axis (-1000 m) with densities varying from 0 to 144 individuals per m², and displayed cohorts corresponding to the ones in literature. At the wall of the canyon (-900 m), adults (> 10 cm) were sporadically observed and densities were lower (max 13 individuals per m²). Variations in density were consistent between the two sites with arrival in summer and fall of small individuals (< 2.4 cm). Apart from a distinct migration event observed at the axis, intra-annual variability in density was higher than inter-annual variability as illustrated by the annual or sub-annual cycles (7.5 and 3.5 months). Our results confirmed the hypothesis of ontogenic migration and provided further insight into inter-molt periods; we demonstrated a duration of 16 months for a crab to grow from 1.8cm to more than 5cm. Our findings also suggest a strong link between population dynamics and chlorophyll concentration, surface wave height and wind speed, with a potential impact of surface blooms on the migration patterns of *C. tanneri*. Although our study was spatially limited (surface max 9 m²), this innovative long-term study provides evidence for the potential of deep-sea observatories to study the structure of deep-sea populations.

2.3 Mots clés

Imagerie sous-marine¹, observatoire profond², Ocean Network Canada³, zone de minimum d'oxygène⁴, crabe tanneur⁵, reproduction⁶, tendance temporelle⁷, Colombie-Britannique⁸.

2.4 Keywords

Marine imagery¹, deep-sea observatory², Ocean Network Canada³, oxygen minimum zone⁴, tanner crab⁵, reproduction⁶, temporal trends⁷, British Columbia⁸.

2.5 Introduction

With the decline of some species targeted by fisheries, including crab stocks (Johnston et al., 2011; Mallowney et al., 2014; Orensanz et al., 1998), and with increasing efficiency of vessels and fishing gear, fleets now operate at increasingly greater depths, impacting populations down to 3000 m (Ramirez-Llodra et al., 2011). To evaluate the viability of a fishery, knowledge of the species' biology, population dynamics, and life-history traits is essential. However, due to the remoteness of the environment, our understanding of the structure and function of deep-sea ecosystems and of species' dynamics is still too rudimentary to properly inform sustainable fisheries (Francis and Clark, 2005; Ramirez-Llodra et al., 2011). To date, most studies of deep-sea commercial species have been based on trawling surveys (Devine et al., 2006; Francis and Clark, 2005). While trawling is an appropriate method to collect samples for precise identification, measurements, sexing and various observations such as hardness of shell or presence of diseases in deep-sea decapods (Boutillier and Gillespie, 2005; Chakraborty et al., 2018; Cusba and Paramo, 2017; Keller et al., 2012; Perry et al., 2005; Phillips and Lauzier, 1997; Workman et al., 2002), it is temporally restricted from inter-monthly to inter-annual scales (Keller et al., 2012; López Abellán et al., 2002). In addition, this method is not without consequences for the deep seabed and its inhabitants (Clark et al., 2016; Martín et al., 2014; Puig et al., 2012). In contrast, approaches based on video footage were used for the quantification of the density of *Nephrops norvegicus* as a complementary method to fishery trawling (ICES, 2013; Martinelli et al., 2013). Over the last decade, the increasing use of imagery has provided insights into basic knowledge of deep species distribution ranges and abundance while mitigating the impact on the environment (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017; Van den Beld et al., 2016). More recently, the development of deep-sea observatories has enabled multidisciplinary studies over periods of several years and at high temporal resolutions, offering new means to study and assess the temporal dynamics of deep-sea ecosystems (Aguzzi et al., 2012; Chauvet et al., 2018; Lelièvre et al., 2017; Matabos et al., 2012). In this study, we propose to use this technology for the first time to assess the population dynamics of a commercially-targeted species.

One of the best known groups of crustacean is the infraorder Brachyura (true crabs). They can colonize diverse environments and are found in a broad range of salinity (from freshwater to hypersaline >175‰ of normal (Gross, 1961; Yeo et al., 2008)), temperature (< 0 °C to 43 °C (Dawe and Colbourne, 2002; Edney, 1961)) and oxygen (supporting life in hypoxia (Levin, 2003; Ng et al., 2008)). They can be terrestrial or aquatic and colonize areas from 2,000 meters above sea level on mountains down to the abyssal depths (6,000 meters deep) (Ng et al., 2008). The biology and ecology of deep-sea crabs is mostly known from chemosynthetic environments, such as hydrothermal vents, because of the potential adaptations to

extreme environmental conditions (e.g. [Chausson et al., 2001](#); [Goffredi et al., 2014](#); [Hui et al., 2017](#); [Watsuji et al., 2015, 2017](#)). Few studies have focused on population dynamics, and these often target harvested species, whether as bycatch such as the portunid crab *Bathynectes piperitus* in Benguela ([Abelló et al., 1990](#)) and the red crab *Chaeceon affinis* in Faroes ([Lorance, 2007](#)) or targeted species as the red king crab *Paralithodes camtschaticus* ([ICES, 2010](#)) because of its high commercial value ([Dvoretzky and Dvoretzky, 2016](#)). Only a subset of those studies has focused on spatial structure at small scales and life-history characteristics (e.g. [Abelló et al., 1990](#); [Biscoito et al., 2015](#); [López-Abellán et al., 2002](#); [Martí-Trujillo et al., 2014](#)). Indeed, most studies have focused on estimation of biomass for management in the development of new fishery ([Defeo et al., 1991](#); [Masello and Defeo, 2016](#); [Perez et al., 2009](#); [Pezzuto et al., 2006](#)) and often suggested a need for increased knowledge of population dynamics ([Perez et al., 2003](#)).

In British Columbia (Canada), four species of crabs are commercially targeted: the Dungeness crab (*Cancer magister*), the red rock crab (*Cancer productus*), the golden king crab (*Lithodes aequispinus*) and the red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) ([British Columbia Marine Conservation Analysis Project Team, 2010](#)), all distributed at depths from shallow waters to 400 m ([Butler and Hart, 1962](#); [Rickets et al., 1968](#)). A decline in the Dungeness crab fishery in the 1990s encouraged the development of a new sustainable fishery along the Pacific coast of Canada ([Perry et al., 2005](#)) and the grooved Tanner crab *Chionoecetes tanneri* became a species of interest. Before industrial implementation, an initial review of knowledge on the biology and ecology of *C. tanneri* and its congeneric species *C. angulatus* identified numerous data gaps on the distribution, abundance, population structure, life history characteristics, and bycatch in existing fisheries ([Phillips and Lauzier, 1997](#)). As a result of subsequent trawl and trap surveys used to assess abundance and life-history features ([Boutillier et al., 1998](#); [Workman et al., 2001, 2002](#)), conservative commercial fishing quotas were set, and one area was closed to fishing as a control ([Perry et al., 2005](#)). Because of its potential as an emerging fishery, it is of great importance to better understand the distribution and population dynamics of *C. tanneri*.

The genus *Chionoecetes* includes four species from the Gulf of Alaska to northern Mexico ([Hart, 1982](#); [Pereyra, 1966](#); [Rathbun, 1925](#)): *Chionoecetes bairdi* and *C. opilio*, which occur in waters shallower than 450 m and *C. tanneri* and *C. angulatus* found from 458 m to 1784 m and from 1069 m to 3000 m, respectively ([Hart, 1982](#); [Pereyra, 1966](#); [Rathbun, 1925](#); [Workman et al., 2001](#)). Stages of maturity are depth-segregated, with adults living from 600 to 900 m depth ([Gillespie et al., 2004](#); [Keller et al., 2012, 2016](#); [Pereyra, 1966](#); [Workman et al., 2002](#)), and juveniles and subadults (immature with carapace width < 10 cm; [Keller et al., 2016](#)) deeper than 900 m (1200 m for *C. angulatus*).

Reproduction also impacts distribution through aggregative behaviors of adults in late winter (Pereyra, 1966; Workman et al., 2001). *Chionoecetes* crabs are opportunistic and feed on benthic invertebrates, including mostly amphipods, copepods, small members of their species, ophiuroids, clams, worms, and detritus (Phillips and Lauzier, 1997).

Since 2009, the Ocean Networks Canada (ONC) observatory has provided continuous interdisciplinary data from various locations off Vancouver Island (British Columbia, Canada), extending from coastal areas to the abyssal plain. One of ONC's research themes focuses on the study of benthic-pelagic coupling in Barkley Canyon, a mid-slope submarine canyon located in the Northeast Oxygen Minimum Zone (Dissolved Oxygen <0.5 mL/L). Recent studies reported the presence of *C. tanneri* from 550 to 1400 m depth in the region (Chauvet et al., 2018; De Leo et al., 2017; Doya et al., 2017). ONC cameras located between 800 and 1000 m depth on the axis of Barkley Canyon have revealed the presence of few adults and a large number of juveniles of *C. tanneri* at these depths (Chauvet et al., 2018; Doya et al., 2017). Barkley Canyon has been hypothesized to offer shelter for species with a high tolerance of hypoxia (Chauvet et al., 2018). The seasonal dynamics that characterized benthic communities in the canyon (Chauvet et al., 2018; Doya et al., 2017) could affect the behavior and dynamics of the crab populations in relation to change in environmental conditions or biotic interactions (e.g. predation, resource variability). Using available long-term, high-resolution data provided by ONC, this study aimed to demonstrate the use of imagery as an alternative method to study deep-sea species population dynamics. More specifically, the objectives were to: (i) describe the dynamics of the local population of *C. tanneri* and (ii) investigate how these dynamics relate to changes in environmental factors and/or life-cycle related behaviors. We expected that at depths > 890 m mainly non-mature *C. tanneri* would occur, particularly since this would be an area with few predators but sufficient food to allow their development. We also expected to observe seasonal arrival and departure of crabs following the reproductive migration pattern described in the literature (Jamieson et al., 1990; Pereyra, 1966; Workman et al., 2001). Our study used daily observations through video footage over a period of 2.5 years to measure abundance and size frequency of *C. tanneri*. Results will contribute to increasing biological knowledge useful for the sustainable management of this potentially commercial species.

2.6 Materials and methods

2.6.1 Sampling site

Barkley Canyon is ~ 42 km long with a maximum width of 8 km at the head and incises the continental margin 80 km west of Vancouver Island (British Columbia, Canada) from its shallower rim at ~ 400 m to the fan at ~ 2,200 m depth (Figure 3- 1).

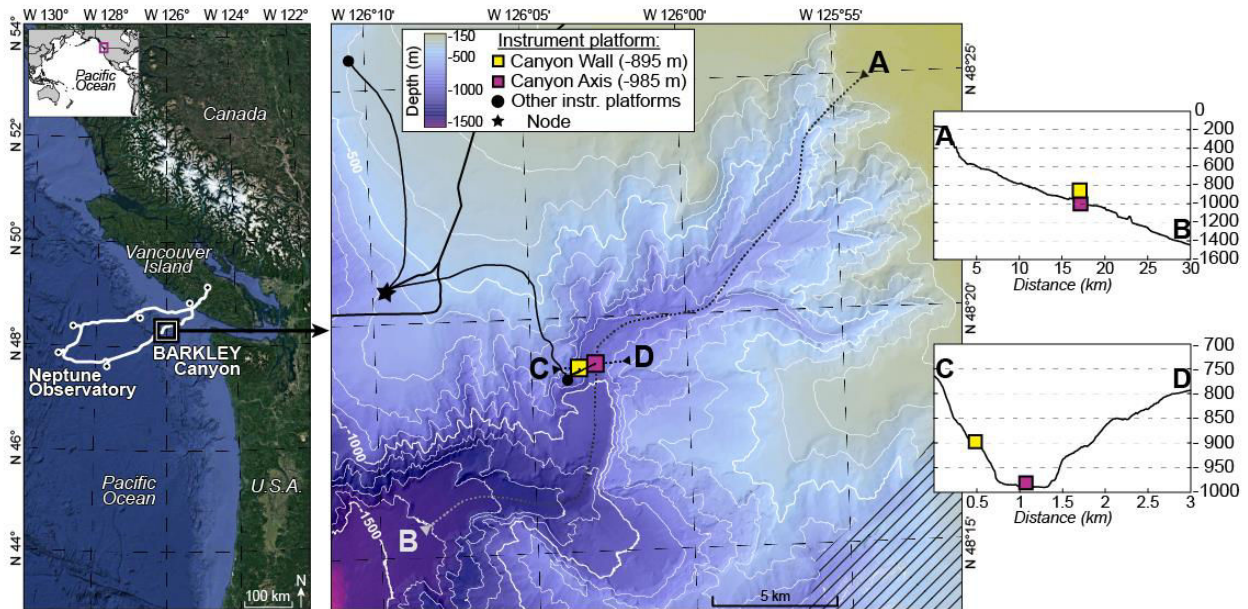


Figure 3- 1: Location map. Left panel: position of the observatory network Ocean Networks Canada. Right panel: Barkley Canyon with the sampling sites; axis is shown as the pink square and wall as a yellow square. Inset side: topography of transect traversing the canyon in length (A-B) and width (C-D)

The two sampling sites were located in the canyon axis (latitude: 48°19.0087'N, longitude: 126°03.077'W, depth: 985 m) at the ONC-designated pod 1 site and on the canyon wall (latitude: 48°18.8915'N, longitude: 126°03.4912'W, depth: 894 m) at the ONC-designated pod 4 and pod 3 sites. Pods are cabled platforms equipped with biological and physico-chemical sensors. For more details on cabled network specifications see [Juniper et al. \(2013\)](#).

2.6.2 Data collection

2.6.2.1 Faunal characterization

The crab *C. tanneri* (Figure 3- 2) was identified and enumerated in video sequences that were recorded with a color camera mounted on a motorized pan/tilt head allowing for a maximum of 360° sweep for 5 min, every two hours (60 min per day) (all videos are available at <http://dmas.uvic.ca/SeaTube>).

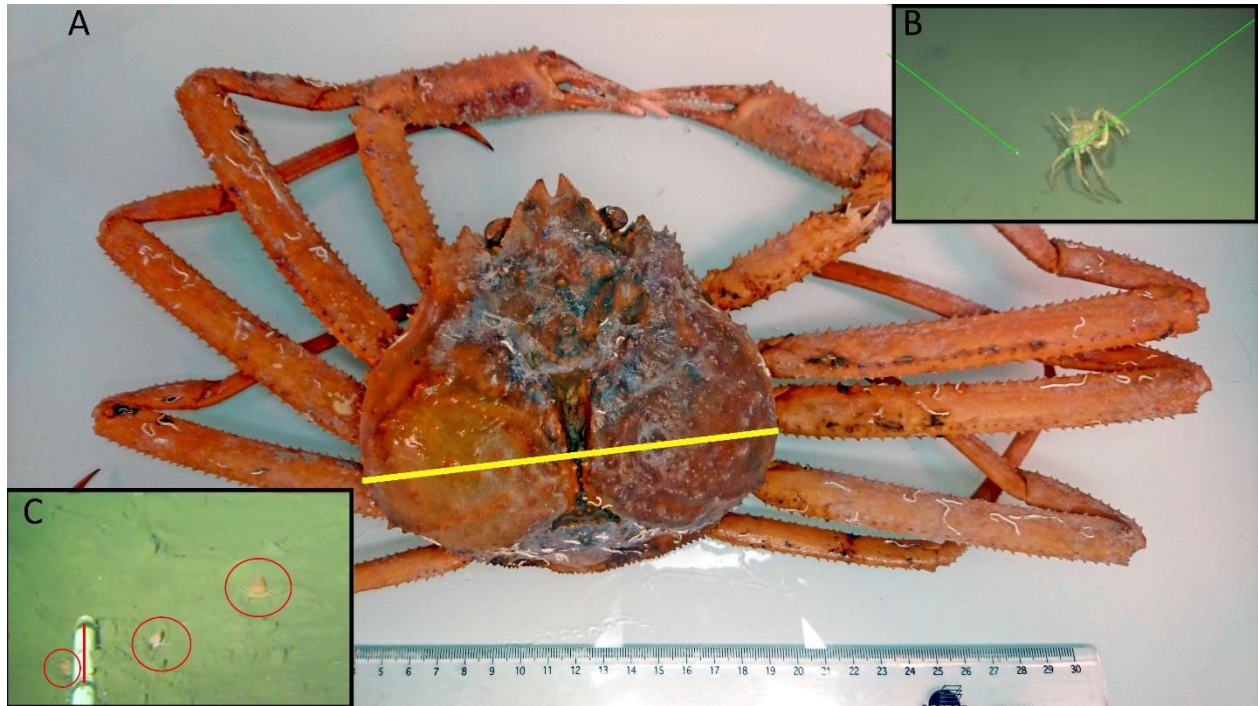


Figure 3- 2: A- Adult of *Chionoecetes tanneri* sampled with the ROV during the 2016 maintenance cruise at the wall (pod 3) at 890 m depth in Barkley Canyon (British-Columbia, Canada). The carapace width (yellow line) is 15 cm. B- Snapshot of this crab walking on the bottom before being sampled. C- Snapshot of a video record at the wall (pod3) station taken by the fixed camera showing two juveniles and one subadult (on the right) crab; the red line on the scaling ruler corresponds to 10 cm.

Illumination was provided by two Deep-Sea Power and Light variable intensity projectors. Because the pan and tilt limit settings for the camera were modified during annual maintenance cruises, the surface area covered by the camera varied between 3.9 m² and 9 m² over the study period (see details in Table 3- 1). From the 60 min of daily records, we analyzed the 5-minute record from 0800 to 0805 daily (which we refer to as a “sample”) from 12 June 2012 to 11 January 2015. This time window was chosen to minimize the number of gaps in the time-series. Previous research at the wall site suggests the absence of a diel or tidal rhythm for this species (Doya et al., 2014).

Table 3- 1: List of the characteristics of the camera systems deployed in Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from (i) 12 June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at pod1 at the axis and (ii) 26 July 2012 to 11 May 2013 at 894 m depth at pod3 on the wall.

Station	Cruises	Dates	Camera	Sweep angle	Surface
pod1	2012	12 June 12 to 11 May 13	AXIS P1347	360°	6.1 m ²
pod4	2012	26 July 12 to 11 May 13	ROS HD Inspector	180°	4.3 m ²
pod1	2013	12 May 13 to 15 Feb 14	Imaging	360°	9 m ²
		16 Feb 14 to 05 May 14		360°	7.2 m ²
	2014	11 May 14 to 11 Aug 14	Dragonfish	180°	6.1 m ²
		12 Aug 14 to 11 Jan 15		SubC	100°pan +45°tilt

Each video was viewed using VLC media player®. All visible crabs were counted and density (ind / m²) obtained by dividing the observed abundance by the surface area of the field of view. Because the footage quality was too low for precise measurement on the wall (pod 3), only individuals from the axis were measured. For one video sequence per week, snapshots (individual video frames) were taken to cover the total surface recorded during a single camera rotation using VLC 2.0.1©. All pictures were then overlapped with a perspective grid previously built using laser and referenced rulers with ImageJ© (Ferreira and Rasband, 2012) (Figure 3- 3). From August 2014 to January 2015, the change in tilt did not allow the creation of a precise perspective grid for most of the surface covered by the camera; thus, the surface area over which crabs could be measured with sufficient precision was reduced to 0.5 m². We measured carapace width, i.e. the greatest measurement across the branchial regions of the carapace excluding the lateral spines (Pereyra, 1966) (Figure 3- 2 and Figure 3- 3), in crabs with visible carapace. To validate whether a single video per week provided a representative sample of crab size and abundance, we collected daily samples during three non-consecutive weeks (15 to 23 of June and 01 to 05 of August 2012, and from 26 to 31 of January 2013) (chosen during phases of increase or decrease of crab density –results not shown-). Measurement accuracy (0.2 cm) was determined by sizing 10 crabs 10 times on 5 different snapshots.

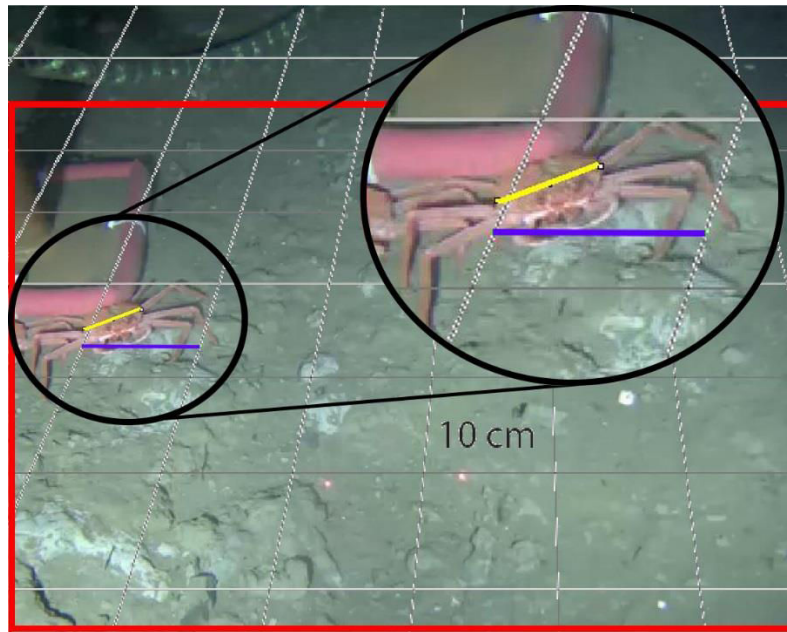


Figure 3- 3: Example of a snapshot taken at 985 m depth at the axis (pod1) of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) combined with the perspective grid (each square = 10*10 cm). The red square delimits the area where measurements were done with sufficient precision. The purple line represents a 10-cm vector and the yellow one the measurement of carapace width.

2.6.2.2 Environmental characterization

In a previous study, we showed that benthic environmental conditions were homogeneous over the study period with temperature ranging from 3.51 to 4.07 °C, oxygen concentration from 0.24 to 0.34 mL/L and benthic boundary layer current from 0 to 0.2 m/s (Chauvet et al., 2018). In addition, epibenthic community dynamics appeared to respond predominantly to changes at the ocean surface rather than bottom conditions (Chauvet et al., 2018).

Atmospheric pressure (dbar), significant wave height (m), and wind speed (m/s) were acquired by NBDC meteorological buoy 46206 on La Perouse Bank (Tofino, British Columbia, latitude: 48°50'24"N, longitude: 126°00'00"W, <http://www.ndbc.noaa.gov>) (Table 3- 2). Surface concentration of chlorophyll used for the analysis was provided as 8-day averages by MODIS, NASA Earth Observations (NEO) Goddard Ocean Color Group (<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov>) (Table 3- 2).

Table 3- 2: List of instruments acquiring environmental data in Barkley Canyon (British Columbia, Canada) including (i) hydrographic parameters on the seafloor at the axis of the canyon at pod1 station (48°19'N, 126°03'W) at 985 m depth, (ii) weather data from La Perouse buoy (48°50'N, 126°00'W, Tofino, British Columbia) and, (iii) sea surface chlorophyll concentrations from NASA satellites in a square surface around Barkley Canyon (45°56' to 50°05'N, 124°87' to 132°07'W). BBLc = Benthic Boundary Layer current.

Sampling	Instruments	Measured parameters	Sampling	Units
Sea-floor data	ADCP Jan-11 to Jan-15	Northward BBLc (Ubar)	10 sec	m/s
		Eastward BBLc (Vbar)	10 sec	m/s
		Temperature	10 sec	°C
Weather data	La Perouse Bank buoy Jan-11 to Jan-15	Significant wave height	1 hour	m
		Horizontal wind speed	1 hour	m/s
		Atmospheric pressure	1 hour	mbar
Sea-surface	NASA Satellites	Surface chlorophyll concentration	8 days	mg/m ³

2.6.3 Data processing

A Kruskal-Wallis test showed no significant differences in size between the weekly and daily samples (p -value > 0.2), confirming the accuracy of weekly sampling for representing the dynamics of size frequency.

Because size frequency distribution of individuals of *C. tanneri* displayed a multi-modal pattern, we assumed that the sampled population was composed of mixed cohorts. Histograms of size frequency distribution were analyzed as mixtures of statistical distributions for samples containing at least 40 individuals (18 samples fitted this restriction). Histograms of classes of size frequency were derived following the criteria described by Jollivet et al. (2000), with most size-classes having at least five individuals, the number of adjacent empty classes minimized, and an interval greater than the error of measurement. We determined the overlapping component distribution that gives the best fit to the histogram with the 'mixdist' package (Macdonald and Du, 2012; Macdonald and Pitcher, 1979) in R (R Development Core Team, 2016). Measurements made on juveniles and sub-adults sampled in Oregon (USA) (Tester, 1975) and British Columbia (Canada) (Gillespie et al., 2004) revealed 9 consistent modes between 1 and 10.5 cm (Table 3- 3). Input values in the function MIX can be used to test the validity of certain constraint parameters, here, the mean size for each cohort found in the literature. The test, which is based on the chi-square approximation to the likelihood ratio statistic, is considered valid as long as most of the intervals have expected counts of > 5. This allowed the identification of gamma components and their parameters (mean, sigma, estimated proportion), each corresponding to a different cohort.

The mean size and sigma given by averaging the results of the MIX analysis were used to define cohorts observed at the axis at 985 m depth (pod1) in Barkley Canyon. The entire set of observation dates was then decomposed following these cohorts and used in the ensuing analyses. The measuring accuracy of our method resulted in overlap of the smallest cohorts given in the literature. Thus, we pooled the first three cohorts (i.e. cohort 1, 2 and 3 in [Table 3-3](#)) as a single group, labeled cohort 1 thereafter.

Table 3- 3: In grey, mean size of subadults and juvenile of *Chionoecetes tanneri* cohorts from the literature based on trawl data of populations living in Oregon (USA) between April 1973 and March 1975 ([Tester, 1975](#)) and British Columbia (Canada) between 1999 and 2003 ([Gillespie et al., 2004](#)). In white, the parameters used to define the 5 cohorts of the juvenile population of *C. tanneri* in our study, measured weekly at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from 16 June 2012 to 11 January 2015.

Literature		This study		
Cohort names	mean size (cm)	Cohort names	mean size (cm)	sd
1	1	1	< 1.7	-
2	1.4			
3	1.8			
4	2.6	4	2.4	0.4
5	3.5	5	3.3	0.5
6	4.9	6	4.3	0.5
7	6.5	7	> 5.0	-
8	8			
9	10.5			

We computed the density time-series of each cohort and environmental factors with a Whittaker-Robinson (WR) periodogram to reveal potential periodicities. In the WR-periodogram analysis, time series are folded into Buys-Ballot tables with periods of 2 to a maximum of $n/2$, where n is the total number of observations. Amplitude is the underlying statistic used in this periodogram function and equals the standard deviation of the means of the columns of the Buys-Ballot table ([Legendre and Legendre, 2012](#)). The WR periodogram can handle missing values in the datasets. Prior to periodogram analyses, trends were removed after linear regression and residuals were used in the periodogram analysis. Some degree of caution is warranted in the interpretation as this type of periodogram also finds the harmonics of basic periods to be significant ([Legendre and Legendre, 2012](#)).

Each density time-series of each cohort was tested for auto-correlation using the Auto-Correlation Function (ACF) (library stats, R). Correlations among cohorts and between cohorts and environmental factors were tested using the Cross-Correlation Function (CCF) (library stats, R).

To identify potential groups of seasons/years in the local population, we used Principal Component Analysis to visualize the distribution of individual samples (i.e. densities of measured crabs for each observation date) on the first two principal axes. PCA was performed on Hellinger-transformed density data, preserving the Hellinger distance which is appropriate in Euclidean based multivariate methods. This transformation also mitigates the importance of zero-inflated data (i.e., to avoid inferring similarity between sites from double absences) (Legendre and Gallagher, 2001). This analysis suffered from a horseshoe distortion (Guttman effect) characterized as a one-dimensional ecological gradient that bent into an arch in axis 1 - axis 2 space. This type of distortion limits interpretation and is often due to the progressive change of samples along an environmental gradient (Legendre and Legendre, 2012). As an alternative method, we computed extended dissimilarities (De'ath, 1999), allowing us to generate an ordination where the sites are ordered more linearly along the gradient. The stepacross function in vegan was used to transform the dissimilarity matrix on which we applied a Principal Coordinate Analysis (PCoA) (Legendre and Legendre, 2012).

All statistical analyses were performed with R statistical software 3.3.2 (R Development Core Team, 2016).

2.7 Results

A total of 3,962 and 53,040 individuals were counted from 26 July 2012 to 11 May 2013 at the wall site (pod 3), and from 16 June 2012 to 11 January 2015 at the axis site (pod 1), respectively. At both sites, crabs feeding on dead congeners and empty shells were observed (Figure 3- 4). Densities of *C. tanneri* varied with time (from 0 to 144 /m² at the axis and 0 to 13 /m² at the wall) following a similar pattern at both sites during the overlapping sampling period (July 2012 to May 2013). A relatively unchanging density from July to October was followed by an increase reaching a maximum in mid-November 2012 (Figure 3- 5), in turn followed by a decrease to a minimum in December 2012. A second density peak occurred in mid-January 2013 at the wall (pod 3) to reach the same low values observed in the previous year.

At the axis site, in 2013, density displayed periodic peaks occurring in the end of February, April and July and from November to mid-January 2014. In 2014, again peaks were observed in April (small) and then in July, September, late November and January 2015 (Figure 3- 5). An unusually high number of individuals were observed walking in the same direction (144 ind/m²) on 11 January 2015 (Appendix). Whittaker-Robinson periodograms revealed 3 significant scales of periodicity at the axis: a broad ~ annual one (from 351 to 393 days), an intermediate one at ~ 7.5 months (from 210 to 239 days) and a fine one at ~ 2.5 months (from 72 to 73 days). Only a fine cycle of ~3.5 months (from 102 to 114 days) was detected at the wall, related to the shorter time-series available (maximum detectable periodicity is 6 months).



Figure 3- 4: Illustration of cadaver observed at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) in June 2013 (left picture) and September 2014.

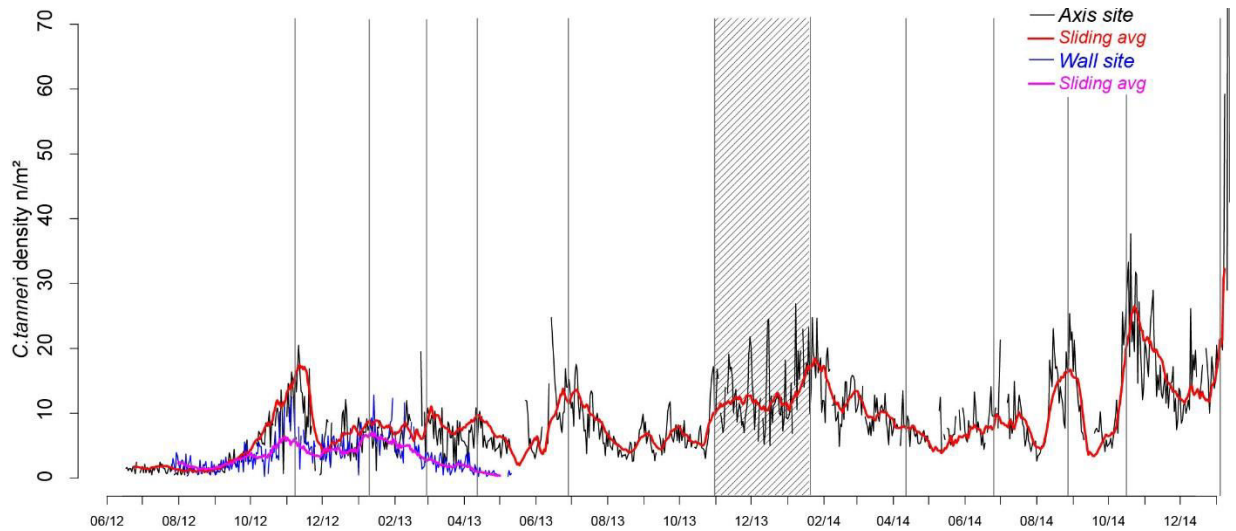


Figure 3- 5: Density time-series of *Chionoecetes tanneri* from 12 June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at the canyon axis/pod1 (black line) and from 26 July 2012 to 11 May 2013 at 894 m depth at the wall/pod3 (blue line) of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Density is in individuals per m², counted on 5-min video daily over the sampling period. Sliding averages over 15 days are indicated in red (axis) and pink (wall). Density peaks are highlighted using grey bars and the period of increasing density in winter 2013-2014 using striped rectangle.

Depending on the orientation of the camera and the surface area covered across the different recording periods (Table 3- 1), the proportion of crabs that could be measured varied over time. From June 2012 and February 2014, 35- 63% of the crabs counted on the images could be measured. Between August 2014 and January 2015 this proportion dropped to 18%. A total of 4,985 crabs were measured at the axis (pod 1) with an important arrival event of more than 150 individuals per m² the 11 January 2015. No crabs were measured at the wall because of low video quality. However, even if a temporal approach was not possible, with the addition of ROV video transects, we were able to identify adults, subadults (i.e. immature) and juveniles of *C. tanneri* at the wall (Figure 3- 2).

At the axis, mean size of the local population of crabs was 2.3 cm (SD= 1.1 cm; range: 0.1-12.0 cm) over the entire study period. More than 50% of the measured crabs were between 1.6 and 3.0 cm (Table 3- 4), corresponding to juveniles according to the literature (< 4.0 cm; Workman et al., 2002). Classes of crabs < 0.8 cm and > 5 cm contained fewer than 50 individuals. It is thus important to note that the full population structure was not detected at this site. MIX analysis showed that not all cohorts were present in each sample (Table 3- 4 and Figure 3- 6). However, except for the first and the last one ($\mu = 1$ cm and $\mu = 6$ cm, respectively), each cohort was present in at least 5 out of the 18 samples tested and was represented by

> 50 individuals in total (Table 3- 4). Seven cohorts were detected overall (Table 3- 4, last 3 lines) and while the proportion of the population in each cohort varied with time, the most frequently represented size classes had mean sizes of 1.4, 1.8 and 2.5 cm. Our results corroborated the mean size published in the literature for the 5 first cohorts with mean sizes of 1, 1.4 and 1.7 (these 3 grouped for our analyses), and 2.4 and 3.3 cm (Table 3- 3, and Figure 3- 6). The next two cohorts were smaller than in the literature, at 4.3 instead of 4.9 cm and 5.8 instead of 6.5 cm. Because of the low abundance of individuals > 5 cm, the three last modes were also grouped into cohort 7 and corresponded to subadults following the literature [immature crabs with CW between 4.0 and 10.0 cm (Workman et al., 2002; Keller et al., 2016)] (Table 3- 4).

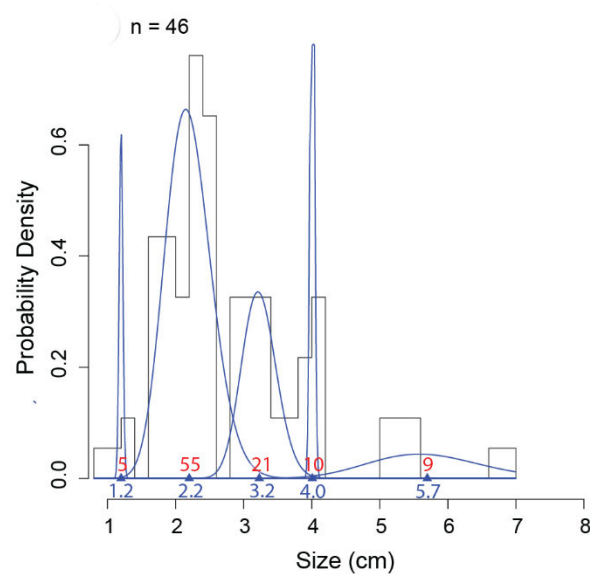


Figure 3- 6: Example of MIX analysis on one sampling date (22 February 2013), representing the probability density histograms of carapace width of the 46 measured individuals at 985 m depth at the axis (pod1) of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Blue lines represent the gamma distribution of each cohort identified using mixdist package in R. Triangles and blue numbers indicate the mean size of cohorts, and red numbers indicate the estimated proportions in each distribution. Validity of the model was verified with an ANOVA: Df = 14; Chisq = 18.335 Pr(>Chisq) = 0.192.

Table 3- 4: Results of MIX analysis conducted on carapace width of *Chionoecetes tanneri* (for $n > 40$) from 16 June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Mean size (μ) was used as constraint parameter based on mean size of each molt reported in the literature (Table 3- 3). Validity of the model is verified with an ANOVA. "n" stands for the number of individual measured. Modes correspond to the different cohorts. Cohorts 1, 2, 3 were grouped for further analysis (see text for details).

Date	n	Cohort parameters	Modes n°							ANOVA (mixdist)		
			1	2	3	4	5	6	7	X ²	Pr(>Chisq)	df
14/10/2012	66	$\mu \pm \sigma$		1.2 ± 0	1.9 ± 0.2	2.4 ± 0	3.4 ± 0.5		5.1 ± 1.3	17.882	0.212	14
		proportion		4	25	26	32		13			
11/11/2012	153	$\mu \pm \sigma$	1 ± 0	1.5 ± 0.2		2.5 ± 0.5				5.27	0.728	8
		proportion	10	75		15						
09/12/2012	63	$\mu \pm \sigma$		1.6 ± 0.4		2.6 ± 0.4		4.2 ± 0.3		12.218	0.271	10
		proportion		60		35		5				
20/01/2013	41	$\mu \pm \sigma$			1.8 ± 0.6	2.9 ± 0.2	3.3 ± 2			9.814	0.457	10
		proportion			28	60	12					
15/02/2013	67	$\mu \pm \sigma$				2.5 ± 0.4	3.1 ± 0.4	4.2 ± 0.1	5.3 ± 0.4	9.172	0.102	5
		proportion				45	46	4	5			
11/04/2013	55	$\mu \pm \sigma$			1.7 ± 0.4		3.0 ± 0	3.8 ± 0.2		10.648	0.3	9
		proportion			86		6	8				
23/05/2013	46	$\mu \pm \sigma$			1.9 ± 0.4		3.3 ± 0.3	4.9 ± 1.2		39	0.672	44
		proportion			47		32	21				
26/06/2013	43	$\mu \pm \sigma$			2.1 ± 0.5	2.6 ± 0.1	3.5 ± 0.1	4.2 ± 0.1		25.672	0.266	22
		proportion			75	14	7	4				
23/09/2013	41	$\mu \pm \sigma$		1.5 ± 0.3		2.3 ± 0.2	3.2 ± 0.3	3.8 ± 0		5.675	0.578	7
		proportion		27		51	18	4				

27/10/2013	40	$\mu \pm \sigma$		2.4 ± 0.5	3.1 ± 1			21.844	0.827	29
		proportion		62	38					
13/11/2013	44	$\mu \pm \sigma$		2.6 ± 0.5	4.8 ± 0.7	10.1 ± 0.2		41.684	0.907	55
		proportion		90	7	3				
22/01/2014	62	$\mu \pm \sigma$		2.2 ± 0.4	2.9 ± 0.2	3.8 ± 0.5	$6.81 \pm 0;$	30.853	0.3724	29
		proportion		43	18	34	5			
27/02/2014	45	$\mu \pm \sigma$	$1 \pm$	2.4 ± 0.6	4.1 ± 0.4			7.288	0.923	14
		proportion	4	92	4					
09/04/2014	56	$\mu \pm \sigma$		1.8 ± 0.1	2.7 ± 0.3	4.3 ± 0.4		15.087	0.179	11
		proportion		62	29	9				
21/05/2014	46	$\mu \pm \sigma$		1.6 ± 0.2	2.5 ± 0.5	4.2 ± 1.2		18.351	0.863	26
		proportion		40	42	18				
02/07/2014	74	$\mu \pm \sigma$		2.6 ± 0.7	4 ± 0.4	5.8 ± 0.4		16.506	0.685	20
		proportion		63	24	13				
11/01/2015	46	$\mu \pm \sigma$		1.7 ± 0.5	2.4 ± 0.2	3.4 ± 0.4	5.8 ± 0.2	9.912	0.271	8
		proportion		56	27	15	2			
		Mean (μ)	1.0	1.4	1.7	2.4	3.3	4.3	5.8 ; 11.2	
		Mean	0.1	0.2	0.5	0.4	0.5	0.5	0.4 ; 0.2	
		Total n	17	166	235	355	128	59	27	

Population density was divided into corresponding cohorts over time (i.e. for each sample), using the parameters defined for each cohort by MIX analysis (Table 3-4). At the beginning of the study period, from June to December 2012, cohort 1 dominated at more than 60 % of the population (Table 3-4, Figure 3-7). Subsequently, a pattern emerged of alternating small juveniles (cohort 1) dominating in spring and larger juveniles (cohorts 4 and 5) dominating in summer (Table 3-4 and Figure 3-7). More precisely, the density peaks observed in April in 2013 and 2014 were attributable to the arrivals of cohort 1 (Figure 3-5 and Figure 3-7) while the peaks in July in 2013 and 2014 were due to cohorts 4 and 5. In fall 2012 and 2014, cohort 1 dominated, while in fall 2013 cohort 4 and 5 did (all high densities occurred in November). In winter, the peaks in density observed between January and March in 2013, 2014 and 2015 were attributable to cohorts 4 and 5 (Figure 3-7 and Table 3-4). The proportion of large juveniles and subadults (cohorts 6 and 7) peaked at > 10% in October 2012, late May and mid-November 2013, and late May and July 2014 (Table 3-4, Figure 3-7). The smallest cohorts displayed a significant periodicity at 5.5 months, while cohorts 4 and 5 displayed significant periodicity at 1 month, 9 months and 12 months.

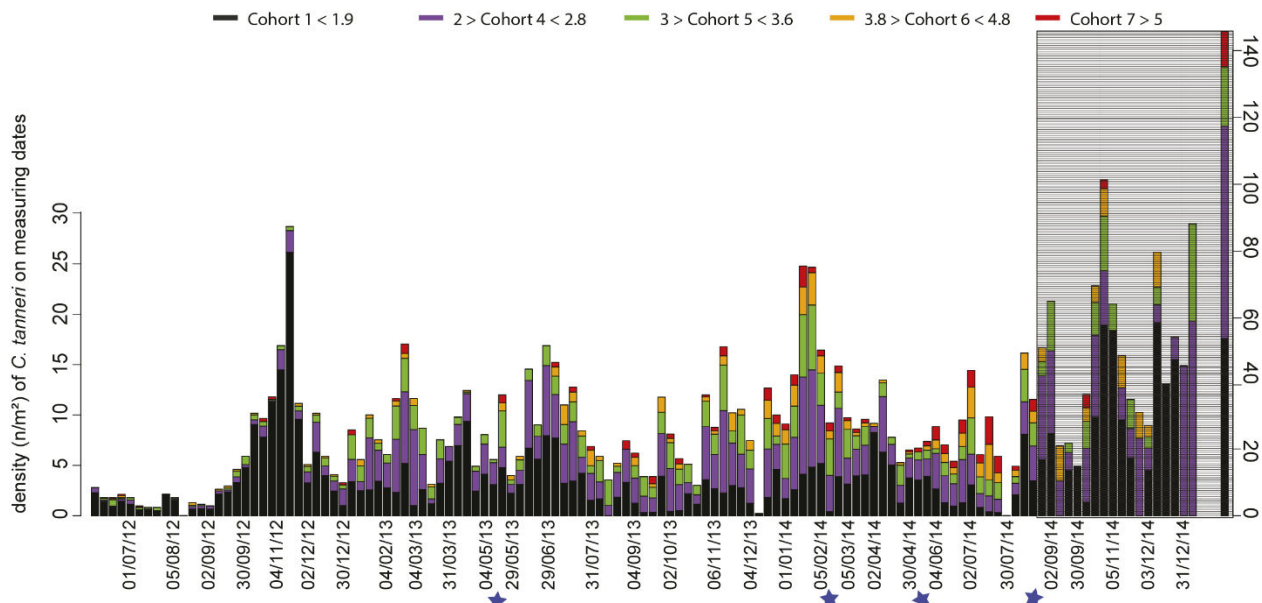


Figure 3-7: Time-series of the density of each cohort of *Chionoecetes tanneri* measured on each observation date. Measurements were made from 16 June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at the axis site of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Colors represent the proportion of each cohort. Blue stars indicate dates when camera parameters were changed. In grey, the time period for which the proportion of crabs that could be accurately measured was low compared to the total number of crabs in the images (small surface sampled for accurate measurements). Please note that for the last date (11 January 2015), a different scale is used.

Auto-correlation functions revealed significant correlations for each cohort for all consecutive weeks (significant correlations for lags from 1 to 2 weeks). Cohort 1 was also significantly auto-correlated with a lag of ~5 months, and cohort 4 with a lag of 1.5 months (data not shown). Large juveniles and sub adults from cohorts 4, 5, 6 and 7 were all cross-correlated with no lag (Table 3-5). Negative lags of 2.5 to 7 months between consecutive cohorts might reflect growth and molting of individuals over time. For example, an increase in the smallest juveniles could lead to an increase of cohort 4 and 5 with a lag of 2.5 months (Table 3-5). Other positive lags (i.e. occurrence of bigger crabs leading to an increase of smaller crabs) were significant but could not be interpreted biologically. These correlations are more likely a consequence of covariance related to the annual cycle detected within each cohort.

Table 3- 5: Results of the ccf analysis performed between cohorts of juveniles of *C. tanneri* sampled with a stationary camera from June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (BC, Canada). Cor indicates the direction of the correlation. When cohort (x) and cohort (y) were correlated at a negative lag, then x could influence y at that lag. When cohort (x) and cohort (y) are correlated with a positive lag, then y could influence x at that lag. Lag of 0 represents autocorrelation

Cohort (x)	Cohort (y)	Lag (months)	Cor	Lag (months)	Cor	Lag (months)	Cor	Lag (months)	Cor
1	4	0	+	-2.5	+				
	5	0	+	-2.5	+				
	6					-5	-		
	7			-2.5	+				
4	5	0	+	3	+				
	6	0	+	-7.5	+	1 :3	+	6.5	+
	7	0	+			3	+	6	+
5	6	0	+	-4	+	-1	+	6.5	+
	7	0	+	-4	+				
6	7	0	+	-6.5	+	-4	+	5 :6	+

The absence of correlations between cohort 1 and the largest cohorts is also supported by PCoA (Figure 3- 8), which explained 83% of the variance. Cohort 1 was negatively correlated and cohorts 4, 5, 6 and 7 were positively correlated with the first axis, which showed a gradient of observations from 2012 to 2014-2015 (from left to right). Cohort 4 was positively correlated and cohorts 6 and 7 were negatively correlated with the second axis. This analysis confirmed the association of Cohort 1 with 2012, cohorts 4 and 5 with 2013 and cohorts 6 and 7 with 2014.

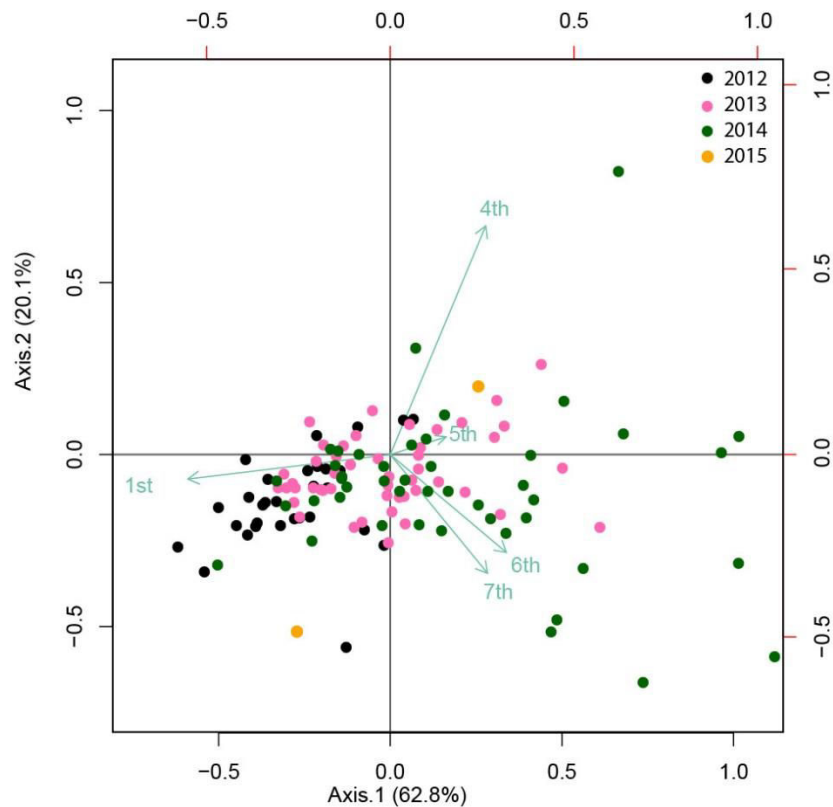


Figure 3- 8: Biplot of PCoA (Principal coordinate analysis) ordinating the transformed distance matrix generated from Hellinger-transformed density of *Chionoecetes tanneri* measured from 16 June 2012 to 06 August 2014 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Cohorts were considered as variables for each sample or observation date. The first and second axis explained 63 % and 20 % of the variance, respectively.

Increases in density of cohorts 1 and 6 after 3.5 months, and of cohorts 4, 5 and 7 after 6 months were correlated with an associated increase in chlorophyll concentration (Table 3- 6). Similarly, the densities of the three first cohorts were positively correlated with increases in wave height and wind speed. The other tested environmental parameters (in situ parameters) were also significantly correlated but with a very low coefficient and were thus not shown ($ccf < 0.25$).

Table 3- 6: Results of the ccf analysis performed between cohorts of juveniles of *C. tanneri* and environmental parameters. *C. tanneri* were sampled using a stationary camera from June 2012 to 11 January 2015 at 985 m depth at the axis of Barkley Canyon (BC, Canada). Concentration in surface chlorophyll (mg/L) was obtain with NASA satellites and MODIS model. Wave height, wind speed and. Cor indicates the direction of the correlation. As the environment is used as a predictor, only the negative lag are shown.

Environment	Cohort	Lag (months)	Cor	Lag (months)	Cor	Lag (months)	Cor
Chlorophyll	1	0	-	-3.5	+		
	4					-6	+
	5					-6	+
	6	0	+	-3.5	+		
	7	0	+			-6	+
Wave height	1	0	+	-1.5	+		
	4	0	+	-4.5	+		
	5	0	+				
Wind speed	1	0	+				
	4	0	+				
	5	0	+	-4.5	+		
Atm. Pressure	1	0	-			-5	+
	4	0	-			-6	+
	6	0	+	-4.5	+		
	7	0	+				

2.8 Discussion

In this study, populations of juvenile crabs from 900 to 1000 m depth in Barkley Canyon, British Columbia, were studied at daily to weekly scales over two years using imagery data. To our knowledge, this paper presents the first study on the population dynamics of any deep-sea species using an imagery approach, enabled by the development of deep-sea observatories such as Ocean Networks Canada. Previous population dynamic studies of deep-sea species were all dependant on trawl sampling (Devine et al., 2006; Francis and Clark, 2005; ICES, 2013; Laurenson et al., 2001; Martinelli et al., 2013) or, rarely, using a towed camera (Campbell et al., 2009; Tuck et al., 1997). Fishing techniques (trawls, traps) are impractical for continuous sampling and are destructive for the populations and the environment. The non-destructive nature of the observatory and the fine temporal resolution over the long term open promising and new research avenues for studying deep-sea populations.

Crabs observed at 1000 m depth in Barkley Canyon measured from 10 to 120 mm, with 95 % of them being juveniles (Carapace Width (CW) 1-40 mm). The main difference between results from the wall (900 m depth) and the axis (1000 m depth) sites was the sporadic presence of adults at the shallower wall site (personal observation), while only juveniles and sub-adults occurred on the axis. These observations were consistent with the known depth distribution of this species (Boutillier et al., 1998; Jamieson et al., 1990; Keller et al., 2012; Pereyra, 1966; Tester, 1975; Workman et al., 2001).

Seven of the 9 cohorts of juveniles to sub-adults described in the literature were observed in this study (Gillespie et al., 2004; Tester, 1975). Most crabs belonged to cohorts 1 to 4 (maximum width observed ± 2 to 3 cm) suggesting that as juveniles grow into larger cohorts they migrate to alternative areas, probably shallower to reach the adult populations living between 600 and 900 m depth (Gillespie et al., 2004; Workman et al., 2001). Mean sizes for cohorts 1 to 4 coincided with those estimated from trawl data while mean sizes for cohorts 5 to 7 were slightly smaller (Gillespie et al., 2004; Tester, 1975). The smaller size of the larger cohorts could be due to a bias in the measurements, or it may indicate the departure of the larger crabs of the cohort from the area. A size threshold or trade-offs in energy allocation might prevent the smaller crabs from undertaking their migration. The axis of the canyon is located in the core of the North Pacific Oxygen Minimum Zone, characterized by stable and severely hypoxic dissolved oxygen level and temperature, severe hypoxia ($\mu = 0.3$ mL/L) and stable cold temperature (3.7 °C) throughout the year (Chauvet et al., 2018). Juveniles of decapods develop different strategies to respond to hypoxia (Alter et al., 2015) and growth tends to be higher in warmer water for cold-water species of crabs (Siikavuopio and James, 2015). In our study, the larger juveniles probably left the area to more oxygenated and warmer habitats to enhance their growth. Conversely, small juveniles might aggregate at depths, in the core of the OMZ, to avoid predators (Workman et al. 2001), for example the thornyhead *Sebastolobus alascanus* (which is absent in the axis of the canyon, but present at 400 m depth in the near-slope - P. Chauvet, personal observation). Alternatively, the smallest juveniles may aggregate away from adults, as this species is known for cannibalism (Phillips and Lauzier, 1997). This latter hypothesis is supported by the observation of a small increase of juveniles at 1000 m depth in April, when adults migrate down to 800 m depth to reproduce.

Our observations provide some insights into the patterns in molting and recruitment for *C. tanneri* inhabiting the area. However, we could not resolve the first molting steps described in previous studies (Gillespie et al., 2004; Tester and Carey, 1986) because we pooled at least 3 cohorts, as defined in the literature, into our cohort 1. *C. tanneri* recruits at various depths (Keller et al., 2012; Lough, 1975), and ontogenetically migrates to depths deeper than 900 m (Gillespie et al., 2004; Workman et al. 2001). This pattern is consistent with our observations of mass arrival events in the end of fall in each year (i.e. November) and confirmed by the high abundance of juveniles at 890 m depth at the gas hydrate site of Barkley Canyon over the winter in 2013 (Doya et al., 2017). Except for 2014, the density peaks in Fall corresponded to cohorts 1 - 3 (< 1.9 cm) while the major aggregations observed in February consisted mainly of cohort 4 (between 2 and 2.8 cm). The timing between these two major aggregation events coincides with the ~3-month and annual periodicities underscoring the evolution of density at both the wall and axis sites.

Our observations corroborate the known reproductive cycle of *C. tanneri*. Mature females aggregate at 500 - 1200 m depth to spawn by the end of winter (Keller et al., 2012). Females then aggregate with males at 600-800 m depth in April to mate (Gillespie et al., 2004; Jamieson et al., 1990). Larval recruitment occurs in June-July at a size of ~0.4 mm (Tester and Carey, 1986). Trawl surveys conducted from 300 to 1200 m depth in southern Oregon revealed the presence of individual ≈1 cm in April, 1.4 cm in August, and 1.9 cm in October-November, as we did (Tester and Carey, 1986). The 2.5-month lag correlation between cohort 1-3 (< 1.9 cm) and cohort 4 (2 - 2.8 cm) could reflect the time lag between two molts, as observed between November 2012 and February 2013. The major aggregations observed in February are likely a result of gathering behavior for molting (e.g. Dew, 2010). Based on our correlation results, an additional 13.5 months were required to grow from cohort 4 to cohort 7 (from 3 cm to >5 cm). With a total of ~20 months being required to develop to a juvenile of 2.7 cm (i.e. cohort 4) from the egg (Tester & Carey, 1986), our results indicate that 2 years and 9 months are needed to grow from the egg to a juvenile of 5 cm (biggest juveniles observed in our study), 1 or 2 molts away from being an adult, which is in agreement with the conclusions of Gillespie et al. (2004) for British Columbia (Canada). The population of juveniles we observed is thus composed of recruits of the year and juveniles from the two previous years (Figure 3-9). The biggest individuals observed at the end of our time-series, i.e. cohorts 6 and 7, might thus correspond to small individuals from cohort 1 to 3 from the fall 2012 event. This is further supported by the observation of molting as empty carapaces at different times of the year (visible on imagery in June and early August 2013 and in early July, August and during all September 2014; Figure 3-4).

Our study confirms the known annual reproductive cycle of *C. tanneri*, by analyzing each cohort separately. The annual periodicity will inherently lead to significant correlations among the different cohorts at different time lags. However, the proportions of each cohort present during aggregation events varied strongly within and among years. Associated high intra- and inter- annual variability in the density of crabs can be attributed to the interactions of multiple factors such as environment, internal rhythms, biotic interactions within and among cohorts (e.g. predation, competition, molting) and interactions with other species (e.g. predation). The influence of the surface ocean conditions can partly explain the large fluctuations. For example, the peak density in July 2014 could be a consequence of the surface spring bloom that would have increased the input of food to the canyon floor (Chauvet et al., 2018). The number of individuals in cohorts 6 and 7, along with the population mean size of carapace width, significantly increased over the entire period of study. While a decrease in recruitment, as previously observed by Keller et al., (2012), could account for a higher proportion of larger cohorts, an increase in food input from the surface related to unusually higher concentrations in surface chlorophyll above Barkley Canyon starting in 2013 (Figure 3- 2, Appendix; Chauvet et al., 2018), could have supported faster growth and/or delayed the migration of the largest juveniles. This latter explanation is supported by the significant correlation between surface chlorophyll and increases in the density of crabs at different time lags for all cohorts. Positive correlation with weather conditions and surface chlorophyll concentration supported the hypothesis that, at the juvenile population scale, annual changes in abundance are mainly related to surface production. Keller et al., (2012) found a significant link between the depth distribution of *C. tanneri* and the PDO index (recognized index of climate variability for the California Current System; Schwing et al., 2009), showing that tanner crabs tend to be deeper when surface waters are more productive.

While our study has demonstrated the potential of a deep-sea observatory as a novel method to study population dynamics of deep-sea species, using imagery to quantify the structure of benthic communities has certain limitations. The small sampled area of the seafloor (maximum of 9 m²) constrains the spatial scale of the study and caution must be taken in extrapolating interpretations. Camera angle can bias measurements (i.e decreased precision in small sized objects) unless a 90°-downward looking camera, orientation, is used; however, this orientation would result in an even smaller sampled surface area. The change in camera angle over our sampling period was also a source of variability, even if, according to our data, temporal breaks in the change of community structure did not coincide with dates of maintenance cruises when the camera angle was changed (Chauvet et al., 2018). The instrumentation structure itself can attract crabs (Santelli et al., 2013) in the area through a “reef-effect”. However, Vardaro et al., (2007) suggested that studies in the deep-sea using time-lapse cameras are likely not impacted by aggregative

behaviors. Moreover, the white light used during recordings is known to not influence the behavior of another species of the genus *Chionoecetes* (Watanabe, 2002). Further, since the first deployment was in 2009 or 2010, we expect that any effect of infrastructure would have stabilized by 2012 and that temporal changes corresponded to real biological changes (Matabos et al., 2012). Lastly, depending on the quality and the zoom of the camera, taxonomic identification from imagery remains an issue and is complicated when not validated by the physical collection of individuals (e.g. Cuvelier et al., 2012; Henry and Roberts, 2014; Williams et al., 2015). In our case, we did not sample juveniles of *C. tanneri* and the identification of the smallest crabs was based on the visual identification of individuals with a size > 4 cm and the collection of adults in the area. In this area and at those depths, the only confusion possible could have been with *C. angulatus* (Pereyra, 1966; Rathbun, 1925). Several studies strongly suggest that only *C. tanneri* colonizes this site, and juveniles of *C. angulatus* are located deeper, between 1069 and 3000 m (Chatzievangelou et al., 2016; Doya et al., 2017; Hart, 1982; Jadamec et al., 1999; Thomsen et al., 2017; Workman et al., 2001). Local specialists supported this taxonomic identification.

Even if the use of imagery has certain limitations, we used this novel approach for the first time in the analysis of the dynamics of deep-sea populations. We were able to confirm the hypothesis of ontogenic migration for this species and detect with accuracy (i.e. 0.2 cm) the cohorts within the population. Our results brought further insight into the timing of departure of the biggest juveniles from the 1000 m depth and inter-molt periods. Finally, our findings suggest a strong link between the population dynamics and surface conditions with a potential impact of surface blooms on migration patterns of *C. tanneri*.

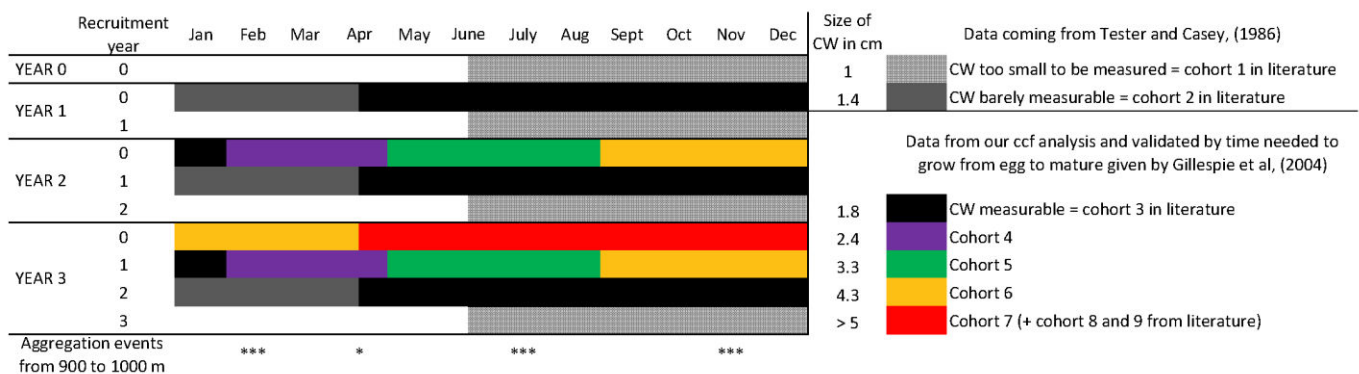


Figure 3- 9: Using data from Gillespie et al. (2004), Keller et al. (2012), Tester and Carey, (1986) and this study, we reconstructed the probable development cycle of one cohort from its recruitment (year 0) to its maturity stage (year 3). Each year, the first generation (arrived at year 0) has molted in next cohorts and is mixed with the recruits of the year (e. g. for year 1, recruitment year 1). Year 3 would thus be a representation of what was observed at 1000 m depth in Barkley Canyon axis (British Columbia, Canada).

2.9 Acknowledgments

We are grateful to all PIs of ONC for accessing their temporal data. Funding for the Barkley Canyon instruments and installation was provided by the Canada Foundation for Innovation and the British Columbia Knowledge Development Fund. This research was supported by the « Laboratoire d'Excellence » LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the IFREMER and the region of Brittany. Authors are also very thankful to Dr Greg Workman, and Dr Aimee Keller and the survey team who helped to identify taxa. Karen Douglas provided the bathymetry data used by Dr Ronan Autret to build the map of Barkley Canyon.

3 Synthèse des résultats de l'étude et perspectives :

Dans les rares cas où les scientifiques ont étudié la dynamique de population d'une espèce vivant dans les profondeurs, les méthodes d'échantillonnages étaient souvent destructrices (chalut) (p. ex. [Company et al., 2008](#); [Devine et al., 2006](#); [Francis and Clark, 2005](#)), et limitées en résolution temporelle, avec un échantillonnage au mieux mensuel (p. ex. [Keller et al., 2012](#); [López-Abellán et al., 2002](#)). L'originalité de ce travail se définit dans l'utilisation, pour la première fois, de données provenant d'un observatoire avec une fréquence d'échantillonnage journalière sur une période de 2 ans et demi. Grâce à cet outil, il a été possible de décomposer en cohortes la population de crabes tanneurs *Chionoecetes tanneri* vivant dans l'axe du canyon. Nous avons également pu expliquer par le cycle de vie de l'espèce une partie de la variabilité temporelle observée dans ses densités. L'intégration en parallèle des données environnementales a amené une réflexion sur l'influence de l'apport nutritif depuis la surface sur cette variabilité temporelle.

La densité de *C. tanneri* évolue de la même manière dans l'axe du canyon (-985 m) et sur le mur (-890 m) nous incitant à penser qu'un lien fort existe entre les populations de ces deux sites ou bien qu'il s'agit d'une seule et même population. Sur l'axe, cette population se décompose en 7 cohortes, dont la plus petite visible à l'écran avait une largeur de carapace moyenne égale à 1 cm, et dont la plus large faisait en moyenne 5,8 cm. Les crabes de cette communauté sont donc en majorité des juvéniles (< 40 mm ([Workman et al., 2002](#))), et l'on soupçonne une migration vers les zones moins profondes des individus sub-adultes (40 < taille < 100 mm ([Keller et al., 2016](#); [Workman et al., 2002](#))). Le travail de [Gillespie et al. \(2004\)](#), a estimé à environ 3 ans le temps pour un individu d'évoluer de l'œuf au stade mature. [Tester and Carey Jr \(1986\)](#) ont, de plus, estimé à 20 mois le temps nécessaire pour passer du stade embryonnaire à un crabe de 2,7 cm (cohorte n°4). En complément de ces travaux, nous avons calculé une moyenne de 2.5 mois entre les cohortes 3 et 4 (1,9 à 2,7 cm) puis 3, 4 et 6.5 mois entre les cohortes 5, 6 et 7 (respectivement). Ce calcul basé sur la corrélation croisée entre les densités de chaque cohorte et les preuves de mues sur le site (carapaces vides et cadavres) a permis non seulement de confirmer les précédentes observations ([Gillespie et al., 2004](#); [Keller et al., 2016](#); [Tester and Carey Jr, 1986](#)) mais également de compléter des connaissances manquantes. La population de juvéniles de *C. tanneri* vivant dans l'axe du Canyon de Barkley est donc un assemblage de 4 cohortes différentes, les individus appartenant aux cohortes 3 et 4 de la littérature étant nettement plus abondants que les autres. Les différentes échelles de variation temporelle observées dans la population sont donc vraisemblablement une composition de différents signaux liés au cycle de vie de l'espèce.

En effet, les pics de densités semblent liés, pour l'échelle d'environ 1 an \pm 20 jours, au recrutement ayant lieu chaque année (\pm 365 jours), et pour les échelles autour de 2, 5 et 7 mois \pm 15 jours aux phénomènes de rassemblement pendant les périodes de mues. Cette étude a également permis de constater une possible synchronisation des rassemblements de crabes juvéniles avec la production de chlorophylle de surface. Le décalage de 3 mois observé entre les pics de chlorophylle et les pics de densité de certaines cohortes correspondrait au temps d'arrivée, sous une forme assimilable par les crabes juvéniles, des nutriments issus des efflorescences de surface. La sédimentation des diatomées provenant de ces efflorescences est connue pour favoriser une production saisonnière planctotrophique ainsi qu'une accumulation de détritus sur le fond (Billett et al., 1983). Ces processus pourraient être à l'origine de l'arrivage massif de copépodes observés au début de l'automne par De Leo et al. (2018). Bien que nous n'ayons pas d'information particulière pour les juvéniles, *C. tanneri* se nourrit en général de petits invertébrés benthiques ou benthopélagiques tels que les copépodes ainsi que d'ophiures, de bivalves et de détritus organiques (Phillips and Lauzier, 1997). Ils pourraient ainsi bénéficier de cette source majeure de nourriture au début de l'automne. Ces agrégations de crabes juvéniles, proies de plusieurs espèces telles que le charbonnier *A. fimbria* (Laidig et al., 1997) très présent dans la région (Doya et al., 2014; Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014), ont pu attirer ces prédateurs qui ont, dès lors, régulé ces pics de densité.

La part de la variation temporelle liée au cycle de vie des espèces dans la variation de la population est donc très importante. Dans le cas présent, l'influence de l'environnement sur la population serait plutôt liée à une synchronisation du cycle de vie de l'espèce sur des cycles environnementaux prévisibles tels que la production saisonnière de surface (p. ex. Daan and Aschoff, 2001; Refinetti, 2012; Sbragaglia, 2015). En effet, les variations océanographiques et climatologiques de surface temporisées par la couche d'eau épaisse de 1000 m, et les amplitudes faibles de variations de l'environnement *in-situ* ne semblent pas suffire à influencer directement la population. Un changement environnemental plus important, telle que la forte anomalie positive de la température de surface observée à partir de l'hiver 2013 (Bond et al., 2015; Peterson et al., 2016) pourrait avoir impacté cette espèce. Cela expliquerait l'évènement de migration extraordinaire observé en janvier 2015 au cours duquel plus de 500 crabes ont été comptés. Cependant, cette hypothèse doit être considérée avec un certain recul car (i) les mécanismes en jeu ne sont pas connus et (ii) la faible surface d'échantillonnage restreint les chances de capter ces évènements migratoires qui, s'ils arrivent tous les ans, ont pu passer hors du champ de la caméra. Ces questions en suspens montrent la nécessité de continuer la surveillance de cette population et plus généralement d'agrandir les échelles spatio-temporelles d'observation des populations vivant dans l'océan profond.

Les patrons similaires dans la variation de la densité des populations de *C. tanneri* du mur et de l'axe ainsi que la confirmation de la faible influence de l'environnement sur ces populations soulèvent des questions quant à la généralisation des cycles temporels observés dans la communauté de l'axe lors de l'étude précédente. Il serait intéressant de savoir si la similarité de ces patrons se retrouve sur la communauté entière et si elle est spécifique aux communautés du canyon ou si elle est commune à toutes celles de la pente. Une étude de la dynamique temporelle de la communauté au niveau des deux autres sites du canyon a donc été entreprise afin de comparer les patrons de variations temporelles et les facteurs les régissant.

Chapitre n° 4

Chapitre 4 : Comparaison de la dynamique temporelle de trois communautés de mégafaune épibenthique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley ainsi que de la pente adjacente (Colombie-Britannique, Canada)



1 Introduction

Les conclusions des deux précédentes parties ont mis en évidence le rôle clé de l'apport en matière nutritive depuis la surface dans la dynamique de la communauté habitant l'axe du canyon. Elles ont également révélé une homogénéité des patrons temporels de colonisation de l'axe et du mur du canyon dans les populations de *C. tanneri*. Il apparaît donc intéressant de comparer les variations temporelles des communautés de l'axe ainsi que les processus qui les régissent, avec ceux d'autres communautés profondes vivant dans des environnements différents. Nous confronterons ici la dynamique des communautés de l'axe à celle d'un plateau du mur du canyon et du haut de la pente continentale adjacente à (890 et 400 m de profondeur, respectivement). La comparaison de sites contrastés au sein de la même région (pente contre canyon) et du même du canyon (axe contre mur) devrait permettre d'identifier les possibles effets de la topographie sur les échelles de variations temporelles de la dynamique des communautés, ainsi que les facteurs environnementaux qui y sont associés. En effet, les processus océanographiques au sein des canyons sont particuliers et distincts de ceux de la pente (Allen and de Madron, 2009; de Madron et al., 1999b; Puig et al., 2003). La topographie de cette dernière est connue pour limiter les transferts vers l'océan profond en dirigeant les courants le long des isobathes (Allen and de Madron, 2009; de Madron et al., 1999a). Les canyons sont, en revanche, identifiés comme des régions facilitant les échanges plateau continental-océan profond (Allen and de Madron, 2009; Canals et al., 2006; Palanques et al., 2005). Outre ces processus océanographiques, le contraste entre les sites à 900 et 1000 m au niveau du canyon et le haut de pente à 400 m est également d'ordre bathymétrique et d'ordre oxygène avec les sites les plus profonds situés au cœur de la ZMO (Domke et al., 2017).

Par ailleurs, le site du haut de pente, moins profond, est potentiellement plus sensible aux variations saisonnières météorologiques et océanographiques de surface comme les changements de température, de pression ou encore de mélange vertical des masses (Hickey et al., 1986; Pedrosa-Pàmies et al., 2013). De plus, les upwellings présents dans la région entraînent les eaux situées entre 250 et 350 m de profondeur jusqu'à 10 m sous la surface (Allen et al., 2001). Bien que situé sous cette limite, il est possible que le site du haut de pente profite indirectement de ce phénomène saisonnier. En termes d'apports depuis la surface, les travaux de Campanyà-Llovet et al. (2018) ont montré qu'à des profondeurs autour de 400 m, le matériel frais arrive directement depuis la surface mais s'accumule peu sur place du fait de courants plus importants dans cette zone (Allen et al., 2001; Puig et al., 2014). Une fois arrivé sur la pente, ce matériel tend rapidement à se redéposer puis s'accumuler à de plus grandes profondeurs dans le canyon. On présume ainsi trouver sur ce site une nourriture plus fraîche mais en quantité plus limitée que sur le mur ou l'axe du canyon.

D'autre part, nous avons montré que le cycle de vie propre à chaque espèce joue un rôle important dans la structuration temporelle de la communauté. La présence d'espèces distinctes sur la pente pourrait se traduire par d'autres types de cycles, répondant à des échelles de temps distinctes. En effet, les travaux de [De Leo et al. \(2017\)](#) et [Domke et al. \(2017\)](#) ont montré une répartition spécifique des espèces le long du gradient bathymétrique avec une frontière particulière sur la limite haute de la ZMO ($\approx 550\text{m}$). Au niveau de la pente, à 400 m de profondeur, ces deux études révèlent que les communautés sont majoritairement composées de la rascasse *Sebastes sp*, de l'oursin *Strongylocentrotus fragilis*, des holothuries *Holothuroidea spp*, et des poissons *Microstomus pacificus* et *Merluccius productus*. Plus bas, entre 800 et 1000 m dans le canyon les communautés sont dominées par le crabe *Chionoecetes tanneri*, le krill Mysidae *Eucopeia spp*, le poisson charbonnier *Anoplopoma fimbria*, le mollusque *Fusitriton oregonensis*, et les crevettes Pandalidae, ([Chauvet et al., 2018](#); [Domke et al., 2017](#); [Doya et al., 2017, 2014](#); [Juniper et al., 2013](#); [Matabos et al., 2014](#)).

Dans des environnements aussi différents, nous nous attendons donc à observer (i) des communautés singulières à chaque zone et donc (ii) des réponses différentes au forçage temporel en lien avec des conditions environnementales contrastées. Dans ce chapitre, le but est donc d'identifier et de comparer les différentes échelles temporelles influençant les variations annuelles à pluri-annuelles observées dans les communautés de mégafaune épibenthiques vivant entre 400 m et 1000 m de la pente à l'axe du Canyon de Barkley. Pour répondre à ces objectifs, nous avons utilisé le site d'échantillonnage de l'observatoire ONC situé sur le haut de la pente adjacente au nord-ouest du canyon à 400 m de profondeur entre juin 2012 et mai 2014. Nous avons également utilisé le site du mur du canyon, à 895 m de profondeur entre juillet 2012 et mai 2013, ainsi que les données déjà récoltées sur l'axe à 1000 m de profondeur entre juin 2012 et mai 2014 (voir partie 2). Les communautés biologiques ont été échantillonnées grâce aux données vidéo et l'environnement décrit à partir de mesures de paramètres physico-chimiques *in situ*, de données océanographiques de surface et météorologiques ainsi que des concentrations en chlorophylle de surface. Afin de mieux comprendre l'influence des apports depuis la surface nous avons également utilisé la matière récoltée dans les pièges à sédiment situés sur le haut de pente et le mur du canyon.

2 Materials and methods

2.1 Sampling sites

Barkley Canyon incises the continental margin 80 km west off Vancouver Island (British Columbia, Canada). It is ~ 42 km long from its shallower rim at ~400 m to the fan at ~ 2,200 m depth and has a maximum width of 8 km at the head (Figure 4- 1). The two sampling sites were at two locations with instrument platforms of the Ocean Networks Canada (ONC) cabled observatory: (i) the canyon wall (POD3 and 4, latitude: 48°18.892'N, longitude: 126°03.491'W, depth: 894 m) and (ii) the adjacent upper slope on the northwest side of the canyon (POD2, latitude: 48°25.622'N, longitude: 126°10.479'W, depth: 396 m). We also included data acquired in the canyon Axis (POD1, latitude: 48°19.0087'N, longitude: 126°03.077'W, depth: 985 m) and analyzed in a previous study (Chauvet et al., 2018). PODs are cabled platforms equipped with a wide range of sensors for the measurement of both biological and physico-chemical parameters. For more details on cabled network specifications, see Juniper et al. (2013) (Figure 4- 1).

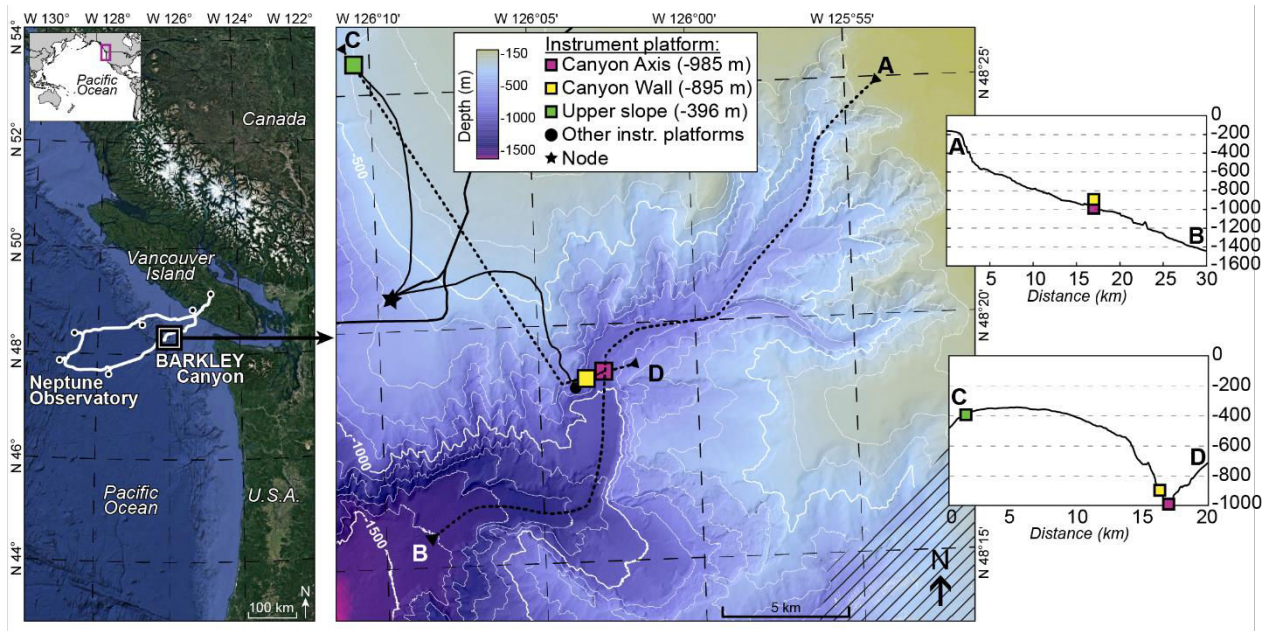


Figure 4- 1: Site location map. Left panel: position of the cabled observatory Ocean Networks Canada offshore from Vancouver Island (British Columbia, Canada). Right panel: bathymetric map of Barkley Canyon showing ONC platforms; the Axis (POD1 platform) sampling site at 985 m depth is shown as the pink square, the Wall (POD3 and 4 platform) at 894 m depth as yellow square and the Upper slope (POD2 platform) at 396 m depth as green platform. Inset side: topography of transects crossing the canyon in length (A-B) and width (C-D).

2.2 Data collection

2.2.1 Environmental characterization

The data analyzed in this study were collected from 21 May 2012 to 11 May 2013 at the Wall and 30 May 2012 to 14 May 2014 at the Upper slope and the Axis. The instruments attached to PODs 2, 3 and 4 measured temperature (°C), salinity (psu), conductivity (S/m), density (kg/m³) and pressure (dbar) at a sampling rate of 1/min; oxygen concentration (mL/L) at 1/min; magnitude of currents in the Benthic Boundary Layer (BBLc) with temporal and spatial resolutions of 10 sec and 1.43 cm, respectively; and, for the Wall only, chlorophyll a (µg/L) and turbidity (NTU) at 1/min (Table 4- 1). Atmospheric pressure (dbar), wave height (m) and period (s), and wind speed (m/s) and direction were acquired by the NBDC meteorological buoy 46206 on La Perouse Bank (Tofino, British Columbia, latitude: 48°50'24"N, longitude: 126°00'00"W, <http://www.ndbc.noaa.gov>) (Table 4- 1). The concentration of chlorophyll at the sea surface (mg/m³) was provided as 8-day averages with a precision of 0.25 degrees by MODIS, NASA Earth Observations (NEO) Goddard Ocean Color Group (<http://neo.sci.gsfc.nasa.gov>), averaged over a surface area of 144 km² around Barkley Canyon (Appendix 1 in Chauvet et al. (2018)).

Table 4- 1 List of instruments measuring hydrographic parameters at the Upper slope (48°25'N, 126°10' W, 396 m depth) and Wall (48°19'N, 126°03'W, 985 m depth) from May 2012 to May 2014 and collecting atmospheric information at La Perouse buoy (48°50'N, 126°00'W, Tofino, British Columbia, Canada). Eight-day averaged data provided by the MODIS model which uses NASA satellites provided surface chlorophyll concentrations in a square around Barkley Canyon (45°56' to 50°05'N, 124°87' to 132°07'W). Data at the Axis site of Barkley Canyon (48°19'N, 126°03' W, 985 m depth) comes from [Chauvet et al. \(2018\)](#). BBLc = Benthic Boundary Layer current.

Sampling Area	Sampling Site	Sampling dates	Instruments	Measured parameters	Sampling frequency	Units
Sea-floor Data	Upper-slope	May-12 to May-14	ADCP	Northward BBLc (Ubar)	10 sec	m/s
				Eastward BBLc (Vbar)	10 sec	m/s
				Magnitude	10 sec	m/s
			CTD	Temperature	10 sec	°C
				Pressure	1 min	dbar
				Salinity	1 min	psu
				Conductivity	1 min	S/m
				Density	1 min	kg/m ³
				Temperature	1 min	°C
	Wall	May-12 to May-13	ADCP	Northward BBLc (Ubar)	10 sec	m/s
				Eastward BBLc (Vbar)	10 sec	m/s
				Magnitude	10 sec	m/s
			CTD	Temperature	10 sec	°C
				Pressure	1 min	dbar
				Salinity	1 min	psu
				Conductivity	1 min	S/m
				Density	1 min	kg/m ³
				Temperature	1 min	°C
Optod	Oxygen	1 min	mL/L			
	Fluorometer	Chlorophyll	1 min	µg/L		
		Turbidity	1 min	NTU		
Axis	June-12 to Jan-15	ADCP	Northward BBLc (Ubar)	10 sec	m/s	
			Eastward BBLc (Vbar)	10 sec	m/s	
			Temperature	10 sec	°C	
	Sept-13 to Jan-15	CTD	Pressure	1 min	dbar	
			Salinity	1 min	psu	
			Conductivity	1 min	S/m	
		Optod	Density	1 min	kg/m ³	
			Temperature	1 min	°C	
			Oxygen	1 min	mL/L	
	Weather Data	June-12 to Jan-15	La Perouse Bank buoy	Significant wave height	1 hour	m
				Max. zero crossing wave height	1 hour	m
				Wave spectrum peak period	1 hour	s
Direction from which the wind is blowing				1 hour	° TRUE	
Horizontal wind speed				1 hour	m/s	
Atmospheric pressure				1 hour	mbar	

2.2.2 Sediment traps

A sediment trap deployed for a year at both the Upper-slope and the Wall sites provided proxies of surface input to the benthos from June 2012 to May 2013. Placed directly on the seafloor, these 164 cm- high structures funneled sedimenting material from the aperture at the top (91 cm in diameter) into bottles previously filled with 5 mM hypersaline formalized (4%) solution (Figure 4- 2). The frequency of bottle rotation was irregular, with a rate ranging from weekly in spring to every 3 months in winter at Upper-slope (Table 4- 2).

Table 4- 2 : Rotation parameters for sediment traps deployed from June 2012 to May 2013 at Barkley Canyon (British Columbia, Canada) at 396 m depth at the Upper-slope and 894 m depth at the Wall. “nb sampling days” is the number of days when the bottle was open, thus sampling sedimenting material.

Wall			Upper slope		
Bottle number	1st day of sampling	nb sampling days	Bottle number	1st day of sampling	nb sampling days
1	11/06/2012	9	1	11/06/2012	9
2	20/06/2012	14	2	20/06/2012	14
3	04/07/2012	14	3	04/07/2012	14
4	12/07/2012	14	4	18/07/2012	14
5	01/08/2012	14	5	01/08/2012	14
6	15/08/2012	14	6	15/08/2012	14
7	29/08/2012	14	7	29/08/2012	14
8	12/09/2012	14	8	12/09/2012	14
9	26/09/2012	14	9	26/09/2012	14
10	10/10/2012	14	10	10/10/2012	14
11	24/10/2012	28	11	24/10/2012	112
12	21/11/2012	28	12	13/02/2013	30
13	19/12/2012	28	13	13/03/2013	28
14	16/01/2013	28	14	10/04/2013	7
15	13/02/2013	28	15	17/04/2013	7
16	13/03/2013	28	16	24/04/2013	7
17	10/04/2013	7	17	01/05/2013	7
18	17/04/2013	7	18	08/05/2013	1
19	24/04/2013	7	19	09/05/2013	1

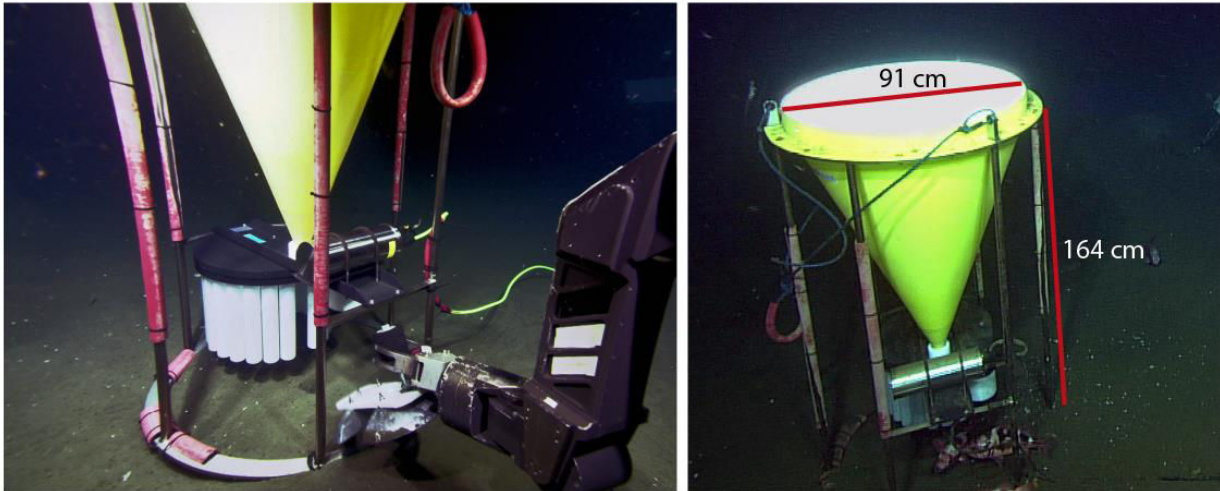


Figure 4- 2 : Deployment of the sediment trap in May 2012 at 396 m depth at the Upper slope site in the Barkley Canyon region (British Columbia, Canada) by the ROV ROPOS. © CSSF/Ocean Networks Canada.

Material collected by the sediment traps was first split in equal sub-samples using a Folsom plankton splitter, one sub-sample for processing and the other for archiving (Chiarini et al., 2013). Fauna > 1 cm were removed using a 10-mm sieve and de-formalized through 3 successive rinses with purified water and centrifugation for future sorting and identification. To determine Total Organic Carbon (TOC), Total Nitrogen (TN) and $\delta^{13}\text{C}$ (‰) the remaining material was freeze-dried, ground into a fine powder, weighed and acidified (HCl hydrolysis) to eliminate inorganic carbon. An aliquot of dried decarbonated sediment was weighed in a tin capsule and folded, prior to being analyzed. A combustion module (CM) coupled to a Cavity Ring Down Spectroscopy system (G2121-i Analyzer, Picarro Inc., USA) was used for organic carbon content (% OC) and stable-carbon isotope measurement and ($\delta^{13}\text{C}$ -OC). Samples were loaded by an autosampler into the combustion module (980°C) (Costech, USA). The CO_2 produced was collected by Picarro Liaison™ A0301 interface (Picarro Inc., USA) and delivered into the CRDS analyzer. The complete schematic representation of the experimental setup has been previously described (Balslev-Clausen et al., 2013).

For isotopic measurements, the stable-carbon isotope ratios are reported in delta notation expressed in per mil (‰), where R_s is the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of the sample and R_{VPDB} is the ratio of the international Vienna PeeDee Belemnite standard.

$$\delta^{13}\text{C}_{oc} = \left(\frac{R_s}{R_{VPDB}} - 1 \right) * 1000$$

Total C and N were measured using a vario EL-III CN elemental analyzer. The average instrumental precision was of $\pm 2\%$ for TN and TC and $\pm 2\%$ for TOC and $\delta^{13}\text{C}$ (‰).

2.2.3 Faunal characterization

Five-minute video sequences were recorded every two hours with a color camera mounted on a tripod with a motorized pan/tilt head allowing for a 180° sweep at the Wall. At the Upper-slope POD2 platform, the pan and tilt unit was at a fixed position limiting the surface of sampling. In this study, we also used video recorded at the axis site and described in [Chauvet et al. \(2018\)](#). All videos are available at <http://dmas.uvic.ca/SeaTube>. Illumination was available on demand from two Deep-Sea Power and Light variable intensity projectors. Because the pan and tilt settings for the camera were modified during annual maintenance cruises at each site, the surface area covered by the camera varied between 0.5 and 4.3 m² over the study period ([Table 4- 3](#) and [Figure 4- 3](#)). At the Upper-slope, we analyzed the 4th sequence of the day (recorded from 0800 to 0805), every day from 17 June 2012 to 14 May 2014. This time was chosen to minimize the number of gaps in the time-series.. At the Wall, we restricted our sampling from 26 July 2012 to 11 May 2013 to avoid bias in community composition linked to the deployment of a long term enrichment experiment during the maintenance cruise in May 2013. Video processing was performed as described in [Chauvet et al. \(2018\)](#). Briefly, each video was viewed using VLC media player® and all visible fauna (> 0.5 cm at the Upper-slope site and > 1 cm because of lower video quality at the Wall) were counted and identified to the lowest taxonomic rank possible. Operational Taxonomic Units (OTU) were used when species identification was not possible. Videos were not used when sediment suspension obscured the seafloor. Density was estimated by dividing abundance with the surface area of the field of view.

Table 4- 3 :Details of the video data acquisition from the Wall (POD 4 platform at 894 m depth) and Upper-slope (POD2 platform at 396 m depth) in and next to Barkley Canyon (British Columbia, Canada)

Station	Recording dates	Recording time	Sweep	Surface covered (m ²)
Upper slope	17 June 2012 -14 May 2013	5 min	0	1.1
	21 May 2013 - 14 May 2014	5 min	0	0.5
Wall	26 July 2012 - 11 May 2013	4 min 30 s	180	3.4

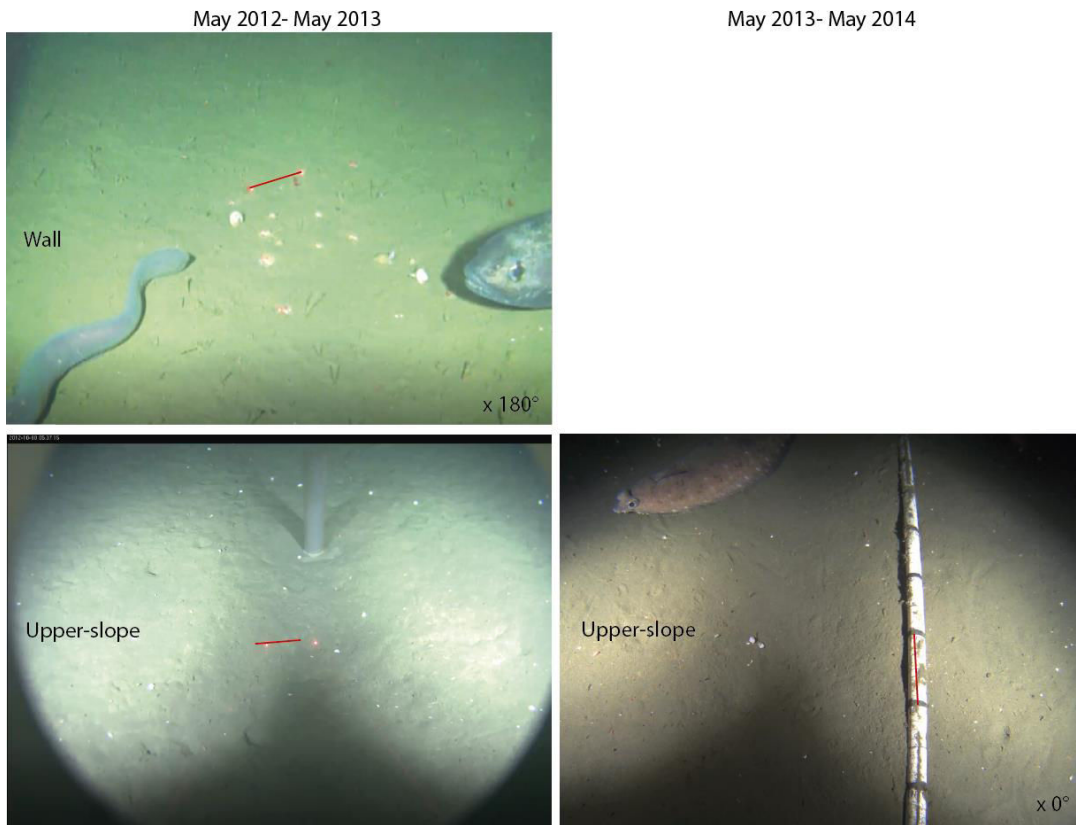


Figure 4- 3 : Snapshots of the camera fields of view at the three different sites (Upper-slope: 396 m depth and Wall: 894 m depth) after each maintenance cruise (e.g. June 2012 and May 2013) in Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Red line = 10 cm. Bottom right of each picture is the sweep angle provided during the 5-min records.

2.3 Data analysis

2.3.1 Environmental characterization

Current speed at the benthic boundary layer was averaged from 10 to 90 cm above the seafloor. Statistics (e.g. min, max, mean) of environmental parameters (BBLc, temperature, salinity, density, pressure, conductivity, turbidity, and chlorophyll) at each site were calculated using hourly averaged data. To compare local conditions between sites, we performed a Principal Component Analysis (PCA) on standardized weekly-averaged data.

To examine temporal and spatial patterns in sediment parameters (i.e., %TOC, %TN, C:N, $\delta_{13}\text{C}$, dry weight/day of sampling), we performed PCA first on standardized variables and visualized using season, or sampling site as segregating parameters. We used season as the temporal scale of analysis because the largest sampling time covered by samples (bottles) was 3 months (Table 4- 2). Upon examination of the PCAs results, we decided to use seasons as a fixed factor and sampling sites as a segregating factor to compare variables with a non-parametric Kruskal-Wallis test for comparison between sites and a Mann-Whitney test for comparison between seasons.

2.3.2 Community composition and diversity

Because the observed surface area and camera angle were very different between the two sampling periods before and after the 2013 maintenance at the Upper-slope POD2 site, each period was treated separately as “2012-2013” and “2013-2014” for the analyses.

Major species were defined based on proportions and recurrences of observations of each taxon (> 2% of total abundance and observed more than once a week). Alpha diversity was computed on densities aggregated by (i) period of sampling and (ii) season, using Shannon’s and Simpson’s diversity indices.

A Principal Component Analysis was conducted to visualize the weekly community composition on the first two principal axes and define potential groups in community composition for each season. To avoid bias due to zero-inflated data and lighten the data matrix, only the species that contributed most to the variation were kept on the PCA (i.e. 3 for the Upper-slope 2012-2013 and 4 for 2013-2014, and 4 for the Wall). Weekly aggregations were obtained by summing all daily densities over one week which were subsequently Hellinger-transformed.

2.3.3 Temporal analysis

All environmental data (including surface weather parameters) were averaged daily to match the biological sampling rate. The processing and resulting time-series of surface weather parameters sampled by the LaPerouse Bank buoy are described in [Chauvet et al. \(2018\)](#). The Whittaker-Robinson periodogram ([Whittaker and Robinson, 1923](#)) method was used to identify the dominant periods in the environmental variables and surface chlorophyll concentration as described in [Chauvet et al. \(2018\)](#).

To identify temporal structure in community composition, and the role of potentially important environmental factors regulating this structure, a distance-based Moran’s eigenvector maps (dbMEM) analysis was performed on the community at the Wall for the entire time series (July 2012 – May 2013) and for each year separately at Upper-slope (“2012-2013” and “2013-2014”) with the corresponding *in situ* environmental factors and surface parameters. This method that belongs to spatial eigenfunction analyses computes eigenvectors of spatial or temporal configuration matrices and uses them as predictors in linear models, such as canonical redundancy analyses in our case ([Griffith and Peres-Neto, 2006](#)). Scalograms were then used to group the positive significant dbMEMs obtained into 3 temporal sub-models (Broad, Medium and Fine) ([Legendre and Gauthier, 2014](#)) and contingency periodograms allowed to give their corresponding time periods ([Borcard et al., 2004](#)).

These sub-models were then used as explanatory variables in redundancy analysis to: (1) estimate the percentage of variation in community composition explained by each sub-model; and (2) highlight the relative contribution of each environmental variable to the temporal structure associated with the scale of each sub-model. Partitioning of the variance in the faunal matrix among the two types of explanatory factors (the environment and the temporal structure), using redundancy analysis ordination (Legendre and Legendre, 1998) was illustrated with a Venn diagram (library vegan) (Legendre and Gauthier, 2014). Details of the method can be found in Chauvet et al. (2018). Environmental and community data of the axis of the canyon previously analyzed from Chauvet et al. (2018) were reanalyzed by year (i.e. June 2012 - May 2013 and May 2013 - May 2014) to allow for comparisons among sites at the same scale.

3 Results

3.1 Community dynamics at the upper-slope

3.1.1 Environmental characterization

A significant linear trend was detected over the study period of increasing oxygen concentration ($R^2 = 0.42$ p.value < 0.001) and decreasing in salinity ($R^2 = 0.35$ p.value < 0.001). A strong seasonal variation was observed for all parameters with oxygen concentration ranging from hypoxia (<0.5 mL/L) in summer to oxic conditions (1.8 mL/L) in winter. Temperature varied from 4.8°C in winter to 6.8 °C in summer (Table 4- 4, Figure 4- 4). The BBL current speed averaged 0.1 m/s, ranged from 0 to 0.3 m/s and reached maximum values in February of both years (Table 4- 4). WR periodogram analyses revealed significant periodicities of 300 – 326 days for all parameters and additional periodicities of 13 and 190 days for BBL currents and 60 days for oxygen.

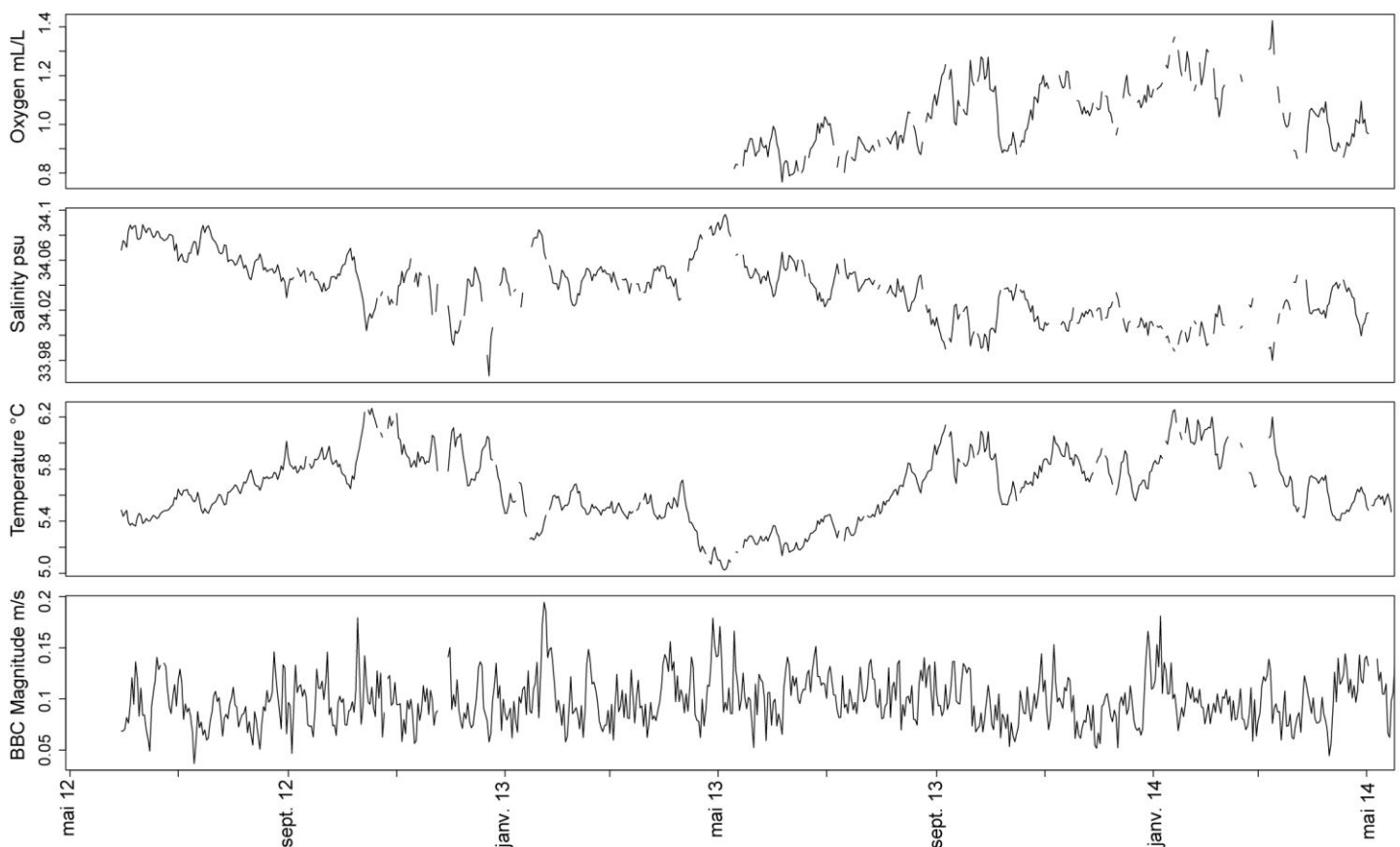


Figure 4- 4 Time series of *in situ* environmental parameters acquired at the Upper-slope site (-396 m) of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from May 2012 to May 2014.

Table 4- 4 : Environmental parameters measured from 21 May 2012 to 11 May 2013 at 894 m depth at the Wall POD3/4 site and from 30 May 2012 to 14 May 2014 at 396 m depth at the Upper-slope POD2 site in the Barkley Canyon region (British Columbia, Canada). Details on instruments are presented in Table 4- 1. Environmental parameters measured from 17 June 2012 to 6 January 2015 at 985 m depth at the Axis POD1 site of Barkley Canyon (British Columbia, Canada) are from Chauvet et al. (2018). In blue, data measured on absolute value of BBLC, transverse component (Ubar) and up-canyon component (Vbar) by the ADCP 2Mhz. In yellow, values calculated on daily averaged data. In grey, data availability starting in May 2013

	Units	Parameter	Min	Max	Mean	Med	sd
Upper-slope (2012-2014)	mL/L	Oxygen	0.48	1.81	1.08	1.07	0.154
	°C	Temperature	4.77	6.84	5.62	5.58	0.243
	psu	Salinity	33.78	34.15	34.03	34.03	0.230
	kg/m3	Density	1028	1029	1029	1029	0.048
	dbar	Pressure	395.9	401.2	399.1	399.2	0.224
	S/m	Conductivity	3.27	3.44	3.34	3.33	0.020
	m/s	U	0	-0.31	0.06	0.06	0.046
	m/s	V	0	0.32	0.07	0.06	0.049
	m/s	W	0	-0.02	0.004	0.003	0.003
	m/s	Magnitude	0	0.33	0.10	0.09	0.051
Wall (2012-2013)	mL/L	Oxygen	0.23	0.32	0.26	0.26	0.01
	°C	Temperature	3.37	4.30	3.82	3.81	0.123
	psu	Salinity	34.28	34.43	34.36	34.37	0.18
	kg/m3	Density	1031	1032	1031	1031	0.03
	dbar	Pressure	901.6	905.8	903.9	904	0.81
	S/m	Conductivity	3.19	3.26	3.23	3.22	0.009
	NTU	Turbidity	0.066	2.226	0.144	0.102	0.1782
	µg/L	Chlorophyll	0.067	0.322	0.074	0.071	0.0148
	m/s	U	0	0.22	0.03	0.02	0.024
	m/s	V	0	0.25	0.06	0.06	0.045
m/s	W	0	-0.05	0.01	0.01	0.004	
m/s	Magnitude	0	0.30	0.08	0.07	0.043	
Axis (2012-2015)	mL/L	Oxygen	0.24	0.34	0.29	0.29	0.022
	°C	Temperature	3.51	4.07	3.76	3.61	0.091
	psu	Salinity	34.00	34.40	34.38	34.38	0.230
	kg/m3	Density	1031	1032	1032	1032	0.026
	dbar	Pressure	993.19	993.71	993.95	993.76	0.148
	S/m	Conductivity	3.19	3.23	3.21	3.21	0.007
	m/s	U	0	0.13	0.02	0.02	0.015
	m/s	V	0	0.2	0.03	0.03	0.020

3.1.2 Community composition and diversity

In 2012-2013 the Upper Slope community was largely dominated by a gastropod belonging to the Solariellidae (i.e. > 80 % of the total observations) and a krill shrimp, probably of the genus *Eucopia*. In 2013-2014 the major species were similar except that the krill shrimp largely dominated over the solariellid gastropod (about 70% against 7 % during the previous sampling period) (Table 4- 5, Figure 4- 5). In addition, the fragile pink urchin *Strongylocentrotus fragilis* and the rockfish *Sebastes* spp. appeared as major species (7 % and 3% of total abundance). The yearly calculated diversity indices was lower in 2012-2103 than 2013-2014, also being lowest in winter and highest in summer for both periods (Table 4- 6). Density time-series revealed a net increase in abundance and recurrence of *S. fragilis* and Mysidae during the second period of sampling when the density of solariellidean gastropods decreased (Figure 4- 4). However, the significant change in community composition that occurred following the 2013 maintenance cruise, when the camera settings were modified, warrants caution for comparisons between the two years. During the first sampling period, the density of solariellidean gastropods increased reaching a peak of 81 ind/m² on 23 October 2012 and then decreased to 2 ind/m² on 3 December 2012. Densities increased abruptly reaching 36 ind/m² on 19 January 2013 then slowly decreasing to a minimum of 3 ind/m² in early May 2013 (Figure 4- 5). For Mysidae, densities increased once, reaching 40 ind/m² around September (\pm 1 month). WR periodograms performed on this first period (2012-2013) revealed significant temporal cycles of 100 - 110 days for Mysidae, of 7, 70, and 129 – 140 days for *Sebastes*. spp and of 60 and 85-90 days for *S. fragilis*. The first two axis of the PCA explained 58.2 % of the total variance in community composition over time. The first axis separated summer from autumn and winter and the solariellidean gastropods from caridean shrimps. The second axis separated spring from autumn and winter and was associated with Mysidae which increased during spring time (Figure 4- 6). *Sebastes* and gastropods were less abundant from March to May 2014 than the rest of this second period of sampling while *S. fragilis* showed opposite pattern. The density of mysid shrimp was higher from November 2013 to March 2014 than the rest of the sampling period and reached peaks of about 100 ind/m² 15 times. WR periodograms performed on the second period (2013-2014) highlighted significant periodicities of 135-180 days for solariellidean gastropods, of 21, 123 and 130-140 days for Mysidae, of 19, 60-70 and 130-160 days for *Sebastes* and of 27, 60, 80 and 90 days for *S. fragilis*. The first two axes of the PCA explained 51.2 % of total variance in community composition. The first axis was associated with *S. fragilis* and the second axis separated solarillidean gastropods from Mysidae (Figure 4- 6).

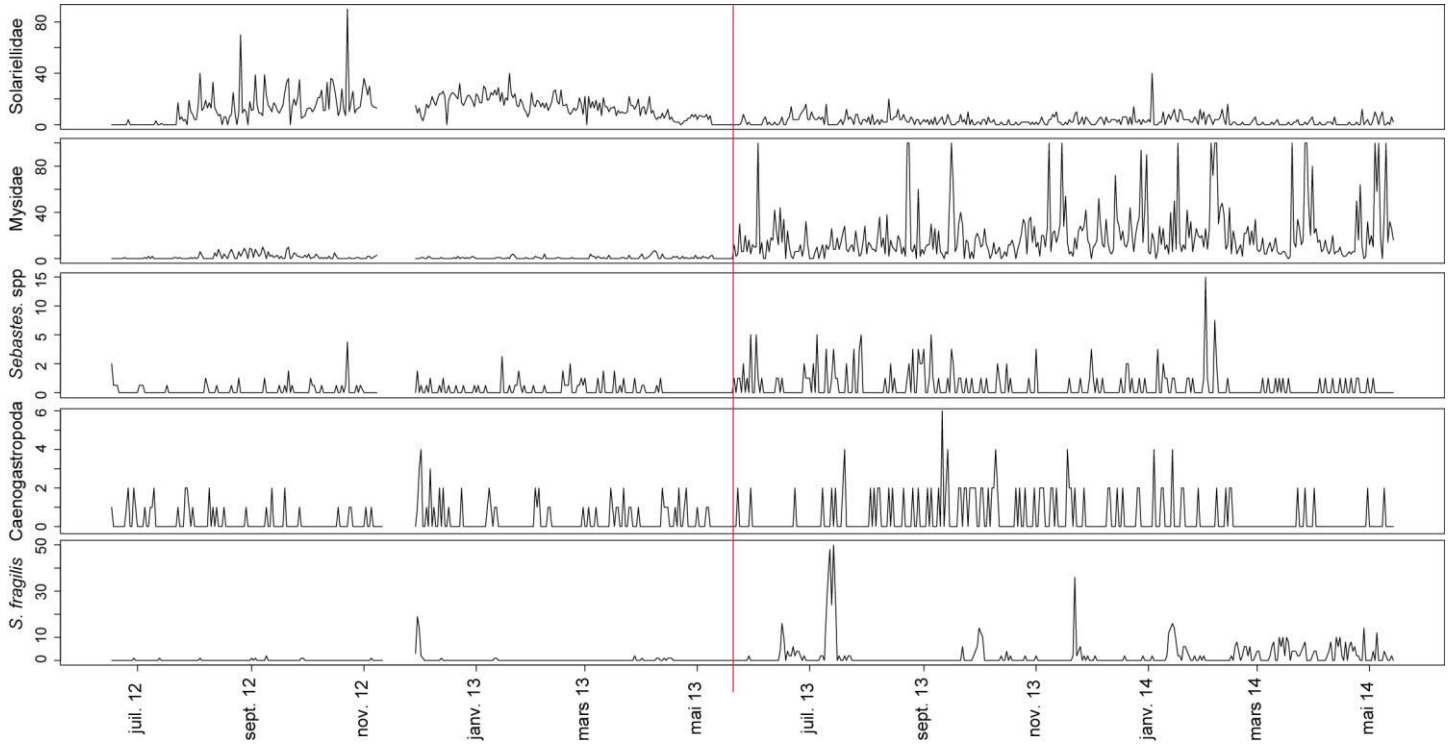


Figure 4- 5: time-series of megafaunal densities (individuals per m²) of major species recorded using a stationary video camera at the Upper-slope site POD2 (-396 m) at the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from June 2012 to May 2014. The red line indicates change in the camera settings after the maintenance cruise of May 2013.

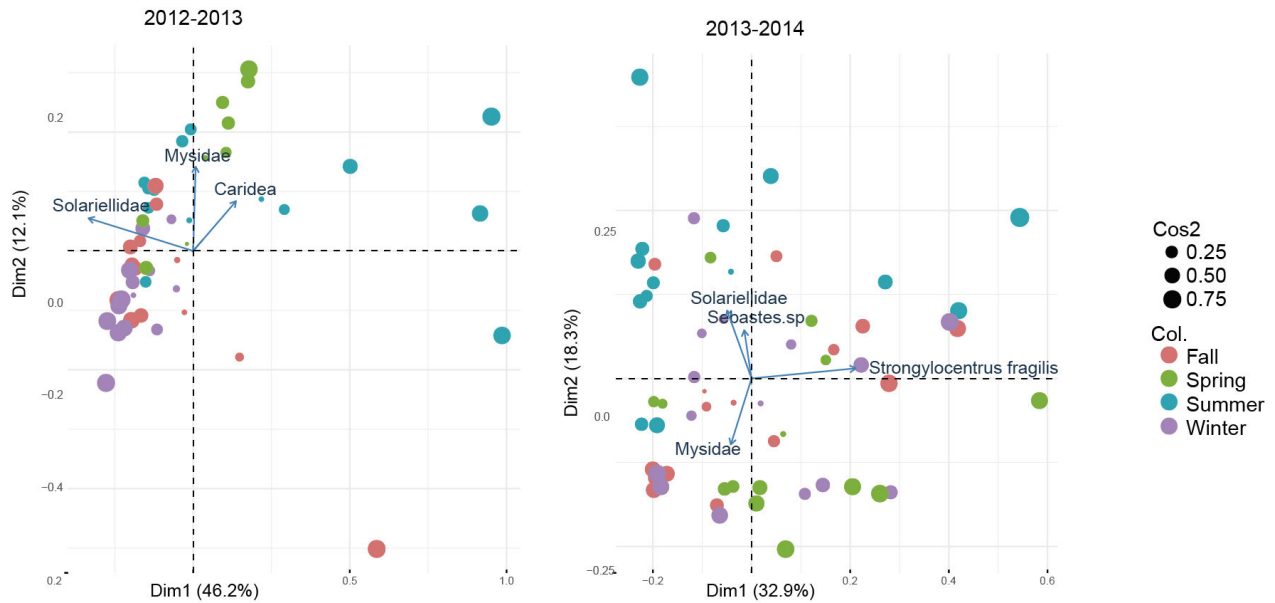


Figure 4- 6 : Principal Component Analyses performed on megafaunal density recorded with stationary video camera from 8.00 to 8.05 a.m. daily at the Upper slope POD2 sites of the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from June 2012 to May 2014. Daily values were aggregated (sum) by weeks then transformed according to Hellinger. The arrows represent species contributing the most to the observed variance. The size of the points indicates the quality of its representation (Cos2) on the two first dimensions of the PCA. Different colors represents different seasons.

Table 4- 5 : List of benthic megafauna at the Upper-slope POD2 site (396 m depth) from June 2012 to May 2013 and May 2013 to May 2014 at the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada).

OTU	2012-2013		2013-2014	
	abundance	obs/ total	abundance	obs/ total
Solariellidae	4061	80.23	539	10.62
Mysids? <i>Eucopeia</i> .sp	354	6.99	3546	69.87
<i>Sebastes</i> .sp	109	2.15	163	3.21
Caridea	86	1.70	71	1.40
Asteroidea	62	1.22	30	0.59
<i>Strongylocentrotus fragilis</i>	61	1.21	387	7.63
<i>Ranella olearium</i>	53	1.05	36	0.71
<i>Buccinum</i> .sp/ <i>Ranella olearium</i>	40	0.79	47	0.93
<i>Microstomus pacificus</i>	27	0.53	20	0.39
echinoderm_Ui	19	0.38	0	0.00
Scyphozoa	17	0.34	15	0.30
Pandalidae	9	0.18	0	0.00
Mollusk_Ui	8	0.16	25	0.49
Holothuroidea	8	0.16	6	0.12
<i>Bathylagus nigripinnis</i>	7	0.14	0	0.00
Polychaeta	6	0.12	22	0.43
flatfish_Ui	6	0.12	10	0.20
<i>Enteractopus dofleini</i>	6	0.12	4	0.08
Actinaria	6	0.12	0	0.00
<i>Sebastolobus</i> .sp	4	0.08	1	0.02
<i>Anoplopoma fimbria</i>	3	0.06	16	0.32
fish_Ui	3	0.06	5	0.10
<i>Buccinum</i> .sp	3	0.06	0	0.00
<i>Bathyraja</i> .sp	2	0.04	7	0.14
Hermit_crab	1	0.02	2	0.04
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	1	0.02	1	0.02
eelpout_OTU1	1	0.02	0	0.00
<i>Eptatretus</i> .sp	1	0.02	0	0.00
<i>Embassichthys bathybius</i>	1	0.02	0	0.00
Pennatulacea	1	0.02	0	0.00
Ctenophora	0	0	20	0.39
UI	0	0	9	0.18
<i>Munidopsis</i> .sp	0	0	6	0.12
<i>Lycodes cortezianus</i>	0	0	1	0.02
<i>Glyptocephalus zachirus</i>	0	0	1	0.02
<i>Squalus suckleyi</i>	0	0	1	0.02
<i>Poralia rufescens</i>	0	0	1	0.02
Total	5062		5075	

Table 4- 6 : Shannon and Simpson diversity indices calculated on densities of megafauna at each site in and near Barkley Canyon (Wall and Upper-slope, British Columbia, Canada) and each sampling period (from 2012 to 2013 and 2013 to 2014 –for Upper-slope). Indices are calculated for the entire period and on density aggregated by seasons.

Site	Sampling period	Diversity index	Seasons				
			Autumn	Spring	Summer	Winter	ALL
POD2	2012-2013	Simpson	0.3039	0.4712	0.5368	0.2309	0.3498502
		Shannon	0.7708	1.2062	1.3535	0.6780	0.9558012
	2013-2014	Simpson	0.4884	0.4147	0.6294	0.4236	0.4929242
		Shannon	1.2617	1.0175	1.5120	1.0217	1.2340623
POD3	2012-2013	Simpson	0.7260	0.7725	0.7813	0.7089	0.7789929
		Shannon	1.6573	1.6962	1.8047	1.5951	1.7564935

3.1.3 Influence of environmental parameters on variability of the community

3.1.3.1 2012-2013 period

At the community level, 52 significant positive dbMEMs explained 34 % of the total variation in community composition and were used to model the faunal community matrix. Most of the temporal structure (16 %) was captured by the first significant dbMEMs forming the broad-scale temporal sub-model (Figure 4- 6) with significant periodicities of 109-126 days. Environmental parameters explained 13 % of the variation at the broad temporal scale with a significant influence of wave height and period, sea surface temperature, atmospheric pressure, salinity, pressure and speed of the benthic boundary layer current. The remainder of temporal variation in the community was divided between the medium (7 %) and fine (10 %) scale submodels, displaying significant periodicities of 23-30 and 12-16 days, respectively (Table 4- 7). Environmental parameters explained very little of the variation at the medium and fine temporal scales (1 and 2 % respectively) (Table 4- 7). Variance partitioning of megafauna with respect to environmental factors and MEMs temporal variables as explanatory variables revealed that 57 % of the total variation in community composition remained unexplained.

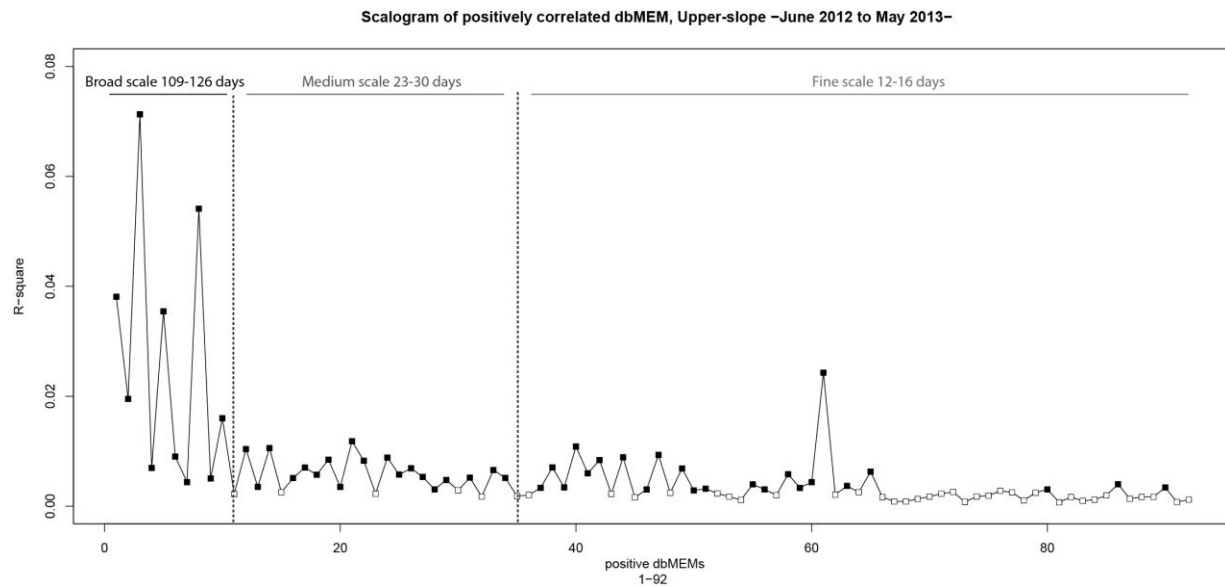


Figure 4- 7 : Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Upper-slope site of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory sampled from June 2012 to May 2013. Values on the ordinate are semi-partial R^2 (i.e., the variation explained by individual dbMEM variables), computed separately for each dbMEM eigenfunction with positive Moran's I (1-92). The statistics of the dbMEM that were selected by forward selection (i.e. the 52 that significantly contributed to model the faunal response data) are represented by black squares.

Table 4- 7: R² and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community at the Upper slope (US) site of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from June 2012-May 2013 (right panel) and May 2013 - May 2014 (left panel). First line: R² of each spatial sub-model. Second line: R² of the regression of the sub-model (fitted values) on a subset of backward-selected environmental variables. Third line: product of the two previous lines, i.e. variation of the community data explained by the environmental variables at the scale considered. Other lines: p-values of the regression coefficients of the environmental variables in the model considered. (***)for p-value<0.05).

	2012-2013				2013-2014			
	US	Broad	Medium	Fine	US	Broad	Medium	Fine
Significant period (days)		109-126	23-30	12-16		46-49	24-27	13.00
R ² adj of dbMEM submodel on US community		0.158	0.037	0.103		0.09	0.041	0.095
R ² adj of environment on submodel		0.134	0.014	0.020		0.047	0.005	0.004
R ² adj of environment on US community	< 0.001	0.021	< 0.001	0.002	0.001	0.004	< 0.001	<
AlongWind	***		***	***	***			***
CrossWind				***				***
Wave height	***	***		***		***		
Wave period		***	***	***				
Anomaly of sea surface temperature	***	***	***		***	***		
Sea surface temperature	***	***			***	***		
Wind speed		***						
Wind direction	***	***		***		***		
Atmospheric pressure		***	***	***				
<i>in-situ</i> temperature						***	***	
Salinity	***	***	***			***		
Density	***	***					***	
Pressure	***	***	***		***		***	
Conductivity							***	
Benthic boundary layer current magnitude	***			***				

3.1.3.2 2013-2014 period

At the community level, 49 significant positive dbMEMs explained 22 % of the total variation in community composition and were used to model the faunal community matrix. Most of the temporal structure was captured by two temporal submodels, the last significant dbMEMs (21-49) forming the fine-scale temporal sub-model (10 %) and the first ones (1-13) forming the broad-scale temporal submodel (9 %) (Figure 4- 8) with significant periodicities of 13 days and 46-49 days, respectively. Environmental parameters explained 5 % of the variation at the broad temporal scale with a significant influence of wave period, anomaly of sea surface temperature, sea surface temperature, atmospheric pressure, salinity, density, *in situ* temperature and velocity of the benthic boundary layer current. The remainder of the variance was explained by the medium temporal scale submodel (4 %) displaying significant periodicities of 24-27 and 31-36 days, respectively (Table 4- 7). Environmental parameters only explained 0.4 and 0.4 % of the variation at the medium and fine temporal scales, respectively (Table 4- 7). Variance partitioning of megafauna with respect to environmental factors and MEMs temporal variables as explanatory variables revealed that 74 % of the total variation in community composition remained unexplained.

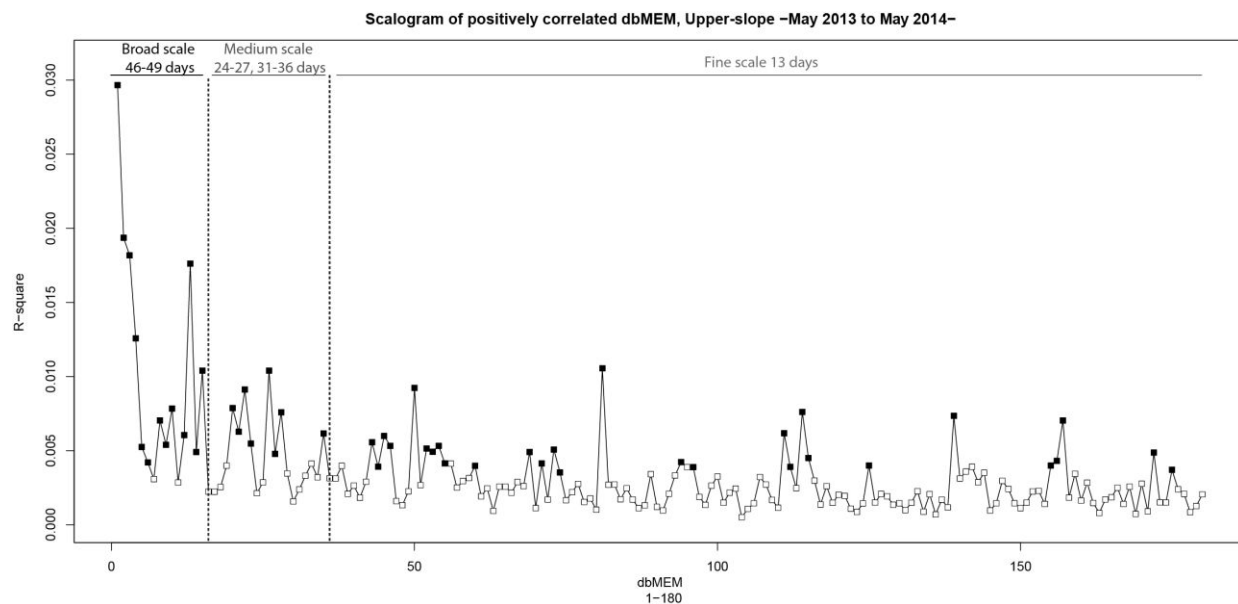


Figure 4- 8 : Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Wall site of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory sampled from May 2013 to May 2014. Values on the ordinate are semi-partial R^2 (i.e., the variation explained by individual dbMEM variables), computed separately for each dbMEM eigenfunction with positive Moran's I (1-180). The statistics of the dbMEM that were selected by forward selection (i.e. the 49 that significantly contributed to model the faunal response data) are represented by black squares.

3.2 Community dynamics at the wall of the canyon

3.2.1 Environmental characterization

Oxygen concentration increased significantly over time (R^2 adj = 0.32, p.value < 0.001) but remained under severe hypoxia, with an average concentration of 0.26 ml/l (Table 4- 6, Figure 4- 9). Temperature decreased over time with an average value of 3.8°C (R^2 = 0.18, p.value < 0.001) while salinity increased (R^2 = 0.28, p.value < 0.001) and displayed average values of 34.36 psu. The WR periodograms revealed cycles of 25 and 80 days at the Wall for all these parameters. However, the low associated standard deviations reflect relatively homogeneous conditions over the year. The average current speed at the benthic boundary layer was 0.07 m/s and reached a maximum of 0.3 m/s at 5.00 a.m. on 13 December 2012; and periodograms highlighted significant periodicities of 14 and 160 days. Chlorophyll concentration as measured by the fluorometer exhibited narrow peaks in early September, October, and mid-December 2012, and at the end of February and in May 2013 that were concomitant (except for October) with turbidity peaks. However, because of calibration concerns (Juniper et al., 2013), only a qualitative description is appropriate.

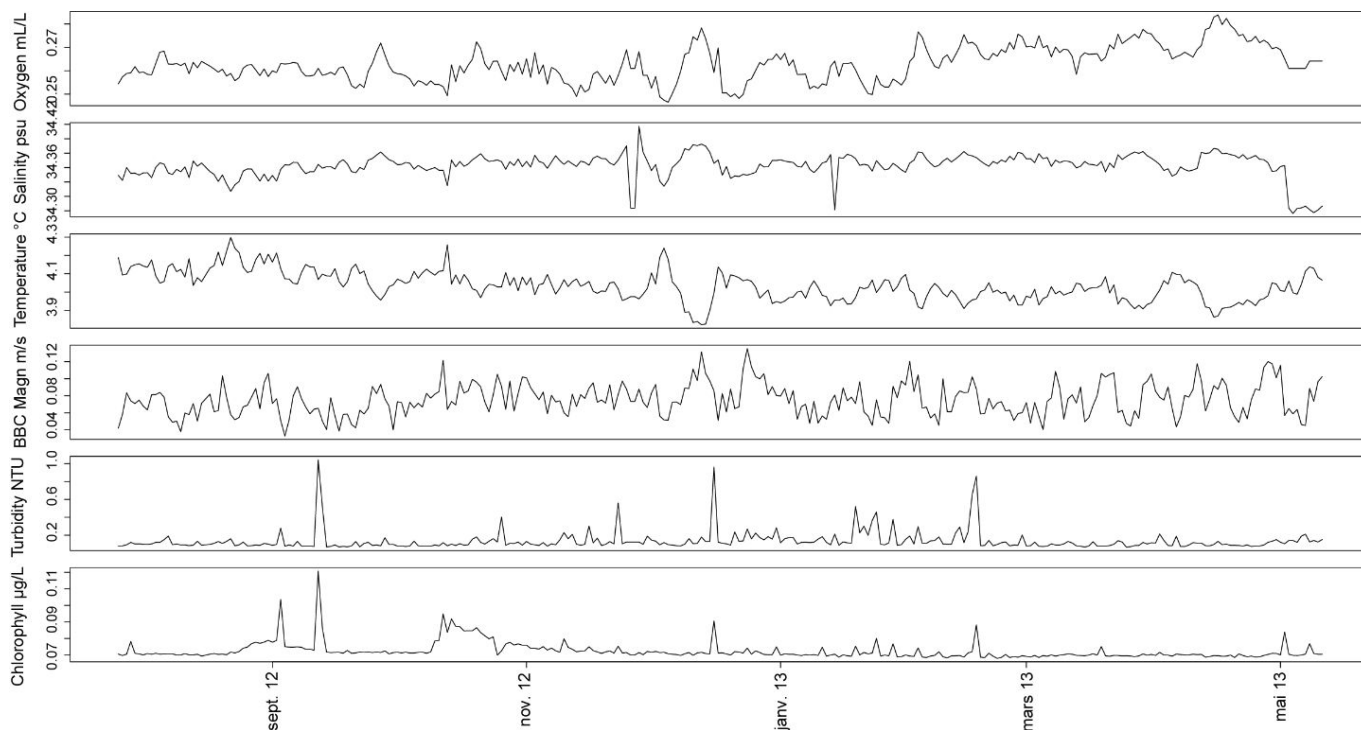


Figure 4-9 : Time series of *in situ* environmental parameters acquired at the Wall POD3/4 site (894 m depth) of Ocean Networks Canada observatory node Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from May 2012 to May 2014.

3.2.2 Community composition and diversity

A total of 13,253 individuals were counted at the Wall. The community was mainly composed of mysid krill, the grooved tanner crab *Chionoecetes tanneri*, the sablefish *Anoplopoma fimbria* and a gastropod corresponding to either Buccinidae or Ranellidae (Table 4- 8). Diversity indices varied little with season but, as for Upper slope, they were lowest in winter and highest in summer (Table 4- 5). Density of *C. tanneri* increased twice over the sampling period, around November 2012 and mid-January 2013. The same pattern was observed for the Mysidae and *A. fimbria*, but with a lag of 2 weeks for the first increase (end of November) and a lag of 3 weeks for the second increase (mid-April 2013; Figure 4- 10). Densities of *A. fimbria*, Mysidae and Buccinidae/Ranellidae significantly increased over time (p.value < 0.05, $R^2 = 0.08, 0.39$ and 0.12 , for each taxon, respectively). After removing the linear trend, the WR periodogram revealed significant periodicities of 110 to 140 days in the density of all major species, and finer cycles of 5 and 40-50 days for Buccinidae/Ranellidae. In the PCA, the first two axes explained almost 70 % of the total variance in community composition over time. The first axis separated *C. tanneri* from *A. fimbria* associated with autumn and winter, and spring, respectively. The second axis separated Mysidae and the gastropod from *A. fimbria* and *C. tanneri*, segregating summer from other seasons (Figure 4- 11).

Table 4- 8: List of benthic megafauna counted at the Wall POD3 site (894 m depth) at the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from July 2012 to May 2013.

OTU	abundance	obs/ total (%)
? Mysidea	5519	41.65
<i>Chionoecetes tanneri</i>	4663	35.18
<i>Anoplopoma fimbria</i>	1817	13.71
<i>Buccinum.sp/Ranella.olearium</i>	758	5.72
Buccinidae	125	0.94
Caridea	87	0.66
<i>Eptatretus.sp</i>	56	0.42
<i>BathYGONUS nigripinnis</i>	51	0.38
Hermit_crab	48	0.36
<i>Poralia rufescens</i>	31	0.23
Scyphozoa	23	0.17
eelpout_OTU1	22	0.17
<i>Munidopsis.sp</i>	20	0.15
Pandalidae	9	0.07
Asteroidea	7	0.05
<i>Lithodes couesi</i>	6	0.05
shellfish_Ui	3	0.02
<i>Embassichthys bathybius</i>	2	0.02
Actiniaria	2	0.02
<i>Sebastes.sp</i>	1	0.01
<i>Coryphaenoides.sp</i>	1	0.01
Holothuroidea	1	0.01
Ctenophora	1	0.01
Total	13253	

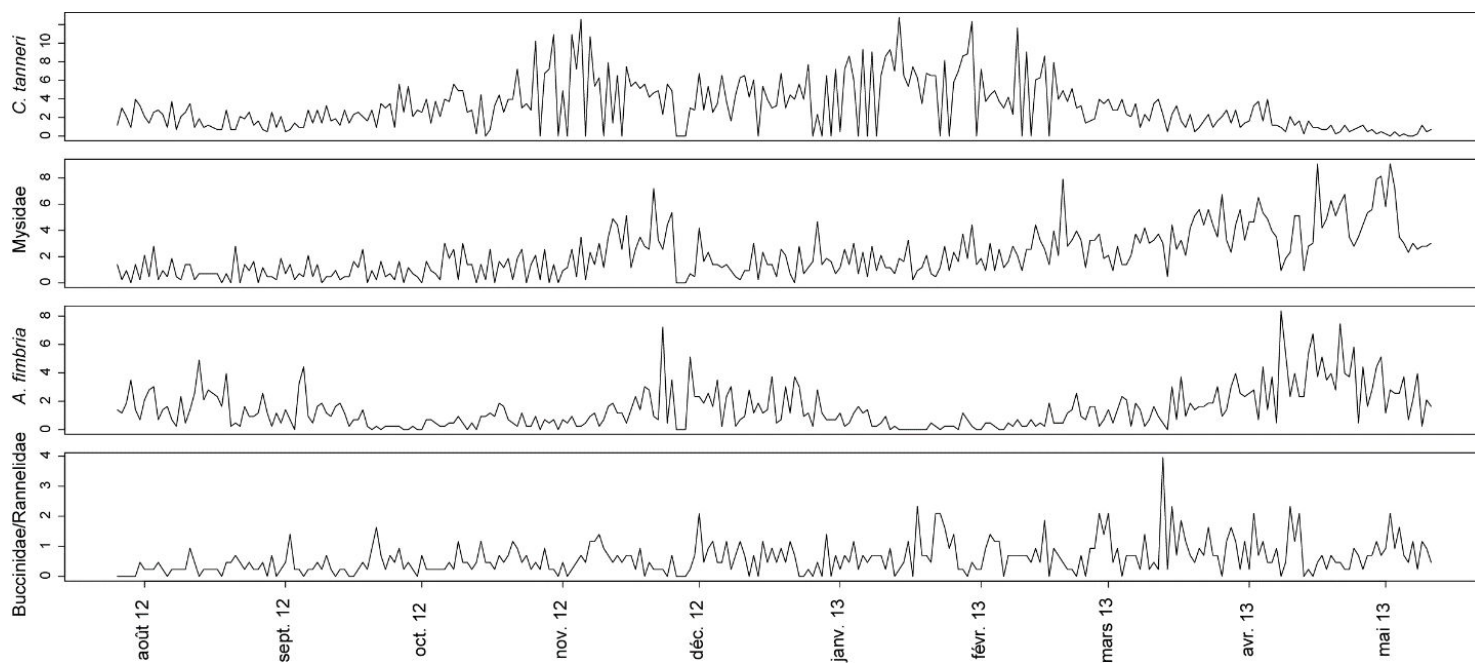


Figure 4- 10 Time-series of megafaunal densities (individual per m²) of major species recorded using a stationary video camera at the Wall site (894 m depth) of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada (British Columbia, Canada) from July 2012 to May 2013

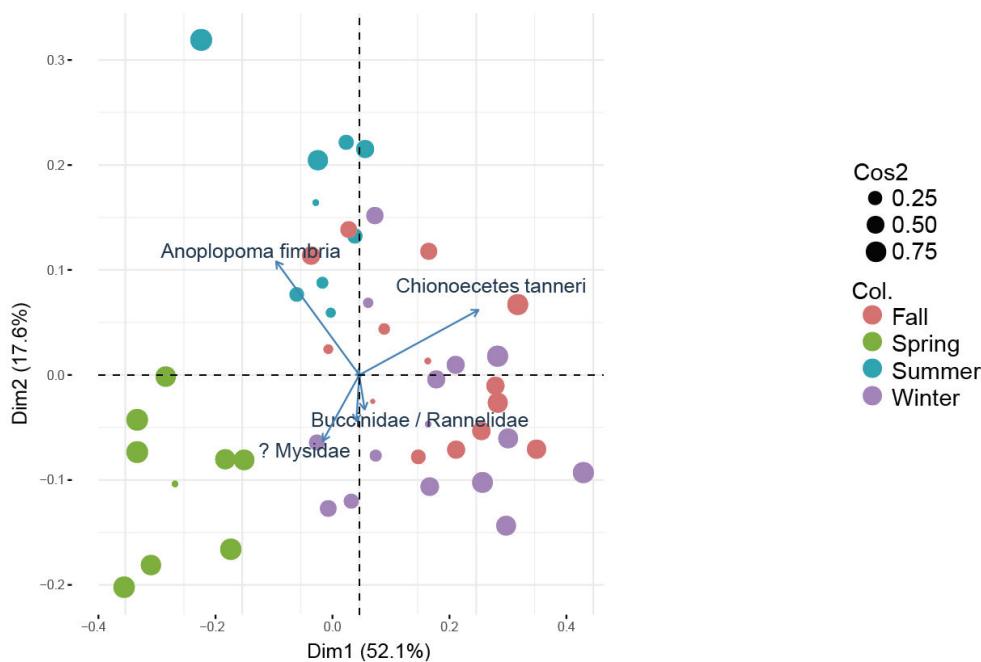


Figure 4- 11 : Principal Component Analyses performed on megafaunal density recorded with stationary video camera from 8.00 to 8.05 a.m. daily at the Wall POD3/4 sites of the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) from June 2012 to May 2013. Daily values were aggregated (sum) by weeks then transformed according to Hellinger. The arrows represent species contributing the most to the observed variance. The size of the points indicates the quality of its representation (Cos2) on the two first dimensions of the PCA. Different colors represents different seasons.

3.2.3 Influence of environmental parameters on community dynamics

At the community level, 29 significant positive dbMEMs explained 26 % of the total variation in community composition and were used to model the faunal community matrix. Most of the temporal structure (16 %) was captured by the first significant dbMEMs forming the broad-scale temporal sub-model (Figure 4- 12) with significant periodicities of 119-144 days. Environmental parameters explained 15 % of the variation at the broad temporal scale, with a significant influence of anomaly of sea surface temperature, sea surface temperature, crossshelf wind strength, wind direction, wave height, wave period, atmospheric pressure, oxygen, density, salinity, pressure and chlorophyll. The remainder of the variation was explained by the medium (7 %) scale submodel, displaying significant periodicities of 43-49 and the fine scale submodel (3 %) of 12-17 + 28-29 days (Table 4- 9). However, 58 % of the total variation in community composition remained unexplained.

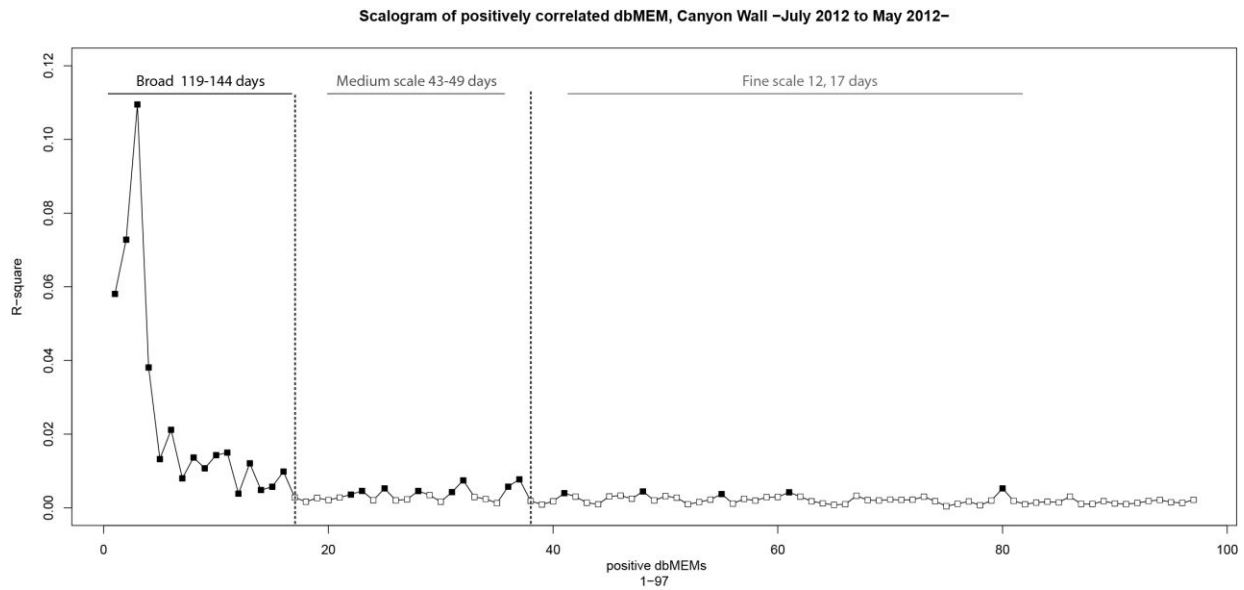


Figure 4- 12: Scalogram illustrating the scaling of temporally structured variation in benthic megafauna community data at the Wall site of the Barkley Canyon node of the Ocean Networks Canada observatory sampled from July 2012 to May 2013. Values on the ordinate are semi-partial R^2 (i.e., the variation explained by individual dbMEM variables), computed separately for each dbMEM eigenfunction with positive Moran's I (1-97). The statistics of the dbMEM that were selected by forward selection (i.e. the 29 that significantly contributed to model the faunal response data) are represented by black squares.

Table 4- 9: R^2 and probabilities related to the temporal analysis of the epibenthic megafaunal community at the Wall site of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) sampled from July 2012 – May 2013. First line: R^2 of each spatial sub-model. Second line: R^2 of the regression of the sub-model (fitted values) on a subset of backward-selected environmental variables. Third line: product of the two previous lines, i.e. variation of the community data explained by the environmental variables at the scale considered. Other lines: p-values of the regression coefficients of the environmental variables in the model considered. (***)for p-value<0.05).

	Wall community	Broad	Medium	Fine
Significant period (days)		119-144	43-49	12, 17,
R^2 adj of dbMEM submodel on wall community		0.162	0.068	0.034
R^2 adj of environment on submodel		0.145	0.035	0.007
R^2 adj of environment on wall community	0.003	0.023	0.002	0.0002
Anomaly of sea surface temperature	***	***	***	
Sea surface temperature	***	***	***	***
Crosswind		***		
Alongwind			***	
Wind direction	***	***	***	***
Wave height		***		
Wave period	***	***		
Atmospheric pressure	***	***		
<i>in-situ</i> Temperature	***			
Oxygen	***	***		
Density		***		
Salinity		***		
Pressure	***	***	***	***
Chlorophyll	***	***	***	
Benthic boundary layer current Magnitude				***

3.3 Spatial variation within the Barkley region

3.3.1 Environmental conditions across sites

The standard deviations of *in situ* environmental parameters was smallest at the axis, slightly higher at the Wall, and higher at the Upper slope (Table 4- 4). The two deeper sites (Wall and Axis) showed similar environmental conditions. At the Upper slope, temperature was 2°C higher than the other two sites, and current strength greater and salinity lower than at the two deep sites. PCA which explained 82.2 % of variation in the two first dimensions confirmed the segregation between Upper slope (396 m depth) and the two deep sites (Wall and Axis, 894 and 985 m depth, respectively) along the first axis in terms of environmental conditions (Figure 4- 12). When CTD data were available for both sites (May 2013 to May 2014), the values overlapped between the Wall and the Axis.

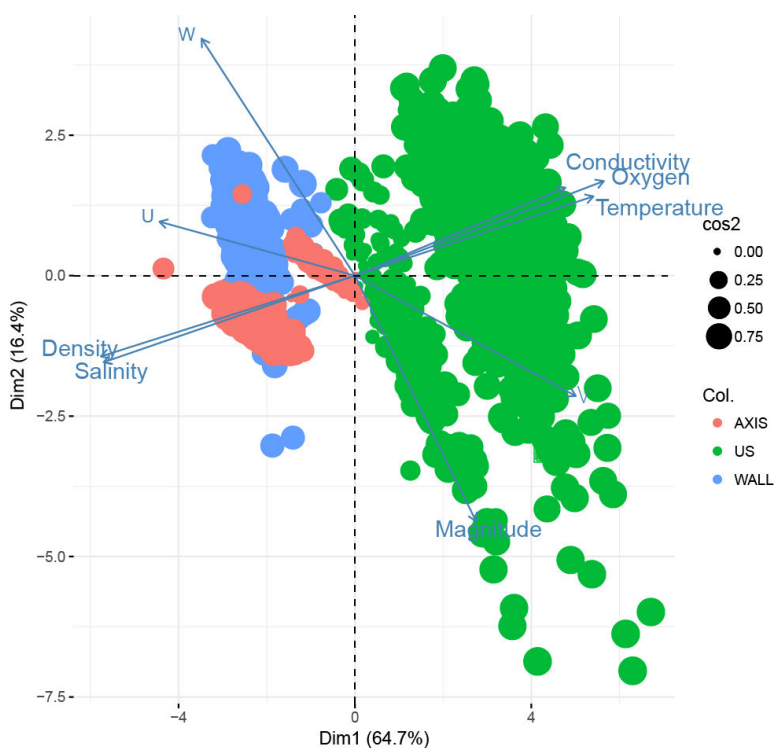


Figure 4- 12 Principal Component Analysis performed on *in-situ* environmental parameters measured at the Wall POD3/4 at 894 m depth (from May 2012 to May 2013 in blue), the Axis POD1 985 m depth (from May 2012 to January 2015 in pink) and the Upper-slope POD2 396 m depth (from June 2012 to May 2014 in green) sampling sites of Ocean Networks Canada observatory node Barkley Canyon (British Columbia, Canada) from May 2012 to May 2014. Data were standardized for the analysis. The size of the points indicates the quality of their representation (Cos2) on the two first dimensions of the PCA.

At the Wall, %TOC in sediment trap material was minimum in July and maximum in August 2012, %TN was minimum in March 2012 and maximum in August 2012, the flux (dry weight (g) per day) was minimum in March 2013 and at its maximum in July 2012, finally $\delta^{13}\text{C}$ minimum was in November and maximum in August 2012. Diatoms were largely dominant in late September and October 2012. At the Upper slope %TOC was minimum in May 2013 and maximum in October 2012, %TN was minimum in May 2013 and maximum in October 2012, the flux was minimum in October 2012 and maximum in August 2012, finally $\delta^{13}\text{C}$ minimum occurred in August 2012 while maximum occurred in March 2013 (Appendix, Figures 1 and 2). Diatoms were almost never observed in these samples however, a maximum was noted in October 2012 (Table 4- 10).

Table 4- 10 : Summary of the variables measured from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall POD3/4 (894 m) and at the Upper-slope POD2 (- 396 m) sites of Ocean Networks Canada observatory node Barkley Canyon (British Columbia, Canada)

		%TOC	%TN	Flux (dry weight in g/day)	$\delta^{13}\text{C}$
Upper slope	min	2.5	0.3	0.2	-23.3
	max	6.2	0.7	4.1	-21.2
Wall	min	3.5	0.4	0.4	-23.4
	max	4.8	0.5	3.0	-22.5

Although quantity and quality of sedimentary organic matter amplitude of variation over time was weak, PCA revealed a weak separation of Wall and Upper-slope sampling sites along its first axis (Figure 4- 14). This pattern was confirmed by significant higher $\delta^{13}\text{C}$ at the Upper-slope in both spring and autumn (Kruskal-Wallis, p.value =< 0.02) (Figure 4- 15) and percentage TN during summer and autumn (Kruskal-Wallis, p.value =< 0.03). The flux of sedimenting material (dry weight / day) was significantly higher at the Wall than at the Upper-slope in autumn (Kruskal-Wallis, p.value =< 0.01) (Figure 4- 15); it showed outliers (one bottle with flux greatly superior to others) during the first two weeks of August 2013 for both sites and during the third week of April 2013 at Upper-slope. We did not detect any significant differences in TOC and C:N ratio between sampling times for any season (Kruskal-Wallis, p.value > 0.05).

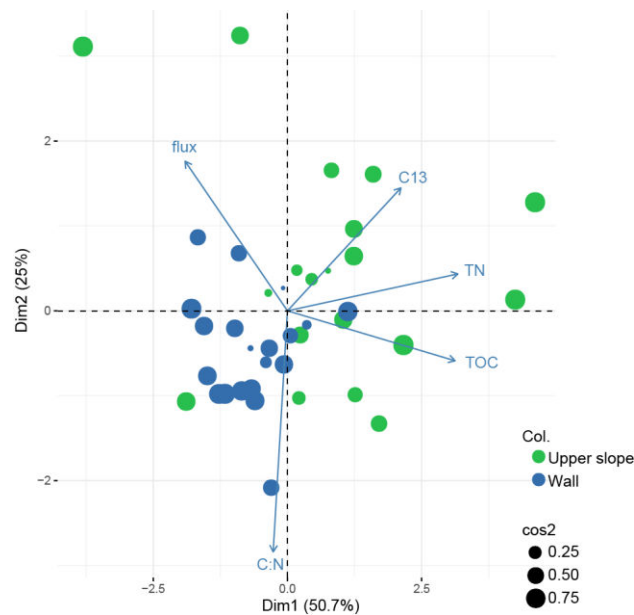


Figure 4- 14 Principal Component Analysis performed on data obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall POD3/4 (894 m, in blue) and at the Upper-slope POD2 (- 396 m, in green) sites of Ocean Networks Canada observatory node Barkley Canyon (British Columbia, Canada). Data were standardized for the analyses. The size of the points indicates the quality of their representation (Cos2) on the two first dimensions of the PCA.

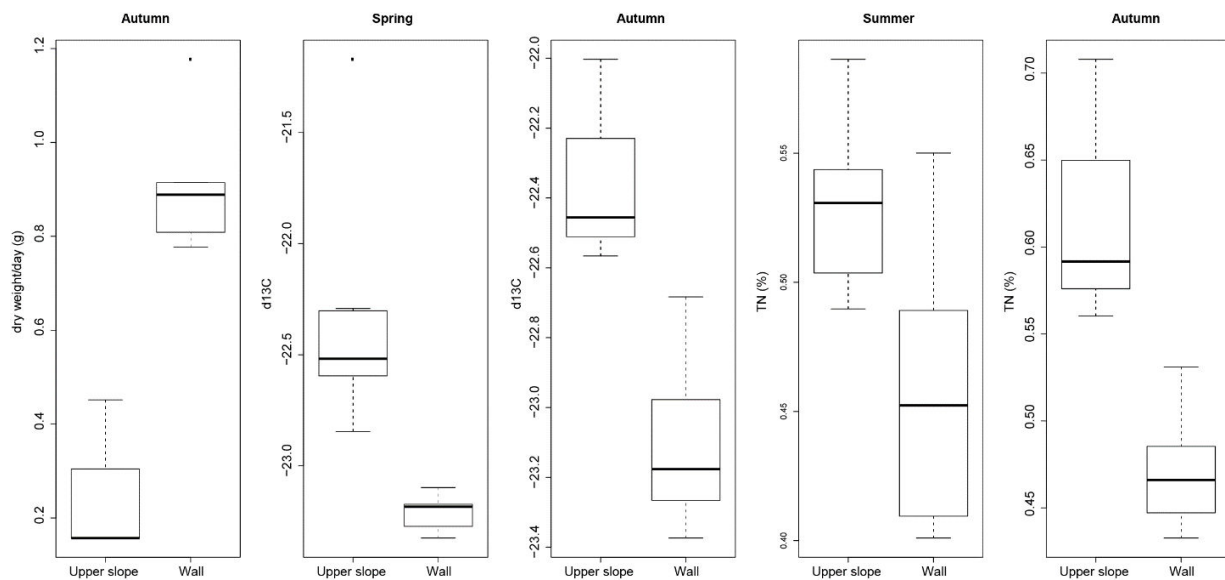


Figure 4- 15 : Boxplots of the parameters obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall (894 m) and at the Upper-slope (- 396 m) sampling sites of Ocean Networks Canada observatory node of Barkley Canyon (British Columbia, Canada), aggregated by season. Here are only shown parameters and seasons where a significant difference between Upper-slope and Wall sites was observed (Kruskal-wallis, p-value < 0.05).

3.3.2 Temporal patterns across site within the Barkley Canyon region

To facilitate temporal comparisons among sites, data from the Axis of the canyon published in [Chauvet et al. \(2018\)](#) were re-analyzed by year. Each period separately led to the same results as in this study, with a temporal broad scale of 111-150 days (2012-2013) and 164-165 days (2013-2014) that explained 13 % and 9% of the total variation in community composition, respectively. The medium scale displayed periodicities of 39-42 days (5 % of the variation) and 47-49 days (4 % of variation) and the fine scale 19-22 days (2 % of the variation) and 19-25 days (8 % of the variation), for each period respectively ([Table 4- 10, Figure 4- 16](#)).

Broad-scale temporal structure explained most of the variation in community composition at each site (except for 2013-2014 at Upper-slope) ranging from 8.6 % at “2013-2014” Axis site to 16.2 % at the Wall site. The temporal scales were similar at all sites, ~111 to 144 days (i.e. 3.5 to 5 months) except at the Upper-slope in 2013-2014 where the broad scale was 46-49 days, corresponding to the medium scale for the other sites ([Table 4- 10, Figure 4- 16](#)). In all cases, environmental factors explained on average 13 % of this variation and included most surface weather-related parameters and, except for Axis 2012-2013 (no CTD data) , the *in situ* physico-chemical parameters. Medium scale temporal structure varied from ~35 to 39 days with slightly shorter periodicities for both periods at the Upper slope. Medium scale structure explained the least amount of variation in community variation (average 4 %). Lastly, fine scale structure explained very little of the variance in community composition at the Wall and Axis from June-July 2012 to May 2013, while it explained almost 10 % at the Upper-slope and the second period of Axis site (“2013-2014”). Environmental factors explained a very small amount of the variation at this scale (in average 1 %) ([Table 4- 11, Figure 4- 16](#)).

Table 4- 11 : Summary of the temporal sub-models and the explained percentage of community variation determined using dbMems analysis on benthic megafauna community data sampled using video camera at the Wall, the Upper-slope “2012-2013” and “2013-2014” and the Axis “2012-2013” and “2013-2014” sites of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada) sampled from June 2012 to May 2014

Sites	Period (days)			% of variation in community explained		
	Broad scale	Medium scale	Fine scale	Broad scale	Medium scale	Fine scale
Wall	119-144	43-49	12, 17, 28-29	16.2	6.8	3.4
Axis 2012-2013	111-150	39-42	7, 19-22	13.3	4.8	1.8
Axis 2013-2014	164-165	47-49	19-25	8.6	4.0	8.3
Upper slope 2012-2013	109-126	23-30	12-16	15.9	3.7	10.3
Upper slope 2013-2014	46-49	24-27, 31-36	13	9.0	4.1	9.5
Median	111-144	35-39	13-17	13.3 ± 3.65	4.1 ± 1.25	8.3 ± 3.82

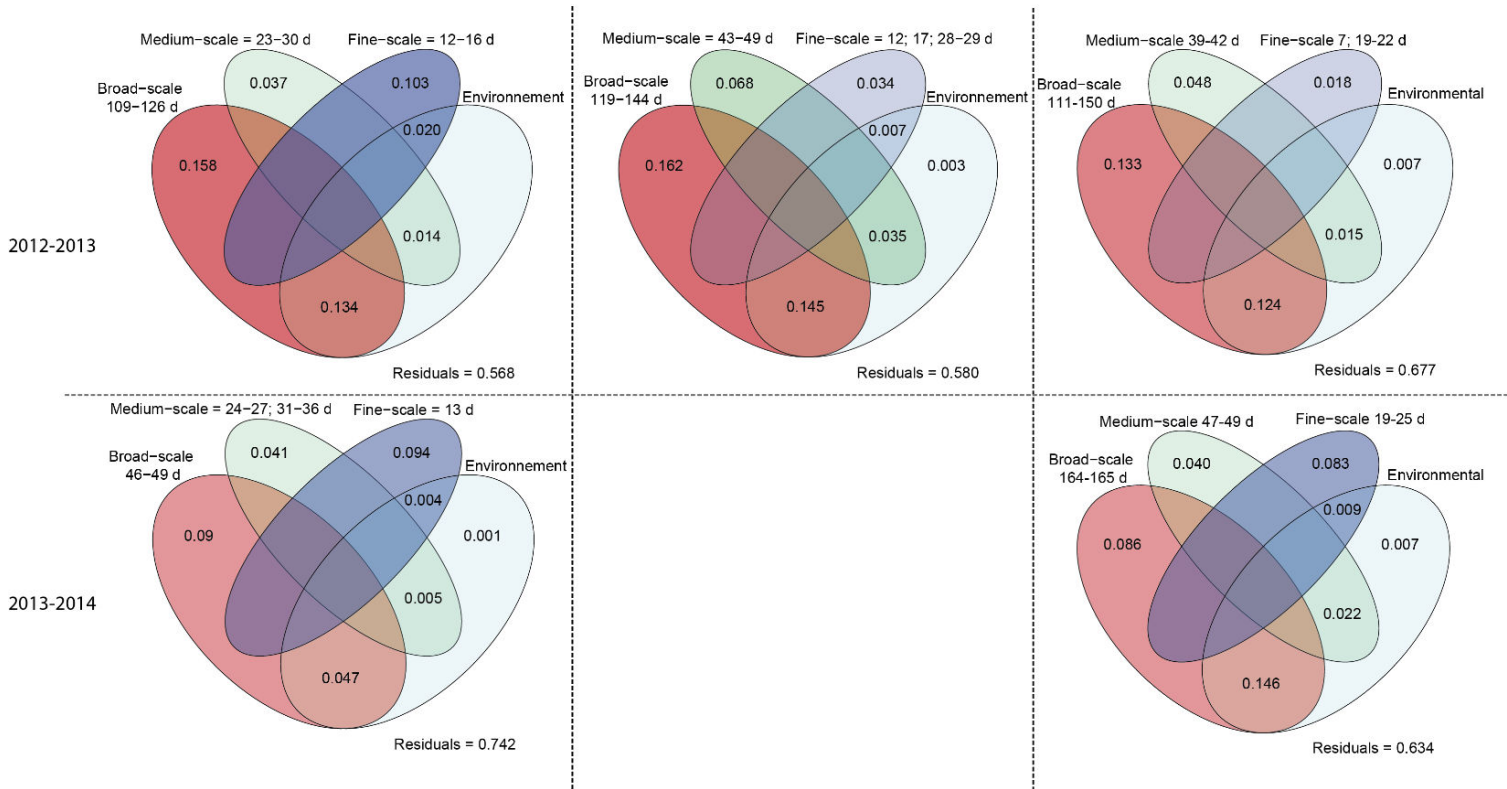


Figure 4- 16: Venn diagrams of variance partitioning in the community sampled from July 2012 to May 2013 at the Upper-slope POD2 (-396 m), the Wall POD3/4 (894 m) and the Axis POD1 (-985 m) sites of Barkley Canyon node of Ocean Networks Canada observatory (British Columbia, Canada). Explanatory variables are the 3 dbMEMs temporal sub-models obtained with dbMEM analysis and environmental factors consisting of *in situ* measurements (oxygen, CTD data, BBL current magnitude, chlorophyll concentration and turbidity –except CTD data and oxygen for Axis 2012-2013-) and weather conditions above Barkley Canyon measured by LaPerouse Bank buoy (anomaly of sea surface temperature, sea surface temperature, wind strength by direction, wave height and period and atmospheric pressure). Intensity of colors indicates percentage explained of the community variation.

4 Discussion

4.1 Ecosystem dynamics in Barkley Canyon (Upper slope and canyon wall)

4.1.1 Upper slope site

4.1.1.1 *Environmental characterization*

The Upper-slope site is located 150 m above the average shallow limit of the OMZ (Domke et al., 2017), with dissolved oxygen concentrations varying from hypoxia -i.e. <1.0 mL / L (Rhoads and Morse, 1971) – to oxic conditions (i.e. 1.80 mL/L). Minimum values occurred from May to July and reached a maximum in February \pm 1 month. These high concentrations of oxygen are concomitant with high temperatures and low salinity. This pattern is common in OMZs that occur along the coast, where summer upwelling brings deep, cold, nutrient rich and oxygen-depleted water to the inner shelf (Grantham et al., 2004). Similar observations were made off southern Vancouver Island by Mackas et al., (2001) at mid-water depth range (75 to 175 m depth). These variations were associated with the seasonally alternating winds and longshore currents near the shelf break that favor up / downwelling (Allen et al., 2001). In our study, in addition to the seasonal variation in 2013-2014, a linear increase in oxygen concentration, associated with a decrease in salinity was observed from 2012 to 2014. The arrival of the “blob” in winter 2013, an anomaly in sea surface temperature offshore Vancouver Island, could have led to a weaker upwelling forcing wind limiting the intensity of the upwelling and consequently minimizing the arrival of cold, oxygen depleted waters (Chauvet et al., 2018; Peterson et al., 2016, 2015).

4.1.1.2 *Description of the community*

Among the 37 OTUs identified, 21 were observed during both the 2012-2013 and 2013-2014 periods with solariellidae gastropods, mysid krill shrimp, fragile pink urchins *Strongylocentrotus fragilis*, and *Sebastes* spp rockfish dominating the community. Overall, species composition at the upper slope was different from the deeper axis site that was mainly characterized by species well adapted to hypoxia (Chauvet et al., 2018). At the upper slope, the mysid krill shrimp (*Eucopia* spp), also found at the deepest site in Barkley Canyon (Chauvet et al., 2018), is known to have gills and respiratory pigment adaptations to survive in the OMZ (Levin, 2002; Sanders and Childress, 1990). This pelagic to bathypelagic vertical diel migratory (VDM) group, observed at depths from 400 to 1900 m (Andersen and Sardou, 1992; Hargreaves, 1985; Mauchline, 1986; Taniguchi, 1969), is planktivorous although the genus is known to consume mesozooplankton such as small copepods, ostracods and some coelenterates (Burghart et al., 2010; Chikugo et al., 2013; Roe, 1984).

The Solariellidae family of small (5-20mm), burying gastropods (Vermeij, 2017) is diverse and worldwide-distributed with an affinity for unconsolidated soft substrates in temperate to tropical deep-waters

(Cavallari et al., 2016; Hickman, 1998; Williams et al., 2013). Although very few studies have focused on this family, previous observations highlighted that these subsurface deposit-feeders (Kharlamenko et al., 2015) showed concentration of individuals in shelf-slope transition areas (300 m depth), supporting the high density observed in this study (Benkendorfer and Soares-Gomes, 2009).

In the northeast Pacific, the detritivore fragile pink urchin *Strongylocentrotus fragilis* is a key member of the benthic megafaunal community on the upper slope and is found over a wide gradient in temperature, oxygen and pH (Taylor et al., 2014). In Barkley Canyon, this urchin was observed at mid depths above 400 m depth, outside the OMZ, in the shallower area of the Barkley Canyon node of the ONC observatory (Campanyà-Llovet et al., 2018; De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017; Duffy et al., 2014). At the upper-slope, *S. fragilis* displayed a patchy distribution at small spatial scales (tens of meters) that was attributed to selective feeding (Campanyà-Llovet et al., 2018). This species tends to aggregate in areas with low percentage of organic carbon with high nutritional value and characterized by the presence of zooplankton and copepods (Campanyà-Llovet et al., 2018). In this study, we could not properly characterize neither sediment quality nor zooplankton quantity. However, ongoing identification of the individual sorted from sediment trap bottles (not presented in the results) revealed the presence copepoda, amphipoda, cumacea, ostracoda and krill. It is noteworthy that during ONC maintenance cruises, *S. fragilis* was observed aggregating along the observatory cables and platforms (M. Matabos, com. pers. and pers. obs). While the reason for this behavior is not known, the densities observed in our study could result from the presence of the observational array. This patchy distribution was also observed along the slope adjacent to Barkley Canyon with density peaking between 500 and 600 m depth by De Leo et al. (2017) and between 200-300 m at the canyon head (Domke et al., 2017).

Rockfish of the genus *Sebastes* are an important component of the marine ecosystem in the northeast Pacific and at least 20 species are targeted by deepwater fisheries (Beamish, 1979; Morato et al., 2006; Withler et al., 2001). They are sedentary demersal species and often inhabit the offshore edges of banks or canyons where they benefit from advected prey resources such as myctophid and small mesopelagic to benthic crustaceans (Brodeur and Percy, 1984; Brodeur, 2001; Pereyra et al., 1969). At almost 400 m depth, the Upper-slope site is situated in the deepest part of the known depth distribution of most of *Sebastes* spp as confirmed by De Leo et al. (2017) during a video transect along Barkley Canyon adjacent slope (Gunderson, 1971; Gunderson and Sample, 1980; Richards, 1986).

4.1.1.3 Scales of variation in community dynamics: role of the environment

60 % of the identified OTUs were common between the 2012-2013 and 2013-2014 sampling periods and the major species, apart from *S. fragilis*, were similar. In both cases, one species highly dominated the community (representing more than 70 % of the total abundance) but differed between the two periods, with a shift from Solariellidae to Mysidae. The change in camera angle and the higher zoom level from May 2013 to May 2014 allowed identification of smaller species, possibly explaining the net increase in Mysidae, but also eliminated half the field of view, leading to a reduced sampling surface (0.5 m²), likely impacting the detection and following normalization of the abundance in individual per m² of rare and/or patchy species (Levin, 1992; Wiens, 1989). This is particularly true for *S. fragilis* (Campanyà-Llovet et al., 2018; Domke et al., 2017), and *Sebastes* spp (individuals can be separated from each other by distances greater than our sampling scale, leading us to consider them rarer than what they really are) (Krieger, 1993). *S. fragilis* and *Sebastes* spp. aggregated in the proximity of the Vertical Profiler System (VPS) installation and cables, away from the camera field of view. Indeed, *Sebastes* species have an affinity for hard substrata with vertical relief (Brodeur, 2001; Krieger, 1993; Krieger and Ito, 1999; Richards, 1986). The removal of the VPS in 2013 might have released this attraction, making the fish more visible near the camera platform. However, regarding the gastropods, yearly repeated transects conducted with the ROV during the maintenance cruises confirmed (qualitatively) that the density of those gastropods decreased during the second period (pers. obs). Differences in density seen in our study could have resulted from a combination of the change in sampling scale and a real decrease in population densities.

Most of the variance in the epibenthic megafaunal community from June 2012 to May 2013 was explained by the combined effect of almost all measured environmental factors and the ~ 4 month broad-scale sub-model (118 ± 15 days). This 4-month cycle represents the minimum detectable signal of season's alternation while sampling size is limited to one year. It might thus be a signal of an annual cycle. This hypothesis is supported by the observed cycle of mysid shrimp (100-110 days), *Sebastes* spp (129-140) and *S. fragilis* (85-90 days), whose densities all varied at this scale ± 20 days, and diversity varied between summer and winter of each year. The annual cycle observed for *in situ* environmental factors measured in 2012-2014 is linked to higher temperatures and oxygen concentrations and lower salinities in winter. Peaks of Mysidae occurred from August to late October when the plankton sinks from the sea surface (De Leo et al., 2018; Guidi et al., 2009; Mackas, 1992; Mackas et al., 2001). Compared to deeper sites, Mysidae were observed more often resting on the bottom during this period of highest food input and oxygen concentration. The recurrence of *S. fragilis* highest around April 2013 could have resulted from a local input of rich OM (Campanyà-Llovet et al., 2018). The density of Solariellidae also varied over days to weeks, with the biggest peaks between August and mid-November. As this family is known to be capable

of burying in the sediment (Vermeij, 2017), it is possible that we underestimated the population during this period of highest mobility, and that changes in densities might be linked to a behavioural cycle. This confirms the necessity of at least 2 years of sampling to detect clear patterns linked to seasonal succession.

No significant periodicities were detected at the medium (26 ± 3 days) or fine (14 ± 2 days) scales for individual species, suggesting that the variance explained in the community is integrated over the densities of the 30 species (i.e. concomitant change in densities). Although both scales associate to a tidally related cycle, the lunar month and fortnightly forcing, only the latter explained more than 10 % of the variance in community composition. Tide is known to affect species in the deep sea at different temporal scales (e. g. Aguzzi et al., 2010; Doya et al., 2014; Lelièvre et al., 2017; Matabos et al., 2015, 2014, 2012). While our results do not provide insight into the mechanisms of influence at the monthly scale, periodicity in community variation linked to the fortnightly tide (fine scale) has been observed for flatfish, eelpout and poacher as well as the overall community at 100 m depth in Saanich Inlet (BC, Canada) in the same region (Matabos et al., 2015, 2012). The authors attributed this pattern to mixing processes outside the fjord that caused nutrient injection through an inward flow of subsurface water on the fortnightly cycle. Here, the BBLc magnitude showed significant cycles corresponding to this fine scale. This current could directly affect the community or alternatively, result in variation in resource availability, for example, resuspension can modify the nutritional composition of the sediment (Gooday et al., 1990; McConnaughey and McRoy, 1979; Mincks et al., 2008)

From May 2013 to May 2014, the percentage of variance in community composition explained by the temporal structure was lower (22 %) than from June 2012 to May 2013, and equally divided between the finest and the broader scale submodels of 13 and 46-49 days, respectively. Periodograms performed on the major species revealed no temporal cycles corresponding to those submodels. This difference between 2012-2013 and 2013-2014 periods in addition to the absence of link between species and community variation could result from the change in methodology (see above). Mysids were more dominant in the latter period, and because they are benthic-pelagic, a downward looking camera may not be the appropriate sampling tool.

4.1.2 The canyon wall site

4.1.2.1 Environmental characterization

The Wall site is situated in the core of the OMZ (Domke et al., 2017; Levin, 2003) characterized by oxygen concentrations constantly below the severe hypoxia level (i.e. 0.26 mL/L). The measured environmental parameters displayed weak amplitudes of variation at scales ranging from days to a year with, for example, daily temperatures of 3.8 ± 0.12 °C and benthic boundary layer current of 0.08 ± 0.04 m/s. The maximum current strength of 0.3 m/s was only recorded over few hours. Thus, hydrographic conditions on the seafloor appear homogeneous over the year, as for the canyon axis (Chauvet et al. 2018). Periodograms still revealed significant cycles of 14 and 160 days for BBL current, which could correspond to the fortnightly tidal cycle and the seasonal signal (see above the upper slope discussion). Fluorometer measurements revealed distinct sustained pulses in chlorophyll concentration and turbidity in autumn 2012 and April 2013, corresponding to the massive bloom of August 2012 and the smallest one of April 2013 with a small lag. However, because of calibration uncertainties (Juniper et al., 2013), we will not further discuss these data.

4.1.2.2 Characteristics of the epibenthic megafauna community at the wall

The 4 major species of the 24 identified OTUs (i. e the grooved tanner crabs *Chionoecetes tanneri*., the mysid krill shrimp, the sablefish *Anoplopoma fimbria* and the buccinid /ranellid gastropod) match previous observations at this site in 2011 (Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014) and are similar to those at the adjacent methane hydrate site (Chatzievangelou et al., 2016; Doya et al., 2017) and deeper in the axis of Barkley Canyon (Chauvet et al., 2018). Those 4 species are known to be hypoxia tolerant, explaining their dominance as they evolve in the core of the Northeast Pacific Oxygen Minimum Zone (OMZ) (Chauvet et al., 2018).

4.1.2.3 Scales of variation in community dynamics: role of the environment

From July 2012 to May 2013 we observed an increase in the density of sablefish, the Buccinidae/Ranellidae and the Mysidae. These trends were associated with a small increase in oxygen concentrations and a small decrease in temperature. Communities can respond to even minor environmental changes as shown for food quantity and quality (Campanyà-Llovet and Snelgrove, 2018). In the core of an OMZ where oxygen is the major limiting factor, release from this pressure (i. e. small increase in oxygen) would allow active swimmers, such as *A. fimbria*, or diurnal vertical migrators, such as shrimp Mysidae to increase their metabolic activity and thus mobility (Kaartvedt, 2010; Sullivan and Smith Jr., 1982). These trends in densities, temperature and oxygen could also be linked with the timing of the sampling period which did not cover one full year but ended immediately after the April surface bloom. The bloom could have been responsible for the increase of those major species (Chauvet et al., 2018; Vetter, 1994; Vetter and Dayton,

1999), while the sampling did not allow us to follow a possible decrease of species density, oxygen and increase in temperature from May to July. Along with the broad-scale submodel of 130 ± 15 days which explained most of the temporal structure, a potential seasonal signal is supported by the highest diversity of species in the community during summer and lowest in winter. However, a clear seasonal pattern cannot be identified with only 10 months of sampling.

The effects of the temporal structure and the environment explained 42% of the variance in the epibenthic megafaunal community at the Wall and most of this variance was explained by the additive effect of all the environmental factors measured and the broad-scale sub-model (130 ± 15 days) and to a lesser extent by the medium scale (46 ± 3 days). Major species showed two density peaks during the sampling period, for crabs from mid-November to late December and later from mid-April to the end of sampling period, lagging by 1 to 2 months for krill and sablefish. Similar results were found at the Barkley Canyon hydrates (600 m from wall sites) from February to May 2013 (Doya et al., 2017) where the authors associated these patterns with seasonal variations. The November and December peaks belong to autumn and the later February and April peak to late winter-early spring. The lag between seasons (i.e. autumn against late winter- early spring) corresponded to the detected broad scale of 4 months while the lag between the species peaks of each season (i.e. crabs against sablefish and Mysidae in autumn and in late winter - early spring) corresponded to the detected 1 to 2 month medium scale. Thus, the observed structure appeared to be related to seasonal variation in community composition, probably in a nested response to environmental variation, biotic interactions and species life history traits. De Leo et al. (2018) observed a massive arrival of copepods in the canyon in late October 2013-2015 which could be linked to the chlorophyll pulses observed in the bottom water from September to November. Although we don't understand the mechanism behind the lag of 1 to 3 months between the surface phytoplankton bloom in August and these aggregations of fauna in the canyon, we hypothesize that it could be a response to the sedimenting material linked to seasonal surface primary production. This hypothesis was supported by the samples from the sediment traps which displayed the lowest values of $\delta^{13}\text{C}$ in spring and autumn (although not statistically significantly) (Appendix 1 and 2). In sedimented material, $\delta^{13}\text{C}$ tends to increase with sediment resuspension or bioturbation (McConnaughey and McRoy, 1979; Mincks et al., 2008), and low values could imply the input of "new" material. This mechanism might in turn affect the community through a cascade of biotic processes. While the arrival of Mysidae could be explained by an early overwintering behavior following food like detritus and copepods (Atkinson et al., 2009; Cleary et al., 2016; De Leo et al., 2018; Reiss et al., 2017; Schmidt et al., 2011), the aggregation of crabs is a result of processes in their life cycle. The Fall has been identified as a period of the annual ontogenic migration for juveniles of *C. tanneri* which aggregate below 900 m depth (Gillespie et al., 2004; Workman et al., 2001; Chauvet et

al., accepted). The ontogenic migration of crabs could thus be synchronized with the arrival of food, such as copepods (De Leo et al., 2018) in the deep sites. This sudden increase of small crabs, in turn, could have attracted the sablefish known to feed on these crustaceans (Laidig et al., 1997). This is further supported by a reduction in density of *C. tanneri* concomitant with the sablefish abundance increase. The winter peak in crabs most likely resulted from a gathering behavior for molting (Dew, 2010, Chauvet et al., accepted) at a period when the sablefish migrate higher in the water column to spawn (Mason et al., 1983). Later, the spring density peak of krill shrimp occurred when surface chlorophyll concentrations started to increase. By this time, low $\delta^{13}\text{C}$ was detected in sedimented material supporting the hypothesis that densities of krill tend to increase at the canyon Wall with the input of fresher material from surface production. The different scales of periodicity observed for communities at this site thus could be a result of various mechanisms generated by interrelated factors that combine the influence of food input from the surface, hydro-physical processes responsible for the transfer of material from surface to the deep, species life history traits and the resulting biotic interactions, such as predation. Our results highlight the complexity of ecosystems dynamics, their environmental and biological drivers, and thus the importance of multidisciplinary monitoring.

4.2 Comparison of the sites

4.2.1 Environmental comparison

The two deeper sites inside the canyon share similar environmental conditions, with an average temperature of 3.8 °C and 34.4 ‰ salinity. Although at the Wall, the BBL currents were twice those at the axis, mean speed remained under 10 cm/s orientated along the canyon. Both sites are located in the core of the OMZ, with dissolved oxygen concentrations never exceeding 0.34 mL/L. Located below the influence of the upwelling, conditions were homogeneous over the year as shown by the weak amplitude of variation in the measured parameters. At the upper slope, ~ 550 m above the canyon sites, mean temperature was higher (5.5 °C) while mean salinity was lower (34 ‰) and conditions showed a stronger seasonal component, with oxygen levels ranging from hypoxic to oxie. This site is exposed to a distinct hydrography (Allen and de Madron, 2009), being shallower, away of the canyon influence, at the upper limit of the OMZ (Domke et al., 2017) and under the influence of the bottom shelf flow (Allen et al., 2001). These features result in stronger BBL currents (~ 10 cm / s), especially across slope. We would thus expect that these contrasting environments would support distinct benthic communities and that seasonal variation would be more pronounced in the upper slope community dynamics.

From June 2012 to May 2013, both sites displayed higher material flux in the two first weeks of August, most likely as a consequence of the surface blooms that occurred by the end of July. In autumn and spring-summer, significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ and %TN, and stable-C/N along with a lower flux (only in autumn) at the

upper slope than at the wall could mean arrival of less material and probably issuing from OM that already sedimented, which was thus more reworked or resuspended (McConnaughey and McRoy, 1979; Mincks et al., 2008). First, these observations could be the results of sampling bias. As the sediment traps were deployed directly on the seafloor, the risk of resuspension with a potential impact on the flux quantity and quality was high. However, we minimized this risk by pooling the samples by seasons. Secondly, we verified hourly peaks in the magnitude of BBL currents and in daily faunal abundance (e. g. sablefish, pers. obs). For low-energy environments (mean velocities < 10 cm/s and maximum velocities 22 cm / s (Gardner et al., 1983)) such as the wall, rough estimates¹ indicate that the BBL current speeds were insufficient to resuspend sediment (Hjulstrom, 1955; Ogston et al., 2004). Finally, the highest densities of sablefish were observed from late November- December onwards and particularly in April-May, and might have resuspended material during those periods. However, at this time $\delta^{13}\text{C}$ decreased (i. e. less reworked material) which contradicts the resuspension hypothesis. At the upper slope, peaks in BBL currents (> 30 cm/s) able to resuspend material occurred very sporadically (i.e. less than 3 consecutive hours in a day, and for two consecutive days at most) in October, December, January and July. Alternatively, our results could be attributed to the influence of the local topography and hydrography. Indeed, the lower $\delta^{13}\text{C}$, associated with weak BBLc (i.e. absence of resuspension), in autumn at the Wall site suggest that the higher flux originated at the sea surface with a transfer facilitated by the advection current known to increase the exchange with shallow waters (Allen et al., 2001). Campanyà-Llovet et al. (2018) measured quality of SOM (Sediment Organic Matter) in push cores in September 2013, and suggested that hydrodynamics at the canyon head limit deposition of OM at 200-400m depths, and enhance it at 800 m. The topography of the canyon could thus strongly contribute to the accumulation of fresh organic matter at the deep sites (900 m depth) in autumn.

4.2.2 Site comparisons of community dynamics

Despite the differences in environmental conditions and biological communities between the upper slope and the two canyon sites, temporal variation explained from 32 to 42 % of the variation in community composition for all sites from 2012 to 2013. While the broad temporal scale of 3.5 to 5.5 months, which explained most of the variation, does not correspond to any known cycle, this scale could correspond to the smallest detectable- indication of a seasonal pattern in the community with a 1-year long sampling. Although caution is warranted when postulating a potential seasonal impact, other results supported this interpretation. Firstly, the 3-year analysis performed at the axis confirmed a strong seasonal effect on

¹ We did not obtain measurements at this site taking account the sediment grain size and the speed needed to resuspend this sediment up to 170 cm.

community pattern from June 2012 to January 2015 (Chauvet et al., 2018). Analysis of this same data by year revealed a broad scale of 111-165 days, consistent with what we observed at the slope and wall. Secondly, previous studies at the methane hydrate site and the wall have suggested a seasonal signal in the abundance of different species, although their time-series did not exceed 13 months (Doya et al., 2017; Juniper et al., 2013). At each site, diversity was significantly different between summer and winter. Temporal variation in the community results from the accumulation and interaction of each variation of individual species. Fluctuations in the density of mysid krill shrimp, *Sebastes* spp, *A. fimbria*, and *C. tanneri* matched this scale and were related either to their life-cycle (Boutillier and Gillespie, 2005; Keller et al., 2016, 2012; Mason et al., 1983; Chauvet et al., accepted), a response to change in environment (e. g. pulses of food or oxygen concentration) (Chauvet et al., 2018; Doya et al., 2017, 2016; Juniper et al., 2013) or a combination of both (synchronization of life cycle on environmental variation) (Refinetti, 2015, 2012). Indeed, the arrival of fresh food linked to the summer blooms probably affected directly or indirectly (e.g. trophic chain, life-cycle synchronization) the epibenthic megafaunal community. The medium scale of ~1.5 months was also similar at all sites and between sampling periods (i.e. years) although it explained a small amount of the total variance in species composition. One hypothesis is that this cycle could correspond to the lag in species response to biotic interactions, such as predation or predator avoidance as for juveniles of *C. tanneri* preyed upon *A. fimbria* (Laidig et al., 1997), or the mysid krill shrimp preyed upon numerous species including *A. fimbria* and *Sebastes* spp (Bahner et al., 1977; McConnaughey and McRoy, 1979; Parks et al., 2013). Lastly, the small scale differed in length among sampling sites. At the deepest sites, this scale was variable, from 7 to 25 days at the axis and 12 to 30 days at the wall, whereas at the upper slope it remained consistent over the sampling period from 12 to 16 days. It is noteworthy that while this fine scale explained between 3.4 and 8.3 % of the variation at the deep sites, it explained 9.4 and 10.3% at the upper slope. As discussed above, the distinct hydrography of the upper-slope could result in a stronger influence of the 15-day environmental cycle corresponding to the spring-neap tide in response to food availability or change in currents (Matabos et al., 2015; Tyler, 1988).

5 Acknowledgments

We are grateful to all PIs of ONC for accessing their temporal data. Funding for the Barkley Canyon instruments and installation was provided by the Canada Foundation for Innovation and the British Columbia Knowledge Development Fund. This research was supported by the « Laboratoire d'Excellence » LabexMER (ANR-10-LABX-19) and co-funded by a grant from the IFREMER and the region of Brittany. Authors are also very thankful to Christophe Brandily and Florian Caradec for the help with the CHN and isotopic analyses. Thanks also to Drs Loic Michel and Lucie Pastor whom helped with the interpretation of the sediment trap analysis results. Antoine Raoux helped sorting the sediment trap samples. Karen Douglas provided the bathymetry data used by Dr Ronan Autret to build the map of Barkley Canyon.

6 Synthèse des résultats de l'étude et perspectives

Dans cette dernière étude, nous cherchions à globaliser les observations faites sur la dynamique temporelle d'une seule communauté du canyon et dont les mécanismes avaient été précisés grâce au travail focalisé sur une espèce majeure la constituant (*Chionoecetes tanneri*). Ici, il s'agissait d'exporter les méthodes développées précédemment à d'autres sites et sur des périodes concomitantes pour favoriser la comparaison au sein de la région de Barkley. Cependant, une différence trop importante des surfaces d'échantillonnages a empêché une comparaison quantitative des communautés. Nous pouvions néanmoins comparer leur dynamique ainsi que leurs réponses face à différents facteurs d'origine biotiques et abiotiques. Nous avons pu décrire plus précisément la composition de ces communautés et confirmer de manière qualitative la nette ségrégation entre le haut de pente et les sites du canyon. Sur le haut de pente, les espèces majeures observées sont Solariellidae, Mysidae, *Strongylocentrotus fragilis*, *Sebastes* spp et Buccinidae/Ranellidae. Les sites du canyon présentent des compositions similaires et l'on retrouve *Chionoecetes tanneri*, Mysidae, *Anoplopoma fimbria* et buccinidae / ranellidae en représentants majoritaires. Cette ségrégation dans la composition semble être le fruit de deux facteurs majeurs, à savoir, la bathymétrie et la concentration en oxygène. A environ 400 m, le site se situait en limite basse de distribution bathymétrique de certaines espèces comme *Sebastes* spp (Gunderson, 1971; Gunderson and Sample, 1980; Richards, 1986) et en limite haute voir au-dessus de cette limite pour d'autres espèces comme *A. fimbria* et *C. tanneri* (Hunter et al., 1989; Pereyra, 1966; Workman et al., 2001). A 400 m de profondeur, la pente était également proche de la limite de distribution oxygène de certaines espèces comme pour *S. fragilis* dont les observations ont été limitée à ce site alors que sa distribution bathymétrique va habituellement au-delà de 1000m de profondeur (fin la ZMO dans le canyon) (De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017; Taylor et al., 2014). Seul le krill (Mysidae) semble être présent tout au long de ce gradient. Cependant, la qualité limitée de la vidéo et le manque d'échantillonnage sur chaque site ne nous a pas permis de pousser l'identification à l'espèce et il est possible que nous ayons observé ici un relai ou « turnover » d'espèces le long du gradient bathymétrique plutôt qu'une seule et même espèce.

Au-delà de la composition spécifique, nous avons pu déterminer les échelles temporelles les plus importantes pour la dynamique des communautés sur chaque site. Les cycles d'environ 4 mois observés sur chacun des 3 sites sur une durée d'échantillonnage d'un an semblent associés à un signal saisonnier. Ce dernier est lié à l'interaction de nombreux processus impliquant la production saisonnière de surface, les processus océanographiques de surface et de fond, les interactions biotiques ainsi que les traits d'histoire de vie propres à chaque espèce. Cette hypothèse est renforcée par la diversité des communautés de chaque site, plus élevée en été qu'en hiver, mais également par la variation de la densité des espèces majeures dans le temps, probablement en lien avec la production de surface. Ainsi au

printemps, les densités plus importantes de Mysidae, d'*A. fimbria* et de *S. fragilis* pourraient être liées à l'arrivée de matière plus fraîche issue des premières efflorescences de surface. Plus tard, à l'automne l'arrivée massive de copépodes (De Leo et al., 2018) pourrait expliquer l'augmentation de Mysidae. Sur le mur, cette arrivée a pu conduire à une synchronisation du cycle de vie de *C. tanneri* dont les jeunes individus profiteraient de la présence accrue de nourriture, dans un lieu où l'hypoxie prévient d'un trop grand nombre de prédateurs. Cette cascade trophique se poursuit avec l'arrivée d'*A. fimbria* possiblement attiré vers les zones profondes du canyon par la grande quantité de proies disponibles. Cette hypothèse se défend par la diminution de *C. tanneri* en présence du poisson prédateur. Par ailleurs, lorsque *A. fimbria* remonte dans la masse d'eau pour se reproduire en hiver, la densité de *C. tanneri* remonte et les individus s'agrègent pour muer. La synchronisation des rythmes biotiques de chaque espèce sur les événements prévisibles tels que l'arrivée de nourriture depuis la surface et la cascade de processus qui en résulte sont probablement les facteurs qui expliquent le plus la dynamique que nous avons observé dans ces communautés. La profondeur, la topographie, la concentration en oxygène et bien d'autres facteurs abiotiques ne semblent donc pas prévaloir sur la pression majeure que représente l'arrivée saisonnière de nourriture dans la dynamique des communautés sur des sites à 400 m de profondeur et au-delà. L'analyse saisonnière des pièges à sédiment a montré un flux plus important (bien que non significatif) en août pour les deux sites instrumentés (pente et mur), probablement en lien avec l'efflorescence majeure ayant lieu à la surface pendant cette période. En revanche, à l'échelle de la saison, les variations temporelles n'étaient pas notables ni dans la qualité, ni dans la quantité de la matière importée depuis la surface. Nous avons par ailleurs confirmé les observations (faites à partir de carottes de sédiment prélevées sur la pente et dans le canyon) de Campanyà-Llovet et al. (2018) quant à un apport plus important dans le canyon que sur le haut de pente, plus spécialement durant l'automne. Les valeurs de TN et de $\delta^{13}\text{C}$ moins élevées sur le mur que sur la pente montrent un arrivage de matière fraîche durant cette période, contrairement aux hypothèses que Campanyà-Llovet et al. (2018) avaient émises en proposant des phénomènes de remise en suspension depuis 400 m vers le canyon. Cependant, la divergence de nos méthodes (carottage contre piège à sédiment), de nos périodes d'échantillonnages (uniquement en septembre 2013 pour Campanyà-Llovet et al. (2018)), ainsi que les possibles biais liés aux phénomènes de remise en suspension sur le piège à sédiment pourrait expliquer cette différence.

Enfin, sur le haut de pente uniquement, une échelle plus fine, de l'ordre d'une quinzaine de jours, potentiellement attribuable à l'impact des marées de morte-eau / vive-eau sur les changements de courants benthiques, explique à un niveau égal à celui de l'échelle saisonnière la dynamique temporelle des communautés.

Ce travail a révélé les limites des méthodes utilisées notamment dans l'étude des échelles temporelles inférieures à 3 mois en utilisant un échantillonnage journalier sur une période d'un an et couvrant des surfaces faibles à très faibles. Souligné par Levin (1992), le problème des petites échelles favorisant les évènements stochastiques, et donc rendant difficile la détermination de patrons, a été particulièrement vraie dans notre cas. La faible surface échantillonnée (entre 0,5 et 9 m²) a pu biaiser le comptage de certaines espèces et notamment celles avec un comportement d'agrégation tel que *S. fragilis* ou *C. tanneri* durant les périodes de migration (Campanyà-Llovet et al., 2018; Gillespie et al., 2004; Taylor et al., 2014; Workman et al., 2001). Les espèces dont la répartition des individus est régulière mais à une échelle spatiale supérieure à celle d'observation comme *Sebastes* spp (Krieger, 1993) sont également problématiques. Cela nous mène aux limites des observatoires fonds de mer. En effet leur conception est particulièrement adaptée à l'étude temporelle mais leur limite spatiale est à prendre en compte dans le plan d'échantillonnage. Ainsi pour contrebalancer cette limite, augmenter la fréquence d'échantillonnage, et donc la probabilité de capter un individu s'il est présent doit être une alternative à considérer. Dans notre cas, un échantillonnage journalier semble raisonnable pour repérer des phénomènes saisonniers sur une année mais reste limitant pour des échelles inférieures. Dans le cas d'étude du phénomène de morte eaux et vives eaux, nous ne saurions que conseiller d'au moins doubler la fréquence d'échantillonnage. Finalement, pour comparer quantitativement les communautés de chaque site, il sera nécessaire de déployer une instrumentation identique et notamment de paramétrer les caméras de manière à synchroniser l'angle, le zoom et la rotation afin d'obtenir la même couverture du fond. En termes de quantification précise des apports depuis la surface et de la faune micronectonique, pour éviter les phénomènes de resuspension et l'intégration d'espèces benthiques qui ont pu ramper jusqu'à l'ouverture des pièges à sédiment (observations personnelles et non présentées ici issue du tri de la faune présente dans les bouteilles des pièges que nous avons analysées), nous recommandons une suspension des pièges à quelques mètres du fond.

Encart 5

Synthèse des 3 études réalisées

1ère étude:

La communauté qui vit sur l'axe du canyon est composée d'espèces **adaptées à l'hypoxie sévère** et d'au moins deux espèces d'**intérêt commercial** : le crabe tanneur *Chionoecetes tanneri* et le poisson charbonnier *Anoplopoma fimbria*.

L'**environnement** de la couche benthique limite est **homogène** à une échelle comprise entre 1 jour et presque 3 ans bien que des variations saisonnières soient détectées.

La **dynamique de communauté** suit un **cycle annuel** partiellement attribuable aux **changements saisonniers** de conditions météorologiques et océanographiques à la surface et au fond. Le transport de **nutriment depuis la surface** est probablement le mécanisme majeur dans la régulation de cette dynamique.

Une **tendance linéaire** dans les densités de certaines espèces pourrait être liée au phénomène de «**blob**», une anomalie de température apparue dès l'hiver 2013-2014 à la surface.

2ème étude:

Première fois que l'**imagerie** est utilisée dans une démarche d'étude de la **dynamique de population** d'une espèce d'intérêt commercial vivant dans les grands fonds.

Les crabes observés à 900 et 1000 m de prof. étaient en grande majorité des **juvéniles** avec 95 % des individus mesurant de 10 à 40 mm sur l'axe du canyon. La population de l'axe est un **assemblage** dans laquelle on peut observer, dans un même temps, jusqu'à **4 cohortes**.

Nous avons confirmé des phénomènes de **migrations ontogéniques** et d'**agrégations liées à la mue**. En moyenne, 16 mois sont nécessaires aux individus de 1,9 cm pour atteindre plus de 5 cm.

La part de la variation temporelle liée au cycle de vie des espèces dans la variation de la population est très importante. L'impact de l'environnement serait lié à une **synchronisation du cycle de vie** de l'espèce sur des cycles environnementaux prévisibles, ici, l'**alternance des saisons** et donc de la production de surface.

3ème étude:

La **composition** de la communauté du haut de pente (400 m de profondeur) est **différente** de celle des sites du canyon (900 et 1000 m de profondeur). Seul les Mysidae semblent être capables de vivre sur les trois sites.

Les **amplitudes de variation** de l'environnement sur le fond sont plus **importantes** et la vitesse des courants benthiques est plus élevée sur le **haut de pente** que sur les sites du canyon. Sur le **mur**, durant l'automne, les **apports depuis la surface** sont **plus élevés** et moins remaniés que sur la pente.

La dynamique des **communautés de la pente, du mur et de l'axe** suivent un **cycle commun de 3-4 mois**, probable signal d'une **saisonnalité** lorsque l'échantillonnage ≤ 1 an. Ce patron est lié à l'intégration des réponses de chaque espèce prenant en compte leur **cycle biologique** et les effets des **variations de l'environnement in-situ** et en surface ainsi que de l'**apport de nutriment** sur la dynamique des populations.

Globalement pour les échelles **inférieures à 3-4 mois**, l'explication de la dynamique est **faible et difficile à décrire**. Une augmentation de la fréquence d'échantillonnage ou de la surface observée pourrait être une bonne solution pour la détection de ces échelles.

Les communautés animales s'organisent sur une large gamme d'échelles d'espace et de temps. Notre capacité à prédire la réponse des écosystèmes faces aux changements environnementaux passe par une compréhension des mécanismes à l'origine de cette organisation (Levin, 1992). La difficulté d'accès au-delà de 200 m de profondeur a grandement limité les possibilités de conduire des études se focalisant sur la dimension temporelle des communautés animales et des écosystèmes. Pourtant, ces écosystèmes sont soumis à des cycles environnementaux qui peuvent agir à des échelles allant de quelques heures, (p. ex. les marées, (p. ex. Aguzzi et al., 2010; Doya et al., 2014; Matabos et al., 2012, 2015; Tyler, 1988)), à quelques mois (p. ex. alternance des saisons, (p. ex. Doya et al., 2017; Juniper et al., 2013; Smith Jr and Baldwin, 1984)), voire plusieurs décennies (p. ex. les phénomènes El Niño, l'oscillation décennale du pacifique ou l'oscillation nord atlantique, (p. ex. Lampitt et al., 2010b; Ruhl and Smith, 2004)). De nouvelles perspectives de recherche dans l'espace temporel sont offertes par l'accès continu aux écosystèmes profonds grâce au développement d'observatoires sur certaines sources hydrothermales, plaines abyssales et canyons sous-marins (Favali and Beranzoli; Juniper et al., 2007; Ruhl et al., 2011; Tunnicliffe et al., 2008). Les activités actuelles de l'être humain influencent directement ces systèmes profonds au travers de la pêche, de la pollution, ou encore des exploitations de minerais (Ramirez-Llodra et al., 2011). Les retombées de la pression anthropique sont également indirectes et plus globales au travers des changements climatiques (Levin and Le Bris, 2015) tels que l'intensification des phénomènes d'upwelling (Bakun, 1990; Roemmich and McGowan, 1995) ou encore l'expansion des zones de minimum d'oxygène (Koslow et al., 2011; McKay et al., 2005; Shaffer et al., 2009). Dans ce contexte, les responsables politiques s'engagent de plus en plus en faveur de l'environnement et requièrent les connaissances de la communauté scientifique dans le but d'éclairer leurs décisions (GIEC, Changement climatique, 2014). Cependant, peu, voire pas, d'états zéro ont été réalisés dans ces écosystèmes, limitant notre capacité à évaluer et prédire l'influence de tels changements (Robison, 2009; Van Dover et al., 2014). Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressées à la dynamique temporelle des communautés de mégafaune épibenthique qui peuplent le Canyon de Barkley. Nous supposons une réponse de cette communauté aux variations environnementales cycliques et stochastiques à différentes échelles de temps. L'objectif était de décrire les communautés et la structure temporelle de leur organisation. Nous cherchions également à comprendre les facteurs biotiques et abiotiques à l'origine de cette structure, ainsi que les mécanismes sous-jacents aux patrons observés. Cette thèse fournit des éléments essentiels pour les futurs travaux de prédiction des effets potentiels de perturbations d'origine naturelle ou anthropique sur la dynamique des communautés considérées.

Au-delà de cet exercice de décomposition temporelle du système observé, la complexité du milieu profond a constitué un défi du fait des difficultés d'accès et des limites en terme de coût qu'il occasionne (Glover et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2010; Thiel et al., 1994). Si les travaux en écologie terrestre et même côtière sont nombreux et bénéficient d'un recul suffisant sur les dynamiques temporelles pour la mise en place de stratégies d'échantillonnage rigoureuses, l'écologie en milieu profond en est, elle, à ses premiers balbutiements. Ce travail de thèse constitue la première étude intégrant des données pluridisciplinaires au niveau de trois sites de l'observatoire ONC dans la région de Barkley. Les résultats obtenus et les problèmes rencontrés nous ont permis de fournir des informations utiles au développement et à l'amélioration des stratégies d'observations de ce milieu tout en pointant les limites associées aux dispositifs expérimentaux actuellement en place.

1 Etude de la dimension temporelle

La dynamique d'une communauté animale résulte des interactions de l'ensemble des variations spatio-temporelles des comportements de chaque espèce qui la constitue. De nombreux facteurs modulent ces comportements sur des échelles de temps et d'espace allant de quelques secondes (rythme cardiaque d'un individu) à plusieurs décennies (migration de population entières) (Goldbeter, 2010; Refinetti, 2012). Afin de modéliser et prédire l'évolution d'une communauté en réponse aux pressions d'origines diverses (anthropiques, climatiques, océanographiques ou même biotiques), il faut réussir à désentrelacer des échelles qui interagissent de manière complexe dans le système observé. Ce grand défi de la théorisation des systèmes est limité par notre capacité à réaliser un échantillonnage sur plusieurs échelles de temps et d'espace (Levin, 1992). Cette limite est peu à peu repoussée par les avancées techniques et technologiques. Ainsi, les observatoires fonds de mer, opérationnels depuis maintenant une dizaine d'années, constituent un exemple d'outils adaptés à l'échantillonnage sur la dimension temporelle (Barnes et al., 2011; Juniper et al., 2007; Matabos et al., 2016; Thiel et al., 1994; Tunnicliffe et al., 2008). En étudiant à l'aide de l'observatoire NEPTUNE-ONC, trois sites entre 400 et 1000 mètres de profondeur dans le canyon et la pente adjacente, nous avons réussi à décrire la dynamique des communautés benthiques locales. Nous avons également obtenu quelques clés permettant d'émettre des hypothèses concernant les facteurs biotiques et abiotiques ainsi que les mécanismes qui leur sont associés et qui régissent cette dynamique.

Pour des raisons évidentes de temps (imparti à cette thèse), nous avons dû restreindre nos choix quant à la fréquence et à la durée des échantillonnages. Ce choix est très important car il fixe les limites de détection des échelles identifiables (Levin, 1992). Ainsi, avec un échantillonnage quotidien sur une période

de 1 à 3 ans, nous ne pouvions quantifier les mécanismes visibles en deçà de 2 jours ni au-delà de 6 mois à 1,5 ans (respectivement) (Legendre and Gauthier, 2014; Legendre and Legendre, 2012; Peres-Neto and Legendre, 2010). Des études antérieures réalisées sur ces mêmes sites ont montré, à partir de fréquences et de durées d'échantillonnage inférieures, un effet de la marée sur les communautés (Doya et al., 2014; Juniper et al., 2013; Matabos et al., 2014) ainsi que l'influence potentielle des saisons (Doya et al., 2016, 2017; Juniper et al., 2013). Cependant, la durée limitée de ces premières séries de données temporelles (< 14 mois) ne permettait pas de valider l'existence de cycles supérieurs à 6 mois. Nous voulions confirmer l'hypothèse de saisonnalité précédemment émise sans pour autant restreindre la détection de plus petites échelles, comme l'influence possible des marées de vive-eau / morte-eau (15 jours), connues pour affecter d'autres communautés profondes (Matabos et al., 2012, 2015b; Tyler, 1988). Afin d'identifier les facteurs environnementaux impliqués dans la dynamique des communautés sur ces différentes échelles, nous avons sélectionné des paramètres océanographiques de la couche benthique limite mesurés au niveau des communautés. Des paramètres caractérisant la météorologie, les conditions océanographiques et la production primaire de surface ont également été utilisés. En effet, même éloignées de la couche photique, les espèces évoluant en milieu profond peuvent être affectées par les changements qui ont lieu en surface via entre autre, le transfert vers le fond des nutriments par sédimentation des détritiques ou par un phénomène de cascade au travers des maillons de le réseau trophique (p. ex. Billett et al., 1983; Lampitt et al., 2010b; Rice et al., 1986; Romano et al., 2017; Romero-Romero et al., 2016). Dans les canyons, ce lien entre la surface et les profondeurs est considérable (Allen and de Madron, 2009). En effet, leur topographie responsable de l'hydrographie particulière du milieu tend à advecter les particules et facilite ainsi le processus de transfert du plateau continental vers le bas du talus (Allen and de Madron, 2009). En analysant l'ensemble des données avec des outils statistiques spécifiques (dbMEMs, périodogrammes et corrélations croisées), nous avons pu quantifier l'importance relative de la structure temporelle aux différentes échelles détectables par l'échantillonnage, ainsi que l'influence des facteurs environnementaux mesurés, entre juin 2012 et janvier 2015 (2 ans et 8 mois).

1.1 Variations intrannuelles

1.1.1 L'importance des saisons

Lors de nos études, nous avons montré que, quelle que soit la zone étudiée, l'alternance des saisons révélée par un cycle annuel dans la dynamique de la communauté était l'échelle temporelle la plus importante (Figure 1). Nos résultats suggèrent que l'un des forçages environnementaux responsable de cette saisonnalité est la variation forte de la productivité de surface. Les efflorescences printanières et estivales connues et récurrentes dans la région (Allen et al., 2001; Harris et al., 2009; Hickey and Banas,

2008; Peña et al., 1999; Wu et al., 1999) ont ici été mesurées par des proxies en surface (concentration en chlorophylle) mais également sur le mur du canyon grâce au fluorimètre. En avril puis plus tard en août, à la surface de l'eau de la région de Barkley, l'augmentation de la lumière ainsi qu'un régime de vent favorable aux upwellings induit des efflorescences de phytoplancton importantes. Ces producteurs primaires pourront, à travers une cascade de processus, influencer les communautés profondes *via* (i) la sédimentation des microalgues et des organismes zooplanctoniques (ainsi que leurs détritiques) non consommées (Peña et al., 1999) et (ii), au travers du réseau trophique, notamment par l'abondance de certaines espèces de zooplancton effectuant des migrations verticales (Dam et al., 1993). Ainsi le Canyon de Barkley, en favorisant le transfert de la surface vers le fond (Piper and Normark, 2009; Shepard, 1963; Walsh and Nittrouer, 2009), est certainement, à l'image d'autres canyons, une importante nourricerie pour les espèces benthiques et démersales (De Leo et al., 2012, 2014; Leduc et al., 2014; Mendes et al., 2011; Vetter and Dayton, 1999).

Dans l'analyse annuelle des trois sites, la plus large échelle temporelle détectée (saison), son importance, et l'influence de l'environnement à cette échelle sur la structuration des 3 communautés sont identiques. Or, à 400 m de profondeur, sur la pente, les amplitudes de variations annuelles des paramètres environnementaux mesurés au fond (courants, température, salinité et oxygène) sont considérablement plus élevées qu'à 900 et 1000 m dans le canyon. Ce résultat, va à l'encontre de nos attentes d'un signal temporel particulier associé à l'environnement *in-situ* plus variable du haut de la pente. Il renforce au contraire l'hypothèse du rôle majeur de la production de surface sur la dynamique des communautés épibenthiques profondes dans la région.

Dans les canyons et au niveau des plaines abyssales, l'influence de la saisonnalité de la production de surface sur l'arrivée de matière nutritive a déjà été décrite (Billett et al., 1983; Rice et al., 1986). Dans ces milieux, la faune est également modulée par des rythmes liés aux saisons avec des changements d'abondance, de diversité et de comportement (p. ex. Sardà et al., 1994, 1997; Tudela et al., 2003). Cependant, l'observation concomitante des variations de faune et des apports depuis la surface est beaucoup plus rare et cependant nécessaire à la compréhension des mécanismes qui lient ces deux processus. Par exemple, aux stations d'observation PAP (Atlantique nord) et M (nord-est du Pacifique) entre 4 000 et 5 000 m de profondeur, le flux de particules labiles arrivant en plus grande quantité durant l'été a façonné des patrons saisonniers dans la reproduction de certaines espèces ainsi que dans les taux de consommation d'oxygène de la communauté d'endofaune (Baldwin et al., 1998; Kiriakoulakis et al., 2001; Lampitt et al., 2010a, 2010b; Smith Jr and Baldwin, 1984).

Plusieurs mécanismes peuvent expliquer l'influence de la production primaire de surface sur la dynamique des communautés benthique profondes. Le faible rôle des paramètres environnementaux *in-situ* sur les variations de la structure et de la composition des communautés suggèrent une influence importante des processus biotiques. On a ainsi pu montrer, que le groupe de krill appartenant à la famille des Mysidae, majoritaire sur les trois sites, était associé à l'automne puis à la fin du printemps et à l'été. La recrudescence printanière de Mysidae correspond à la période des efflorescences de surface. Cette famille, capable de migrations verticales journalières allant de 400 à plus de 1500 m de profondeur (Andersen and Sardou, 1992; Hargreaves, 1985; Mauchline, 1986; Taniguchi, 1969), est connue pour sa capacité à tirer profit des efflorescences de phytoplancton (Burghart et al., 2010; Chikugo et al., 2013; Roe, 1984). La sédimentation de la plus forte production primaire de surface pendant cette saison expliquerait donc, la forte densité que nous avons constatée. L'augmentation de Mysidae pendant la période automnale correspond à l'arrivage massif d'une de ses proies, les copépodes (Burghart et al., 2010; Chikugo et al., 2013; Roe, 1984) observé à partir de la fin du mois d'Octobre dans le canyon (De Leo et al., 2018). La présence de ces copépodes au début de l'automne reste mal expliquée puisqu'elle intervient après les premiers départs de migration d'hivernage vers le fond qui sont ordinairement observés 1 à 2 mois plus tôt chez ce groupe (De Leo et al., 2018; Mackas, 1992; Mackas et al., 2001). Ces départs sont habituellement déclenchés par la fin des efflorescences estivales de surface avec lesquelles ils se nourrissent ; ce qui suggère l'implication, dans notre cas, d'autres processus dans la réponse des copépodes à ces efflorescences (De Leo et al., 2018). Les variations de densité d'autres espèces telles que le crabe tanneur *C. tanneri* suivent le patron automnal décrit chez les Mysidae. Il se peut que cette agrégation automnale soit également liée à la présence des copépodes, source de nourriture importante, dans une zone où l'hypoxie prévient d'un trop grand nombre de prédateurs (Levin, 2003). D'autre part, la description du cycle de vie de la phase juvénile jusqu'au passage à la phase adulte du crabe tanneur apporte de nouveaux éléments de réponse sur les variations de densité observées et les mécanismes sous-jacents. L'ensemble des variations que nous avons observées sur les deux sites du canyon a été expliqué par les phénomènes de migration d'origine (i) ontogénique, en automne, chez les juvéniles se dirigeant vers les zones les plus profondes de leur répartition bathymétrique, et (ii) comportementales, en hiver, en lien avec les agrégations au moment de la mue. Ce cycle de vie peut être une réponse directe à l'évolution de l'environnement (arrivée massive de copépodes à l'automne et absence de prédateurs en hiver) ou traduire un rythme interne, inhérent à l'espèce. L'existence de rythmes biologiques indique un processus évolutif permettant aux espèces d'anticiper les changements environnementaux prédictibles, ici les variations saisonnières des apports nutritifs, et ainsi optimiser leur survie. Quel que soit le déclencheur,

environnemental ou biologique, la présence de comportements cycliques chez cette espèce (reproduction et migration) semble donc être le principal régisseur des mouvements et variations de densité saisonnière que nous avons observées.

Ainsi, la production primaire semble influencer la dynamique des communautés à travers une cascade de processus biotiques au niveau du réseau trophique, comme le suggère l'arrivée massive de copépodes qui est suivie d'une augmentation de *C. tanneri* et de Mysidae puis, de l'un de leurs rares prédateurs capable de chasser en hypoxie, le charbonnier *A. fimbria* (Friedman et al., 2012; Laidig et al., 1997; Sullivan and Smith Jr., 1982). Les densités de *C. tanneri* qui diminuent pendant la présence d'*A. fimbria* suggèrent un comportement d'enfouissement ou de fuite des crabes, les rendant non visibles par la caméra et faisant donc baisser leur densité apparente. Ici, nous n'avons observé que deux cas de charbonniers attaquant des crabes juvéniles, et le nuage de sédiment produit par le mouvement a empêché la confirmation du succès de la chasse. Cependant, l'étude du contenu stomacal de près de 2000 charbonniers vivant au large des côtes de l'Oregon (Californie, Etats-Unis) a révélé la présence de *C. tanneri* et de krill dans l'estomac des individus (Laidig et al., 1997), confirmant l'hypothèse du réseau trophique.

Dans ce travail il est impossible de déterminer si les cycles observés dans la variation de densité des espèces, sont liés à un rythme biologique interne, dont l'origine intègre l'expression génétique (horloge biologique) modulée par des événements environnementaux prévisibles, ou sont une réponse directe aux pressions environnementales. Ici, le cycle associé à l'échelle temporelle « large » de 110 à 165 jours détectée par les analyses des échantillons d'un an montre que les espèces dominantes semblent s'être spécialisées sur des niches temporelles d'une durée de 3,5 à 5,5 mois. La relative prédictibilité de l'alternance des saisons et des oscillations de l'environnement qui sont associées à cette échelle ouvre des niches temporelles qui peuvent être occupées par différentes espèces, au sein du même habitat restreint (Tonkin et al., 2017). Les sites du canyon sont situés au cœur de la ZMO. L'hypoxie constante est une contrainte forte à la diversité spécifique (Levin, 2003) et l'alternance des saisons pourrait, en offrant plusieurs niches temporelles, permettre l'établissement de différentes espèces et d'augmenter sensiblement la diversité. La prise en compte de cette dimension temporelle est très importante dans la définition des niches écologiques et peut aider à la réalisation d'un plan d'échantillonnage efficace. Définir une fréquence d'observation minimum couvrant la totalité de ces niches temporelles permettra d'obtenir un échantillon statistique représentatif d'une communauté et de sa biodiversité (Tonkin et al., 2017). Dans le Canyon de Barkley, un échantillonnage régulier basé sur une fréquence de 3 à 4 mois semble adéquat pour caractériser sa biodiversité.

1.1.2 Un rôle de la marée ?

L'analyse des échelles temporelles plus fines, bien qu'expliquant peu la variation observée au sein de la structure et de la composition des communautés épibenthiques, a révélé un cycle de l'ordre de 15 jours (Figure 5-1). Bien qu'aucune espèce en particulier n'ait montré un tel cycle de variation dans sa densité, il pourrait s'expliquer par l'alternance des marées de vive-eau / morte-eau en engendrant des changements de courants dans la couche benthique limite, phénomène déjà observé dans d'autres environnements (Matabos et al., 2012, 2015b). Cependant, les deux sites profonds du canyon, soumis à des conditions hydrographiques particulières (courant benthique plus faible et orienté perpendiculairement à celui de la pente), ne semblent pas répondre de la même manière à ce signal. Pourtant, le rôle des marées et des cycles associés à la rotation de la lune chez les espèces profondes a été l'un des résultats majeurs apporté par les observatoires. Basées sur des fréquences d'échantillonnage plus élevées (minimum de 6 observations par jour chez Lelièvre et al., (2017)), plusieurs études ont mis en évidence des cycles allant de 12 heures à 13-15 jours correspondant respectivement aux marées diurnes et au cycle vive-eau / morte-eau. Ces observations ont renforcé l'hypothèse du rôle des variations tidales sur la dynamique de l'écosystème. De tels cycles peuvent entraîner une réponse comportementale comme chez les poissons Zoarcidae ayant tendance à piquer durant les marées de vive-eau (Aguzzi et al., 2010) ou les arthropodes Pycnogonidae qui se déplacent vers l'extérieur des buissons de vers tubicoles au rythme des marées (Lelièvre et al., 2017). Dans notre étude, nous n'avons cependant pas observé ce type de comportement particulier.

1.2 Variations interannuelles

A plus grande échelle, nous avons observé des tendances linéaires avec l'augmentation des densités de *C. tanneri*, d'*A. fimbria*, et de Mysidae sur la période d'étude de 2012 à 2015. Ces augmentations coïncident avec une légère croissance entre 2012 et 2014 (2012 et 2013 pour le mur) de la concentration en oxygène ainsi que l'élévation de la température, accompagnée d'une diminution de la salinité. A la surface, ces tendances étaient beaucoup plus importantes avec une anomalie de température observée dès l'hiver 2013-2014 augmentant constamment pour atteindre une moyenne de + 3°C en 2015 (Bond et al., 2015; Peterson et al., 2017). Cette anomalie et les phénomènes océanographiques qui en découlent se sont finalement établis dans le nord-est Pacifique pour se transformer en Oscillation Décennale du Pacifique (ODP) positive (Peterson et al., 2016). Notre période d'échantillonnage intervenait donc pendant la transition entre une période d'ODP négative (jusqu'en 2012) et une période d'ODP positive (à partir de 2014-2015). Les tendances linéaires à l'augmentation que nous avons décrites chez certaines espèces pourraient illustrer la partie initiale de l'ODP positive (Figure 5-1). Bien que notre échantillonnage soit de trop courte durée pour une quelconque quantification des effets d'oscillations climatiques à de telles échelles, nous supposons toutefois qu'ils peuvent affecter la distribution de certaines espèces, influençant ainsi l'ensemble de la communauté qui vit bien au-delà de la zone photique. Cela implique que des changements climatiques à grande échelle comme celui que nous connaissons actuellement (Pittock, 2005) pourraient affecter les communautés profondes à l'horizon d'une année. Des chercheurs ont, par exemple, constaté des changements importants dans la faune vivant entre 4000 et 5000 m de profondeur sur les stations PAP (Atlantique) et M (Pacifique), entre 1989 et 1999, en réponse à des événements climatiques annuels spécifiques (Lampitt et al., 2010a, 2010b; Ruhl and Smith, 2004). Ainsi, en 1996 au niveau de la PAP, un changement drastique de la communauté en lien avec l'apport de MO depuis la surface a soutenu le développement de fortes densités d'une espèce d'holothurie, lui valant le nom d'évènement à *Amperima rosacea* (Lampitt et al., 2010a, 2010b). Au niveau des sites PAP et M, l'occurrence précoce de plusieurs processus (p. ex. production primaire de printemps, mélange profond, et flux de matière vers le fond) a été associé au phénomène oscillatoire décennal El Niño/La Niña ainsi qu'à l'oscillation nord atlantique. En revanche, les détails des mécanismes qui lieraient ces changements à la communauté n'ont pas été décrits (Lampitt et al., 2001, 2010a, 2010b; Ruhl and Smith, 2004; Smith et al., 2006). Dans le nord-est Pacifique, les phénomènes oscillatoires décennaux, en induisant une variation de la limite de la ZMO, ont impacté la distribution de certains Echinidae le long de la marge et de la pente continentale de cette région (Sato et al., 2017). La diminution importante de 24 espèces de poissons mesopélagiques a également été associée à ce phénomène (Koslow et al., 2011; Sato et al., 2017). Or, les

modèles étudiant l'impact du changement climatique prévoient une expansion ainsi qu'une intensification des ZMO en réponse à (i) l'affaiblissement des grands courants océaniques, (ii) des modifications de phénomènes hydrographiques plus locaux (p. ex. mélange de la couche de surface et upwelling) et (iii) la diminution de la solubilité de l'oxygène dans des eaux plus chaudes (Shaffer et al., 2009). Au vu de ces précédents travaux ainsi que des observations issues de ce travail de thèse, le changement climatique pourrait modifier la répartition spatiale (extension et intensification de la ZMO), et temporelle (saison des efflorescences plus longues ou décalées dans le temps) des espèces profondes. De tels changements entraineront vraisemblablement une mutation de la structure et de la dynamique des écosystèmes. Il est donc primordial de maintenir une observation soutenue de la région, afin de confirmer l'hypothèse d'un cycle qui serait lié à l'oscillation décennale du Pacifique et de détecter des changements potentiels liés aux effets directs et indirects des activités anthropiques.

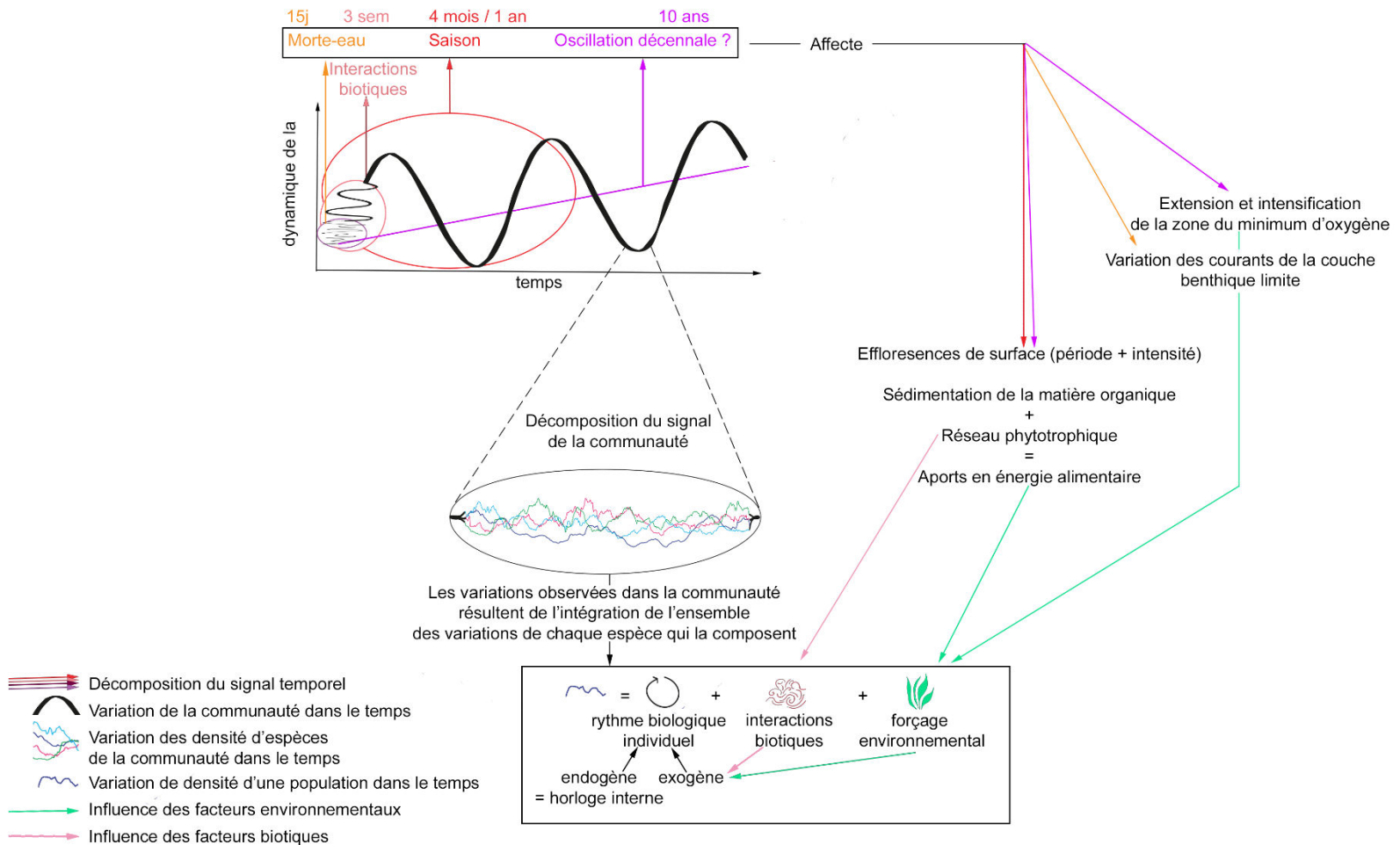


Figure 5-1 Schéma général des différents facteurs et processus influençant la dynamique des communautés sur les échelles temporelles décrites dans nos analyses des communautés et de l'environnement de la pente, du mur et de l'axe du Canyon de Barkley

2 Les limites rencontrées et quelques solutions alternatives

Cette thèse, en faisant partie des premières études à avoir utilisé un observatoire grand fond pour décrire la dynamique des populations et des communautés (Cuvelier et al., 2014, 2017; Doya et al., 2016; Juniper et al., 2007, 2013; Lampitt et al., 2010a; Lelièvre et al., 2017; Matabos et al., 2014, 2015a), met en évidence les limites liées à cette approche et propose des améliorations. La difficulté d'accès et le coût élevé des études en milieu profond comparés aux milieux terrestre et côtiers ont grandement retardé l'étude de la dynamique de ces écosystèmes. Les observatoires grands fonds sont une avancée importante pour l'étude des processus temporels. Ils présentent néanmoins, un certain nombre d'inconvénients.

2.1 Utilisation des caméras

Un des points primordial à discuter dans cette synthèse est la grande limitation spatiale de cette étude et la variation des surfaces étudiées pouvant aller de 0,5 à 10 m². Nous avons pu montrer que diviser par deux une surface d'observation déjà extrêmement restreinte (soit de 1 à 0,5 m²) sur un même site (la pente), pouvait avoir pour effet de doubler la densité de certaines espèces comme les Mysidae (le zoom plus important a permis de mieux compter les petites espèces) ou encore *S. fragilis* (espèce agrégative). Ainsi, le changement d'angle et de zoom des caméras suivant les sites, et au cours des périodes d'échantillonnage, a contraint la possibilité de comparaison quantitative des différentes communautés. Ce constat confirme (i) le besoin de constance dans la méthode d'échantillonnage mais surtout (ii) la nécessité de définir une surface pour laquelle l'échantillonnage statistique sera représentatif de la population réelle. En effet, l'extrapolation de nos résultats pour l'ensemble du canyon n'est pas possible, surtout dans le cas de communautés constituées d'espèces dont les individus présentent des comportements agrégatifs (Campanyà-Llovet et al., 2018; De Leo et al., 2017; Domke et al., 2017) ou réalisant des migrations ontogéniques (Gillespie et al., 2004; Workman et al., 2001). Ainsi, chez le crabe tanneur *C. tanneri*, nous ne pouvons conclure que la migration massive comptant plus de 500 individus dans le champ de vue de la caméra en janvier 2015 est un évènement exceptionnel (Figure 5-2). Les arrivages de cette espèce ont été observés les précédents hivers dans des quantités plus mesurées. Le phénomène de migration est donc annuel et la variation de densité interannuelle constatée peut être imputée à la surface d'observation, trop petite pour capter le groupe entier de migrateur. Si ce groupe passe au milieu du champ alors la densité est très grande (janvier 2015), en revanche, s'il passe à côté, seules les 'marges', moins denses sont observées (janvier 2013 et 2014). De plus, il a été montré que les canyons présentent une disparité spatiale d'apport depuis la surface à des échelles supérieures à celle retenue pour nos observations (Bianchelli et al., 2008; Campanyà-Llovet et al., 2018; Cunha et al., 2011;

Pusceddu et al., 2010). Les petites surfaces que nous avons analysées ne sont donc pas représentatives de l'hétérogénéité pouvant exister localement et notre perception des communautés vivant dans le canyon au travers des caméras de l'observatoire est donc réduite à ce que l'on aperçoit de la mer à travers le hublot d'un navire.

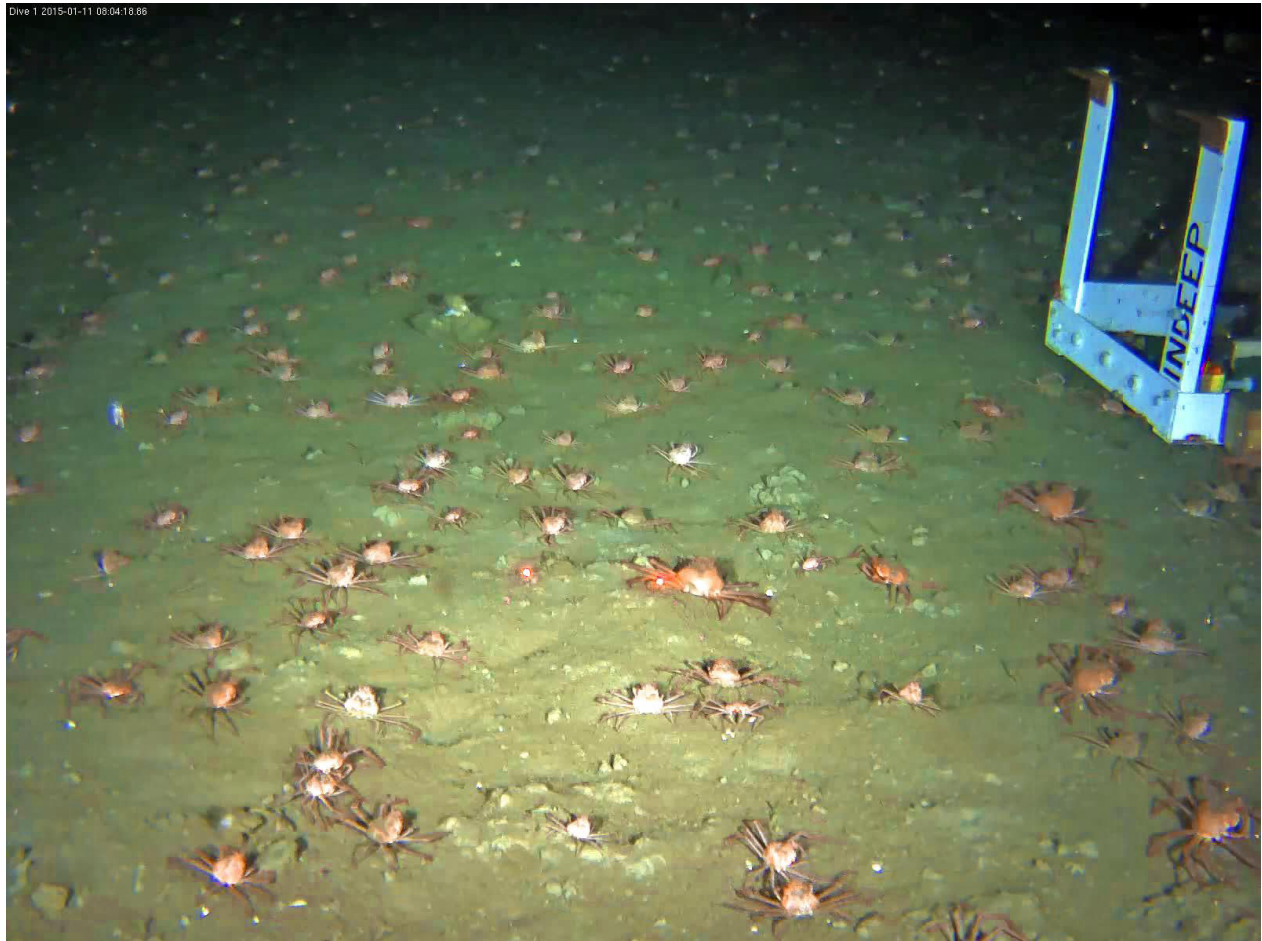


Figure 5-2: Arrivage massif des crabs tanneurs *Chionoecetes tanneri* en janvier 2015 sur l'axe du Canyon de Barkley.

Plus particulièrement, la dynamique des communautés que nous avons décrite a été conditionnée par l'échelle de description, inférieure à 10 m² dans un canyon d'une surface de plus de 300 km². Or, plus les échelles observées sont petites et plus les phénomènes stochastiques ont une importance dans les observations. Un biais peut alors être généré dans l'interprétation de la dynamique de certaines espèces. L'exemple suivant illustre ce concept: si l'on compte une crevette dans un coin de mare observé une fois par jour pendant un an sur un estran, on risquera de conclure que la présence de crevettes est anecdotique dans les mares des estrans bretons. Si l'on agrandit l'échelle d'observation à la mare toute entière, on

conclura qu'il y a des crevettes dans les mares de l'estran breton. L'extension des échelles spatiales d'observations permet de s'affranchir de cette hétérogénéité à petite échelle en augmentant la chance de capter un individu s'il est présent et donc, la probabilité de détecter un phénomène régulier (Levin, 1992). Dans notre cas, nous ne pouvions agrandir l'échelle spatiale d'observation et la diminution de la part des phénomènes stochastiques s'est faite en intensifiant la fréquence d'échantillonnage (p. ex. observer le coin de mare 2 fois par jour double les chances d'observer les crevettes qui évoluent dans cette mare). Ainsi, au-delà de 3 mois, les échelles de variation des différentes communautés révélées par les analyses statistiques sont similaires sur les 3 sites et le pourcentage d'explication de ces variations dépasse les 10%, nous laissant penser que la fréquence d'échantillonnage journalière est satisfaisante. A l'inverse, pour une échelle temporelle en deçà de 3-4 mois les périodes identifiées par les analyses statistiques sont très peu explicatives des variations de la communauté (< 5%) et difficiles à expliquer. S'il est possible que cette faible explicabilité reflète une réelle absence de processus à ces échelles fines, il est aussi envisageable que la fréquence d'échantillonnage journalière soit trop restreinte pour les détecter.

2.2 Contraintes liées au fonctionnement d'un observatoire grand fond

2.2.1 Limites technologiques

Une intervention rapide est rarement possible et toujours délicate au sein de ces milieux quand un appareil dysfonctionne en générant un grand nombre de trous dans les jeux de données, comme en témoigne la perte du nœud régional de Barkley en janvier 2015. De plus, bien que les observatoires soient réputés pour être non destructifs du milieu, l'installation d'une batterie d'instruments n'est, elle, pas sans conséquence. La perturbation très localisée (dans le temps et l'espace) du milieu pendant la mise en place des instruments impacte probablement peu les espèces. En revanche, ces dernières peuvent être troublées par l'utilisation d'éclairages, par le bruit émis par des appareils ou encore les champs électromagnétiques qu'ils génèrent ainsi que l'apport d'une nouvelle structure 3D dans l'écosystème. En effet, certaines espèces comme *Sebastes* spp sont connues pour s'agréger autour de substrats durs à fort relief (Brodeur, 2001; Krieger, 1993; Krieger and Ito, 1999; Richards, 1986) et pourraient se regrouper autour des plateformes créant un biais dans le comptage. L'effet de la lumière a quant à lui été investigué par plusieurs auteurs et il semble que les comportements varient de l'évitement (*A. fimbria* (Widder et al., 2005)) à l'attraction (zooplancton (Forward, 1988)) en passant par l'absence de réaction (*C. tanneri*, Echinidae et poissons abyssaux (Vardaro et al., 2007; Watanabe, 2002)). En milieux profonds, aucune étude ne s'est encore penchée sur les effets du bruit (Wall et al., 2014) ou du champ magnétique sur la

faune et certaines de nos observations, notamment sur la répartition de *S. fragilis* le long des câbles de l'observatoire, nous poussent à penser que de tels effets ont leur importance.

2.2.2 Travail en communauté : les compromis inhérents au partage des installations

En raison du coût élevé d'une telle infrastructure, la question du partage du matériel est de mise entre les équipes de recherche et nécessite de chercher des compromis qui peuvent être limitant pour les analyses prévues initialement. Nous avons ainsi dû restreindre l'échantillonnage du mur à une année entre 2012 et 2013 contre deux années sur la pente, et jusqu'à trois ans sur l'axe. En effet en mai 2013, le site du mur a été sélectionné par d'autres équipes pour la mise en place d'expérimentations d'enrichissements nutritionnels compromettant le suivi de la dynamique naturelle du site (<https://www.oceannetworks.ca/whalebone-experiment-minimum-oxygen-zone>). En termes de caractérisation des apports depuis la surface, plusieurs points sont discutés. Les pièges à sédiments posés directement sur le fond sont potentiellement soumis à la remise en suspension du sédiment (Butman, 1986) ce qui présente le risque de biaiser les résultats. De plus, les fréquences d'échantillonnages irrégulières ont limité les interprétations des variations temporelles observées. Le conservateur injecté dans la bouteille, avant l'installation sur site, est différent selon le type d'analyses planifié pour les échantillons recueillis. Dans notre cas, les bouteilles contenaient une solution hypersaline avec du formol. Ce dernier est approprié pour l'identification de la macrofaune mais ne permet pas une mesure précise des niveaux de carbone naturels dissous (Knauer et al., 1984). Il est donc primordial de bien définir la question scientifique et les objectifs respectifs de chacun lors de la mise en place d'un dispositif instrumental.

3 Perspectives et recommandations

3.1 Echelle spatiale et système vidéo

La réalisation d'échantillonnages plus représentatifs des communautés du canyon nécessitera d'agrandir l'échelle spatiale et/ou d'accroître la fréquence d'observation. Pour la dimension spatiale, une voie possible serait d'augmenter le nombre de caméras au sein du canyon et/ou agrandir leur focale grâce aux nouvelles technologies 360° (Driscoll Jr et al., 2002) voire les rendre mobiles en les positionnant sur des rails comme il avait été imaginé à l'origine du projet. Les coûts d'une telle opération sont tels que cela nous amène à suggérer une alternative plus modeste qui viserait à augmenter la fréquence d'échantillonnage lorsque l'on désire étudier des échelles de temps inférieures à 3 mois et ainsi augmenter la probabilité de capter des phénomènes réguliers. Cette augmentation de couvertures temporelle ou spatiale n'est pas exempte d'inconvénients. En effet cela requiert l'analyse d'un plus grand nombre

d'images, tâche longue et fastidieuse (Durden et al., 2016). Des solutions ont été développées ces dernières années afin de pallier à ce goulet d'étranglement, telles que les sciences citoyennes (p. ex. Kuminski et al., 2014; Matabos et al., 2017; Swanson et al., 2016), les outils d'annotations (Gomes-Pereira et al., 2016) ou l'intelligence artificielle avec le développement d'algorithmes pour la détection automatique d'objets (p. ex. Aguzzi et al., 2011; De Leo et al., 2018; Fier et al., 2014; Purser et al., 2009; Schoening et al., 2012).

3.2 Description des communautés

Il sera également intéressant d'améliorer notre compréhension des processus inhérents au recrutement des espèces et notamment du crabe *C. tanneri* afin de mieux caractériser les premières phases de son cycle de vie. Pour cela, nous pourrions utiliser les premiers résultats issus des tris (réalisés pendant cette thèse) des substrats placés dans le canyon, tous les ans depuis 2013, par le groupe de travail INDEEP (International Network of Scientific Investigations of Deep-Sea Ecosystems; www.indeep-project.org). Ces substrats constitués de bois, de roche, d'éponge et de plastique montés sur une structure à une trentaine de cm au-dessus du fond pourront nous renseigner quant aux espèces recrutées sur chaque site et à la potentielle variabilité de ce recrutement selon les années observées.

Une autre limitation liée à l'imagerie réside dans la difficulté à identifier précisément les organismes car les caractères qui fondent le diagnostic sont souvent impossibles à discerner (Althaus et al., 2015; Howell et al., 2014). Par ailleurs, nous n'avons eu accès qu'aux espèces épibenthiques et non à l'endofaune, ce qui offre une image partielle de la biodiversité locale. Nous recommandons ainsi de compléter les observations avec des échantillonnages à l'aide de carottiers, de casiers ou encore de filets à plancton (laissés sur le site le temps d'une mission de maintenance) afin d'élargir les systèmes observés et d'étayer les identifications supposées en imagerie grâce au travail en laboratoire.

3.3 Qualification et quantification des apports de matériel

Notre travail suggère un rôle important de l'apport en nourriture depuis la surface dans la variation temporelle des trois communautés observées. Il serait intéressant de développer ce sujet en portant une attention particulière sur l'instrumentation et les fréquences d'échantillonnage utilisées afin de caractériser de façon quantitative les apports de particules et de planctons depuis la surface et via le canyon. En 2018, Campanyà-Llovet et al., à travers l'étude de carottes prélevées dans le Canyon de Barkley, ont montré une importante hétérogénéité spatiale à l'échelle de la centaine de mètres, mais également à des échelles beaucoup plus fines, de l'ordre de la dizaine de mètres. Cette étude basée sur des prélèvements réalisés entre juin et juillet n'a en revanche pas permis d'élucider la question de la

saisonnalité. Il serait donc intéressant de répéter ces mêmes opérations tous les trois à quatre mois (voir le paragraphe sur les échelles temporelles). Malheureusement, à la saison hivernale, les conditions météorologiques ne permettent pas la mise à l'eau du submersible et empêchent ainsi le prélèvement de carottes de sédiment sur les sites. Il reste comme alternative l'utilisation d'appareils de mesure déjà positionnés, tel que les fluorimètres et les turbidimètres correctement calibrés (voir Juniper et al., 2013), qui apporteront des informations sur la qualité et la composition de la matière organique. Nous recommandons également de placer les pièges à sédiment au niveau des quatre sites de Barkley sur des lignes de mouillage à quelques mètres au-dessus du fond afin de s'affranchir de l'influence de la remise en suspension des sédiments (p. ex. Amaro et al., 2015).

Conclusion

Malgré quelques limitations, cette thèse a permis de mettre en valeur tout le potentiel des observatoires dans l'étude de la dynamique des communautés vivant au-delà de l'humainement accessible. Nous avons montré que les phénomènes saisonniers de surface influencent la dynamique des communautés, vivant sur la pente et au sein du canyon, au travers de nombreux processus tels que l'arrivée de nourriture directement sur le fond ou par répercussion de celle-ci via le réseau trophique. Nous avons également montré l'importance des cycles de vie des espèces et l'influence potentielle des interactions biotiques dans cette dynamique. Des indices concernant des phénomènes de plus grande échelle temporelle, probablement de l'ordre de la décennie, ont également été relevés, confirmant l'importance de continuer ce type de suivi sur un plus long terme. Cette dernière observation, si elle est confirmée par de futures études, implique une réflexion quant à l'influence des changements à grandes échelles, comme le changement climatique, sur la structure des communautés telle que nous la connaissons actuellement. Les effets combinés de l'expansion des ZMO et de l'augmentation de la température de surface prévus par les modèles (Bakun, 1990; Koslow et al., 2011; Pittock, 2005; Roemmich and McGowan, 1995; Shaffer et al., 2009; Whitney et al., 2007) pourraient en effet précipiter le système vers un point critique (van Nes et al., 2016) et entraîner un bouleversement dans la structure des communauté et des écosystèmes (Scheffer et al., 2001).

Bibliographie

A

- Aguzzi, J., Costa, C., Furushima, Y., Chiesa, J., Company, J., Menesatti, P., Iwase, R., Fujiwara, Y., 2010. Behavioral rhythms of hydrocarbon seep fauna in relation to internal tides. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 418, 47–56.
- Aguzzi, J., Company, J.B., Menesatti, P., Garcia, J.A., Bahamon, N., Puig, P., Sarda, F., 2011a. Activity rhythms in the deep-sea: a chronobiological approach. *Front. Biosci.* 16, 131.
- Aguzzi, J., Costa, C., Robert, K., Matabos, M., Antonucci, F., Juniper, S.K., Menesatti, P., 2011b. Automated image analysis for the detection of benthic crustaceans and bacterial mat coverage using the VENUS undersea cabled network. *Sensors* 11, 10534–10556.
- Ainley, D., Spear, L., Allen, S., 1996. Variation in the diet of Cassin's auklet reveals spatial, seasonal, and decadal occurrence patterns of euphausiids off California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137, 1–10.
- Alford, M.H., MacCready, P., 2014. Flow and mixing in Juan de Fuca Canyon, Washington. *Geophys. Res. Lett.* 41, 1608–1615.
- Allen, S.E., Vindeirinho, C., Thomson, R.E., Foreman, M.G.G., Mackas, D.L., 2001. Physical and biological processes over a submarine canyon during an upwelling event. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 671–684.
- Allen, S.E., Durrieu de Madron, X., 2009. A review of the role of submarine canyons in deep-ocean exchange with the shelf. *Ocean Sci.* 5, 607–620.
- Allen, S.E., Hickey, B.M., 2010. Dynamics of advection-driven upwelling over a shelf break submarine canyon. *J. Geophys. Res.* 115.
- Aller, J.Y., Stupakoff, I., 1996. The distribution and seasonal characteristics of benthic communities on the Amazon shelf as indicators of physical processes. *Cont. Shelf Res.* 16, 717–751.
- Almeida, M., Frutos, I., Company, J.B., Martin, D., Romano, C., Cunha, M.R., 2017. Biodiversity of suprabenthic peracarid assemblages from the Blanes Canyon region NW Mediterranean Sea in relation to natural disturbance and trawling pressure. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 137, 390–403.
- Althaus, F., Hill, N., Ferrari, R., Edwards, L., Przeslawski, R., Schönberg, C.H.L., Stuart-Smith, R., Barrett, N., Edgar, G., Colquhoun, J., Tran, M., Jordan, A., Rees, T., Gowlett-Holmes, K., 2015. A Standardised Vocabulary for Identifying Benthic Biota and Substrata from Underwater Imagery: The CATAMI Classification Scheme. *PLoS ONE* 10, e0141039.
- Amaro, T., Witte, H., Herndl, G.J., Cunha, M.R., Billett, D.S.M., 2009. Deep-sea bacterial communities in sediments and guts of deposit-feeding holothurians in Portuguese canyons NE Atlantic. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 56, 1834–1843.
- Amaro, T., Bianchelli, S., Billett, D.S.M., Cunha, M.R., Pusceddu, A., Danovaro, R., 2010. The trophic biology of the holothurian *Molpadia musculus*: implications for organic matter cycling and ecosystem functioning in a deep submarine canyon. *Biogeosciences* 7, 2419–2432.
- Amaro, T., de Stigter, H., Lavaleye, M., and Duineveld, G., 2015. Organic matter enrichment in the Whittard Channel; its origin and possible effects on benthic megafauna. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 102, 90–100.
- Amaro, T., Huvenne, V.A.I., Allcock, A.L., Aslam, T., Davies, J.S., Danovaro, R., De Stigter, H.C., Duineveld, G.C.A., Gambi, C., Gooday, A.J., Gunton, L.M., Hall, R., Howell, K.L., Ingels, J., Kiriakoulakis, K., Kershaw, C.E., Lavaleye, M.S.S., Robert, K., Stewart, H., Van Rooij, D., White, M., Wilson, A.M., 2016. The Whittard Canyon – A case study of submarine canyon processes. *Prog. Oceanogr.* 146, 38–57.

- Amblas, D., Ceramicola, S., Gerber, T.P., Canals, M., Chiocci, F.L., Dowdeswell, J.A., Harris, P.T., Huvenne, V.A.I., Lai, S.Y.J., Lastras, G., Lacono, C.L., Micallef, A., Mountjoy, J.J., Paull, C.K., Puig, P., Sanchez-Vidal, A., 2018. Submarine Canyons and Gullies, in: Micallef, A., Krastel, S., Savini, A. Eds., *Submarine Geomorphology. Springer International Publishing*, Cham, pp. 251–272.
- Andersen, V., Sardou, J., 1992. The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, mysids, decapods and fishes. *J. Plankton Res.* 14, 1129–1154.
- Andrieux, O., Cooper, C.K., Wood, J., 2013. Turbidity Current Measurements in the Congo Canyon. *Offshore Technology Conference*.
- Armstrong, J.E., Crandell, D.R., Easterbrook, D.J., Noble, J.B., 1965. Late Pleistocene stratigraphy and chronology in southwestern British Columbia and northwestern Washington. *Geol. Soc. Am. Bull.* 76, 321–330.
- Arntz, W.E., Gallardo, V.A., Gutiérrez, D., Isla, E., Levin, L.A., Mendo, J., Neira, C., Rowe, G.T., Tarazona, J., Wolff, M., 2006. El Niño and similar perturbation effects on the benthos of the Humboldt, California, and Benguela Current upwelling ecosystems. *Adv. Geosci.* 6, 243–265.
- Arzola, R.G., Wynn, R.B., Lastras, G., Masson, D.G., Weaver, P.P.E., 2008. Sedimentary features and processes in the Nazaré and Setúbal submarine canyons, west Iberian margin. *Mar. Geol.* 250, 64–88.
- Asante, K.A., Agusa, T., Mochizuki, H., Ramu, K., Inoue, S., Kubodera, T., Takahashi, S., Subramanian, A., Tanabe, S., 2008. Trace elements and stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in shallow and deep-water organisms from the East China Sea. *Environ. Pollut.* 156, 862–873.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Jessopp, M.J., Loeb, V., 2009. A re-appraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill. *Deep Sea Res. Part Oceanogr.* Res. Pap. 56, 727–740.
- Audo, P., 2013. Opto-alimentation et transmission de données par fibre optique pour les observatoires de fond de mer thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale, France.
- ## B
- Bahner, L.H., Wilson, A.J., Sheppard, J.M., Patrick, J.M., Goodman, L.R., Walsh, G.E., 1977. Kepone® Bioconcentration, Accumulation, Loss, and Transfer Through Estuarine Food Chains. *Chesap. Sci.* 18, 299.
- Bakke, T., Klungsøyr, J., Sanni, S., 2013. Environmental impacts of produced water and drilling waste discharges from the Norwegian offshore petroleum industry. *Mar. Environ. Res.* 92, 154–169.
- Bakun, A. 1990. Coastal Ocean Upwelling. *Science* 247, 198–201.
- Baldwin, R.J., Glatts, R.C., and Smith, K.L. 1998. Particulate matter fluxes into the benthic boundary layer at a long time-series station in the abyssal NE Pacific. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 45, 643–665.
- Ballard, R.D. 2017. The eternal darkness: a personal history of deep-sea exploration. New paper edition. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Balslev-Clausen, D., Dahl, T.W., Saad, N., Rosing, M.T., 2013. Precise and accurate $\delta^{13}\text{C}$ analysis of rock samples using Flash Combustion–Cavity Ring Down Laser Spectroscopy. *J. Anal. At. Spectrom.* 28, 516.
- Barnes, C.R., Best, M.M.R., Bornhold, B.D., Juniper, S.K., Pirenne, B., Phibbs, P., 2007. The NEPTUNE Project - a cabled ocean observatory in the NE Pacific: Overview, challenges and scientific objectives for the installation and operation of Stage I in Canadian waters. *IEEE*, pp. 308–313.

- Barnes, C.R., Best, M.M.R., Johnson, F.R., Pautet, L., Pirenne, B., 2011. Challenges, benefits and opportunities in operating cabled ocean observatories: Perspectives from NEPTUNE Canada. *IEEE*, pp. 1–7.
- Beamish, R.J., 1979. New Information on the Longevity of Pacific Ocean Perch *Sebastes alutus*. *J. Fish. Res. Board Can.* 36, 1395–1400.
- Benkendorfer, G., Soares-Gomes, A., 2009. Biogeography and biodiversity of gastropod molluscs from the eastern Brazilian continental shelf and slope. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37, 143–159.
- Benn, A.R., Weaver, P.P., Billet, D.S.M., van den Hove, S., Murdock, A.P., Doneghan, G.B., Le Bas, T., 2010. Human Activities on the Deep Seafloor in the North East Atlantic: An Assessment of Spatial Extent. *PLoS ONE* 5, e12730.
- Bergmann, M., Klages, M., 2012. Increase of litter at the Arctic deep-sea observatory HAUSGARTEN. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 2734–2741.
- Best, M.M.R., Barnes, C.R., Bornhold, B.D., Juniper, S.K., 2015. Integrating continuous observatory data from the coast to the abyss: Assembling a multidisciplinary view of the ocean in four dimensions, in: SEAFLOOR OBSERVATORIES. *Springer Berlin Heidelberg*, Berlin, Heidelberg, pp. 5–21.
- Bianchelli, S., Gambi, C., Pusceddu, A., Danovaro, R., 2008. Trophic conditions and meiofaunal assemblages in the Bari Canyon and the adjacent open slope Adriatic Sea. *Chem. Ecol.* 24, 101–109.
- Billett, D.S.M., Lampitt, R.S., Rice, A.L., Mantoura, R.F.C., 1983. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature* 302, 520–522.
- Billett, D.S.M., Rice, A., 2001. The BENGAL programme: introduction and overview. *Prog. Oceanogr.* 50, 13–25.
- Billett, D.S.M., Bett, B.J., Reid, W.D.K., Boorman, B., Priede, I.G., 2010. Long-term change in the abyssal NE Atlantic: The “Amperima Event” revisited. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1406–1417.
- Blanchard, A.L., Feder, H.M., Hoberg, M.K., 2010. Temporal variability of benthic communities in an Alaskan glacial fjord, 1971–2007. *Mar. Environ. Res.* 69, 95–107.
- Bluhm, H., 2001. Re-establishment of an abyssal megabenthic community after experimental physical disturbance of the seafloor. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 48, 3841–3868.
- Bograd, S.J., Castro, C.G., Di Lorenzo, E., Palacios, D.M., Bailey, H., Gilly, W., Chavez, F.P., 2008. Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. *Geophys. Res. Lett.* 35.
- Bond, N.A., Cronin, M.F., Freeland, H., Mantua, N., 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific: 2014 warm anomaly in the ne pacific. *Geophys. Res. Lett.* 42, 3414–3420.
- Borcard, D., Legendre, P., 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* 153, 51–68.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuomisto, H., 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85, 1826–1832.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2011. Cluster Analysis, in: Numerical Ecology with R. *Springer New York*, New York, NY, pp. 53–114.
- Boutillier, J.A., Gillespie, G.E., 2005. A phased approach to fishery development in the deep sea - a case study for the grooved tanner crab *Chionoecetes tanneri*, in: Part 1: Conference Reports. Presented at the Deep Sea 2003: *Conference on the Governance and Management of Deep-sea Fisheries*, FAO Fisheries Proceedings, Queenstown, New Zealand, p. 718.
- Braby, C.E., Rouse, G.W., Johnson, S.B., Jones, W.J., Vrijenhoek, R.C., 2007. Bathymetric and temporal variation among Osedax boneworms and associated megafauna on whale-falls in Monterey Bay, California. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 54, 1773–1791.

- Brodeur, R., Pearcy, W., 1984. Food habits and dietary overlap of some shelf rockfishes genus *Sebastes* from the northeastern *Pacific Ocean*. *Fish. Bull.* 82.
- Brodeur, R.D., 2001. Habitat-specific distribution of Pacific ocean perch *Sebastes alutus* in Pribilof Canyon, Bering Sea. *Cont. Shelf Res.* 21, 207–224.
- Bucher, W.H., 1940. Origin of the Submarine Valleys on the Continental Slopes of the North Atlantic. *Nature* 146, 407.
- Buhl-Mortensen, L., Vanreusel, A., Gooday, A.J., Levin, L.A., Priede, I.G., Buhl-Mortensen, P., Gheerardyn, H., King, N.J., Raes, M., 2010. Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins: Biological structures and biodiversity. *Mar. Ecol.* 31, 21–50.
- Burghart, S., Hopkins, T., Torres, J., 2010. Partitioning of food resources in bathypelagic micronekton in the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 399, 131–140.
- Butman, C.A. 1986. Sediment trap biases in turbulent flows: Results from a laboratory flume study. *J. Mar. Res.* 44, 645–693.
- C**
- Campanyà-Llovet, N., Snelgrove, P., De Leo, F.C., 2018. Food quantity and quality in Barkley Canyon NE Pacific and its influence on the macroinfaunal community structure. *Prog. Oceanogr.*
- Campanyà-Llovet, N., Snelgrove, P.V.R., 2018. Effects of temporal variation in food sources on infaunal community structure of chemosynthetic and non-chemosynthetic environments in Barkley Hydrates, British Columbia, Canada. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.*
- Canals, M., Puig, P., Durrieu de Madron, X.D., Heussner, S., Palanques, A., Fabres, J., 2006. Flushing submarine canyons. *Nature* 444, 354–357.
- Carter, G.S., Gregg, M.C., 2002. Intense, Variable Mixing near the Head of Monterey Submarine Canyon. *J. Phys. Oceanogr.* 32, 3145–3165.
- Cartes, J.E., Company, J.B., Maynou, F., 1994. Deep-water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean: influence of submarine canyons and season. *Mar. Biol.* 120, 221–229.
- Cartes, J.E., 1998. Dynamics of the bathyal Benthic Boundary Layer in the northwestern Mediterranean: depth and temporal variations in macrofaunal/megafaunal communities and their possible connections within deep-sea trophic webs. *Prog. Oceanogr.* 41, 111–139.
- Cavallari, D.C., Salvador, R.B., Simone, L.R.L., 2016. *Solariella quadricincta* Quinn, 1992 and *S. staminea* Quinn, 1992 are synonyms of *S. carvalhoi* Lopes & Cardoso, 1958 from the SW Atlantic Gastropoda: Solariellidae. *Zootaxa* 4109, 96.
- Chan, F., Barth, J.A., Lubchenco, J., Kirincich, A., Weeks, H., Peterson, W.T., Menge, B.A., 2008. Emergence of Anoxia in the California Current Large Marine Ecosystem. *Science* 319, 920–920.
- Chappelow, N., Talling, P., Cartigny, M., Parsons, D.R., Simmons, S., Clare, M.A., Paull, C.K., 2017. Quantifying the Journey of a Turbidity Current: How Water and Sediment Discharges Vary with Distance in Monterey Canyon.
- Chatzievangelou, D., Thomsen, L., Purser, A., Doya, C., Aguzzi, J., Schwendner, J., Duda, A., Best, M.M., De Leo, F.C., Juniper, K., 2016. 5 Year-long Monitoring of Barkley Canyon Cold-seeps with the Internet Operated Deep-sea Crawler “Wally.”
- Chauvet, P., Metaxas, A., Hay, A.E., Matabos, M., 2018. Annual and seasonal dynamics of deep-sea megafaunal epibenthic communities in Barkley Canyon British Columbia, Canada: a response to climatology, surface productivity and benthic boundary layer variation. *Prog. Oceanogr.*
- Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., Pauly, D., 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change: Climate change impacts on catch potential. *Glob. Change Biol.* 16, 24–35.

Chiarini, F., Capotondi, L., Dunbar, R.B., Giglio, F., Mammì, I., Mucciarone, D.A., Ravaioli, M., Tesi, T., Langone, L., 2013. A revised sediment trap splitting procedure for samples collected in the Antarctic sea. *Methods Oceanogr.* 8, 13–22.

Chikugo, K., Imai, I., Yamaguchi, A., Matsuno, K., Saito, R., 2013. Life history and production of pelagic mysids and decapods in the Oyashio region, Japan. *Crustaceana* 86, 449–474.

Chust, G., Allen, J.I., Bopp, L., Schrum, C., Holt, J., Tsiaras, K., Zavatarelli, M., Chifflet, M., Cannaby, H., Dadou, I., Daewel, U., Wakelin, S.L., Machu, E., Pushpadas, D., Butenschon, M., Artioli, Y., Petihakis, G., Smith, C., Garçon, V., Goubanova, K., Le Vu, B., Fach, B.A., Salihoglu, B., Clementi, E., Irigoien, X., 2014. Biomass changes and trophic amplification of plankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* 20, 2124–2139.

Clark, M.R., Althaus, F., Schlacher, T.A., Williams, A., Bowden, D.A., Rowden, A.A., 2016. The impacts of deep-sea fisheries on benthic communities: a review. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 73, i51–i69.

Cleary, A., Durbin, E., Casas, M., Zhou, M., 2016. Winter distribution and size structure of Antarctic krill *Euphausia superba* populations in-shore along the West Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 552, 115–129.

Company, J.B., Puig, P., Sardà, F., Palanques, A., Latasa, M., Scharek, R., 2008. Climate Influence on Deep Sea Populations. *PLoS ONE* 3, e1431.

Connolly, T.P., Hickey, B.M., 2014. Regional impact of submarine canyons during seasonal upwelling. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 953–975.

Convention de Londres, L., 1996. 1996 Protocol to the 1972 convention on the prevention of marine pollution by dumping of wastes and other matter.

Cooper, L.H.N., Vaux, D., 1949. Cascading Over the Continental Slope of Water from the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 28, 719.

Cunha, M.R., Paterson, G.L.J., Amaro, T., Blackbird, S., Stigter, H.C., Ferreira, C., Glover, A., Hilário, A., Kiriakoulakis, K., Neal, L., Ravara, A., Rodrigues, C.F., Tiago, Á., Billett, D.S.M., 2011. Biodiversity of macrofaunal assemblages from three Portuguese submarine canyons NE Atlantic. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 58, 2433–2447.

Currie, D.R., Isaacs, L.R., 2005. Impact of exploratory offshore drilling on benthic communities in the Minerva gas field, Port Campbell, Australia. *Mar. Environ. Res.* 59, 217–233.

Cuvelier, D., Legendre, P., Laes, A., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J., 2014. Rhythms and Community Dynamics of a Hydrothermal Tubeworm Assemblage at Main Endeavour Field – A Multidisciplinary Deep-Sea Observatory Approach. *PLoS ONE* 9, e96924.

Cuvelier, D., Legendre, P., Laës-Huon, A., Sarradin, P.-M., and Sarrazin, J. 2017. Biological and environmental rhythms in dark deep-sea hydrothermal ecosystems. *Biogeosciences* 14, 2955–2977.

D

D’Onghia, G., Maiorano, P., Carlucci, R., Capezzuto, F., Carluccio, A., Tursi, A., Sion, L., 2012. Comparing Deep-Sea Fish Fauna between Coral and Non-Coral “Megahabitats” in the Santa Maria di Leuca Cold-Water Coral Province Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 7, e44509.

Daan, S., Aschoff, J., 2001. The Entrainment of Circadian Systems, in: Takahashi, J.S., Turek, F.W., Moore, R.Y. Eds., *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Springer US, Boston, MA, pp. 7–43.

Dagg, M., 1977. Some effects of patchy food environments on copepods1: Patchy food environments. *Limnol. Oceanogr.* 22, 99–107.

Daly, R.A., 1936. Origin of submarine canyons. *Am. J. Sci.* s5-31, 401–420.

- Dam, H.G., Miller, C.A., and Jonasdottir, S.H. 1993. The trophic role of mesozooplankton at 47°N, 20°W during the North Atlantic Bloom Experiment. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 40, 197–212.
- Danovaro, R., Dell’Anno, A., Fabiano, M., Pusceddu, A., Tselepides, A., 2001. Deep-sea ecosystem response to climate changes: the eastern Mediterranean case study. *Trends Ecol. Evol.* 16, 505–510.
- Danovaro, R., Della Croce, N., Dell’Anno, A., Pusceddu, A., 2003. A depocenter of organic matter at 7800m depth in the SE Pacific Ocean. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 50, 1411–1420.
- Davies, A.J., Roberts, J.M., Hall-Spencer, J., 2007. Preserving deep-sea natural heritage: Emerging issues in offshore conservation and management. *Biol. Conserv.* 138, 299–312.
- Davies, A.J., Wisshak, M., Orr, J.C., Murray Roberts, J., 2008. Predicting suitable habitat for the cold-water coral *Lophelia pertusa* Scleractinia. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 55, 1048–1062.
- De Leo, F.C., Smith, C.R., Rowden, A.A., Bowden, D.A., Clark, M.R., 2010. Submarine canyons: hotspots of benthic biomass and productivity in the deep sea. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 2783–2792.
- De Leo, F.C., Drazen, J.C., Vetter, E.W., Rowden, A.A., Smith, C.R., 2012. The effects of submarine canyons and the oxygen minimum zone on deep-sea fish assemblages off Hawai’i. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 64, 54–70.
- De Leo, F.C., Vetter, E.W., Smith, C.R., Rowden, A.A., McGranaghan, M., 2014. Spatial scale-dependent habitat heterogeneity influences submarine canyon macrofaunal abundance and diversity off the Main and Northwest Hawaiian Islands. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 104, 267–290.
- De Leo, F.C., Gauthier, M., Nephin, J., Mihály, S., Juniper, S.K., 2017. Bottom trawling and oxygen minimum zone influences on continental slope benthic community structure off Vancouver Island NE Pacific. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 137, 404–419.
- De Leo, F.C., Ogata, B., Sastri, A.R., Heesemann, M., Mihály, S., Galbraith, M., Morley, M.G., 2018. High-frequency observations from a deep-sea cabled observatory reveal seasonal overwintering of *Neocalanus* spp. in Barkley Canyon, NE Pacific: Insights into particulate organic carbon flux. *Prog. Oceanogr.*
- Durrieu de Madron, X.D., Castaing, P., Nyffeler, F., Courp, T., 1999a. Slope transport of suspended particulate matter on the Aquitanian margin of the Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 46, 2003–2027.
- Durrieu de Madron, X.D., Radakovitch, O., Heussner, S., Loye-Pilot, M.D., Monaco, A., 1999b. Role of the climatological and current variability on shelf-slope exchanges of particulate matter: evidence from the Rhone continental margin NW Mediterranean. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 46, 1513–1538.
- de Stigter, H.C., Boer, W., de Jesus Mendes, P.A., Jesus, C.C., Thomsen, L., van den Bergh, G.D., van Weering, T.C.E., 2007. Recent sediment transport and deposition in the Nazaré Canyon, Portuguese continental margin. *Mar. Geol.* 246, 144–164.
- De’Ath, G., 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species–environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1117.
- Densmore, A.L., Anderson, R.S., McAdoo, B.G., Ellis, M.A., 1997. Hillslope Evolution by Bedrock Landslides. *Science* 275, 369–372.
- Devine, J.A., Baker, K.D., Haedrich, R.L., 2006. Deep-sea fishes qualify as endangered: Fisheries. *Nature* 439, 29–29.
- Dew, C.B., 2010. Podding Behavior of Adult King Crab and Its Effect on Abundance-Estimate Precision. *Biol. Manag. Exploit. Crab Popu* 129–151.
- Diaz, R.J., Rosenberg, R., 2008. Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321, 926–929.

Domisch, S., Jähnig, S.C., Simaika, J.P., Kuemmerlen, M., Stoll, S., 2015. Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. *Fundam. Appl. Limnol. Arch. Für Hydrobiol.* 186, 45–61.

Domke, L., Lacharité, M., Metaxas, A., Matabos, M., 2017. Influence of an oxygen minimum zone and macroalgal enrichment on benthic megafaunal community composition in a NE Pacific submarine canyon. *Mar. Ecol.* 38.

Doya, C., Aguzzi, J., Pardo, M., Matabos, M., Company, J.B., Costa, C., Mihaly, S., Canals, M., 2014. Diel behavioral rhythms in sablefish *Anoplopoma fimbria* and other benthic species, as recorded by the Deep-sea cabled observatories in Barkley canyon NEPTUNE-Canada. *J. Mar. Syst.* 130, 69–78.

Doya, C., Aguzzi, J., Chatzievangelou, D., Costa, C., Company, J.B., Tunnicliffe, V., 2016. The seasonal use of small-scale space by benthic species in a transiently hypoxic area. *J. Mar. Syst.* 154, 280–290.

Doya, C., Chatzievangelou, D., Bahamon, N., Purser, A., De Leo, F.C., Juniper, S.K., Thomsen, L., Aguzzi, J., 2017. Seasonal monitoring of deep-sea megabenthos in Barkley Canyon cold seep by internet operated vehicle IOV. *PLoS ONE* 12, e0176917.

Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices PCNM. *Ecol. Model.* 196, 483–493.

Driscoll Jr, E., Morrow, H., Steinhauer, A. J., Lomax, W. C. 2002. Method and apparatus for a panoramic camera to capture a 360 degree image.

Du, X., Peterson, W.T, O’Higgins, L., 2015. Interannual variations in phytoplankton community structure in the northern California Current during the upwelling seasons of 2001-2010. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 519, 75–87.

Du, X., Peterson, W.T, Fisher, J., Hunter, M., Peterson, J., 2016. Initiation and Development of a Toxic and Persistent Pseudo-nitzschia Bloom off the Oregon Coast in Spring/Summer 2015. *PLoS ONE* 11, e0163977.

Du, X., Peterson, W.T., 2018. Phytoplankton Community Structure in 2011-2013 Compared to the Extratropical Warming Event of 2014-2015. *Geophys. Res. Lett.* 45, 1534–1540.

Duffy, G.A., Lundsten, L., Kuhnz, L.A., Paull, C.K., 2014. A comparison of megafaunal communities in five submarine canyons off Southern California, USA. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 104, 259–266.

Duineveld, G., Lavaleye, M., Berghuis, E., De Wilde, P., 2001. Activity and composition of the benthic fauna in the Whittard Canyon and the adjacent continental slope NE Atlantic. *Oceanol. Acta* 24, 69–83.

Durden, J. M., Schoening, T., Althaus, F., Friedman, A., Garcia, R., Glover, A. G., et al. 2016. “Perspectives in visual imaging for marine biology and ecology: from acquisition to understanding,” in *Oceanography and Marine Biology An Annual Review*. CRC Press, 9–80.

E

Ehrhold, A., Hamon, D., Chevalier, C., Autret, E., Houlgatte, E., Gaffet, J.D., Caisey, X., Cordier, C., Dutertre, M., Alix, A.S., Navon, M., Kerdoncuff, J., Gentil, F., Thiébaud, E., 2011. Réseau de surveillance benthique REBENT - Région Bretagne. Approche sectorielle subtidale : Identification et caractérisation des habitats benthiques du secteur Morlaix, RST/IFREMER/ODE/DYNECO/Ecologie benthique/11-03/REBENT. IFREMER, Brest, France.

Ekau, W., Auel, H., Pörtner, H.-O., Gilbert, D., 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities zooplankton, macro-invertebrates and fish. *Biogeosciences* 7, 1669–1699.

Ellis, J., Fraser, G., Russell, J., 2012. Discharged drilling waste from oil and gas platforms and its effects on benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 456, 285–302.

Enright, J.T., 1965. Entrainment of a Tidal Rhythm. *Science* 147, 864–867.

Etnoyer, P., Warrenchuk, J., 2007. A catshark nursery in a deep gorgonian field in the Mississippi Canyon, Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 81, 553–559.

F

Fabri, M.-C., Bargain, A., Pairaud, I., Pedel, L., Taupier-Letage, I., 2017. Cold-water coral ecosystems in Cassidaigne Canyon: An assessment of their environmental living conditions. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 137, 436–453.

Farre, J.A., McGregor, B.A., Ryan, W.B., Robb, J.M., 1983. Breaching the shelfbreak: passage from youthful to mature phase in submarine canyon evolution. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral.* 25–39.

Farrugio, H., 2012. A refugium for the spawners of exploited Mediterranean marine species: the canyons of the continental slope of the Gulf of Lion. *Mediterr. Submar. Canyons Ecol. Gov.* 45–49.

Favali, P., Beranzoli, L., 2009. Seafloor observatories, Benefits for the Marine & Earth Sciences and Synergies. in Vienna, Austria, 3089.

Fernandez-Arcaya, U., Rotllant, G., Ramirez-Llodra, E., Recasens, L., Aguzzi, J., Flexas, M.M., Sanchez-Vidal, A., López-Fernández, P., García, J.A., Company, J.B., 2013. Reproductive biology and recruitment of the deep-sea fish community from the NW Mediterranean continental margin. *Prog. Oceanogr.* 118, 222–234.

Fernandez-Arcaya, U., Ramirez-Llodra, E., Aguzzi, J., Allcock, A.L., Davies, J.S., Dissanayake, A., Harris, P., Howell, K., Huvenne, V.A.I., Macmillan-Lawler, M., Martín, J., Menot, L., Nizinski, M., Puig, P., Rowden, A.A., Sanchez, F., Van den Beld, I.M.J., 2017. Ecological Role of Submarine Canyons and Need for Canyon Conservation: A Review. *Front. Mar. Sci.* 4.

Field, J.C., Francis, R.C., Aydin, K., 2006. Top-down modeling and bottom-up dynamics: Linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California Current. *Prog. Oceanogr.* 68, 238–270.

Fier, R., Albu, A. B., Hoeberechts, M., 2014. Automatic fish counting system for noisy deep-sea videos. in *2014 Oceans - St. John's*. St. John's, NL: IEEE, 1–6.

Foley, N.S., van Rensburg, T.M., Armstrong, C.W., 2011. The rise and fall of the Irish orange roughy fishery: *An economic analysis*. *Mar. Policy* 35, 756–763.

Fontanier, C., Fabri, M.-C., Buscail, R., Biscara, L., Koho, K., Reichart, G.J., Cossa, D., Galaup, S., Chabaud, G., Pigot, L., 2012. Deep-sea foraminifera from the Cassidaigne Canyon NW Mediterranean: Assessing the environmental impact of bauxite red mud disposal. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 1895–1910.

Forbes 1843. Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea, and on their distribution, considered as bearing on geology.

Foreman, M.G.G., Pal, B., Merryfield, W.J., 2011. Trends in upwelling and downwelling winds along the British Columbia shelf. *J. Geophys. Res.* 116.

Forward, R. 1988. Diel vertical migration: zooplankton photobiology and behaviour. *Ocean. Mar Biol Annu Rev* 26, 1–393.

Fossa, J., Mortensen, P., Furevik, D., 2002. The deep-water coral *Lophelia pertusa* in Norwegian waters: distribution and fishery impacts. *Hydrobiologia* 471, 1–12.

Francis, C.R., Clark, M.R., 2005. Sustainability issues for orange roughy fisheries. *Bull. Mar. Sci.* 76, 337–352.

Francour, P., 2000. Evolution spatio-temporelle à long terme des peuplements de poissons des herbiers à *Posidonia oceanica* de la réserve Naturelle de Scandola Corse, Méditerranée, Nord-occidentale. *Cybium Int. J. Ichthyol.* 24, 85–95.

Fraussen, K., Sellanes, J., Stahlschmidt, P., 2014. The South American radiation of Jerrybuccinum Gastropoda, Buccinidae, with a new deep-water species from Chile. *ZooKeys* 409, 61–70.

Freeland, H.J., Denman, K., 1982. A topographically controlled upwelling center off southern Vancouver island. *J. Mar. Res.* 40, 1069–1093.

Freeland, H.J., 1983. A seasonal upwelling event observed off the west coast of British Columbia, Canada, in: *Coastal Oceanography*. Springer, pp. 217–223.

Freeland, H.J., Crawford, W.R., Thomson, R.E., 1984. Currents along the pacific coast of Canada. *Atmosphere-Ocean* 22, 151–172.

Friedman, J.R., Condon, N.E., Drazen, J.C., 2012. Gill surface area and metabolic enzyme activities of demersal fishes associated with the oxygen minimum zone off California. *Limnol. Oceanogr.* 57, 1701–1710.

Fulmer, J.H., Bollens, S.M., 2005. Responses of the chaetognath, *Sagitta elegans*, and larval Pacific hake, *Merluccius productus*, to spring diatom and copepod blooms in a temperate fjord Dabob Bay, Washington. *Prog. Oceanogr.* 67, 442–461.

G

Gage, J.D., Lightfoot, R., Pearson, M., Tyler, P. A., 1980. An introduction to a sample time-series of abyssal macrobenthos-methods and principle sources of variability. *Oceanol. Acta* 3, 169–176.

Gage, J.D., Lamont, P.A., Tyler, P.A., 1995. Deep-Sea Macrobenthic Communities at Contrasting Sites off Portugal, Preliminary Results: I Introduction and Diversity Comparisons. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 80, 235–250.

Gage, J. D., Tyler, P.A. 1999. Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor. Reprint with corrections. Cambridge: Univ. Press.

Galgani, F., Hanke, G., Maes, T., 2015. Global Distribution, Composition and Abundance of Marine Litter, in: Bergmann, M., Gutow, L., Klages, M. Eds., *Marine Anthropogenic Litter*. Springer International Publishing, Cham, pp. 29–56.

Galzin, R., Lecchini, D., Lison de Loma, T., Moritz, C., Parravicini, V., Siu, G., 2016. Long term monitoring of coral and fish assemblages 1983-2014 in Tiahura reefs, Moorea, French Polynesia. *Cybium Rev Int D'Ichtyologie* 40, 1–11.

Gardner, W.D., Richardson, M.J., Hinga, K.R., Biscaye, P.E., 1983. Resuspension measured with sediment traps in a high-energy environment. *Earth Planet. Sci. Lett.* 66, 262–278.

Gardner, W.D., 1989. Baltimore Canyon as a modern conduit of sediment to the deep sea. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 36, 323–358.

Gervais, F., Juniper, S.K., Matabos, M., Spicer, A., 2012. Marine Life Field Guide, 1st edition. ed. NEPTUNE-Canada publications.

GIEC, Changement climatique Rapport de synthèse, 2014. , Changements climatiques 2014. IPCC. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer], Genève, Suisse.

Gillespie, G.E., Fong, K.H., Phillips, A.C., Meyer, G.R., Boutillier, J.A., 2004. Development of a New Fishery for Tanner Crabs *Chionoecetes tanneri* Rathbun, 1893 off British Columbia: 2003 Status Report.

Girling, A.J., 1995. Periodograms and Spectral Estimates for Rhythm Data. *Biol. Rhythm Res.* 26, 149–172.
<https://doi.org/10.1080/09291019509360333>

Glover, A.G., and Smith, C.R. 2003. The deep-sea floor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025. *Environ. Conserv.* 30, 219–241.

- Glover, A.G., Gooday, A.J., Bailey, D.M., Billett, D.S.M., Chevaldonné, P., Colaço, A., Copley, J., Cuvelier, D., Desbruyères, D., Kalogeropoulou, V., Klages, M., Lampadariou, N., Lejeune, C., Mestre, N.C., Paterson, G.L.J., Perez, T., Ruhl, H., Sarrazin, J., Soltwedel, T., Soto, E.H., Thatje, S., Tselepides, A., Van Gaeve, S., Vanreusel, A., 2010. Temporal Change in Deep-Sea Benthic Ecosystems, in: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 1–95.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P., Somlit, T., 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 408, 129–147.
- Goffredi, S.K., Paull, C.K., Fulton-Bennett, K., Hurtado, L.A., Vrijenhoek, R.C., 2004. Unusual benthic fauna associated with a whale fall in Monterey Canyon, California. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 51, 1295–1306.
- Goldbeter, A., 2010. La vie oscillatoire: au coeur des rythmes du vivant, *Sciences*. Odile Jacob, Paris.
- Gomes-Pereira, J.N., Auger, V., Beisiegel, K., Benjamin, R., Bergmann, M., Bowden, D., Buhl-Mortensen, P., De Leo, F.C., Dionísio, G., Durden, J.M., Edwards, L., Friedman, A., Greinert, J., Jacobsen-Stout, N., Lerner, S., Leslie, M., Nattkemper, T.W., Sameoto, J.A., Schoening, T., Schouten, R., Seager, J., Singh, H., Soubigou, O., Tojeira, I., van den Beld, I., Dias, F., Tempera, F., Santos, R.S., 2016. Current and future trends in marine image annotation software. *Prog. Oceanogr.* 149, 106–120.
- Gómez-Ocampo, E., Gaxiola-Castro, G., Durazo, R., Beier, E., 2017. Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*
- Gooday, A.J., Turley, C.M., Allen, J.A., 1990. Responses by Benthic Organisms to Inputs of Organic Material to the Ocean Floor: A Review [and Discussion]. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 331.
- Gooday, A.J., 2002. Biological responses to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor: a review. *J. Oceanogr.* 58, 305–332.
- Granata, T.C., Estrada, M., Zika, U., Merry, C., 2004. Evidence for enhanced primary production resulting from relative vorticity induced upwelling in the Catalan Current. *Sci. Mar.* 68, 113–119.
- Grantham, B.A., Chan, F., Nielsen, K.J., Fox, D.S., Barth, J.A., Huyer, A., Lubchenco, J., Menge, B.A., 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature* 429, 749–754.
- Greene, C.H., Wiebe, P.H., Burczynski, J., Youngbluth, M.J., 1988. Acoustical Detection of High-Density Krill Demersal Layers in the Submarine Canyons off Georges Bank. *Science* 241, 359–361.
- Griffith, D.A., Peres-Neto, P.R., 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology* 87, 2603–2613.
- Guerra, M., Hickmott, L., van der Hoop, J., Rayment, W., Leunissen, E., Slooten, E., Moore, M., 2017. Diverse foraging strategies by a marine top predator: Sperm whales exploit pelagic and demersal habitats in the Kaikōura submarine canyon. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 128, 98–108.
- Guidi, L., Stemmann, L., Jackson, G.A., Ibanez, F., Claustre, H., Legendre, L., Picheral, M., Gorsky, G., 2009. Effects of phytoplankton community on production, size, and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnol. Oceanogr.* 54, 1951–1963.
- Guinotte, J.M., Davies, A.J., 2014. Predicted Deep-Sea Coral Habitat Suitability for the U.S. West Coast. *PLoS ONE* 9, e93918.
- Gunderson, D.R., 1971. Reproductive Patterns of Pacific Ocean Perch *Sebastes alutus* off Washington and British Columbia and their Relation to Bathymetric Distribution and Seasonal Abundance. *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 417–425.
- Gunderson, D.R., Sample, T.M., 1980. Distribution and abundance of rockfish off Washington, Oregon and California during 1977. Northwest and Alaska Fisheries Center, National Marine Fisheries Service.

H

- Hall-Spencer, J., Allain, V., Fossa, J.H., 2002. Trawling damage to Northeast Atlantic ancient coral reefs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 507–511.
- Halpern, B.S., Selkoe, K.A., Micheli, F., and Kappel, C.V. 2007. Evaluating and Ranking the Vulnerability of Global Marine Ecosystems to Anthropogenic Threats. *Conserv. Biol.* 21, 1301–1315.
- Hargreaves, P.M., 1985. The Vertical Distribution of Decapoda, Euphausiacea, and Mysidacea at 42° N, 17° W. *Biol. Oceanogr.* 3, 431–464.
- Harris, P.T., Heap, A., Post, A., Whiteway, T., Potter, A., Bradshaw, M., 2007. Marine zone management and the EPBC act—how environmental marine geological information provides certainty for petroleum exploration. *APPEA J.* 47, 329.
- Harris, P.T., Whiteway, T., 2011. Global distribution of large submarine canyons: Geomorphic differences between active and passive continental margins. *Mar. Geol.* 285, 69–86.
- Harris, P.T., Macmillan-Lawler, M., Rupp, J., Baker, E.K., 2014. Geomorphology of the oceans. *Mar. Geol.* 352, 4–24.
- Harris, P.T., Macmillan-Lawler, M., 2015. Geomorphology of Mediterranean submarine canyons in a global context- Results from a multivariate analysis of canyon geomorphic statistics, in: CIESM 2015. Submarine Canyon Dynamics in the Mediterranean and Tributary Seas, CIESM Workshop Monograph. F. Briand, ed, Sorento, Italy, pp. 23–35.
- Harris, S.L., Varela, D.E., Whitney, F.W., and Harrison, P.J. 2009. Nutrient and phytoplankton dynamics off the west coast of Vancouver Island during the 1997/98 ENSO event. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 56, 2487–2502.
- Hart, J.F.L., 1982. Crabs and their relatives of British Columbia. Br. Columbia Prov. Mus. Handbook 40, 1–267.
- Heenan, A., Williams, I.D., Acoba, T., DesRochers, A., Kosaki, R.K., Kanemura, T., Nadon, M.O., Brainard, R.E., 2017. Long-term monitoring of coral reef fish assemblages in the Western central pacific. *Sci. Data* 4, 170176.
- Hennige, S.J., Wicks, L.C., Kamenos, N.A., Perna, G., Findlay, H.S., Roberts, J.M., 2015. Hidden impacts of ocean acidification to live and dead coral framework. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20150990.
- Herzer, R.H., Bornhold, B.D., 1982. Glaciation and post-glacial history of the continental shelf off southwestern Vancouver Island, British Columbia. *Mar. Geol.* 48, 285–319.
- Hickey, B.M., 1979. The California current system—hypotheses and facts. *Prog. Oceanogr.* 8, 191–279.
- Hickey, B.M., Baker, E., Kachel, N., 1986. Suspended particle movement in and around Quinault submarine canyon. *Mar. Geol.* 71, 35–83.
- Hickey, B.M., 1997. The Response of a Steep-Sided, Narrow Canyon to Time-Variable Wind Forcing. *J. Phys. Oceanogr.* 27, 697–726.
- Hickey, B.M., 1998. Coastal oceanography of western North America from the tip of Baja California to Vancouver Island, in: *The Global Coastal Ocean - Regional Studies and Syntheses, The Sea.* Allan R. Robin and Kenneth H. Brink, pp. 345–393.
- Hickey, B.M., Banas, N. 2008. Why is the Northern End of the California Current System So Productive? *Oceanography* 21, 90–107.
- Hickman, C., 1998. Superfamily Trochoidea. *Mollusca South. Synth. Fauna Aust.* 5, 671–692.
- Hjulstrom, F., 1955. Transportation of detritus by moving water. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral.* 4.
- Hotchkiss, F.S., Wunsch, C., 1982. Internal waves in Hudson Canyon with possible geological implications. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 29, 415–442.

Howatt, T.M., Allen, S.E., 2013. Impact of the continental shelf slope on upwelling through submarine canyons: Shelf Slope Impact on Upwelling Canyons. *J. Geophys. Res. Oceans* 118, 5814–5828.

Howell, K. L., Bullimore, R. D., and Foster, N. L. 2014. Quality assurance in the identification of deep-sea taxa from video and image analysis: response to Henry and Roberts. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 899–906.

Huang, Z., Schlacher, T.A., Nichol, S., Williams, A., Althaus, F., Kloser, R., 2017. A conceptual surrogacy framework to evaluate the habitat potential of submarine canyons. *Prog. Oceanogr.*

Hunter, J.R., Macewicz, B.J., Kimbrell, C.A., 1989. Fecundity and other aspects of the reproduction of sablefish, *Anoplopoma fimbria*, in central California waters. *CalCOFI Rep* 30, 61–72.

Huvenne, V.A.I., Tyler, P.A., Masson, D.G., Fisher, E.H., Hauton, C., Hühnerbach, V., Le Bas, T.P., Wolff, G.A., 2011. A Picture on the Wall: Innovative Mapping Reveals Cold-Water Coral Refuge in Submarine Canyon. *PLoS ONE* 6, e28755.

I

Ibanez, F., Dauvin, J.-C., Etienne, M., 1993. Comparaison des évolutions à long terme 1977–1990 de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix Manche occidentale: relations avec les facteurs hydroclimatiques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 169, 181–214.

Ichino, M.C., Clark, M.R., Drazen, J.C., Jamieson, A., Jones, D.O.B., Martin, A.P., Rowden, A.A., Shank, T.M., Yancey, P.H., Ruhl, H.A., 2015. The distribution of benthic biomass in hadal trenches: A modelling approach to investigate the effect of vertical and lateral organic matter transport to the seafloor. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 100, 21–33.

IHO, 2013. Standardization of Undersea Feature Names: Guidelines Proposal form Terminology, 4.1th ed. International Hydrographic Organisation and Intergovernmental Oceanographic Commission, Monaco.

Ikeda, M., Emery, W.J., Mysak, L.A., 1984. Seasonal variability in meanders of the California Current System off Vancouver Island. *J. Geophys. Res.* 89, 3487.

Ivanov, V.V., Shapiro, G.I., Huthnance, J.M., Aleynik, D.L., Golovin, P.N., 2004. Cascades of dense water around the world ocean. *Prog. Oceanogr.* 60, 47–98.

J

Jahnke, R.A., Reimers, C., Craven, D.B., 1990. Intensification of recycling of organic matter at the sea floor near ocean margins. *Nature* 348, 50.

Jamieson, P.A., 2016. Landers: Baited cameras and Traps, in: *Biological Sampling in the Deep-Sea*.

Jeffreys, R.M., Lavaleye, M.S.S., Bergman, M.J.N., Duineveld, G.C.A., Witbaard, R., Linley, T., 2010. Deep-sea macrourid fishes scavenge on plant material: Evidence from in situ observations. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 57, 621–627.

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

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

K

- Kaartvedt, S., 2010. Diel Vertical Migration Behaviour of the Northern Krill *Meganyctiphanes norvegica* Sars, in: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, pp. 255–275.
- Kabata, Z., McFarlane, G.A., Whitaker, D.J., 1988. Trematoda of sablefish, *Anoplopoma fimbria* Pallas, 1811, as possible biological tags for stock identification. *Can. J. Zool.* 66, 195–200.
- Kalogeropoulou, V., Bett, B.J., Gooday, A.J., Lampadariou, N., Martinez Arbizu, P., Vanreusel, A., 2010. Temporal changes 1989–1999 in deep-sea metazoan meiofaunal assemblages on the Porcupine Abyssal Plain, NE Atlantic. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1383–1395.
- Kamykowski, D., Zentara, S.-J., 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 37, 1861–1874.
- Keeling, R.F., Körtzinger, A., Gruber, N., 2010. Ocean Deoxygenation in a Warming World. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2, 199–229.
- Keller, A.A., Harms, J.H., Buchanan, J.C., 2012. Distribution, biomass and size of grooved Tanner crabs *Chionoecetes tanneri* from annual bottom trawl surveys 2003–2010 along the U.S. west coast Washington to California. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 67, 44–54.
- Keller, A.A., Buchanan, J.C., Steiner, E., Draper, D., Chappell, A., Frey, P., Head, M.A., 2016. Size at maturity for grooved Tanner crab *Chionoecetes tanneri* along the U.S. west coast Washington to California. *Fish. Oceanogr.* 25, 292–305.
- Kharlamenko, V.I., Würzberg, L., Peters, J., Borisovets, E.E., 2015. Fatty acid compositions and trophic relationships of shelled molluscs from the Kuril–Kamchatka Trench and the adjacent abyssal plain. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 111, 389–398.
- Kinsella, E.D., Hay, A.E., Denner, W.W., 1987. Wind and topographic effects on the Labrador current at Carson Canyon. *J. Geophys. Res.-Oceans* 92, 10853–10869.
- Kiriakoulakis, K., Stutt, E., Rowland, S. J., Vangriesheim, A., Lampitt, R.S., Wolff, G. A., 2001. Controls on the organic chemical composition of settling particles in the Northeast Atlantic Ocean. *Prog. Oceanogr.* 50, 65–87.
- Knauer, G. A., Karl, D.M., Martin, J.H., Hunter, C.N. 1984. *In situ* effects of selected preservatives on total carbon, nitrogen and metals collected in sediment traps. *J. Mar. Res.* 42, 445–462.
- Kornprobst, J., Laverne, C., 2011. *À la conquête des grands fonds: Techniques d'étude de la géologie marine*. Editions Quae.
- Koslow, J., 2000. Continental slope and deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 548–557.
- Koslow, J., Gowlett-Holmes, K., Lowry, J., O'Hara, T., Poore, G., Williams, A., 2001. Seamount benthic macrofauna off southern Tasmania: community structure and impacts of trawling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213, 111–125.
- Koslow, J., Goericke, R., Lara-Lopez, A., Watson, W., 2011. Impact of declining intermediate-water oxygen on deepwater fishes in the California Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 436, 207–218.
- Koslow, J.A., Couture, J., 2015. Pacific Ocean observation programs: Gaps in ecological time series. *Mar. Policy* 51, 408–414.
- Krieger, K., 1993. Distribution and abundance of rockfish determined from a submersible and by bottom trawling. *Fish. Bull.* 91, 87–96.
- Krieger, K., Ito, D., 1999. Distribution and abundance of shortraker rockfish, *Sebastes borealis* and rougheye rockfish, *S. aleutianus*, determined from a manned submersible. *Fish. Bull. Natl. Ocean. Atmospheric Adm.* 97, 264–272.
- Kuenen, P.H., 1937. Experiments in connection with Daly's hypothesis on the formation of submarine canyons. *Leidse Geol Meded* 8, 327–335.

- Kühn, S., Bravo Rebolledo, E.L., van Franeker, J.A., 2015. Deleterious Effects of Litter on Marine Life, in: Bergmann, M., Gutow, L., Klages, M. Eds., *Marine Anthropogenic Litter. Springer International Publishing*, Cham, pp. 75–116.
- Kumar, V. Ed., 2017. Biological Timekeeping: Clocks, Rhythms and Behaviour. *Springer India*, New Delhi.
- Kuminski, E., George, J., Wallin, J., and Shamir, L., 2014. Combining Human and Machine Learning for Morphological Analysis of Galaxy Images. *Publ. Astron. Soc. Pac.* 126, 959.
- L**
- Laidig, T.E., Adams, P.B., Samiere, W.M., 1997. Feeding Habits of Sablefish, *Anoplopoma fimbria*, off the Coast of Oregon and California.
- Lampitt, R.S., Bett, B. ., Kiriakoulakis, K., Popova, E., Ragueneau, O., Vangriesheim, A., Wolff, G., 2001. Material supply to the abyssal seafloor in the Northeast Atlantic. *Prog. Oceanogr.* 50, 27–63.
- Lampitt, R.S., Billett, D.S.M., Martin, A.P., 2010a. The sustained observatory over the Porcupine Abyssal Plain PAP: Insights from time series observations and process studies. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1267–1271.
- Lampitt, R.S., Salter, I., de Cuevas, B.A., Hartman, S., Larkin, K.E., Pebody, C.A., 2010b. Long-term variability of downward particle flux in the deep northeast Atlantic: Causes and trends. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1346–1361.
- Larkin, K.E., Rhul, H.A., Bagley, P., Benn, A., Bett, B.J., Billett, D.S.M., Boetius, A., Chevaldonné, P., Colaco, A., Copley, J., Danovaro, R., Escobar-Briones, E., Glover, A., Gooday, A.J., Hugues, J.A., Kalogeropoulou, V., Kelly-Gerreyn, B.A., Kitazato, H., Klages, M., Lampadariou, N., Lejeusne, C., Perez, T., Priede, I.G., Rogers, A., SARRADIN, P.-M., SARRAZIN, J., Soltwedel, T., Soto, E.H., Thatje, S., Tselepidis, A., Tyler, P.A., Van den Hove, S., Vanreusel, A., Wenzhofer, F., Larkin, K.E., Rhul, H.A., Bagley, P., Benn, A., Bett, B.J., Billett, D.S.M., Boetius, A., Chevaldonné, P., Colaco, A., Copley, J., Danovaro, R., Escobar-Briones, E., Glover, A., Gooday, A.J., Hugues, J.A., Kalogeropoulou, V., Kelly-Gerreyn, B.A., Kitazato, H., Klages, M., Lampadariou, N., Lejeusne, C., Perez, T., Priede, I.G., Rogers, A., SARRADIN, P.-M., SARRAZIN, J., Soltwedel, T., Soto, E.H., Thatje, S., Tselepidis, A., Tyler, P.A., Van den Hove, S., Vanreusel, A., Wenzhofer, F., 2010. Tectonic controls on nearshore sediment accumulation and submarine canyon morphology offshore La Jolla, Southern California. *Mar. Geol.* 268, 115–128.
- Leduc, D., Rowden, A.A., Nodder, S.D., Berkenbusch, K., Probert, P.K., Hadfield, M.G., 2014. Unusually high food availability in Kaikoura Canyon linked to distinct deep-sea nematode community. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 104, 310–318.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology, 2nd English edition, *Elsevier Science BV*, Amsterdam. ed.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.
- Legendre, P., and Legendre, L. 2012. Numerical ecology. 3rd English Edition. *Elsevier Ed.*
- Legendre, P., Gauthier, O., 2014. Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20132728–20132728.
- Lelièvre, Y., Legendre, P., Matabos, M., Mihaly, S., Lee, R.W., Sarradin, P.-M., Arango, C.P., Sarrazin, J., 2017. Astronomical and atmospheric impacts on deep-sea hydrothermal vent invertebrates. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20162123.
- Lepland, A., Mortensen, P.B., 2008. Barite and barium in sediments and coral skeletons around the hydrocarbon exploration drilling site in the Træna Deep, Norwegian Sea. *Environ. Geol.* 56, 119–129.

- Levin, L.A., 2002. Deep-Ocean Life Where Oxygen Is Scarce. *Am. Sci.* 90, 436.
- Levin, L.A., 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41, 1–45.
- Levin, L.A., Le Bris, N., 2015. The deep ocean under climate change. *Science* 350, 766–768.
- Levin, L.A., Le Bris, N., Cordes, E., Eddebbbar, Y., Jeffreys, R.M., Sato, K.N., Wei, C.-L., 2016a. A Case for the Deep Ocean. DOSI *Deep-Ocean Steward. Initiat.* 1–4.
- Levin, L.A., Baco, A.R., Bowden, D.A., Colaco, 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., Watling, L., 2016b. Hydrothermal Vents and Methane Seeps: Rethinking the Sphere of Influence. *Front. Mar. Sci.* 3.
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73, 1943–1967.
- Lochte, K., Pfannkuche, O., 2002. Processes driven by the Small Sized Organisms at the Water-Sediment Interface, in: Wefer, G., Billett, D., Hebbeln, D., Jørgensen, B.B., Schlüter, M., van Weering, T.C.E. Eds., *Ocean Margin Systems. Springer Berlin Heidelberg*, Berlin, Heidelberg, pp. 405–418.
- López-Abellán, L.J., Balguerías, E., Fernández-Vergaz, V., 2002. Life history characteristics of the deep-sea crab *Chaceon affinis* population off Tenerife Canary Islands. *Fish. Res.* 58, 231–239.
- Lopez-Fernandez, P., Bianchelli, S., Pusceddu, A., Calafat, A., Danovaro, R., Canals, M., 2013. Bioavailable compounds in sinking particulate organic matter, Blanes Canyon, NW Mediterranean Sea: Effects of a large storm and sea surface biological processes. *Prog. Oceanogr.* 118, 108–121.
- Lorance, P., Uiblein, F., Latrouite, D., 2002. Habitat, behaviour and colour patterns of orange roughy *Hoplostethus atlanticus* Pisces: Trachichthyidae in the Bay of Biscay. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 82, 321–331.
- Louchet, A., and Miotto, F., 2015. Atlas des mers et océans conquêtes, tensions, explorations. Paris: *Autrement*
- Lundsten, L., Schlining, K.L., Frasier, K., Johnson, S.B., Kuhnz, L.A., Harvey, J.B.J., Clague, G., Vrijenhoek, R.C., 2010. Time-series analysis of six whale-fall communities in Monterey Canyon, California, USA. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 57, 1573–1584.
- Lusher, A., 2015. Microplastics in the Marine Environment: Distribution, Interactions and Effects, in: Bergmann, M., Gutow, L., Klages, M. Eds., *Marine Anthropogenic Litter. Springer International Publishing*, Cham, pp. 245–307.

M

- Macdonald, R.W., Wong, C.S., Erickson, P.E., 1987. The distribution of nutrients in the southeastern Beaufort Sea: Implications for water circulation and primary production. *J. Geophys. Res.* 92, 2939.
- Maclsaac, J.J., Dugdale, R.C., Barber, R.T., Blasco, D., Packard, T.T., 1985. Primary production cycle in an upwelling center. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 32, 503–529.
- Mackas, D.L., 1992. Seasonal Cycle of Zooplankton off Southwestern British Columbia: 1979–89. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 903–921.
- Mackas, D.L., Thomson, R.E., Galbraith, M., 2001. Changes in the zooplankton community of the British Columbia continental margin, 1985–1999, and their covariation with oceanographic conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 685–702.

- MacNeil, M.A., Graham, N.A.J., Cinner, J.E., Dulvy, N.K., Loring, P.A., Jennings, S., Polunin, N.V.C., Fisk, A.T., McClanahan, T.R., 2010. Transitional states in marine fisheries: adapting to predicted global change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 3753–3763.
- Markus, T., Hillebrand, H., Hornidge, A.-K., Krause, G., Schluter, A., 2017. Disciplinary diversity in marine *Sciences*: the urgent case for an integration of research. *ICES J. Mar. Sci.*
- Martell, K.A., Tunnicliffe, V., Macdonald, I.R., 2002. Biological features of a buccinid whelk gastropoda, neogastropoda at the endeavour ventfields of Juan de Fuca ridge, northeast pacific. *J. Molluscan Stud.* 68, 45–53.
- Martin T. S., 2009. Transformative ocean *Science* through the VENUS and NEPTUNE Canada ocean observing systems. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. Accel. Spectrometers Detect. Assoc. Equip.* 602, 63–67.
- Martín, J., Puig, P., Masqué, P., Palanques, A., Sánchez-Gómez, A., 2014a. Impact of Bottom Trawling on Deep-Sea Sediment Properties along the Flanks of a Submarine Canyon. *PLoS ONE* 9, e104536.
- Martín, J., Puig, P., Palanques, A., Giamportone, A., 2014b. Commercial bottom trawling as a driver of sediment dynamics and deep seascape evolution in the Anthropocene. *Anthropocene* 7, 1–15.
- Mason, J.C., Beamish, R.J., McFarlane, G.A., 1983. Sexual Maturity, Fecundity, Spawning, and Early Life History of Sablefish *Anoplopoma fimbria* off the Pacific Coast of Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 2126–2134.
- Matabos, M., Tunnicliffe, V., Juniper, S.K., Dean, C., 2012. A Year in Hypoxia: Epibenthic Community Responses to Severe Oxygen Deficit at a Subsea Observatory in a Coastal Inlet. *PLoS ONE* 7, e45626.
- Matabos, M., Bui, A.O.V., Mihály, S., Aguzzi, J., Juniper, S.K., Ajayamohan, R.S., 2014. High-frequency study of epibenthic megafaunal community dynamics in Barkley Canyon: A multi-disciplinary approach using the NEPTUNE Canada network. *J. Mar. Syst.* 130, 56–68.
- Matabos, M., Cuvelier, D., Brouard, J., Shillito, B., Ravaux, J., Zbinden, M., Barthelemy, D., Sarradin, P.M., Sarrazin, J., 2015a. Behavioural study of two hydrothermal crustacean decapods: *Mirocaris fortunata* and *Segonzacia mesatlantica*, from the Lucky Strike vent field Mid-Atlantic Ridge. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 121, 146–158.
- Matabos, M., Piechaud, N., De Montigny, F., Sarradin, P.-M., Sarrazin, J. 2015b. The VENUS cabled observatory as a method to observe fish behaviour and species assemblages in a hypoxic fjord, Saanich Inlet British Columbia, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72, 24–36.
- Matabos, M., Best, M.M.R., Blandin, J., Hoeberechts, M., Juniper, S.K., Pirenne, B., Robert, K., Ruhl, H.A., Sarrazin, J., Vardaro, M.F., 2016. Seafloor Observatories, in: *Biological Sampling in the Deep-Sea*. pp. 306–337.
- Matabos, M., Hoeberechts, M., Doya, C., Aguzzi, J., Nephin, J., Reimchen, T. E., Leaver, S., Marx, R.M., Branzan Albu, A., Fier, R., Fernandez-Arcaya, U., Juniper, S.K., 2017. Expert, Crowd, Students or Algorithm: who holds the key to deep-sea imagery “big data” processing? *Methods Ecol. Evol.* 8, 996–1004.
- Mauchline, J., 1986. The Biology of the Deep-Sea Species of Mysidacea Crustacea of the Rockall Trough. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 66, 803.
- Mauffrey, M.-A., 2015. Impact of climate and sea-level variations on submarine canyons in the Gulf of Lions France and on the Ebro margin Catalonia during the Plio-Quaternary. Theses. Université de Perpignan.
- McClain, C.R., Barry, J.P., 2010. Habitat heterogeneity, disturbance, and productivity work in concert to regulate biodiversity in deep submarine canyons. *Ecology* 91, 964–976.

- McConnaughey, T., McRoy, C.P., 1979. Food-Web structure and the fractionation of Carbon isotopes in the bering sea. *Mar. Biol.* 53, 257–262.
- McFarlane, G.A., Ware, G.A., Thomson, R.E., Mackas, D.L., Robinson, C.L.K., 1997. Physical, biological and fisheries oceanography of a large ecosystem west coast of Vancouver Island and implications for management. *Oceanol. Acta* 20, 191–200.
- McKay, J. L., Pedersen, T. F., and Southon, J. 2005. Intensification of the oxygen minimum zone in the northeast Pacific off Vancouver Island during the last deglaciation: Ventilation and/or export production in OMZ intensification off vancouver island. *Paleoceanography* 20.
- McKinstry, C.A.E., Campbell, R.W., 2018. Seasonal variation of zooplankton abundance and community structure in Prince William Sound, Alaska, 2009–2016. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 147, 69–78.
- McLean, A.R., May, R., 2007. , in: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford University Press on Demand, pp. 1–6.
- Meeting on Time Series of Ocean Measurements TSOM, 1981. Tokyo, Japan.
- Mendes, C.R., Sá, C., Vitorino, J., Borges, C., Tavano Garcia, V.M., Brotas, V., 2011. Spatial distribution of phytoplankton assemblages in the Nazaré submarine canyon region Portugal: HPLC-CHEMTAX approach. *J. Mar. Syst.* 87, 90–101.
- Mengual, B., Cayocca, F., Le Hir, P., Draye, R., Laffargue, P., Vincent, B., Garlan, T., 2016. Influence of bottom trawling on sediment resuspension in the “Grande-Vasière” area Bay of Biscay, France. *Ocean Dyn.* 66, 1181–1207.
- Menot, L., Sibuet, M., Carney, R.S., Levin, L.A., Rowe, G.T., Billett, D.S., Poore, G., Kitazato, H., Vanreusel, A., Galéron, J., 2010. New perceptions of continental margin biodiversity. *Life World’s Oceans Divers. Distrib. Abundance* Ed. McIntyre AD 79–103.
- Middleton, G., Hampton, M., 1973. Sediment gravity flows: mechanics of flow and deposition: in Middleton, in: *Turbidites and Deep Sea Sedimentation: Soc, Economic Paleontologists and Mineralogists, Pacific Section, Short Course*. pp. 1–38.
- Milne, J., 1897. Sub-Oceanic Changes. *Geogr. J.* 10, 129.
- Mincks, S.L., Smith, C.R., Jeffreys, R.M., Sumida, P.Y.G., 2008. Trophic structure on the West Antarctic Peninsula shelf: Detritivory and benthic inertia revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 55, 2502–2514.
- Miyake, H., Shibata, H., Furushima, Y., 2011. Deep-sea litter study using deep-sea observation tools., in: *Interdisciplinary Studies on Environmental Chemistry, Marine Environmental Modeling and Analysis*. TERRAPUB, Tokyo, Japan, pp. 261–269.
- Morán, X.A.G., López-Urrutia, N., Calvo-DíAz, A., Li, W.K.W., 2010. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* 16, 1137–1144.
- Morán, X.A.G., Alonso-Sáez, L., Nogueira, E., Ducklow, H.W., González, N., López-Urrutia, Á., Díaz-Pérez, L., Calvo-Díaz, A., Arandia-Gorostidi, N., Huete-Stauffer, T.M., 2015. More, smaller bacteria in response to ocean’s warming? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20150371.
- Morato, T., Watson, R., Pitcher, T.J., Pauly, D., 2006. Fishing down the deep. *Fish Fish.* 7, 24–34.
- Müller, P., Henderson, D., 1995. Topographic effects in the ocean: proceedings, ‘Aha Huliko’a Hawaiian Winter Workshop, University of Hawaii at Manoa, January 17-20, 1995. *School of Ocean and Earth Science and Technology*.
- Murillo, F.J., Duran Munoz, P., Altuna, A., Serrano, A., 2011. Distribution of deep-water corals of the Flemish Cap, Flemish Pass, and the Grand Banks of Newfoundland Northwest Atlantic Ocean: interaction with fishing activities. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 319–332.

Murray, J., 1895. A summary of the scientific results obtained at the sounding, dredging and trawling stations of HMS Challenger. HM Stationery Office.

N

National Research Council, 2000. Illuminating the hidden planet: the future of seafloor observatory *Science*. National Academies Press.

Neff, J., Lee, K., DeBlois, E.M., 2011. Produced Water: Overview of Composition, Fates, and Effects, in: Lee, K., Neff, J. Eds., *Produced Water*. Springer New York, New York, NY, pp. 3–54.

Nittrouer, C.A., Wright, D.L., 1994. Transport of particles across continental shelves. *Rev. Geophys.* 32, 85.

Normark, W.R., Piper, D.J., Romans, B.W., Covault, J.A., Dartnell, P., Sliter, R.W., Lee, H., 2009. Submarine canyon and fan systems of the California Continental Borderland. *Earth Sci. Urban Ocean South. Calif. Cont. Borderl. Geol. Soc. Am. Spec. Pap.* 454, 141–168.

Norse, E.A., Brooke, S., Cheung, W.W.L., Clark, M.R., Ekeland, I., Froese, R., Gjerde, K.M., Haedrich, R.L., Heppell, S.S., Morato, T., Morgan, L.E., Pauly, D., Sumaila, R., Watson, R., 2012. Sustainability of deep-sea fisheries. *Mar. Policy* 36, 307–320.

O

Ogston, A.S., Storlazzi, C.D., Field, M.E., Presto, M.K., 2004. Sediment resuspension and transport patterns on a fringing reef flat, Molokai, Hawaii. *Coral Reefs*.

Okey, T.A., 1997. Sediment flushing observations, earthquake slumping, and benthic community changes in Monterey Canyon head. *Cont. Shelf Res.* 17, 877–897.

P

Paine, M.D., DeBlois, E.M., Kilgour, B.W., Tracy, E., Pocklington, P., Crowley, R.D., Williams, U.P., Gregory Janes, G., 2014. Effects of the Terra Nova offshore oil development on benthic macro-invertebrates over 10 years of development drilling on the Grand Banks of Newfoundland, Canada. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 110, 38–64.

Palanques, A., García-Ladona, E., Gomis, D., Martín, J., Marcos, M., Pascual, A., Puig, P., Gili, J.-M., Emelianov, M., Monserrat, S., Guillén, J., Tintoré, J., Segura, M., Jordi, A., Ruiz, S., Basterretxea, G., Font, J., Blasco, D., Pagès, F., 2005. General patterns of circulation, sediment fluxes and ecology of the Palamós La Fonera submarine canyon, northwestern Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* 66, 89–119.

Palanques, A., Durrieu de Madron, X., Puig, P., Fabres, J., Guillón, J., Calafat, A., Canals, M., Heussner, S., Bonnin, J., 2006. Suspended sediment fluxes and transport processes in the Gulf of Lions submarine canyons. The role of storms and dense water cascading. *Mar. Geol.* 234, 43–61.

Parks, A.N., Portis, L.M., Schierz, P.A., Washburn, K.M., Perron, M.M., Burgess, R.M., Ho, K.T., Chandler, G.T., Ferguson, P.L., 2013. Bioaccumulation and toxicity of single-walled carbon nanotubes to benthic organisms at the base of the marine food chain: Toxicity of SWNTs to marine benthic organisms. *Environ. Toxicol. Chem.* 32, 1270–1277.

Paul, A.Z., Thorndike, E.M., Sullivane, L.G., Heezen, B.C., Gerard, R.D., 1978. Observations of the deep-sea floor from 202 days of time-lapse photography. *Nature* 272, 812.

Pedrosa-Pàmies, R., Sanchez-Vidal, A., Calafat, A., Canals, M., Durán, R., 2013. Impact of storm-induced remobilization on grain size distribution and organic carbon content in sediments from the Blanes Canyon area, NW Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 118, 122–136.

- Peña, M., Denman, K., Calvert, S., Thomson, R., Forbes, J. 1999. The seasonal cycle in sinking particle fluxes off Vancouver Island, British Columbia. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 46, 2969–2992.
- Peres, J.M., 1966. Le rôle de la prospection sous-marine autonome dans les recherches de biologie marine et d'océanographie biologique. *Experientia* 22, 417–424.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities: Spatial structure in ecological communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 174–184.
- Pereyra, W.T., 1966. The bathymetric and seasonal distribution, and reproduction of adult tanner crabs, *Chionoecetes tanneri* rathbun [brachyura: majidae], off the northern Oregon coast. *Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr.* 13, 1185–1205.
- Pereyra, W.T., Carvey Jr., F.E., Pearcy, W.G., 1969. *Sebastes flavidus*, a Shelf Rockfish Feeding on Mesopelagic Fauna, with Consideration of the Ecological Implications. *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 2211–2215.
- Perry, R.I., Purdon, R., Gillespie, G., Blewett, E., 2005. Canada's Staged Approach to New and Developing Fisheries: Concept and Practice, in: *Fisheries Assessment and Management in Data-Limited Situations. Alaska Sea Grant*, University of Alaska Fairbanks, pp. 553–569.
- Person, R., Aoustin, Y., Blandin, J., Marvaldi, J., ROLIN, J.-F., 2006. From bottom landers to observatory networks. *Ann. Geophys.* 49, 581–593.
- Peterson, W., Robert, M., Bond, N., 2015. The warm Blob continues to dominate the ecosystem of the northern California Current. *PICES Press* 23, 44.
- Peterson, W.T, Bond, N., Robert, M., 2016. The Blob is gone but has morphed into a strongly positive PDO/SST pattern. *PICES Press* 24, 46.
- Peterson, W. T., Fisher, J. L., Strub, P. T., Du, X., Risien, C., Peterson, J., Shaw, C.T., 2017. The pelagic ecosystem in the Northern California Current off Oregon during the 2014–2016 warm anomalies within the context of the past 20 years: the pelagic ecosystem during 2014–2016. *J. Geophys. Res. Oceans* 122, 7267–7290.
- Petruncio, E.T., Rosenfeld, L.K., Paduan, J.D., 1998. Observations of the internal tide in Monterey Canyon. *J. Phys. Oceanogr.* 28, 1873–1903.
- Pham, C.K., Ramirez-Llodra, E., Alt, C.H.S., Amaro, T., Bergmann, M., Canals, M., Company, J.B., Davies, J., Duineveld, G., Galgani, F., Howell, K.L., Huvenne, V.A.I., Isidro, E., Jones, D.O.B., Lastras, G., Morato, T., Gomes-Pereira, J.N., Purser, A., Stewart, H., Tojeira, I., Tubau, X., Van Rooij, D., Tyler, P.A., 2014. Marine Litter Distribution and Density in European Seas, from the Shelves to Deep Basins. *PLoS ONE* 9, e95839.
- Phillips, A.C., Lauzier, R.B., 1997. Biological background for the development of a new fishery for the grooved Tanner crab *Chionoecetes tanneri* of British Columbia. *Can. Stock Assess. Secr. Res. Doc.* 97/148, 1–81.
- Pierce, S.D., Smith, R.L., Kosro, P.M., Barth, J.A., Wilson, C.D., 2000. Continuity of the poleward undercurrent along the eastern boundary of the mid-latitude north Pacific. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 47, 811–829.
- Piper, D.J.W., Normark, W.R., 2009. Processes That Initiate Turbidity Currents and Their Influence on Turbidities: A Marine Geology Perspective. *J. Sediment. Res.* 79, 347–362.
- Pittock, B., 2005. *Climate Change: Turning Up the Heat*. London.
- Pollock, M.S., Clarke, L.M.J., Dubé, M.G., 2007. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects. *Environ. Rev.* 15, 1–14.

- Pratson, L.F., Nittrouer, C.A., Wiberg, P.L., Steckler, M.S., Swenson, J.B., Cacchione, D.A., Karson, J.A., Murray, A.B., Wolinsky, M.A., Gerber, T.P., Mullenbach, B.L., Spinelli, G.A., Fulthorpe, C.S., O'grady, D.B., Parker, G., Driscoll, N.W., Burger, R.L., Paola, C., Orange, D.L., Field, M.E., Friedrichs, C.T., Fedele, J.J., 2007. Seascapes Evolution on Clastic Continental Shelves and Slopes, in: *Nittrouer, C.A., Austin, J.A., Field, M.E., Kravitz, J.H., Syvitski, J.P.M., Wiberg, P.L. Eds., Continental Margin Sedimentation*. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK, pp. 339–380.
- Priede, I.G., Solan, M., Mienert, J., Person, R., Van Weering, T.C.E., Pfannkuche, O., O'Neill, N., Tselepidis, A., Thomsen, L., Favali, P., Gasparoni, F., Zitellini, N., Milot, C., Gerber, H.W., De Miranda, J.M.A., Klages, M., 2003. ESONET- European sea floor observatory network. *IEEE*, pp. 263–265.
- Puig, P., Palanques, A., 1998. Nepheloid structure and hydrographic control on the Barcelona continental margin, northwestern Mediterranean. *Mar. Geol.* 149, 39–54.
- Puig, P., Company, J.B., Sardà, F., Palanques, A., 2001. Responses of deep-water shrimp populations to intermediate nepheloid layer detachments on the Northwestern Mediterranean continental margin. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 48, 2195–2207.
- Puig, P., Ogston, A.S., Mullenbach, B.L., Nittrouer, C.A., Sternberg, R.W., 2003. Shelf-to-canyon sediment-transport processes on the Eel continental margin northern California. *Mar. Geol.* 193, 129–149.
- Puig, P., Canals, M., Company, J.B., Martín, J., Amblas, D., Lastras, G., Palanques, A., Calafat, A.M., 2012. Ploughing the deep sea floor. *Nature* 489, 286–289.
- Puig, P., Palanques, A., Martín, J., 2014. Contemporary Sediment-Transport Processes in Submarine Canyons. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 6, 53–77.
- Puig, P., Martín, J., Masqué, P., Palanques, A., 2015. Increasing sediment accumulation rates in La Fonera Palamós submarine canyon axis and their relationship with bottom trawling activities: Trawling Effects on Sedimentation Rates. *Geophys. Res. Lett.* 42, 8106–8113.
- Purser, A., Bergmann, M., Lundälv, T., Ontrup, J., and Nattkemper, T., 2009. Use of machine-learning algorithms for the automated detection of cold-water coral habitats: a pilot study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 397, 241–251.
- Pusceddu, A., Bianchelli, S., Canals, M., Sanchez-Vidal, A., Durrieu De Madron, X., Heussner, S., Lykousis, V., de Stigter, H., Trincardi, F., Danovaro, R., 2010. Organic matter in sediments of canyons and open slopes of the Portuguese, Catalan, Southern Adriatic and Cretan Sea margins. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 57, 441–457.
- Pusceddu, A., Bianchelli, S., Martín, J., Puig, P., Palanques, A., Masqué, P., Danovaro, R., 2014. Chronic and intensive bottom trawling impairs deep-sea biodiversity and ecosystem functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 8861–8866.

R

- Rádková, V., Bojková, J., Křoupalová, V., Schenková, J., Syrovátka, V., Horsák, M., 2014. The role of dispersal mode and habitat specialisation in metacommunity structuring of aquatic macroinvertebrates in isolated spring fens. *Freshw. Biol.* 59, 2256–2267.
- Ramirez-Llodra, E., Brandt, A., Danovaro, R., De Mol, B., Escobar, E., German, C.R., Levin, L.A., Martinez Arbizu, P., Menot, L., Buhl-Mortensen, P., Narayanaswamy, B.E., Smith, C.R., Tittensor, D.P., Tyler, P.A., Vanreusel, A., Vecchione, M., 2010. Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences* 7, 2851–2899.

- Ramirez-Llodra, E., Tyler, P.A., Baker, M.C., Bergstad, O.A., Clark, M.R., Escobar, E., Levin, L.A., Menot, L., Rowden, A.A., Smith, C.R., Van Dover, C.L., 2011. Man and the Last Great Wilderness: Human Impact on the Deep Sea. *PLoS ONE* 6, e22588.
- Ramirez-Llodra, E., De Mol, B., Company, J.B., Coll, M., Sardà, F., 2013. Effects of natural and anthropogenic processes in the distribution of marine litter in the deep Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 118, 273–287.
- Ramirez-Llodra, E., Trannum, H.C., Evenset, A., Levin, L.A., Andersson, M., Finne, T.E., Hilario, A., Flem, B., Christensen, G., Schaanning, M., Vanreusel, A., 2015. Submarine and deep-sea mine tailing placements: A review of current practices, environmental issues, natural analogs and knowledge gaps in Norway and internationally. *Mar. Pollut. Bull.* 97, 13–35.
- Rathbun, M.J., 1925. The Spider Crabs of America. *Bull. U. S. Natl. Mus.* 129, 1–613.
- Refinetti, R., 2012. Integration of Biological Clocks and Rhythms, in: *Terjung, R. Ed., Comprehensive Physiology.* John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.
- Refinetti, R., 2015. Comparison of light, food, and temperature as environmental synchronizers of the circadian rhythm of activity in mice. *J. Physiol. Sci.* 65, 359–366.
- Reiss, C., Cossio, A., Santora, J., Dietrich, K., Murray, A., Mitchell, B., Walsh, J., Weiss, E., Gimpel, C., Jones, C., Watters, G., 2017. Overwinter habitat selection by Antarctic krill under varying sea-ice conditions: implications for top predators and fishery management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 568, 1–16.
- Rengstorf, A.M., Yesson, C., Brown, C., and Grehan, A.J. 2013. High-resolution habitat suitability modelling can improve conservation of vulnerable marine ecosystems in the deep sea. *J. Biogeogr.* 40, 1702–1714.
- Ressler, P., De Robertis, A., Kotwicki, S., 2014. The spatial distribution of euphausiids and walleye pollock in the eastern Bering Sea does not imply top-down control by predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 503, 111–122.
- Rhoads, D.C., Morse, J.W., 1971. Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins. *Lethaia* 4, 413–428.
- Rice, A.L., Billett, D.S.M., Fry, J., John, A.W.G., Lampitt, R.S., Mantoura, R.F.C., Morris, R.J., 1986. Seasonal deposition of phytodetritus to the deep-sea floor. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B Biol. Sci.* 88, 265–279.
- Richards, L.J., 1986. Depth and habitat distributions of three species of rockfish *Sebastes* in British Columbia: observations from the submersible PISCES IV. *Environ. Biol. Fishes* 17, 13–21.
- Robison, B.H. 2009. Conservation of Deep Pelagic Biodiversity. *Conserv. Biol.* 23, 847–858.
- Roe, H.S.J., 1984. The diel migrations and distributions within a Mesopelagic community in the North East Atlantic. 2. Vertical migrations and feeding of Mysids and decapod crustacea. *Prog. Oceanogr.* 13, 269–318.
- Roemmich, D., McGowan, J., 1995. Climatic Warming and the Decline of Zooplankton in the California Current. *Science* 267, 1324–1326.
- Romano, C., Flexas, M. M., Segura, M., Román, S., Bahamon, N., Gili, J. M., Sanchez-Vidal, A., Martin, D. 2017. Canyon effect and seasonal variability of deep-sea organisms in the NW Mediterranean: Synchronous, year-long captures of “swimmers” from near-bottom sediment traps in a submarine canyon and its adjacent open slope. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 129, 99–115.
- Romero-Romero, S., Molina-Ramírez, A., Höfer, J., Duineveld, G., Rumín-Caparrós, A., Sanchez-Vidal, A., Canals, M., Acuña, J.L., 2016. Seasonal pathways of organic matter within the Avilés submarine canyon: Food web implications. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 117, 1–10.

- Ross, S.W., Rhode, M., Quattrini, A.M., 2015. Demersal fish distribution and habitat use within and near Baltimore and Norfolk Canyons, U.S. middle Atlantic slope. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 103, 137–154.
- Ruhl, H.A., Smith, K.L., 2004. Shifts in Deep-Sea Community Structure Linked to Climate and Food Supply. *Science* 305, 513–515.
- Ruhl, H.A., 2008. Community change in the variable resource habitat of the abyssal northeast pacific. *Ecology* 89, 991–1000.
- Ruhl, H. A., André, M., Beranzoli, L., Çağatay, M. N., Colaço, A., Cannat, M., Dañobeitia, J.J., Favali, P., Géli, L., Gillooly, M., Greinert, J., Hall, P.O.J., Huber, R., Karstensen, J., Lampitt, R.S., Larkin, K.E., Lykousis, V., Mienert, J., Miguel Miranda, J., Person, R., Priede, I.G., Puillat, I., Thomsen, L., Waldmann, C., 2011. Societal need for improved understanding of climate change, anthropogenic impacts, and geo-hazard warning drive development of ocean observatories in European Seas. *Prog. Oceanogr.* 91, 1–33.
- Ryan, J.P., Chavez, F.P., Bellingham, J.G., 2005. Physical-biological coupling in Monterey Bay, California: topographic influences on phytoplankton ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287, 23–32.
- S**
- Sanders, N.K., Childress, J.J., 1990. Adaptations to the Deep-Sea Oxygen Minimum Layer: Oxygen Binding by the Hemocyanin of the Bathypelagic Mysid, *Gnathopausia ingens* Dohrn. *Biol. Bull.*
- Sañé, E., Martín, J., Puig, P., Palanques, A., 2013. Organic biomarkers in deep-sea regions affected by bottom trawling: pigments, fatty acids, amino acids and carbohydrates in surface sediments from the La Fonera Palamós Canyon, NW Mediterranean Sea. *BiogeoSciences* 10, 8093–8108.
- Santora, J.A., Zeno, R., Dorman, J.G., Sydeman, W.J., 2018. Submarine canyons represent an essential habitat network for krill hotspots in a Large Marine Ecosystem. *Sci. Rep.* 8, 7579.
- Sardà, F., Cartes, J. E., and Company, J. B., 1994. Spatio-temporal variations in megabenthos abundance in three different habitats of the Catalan deep-sea Western Mediterranean. *Mar. Biol.* 120, 211–219.
- Sardà, F., Maynou, F., and Talló, L., 1997. Seasonal and spatial mobility patterns of rose shrimp *Aristeus antennatus* in the Western Mediterranean: results of a long-term study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 159, 133–141.
- Sato, K.N., Levin, L.A., Schiff, K., 2017. Habitat compression and expansion of sea urchins in response to changing climate conditions on the California continental shelf and slope 1994–2013. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 137, 377–389.
- Sbragaglia, V., 2015. Biological rhythms in the Norway lobster *Nephrops norvegicus* L.: Ecological modulation and genetic basis thèse de doctorat. Universitat Politècnica de Catalunya. Departament d'Enginyeria Hidràulica, Marítima i Ambiental, Barcelona, Spain.
- Sbragaglia, V., Lamanna, F., Mat, A., Rotllant, G., Joly, S., Ketmaier, V., de la Iglesia, H.O., Aguzzi, J., 2015. Identification, Characterization, and Diel Pattern of Expression of Canonical Clock Genes in *Nephrops norvegicus* Crustacea: Decapoda Eyestalk. *PLoS ONE* 10, e0141893.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Steigenberger, S., Fielding, S., Lindsay, M.C.M., Pond, D.W., Tarling, G.A., Klevjer, T.A., Allen, C.S., Nicol, S., Achterberg, E.P., 2011. Seabed foraging by Antarctic krill: Implications for stock assessment, benthic-pelagic coupling, and the vertical transfer of iron. *Limnol. Oceanogr.* 56, 1411–1428.
- Schoening, T., Bergmann, M., Ontrup, J., Taylor, J., Dannheim, J., Gutt, J., 2012. Semi-Automated Image Analysis for the Assessment of Megafaunal Densities at the Arctic Deep-Sea Observatory HAUSGARTEN. *PLoS ONE* 7, e38179.

- Shaffer, G., Olsen, S.M., Pedersen, J.O.P. 2009. Long-term ocean oxygen depletion in response to carbon dioxide emissions from fossil fuels. *Nat. Geosci.* 2, 105.
- Shapiro, G.I., Huthnance, J.M., Ivanov, V.V., 2003. Dense water cascading off the continental shelf. *J. Geophys. Res.* 108.
- Shepard, F.P., 1932. Landslide-modifications of submarine valleys. *Eos Trans. Am. Geophys. Union* 13, 226–230.
- Shepard, F.P., 1963. Importance of submarine valleys in funneling sediments to the deep sea. *Prog. Oceanogr.* 3, 321–332.
- Shepard, F.P., Dill, R.F., 1966. Submarine Canyons and Other Sea Valleys. Rand McNally, Chicago.
- Shepard, F.P., 1972. Submarine Canyons. *Earth-Sci. Rev.* 8, 1–12.
- Shepard, F.P., Marshall, N.F., McLoughlin, P.A., 1974. “Internal Waves” Advancing along Submarine Canyons. *Science* 183, 195–198.
- Shepard, F.P., 1975. Progress of internal waves along submarine canyons. *Mar. Geol.* 19, 131–138.
- Shepard, F.P., 1981. Submarine canyons: multiple causes and long-time persistence. *AAPG Bull.* 65, 1062–1077.
- Signorini, S., Munchow, A., Haidvogel, D., 1997. Flow dynamics of a wide Arctic canyon. *J. Geophys. Res.-oceans* 102, 18661–18680.
- Silvertown, J., Poulton, P., Johnston, E., Edwards, G., Heard, M., Biss, P.M., 2006. The Park Grass Experiment 1856–2006: its contribution to ecology: *The Park Grass Experiment*. *J. Ecol.* 94, 801–814.
- Smith, K.L.J. and Baldwin, R. J., 1984. Seasonal fluctuations in deep-sea sediment community oxygen consumption: central and eastern North Pacific. *Nature* 307, 624.
- Smith, K.L.J, 1987. Food energy supply and demand: A discrepancy between particulate organic carbon flux and sediment community oxygen consumption in the deep ocean: Food energy supply and demand. *Limnol. Oceanogr.* 32, 201–220.
- Smith, K.L.J., Baldwin, R.J., Ruhl, H.A., Kahru, M., Mitchell, B. G., Kaufmann, R.S., 2006. Climate effect on food supply to depths greater than 4,000 meters in the northeast Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 51, 166–176.
- Smith, C.R., Jumars, P.A., DeMaster, D.J., 1986. In situ studies of megafaunal mounds indicate rapid sediment turnover and community response at the deep-sea floor. *Nature* 323, 251–253.
- Smith, C.R., Deleo, F., Bernardino, A., Sweetman, A., Arbizu, P., 2008. Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change. *Trends Ecol. Evol.* 23, 518–528.
- Soto, E.H., Paterson, G.L.J., Billett, D.S.M., Hawkins, L.E., Galéron, J., Sibuet, M., 2010. Temporal variability in polychaete assemblages of the abyssal NE Atlantic Ocean. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1396–1405.
- Spencer, J.W., 1903. Submarine valleys off the American coast and in the north Atlantic. *Bull. Geol. Soc. Am.* 14, 207–226.
- Stevens, B.G., Haaga, J.A., Donaldson, W.E., 1994. Aggregative Mating of Tanner Crabs, *Chionoecetes bairdi*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 1273–1280.
- Stickle, W.B., Kapper, M.A., Liu, L.-L., Gnaiger, E., Wang, S.Y., 1989. Metabolic adaptations of several species of Crustaceans and Molluscs to hypoxia: tolerance and microcalorimetric studies. *Biol. Bull.* 177, 303–312.
- Stommel, H., 1963. Varieties of Oceanographic Experience. *Science* 139, 572–576.
- Stone, H.B., Banas, N.S., MacCready, P., 2018. The Effect of Alongcoast Advection on Pacific Northwest Shelf and Slope Water Properties in Relation to Upwelling Variability: drivers of pnw shelf water variability. *J. Geophys. Res. Oceans* 123, 265–286.
- Stone, R.P., O’Clair, C.E., Shirley, T.C., 1993. Aggregating Behavior of Ovigerous Female Red King Crab, *Paralithodes camtschaticus*, in Auke Bay, Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 750–758.

- Sullivan, K.M., Somero, G.N., 1980. Enzyme activities of fish skeletal muscle and brain as influenced by depth of occurrence and habits of feeding and locomotion. *Mar. Biol.* 60, 91–99.
- Sullivan, K.M., Smith Jr., K.L., 1982. Energetics of Sablefish, *Anoplopoma fimbria*, under Laboratory Conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 1012–1020.
- Swanson, A., Kosmala, M., Lintott, C., and Packer, C., 2016. A generalized approach for producing, quantifying, and validating citizen *Science* data from wildlife images: Citizen *Science* Data Quality. *Conserv. Biol.* 30, 520–531.
- Sweetman, A.K., Smith, C.R., Dale, T., Jones, D.O.B., 2014. Rapid scavenging of jellyfish carcasses reveals the importance of gelatinous material to deep-sea food webs. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20142210–20142210.
- Sweetman, A.K., Chelsky, A., Pitt, K.A., Andrade, H., van Oevelen, D., Renaud, P.E., 2016. Jellyfish decomposition at the seafloor rapidly alters biogeochemical cycling and carbon flow through benthic food-webs: Jelly-fall effects on the benthos. *Limnol. Oceanogr.* 61, 1449–1461.
- 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. *Elem Sci Anth* 5, 4.
- T**
- Taniguchi, A., 1969. Mysidacea and Euphausiacea collected in the South-East of Hokkaido, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 20, 43–59.
- Taylor, J.R., Lovera, C., Whaling, P.J., Buck, K.R., Pane, E.F., Barry, J.P., 2014. Physiological effects of environmental acidification in the deep-sea urchin *Strongylocentrotus fragilis*; *Biogeosciences* 11, 1413–1423.
- Taylor, J. R., Staufenbiel, B., Soltwedel, T., Bergmann, M., 2018. Temporal trends in the biomass of three epibenthic invertebrates from the deep-sea observatory HAUSGARTEN Fram Strait, Arctic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 602, 15–29.
- Tester, P., Carey Jr, A., 1986. Instar identification and life history aspects of juvenile deepwater spider crabs, *Chionoecetes tanneri* Rathbun. *Fish. Bull.* 84, 973–980.
- Theede, H., 1973. Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine bottom invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* 7, 244–252.
- Thiel, H., Kirstein, K.-O., Luth, C., Luth, U., Luther, G., Meyer-Reil, L.-A., Pfannkuche, O., Weydert, M., 1994. Scientific requirements for an abyssal benthic laboratory. *J. Mar. Syst.* 4, 421–439.
- Thiel, H., Schriever, G., Ahnert, A., Bluhm, H., Borowski, C., Vopel, K., 2001. The large-scale environmental impact experiment DISCOL—reflection and foresight. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 48, 3869–3882.
- Thomson, R.E., Allen, S.E., 2000. Time series acoustic observations of macrozooplankton diel migration and associated pelagic fish abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 1919–1931.
- Thompson, R.C., Moore, C.J., vom Saal, F.S., Swan, S.H., 2009. Plastics, the environment and human health: current consensus and future trends. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 364, 2153–2166.
- Thomson, R.E., Krassovski, M.V., 2010. Poleward reach of the California Undercurrent extension. *J. Geophys. Res.* 115.
- Thomsen, L., Aguzzi, J., Costa, C., De Leo, F., Ogston, A., Purser, A., 2017. The oceanic biological pump: rapid carbon transfer to depth at continental margins during winter. *Sci. Rep.* 7.
- Time series of ocean measurements., 1983. , Technical series / Intergovernmental Oceanographic Commission. Unesco, Paris.

Tinis, S.W., Thomson, R.E., Mass, C.F., Hickey, B.M., 2006. Comparison of MM5 and meteorological buoy winds from British Columbia to Northern California. *Atmosphere-Ocean* 44, 65–81.

Tissot, B., Yoklavich, M., Love, M., York, K., Amend, M., 2006. Benthic invertebrates that form habitat on deep banks off southern California, with special reference to deep sea coral. *Fish. Bull.* 104, 167–181.

Tonkin, J.D., Bogan, M.T., Bonada, N., Rios-Touma, B., Lytle, D.A., 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology* 98, 1201–1216.

Torrents, O., Tambutté, E., Caminiti, N., Garrabou, J., 2008. Upper thermal thresholds of shallow vs. deep populations of the precious Mediterranean red coral *Corallium rubrum* L.: Assessing the potential effects of warming in the NW Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 357, 7–19.

Tudela, S., Sardà, F., Maynou, F., Demestre, M., 2003. Influence of Submarine Canyons on the Distribution of The Deep-Water Shrimp, *Aristeus Antennatus* risso, 1816 In The NW Mediterranean. *Crustaceana* 76, 217–225.

Tunnicliffe, V., Barnes, C.R., Dewey, R., 2008. Major advances in cabled ocean observatories VENUS and NEPTUNE Canada in coastal and deep sea settings, in: *2008 IEEE/OES US/EU-Baltic International Symposium*. Presented at the 2008 IEEE/OES US/EU-Baltic International Symposium BALTIC, IEEE, Tallinn, pp. 1–7.

Twichell, D.C., Roberts, D.G., 1982. Morphology, distribution, and development of submarine canyons on the United States Atlantic continental slope between Hudson and Baltimore Canyons. *Geology* 10, 408–412.

Tyler, P.A., 1988. Seasonality in the deep sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 26, 227–258.

Tyler, P.A., Baker, M.C., Ramirez-Llodra, E., 2016. Deep-Sea Benthic Habitats, in: *Biological Sampling in the Deep-Sea*.

U

United States Coast Survey, 1958. Annual report of the superintendent of the coast survey, showing the progress of that work during the year 1857, in: *United States Coast Pilot*, Appendix. Robert Armstrong, printer, Washington, p. 42.

V

Valentine, P.C., Uzzmann, J.R., Cooper, R.A., 1980. Geology and biology of Oceanographer submarine Canyon. *Mar. Geol.* 38, 283–312.
[https://doi.org/10.1016/0025-3227\(80\)90004-3](https://doi.org/10.1016/0025-3227(80)90004-3)

Van den Beld, I.M.J., Guillaumont, B., Menot, L., Bayle, C., Arnaud-Haond, S., Bourillet, J.-F., 2017. Marine litter in submarine canyons of the Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 145, 142–152.

Van Dover, C. L., Aronson, J., Pendleton, L., Smith, S., Arnaud-Haond, S., Moreno-Mateos, D., Barbiere, E., D. Billett, D., Bowers, K., Danovaro, R.A., Edwards A., Kellert, S., Morato, , Pollard, , Rogers, A., Warner, P., 2014. Ecological restoration in the deep sea: Desiderata. *Mar. Policy* 44, 98–106.

van Nes, E.H., Arani, B.M.S., Staal, A., Vvan der Bolt, B., Flores, B.M., Bathiany, S., Scheffer, M., 2016. What Do You Mean, “Tipping Point”? *Trends Ecol. Evol.* 31, 902–904.

Vardaro, M.F., Parmley, D., Smith, K.L., 2007. A study of possible “reef effects” caused by a long-term time-lapse camera in the deep North Pacific. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 54, 1231–1240.

Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Random and Mixed Effects, in: *Venables, W.N., Ripley, B.D. Eds., Modern Applied Statistics with S*. Springer New York, New York, NY, pp. 271–300.

Vermeij, G.J., 2017. Shell features associated with the sand-burying habit in gastropods. *J. Molluscan Stud.* 83, 153–160.

- Vetter, E.W., 1994. Hotspots of benthic production. *Nature* 372, 47–47.
- Vetter, E.W., Dayton, P.K., 1999. Organic enrichment by macrophyte detritus, and abundance patterns of megafaunal populations in submarine canyons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 186, 137–148.
- Vetter, E.W., Smith, C.R., De Leo, F., 2010. Hawaiian hotspots: enhanced megafaunal abundance and diversity in submarine canyons on the oceanic islands of Hawaii: Megafaunal diversity and abundance in oceanic submarine canyons. *Mar. Ecol.* 31, 183–199.
- Vosloo, A., Laas, A., Vosloo, D., 2013. Differential responses of juvenile and adult South African abalone *Haliotis midae* Linnaeus to low and high oxygen levels. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 164, 192–199.
- W**
- Wagner, H.-J., Kemp, K., Mattheus, U., Priede, I.G., 2007. Rhythms at the bottom of the deep sea: Cyclic current flow changes and melatonin patterns in two species of demersal fish. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 54, 1944–1956.
- Wall, C.C., Rountree, R.A., Pomerleau, C., Juanes, F., 2014. An exploration for deep-sea fish sounds off Vancouver Island from the NEPTUNE Canada ocean observing system. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 83, 57–64.
- Walsh, J.P., Nittrouer, C.A., 2009. Understanding fine-grained river-sediment dispersal on continental margins. *Mar. Geol.* 263, 34–45.
- Watanabe, T., 2002. Method to Estimate the Population Density of the Snow Crab *Chionoecetes opilio* Using a Deep-Sea Video Monitoring System on a Towed Sledge. *Jpn. Agric. Res. Q. JARQ* 36, 51–57.
- Wheatcroft, R.A., Jumars, P.A., Smith, C.R., Nowell, A.R.M., 1990. A mechanistic view of the particulate biodiffusion coefficient: Step lengths, rest periods and transport directions. *J. Mar. Res.* 48, 177–207.
- Whitney, F.A., Freeland, H.J., Robert, M., 2007. Persistently declining oxygen levels in the interior waters of the eastern subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* 75, 179–199.
- Whittaker, T., Robinson, M., 1923. The calculus of observations, a treatise on numerical mathematics. *Q. J. R. Meteorol. Soc.* 50, 163–164.
- Widder, E.A., Robison, B.H., Reisenbichler, K.R., Haddock, S.H.D., 2005. Using red light for in situ observations of deep-sea fishes. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 52, 2077–2085.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Funct. Ecol.* 3, 385.
- Williams, S.T., Smith, L.M., Herbert, D.G., Marshall, B.A., Warén, A., Kiel, S., Dyal, P., Linse, K., Vilvens, C., Kano, Y., 2013. Cenozoic climate change and diversification on the continental shelf and slope: evolution of gastropod diversity in the family Solariellidae Trochoidea. *Ecol. Evol.* 3, 887–917.
- Wilson, A.M., Raine, R., Mohn, C., White, M., 2015. Nepheloid layer distribution in the Whittard Canyon, NE Atlantic Margin. *Mar. Geol.* 367, 130–142.
- Withler, R., Beacham, T., Schulze, A., Richards, L., Miller, K., 2001. Co-existing populations of Pacific ocean perch, *Sebastes alutus*, in Queen Charlotte Sound, British Columbia. *Mar. Biol.* 139, 1–12.
- Workman, G.D., Boutillier, J.A., Philips, A.C., Gillespie, G.E., Park, W.-G., Clark, D., Pennell, B., 2001. Results from a bottom trawl survey of Grooved Tanner Crab, *Chionoecetes tanneri* Rathbun, stocks off the west coast of Vancouver Island, July 21 - August 3, 1999 No. 2568, *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. Fisheries and Ocean Canada, Nanaimo, British Columbia, Canada.
- Workman, G.D., Philips, A.C., Scurrah, F.E., Boutillier, J.A., 2002. A new fishery for grooved Tanner crab *Chionoecetes tanneri* off the coast of British Columbia, Canada. Presented at the *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics*, Alaska Sea Grant, University of Alaska Fairbanks, pp. 439–456.

Wu, J.P., Calvert, S.E., Wong, C.S., 1999. Carbon and Nitrogen Isotope Ratios in Sedimenting Particulate Organic Matter at an Upwelling Site off Vancouver Island. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48, 193–203.

Wunsch, C., Webb, S., 1979. The Climatology of Deep Ocean Internal Waves. *J. Phys. Oceanogr.* 9, 235–243.

Würtz, M., 2012. Mediterranean Submarine Canyons: Ecology and Governance, IUCN, Gland, Switzerland and Málaga. ed. Spain.

X

Xu, J.P., Noble, M.A., Rosenfeld, L.K., 2004. In-situ measurements of velocity structure within turbidity currents: velocity structure in turbidity currents. *Geophys. Res. Lett.* 31.

Xu, J.P., Sequeiros, O.E., Noble, M.A., 2014. Sediment concentrations, flow conditions, and downstream evolution of two turbidity currents, Monterey Canyon, USA. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 89, 11–34.

Y

Yole, R.W., Irving, E., 1980. Displacement of Vancouver Island: paleomagnetic evidence from the Karmutsen Formation. *Can. J. Earth Sci.* 17, 1210–1228.

Yun, J.W., Orange, D.L., Field, M.E., 1999. Subsurface gas offshore of northern California and its link to submarine geomorphology. *Mar. Geol.* 154, 357–368.

Z

Zùñiga, D., Flexas, M.M., Sanchez-Vidal, A., Coenjaerts, J., Calafat, A., Jordà, G., Garcia-Orellana, J., Puigdefàbregas, J., Canals, M., Espino, M., Sardà, F., Company, J.B., 2009. Particle fluxes dynamics in Blanes submarine canyon Northwestern Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* 82, 239–251.

Annexes

Article du chapitre 2 au format Progress in Oceanographie incluant le matériel supplémentaire

Matériel supplémentaire du chapitre 3

Matériel supplémentaire du chapitre 4

Supplementary Material

Two years following the Barkley canyon population dynamic of juvenile of *Chionoecetes tanneri*

Pauline Chauvet*, Anna Metaxas, Marjolaine Matabos

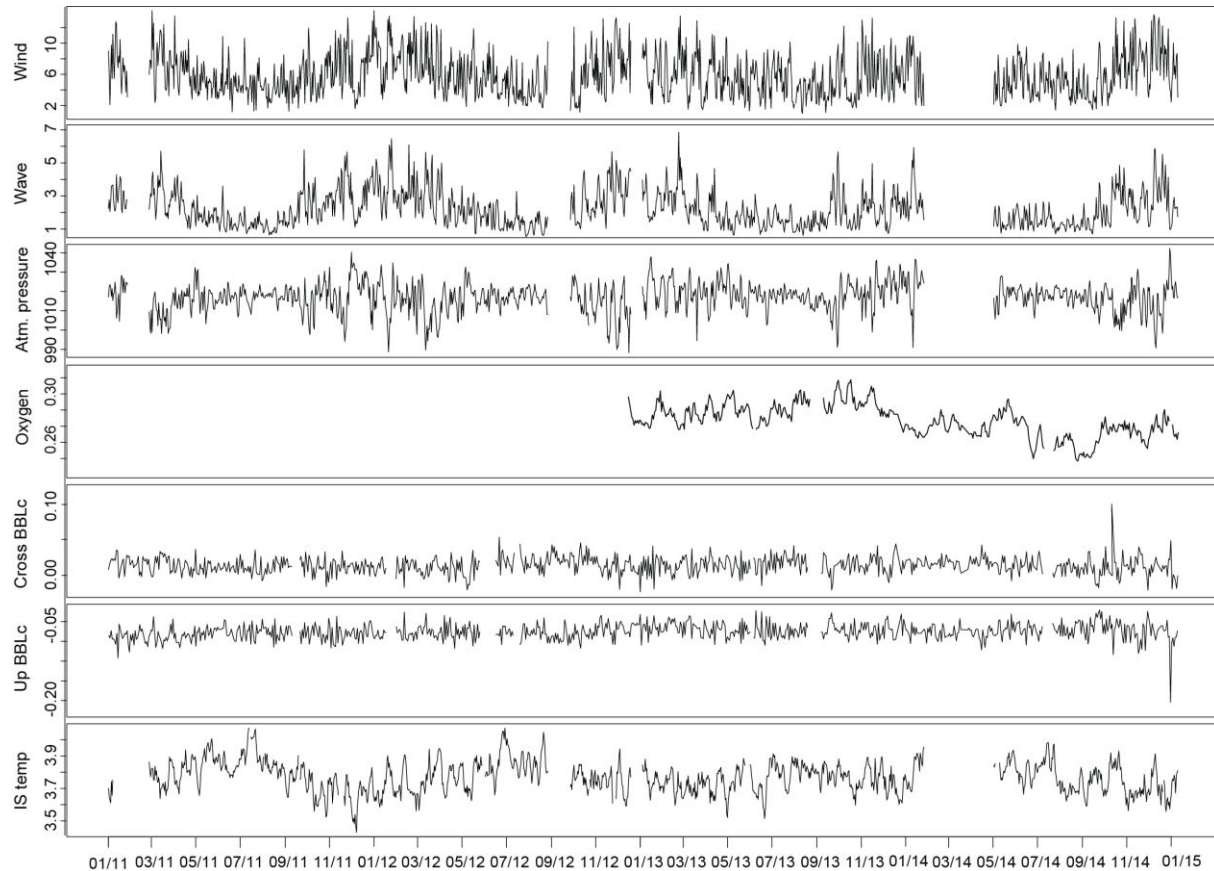


Figure 1: Time-series of some of the environmental parameters used for analysis. Wind (m/s), wave (m) and atmospheric pressure (atm in dbar) are given by la Perouse bank buoy from 1 January 2011 to 11 January 2015. In-situ temperature (°C), up and cross Benthic Boundary Layer currents (BBLc) (m/s) were measured by ADCP 2MHz and oxygen (mL/L) was measured by an optode at 985 m depth at the axis station of Barkley canyon from 1 January 2011 to 11 January 2015. Wind strength and significant wave height followed the same seasonal pattern over 4 years of sampling with a decrease starting in April of each year, a minimum centered on July followed by an increase in October to reach a maximum in January. Atmospheric pressure and in situ temperature followed an opposite pattern.

Two years following the Barkley canyon population dynamic of juvenile of *Chionoecetes tanneri*

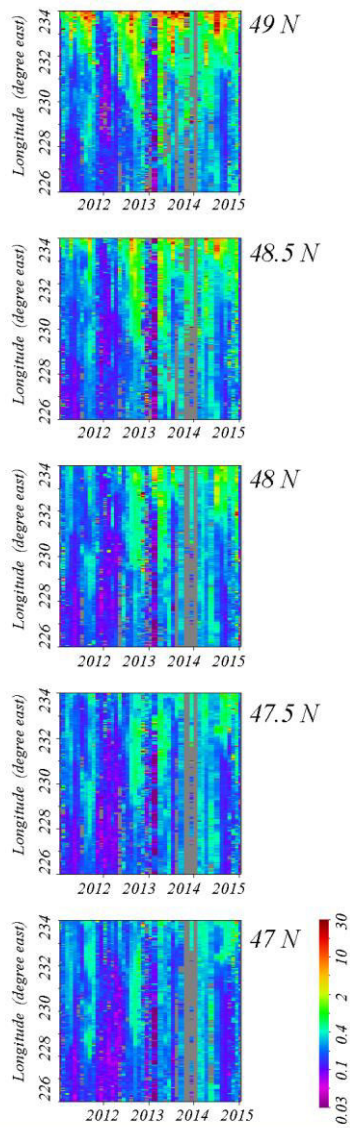


Figure 2: Surface Chlorophyll Concentration (mg/m³), Chlorophyll-a, Aqua Modis, NPP, 0.025 degrees, North East Pacific Ocean, off Vancouver coast, from 01 January 2011 to 11 January 2015. For each square there is the experimental monthly composite of chlorophyll with longitude from 226°E to 234 °E in function of time; from latitude =49°N (top square) to latitude = 47°N (bottom square). Data courtesy of NOAA NMFS SWFSC ERD. The highest concentration in surface chlorophyll was observed during late summer of each year and at slightly northern location than Barkley canyon (49° N versus 48.2°N). Winter 2013-2014 revealed a smaller decrease in concentration and summer 2014 showed higher concentration levels than the other years.

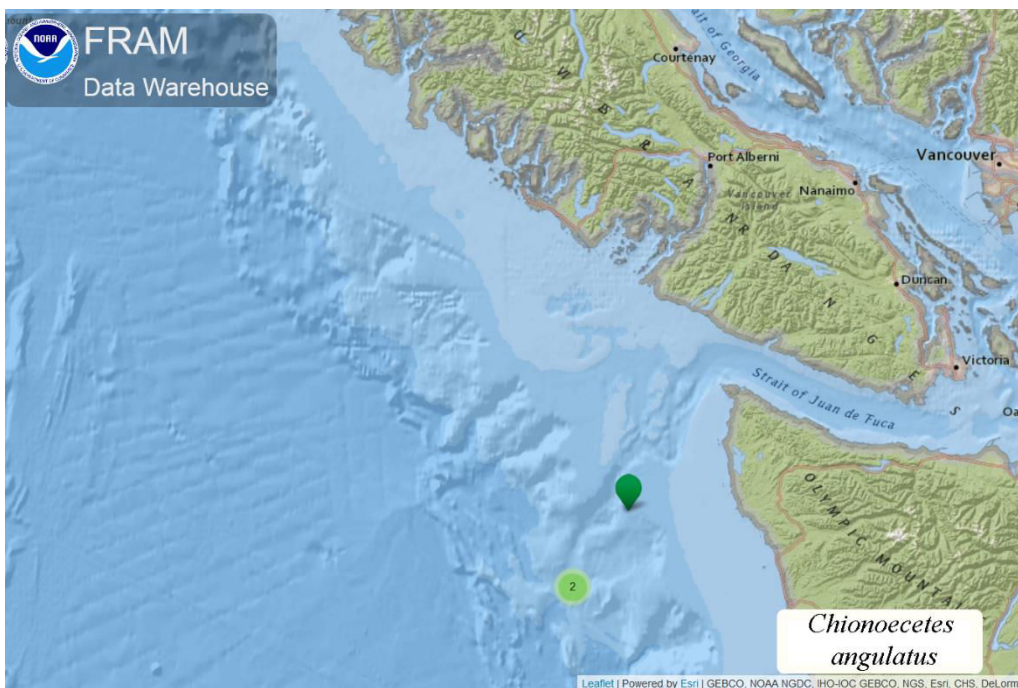
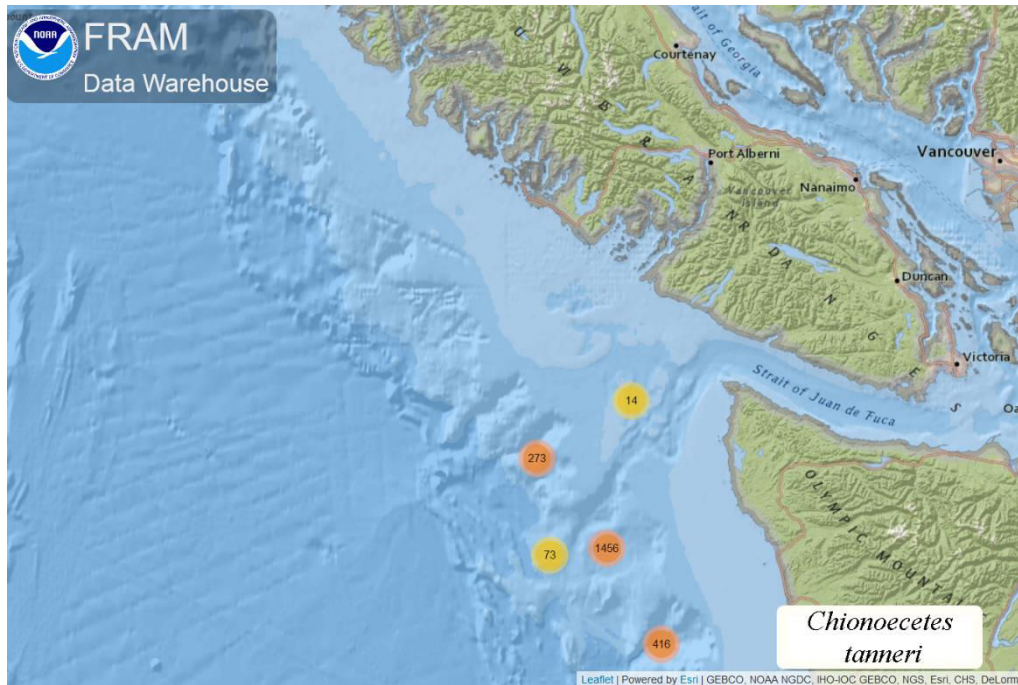


Figure 3: Map of *Chionoectes tanneri* (bottom) and *C.angulatus* (top) caught by trawl survey from 1975 to 2016 furnished by the FRAM Data Warehouse based on all data collected by the NOAA Northwest Fisheries Science Center (NWFS) Fishery Resource Analysis and Monitoring (FRAM) division. West Coast Groundfish Bottom Trawl Survey, NOAA Fisheries, NWFS/FRAM, 2725 Montlake Blvd. East, Seattle, WA 98112.

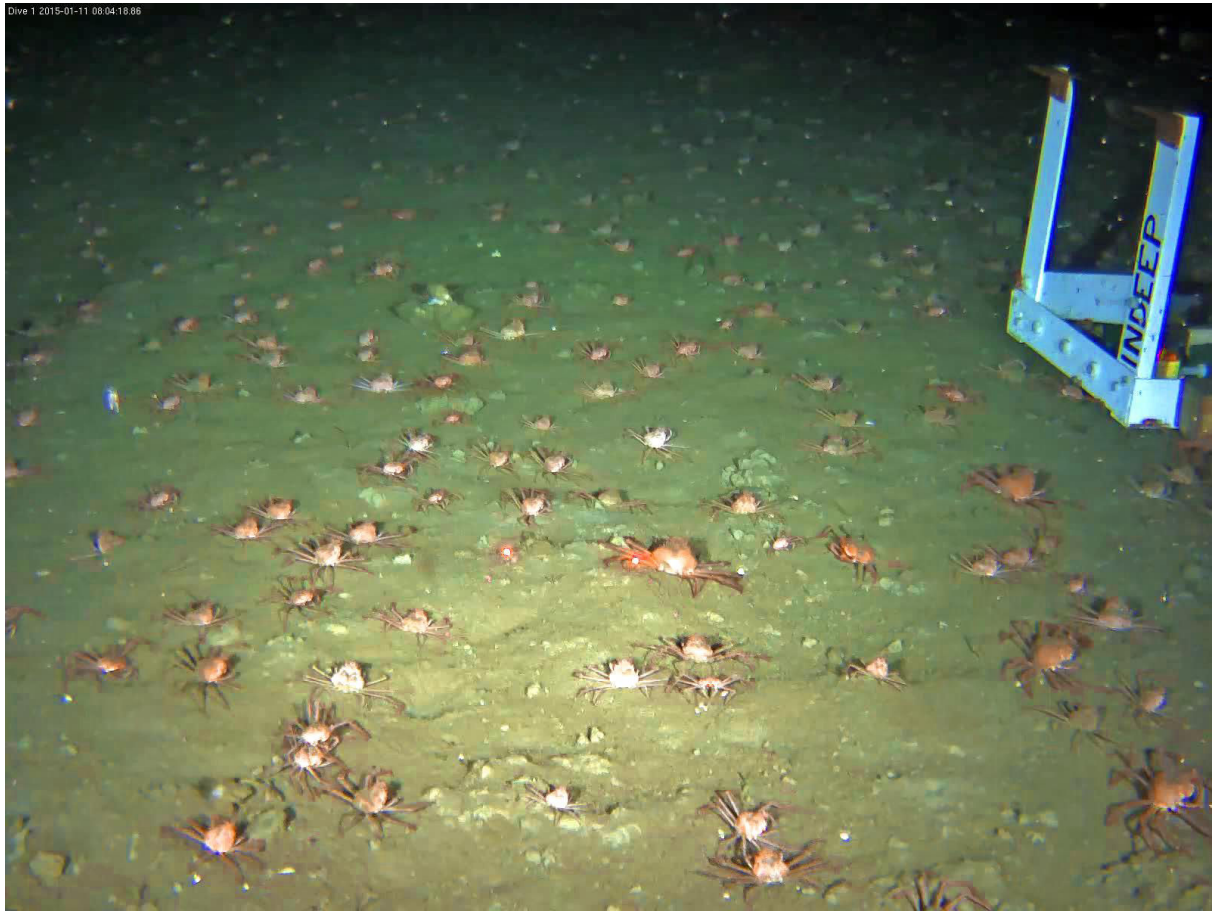
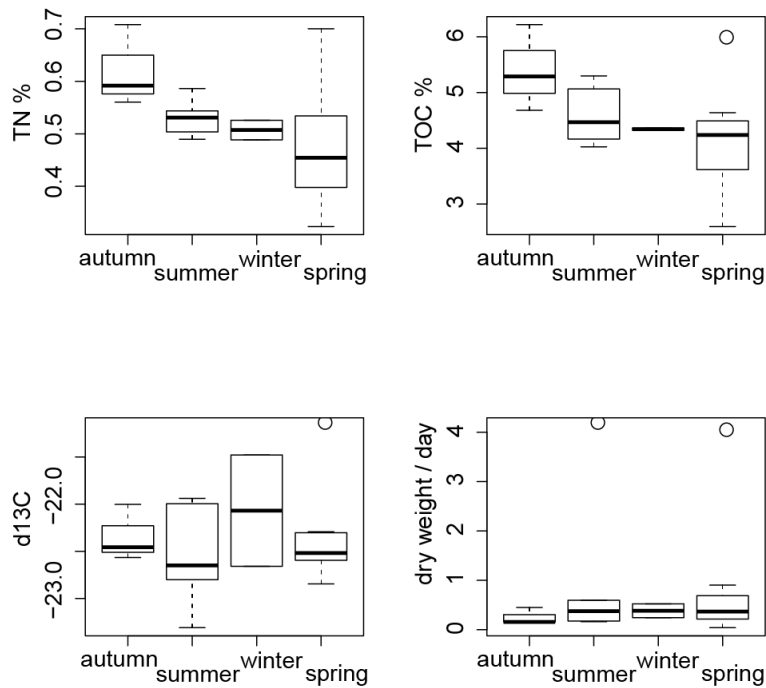


Figure 4: Snapshot of the video record the 11 of January at the axis of Barkley Canyon (985 m depth). The density of crab this day was unusually high comforting the hypothesis of migration events for this population. To see the video, please follow this link :
<https://dmas.uvic.ca/SeaTube?resourceTypeId=1000&resourceId=23152&divId=15398552&time=2015-01-11T10:00:10.000Z>

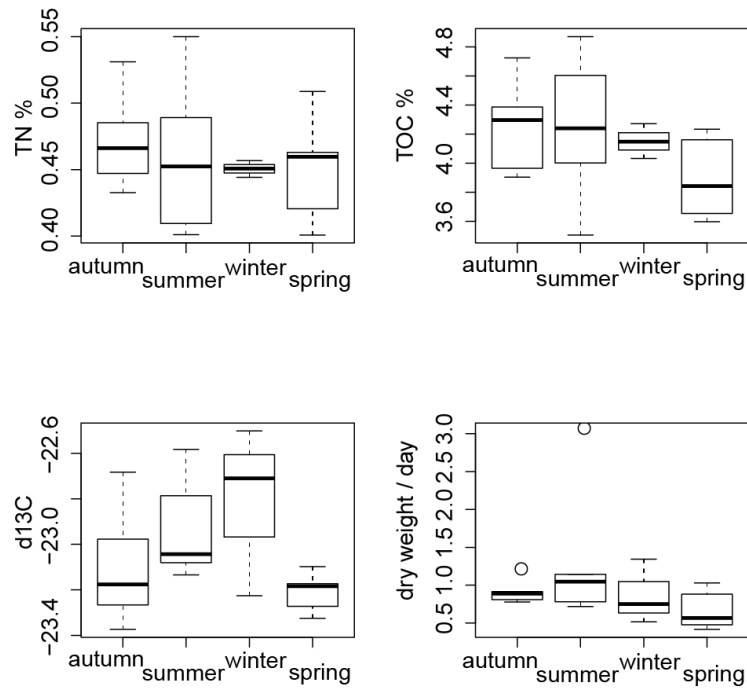
Supplementary Material

Comparaison de la dynamique temporelle de trois communautés de mégafaune épibenthique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley ainsi que de la pente adjacente (Colombie-Britannique, Canada)

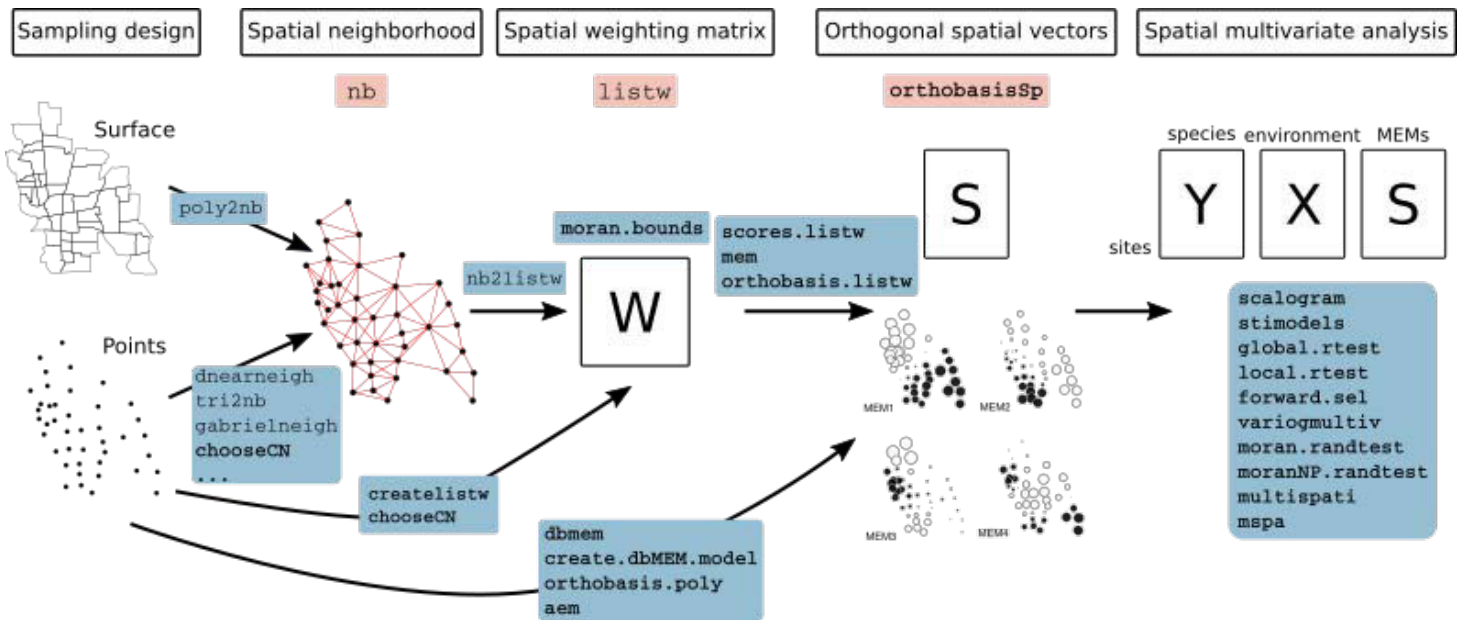


Appendix- Figure 1: Boxplots of the parameters obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Upper-slope (- 396 m) sampling sites of Ocean Networks Canada observatory node of Barkley Canyon (British Columbia, Canada), aggregated by season.

Comparaison de la dynamique temporelle de trois communautés de mégafaune épibenthique de l'axe et du mur du Canyon de Barkley ainsi que de la pente adjacente (Colombie Britannique, Canada)



Appendix- Figure 2: Boxplots of the parameters obtained from sediment traps sampled from June 2012 to May 2013 at the Wall (- 895 m) sampling sites of Ocean Networks Canada observatory node of Barkley Canyon (British Columbia, Canada), aggregated by season.



Matériel supplémentaire. Figure 2: représentation schématique du fonctionnement du package `adespatial` utilisé pour réaliser les analyses distance based Morans Eigenvector Maps de cette thèse. En rose les classes et en bleu les fonctions fournies par le package. Figure reprise de la notice `adespatial` publiée par Stéphane Dray (dernière mise à jour en 2019). Disponible sur: <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/vignettes/tutorial.html>

Titre : Etude de la dynamique temporelle et environnementale contrôlant la mégafaune profonde vivant dans le Canyon de Barkley grâce à l'utilisation de l'observatoire Ocean Network Canada

Mots clés : *Chionoecetes tanneri*, Dynamique de communauté, Dynamique de population, Environnement profond, Imagerie, Zone de Minimum d'Oxygène

Résumé : La dynamique temporelle des communautés de mégafaune épibenthique associées aux marges continentales demeurent peu connues. Face à ce constat, l'objectif de cette thèse est de mettre en évidence les échelles temporelles, les facteurs environnementaux et les processus qui régissent la dynamique des communautés vivant entre 400 et 1000 m de profondeur sur la pente et dans le Canyon de Barkley (Colombie-Britannique, Canada). Pour répondre à cet objectif, nous avons utilisé les séquences vidéo et les données océanographiques fournies sur chaque site par l'observatoire NEPTUNE d'Ocean Networks Canada. Ces données ont été couplées aux paramètres météorologiques et océanographiques de surface fournis par la bouée LaPerouse bank, ainsi qu'aux images satellitaires (NASA) de concentration en chlorophylle de surface.

Le gradient bathymétrique et oxique entre la pente et les sites du canyon sont vraisemblablement responsables de la composition spécifique distincte de ces communautés. Les variations saisonnières dominaient de la même manière la dynamique temporelle des trois communautés. Celles-ci ont été associées à la variation de production primaire de surface qui semble exercer son influence au travers de nombreux processus tels que l'arrivée de nourriture sur le fond ou par effets de cascade via la chaîne trophique. Nous avons également montré au travers de l'étude du cycle de vie du crabe tanneur *Chionoecetes tanneri* l'importance des cycles de vie des espèces et l'influence potentielle des interactions biotiques dans cette dynamique des communautés. Des indices concernant des phénomènes de plus longue durée, probablement de l'ordre de la décennie, confirment l'importance de continuer ce type de suivi sur un plus long terme.

Title : Temporal dynamic and environmental control of deep-sea megafauna in Barkley Canyon using Ocean Network Canada Observatory

Keywords : Community dynamic, *Chionoecetes tanneri*, Deep-sea, Population Dynamic, Imagery, Oxygen Minimum Zone.

Abstract: The temporal dynamics of epibenthic megafaunal communities inhabiting continental margins remain poorly studied. The objectives of this thesis were to describe the time scales, environmental factors and processes influencing the temporal dynamic of the communities living at 900 and 1000 m depth at the wall and the axis (respectively) of Barkley Canyon and at the adjacent slope at 400m depth (British Columbia, Canada). To this end, we used video sequences and oceanographic data acquired at each site by Ocean Networks Canada's NEPTUNE observatory. These data were combined with meteorological and oceanographic surface parameters provided by the LaPerouse bank buoy and the NASA satellite images for surface chlorophyll concentration.

The bathymetric and oxic gradients between the slope and the canyon sites are likely responsible for the distinct species compositions observed for these communities. Seasonal variations equally dominated the temporal dynamics of the three communities. These results were associated with the variations in primary surface production through many processes such as the arrival of food at the bottom and/or by cascading effects via the trophic food chain. The study of the life cycle of the tanner crab *Chionoecetes tanneri* revealed the importance of species life cycles and the potential influence of biotic interactions in communities' temporal dynamics. Some clues on phenomena of longer duration, probably decadal, confirmed the importance of maintaining long-term monitoring in the area.