

THESE DE DOCTORAT EN COTUTELLE DE

L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du Littoral
Spécialité : *Ecologie Marine*

AVEC

COLLEGE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LIEGE
Spécialité : *Biologie des Organismes et Ecologie*

Par

Anthony Voisin

BiodiveRsity Under rapid environmenTAL change: trophic interactions and communities' responses in austral benthic ecosystems.

La biodiversité dans un environnement en rapide évolution : interactions trophiques et réponses des communautés dans un écosystème benthique antarctique.

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 19 février 2026
Unité de recherche : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin
Laboratoire d'Ecologie Trophique et Isotopique

Rapporteurs avant soutenance :

Ulrike Braeckman
Thomas Saucède

Assistant Professor – Ghent University, Belgium
Professeur – Université de Bourgogne, France

Composition du Jury :

Présidente : Fany Sardenne
Examineurs : Ulrike Braeckman
Thomas Saucède
Karine Grangeré
Maria Włodarska-Kowalczyk

Chargée de recherches – Institut de Recherche pour le Développement, France
Assistant Professor – Ghent University, Belgium
Professeur – Université de Bourgogne, France
Maîtresse de conférences – Université de Caen Normandie, France
Professor – Polish Academy of Sciences, Poland

Dir. de thèse : Gauthier Schaal
Co-dir. de thèse : Gilles Lepoint
Julien Thébaud

Maître de conférences – Université de Bretagne Occidentale, France
Directeur de Recherche FRS-FNRS – Université de Liège, Belgique
Professeur – Université de Bretagne Occidentale, France

Invité

Loïc Michel

Chargé de cours – Université de Liège, Belgique

ACKNOWLEDGMENT

This doctoral project was made possible through various sources of funding. This doctorate is part of the TANGO project, funded by Belgian Science Policy Office (BELSPO) where we acknowledge David Cox as liaison. The sampling campaigns were funded thanks to the TANGO project (contract n°B2/212/P1/TANGO: Estimating Tipping points in habitability of ANtartic benthic ecosystems under GLObal future climate change scenarios. Promoter: Ann VanReusel, Universiteit Gent). For the logistical support and successful completion of each campaign, we would like to thank the captain Ben Wallis and crew of the RV Australis, and the dive leaders Francesca Pasotti and Lucas Terrana for TANGO 1 and TANGO 2 respectively, as well as Irene Schloss (CADIC) for logistic support of the campaign in Ushuaïa.

This doctoral project also received financial support from the Brittany Region and Interdisciplinary Graduate School for the Blue planet (ISblue – ANR-17-EURE-0015) to fund the doctoral grant. The latter, along with the Doctoral College of Brittany, provided funding for various mobility expenses related to the completion of joint supervision of this doctorate. The Research Fund also covered various mobility expenses related to the completion of this doctoral project. Finally, we would like to thank the University of Western Brittany and the University of Liège for their approval and establishment of a joint supervision agreement enabling the completion of this doctoral project.

All fatty acid analyses were performed thanks to the expertise and collaboration of the LipidOcean facility at the European Institute for Marine Studies (IUEM), Plouzané, France. Highly branched isoprenoids analyses were made possible thanks to collaboration with the Laboratory of Oceanography and Climate (LOCEAN), Paris, France.

Remarks on the writing of this manuscript

This manuscript is mainly written in English. However, the French doctoral school (EDSML) requires at least 10% of the manuscript to be in French. To meet this requirement, an executive summary of the entire manuscript, summaries for chapters 3, 4, and 5, and a general conclusion were written in French.

REMERCIEMENTS PERSONNELS

RESUME EXECUTIF

Contexte général et enjeux

L'océan Austral joue un rôle central dans le fonctionnement du système climatique mondial, notamment à travers la circulation thermohaline et les échanges biogéochimiques entre les grands bassins océaniques. Autour du continent antarctique, les écosystèmes côtiers benthiques se caractérisent par une forte hétérogénéité spatiale et une dynamique saisonnière marquée, étroitement liées au cycle de la glace de mer, à la disponibilité en lumière et aux perturbations physiques telles que le vêlage glaciaire et l'affouillement des icebergs.

Depuis plusieurs décennies, ces systèmes sont soumis à des changements rapides, en particulier le long de la Péninsule Antarctique occidentale, région identifiée comme l'une des plus sensibles au réchauffement climatique. La diminution récente et rapide de l'étendue de la glace de mer, combinée à l'augmentation des apports d'eau douce et de particules issues de la fonte glaciaire, modifie profondément la production primaire, la nature des habitats benthiques et les flux de matière organique vers le fond.

Dans ce contexte, comprendre comment les consommateurs benthiques exploitent les différentes sources de nourriture disponibles, et comment leurs stratégies alimentaires s'ajustent aux variations environnementales, constitue un enjeu majeur pour anticiper les trajectoires futures des écosystèmes côtiers antarctiques.

Objectifs et approche générale

L'objectif principal de ce travail est d'analyser l'influence de la disponibilité et de la diversité des sources de nourriture sur les régimes alimentaires de consommateurs benthiques antarctiques, en mettant l'accent sur la plasticité trophique et les mécanismes de partitionnement des ressources. Pour ce faire, l'étude s'appuie sur une approche intégrative combinant deux types de biomarqueurs trophiques complémentaires : les acides gras et les isoprénoïdes hautement ramifiés (Highly Branched Isoprenoids, HBI).

Les acides gras permettent de caractériser l'origine générale des sources alimentaires (macroalgues, phytoplancton, microphytobenthos, bactéries, zooplancton), tandis que les HBI offrent un outil particulièrement pertinent pour distinguer l'assimilation de production sympagique (liée à la glace de mer).

L'étude repose sur un vaste effort d'échantillonnage mené lors de plusieurs expéditions le long de la Péninsule Antarctique occidentale, couvrant une large gamme de conditions environnementales et deux grands types d'habitats benthiques : les substrats rocheux dominés par des forêts de macroalgues, et les fonds meubles constitués de sédiments fins, parfois recouverts de microphytobenthos ou de débris macroalgaux.

Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage

Les échantillons ont été collectés dans le cadre des expéditions TANGO (2023 et 2024), menées à bord du R/V *Australis*, ainsi que dans le détroit de Magellan afin d'élargir la comparaison à des écosystèmes subantarctiques dominés par des forêts de kelp géants (*Macrocystis pyrifera*).

Le long de la Péninsule Antarctique occidentale, plusieurs îles et baies ont été échantillonnées selon des gradients environnementaux marqués, incluant la proximité des glaciers, la nature du substrat et l'historique de couverture de glace de mer. Cette diversité de contextes permet d'examiner finement l'effet des conditions locales sur la structure trophique benthique.

Les organismes analysés couvrent différents niveaux trophiques et guildes fonctionnelles, incluant des sources alimentaires primaires (macroalgues, microphytobenthos, matière particulaire) ainsi que des consommateurs benthiques représentatifs de modes d'alimentation contrastés : brouteurs (gastéropodes), omnivores à tendance herbivore (oursins), filtreurs (éponges, ascidies) et dépositivores (polychètes).

Méthodologie analytique

Les lipides ont été extraits des tissus sélectionnés à l'aide de protocoles standards, puis séparés en fractions neutres et polaires. Les acides gras ont été analysés par chromatographie en phase gazeuse couplée à un détecteur à ionisation de flamme et à un spectromètre de masse, après transmethylation. Les HBI ont été quantifiés à partir de fractions spécifiques et identifiés sur la base de standards et de signatures de masse caractéristiques.

Les données ont ensuite été traitées à l'aide d'analyses multivariées (analyses en composantes principales, classifications hiérarchiques, random forest, partition de variance), afin d'identifier les biomarqueurs les plus discriminants et de relier les profils trophiques des consommateurs aux conditions environnementales.

Une attention particulière a été portée à la sélection des acides gras informatifs sur le plan trophique, en tenant compte à la fois des résultats statistiques et des connaissances issues de la littérature, afin d'éviter les interprétations biaisées liées aux capacités métaboliques propres aux consommateurs.

Diversité des sources alimentaires et biomarqueurs

L'analyse des sources alimentaires révèle une grande diversité de signatures en acides gras et en HBI, reflétant la complexité des réseaux trophiques benthiques antarctiques. Les macroalgues, qu'elles soient brunes ou rouges, présentent des profils distincts dominés par des acides gras polyinsaturés spécifiques, tandis que le microphytobenthos et le phytoplancton se caractérisent par des signatures riches en acides gras associés aux diatomées. Ces derniers se retrouvaient également en majorité dans les sédiments.

Les HBI apportent une information complémentaire cruciale, en particulier à travers le ratio entre HBI II (diène) et HBI III (triène), qui permet de relier les sources de matière organique à l'importance relative de la production sympagique versus pélagique. Ce ratio varie de manière cohérente avec l'historique de couverture de glace de mer des sites étudiés, confirmant sa pertinence comme indicateur de l'influence de la glace sur les flux trophiques benthiques.

Régimes alimentaires et partitionnement des ressources

Brouisseurs

Chez les brouisseurs étudiés (*Margarella antarctica*, *Nacella concinna* et *Sterechinus neumayeri*), les profils en acides gras révèlent des proportions variables de biomarqueurs associés aux macroalgues, aux diatomées et aux bactéries, traduisant des préférences ou des capacités d'exploitation distinctes selon les espèces.

Les gastéropodes présentent généralement une forte association avec les macroalgues et le microphytobenthos. De nette différence pouvaient néanmoins s'observer entre les deux espèces de gastéropodes, se reliant à la structure spécifique de leur radula. L'oursin quant à lui, *Sterechinus neumayeri* montre une plus grande flexibilité trophique, intégrant également des sources détritiques et bactériennes. Cette plasticité semble étroitement liée aux conditions environnementales locales, notamment au type de substrat et à la disponibilité relative des différentes sources de nourriture.

Les HBI indiquent que l'assimilation de production sympagique varie entre espèces et habitats, suggérant que l'accès à cette ressource dépend à la fois de la biologie des consommateurs et de la connectivité entre les compartiments pélagique, sympagique et benthique. Ce biomarqueur a d'ailleurs permis de mieux caractériser le régime alimentaire de *Nacella concinna*, en informant sur une assimilation d'algue de glace diatomée.

Filtreurs et dépositives

Chez les filtreurs (éponges et ascidies) et les dépositives (polychètes), les biomarqueurs trophiques mettent en évidence des stratégies contrastées mais complémentaires. Les filtreurs assimileraient préférentiellement de la matière organique fraîche, associée au phytoplancton et, dans certains contextes, à de la matière détritique recyclé par le biais de la boule microbienne (fragments de macroalgues). Les dépositives, en revanche, exploiteraient majoritairement la matière organique sédimentée et recyclée, marquée par des biomarqueurs bactériens et détritiques plus élevés.

Ces différences soulignent l'importance du compartiment particulaire comme interface clé entre les processus de surface et le fonctionnement benthique, et montrent que les variations environnementales influencent non seulement la quantité, mais aussi la qualité de la matière organique disponible pour les consommateurs.

Influence des facteurs environnementaux

Les analyses intégrant les variables environnementales mettent en évidence le rôle structurant de la glace de mer, du type de substrat et de la proximité des glaciers sur les réseaux trophiques benthiques. Les sites caractérisés par une forte influence glaciaire et une couverture sédimentaire importante favorisent des voies trophiques détritiques, tandis que les habitats rocheux plus stables et exposés soutiennent des réseaux trophiques dominés par les macroalgues et le microphytobenthos.

La diminution de la glace de mer et l'augmentation des apports terrigènes associées au changement climatique sont susceptibles de modifier durablement ces équilibres, en favorisant certaines guildes trophiques au détriment d'autres et en remodelant la structure des communautés benthiques.

Implications écologiques et perspectives

Ce travail démontre l'intérêt majeur de l'approche combinée acides gras et HBI pour décrypter la complexité des réseaux trophiques benthiques en milieu polaire. Il met en évidence une forte plasticité trophique chez de nombreux consommateurs, suggérant une certaine capacité d'adaptation aux changements environnementaux à court et moyen terme. Toutefois, cette plasticité a probablement des limites, et les transformations rapides actuellement observées pourraient entraîner des transitions écosystémiques profondes, avec des conséquences encore mal connues sur la biodiversité et le fonctionnement global des écosystèmes côtiers antarctiques.

À plus long terme, l'intégration de ces biomarqueurs à d'autres approches (isotopes stables, données physiologiques, observations *in situ*) apparaît essentielle pour mieux anticiper les réponses des réseaux trophiques polaires aux changements globaux et pour éclairer les stratégies de conservation dans ces régions particulièrement vulnérables.

TABLE OF CONTENTS

ACKNOWLEDGMENT	3
REMERCIEMENTS PERSONNELS.....	4
RESUME EXECUTIF	5
Contexte général et enjeux	5
Objectifs et approche générale.....	5
Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage	6
Méthodologie analytique.....	7
Diversité des sources alimentaires et biomarqueurs	7
Régimes alimentaires et partitionnement des ressources	8
Brouetteurs.....	8
Filtreurs et dépositives	8
Influence des facteurs environnementaux.....	9
Implications écologiques et perspectives	9
TABLE OF CONTENTS	10
LIST OF TABLES.....	13
LIST OF FIGURES.....	14
LIST OF SUPPLEMENTARY MATERIALS.....	17
CHAPTER 1	18
INTRODUCTION	18
Southern Ocean	19
Coastal Antarctic ecosystems.....	20
Trophic ecology in Antarctic ecosystems.....	26
Lipids & fatty acids (FA).....	27
Structure and nomenclature	27
Synthesis and function	28
FA as biomarkers	30
Highly Branched Isoprenoids (HBI).....	31
Structure and nomenclature	31
Synthesis.....	31
HBI as a biomarker	32
Main objectives	33
CHAPTER 2	35
MATERIAL AND METHOD	35
Study sites	36
Sampling design	41
Samples preparation	41
Fatty acid (FA) analysis.....	43
High-Performance Thin Layer Chromatography (HPTLC).....	43
Transmethylation	44
Highly Branched Isoprenoids (HBI).....	44
Gas Chromatography (GC) analyses	45
GC-Flame Ionization Detector (GC-FID).....	45
GC-Mass Spectrometry (GC-MS)	45
Data treatment.....	47

TABLE OF CONTENTS

CHAPTER 3	49
BIOMARKER DIVERSITY OF FOOD SOURCES IN ANTARCTIC BENTHIC ECOSYSTEMS: THE CASE OF FATTY ACIDS AND HIGHLY BRANCHED ISOPRENOIDS.....	49
Résumé	50
Introduction	51
Primary producer diversity.....	51
Sympagic	51
Pelagic	52
Benthic.....	52
Biomarkers assessment	53
Aim of the study	54
Material and methods.....	55
Study areas	55
Sampling design.....	55
Biomarker analysis	56
Data analysis	56
FA diversity	56
Cluster analysis.....	57
Environmental differences	58
Results	58
Fatty acids	58
Diversity in food sources.....	58
Fatty acids as biomarkers	60
Highly Branched Isoprenoids	62
Discussion	63
Fatty acids	63
Diversity in food sources.....	63
Fatty acids as biomarkers	64
Highly branched isoprenoids (HBI).....	65
Conclusion	66
CHAPTER 4	69
GRAZING IN COLD WATERS, USE OF COMBINED BIOMARKERS TO UNRAVEL RESOURCE PARTITIONING AMONG GRAZERS. .	69
Résumé	70
Introduction	71
Material and method.....	74
Study sites	74
Sampling design.....	74
Biomarker analyses	74
Data analyses	76
Results	76
Fatty acids (FA).....	76
Highly branched isoprenoids (HBI)	80
Discussion	81
Grazing mechanisms.....	81
Habitat substrate	83
Environmental conditions.....	84
Margarella antarctica.....	84
Nacella concinna	84
Sterechinus neumayeri	85
Conclusion	86
CHAPTER 5	89
FEEDING ON PARTICULATE MATTER, FROM THE SURFACE TO THE SEDIMENT: MECHANISMS AND STRATEGIES OF ANTARCTIC BENTHIC CONSUMERS.....	89
Résumé	90
Introduction	91

TABLE OF CONTENTS

Material and method.....	94
Study sites	94
Sampling design.....	94
Biomarker analyses	95
Data analyses	96
Results	97
Fatty acids (FA).....	97
Highly branched isoprenoids (HBI).....	103
Discussion	103
Feeding mechanisms	103
Environmental influences.....	106
Food source partitioning.....	107
Conclusion	109
CHAPTER 6.....	112
DISCUSSION	112
Antarctic heterogeneity and environmental influences.....	113
Sympagic and pelagic system.....	113
Benthic system.....	116
Responses of benthic consumers.....	119
Feeding strategies	119
Browsing and grazing around	119
Catching particles	123
Long-term changes.....	125
Melting ice	125
Metabolic responses	127
Further ecosystem transitions	129
Limitations and perspectives.....	131
Relevance of biomarkers in trophic ecology	131
Future trajectories.....	133
CONCLUSION.....	137
English.....	137
Français.....	138
REFERENCES.....	140