Impact des changements environnementaux sur les organismes et communautés benthiques et pélagiques

Frédéric Gazeau

▶ **To cite this version:**

Frédéric Gazeau. Impact des changements environnementaux sur les organismes et communautés benthiques et pélagiques. Biodiversité et Ecologie. Sorbonne Université, 2022. tel-03957427

HAL Id: tel-03957427
https://hal.science/tel-03957427

Submitted on 26 Jan 2023

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.

Travaux présentés par

Frédéric GAZEAU

pour l'obtention de

L'Habilitation à Diriger des Recherches

spécialité : Océanographie et environnement marin

Impact des changements environnementaux sur les organismes et communautés benthiques et pélagiques

Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (UMR 7093, CNRS/SU)

Présentée et soutenue publiquement le 07 mars 2022

Devant le jury composé de :

Président du Jury :	Stéphane Blain
Rapporteurs :	Sylvie Tambutté James Orr Behzad Mostajir
Examinateurs :	France Van Wambeke Luisa Mangialajo Marc Métian Sam Dupont

Table des matières

Remerciements ... 3
I. Titres et travaux ... 4
1. Curriculum vitae ... 4
2. Déroulement de carrière et activités de recherche ... 5
3. Projets de recherche ... 6
4. Publications ... 7
4.1. Revues à comité de lecture ... 7
4.2. Communications à des congrès ... 11
4.3. Chapitres d'ouvrage ... 13
5. Encadrement ... 13
5.1. Encadrement de doctorat ... 13
5.2. Encadrement de masters (2011-2020) ... 14
6. Participation à des comités ou des jurys de thèse de doctorat ... 16
7. Enseignement ... 16
8. Médiation ... 16
9. Responsabilités scientifiques et administratives ... 17
9.1. Locales ... 17
9.2. Nationales ... 17
9.3. Internationales ... 17
II. Bilan des recherches ... 18
1. Thématique générale ... 18
2. Impact des changements environnementaux sur les bivalves d'intérêt commercial ... 22
2.1. Préambule ... 22
2.2. Bilan des recherches sur les bivalves ... 23
3. Contrôle environnemental du fonctionnement des écosystèmes pélagiques et benthiques ... 32
3.1. Préambule ... 32
3.2. Bilan des recherches sur les écosystèmes pélagiques ... 32
3.3. Bilan des recherches sur les écosystèmes benthiques ... 44
III. Travail en cours et perspectives de recherche ... 49
1. Impact des changements environnementaux sur la conchyliculture ... 49
1.1. Projet en cours - CocoriCO_2 ... 49
1.2. Perspectives de recherche ... 53
2. Contrôle environnemental des communautés planctoniques de surface ... 55
2.1. Projet en cours - TONGA ... 55
2.2. Perspectives de recherches ... 56
2. Contrôle environnemental des communautés benthiques arctiques ... 58
IV. Références ... 61
V. Résumé ... 65

Remerciements

Je souhaiterais tout d'abord remercier les membres de mon jury, rapporteurs et examinateurs, pour avoir accepté d'évaluer mon travail de ces « je ne préfère pas compter », disons « quelques » années passées à effectuer ce beau métier de la recherche.

L'envie d'embrasser la carrière de chercheur est issue d'une contamination (c'est d'actualité) de la part de mes deux directeurs de thèse, d'une part Jean-Pierre Gattuso avec lequel je continue de travailler avec un réel plaisir, je le crois, partagé et d'autre part du regretté Michel Frankignoulle, merci à vous deux pour m'avoir refilé ce virus.

Depuis mon arrivée au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, les plusieurs collègues qui se sont succédés à la direction de cette UMR, Louis Legendre, Antoine Sciandra et Rodolphe Lemée, ont permis de nous faire travailler dans des conditions excellentes en dépit des conditions budgétaires peu favorables et de la difficulté de mener des recherches dans des bâtiments, certes magnifiques et emplis d'histoire, mais bien évidemment peu extensibles. Merci à vous trois !

J'ai eu la chance pendant ces années d'être entourés de plusieurs collègues chercheurs ou chercheuses, ingénieurs ou ingénieuses, de grande qualité professionnelle et humaine. Il m'est difficile de tous les citer ici bien évidemment mais parmi ceux-ci Jean-Pierre, Cécile, Steeve, Samir, Pierre, Guillaume et Jean-Michel ont une place à part.

Merci bien entendu aux personnes que j'ai eu le plaisir d'encadrer dans les différents projets de recherche menés ces dernières années. Une pensée particulière pour Erin, qui, en plus d'avoir été une collaboratrice très efficace et productive est devenue une véritable amie.

Il est impossible de terminer ces remerciements sans mentionner le rôle majeur que peuvent jouer les services administratifs du LOV. Isabelle, Corinne, Linda, Anne et Amandine, merci de votre gentillesse, de votre disponibilité et de votre efficacité.

Une pensée pour finir à mes parents et à mes deux blondinets préférés.

I. Titres et travaux

1. Curriculum vitae

Frédéric GAZEAU
Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV)
CNRS-SU, UMR 7093
06230 Villefranche-sur-Mer
FRANCE
Téléphone : +33 (0) 4 93 76 38 02
Fax : +33 (0) 4 93 76 38 34
Courriel : frederic.gazeau@imev-mer.fr
Site internet : https://lov.imev-mer.fr/web/member/frederic-gazeau/

Né à Ruffec (16, France) le 23 octobre 1975

Expérience professionnelle

2015 – 2019 : Chargé de recherche au CNRS (CRCN) affecté au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/SU).

2015 – 2019 : Chargé de recherche au CNRS (CRCN) affecté au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/SU). Responsable de l'équipe « Biodiversité et Biogéochimie » du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/SU).

2013 – 2015 : Chargé de recherche au CNRS (CR1) affecté au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/UPMC).

2009 – 2013 : Chargé de recherche au CNRS (CR2) affecté au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/UPMC).

2004 – 2008 : Post-doctorat au Netherlands Institute of Ecology (NIOO), Yerseke, The Netherlands.

2001 – 2002 : Ingénieur d'études sur le projet EUROTROPH (Nutrients Cycling and the Trophic Status of Coastal Ecosystems), Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV, CNRS/UPMC), France.

2000 – 2001 : Assistant de recherche au CREMA-L'Houmeau (CNRS-IFREMER) : Modélisation des écosystèmes de Sanggou et Jiazhou (Chine) Projet Européen.

Formation

2002 – 2004 : Thèse de doctorat encadrée par Dr. Jean-Pierre Gattuso et Dr. Michel Frankignoulle, Université de Paris VI (UPMC, France) et Université de Liège (ULg, Belgique) : "Metabolism of the coastal ocean, from the local scale (Scheldt estuary, Randers Fjord and Palma bay) to the European scale." Projet EUROTROPH (Nutrients Cycling and the Trophic Status of Coastal Ecosystems).

1999 – 2000 : Diplôme d'études approfondies en Océanographie et en "Modélisation de l'environnement marin", Université de Liège, Belgique. Mémoire de DEA encadré par Professor Joao Gomes Ferreira (GEM), Université nouvelle de Lisbonne (Portugal). Titre : "Un modèle d'écosystème appliqué à un site d'aquaculture : la baie de Sanggou (Chine), Projet Européen".

1998 – 1999 : Diplôme d'études supérieures en Biologie, Université de Bordeaux I, France. Mémoire de DES encadré par Pr. Benoît Sautour, Laboratoire d'Océanographie Biologique d'Arcachon (LOB), Université de Bordeaux I, France. Titre : "Fonctionnement et maturation d'un écosystème côtier planctonique pendant un bloom phytoplanctonique (*Phaeocystis* sp.)".

1997 – 1998 : Maîtrise en Écologie marine, Université de Paris VI (UPMC), France. Mémoire de Maîtrise encadré par Dr. Serge Maestrini, CREMA-L'Houmeau (CNRS-IFREMER), France. Titre :"Estimation de la biomasse phytoplanctonique (fluorescence *in vivo*, chlorophylle *a*, comptages cellulaires)".

1993 – 1997 : DEUG B et Licence de Biologie des Populations à l'université de Poitiers, France.

2. Déroulement de carrière et activités de recherche

Ma thèse de doctorat a été réalisée entre 2001 et 2004 dans le cadre d'une co-tutelle entre l'Université Pierre et Marie Curie (UPMC, France) et l'Université de Liège (ULg, Belgique), sous la direction de Jean-Pierre Gattuso et du regretté Michel Frankignoulle. Mon travail s'est concentré sur l'océan côtier, la zone de transition très active du point de vue biogéochimique entre le continent et l'océan ouvert, recevant des apports considérables d'eau douce, de sels nutritifs ainsi que de matière organique dissoute et particulaire en provenance du continent. Mes objectifs de recherche étaient : (1) de compiler et analyser une base de données bibliographique concernant la production primaire brute (GPP) et la respiration communautaire (CR) benthiques et planctoniques, mesurées par des incubations et par l'approche budgétaire Land-Ocean Interaction in the Coastal Zone (LOICZ) au niveau de la zone côtière européenne et (2) de tester différentes méthodes d'estimation du métabolisme de trois sites côtiers européens. A la suite de cette thèse et grâce aux collaborations entretenues dans le cadre du projet EUROTROPH, j'ai eu l'opportunité d'effectuer un séjour post-doctoral au Netherlands Institute of Ecology (NIOO, Pays-bas) sous la supervision de Jack Middelburg. C'est à ce moment-là que j'ai commencé à m'intéresser aux réponses des organismes au changement environnemental et plus particulièrement à l'acidification des océans. J'ai été un des premiers à étudier la réponse d'organismes calcifiants importants du point de vue économique (les bivalves) à ce facteur de stress et ai publié ce qui reste à ce jour mon étude la plus citée (publication n° 11, 479 citations selon WoS). Afin de poursuivre ces recherches, j'ai obtenu en 2008 une bourse VENI du Netherlands Organisation for Scientific Research (NWO). Parallèlement, à la seconde tentative, j'ai intégré le CNRS avec une affectation au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche (LOV) en février 2009. Depuis, mes recherches se sont diversifiées avec pour objectif d'améliorer notre compréhension des réponses des communautés pélagiques ou benthiques au changement environnemental. J'ai eu la chance de pouvoir intégrer le projet européen EPOCA à la fin de mon séjour post-doctoral et de poursuivre ces recherches lors de mon affectation. Très rapidement après mon affectation, j'ai également eu la chance de pouvoir intégrer un autre projet Européen (Mediterranean Sea Acidification in a Changing Climate ; MedSeA ; EU-FP7) dans lequel j'ai d'un côté pu poursuivre mes recherches sur les bivalves et leur sensibilité au réchauffement et à l'acidification (publication n°19) mais surtout

pu m'affirmer au sein de ma communauté scientifique en prenant le rôle d'organisateur et de superviseur de deux expériences en mésocosmes planctoniques en Méditerranée nord-occidentale (12 articles publiés dans une issue spéciale de la revue Estuarine, Coastal and Shelf Science). Parallèlement à ce travail sur le plancton, nous avons eu l'opportunité avec mon collègue Jean-Pierre Gattuso, de pouvoir développer les premiers systèmes FOCE (pour Free Ocean CO2 Enrichment) européens consitants en des systèmes expérimentaux directement déposés sur le benthos et permettant d'étudier les effets de l'acidification *in situ* sur les communautés marines benthiques (vivant sur ou à proximité du fond). Malgré une valorisation plus que respectable de ces différents projets de recherche, s'en est suivie une période de vaches maigres avec très peu de projets de recherche d'envergure financés en tant que coordinateur. J'ai toutefois eu l'opportunité de rejoindre le projet Process studies at the air-sea interface after dust deposition in the Mediterranean Sea (Peacetime, MerMeX) supervisé par ma collègue Cécile Guieu et dans lequel mon implication a été de développer des systèmes expérimentaux embarquables (i.e. minicosmes) et de les utiliser pour une expérience de fertilisation en poussières sahariennes dans les conditions environnementales actuelles et futures lors d'une campagne en Méditerranée sur le N/O « Le Pourquoi Pas ? » en mai-juin 2017 (publications n°51-55). Ce développement expérimental s'est poursuivi par l'installation de neuf minicosmes dans un conteneur « salle blanche », embarqué sur le N/O Atalante en novembre/décembre 2019 dans le Pacifique Sud (projet TONGA). Toujours en 2019, avec mon collègue Fabrice Pernet (Ifremer), nous avons soumis une adaptation du projet FutureShell (soumis sans succès trois fois à l'ANR) à un appel d'offre du Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche (FEAMP). Ce projet financé (1,5 ME ; 2020-2023) et renommé CocoriCO_2 (La conchyliculture dans un monde riche en CO_2), dont une description détaillée sera trouvée dans le mémoire, représente actuellement une part importante de mes activités de recherche. Finalement, le démarrage du projet européen FACE-IT dans lequel je co-supervise avec mon collègue Steeve Comeau des expériences de perturbation sur les macro-algues des régions arctiques m'assure un emploi du temps parfaitement rempli pour les prochaines années.

3. Projets de recherche

Project	Acronyme	Funding source	Duration	Budget	Role
Organismes et communautés benthiques dans un océan arctique en changement	ORCA	FPA2	2021-2022	150 k€	Partner
La conchyliculture dans un monde riche en CO_2	CocoriCO_2	FEAMP	2020-2022	450 k€	Co-Coordinator
The future of Arctic coastal ecosystems - Identifying transitions in fjord systems and adjacent coastal areas	FACE-IT	H2020	2020-2023	778 k€	Partner, task leader
Impacts du changement global sur la composition et le fonctionnement des communautés planctoniques hivernales et estivales en mer Méditerranée	PlanktonChange	EC2CO DRIL	2019-2020	25 k€	Coordinator
shallow hydroThermal sOurces of trace elemeNts: potential impacts on biological productivity and the bioloGicAl carbon pump	TONGA	French ANR	2019-2021	450 k€	Partner
Process studies at the air-sea interface after dust deposition in the Mediterranean Sea	PEACETIME	French MISTRAL (INSU)	2016-2020	100 k€	Partner

Assessing the Impacts of Ocean Acidification on Marine Biodiversity and Species Adaptation	HighCO2Seas	Foundation TOTAL	2016-2019	-	Partner
Jellyfish Isotopic and Genetic Assessment of Trophic Level	JIGA-TL	INSU	2017	16 k€	Partner
Impact de l'acidification des océans sur la biogéochimie des sédiments côtiers	ACIBIOS	IPSL	2014-2015	10 k€	Partner
Comportement des éléments d'intérêt biogéocHImiques et du carbone Particulaire aux Interfaces atmosphère-océan et continent-océan dans un contexte d'évolution des conditions Environnementales	CHIPIE	EMERGENCE -UPMC	2013-2015	156 k€	Partner
European Free Ocean Carbon Dioxide Experiments	eFOCE	Foundation BNP-Paribas	2011-2014	650 k€	Co-Coordinator
Mediterranean Sea Acidification in a Changing Climate	MedSeA	EU FP7	2011-2014	280 k€	Partner, Task leader
Effect of carbonate chemistry alteration on the embryonic development and physiology of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)	-	PNEC (EC2CO)	2011	21 k€	Coordinator
European Project on Ocean Acidification	EPOCA	EU FP7	2008-2012	300 k€	Partner

4. Publications

4.1. Revues à comité de lecture

Source : http://www.researcherid.com (ID : G-3050-2011) au 01/01/2022

Publications in Web of Science	Total times cited	H-index
54	3,006	24

54) Ridame, C., J. Dinasquet, S. Hallstrøm, E. Bigeard, L. Riemann, F. Van Wambeke, M. Bressac, E. Pulido-Villena, V. Taillandier, **F. Gazeau**, A. Tover-Sanchez, A. -C. Baudoux, and C. Guieu: N_2 fixation in the Mediterranean Sea related to the composition of the diazotrophic community, and impact of dust under present and future environmental conditions, Biogeosciences Discussions, accepted for Biogeosciences.

53) **Gazeau, F.**, F. Van Wambeke, E. Marañon, M. Pérez-Lorenzo., S. Alliouane, C. Stolpe, T. Blasco, N. Leblond, B. Zäncker, A. Engel, B. Marie, J. Dinasquet, and C. Guieu (2021) Impact of dust addition on the metabolism of Mediterranean plankton communities and carbon export under present and future conditions of pH and temperature. Biogeosciences, 18, 5423–5446.

52) **Gazeau, F.**, C. Ridame, F. Van Wambeke, S. Alliouane, C. Stolpe, J.-O. Irisson, S. Marro, J.-M. Grisoni, G. De Liège, S.H. Nunige, K. Djaoudi, E. Pulido-Villena, J. Dinasquet, I. Obernosterer, P. Catala and C. Guieu (2020). Impact of dust enrichment on Mediterranean plankton communities under present and future conditions of pH and temperature: an experimental overview. Biogeosciences, 18, 5011–5034.

51) Roy-barman, M., L. Folio, E. Douville, N. Leblond N, **F. Gazeau**, M. Bressac, T. Wagener, C. Ridame, K. Desboeufs, and C. Guieu (2021). Contrasted release of insoluble elements

(Fe, Al, REE, Th, Pa) after dust deposition in seawater: a tank experiment approach. Biogeosciences, 18, 2663–2678.

50) Guerrero-Meseguer, L., T.E. Cox, C. Sanz-Lázaro, S. Schmid, L. Enzor, K. Major, **F. Gazeau**, and J. Cebrian (2020). Does ocean acidification benefit seagrasses in a mesohaline environment? A mesocosm experiment in the northern Gulf of Mexico. Estuaries and Coasts 43, 1377–1393.

49) Gómez Batista, M., M. Metian, F. Oberhänsli, S. Pouil, P.W. Swarzenski, E. Tambutté, J.-P. Gattuso, C. M. Alonso Hernández, and **F. Gazeau** (2020). Intercomparison of four methods to estimate coral calcification under various environmental conditions. Biogeosciences 17: 887-899.

48) Stark, J.S., E.T. Peltzer, D.I. Kline, A.M. Queirós, T.E. Cox, K. Headley, J. Barry, **F. Gazeau**, J.W. Runcie, S. Widdicombe, M. Milnes, N.P. Roden, J. Black, S. Whiteside, G. Johnstone, J. Ingels, E. Shaw, L. Bodrossy, J.D. Gaitan-Espitia, W. Kirkwood, and J.-P. Gattuso (2019). Free Ocean CO_2 Enrichment (FOCE) experiments: Scientific and technical recommendations for future *in situ* ocean acidification projects. Progress in Oceanography 172: 89-107.

47) Diaz-Castaneda, V., T.E. Cox, **F. Gazeau**, S. Fitzer, J. Delille, S. Alliouane and J.-P. Gattuso (2019). Ocean acidification affects calcareous tube growth in adult stage and reared offspring of serpulid polychaetes. Journal of Experimental Biology 222: jeb196543.

46) Rassmann, J., B. Lansard, **F. Gazeau**, L. Guidi-Guilvard, L. Pozzato, S. Alliouane, C. Grenz and C. Rabouille (2018). Impact of ocean acidification on the biogeochemistry and meiofaunal assemblage of carbonate-rich sediments: Results from core incubations (Bay of Villefranche, NW Mediterranean Sea). Marine Chemistry 203: 102-119.

45) Louis, J., **F. Gazeau** and C. Guieu (2018). Atmospheric nutrients in seawater under current and high pCO_2 conditions after Saharan dust deposition: Results from three minicosm experiments. Progress in Oceanography 163: 40-49.

44) Cox, T.E., V. Díaz-Castañeda, S. Martin, S. Alliouane, P. Mahacek, A. Le Fur, J.-P. Gattuso, **F. Gazeau** (2017). Effects of in situ CO_2 enrichment on epibiont settlement on artificial substrata within a *Posidonia oceanica* meadow. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 497:197-211.

43) Kapsenberg, L., S. Alliouane, **F. Gazeau**, L. Mousseau and J.-P. Gattuso (2017). Coastal ocean acidification and increasing total alkalinity in the Northwestern Mediterranean Sea. Ocean Science 13(3): 411-426.

42) Cox, T.E., M. Nash, **F. Gazeau**, M. Déniel, E. Legrand, S. Alliouane, P. Mahacek, A. Le Fur, J.-P. Gattuso and S. Martin (2017). Effects of *in situ* CO_2 enrichment on *Posidonia oceanica* epiphytic community composition and mineralogy. Marine Biology 164(5): 103

41) Bourdin, G., **F. Gazeau**, M.-E. Kerros, S. Marro and M. L. Pedrotti (2017). Dynamics of transparent exopolymeric particles and their precursors during a mesocosm experiment: Impact of ocean acidification. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 112-124.

40) Celussi, M., F. Malfatti, F. Annalisa, **F. Gazeau**, A. Giannakourou, P. Pitta, A. Tsiola and P. Del Negro (2017). Ocean acidification effect on prokaryotic metabolism tested in two diverse trophic regimes in the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 125-138.

39) **Gazeau, F.**, A. Sallon, L. Maugendre, J. Louis, W. Dellisanti, M. Gaubert, P. Lejeune, S. Gobert, A.V. Borges, J. Harlay, W. Champenois, S. Alliouane, V. Taillandier, F. Louis, G. Obolensky, J.M. Grisoni and C. Guieu (2017). First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSeA project). Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 11-29.

38) **Gazeau, F.**, A. Sallon, P. Pitta, A. Tsiola, L. Maugendre, M. Giani, M. Celussi, M. L. Pedrotti, S. Marro and C. Guieu (2017). Limited impact of ocean acidification on phytoplankton community structure and carbon export in an oligotrophic environment: Results from two short-term mesocosm studies in the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 72-88.
37) Louis, J., M. L. Pedrotti, **F. Gazeau** and C. Guieu (2017). Experimental evidence of formation of transparent exopolymer particles (TEP) and POC export provoked by dust addition under current and high pCO_2 conditions. PloS one 12(2): e0171980.
36) Louis, J., C. Guieu and **F. Gazeau** (2017). Nutrient dynamics under different ocean acidification scenarios in a low nutrient low chlorophyll system: The Northwestern Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 30-44.
35) Maugendre, L., J. -P. Gattuso, A. de Kluijver, K. Soetaert, D. van Oevelen, J. J. Middelburg and **F. Gazeau** (2017). Carbon-13 labelling shows no effect of ocean acidification on carbon transfer in Mediterranean plankton communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 100-111.
34) Maugendre, L., J. P. Gattuso, A. J. Poulton, W. Dellisanti, M. Gaubert, C. Guieu and **F. Gazeau** (2017). No detectable effect of ocean acidification on plankton metabolism in the NW oligotrophic Mediterranean Sea: Results from two mesocosm studies. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 89-99.
33) Maugendre, L., C. Guieu, J. P. Gattuso and **F. Gazeau** (2017). Ocean acidification in the Mediterranean Sea: Pelagic mesocosm experiments. A synthesis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 1-10.
32) Oviedo, A. M., P. Ziveri and **F. Gazeau** (2017). Coccolithophore community response to increasing pCO_2 in Mediterranean oligotrophic waters. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 58-71.
31) Rees, A. P., K. A. Turk-Kubo, L. Al-Moosawi, S. Alliouane, **F. Gazeau**, M. E. Hogan and J. P. Zehr (2017). Ocean acidification impacts on nitrogen fixation in the coastal western Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 45-57.
30) Tsiola, A., P. Pitta, A. Giannakourou, G. Bourdin, S. Marro, L. Maugendre, M. L. Pedrotti and **F. Gazeau** (2017). Ocean acidification and viral replication cycles: Frequency of lytically infected and lysogenic cells during a mesocosm experiment in the NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 139-151.
29) Zervoudaki, S., E. Krasakopoulou, T. Moutsopoulos, M. Protopapa, S. Marro and **F. Gazeau** (2017). Copepod response to ocean acidification in a low nutrient-low chlorophyll environment in the NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 152-162.
28) Cox, T. E., **F. Gazeau**, S. Alliouane, I. E. Hendriks, P. Mahacek, A. Le Fur and J. P. Gattuso (2016). Effects of *in situ* CO_2 enrichment on structural characteristics, photosynthesis, and growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Biogeosciences 13(7): 2179-2194.
27) Lacoue-Labarthe, T., P. A. L. D. Nunes, P. Ziveri, M. Cinar, **F. Gazeau**, J. M. Hall-Spencer, N. Hilmi, P. Moschella, A. Safa, D. Sauzade and C. Turley (2016). Impacts of ocean acidification in a warming Mediterranean Sea: An overview. Regional Studies in Marine Science 5: 1-11.
26) Cox, T. E., S. Schenone, J. Delille, V. Diaz-Castaneda, S. Alliouane, J. P. Gattuso and **F. Gazeau** (2015). Effects of ocean acidification on *Posidonia oceanica* epiphytic community and shoot productivity. Journal of Ecology 103(6): 1594-1609.
25) **Gazeau, F.**, L. Urbini, T. E. Cox, S. Alliouane and J.-P. Gattuso (2015). Comparison of the alkalinity and calcium anomaly techniques to estimate rates of net calcification. Marine Ecology Progress Series 527: 1-12.

24) Maugendre, L., J.-P. Gattuso, J. Louis, A. de Kluijver, S. Marro, K. Soetaert and **F. Gazeau** (2015). Effect of ocean warming and acidification on a plankton community in the NW Mediterranean Sea. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 72(6): 1744-1755.
23) Rodrigues, L. C., J. C. J. M. Van den Bergh, F. Massa, J. A. Theodorou, P. Ziveri and **F. Gazeau** (2015). Sensitivity of Mediterranean bivalve mollusc aquaculture to climate change, ocean acidification, and other environmental pressures: Findings from a producers' survey. Journal of Shellfish Research 34: 1161-1176.
22) Schwier, A. N., C. Rose, E. Asmi, A. M. Ebling, W. M. Landing, S. Marro, M. L. Pedrotti, A. Sallon, F. Iuculano, S. Agusti, A. Tsiola, P. Pitta, J. Louis, C. Guieu, **F. Gazeau** and K. Sellegri (2015). Primary marine aerosol emissions from the Mediterranean Sea during pre-bloom and oligotrophic conditions: correlations to seawater chlorophyll a from a mesocosm study. Atmospheric Chemistry and Physics 15(14): 7961-7976.
21) Gattuso, J. P., W. Kirkwood, J. P. Barry, E. Cox, **F. Gazeau**, L. Hansson, I. Hendriks, D. I. Kline, P. Mahacek, S. Martin, P. McElhany, E. T. Peltzer, J. Reeve, D. Roberts, V. Saderne, K. Tait, S. Widdicombe and P. G. Brewer (2014). Free-ocean CO_2 enrichment (FOCE) systems: present status and future developments. Biogeosciences 11(15): 4057-4075.
20) **Gazeau, F.**, P. van Rijswijk, L. Pozzato and J. J. Middelburg (2014). Impacts of ocean acidification on sediment processes in shallow waters of the Arctic Ocean. PloS one 9(4): e94068.
19) **Gazeau, F.**, S. Alliouane, C. Bock, L. Bramanti, M. López Correa, M. Gentile, T. Hirse, H. O. Pörtner and P. Ziveri (2014). Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*). Frontiers in Marine Science 1.
18) Asnaghi, V., M. Chiantore, L. Mangialajo, **F. Gazeau**, P. Francour, S. Alliouane and J. P. Gattuso (2013). Cascading effects of ocean acidification in a rocky subtidal community. PloS one 8(4).
17) **Gazeau, F.**, L. M. Parker, S. Comeau, J.-P. Gattuso, W. A. O'Connor, S. Martin, H.-O. Pörtner and P. M. Ross (2013). Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. Marine Biology 160(8): 2207-2245.
16) Rossi, F., B. Gribsholt, **F. Gazeau**, V. Di Santo and J. J. Middelburg (2013). Complex effects of ecosystem engineer loss on benthic ecosystem response to detrital macroalgae. PloS one 8(6): e66650.
15) The MerMex Group (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. Progress in Oceanography 91(2): 97-166.
14) **Gazeau, F.**, J. P. Gattuso, M. Greaves, H. Elderfield, J. Peene, C. H. R. Heip and J. J. Middelburg (2011). Effect of carbonate chemistry alteration on the early embryonic development of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). PloS one 6(8).
13) **Gazeau, F.**, J. P. Gattuso, C. Dawber, A. E. Pronker, F. Peene, J. Peene, C. H. R. Heip and J. J. Middelburg (2010). Effect of ocean acidification on the early life stages of the blue mussel *Mytilus edulis*. Biogeosciences 7(7): 2051-2060.
12) **Gazeau, F.**, J. J. Middelburg, M. Loijens, J.-P. Vanderborght, M.-D. Pizay and J.-P. Gattuso (2007). Planktonic primary production in estuaries: comparison of ^{14}C, O_2 and ^{18}O methods. Aquatic Microbial Ecology 56(1): 95-106.
11) **Gazeau, F.**, C. Quiblier, J. M. Jansen, J.-P. Gattuso, J. J. Middelburg and C. H. R. Heip (2007). Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification. Geophysical Research Letters 34, L07603.
10) Rochelle-Newall, E. J., C. Winter, C. Barron, A. V. Borges, C. M. Duarte, M. Elliott, M. Frankignoulle, **F. Gazeau**, J. J. Middelburg, M. D. Pizay and J. P. Gattuso (2007).

Artificial neural network analysis of factors controlling ecosystem metabolism in coastal systems. Ecological Applications 17(5): S185-S196.
9) Borges, A. V., L.-S. Schiettecatte, G. Abril, B. Delille and **F. Gazeau** (2006). Carbon dioxide in European coastal waters. Estuarine Coastal and Shelf Science 70(3): 375-387.
8) Schiettecatte, L.-S., **F. Gazeau**, C. van der Zee, N. Brion and A. V. Borges (2006). Times series of the partial pressure of carbon dioxide (2001-2004) and preliminary inorganic carbon budget in the Scheldt plume (Belgian coastal waters). Geochemistry Geophysics Geosystems 7(6): Q06009.
7) **Gazeau, F.**, J.-P. Gattuso, J. J. Middelburg, N. Brion, L.-S. Schiettecatte, M. Frankignoulle and A. V. Borges (2005). Planktonic and whole system metabolism in a nutrient-rich estuary (the Scheldt Estuary). Estuaries 28(6): 868-883.
6) **Gazeau, F.**, C. M. Duarte, J. P. Gattuso, C. Barrón, N. Navarro, S. Ruiz, Y. T. Prairie, M. Calleja, B. Delille, M. Frankignoulle and A. V. Borges (2005). Whole-system metabolism and CO_2 fluxes in a Mediterranean Bay dominated by seagrass beds (Palma Bay, NW Mediterranean). Biogeosciences 2: 43-60.
5) **Gazeau, F.**, A. V. Borges, C. Barrón, C. M. Duarte, N. Iversen, J. J. Middelburg, B. Delille, M.-D. Pizay, M. Frankignoulle and J.-P. Gattuso (2005). Net ecosystem metabolism in a micro-tidal estuary (Randers Fjord, Denmark): evaluation of methods. Marine Ecology Progress Series 301: 23-41.
4) Borges, A. V., J. P. Vanderborght, L. S. Schiettecatte, **F. Gazeau**, S. Ferron-Smith, B. Delille and M. Frankignoulle (2004). Variability of the gas transfer velocity of CO_2 in a macrotidal estuary (the Scheldt). Estuaries 27(4): 593-603.
3) Borges, A. V., B. Delille, L.-S. Schiettecatte, **F. Gazeau**, G. Abril and M. Frankignoulle (2004). Gas transfer velocities of CO_2 in three European estuaries (Randers Fjord, Scheldt and Thames). Limnology and Oceanography 49(5): 1630-1641.
2) **Gazeau, F.**, S. V. Smith, B. Gentili, M. Frankignoulle and J.-P. Gattuso (2004). The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. Estuarine, Coastal and Shelf Science 60(4): 673-694.
1) Nunes, J. P., J. G. Ferreira, **F. Gazeau**, J. Lencart-Silva, X. L. Zhang, M. Y. Zhu and J. G. Fang (2003). A model for sustainable management of shellfish polyculture in coastal bays. Aquaculture 219(1-4): 257-277.

4.2. Communications à des congrès

Gazeau F, Alliouane S, Stolpe C, Blasco T, Van Wambeke F, Maranon E, Pérez-Lorenzo M, Guieu C (2019) Impact of dust enrichment on the metabolism of Mediterranean plankton communities under present and future conditions of pH and temperature. Future Oceans2 IMBeR Open Science Conference, Brest (France), 17-21 June 2019.

Gazeau F, Guieu C (2019) Present and future impact of atmospheric deposition on the structure and functioning of plankton communities in the Mediterranean Sea (Peacetime project). Future Oceans2 IMBeR Open Science Conference, Brest (France), 17-21 June 2019.

Cox TE, **Gazeau F**, Alliouane S, Hendriks IE, Mahacek P, Le Fur A, Gattuso J-P (2016) Effects of *in situ* CO_2 Enrichment on Structural Characteristics, Photosynthesis, and Growth of the Mediterranean Seagrass *Posidonia oceanica*. 4th International Symposium on the Ocean in a High-CO_2 World, Hobart, Tasmania, Australia, 03-06 May 2016.

Vigier N, Barras C, Cox TE, **Gazeau F**, Rollion-Bard C, Plihon M, Mahacek P, Kerros M-E, Parent B, Alliouane S, Jorissen F, Gattuso J-P (2016) Impact of an *in situ* acidification experiment on benthic Foraminifera ecology and their calcite geochemistry. Goldschmidt Conference 2016, Japan.

Rassmann J, Lansard B, **Gazeau F**, Grenz C, Alliouane S, Petit F, Pozzato L, Bombled B, Rabouille C (2016) Impacts of ocean acidification on the carbonate system at the

sediment-water interface: a case-study in the NW Mediterranean Sea. EGU General Assembly 2016, Vienna, Austria, 17-22 April 2016.

Gazeau F, Maugendre L, Louis J, Gattuso J-P, Guieu C (2016) Ocean acidification in the Mediterranean Sea: pelagic mesocosm experiments. 4th International Symposium on the Ocean in a High-CO_2 World, Hobart, Tasmania, Australia, 03-06 May 2016.

Gattuso J-P, Kirkwood W, Barry J, Cox TE, **Gazeau F**, Kline D, McElhany P, Martin S, Peltzer E, Saderne V (2015) Free Ocean CO_2 Enrichment (FOCE) systems: present status and future developments. 2015 Aquatic Sciences Meeting, Granada, Spain, 22-27 February 2015.

Cox TE, Gattuso J-P, Diaz-Castaneda V, Delille J, Schenone S, **Gazeau F** (2015) Impacts of ocean acidification on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* and its epiphytic community. 2015 Aquatic Sciences Meeting, Granada, 22-27 February 2015.

Cox TE, **Gazeau F**, Hendriks IE, Gattuso J-P (2015) Impacts of ocean acidification on the structure, production, and physiology of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Granada, Spain, 22-27 February 2015.

Schwier A, Rose C, Asmi E, **Gazeau F**, Guieu C, Claustre H, Ras J, Ouhssain M, Sellegri K (2014) Cloud condensation nuclei properties of marine aerosol in the Mediterranean: a mesocosm study. EGU General Assembly 2014, Vienna, Austria, 27 April-02 May 2014.

Maugendre L, Gattuso J-P, Louis J, De kluijver A, Marro S, Soataert K, **Gazeau F** (2014) Effect of ocean warming and acidification on a plankton community in the NW Mediteranean Sea. IMBER Open Science Conference, Bergen, 23-27 June 2014.

Guieu C, Louis J, **Gazeau F**, Pedrotti M-L (2014) Impact of multi-stressors (ocean acidification, dust deposition) on nutrient bioavailability and organic matter dynamic. SOLAS, France, 2014.

Louis J, Guieu C, **Gazeau F** (2014) Is nutrients dynamics affected by ocean acidification? Results from two mesocosms experiments in the Mediterranean Sea (FP7 MedseA Project). GOLDSCHMIDT 2014, Sacramento, California, 08-13 June 2014.

Tsiola A, Pitta P, Giannakourou A, Konstandinopoulou A, Marro S, Maugendre L, Pedrotti M-L, Sallon A, **Gazeau F** (2014) Lysogenic production rates under the impact of ocean acidification studied with an *in situ* mesocosm experiment. EMBO conference "Viruses of Microbes", Zurich, July 2014.

Louis J, Guieu C, **Gazeau F** (2014) New Nutrients (Nitrogen and Phosphorus) Dynamic following a Saharan dust deposition. GOLDSCHMIDT 2014, Sacramento, California, 08-13 June 2014.

Diaz-Castaneda V, Delille J, Cox TE, **Gazeau F**, Gattuso J-P (2014) Preliminary results on the impact of ocean acidification on serpulid polychaetes. California Estuarine Research Society Fall 2014 Conference, Bodega Bay, CA, USA, 26-27 September 2014.

Diaz-Castaneda V, Delille J, Cox TE, **Gazeau F**, Gattuso J-P (2014) Response of the biofouling tubeworm *Spirobranchus triqueter* to ocean acidification. California Estuarine Research Society Fall 2014 Conference, Bodega Bay, CA, USA, 26-27 September 2014.

Asnaghi V, Chiantore M, Mangialajo L, **Gazeau F**, Francour P, Alliouane S, Gattuso J-P (2012) Ecological interplays in Mediterranean rocky shores under climate change: macroalgae and sea urchins responses to ocean acidification. The Oceans in a High CO_2 World III, Monterey, CA, USA.

Maugendre L, **Gazeau F**, Gattuso J-P (2012) Effects of ocean acidification and warming on a natural plankton community of the Mediterranean Sea. The Oceans in a High CO_2 World III, Monterey, CA, USA.

Sallon A, Guieu C, Grisoni J-M, Louis J, Gattuso J-P, **Gazeau F** (2012) Response of a planktonic community to ocean acidification in the oligotrophic Mediterranean Sea.

MESOAQUA international Symposium on Recent achievements and future directions in Aquatic Mesocosm Researc, Heraklion, Greece, 2012.

Sallon A, Guieu C, Grisoni J-M, Louis F, Gattuso J-P, **Gazeau F** (2012) Response of a planktonic community to ocean acidification in the oligotrophic Mediterranean Sea. The Oceans in a High CO_2 World III, Monterey, CA, USA.

4.3. Chapitres d'ouvrage

Raimbault P, Boudouresque CF, Banaru D, Jacquet S, Thibault D, Vincente N, **Gazeau F**, Lemée R, Andral B, Galgani F, Boissery P, Lardic J-C (2021) Chapitre 7 : Le milieu marin autour de Marseille. In: Guiot J, Mazurek H, Curt T, Raimbault P (eds), Marseille et l'environnement - Bilan, qualité et enjeux, Presses Universitaires de Provence, 171-219.

Gattuso J-P, Hansson L, **Gazeau F** (2014) Acidification des océans et ses conséquences. In: Monaco A, Prouzet P (eds), Mer et océan : vulnérabilité du système océanique, Hermès Sciences Publishing, London, 131-185.

Gattuso J-P, Hansson L, **Gazeau F** (2014) Ocean acidification and its consequences. In: Monaco A, Prouzet P (eds), Ocean in the Earth System, Wiley-Blackwell, 189-253.

5. Encadrement

5.1. Encadrement de doctorat

Anaïs Lebrun : Sorbonne Université, 2020-2023

Titre : « Réponse des communautés benthiques arctiques au réchauffement, à l'acidification et à la fonte des glaces. »

Chloé Tilliette : Sorbonne Université, 2019-2022

Titre : « Mise en évidence expérimentale de l'effet des fluides hydrothermaux sur les communautés planctoniques. »

Laure Maugendre : Université Pierre et Marie Curie, 2011-2014

Titre : « Réponse de communautés planctoniques au réchauffement et à l'acidification de l'océan en Méditerranée du Nord-Ouest. »

Productions scientifiques associées :

Gazeau, F., A. Sallon, **L. Maugendre**, J. Louis, W. Dellisanti, M. Gaubert, P. Lejeune, S. Gobert, A.V. Borges, J. Harlay, W. Champenois, S. Alliouane, V. Taillandier, F. Louis, G. Obolensky, J.M. Grisoni and C. Guieu (2017). First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSeA project). Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 11-29.

Gazeau, F., A. Sallon, P. Pitta, A. Tsiola, **L. Maugendre**, M. Giani, M. Celussi, M. L. Pedrotti, S. Marro and C. Guieu (2017). Limited impact of ocean acidification on phytoplankton community structure and carbon export in an oligotrophic environment: Results from two short-term mesocosm studies in the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 72-88.

Maugendre, L., J. -P. Gattuso, A. de Kluijver, K. Soetaert, D. van Oevelen, J. J. Middelburg and **F. Gazeau** (2017). Carbon-13 labelling shows no effect of ocean acidification on carbon transfer in Mediterranean plankton communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 100-111.

Maugendre, L., J. P. Gattuso, A. J. Poulton, W. Dellisanti, M. Gaubert, C. Guieu and **F. Gazeau** (2017). No detectable effect of ocean acidification on plankton metabolism in the NW oligotrophic Mediterranean Sea: Results from two mesocosm studies. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 89-99.

Maugendre, L., C. Guieu, J. P. Gattuso and **F. Gazeau** (2017). Ocean acidification in the Mediterranean Sea: Pelagic mesocosm experiments. A synthesis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 1-10.

Tsiola, A., P. Pitta, A. Giannakourou, G. Bourdin, S. Marro, **L. Maugendre**, M. L. Pedrotti and **F. Gazeau** (2017). Ocean acidification and viral replication cycles: Frequency of lytically infected and lysogenic cells during a mesocosm experiment in the NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 139-151.

Maugendre, L., J.-P. Gattuso, J. Louis, A. de Kluijver, S. Marro, K. Soetaert and **F. Gazeau** (2015). Effect of ocean warming and acidification on a plankton community in the NW Mediterranean Sea. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 72(6): 1744-1755.

5.2. Encadrement de masters (2011-2020)

5.2.1. Masters 2

- **Mélissa Herrero**, 2021, Université de La Rochelle, France. Titre : «
- **Julie Le Ray**, 2020, Sorbonne Université, France. Titre : « Impact du changement global sur la structure et le fonctionnement des communautés planctoniques hivernales en mer méditerranée. »
- **Chloé Tilliette**, 2019, Université de Nice, France. Titre : « Impact du changement global sur la composition et le fonctionnement des communautés planctoniques hivernales. »
- **Christian Stolpe**, 2017, University of Ghent, Belgium. Titre : « Impact of dust addition on Mediterranean plankton communities under present and future conditions of pH and temperature. »

  Productions scientifiques associées :

  - **Gazeau, F.**, F. Van Wambeke, E. Marañon, M. Pérez-Lorenzo., S. Alliouane, **C. Stolpe**, T. Blasco, N. Leblond, B. Zäncker, A. Engel, B. Marie, J. Dinasquet, and C. Guieu (2021) Impact of dust addition on the metabolism of Mediterranean plankton communities and carbon export under present and future conditions of pH and temperature. Biogeosciences, 18, 5423–5446.
  - **Gazeau, F**., C. Ridame, F. Van Wambeke, S. Alliouane, **C. Stolpe**, J.-O. Irisson, S. Marro, J.-M. Grisoni, G. De Liège, S.H. Nunige, K. Djaoudi, E. Pulido-Villena, J. Dinasquet, I. Obernosterer, P. Catala and C. Guieu (2020). Impact of dust enrichment on Mediterranean plankton communities under present and future conditions of pH and temperature: an experimental overview. Biogeosciences, 18, 5011–5034.
- **Lidia Urbini**, 2014, Université de Gênes, Italie. Titre : « Calcification of benthic species, comparison between two techniques: alkalinity *vs.* calcium variations. »

  Production scientifique associée :

  - **Gazeau, F.**, **L. Urbini**, T. E. Cox, S. Alliouane and J.-P. Gattuso (2015). Comparison of the alkalinity and calcium anomaly techniques to estimate rates of net calcification. Marine Ecology Progress Series 527: 1-12.
- **Stefano Schenone**, 2014, Université de Gênes, Italie. Titre : « Effects of ocean acidification on the photosynthesis of *Posidonia oceanica*. »

Production scientifique associée :

- Cox, T. E., **S. Schenone**, J. Delille, V. Diaz-Castaneda, S. Alliouane, J. P. Gattuso and **F. Gazeau** (2015). Effects of ocean acidification on *Posidonia oceanica* epiphytic community and shoot productivity. Journal of Ecology 103(6): 1594-1609.

- **Jeremy Delille**, 2014, Université d'Aix-Marseille, France. Titre : « Impacts de l'acidification des océans sur les épibiontes des feuilles de Posidonies (*Posidonia oceanica*). »

  Productions scientifiques associées :

  - Diaz-Castaneda, V., T.E. Cox, **F. Gazeau**, S. Fitzer, **J. Delille**, S. Alliouane and J.-P. Gattuso (2019). Ocean acidification affects calcareous tube growth in adult stage and reared offspring of serpulid polychaetes. Journal of Experimental Biology 222: jeb196543.
  - Cox, T. E., S. Schenone, **J. Delille**, V. Diaz-Castaneda, S. Alliouane, J. P. Gattuso and **F. Gazeau** (2015). Effects of ocean acidification on *Posidonia oceanica* epiphytic community and shoot productivity. Journal of Ecology 103(6): 1594-1609.

- **Luuk van der Heijden**, 2013, Université d'Utrecht, Pays-Bas. Titre : « Developing techniques to better predict the impacts of ocean acidification on calcification and production rates. »

- **Margaux Gaubert**, 2013, Université Pierre et Marie Curie, France. Titre : « Étude de l'impact de l'acidification sur la communauté microbienne en mer Méditerranée. »

  Productions scientifiques associées :

  - **Gazeau, F.**, A. Sallon, L. Maugendre, J. Louis, W. Dellisanti, **M. Gaubert**, P. Lejeune, S. Gobert, A.V. Borges, J. Harlay, W. Champenois, S. Alliouane, V. Taillandier, F. Louis, G. Obolensky, J.M. Grisoni and C. Guieu (2017). First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSeA project). Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 11-29.
  - Maugendre, L., J. P. Gattuso, A. J. Poulton, W. Dellisanti, **M. Gaubert**, C. Guieu and **F. Gazeau** (2017). No detectable effect of ocean acidification on plankton metabolism in the NW oligotrophic Mediterranean Sea: Results from two mesocosm studies. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 89-99.

- **Thomas Fouquet**, 2012, Université de Corse, France. Titre : « Evaluation du taux de calcification en Mer du Nord. »

- **Walter Dellisanti**, 2012, Université de Bologne, Italie. Titre : « Changes in the microbial community based on seawater pH variations. »

  Productions scientifiques associées :

  - **Gazeau, F.**, A. Sallon, L. Maugendre, J. Louis, **W. Dellisanti**, M. Gaubert, P. Lejeune, S. Gobert, A.V. Borges, J. Harlay, W. Champenois, S. Alliouane, V. Taillandier, F. Louis, G. Obolensky, J.M. Grisoni and C. Guieu (2017). First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSeA project). Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 11-29.
  - Maugendre, L., J. P. Gattuso, A. J. Poulton, **W. Dellisanti**, M. Gaubert, C. Guieu and **F. Gazeau** (2017). No detectable effect of ocean acidification on plankton metabolism in the NW oligotrophic

Mediterranean Sea: Results from two mesocosm studies. Estuarine, Coastal and Shelf Science 186, Part A: 89-99.

- **Laure Taraud**, 2011, Université Pierre et Marie Curie, France. Titre : « Effet des changements dans la chimie des carbonates sur le développement, la croissance, le métabolisme et l'expression de gènes chez les larves d'huître du Pacifique (*Crassostrea gigas*). »

5.2.2. Masters 1

- **Anne-Lise Pommier**, 2016, Université de Toulon, France. Titre : « Mise au point et validation d'une méthode spectrophotométrique pour analyser la concentration en ions carbonates de l'eau de mer. »
- **Robinson Bordes**, 2013, Université de La Rochelle, France. Titre : « Test de la méthode de l'anomalie d'alcalinité sur trois espèces calcifiantes. »

6. Participation à des comités ou des jurys de thèse de doctorat

- **Coline Caillon**, 2021-, Université de Bretagne Occidentale, France (comité de thèse)
- **Alba Filella**, 2021-, Aix-Marseille Université, France (comité de thèse)
- **Alyson Lowell**, 2019-, Stony Brook University, USA (comité de thèse)
- **Mathieu Lutier**, 2018-, Université de Bretagne Occidentale, France (comité de thèse)
- **Jens Rassmann**, 2014-2017, Université Paris-Saclay, France (comité de thèse et membre du jury)
- **Marine Fuhrman**, 2016, Université de Bretagne Occidentale, France (membre du jury)
- **Justine Louis**, 2013-2015, Université Pierre et Marie Curie, France (PhD committee)
- **Peter Andrew Faber**, 2014, University of Monash, Australia (membre du jury)
- **Laure Moulin**, 2014, University of Brussels, Belgium (membre du jury)

7. Enseignement

L'enseignement représente une activité relativement marginale de mon emploi du temps, mais il s'agit d'une activité que j'apprécie particulièrement et je réponds toujours présent, lorsque cela est faisable, aux sollicitations.

Pendant plusieurs années (2011-2015), j'ai présenté un séminaire annuel (3 h) dans le cadre des enseignements du Master 2 de l'Université Pierre et Marie Curie (Master-SDUEE - Spécialité : Océanographie et environnements marins. UE : Réponse des écosystèmes pélagiques aux contraintes environnementales (REPCE)). Cette intervention portait sur la chimie des carbonates et sur l'acidification des océans.

L'agence internationale à l'énergie atomique m'a mandaté à plusieurs reprises pour organiser un cours d'une semaine sur la chimie des carbonates, tout d'abord au Ghana en 2017 puis au Koweit en 2018, et enfin à Cuba en 2019 dans le cadre de programmes de coopération technique.

8. Médiation

Dans le cadre du projet **MEDITES**, un projet de structuration et d'innovation territoriales pour le développement de la culture scientifique et technique et pour l'égalité des chances, j'ai participé pendant plusieurs années à 3x 3h d'enseignement annuel à des élèves de collèges et lycées sur le thème de l'acidification des océans.

Je participe également fréquemment à la fête de la science à l'Institut de la Mer de Villefranche et donne régulièrement des conférences publiques dont je n'ai pas la liste exhaustive en tête mais dont voici quelques exemples :

- Conférence dans le cadre de la sortie du rapport spécial de l'IPCC sur les océans et la cryosphère ; Programme conférences « Écosystèmes et changements climatiques », Amphithéâtre du lycée technique et hôtelier, Monaco (25/09/2019)
- Conférence sur l'acidification des océans dans le cadre du festival « Réveillons-nous », Hôtel Negresco, Nice (29/11/2015)
- Table ronde sur le réchauffement climatique et l'acidification des océans : impacts en Méditerranée, Centre de Découverte du Monde Marin, Parc Phoenix, Nice (09/10/2015)
- Conférence sur le changement climatique et les conséquences sur le littoral et le milieu marin, DREAL PACA, Marseille (05/06/2015)

9. Responsabilités scientifiques et administratives

9.1. Locales

- Responsable scientifique de la bouée EOL dans le cadre du réseau d'observation COAST-HF (IR ILICO) depuis 2020.
- Représentant de la Commission Nationale de la Flotte Côtière (CNFC) au Comité Local d'Évaluation de la flotte océanographique française, Villefranche-sur-Mer (CLE), depuis 2019.
- Membre élu du conseil du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche depuis 2019.
- Responsable de l'équipe « Biodiversité et Biogéochimie » du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche de 2015 à 2019.
- Responsable scientifique de la plateforme d'analyse spectrochimique du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche de 2014 à 2020.
- Membre élu du conseil du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche de janvier 2014 à mai 2015.

9.2. Nationales

- Membre de la Commission Nationale de la Flotte Côtière (CNFC) depuis 2019
- Membre du conseil scientifique de l'action thématique EC2CO-DRIL (Dynamique et Réactivité des Interfaces Littorales) depuis septembre 2015.
- Responsable du groupe de travail 4 du projet MISTRALS/MerMex (INSU) de 2010 à 2012.

9.3. Internationales

- Membre du groupe d'experts du Centre International de Coordination sur l'acidification de l'océan (OA-ICC), responsable de gestion d'une base de données sur les réponses biologiques à l'acidification des océans.
- Membre du groupe SOLAS-IMBER sur l'acidification des océans depuis janvier 2016.

II. Bilan des recherches

1. Thématique générale

Depuis le début de la révolution industrielle, la concentration en dioxyde de carbone (CO_2) a augmenté de ~50 % dans l'atmosphère (Fig. 1, gauche). Cette augmentation est due aux émissions de CO_2 provenant de la consommation de combustibles fossiles et à la suppression des puits de CO_2 terrestre par la déforestation (Fig. 1, droite). L'augmentation de température à la surface terrestre observée depuis quelques décennies serait à imputer à l'augmentation de la teneur atmosphérique en gaz à effet de serre tel que le CO_2. Représentant plus de 1000 fois la capacité calorique de l'atmosphère, l'océan mondial joue évidemment un rôle dominant au niveau des changements globaux de température. En raison de cette capacité calorique importante, et d'après le récent rapport du GIEC (IPCC 2021), la température de surface des océans a légèrement moins augmenté que les températures des continents (0,88 [0,68 à 1,01] °C contre 1,59 [1,34 à 1,83] °C entre 1850-1900 et 2011-2020).

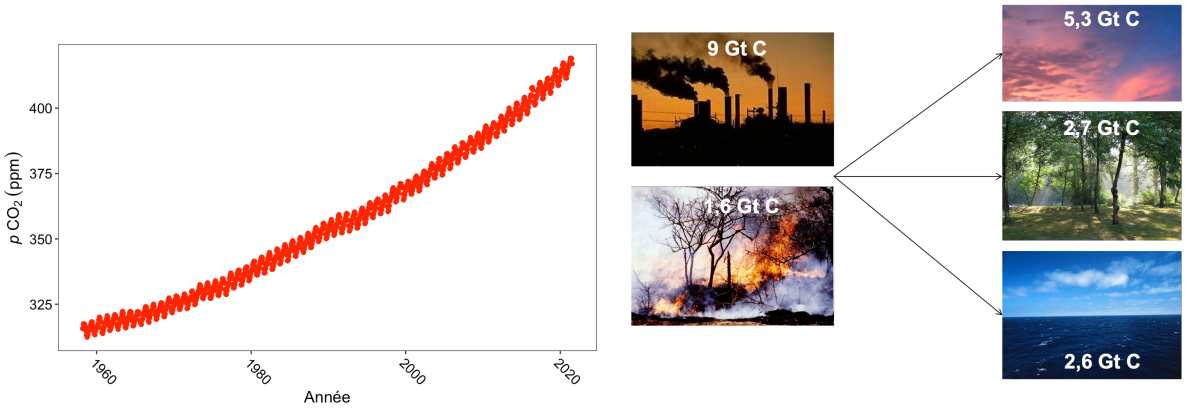


Fig. 1. À gauche : augmentation du dioxyde de carbone (pression partielle de CO_2, pCO_2) dans l'atmosphère depuis les années 1950, valeurs obtenues au Mauna Loa (volcan Hawaiien), source : Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL (www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/) and Dr. Ralph Keeling, Scripps Institution of Oceanography (scrippsco2.ucsd.edu/), données téléchargées le 24/08/2021. À droite : émission annuelle de dioxyde de carbone (CO_2) par les activités humaines en 2019 et répartition du CO_2 produit entre les trois grands réservoirs terrestres : l'atmosphère, les océans et la végétation terrestre, données de Friedlingstein et al. (2020).

Les océans, en puisant actuellement chaque jour ~26 millions de tonnes de CO_2 (Friedlingstein et al. 2020), limitent en partie l'accumulation de ce gaz à effet de serre dans l'atmosphère, et contribuent donc à modérer les changements climatiques. Toutefois, le CO_2 étant un acide faible en solution, son absorption dans l'eau de mer conduit à une augmentation de son acidité : il s'agit d'un processus couramment appelé « acidification des océans ». Depuis le début de l'ère industrielle, le pH moyen de l'océan global a déjà diminué de 0,1 unités, soit une augmentation d'acidité de 30 % (Jacobson 2005). Depuis les années 1980, l'océan mondial a connu une baisse du pH de surface de 0,016 ± 0,006 unités par décennie sur la base d'estimations dérivées qui concordent avec le déclin de 0,017 à 0,025 unités par décennie évalué dans le SROCC (IPCC 2019) à partir de mesures directes de séries chronologiques du pH (IPCC 2021).

Cette baisse de pH va se poursuivre dans les années et décennies à venir suivant tous les scenarios d'émissions futures de CO_2. Les nouvelles projections issues des *Earth System Models* CMIP6 montrent une baisse du pH en surface de -0,16 ± 0,002 suivant le SSP1–2,6 (le plus optimiste) et de -0,44 ± 0,005 sous le SSP5–8,5 (le plus pessimiste) entre 1870–1899 et 2080–2099 (Kwiatkowski et al., 2020 ; Fig. 2).

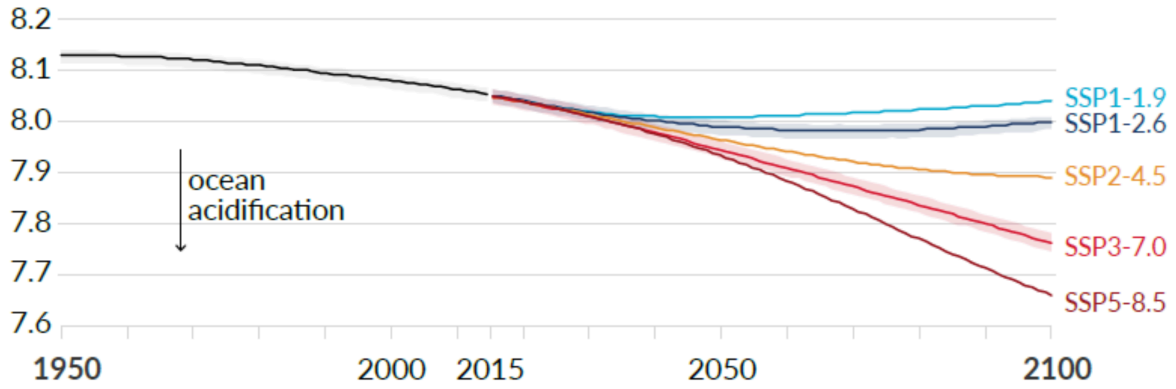


Fig. 2. Projections de l'évolution du pH de surface de l'océan global d'ici à 2100 suivant plusieurs scénarios d'émission distincts, source : IPCC (2021)

Alors que les perturbations chimiques sont connues avec une certitude élevée, les conséquences biologiques, écologiques et biogéochimiques de l'acidification des océans n'ont commencé à être étudiées qu'à partir de la fin des années 1990 et restent relativement méconnues à ce jour malgré une augmentation exponentielle des études ces dernières années (Fig. 3).

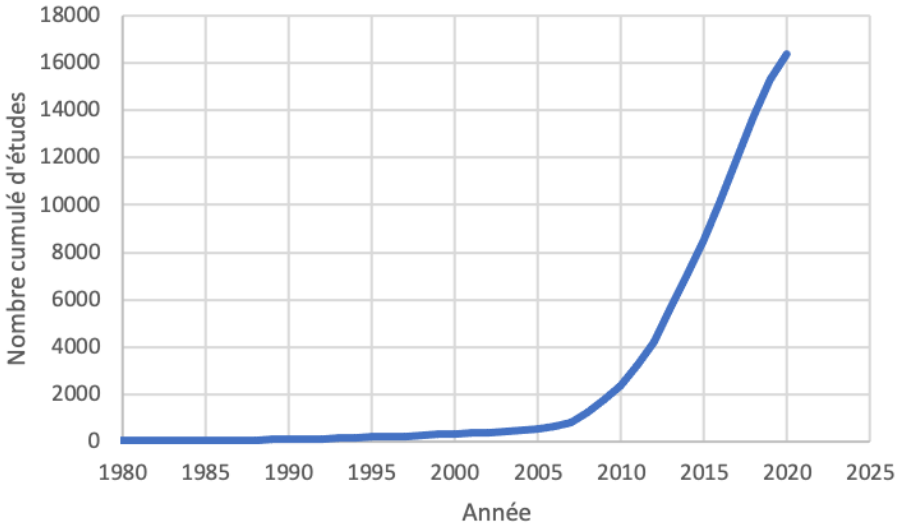


Fig. 3. Nombre d'études (en cumulé) portant sur l'acidification des océans depuis 1980. Source : Base de données bibliographiques de l'*Ocean Acidification International Coordination Centre* (OA-ICC ; https://www.iaea.org/services/oa-icc/science-and-collaboration/data-access-and-management ; données acquises au 30/08/2021). L'année 2021, non terminée, n'a pas été prise en compte.

Les premières recherches ont été consacrées aux organismes calcifiants, motivées par le besoin direct de ces organismes d'ions carbonates lors du processus de calcification. Aux faibles valeurs de pH, l'eau de mer est sous-saturée en carbonate de calcium ($CaCO_3$), ce qui compromet la fabrication de coquilles ou squelettes et provoque la dissolution de structures existantes. Mais d'autres organismes et processus peuvent également être touchés, et les articles parus ces dernières années ont fourni des résultats variés et parfois contradictoires. Plusieurs études ont utilisé une approche de méta-analyse pour synthétiser les résultats de cette littérature qui ne cesse d'augmenter d'année en année (e.g. Kroeker et al., 2013 ; Seifert et al., 2020 ; Brandenburg et al., 2019). Il en reste que parmi ces organismes calcifiants, les mollusques bivalves apparaissent particulièrement menacés (Fig. 4), je présenterai en détails cette partie de mes recherches dans la section 2. Comme nous le verrons, ces animaux jouent des rôles majeurs au niveau des écosystèmes benthiques (augmentation de la clarté de l'eau, protection contre les courants etc…) et bien évidemment représentent une manne financière non négligeable. C'est ce qui m'a poussé à m'intéresser à ce sujet et à mener des collaborations dès 2007 avec des professionnels de ce secteur.

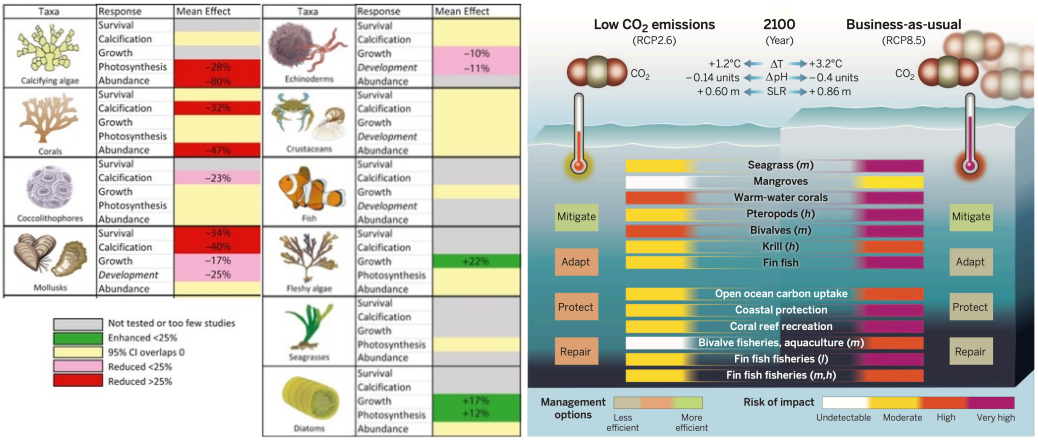


Fig. 4. À gauche, résumé des effets de l'acidification sur les principaux groupes taxonomiques marins. Les effets sont représentés soit par une augmentation moyenne en pourcentage (+) soit par une diminution en pourcentage (−) d'une réponse donnée, source : Kroeker et al. (2013). À droite, changements dans la physique et la chimie des océans et impacts sur les organismes et les services écosystémiques selon des scénarios d'émissions de CO_2 limitées (RCP2,6) et élevées (RCP8,5). Les changements de température (DT) et de pH (DpH) de 2090 à 2099 sont relatifs à ceux de l'ère préindustrielle (1870 à 1899). L'élévation du niveau de la mer (SLR) en 2100 est relative à 1901. l, m, h : latitudes basses, moyennes et hautes, respectivement, source : Gattuso et al. (2015).

D'un autre point de vue, de nombreuses recherches ont été menées ces dernières années sur l'évolution du rôle des communautés biologiques marines dans la séquestration du CO_2 atmosphérique. En effet, l'océan est le plus grand réservoir actif de carbone sur terre et absorbe actuellement environ 2,6 ± 0,5 Pg C an^{-1} (Friedlingstein et al. 2020). L'absorption du carbone est contrôlée par deux mécanismes : la pompe de solubilité et la pompe biologique. La pompe de solubilité est le processus selon lequel le CO_2 se dissout dans l'océan de surface et est séquestré à l'intérieur de l'océan par l'intermédiaire des masses d'eau qui plongent aux hautes latitudes. La pompe biologique est le transport de la matière organique synthétisée en surface vers les profondeurs marines (i.e. export). On considère qu'environ 50 % de la production primaire mondiale de la Terre se produit dans l'océan (Field et al. 1998), malgré le fait qu'elle représente moins de 1 % de la biomasse photosynthétique mondiale (Antoine et al., 1996 ; Behrenfeld et Falkowski, 1997). La production primaire océanique a donc un rôle clé dans le cycle du carbone et la régulation du climat.

La majorité de la fixation du carbone dans la couche superficielle est réalisée par le phytoplancton pélagique, qui utilise le CO_2 et le convertit en matière organique par

photosynthèse (~50 PgC an^{-1} ; Field et al. 1998). Cette réaction est alimentée par la lumière et nécessite des nutriments (l'azote et le phosphate étant les principaux macro-nutriments), suivant la réaction photosynthétique simplifiée :

$$Nutriments + lumière + CO_{2,aq} + H_2O \Rightarrow O_2 + CH_2O$$

De plus, la production de structures calcaires par de nombreuses espèces planctoniques ou benthiques dans l'océan contrecarre la séquestration de CO_2 lors de la photosynthèse et la production de carbonate de calcium représente environ 0,8-1,4 $PgCaCO_3$ an^{-1} (Feely et al. 2004). En effet, les organismes calcifiants utilisent des ions bicarbonate pour construire leur squelette et la production de carbonate de calcium libère du CO_2 :

$$Ca^{2+} + 2HCO_3^{2-} \Rightarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

La matière organique produite dans les couches superficielles peut être exportée vers les grands fonds. Cependant, les hétérotrophes (par exemple les bactéries, les flagellés) reminéralisent cette matière dans les couches superficielles par la respiration, consommant de l'O_2 et libérant du CO_2 dans l'eau de mer. Bien que la majeure partie de la respiration de la communauté soit due aux bactéries, il faut souligner qu'une partie de la respiration est réalisée par les autotrophes pendant la période de lumière et d'obscurité. Il a été estimé qu'environ 70 % de la matière organique produite dans la couche de mélange est recyclée tandis que 30 % est exportée vers les grands fonds (Falkowski et al. 1998) où elle est partiellement reminéralisée par des bactéries. Enfin, seulement 1 à 3 % de cette matière produite dans la couche de surface est définitivement enfouie dans les sédiments (De La Rocha et Passow, 2007) alors qu'une proportion bien plus importante (13 à 30 %) du $CaCO_3$ produit est finalement stocké dans les sédiments (Feely et al., 2004 ; Sarmiento et Gruber, 2006).

Notre compréhension des conséquences de l'acidification des océans sur la biologie marine est limitée par le peu d'informations disponibles sur les réponses au niveau des communautés et des écosystèmes, sur des échelles de temps représentatives des cycles de vie des organismes étudiés et sur l'interaction avec d'autres modifications environnementales causées par les activités humaines telles que le réchauffement (Riebesell et Gattuso, 2015). La plupart des données ont, jusqu'à présent, été obtenues majoritairement par le biais d'expériences sur des espèces isolées de leur environnement naturel, le plus souvent en laboratoire. Ces résultats peuvent difficilement être extrapolés aux systèmes naturels en raison du manque d'informations sur l'influence des interactions telles que prédation, compétition et mutualisme sur la réponse des différentes espèces constituant une communauté. Nous discuterons de cet aspect de mes recherches dans la section 3.

2. Impact des changements environnementaux sur les bivalves d'intérêt commercial

2.1. Préambule

Les mollusques marins sont reconnus comme des espèces clés au niveau de l'écosystème, car ils ont le potentiel d'avoir un impact à la fois sur la structure de la communauté et le fonctionnement de l'écosystème. Les mollusques bivalves sont des suspensivores qui éliminent les particules de seston supérieures à environ 3 µm de la colonne d'eau (Newell 2004). Ils ont des effets majeurs sur la dégradation de la matière organique pélagique et détournent les flux d'énergie des réseaux trophiques planctoniques vers les réseaux benthiques. En filtrant le phytoplancton et d'autres particules planctoniques, les bivalves aident à « nettoyer » l'eau et à augmenter la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau. La disponibilité accrue de la lumière qui en résulte est essentielle pour la croissance des plantes et des algues macro- ou micro-phytobenthiques, qui bénéficient donc des bivalves dans les écosystèmes côtiers (e.g. Newell et Koch, 2004).

Outre les influences décrites précédemment, les mollusques présentent des avantages importants pour les communautés benthiques grâce à la production de leur coquille. Les coquilles sont en effet un substrat important pour la fixation des épibiontes et fournissent un refuge contre la prédation ou des perturbations de différentes natures (Gutiérrez et al. 2003). Grâce à la production de leur coquille, les mollusques ont également le potentiel d'agir comme des sources importantes de CO_2 (Frankignoulle et al. 1995). En effet, la calcification induit un déplacement de l'équilibre carbonaté de l'eau de mer générant du CO_2 qui peut à terme être rejeté dans l'atmosphère. Comme les mollusques produisent également du CO_2 respiratoire, ils peuvent augmenter la capacité d'un écosystème à agir comme une source nette de CO_2 dans l'atmosphère (e.g. Chauvaud et al., 2003 ; Martin et al., 2006). Cependant, bien que les mollusques benthiques se soient avérés être des contributeurs importants au cycle du carbone localement (e.g. Beukema, 1982; Beukema et Cadee, 1999), il n'y a eu, à ce jour, aucune tentative d'estimation leur contribution au cycle du carbone à l'échelle globale.

Les humains ont cultivé des organismes aquatiques comme source de nourriture pendant des millénaires. Par exemple, les Romains pratiquaient l'ostréiculture près de Naples (Italie) depuis le 1er siècle avant JC. L'élevage de moules remonte au XIIIe siècle, tandis que l'élevage de palourdes et de coquilles Saint-Jacques semble être plus récent et a eu lieu pour la première fois en Chine et au Japon au cours des derniers siècles (Gosling 2003). Aujourd'hui, une centaine d'espèces différentes de mollusques (d'eau douce et marine) sont cultivées commercialement. L'industrie conchylicole s'est développée rapidement au cours des dernières décennies, l'aquaculture passant de seulement 25 % de la production totale des pêches de mollusques en 1950 à plus de 88 % aujourd'hui (Fig. 5). Plus de 95 % de la production ostréicole mondiale provient désormais de l'aquaculture (contre 98 % pour les palourdes et 77 % pour les moules). L'industrie mondiale de la conchyliculture marine a atteint une production de 17,3 millions de tonnes en 2019 et une valeur mondiale de 30,4 milliards de dollars américains (FAO 2020).

L'essentiel de la production conchylicole a lieu en milieu marin et l'ostréiculture est l'activité dominante (32 %). Les espèces les plus cultivées sont, par ordre d'importance décroissante, l'huître creuse (*Crassostrea gigas*), l'huître portugaise (*Crassostrea angulata*) et l'huître orientale (*Crassostrea virginica*). Avec plus de 80 % de la production mondiale, la Chine est le principal producteur d'huîtres. Les palourdes sont le deuxième groupe de bivalves le plus cultivé (23 %), l'espèce la plus importante étant la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) avec plus de 97 % de la production ayant lieu en Chine. Les moules se classent au troisième rang des mollusques cultivés dans le monde en termes de production, avec un tiers

en Chine. Douze espèces sont élevées, les plus courantes étant la moule verte asiatique (*Perna viridis*), la moule bleue (*Mytilus edulis*) et la moule chilienne (*Mytilus chilensis*).

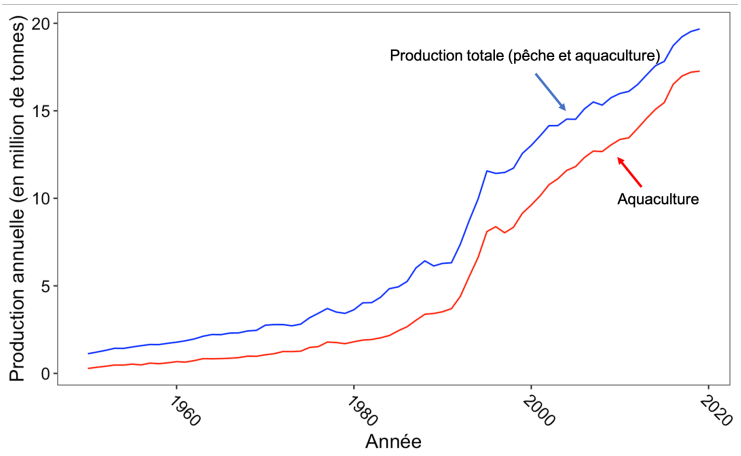


Fig. 5. Productions annuelles de mollusques depuis les années 50.

2.2. Bilan des recherches sur les bivalves

2.2.1. Effets directs des variations de pH sur le processus de calcification

J'ai été, lors de mon séjour post-doctoral aux Pays-Bas, un des premiers à m'intéresser à la question du contrôle du processus de calcification par les niveaux de pH de l'eau environnante (Gazeau et al. 2007). Le protocole expérimental utilisé à l'époque ne permettrait certainement plus de publier ces résultats à l'heure actuelle, mais cette étude doit être remise dans le contexte des connaissances acquises à l'époque de sa publication. Comme mentionné plus haut, malgré les biais expérimentaux que je détaillerai ensuite, il s'agit, de loin, de mon étude la plus citée par mes pairs avec un total de 480 citations référencées sur Web of Science au 30/08/2021.

Lors de cette étude, nous avons exposé des huitres (*Crassostrea gigas*) et des moules (*Mytilus edulis*) à une gamme importante de pH et quantifié les taux de calcification à partir de la technique d'anomalie d'alcalinité. Environ 400 g de poids frais (coquille + tissu ; g FW) de moules et 1000 g FW d'huîtres ont été placés dans deux aquariums de 10 L. Chaque aquarium était relié à un réservoir tampon de 10 L comme indiqué sur la Fig. x (gauche), dans lequel de l'air sans CO_2 (air extérieur avec CO_2 éliminé à l'aide de chaux sodée) était injecté.

Les aquaria et les bassins d'équilibration ont été remplis d'eau de l'Escaut (salinité de 30) et 50 % du volume total a été remplacé chaque jour. Un réservoir a été maintenu à une pression partielle de CO_2 (pCO_2) de 600 ± 100 ppm par un fort bullage (600 ppm est la pCO_2 moyenne ambiante dans l'Escaut oriental pendant la période d'étude ; données non présentées), tandis que dans l'autre réservoir, le bullage d'air était modulé pour fixer la pCO_2 au niveau souhaité (Fig. 6).

Des séries de deux ou trois incubations ont été réalisées quotidiennement en isolant les chambres d'incubation du contact avec les chambres d'équilibrage. Les incubations ont duré 2 heures et ont été réalisées en parallèle dans les deux montages expérimentaux. Un échantillon d'eau (200 mL) a été prélevé avant et après chaque incubation pour mesurer le pH et l'alcalinité totale (A_T). Les taux nets de calcification (G en mmol $CaCO_3$ g FW^{-1} h^{-1}) ont été estimés en utilisant la technique de l'anomalie d'alcalinité (Smith et Key, 1975) suivant l'équation :

$G = \Delta A_T / 2$

Où ΔA_T est la variation de A_T au cours des incubations en mmol g FW^{-1} h^{-1}. Cette technique est basée sur le fait que la précipitation de 1 mole de $CaCO_3$ consomme 2 moles de HCO_3^-, diminuant ainsi A_T de 2 moles.

Les résultats ont montré, et ce pour les deux espèces étudiées, une diminution linéaire des taux de calcification nette avec l'augmentation de pCO_2 (i.e. diminution du pH ; Fig. 6, droite), avec des taux négatifs de calcification nette (i.e. dissolution nette) au-delà de 1800 ppm pour les moules uniquement. Les temps d'exposition étant limités à deux heures cela constitue bien évidemment un frein à une extrapolation de ces résultats sur des échelles de temps beaucoup plus représentatives. Cette étude a néanmoins eu le mérite de mettre en évidence le contrôle direct du pH, ou plus certainement des taux de saturation en $CaCO_3$ (voir 2.2.2), sur la calcification, les temps d'exposition choisis ne permettant pas aux organismes de s'acclimater aux changements de leur environnement. Nous savons depuis que ces animaux sont capables de contrôler activement ce processus par modifications chimiques du site de calcification, le fluide extra-palléal (voir 2.2.3). Un autre biais de cette étude est la non prise en compte de l'excrétion azotée lors de l'estimation des taux de calcification par la technique d'anomalie de l'alcalinité. J'ai montré, par la suite, que pour ces organismes, quantifier les rejets azotés et considérer leurs effets sur l'alcalinité totale est indispensable à une estimation correcte de la calcification (Gazeau et al. 2015).

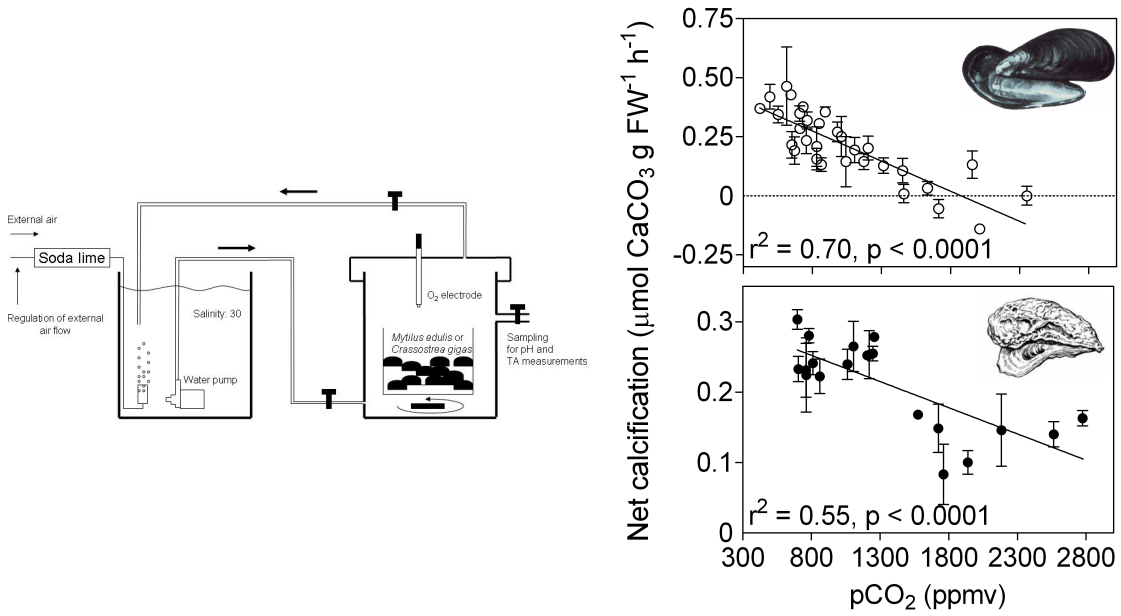


Fig. 6. Schéma du dispositif expérimental (à gauche) et relation entre les taux de calcification nette d'adultes de *Mytilus edulis* (en haut) et de *Crassostrea gigas* (en bas) en fonction de la pression partielle en CO_2 (à droite ; adapté de Gazeau et al. 2007).

2.2.2. Contrôle de la chimie des carbonates sur le développement larvaire de l'huitre creuse

Comme mentionné dans la section précédente, notre compréhension de la sensibilité du processus de calcification des bivalves à l'acidification des océans nécessitait de discriminer les effets directs du pH via une modification des échanges inter-cellulaires, de ceux des modifications induites par ces changements de pH sur la disponibilité en ions carbonates. Pour réaliser cette étude, je me suis penché sur le développement larvaire de *Crassostrea gigas* jusqu'à l'obtention de larves D-véligères (environ 72 h post-fertilisation). Le protocole expérimental utilisé avait l'originalité d'altérer la chimie des carbonates afin de modifier non seulement le pH mais également les concentrations en ions carbonates (via une altération de

l'alcalinité totale) ainsi que les concentrations en calcium, ces deux constituants étant à la base du processus de calcification.

Cinq traitements ont été considérés, chacun d'eux en triplicat de béchers de 4,5 L (voir Fig. 7 pour le montage expérimental). Un traitement a servi de contrôle, c'est-à-dire que les béchers ont été doucement aérés avec de l'air ambiant extérieur. Deux béchers ont été aérés avec de l'air à 1000 et 2000 µatm de CO_2 (T2 et T3, respectivement). Le quatrième traitement (T4) a été aéré avec de l'air ambiant extérieur, après que l'alcalinité totale (A_T) ait été réduite à ~1000 µmol kg^{-1} en ajoutant 14 mL d'acide chlorhydrique (HCl 0,1 N) et 10,6 g de $CaCl_2$-$2H_2O$ afin d'atteindre des états de saturation de l'eau de mer au regard de l'aragonite et de la calcite de 1,4 et 2,2, respectivement. Le dernier groupe de béchers (T5) a été aéré avec 4000 µatm de CO_2 et A_T a été augmentée en ajoutant 1,6 g de $NaHCO_3$. A la fin de la période d'incubation (72 h), la longueur de la coquille des larves D-véligères et leur surface ont été mesurées sur 100 larves par réplicat sur la base de photos prises au microscope. Également, à la fin de la période expérimentale, 2 L des cultures ont été filtrés sur des filtres GF/F pour des analyses ultérieures des concentrations de calcium (Ca^{2+}).

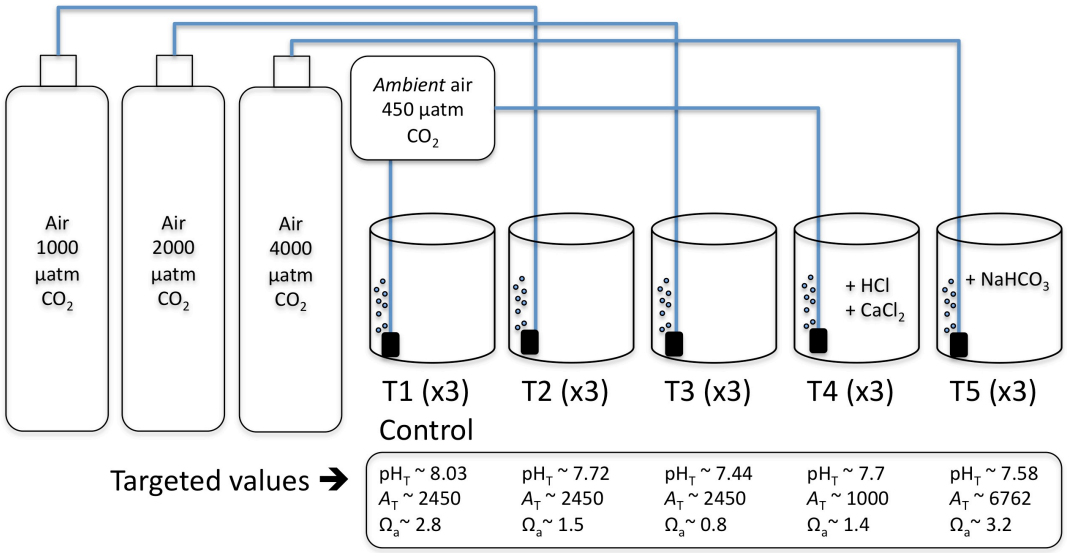


Fig. 7. Schéma représentant le protocole expérimental considérant cinq traitements en triplicats avec des conditions de pH (sur l'échelle totale, pH_T), d'alcalinité totale (A_T en µmol kg^{-1}) et de taux de saturation en aragonite variées (Ω_a), afin de tester les effets de changements de la chimie des carbonates sur le développement larvaire précoce de l'huitre creuse (*Crassostrea gigas*). Source : Gazeau et al. (2011).

Les résultats de cette étude ont très clairement montré une absence complète de lien direct entre le pH et les indicateurs du développement larvaire choisis (longueurs et surface de coquille des larves véligères et contenu des coquilles en calcium 72 h post-fertilisation ; Fig. 8). La manipulation des concentrations en calcium a permis de montrer que ce n'est pas cet élément qui a une quelconque influence sur le développement larvaire, les concentrations en calcium de l'eau de mer étant bien au-dessus des concentrations limitantes pour le processus de calcification. En revanche, il est apparu très clairement une relation entre la concentration en ions carbonates et le développement larvaire de cette espèce avec un impact uniquement observé dans des conditions de sous-saturation en aragonite.

Ces résultats suggèrent que les mécanismes utilisés par ces organismes pour réguler les taux de calcification ne sont pas assez efficaces pour compenser la faible disponibilité des ions carbonates dans des conditions corrosives.

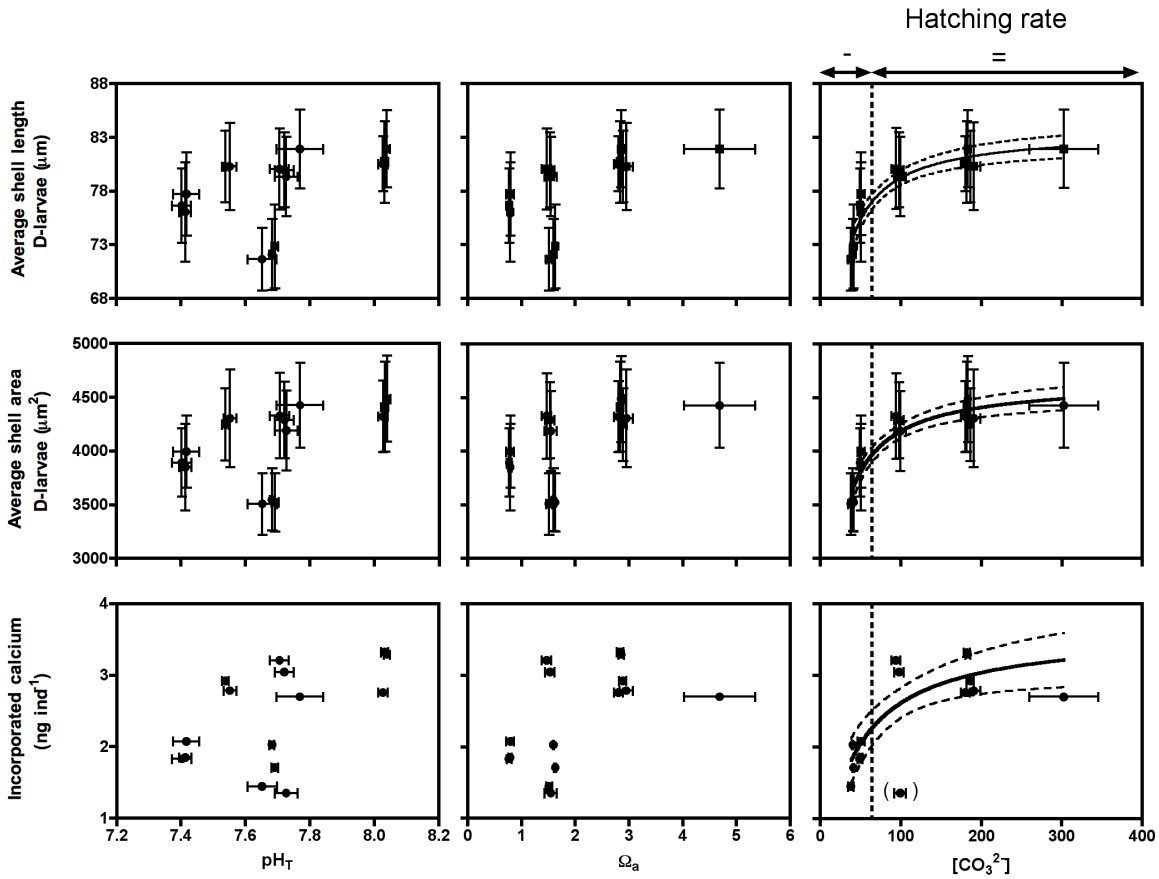


Fig. 8. Relations entre la longueur moyenne (±SD) de la coquille (en haut) et la surface des coquilles de larves D-véligères (au milieu) ainsi que la quantité de calcium incorporée (en bas) à la fin de la période d'incubation de 72 h, et les conditions moyennes (±SD) de la chimie des carbonates dans les cinq traitements ; à gauche : pH_T, pH sur l'échelle totale, au centre : Ω_a, état de saturation de l'eau de mer au regard de l'aragonite et à droite : $[CO_3^{2-}]$: concentration en ions carbonate (en µmol kg^{-1}). Sur les graphiques de droite, les lignes verticales pointillées représentent la concentration en ions carbonate pour une eau de mer saturée au regard de l'aragonite. Source : Gazeau et al. (2011)

2.2.3. Acidification vs réchauffement : étude annuelle sur la moule méditerranéenne

J'ai eu l'opportunité dans le cadre du projet européen MedSeA de mener une étude (Gazeau et al. 2014) sur la croissance des moules méditerranéennes (*Mytilus edulis*) sous la contrainte du réchauffement (+ 3 °C par rapport à l'ambient) et de l'acidification (-0.3 unité pH par rapport à l'ambiant), et ce, sur une année entière, une durée d'exposition qui restait au moment de cette étude très peu considérée dans les protocoles expérimentaux de mes collègues. La nécessité de cette étude partait du constat qu'à cette période, très peu d'études avaient considéré les impacts de l'acidification en synergie avec d'autres facteurs de stress environnementaux tels que le réchauffement (voir section 2.2.4). De plus, toutes ces études avaient considéré des conditions de pH et/ou de température stables bien que de grandes variations quotidiennes et/ou saisonnières de ces paramètres soient des caractéristiques communes des sites côtiers, nécessitant de considérer un protocole expérimental permettant de créer des écarts de température et de pH par rapport à des conditions ambiantes fluctuantes (Fig. 9). L'ensemble du système expérimental comprenait quatre traitements (témoin, pH abaissé, température élevée et pH abaissé/température élevée) et 12 aquaria expérimentaux de 30 L avec trois aquaria par traitement.

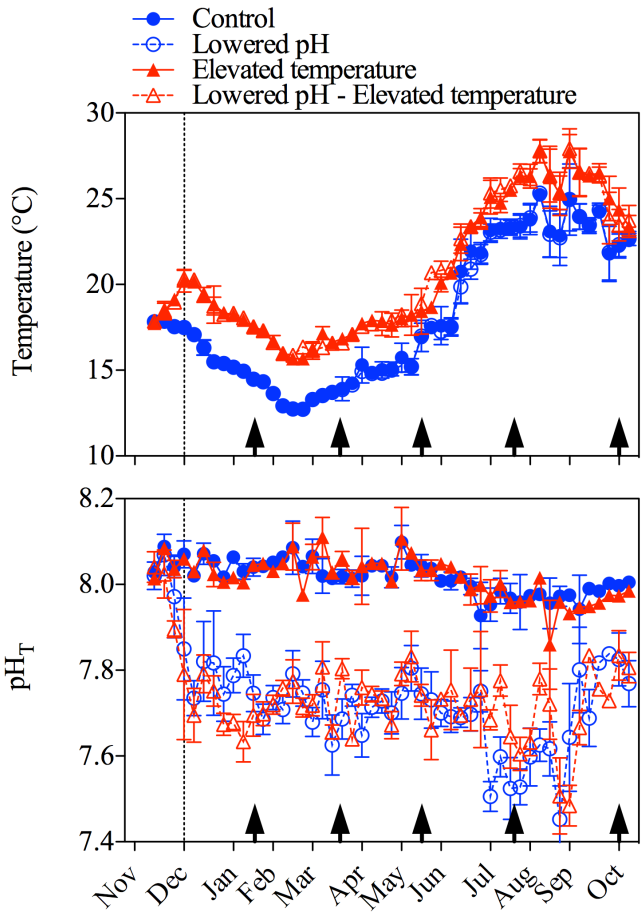


Fig. 9. Variations de la température hebdomadaire moyenne (± SD) (en haut) et du pH (pH$_T$, échelle totale, en bas) au cours de l'expérience dans les quatre traitements. La ligne pointillée verticale fait référence au début de l'expérience lorsque des décalages de + 3 °C et -0,3 unités de pH ont été atteints dans les traitements correspondants et les flèches noires verticales font référence aux périodes d'échantillonnage pour les mesures biométriques et physiologiques. Source : Gazeau et al. (2014).

Tous les deux mois, divers paramètres biométriques et processus physiologiques ont été mesurés. La longueur de la coquille, le poids de la coquille et le poids frais ont été contrôlés sur 20 moules pré-étiquetées au hasard par aquarium et remises en culture après les mesures. Les taux nets de calcification, d'excrétion et de respiration ont été mesurés en incubant trois moules choisies au hasard par aquarium dans des chambres de respiration de 300 mL pendant 3 h. Les taux de respiration (consommation d'oxygène), d'excrétion (production d'ammonium) et de calcification ont été quantifiés. Les taux nets de calcification ont été calculés sur la base de la différence observée en alcalinité totale (A_T) avant et après incubation et corrigée de l'effet de l'excrétion sur l'A_T (Gazeau et al. 2015). Tous les taux ont été rapportés au poids sec des individus incubés pour faciliter les comparaisons entre les traitements et avec d'autres études similaires. Lors de ces mesures de métabolisme, six moules par aquarium ont été prélevées afin de mesurer le pH du fluide extra-palléal à l'aide d'une micro-électrode de pH. Finalement, à la fin de la période expérimentale, cinq moules ont été aléatoirement prélevées de chaque aquarium afin de quantifier, à l'aide d'un microscope et d'un logiciel d'analyse d'images, la surface de couverture de leurs coquilles par le périostracum (couche organique recouvrant les coquilles et protégeant celles-ci des agressions extérieures). Il est à noter que comme toutes les moules étaient mortes dans les aquariums à température élevée à la fin de l'expérience (voir plus bas), seules les coquilles du contrôle et des traitements à pH abaissé ont été analysés.

Le résultat le plus marquant de cette étude est la très forte sensibilité de cette espèce à la température avec un mortalité complète des cultures exposées aux traitements réchauffés au cours de l'été (Fig. 10), alors qu'une mortalité non négligeable mais bien moins importante a été observée dans les traitements à température ambiante avec là-aussi une forte augmentation pendant l'été.

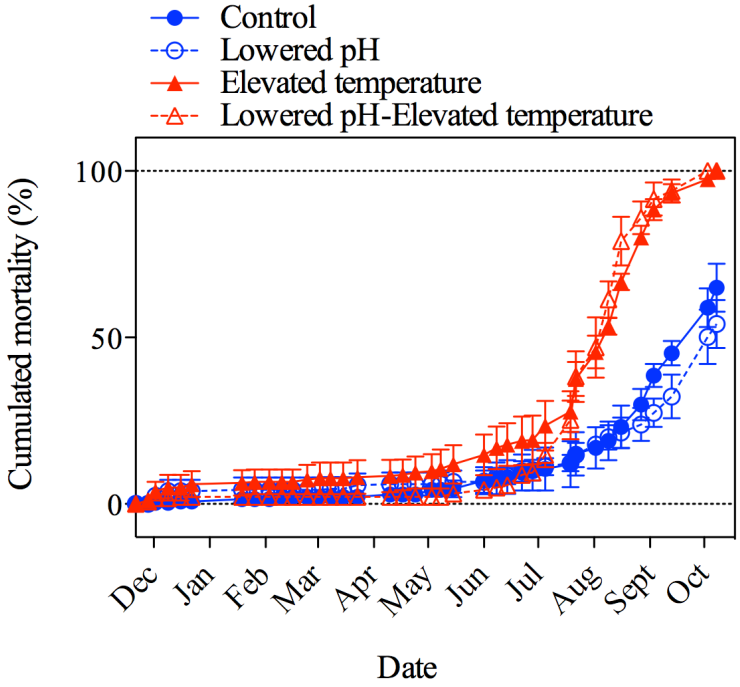


Fig. 10. Mortalité cumulée exprimée en pourcentage de la population initiale (120 individus par aquarium) dans les quatre traitements au cours de l'expérience. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards (SE ; 3 aquariums par traitement : n = 3). Source : Gazeau et al. (2014).

Nous avons également observé des effets négatifs du réchauffement sur la croissance des moules au cours de l'étude (Fig. 11, gauche), cette altération étant la plus visible sur les longueurs de coquille. Une baisse des taux de croissance des moules exposées aux conditions acidifiées n'a été observé qu'à la fin de l'expérimentation, quand les moules subissaient des température supérieures à 25 °C dans les conditions ambiantes. Ces données biométriques ont été corroborées en partie par les mesures métaboliques (Fig. 11, droite), lesquelles montraient une augmentation des taux de respiration et d'excrétion des moules exposées aux traitements réchauffés, et ce pendant une bonne partie de l'expérimentation. La baisse de croissance observée en fin d'expérience pour le traitement acidifié à température ambiante est tout à fait en accord avec les taux de calcification négatifs (i.e. dissolution nette) observés pour ce traitement lors de la dernière série d'incubations). Les inspections visuelles de coquille à la fin de l'expérience ont en effet montré des superficies beaucoup plus importantes des coquilles directement exposées à leur environnement (i.e. non recouvertes par du périostracum, données non présentées) par rapport aux conditions de pH ambiantes. Finalement, ces résultats ont été confirmés par les mesures du pH du site de calcification (données non présentées) avec des niveaux de pH nettement plus bas pour les moules exposées aux conditions acidifiées, ceciparticulièrement en été. Ceci montre qu'à cette période, supposément de stress pour cette espèce, avec des températures au-delà de 25 °C, les animaux ne sont plus en mesure de réguler les conditions acido-basiques de leur site de calcification.

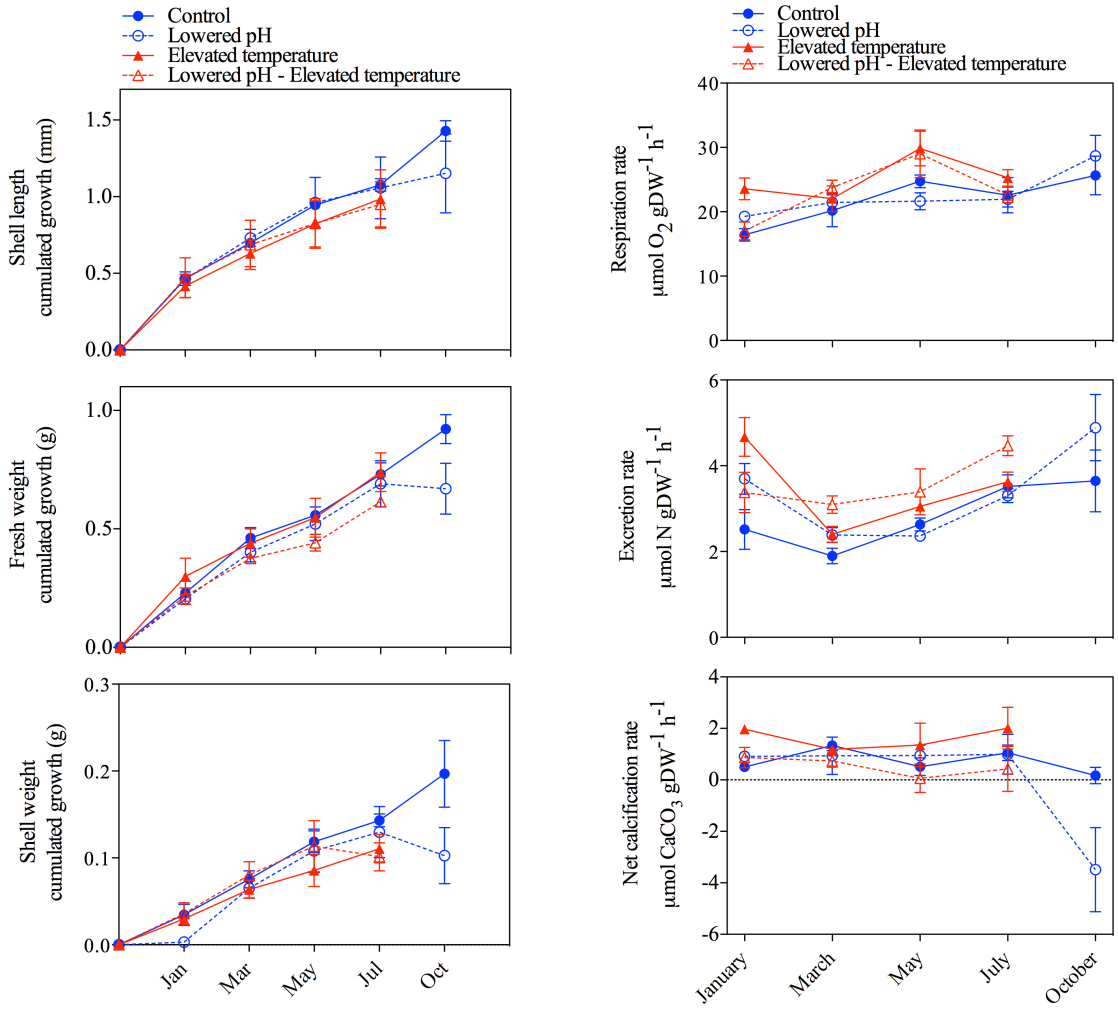


Fig. 11. À gauche : Croissance cumulative de la longueur de la coquille (mm ; panneau supérieur), du poids frais (g, panneau central) et du poids de la coquille (g ; panneau inférieur) dans les quatre traitements au cours de l'expérience. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards (SE ; maximum de 20 mesures par aquarium, 3 aquariums par traitement : n = 60 en janvier et diminue avec le temps en raison de la mortalité). À droite : taux métaboliques des moules exposées aux quatre traitements au cours de l'expérience. Panneau supérieur : taux de respiration, panneau central : taux d'excrétion et panneau inférieur : taux nets de calcification. Tous les taux sont exprimés par gramme de poids sec de tissu (g DW) et par heure. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards (SE ; 1 mesure par aquarium, 3 aquariums par traitement : n = 3). Source : Gazeau et al. (2014).

Pour conclure, cette étude était la première à s'intéresser aux effets combinés du réchauffement et de l'acidification sur la moule méditerranéenne au cours d'un cycle saisonnier. Nos résultats ont fortement suggéré que le réchauffement et les vagues de chaleur estivales plus fréquentes constitueront de sérieuses menaces pour cette espèce en mer Méditerranée. Dans l'ensemble, l'acidification des océans ne semble pas avoir d'impacts très importants (i.e. non léthaux) sur cette espèce bien que nos résultats suggèrent des taux de croissance plus faibles, des capacités de régulation acido-basiques plus faibles et une perte significative de la couverture du périostracum, en été, coïncidant avec des températures au-delà des niveaux optimaux. Des expérimentations à plus long terme réalisées à proximité des sites aquacoles et combinant ces deux facteurs de stress sont encore nécessaires pour améliorer l'évaluation des risques pour l'industrie aquacole méditerranéenne et pour concevoir des stratégies d'adaptation associées (voir 2.3).

2.2.4. Synthèse des études existantes et lacunes à combler

Devant l'intérêt croissant de la communauté scientifique et de l'augmentation rapide des publications sur les effets de l'acidification sur les mollusques, il m'a semblé nécessaire en 2012-2013 de réaliser une revue bibliographique et d'établir un état des connaissances sur ce sujet. Cette étude a été menée en collaboration avec des collègues français (Station biologique de Roscoff), australiens (*University of Western Sydney*), américains (*California State University*) et allemands (Alfred Wegener Institute) et a été publiée en 2013 dans la revue *Marine Biology* (Gazeau et al. 2013). Cette étude recensant 42 études publiées a permis de mettre en évidence les acquis obtenus d'une décennie de recherche sur ce sujet, en montrant en particulier les effets très significatifs de cette perturbation anthropique sur les mollusques lors de la phase larvaire et les effets beaucoup moins nets observés sur leur phase adulte (Fig. 12).

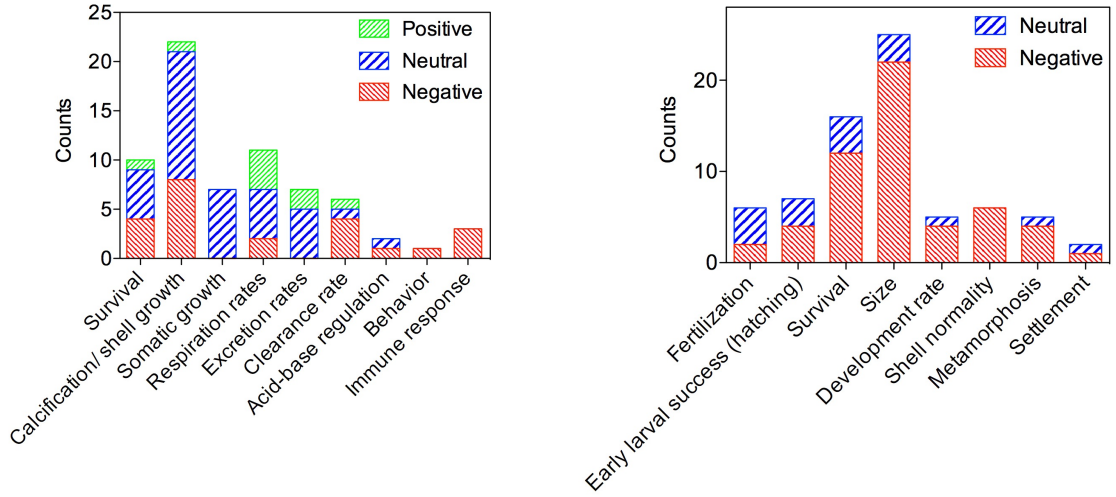


Fig. 12. À gauche : résumé des impacts l'acidification sur les juvéniles et les adultes de mollusques pour les études considérant une diminution maximale de pH de 0,4 unités. Sur l'axe Y est représenté le nombre d'études ayant montré des effets positifs, négatifs ou neutres sur une série de processus (axe X). À droite : même analyse mais pour la fertilisation et la phase larvaire des mollusques. Source : Gazeau et al. (2013).

Un aspect important de cette étude a été bien évidemment de recenser les questions non élucidées et d'orienter les recherches pour les années futures, notamment en ce qui concerne l'importance de considérer des expériences multi-facteurs en prenant en compte les effets potentiels du réchauffement (voir 2.2.3), mais également de poursuivre ces études sur des échelles de temps plus significatives et en considérant plusieurs générations d'organismes (Fig. 13 ; voir 2.3.1). Cet article de synthèse a certainement bien aidé dans ce sens avec une explosion du nombre d'études ces quelques dernières années, et constitue mon deuxième article le plus cité avec 367 citations au 25/08/2021 (Web of Science). Ce type d'étude extrêmement chronophage mais au combien utile pour la communauté devrait être mis à jour très prochainement (voir 2.3.2).

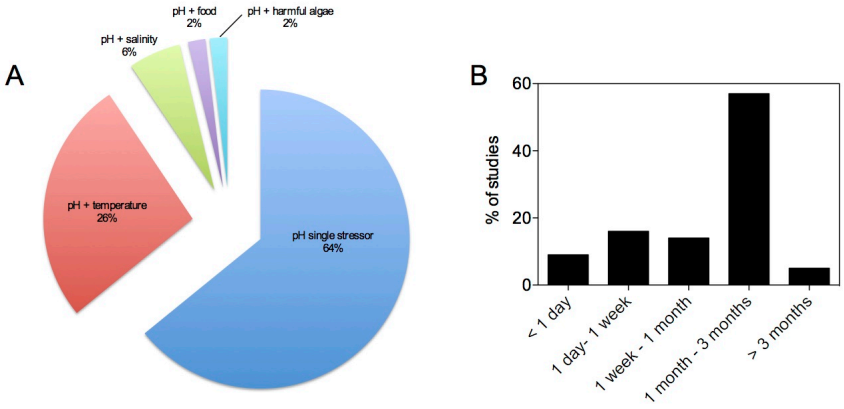


Fig. 13. A : Pourcentage des études ne considérant que le pH comme facteur perturbant et en combinaison avec d'autres perturbations environnementales ou anthropiques ; B : Temps expérimentaux considérés dans les études focalisées sur les effets de l'acidification sur les juvéniles et adultes de mollusques et considérant une diminution maximale de pH de 0,4 unités. Source : Gazeau et al. (2013).

3. Contrôle environnemental du fonctionnement des écosystèmes pélagiques et benthiques

3.1. Préambule

Les recherches portant sur les effets de l'acidification sur les organismes marins souffrent d'un manque de réalisme quant aux protocoles expérimentaux utilisés jusqu'à une période très récente. En effet, il apparaissait il y a quelques années que la très grande majorité des études ont été menées sur des échelles de temps relativement courtes et ne considérant que des organismes maintenus en conditions isolées, et ne prenant donc pas en compte les aspects de relations inter-espèces propres aux communautés et écosystèmes biologiques complexes. C'est suivant ce constat que nous avons commencé au LOV à développer et/ou utiliser des systèmes expérimentaux en vue de les déployer directement dans le milieu naturel ou à mettre au point des systèmes expérimentaux permettant de tester les effets des changements environnementaux (température, pH, lumière, salinité etc….) sur les communautés marines, qu'elles soient pélagiques ou benthiques.

3.2. Bilan des recherches sur les écosystèmes pélagiques

3.2.1. Étude de l'effet de l'acidification sur le plancton côtier méditerranéen

Au moment de démarrer mes recherches sur l'impact de l'acidification (en synergie ou non avec le réchauffement), très peu d'études avaient été menées en mer Méditerranée.

Dans le cadre du projet MedSeA, j'étais responsable de l'organisation et de la supervision de deux expériences (Fig. 14), regroupant un nombre conséquent de partenaires européens et internationaux. Pour chaque expérience, environ 25 personnes de sept instituts de recherche étaient présentes. Pendant ces deux expériences, neuf mésocosmes de 50 m^3 environ ont été déployés pendant 30 jours dans la baie de Calvi et 15 jours dans la baie de Villefranche. Six mésocosmes ont été soumis à différents niveaux de pression partielle en CO_2 (pCO_2 ; 550, 650, 750, 850, 1000 et 1250 µatm à Calvi et 450, 550, 650, 850, 1000 et 1250 µatm à Villefranche) couvrant la gamme des pCO_2 atmosphériques anticipées pour la fin de ce siècle et les trois derniers à la pression partielle ambiante de ~ 450 et 350 µatm qui correspond à la pCO_2 des eaux de surface en juin/juillet à Calvi et en février/mars à Villefranche, respectivement. Les mésocosmes utilisés n'ont pas été développés dans le cadre de ce projet mais adaptés d'unités existantes construites dans le cadre du projet ANR DUNE de Cécile Guieu. Les différents niveaux de CO_2 ont été atteints par ajouts d'eau saturée en CO_2 dans les mésocosmes puis ont évolué en fonction de la biologie et des échanges avec l'atmosphère.

L'expérience en baie de Calvi en été s'est très bien déroulée et a pu être menée jusqu'à son terme. En revanche, dans la baie de Villefranche, en hiver, des conditions météorologiques particulièrement mauvaises ont forcé l'arrêt de l'expérience après seulement 12 jours de données expérimentales. Au contraire de l'expérience estivale pendant laquelle les conditions d'acidification ont relativement peu évolué pendant les 20 jours d'expérience, à Villefranche, les pCO_2 de tous les mésocosmes acidifiés ont chuté rapidement en raison des échanges importants avec l'atmosphère dus à des vents violents (Fig. 15). Ces deux expériences ont donné lieu à la publication de 12 articles dans une issue spéciale de la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Une brève description du protocole expérimental et une présentation des principaux résultats sont données ci-dessous.

Lors de ces deux expériences, à la suite de la mise en place des structures et de la phase d'acidification, des prélèvements dans les mésocosmes et dans le milieu extérieur (OUT) ont eu lieu régulièrement. Chaque groupe de trois mésocosmes a été échantillonné simultanément à partir d'une plate-forme en plastique par une équipe de deux personnes avec une durée d'échantillonnage inférieure à deux heures. Pour la plupart des paramètres et des processus, des

échantillonnages intégrés en profondeur (0-10 m) ont été effectués en utilisant des échantillonneurs d'eau intégrateurs 3x, IWS (HYDRO-BIOS© ; Fig. 14). Les unités IWS ont été suspendues à une corde de Kevlar et les profils ont été effectués manuellement à une vitesse régulière de 10 cm s^{-1} après rinçage à l'extérieur des mésocosmes.

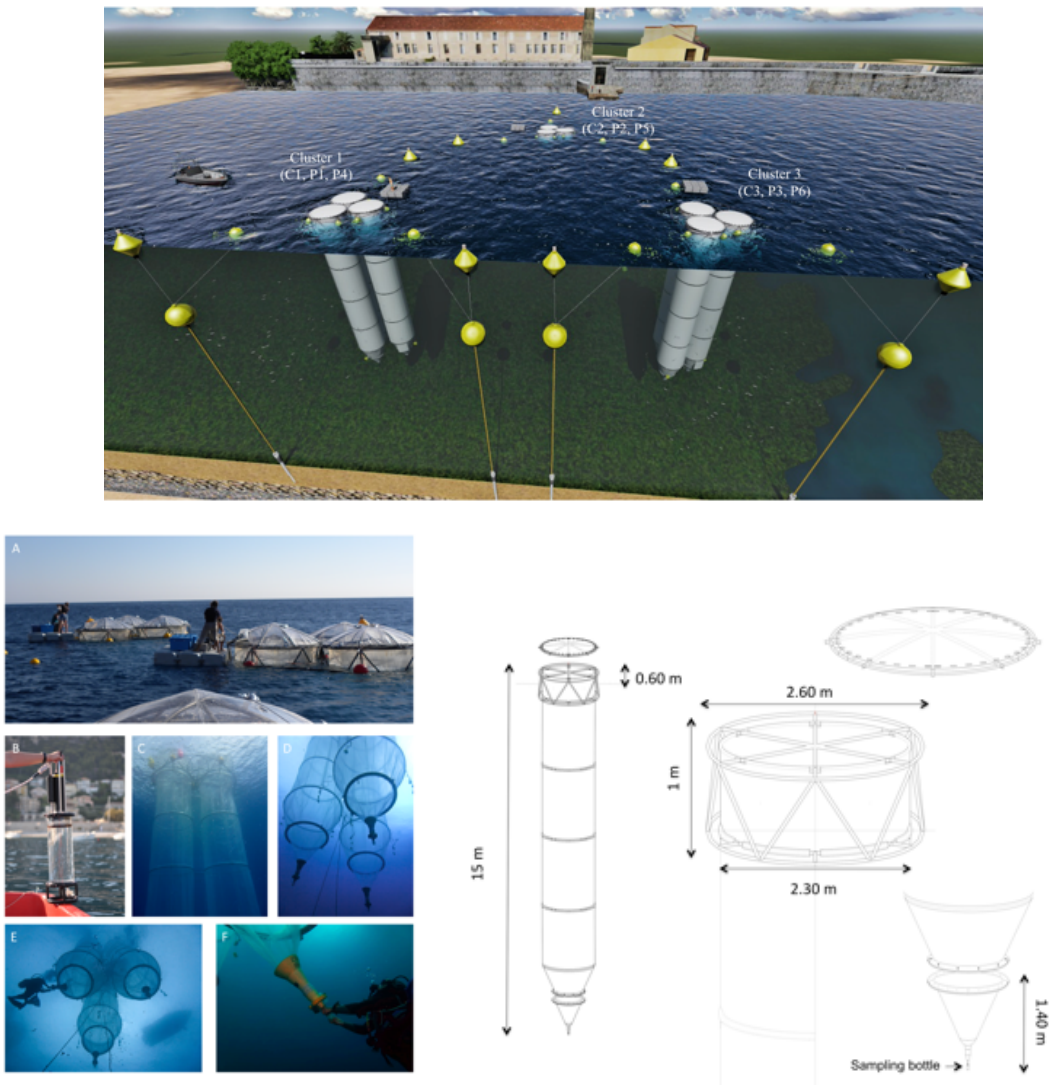


Fig. 14. En haut : schéma de déploiement des neuf mésocosmes dans la rade Villefranche. En bas, à gauche : photographies montrant la procédure pour échantillonner les mésocosmes et pour collecter les trappes à sédiment. A : Groupes de deux personnes prélevant l'eau des mésocosmes à partir d'une plateforme de surface non polluante, B : Échantillonneur intégré (IWS), C, D : Vue sous-marine des mésocosmes, E et F : Collecte des pièges à sédiment par un plongeur. A droite : Conditions de la chimie des carbonates dans les neufs mésocosmes et dans l'environnement externe (OUT) pendant les deux expériences. Les pressions partielles de partir des données de carbone inorganique dissous et d'alcalinité totale prélevés tous les jours et intégrés sur la couche 0-10 m, en utilisant le package *seacarb* sous le programme R. Les lignes pointillées verticales correspondent aux débuts respectifs des deux expériences. Adapté de Gazeau et al. (2017a).

Tous les processus ont été mesurés sur la base d'échantillons prélevés avant le lever du soleil. A partir de ces prélèvements, des incubations ont été réalisées *in situ* sur une ligne mouillée à proximité des mésocosmes. Les incubations ont eu lieu à la profondeur d'éclairement moyen sur les 12 m de profondeur des mésocosmes (6 m à Calvi et 4 m à Villefranche). Ces incubations ont été réalisées pour mesurer la production nette de la communauté, la production

primaire brute (technique ^{18}O), la fixation du carbone ^{14}C (Maugendre et al., 2017a), ainsi que la fixation de l'azote (Rees et al. 2017). Les incubations pour la production bactérienne (Celussi et al., 2017) et la respiration communautaire (Maugendre et al. 2017b) ont été réalisées dans un incubateur de laboratoire à température *in situ* (i.e. 21-25 °C à Calvi et ca. 13 °C à Villefranche). Parmi tous les paramètres/processus considérés lors de ces deux expériences, seules les mesures de carbone organique dissous (DOC) étaient associées à des contaminations très importantes, très probablement dues au protocole d'échantillonnage choisi au moyen de l'IWS.

Des profils conductivité-température-profondeur (CTD) ont également été réalisés quotidiennement dans chaque mésocosme et dans l'environnement extérieur. Un système Sea-Bird Electronics (SBE) 19plusV2 a été utilisé avec plusieurs sondes placées dans un flux laminaire entraîné par une pompe - cellules de température et de conductivité, capteur d'oxygène dissous (SBE43) et fluoromètre pour la chlorophylle a (WetLabs WetStar) - ainsi que des capteurs externes d'irradiance (biosphérique QSP2300) et de pH (SBE18).

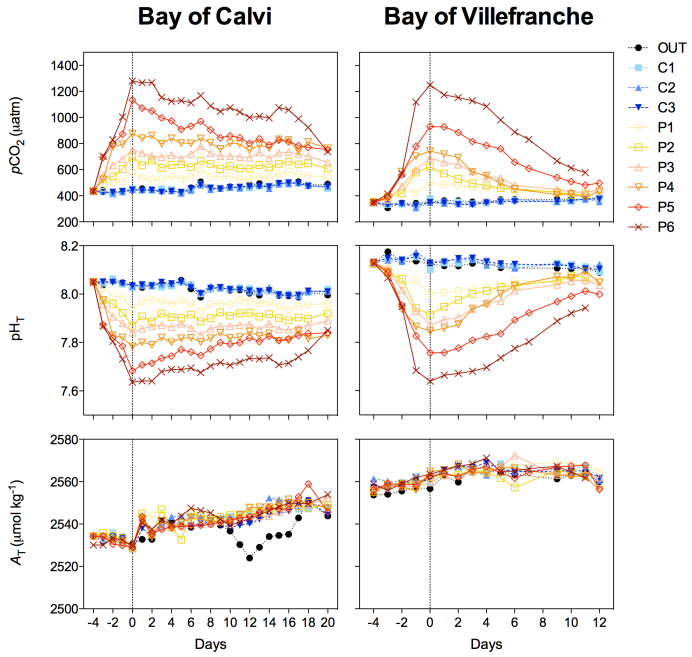
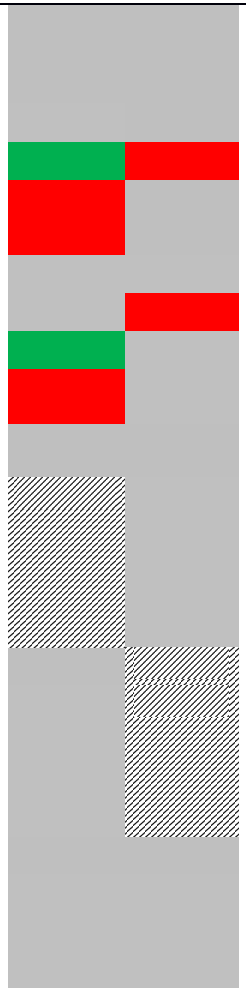


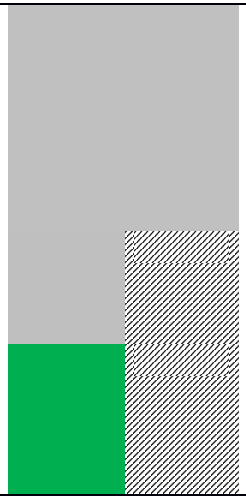
Fig. 15. Conditions de la chimie des carbonates dans les neuf mésocosmes et dans le milieu extérieur (OUT) lors de l'expérimentation en Baie de Calvi à l'été 2012 (panneaux de gauche) et en Baie de Villefranche en hiver 2013 (panneaux de droite). La pression partielle du CO_2 (pCO_2, panneaux supérieurs) et le pH sur l'échelle totale (pH_T, panneaux centraux) ont été calculés à l'aide de seacarb, sur la base des concentrations de carbone inorganique dissous (C_T, non illustré) et de l'alcalinité totale (A_T, panneaux inférieurs), mesurées quotidiennement à partir d'échantillons intégrés en profondeur (0-10 m). Les lignes pointillées verticales indiquent le début des expériences respectives. Source : Gazeau et al. (2017a).

Il est évident qu'il n'est pas possible dans le cadre de cet exercice de détailler tous les résultats obtenus pendant ces deux expériences (12 articles publiés). Les principaux résultats et les articles correspondants sont listés dans le tableau 1, issu de la synthèse de Maugendre et al. (2017c).

Tableau 1. Synthèse des principaux résultats et faits marquants obtenus lors des deux expérimentations à l'été 2012 en baie de Calvi et à l'hiver 2013 en baie de Villefranche. Les cases vertes, rouges et grises renvoient respectivement aux effets positifs, négatifs et non détectables de l'enrichissement en CO_2. Les cases hachurées indiquent qu'aucune donnée n'est disponible. Source : Maugendre et al. (2017c)

Parameters and processes		CO_2 effect Summer	CO_2 effect Winter	Highlights	Related publication
Hydrology and carbonate chemistry					Gazeau et al. (2017a)
Nutrients				• Contrasted nutrient stoichiometry in surface waters in summer and winter • Dissolved organic pool was a large stable fraction of N and P in	Louis et al. (2017)
Particulate organic matter	Concentration			• Organic matter export was not impacted by CO_2-enrichment	Gazeau et al. (2017b)
	Export to sediment traps				
Transparent exopolymeric particles (TEP)	TEP carbon content			• A large contribution of TEP to organic carbon • A substantial contribution of ultraphytoplankton to phytoplankton carbon pool • No effect of ocean acidification on TEP, TEP precursors and size distribution	Bourdin et al. (2017)
	TEP precursors				
	TEP densities				
	TEP volume concentrations				
Phytoplankton community	Total chlorophyll *a*			• Production limited by nutrient availability and community dominated by small species • In areas where nutrient availability exerts a strong pressure on phytoplankton growth, CO_2 addition will likely have very limited effects on phytoplankton diversity	Gazeau et al. (2017b)
	Haptophyceae				
	Cryptophyceae				
	Chlorophyceae				
	Bacilophyceae				
	Dinophyceae				
	Prasinophyceae				
	Pelagophyceae				
	Cyanophyceae				
	Diatoms				
	Nano-eukaryotes				
	Pico-eukaryotes				
	Synechoccocus				
	Prochlorococcus				
Calcifying phytoplankton community					Oviedo et al. (2017)

	Emiliania huxleyi coccolith morphology		• A pCO_2 driven phytoplankton succession did not occur in these oligotrophic areas • Different species-specific sensitivities to pCO_2 were observed	
	Emiliania huxleyi calcification degree			
Heterotrophic prokaryotes	Abundance		• Different trophic regimes revealed diverse effects of ocean acidification on prokaryotes • Ocean acidification and organic substrates were responsible for metabolic alterations • Viral and prokaryotic abundances were not affected by increased CO_2 levels	Celussi et al. (2017)
	% highly active prokaryotes			
	Heterotrophic Production			
	ß-glucosidase			
	Lipase			
	Chitinase			
	Alkaline phosphatase			
	Leucine aminopeptidase			
Viruses	Abundance		• See above	Celussi et al. (2017)
	Activity		• No direct effect of elevated pCO_2 on viral replication cycles could be detected • Lysogeny was dependent on system productivity, as well as on phytoplankton dynamics • Lysis was not related to any of the measured environmental parameters	Tsiola et al. (2017)
Mesozooplankton	Abundance and		• Ocean acidification does not have detectable effects on the studied parameters • Food limitation had more significant effect on copepods than ocean acidification • The experimental set-up for the oligotrophic conditions did not provide the information on the effect of acidification	Zervoudaki et al. (2017)
	Copepod eggs, nauplii stock and feeding rates			
Metabolic rates	Oxygen metabolism (O_2		• Summer conditions close to metabolic balance in the Bay of Calvi • Winter autotrophic conditions in the Bay of Villefranche, with no bloom • No effect of ocean acidification on plankton metabolic rates at both sites	Maugendre et al. (2017b)
	Gross phytoplankton production (^{18}O)			
	Organic carbon production (particulate and dissolved; ^{14}C)			
	Calcification rates (^{14}C)			

	Carbon flow (^{13}C and biomarkers)		• Inorganic ^{13}C was added to follow carbon transfer in plankton communities using biomarkers • Summer community production dominated by slow-growing species is representative of stratified nutrient limited conditions • Winter community evolved from a dominance of fast-growing species to slow-growing species, due to nutrient limitation • No detectable effect of ocean acidification on production and carbon	Maugendre et al. (2017a)
Nitrogen fixation	Diazotrophic community structure N_2 fixation rates		• First study of ocean acidification impacts on Mediterranean Sea N_2 fixation • Ocean acidification enhanced rates of N_2 fixation in Mediterranean coastal waters • N_2-fixing bacteria observed were not representative of the main marine N_2-fixers • A diverse community of N_2-fixing bacteria changed in composition unrelated to ocean acidification	Rees et al. (2017)

Les principales conclusions de ces deux expériences en mésocosmes sont que l'acidification n'engendre pas de modifications importantes des communautés planctoniques méditerranéennes ni de leur fonctionnement. Le seul processus ayant été, de façon claire et significative, impacté est la fixation d'azote, laquelle, en été, a été favorisée par des pCO_2 élevées, ceci en parfaite adéquation avec les données de la littérature. Cette résilience des communautés planctoniques lors de nos expériences est attribuée aux conditions oligotrophiques rencontrées. Pendant les deux expériences, les communautés étaient en effet grandement limitées par la faible disponibilité en azote et en phosphate, le carbone dissous en excès ne pouvant être utilisé pour augmenter les taux de production.

3.2.2. Étude de l'effet du réchauffement et de l'acidification sur le plancton côtier méditerranéen

Comme nous venons de le voir, l'expérience en mésocosmes menée dans le cadre du projet MedSeA en hiver, i.e. dans des conditions non limitantes en sels nutritifs, n'a pas été vraiment concluante en raison de conditions météorologiques peu favorables pour ce type d'étude de terrain. Au préalable de ces expériences, nous avons mené une étude avec pour objectif non seulement d'étudier les effets de l'acidification à cette période importante du cycle annuel de développement du phytoplancton en Méditerranée nord-occidentale, mais également d'imposer en plus de l'acidification, un réchauffement tel que prévu dans cette région d'ici la fin du siècle (en synergie ou non avec la diminution du pH).

Pour cette expérience, nous avons considéré quatre traitements, dont trois réplicats par jour d'échantillonnage : contrôle (C ; pCO_2 et température ambiantes), réchauffement des océans (OW ; pCO_2 ambiante et température élevée), acidification des océans (OA ; pCO_2 élevée et température ambiante) et « effet de serre (G ; pCO_2 et température élevées). Un volume de 300 L d'eau de mer a été prélevé dans la rade de Villefranche à 5 m de profondeur à l'aide d'une pompe « *trace-metal clean* » activée par de l'air comprimé, limitant ainsi tout dommage sur les organismes. L'eau de mer a été tamisée sur une maille de 200 mm pour éliminer les gros organismes. Au laboratoire, l'eau de mer a été transférée dans un réservoir de 300 L nettoyé à l'acide. Du bicarbonate de sodium ^{13}C marqué a été ajouté à une proportion finale de 0,83 % de la concentration totale de carbone inorganique dissous (C_T) et augmentant le $d^{13}C$-C_T de 760 ‰. Après remplissage des bouteilles d'incubation nettoyées au préalable à l'acide (polycarbonate ; 4 L) pour les conditions ambiantes de pH, de l'eau de mer filtrée saturée en CO_2 a été mélangée doucement avec l'eau prélevée pour atteindre une pCO_2 de 750 matm. Cette eau de mer à pCO_2 élevée a ensuite été distribuée dans des bouteilles similaires. La moitié des bouteilles ambiantes et élevées de pCO_2 ont été placées dans une cuve de 2 m^3 installée sur le ponton du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche avec un flux continu d'eau de mer *in situ* (20 L min^{-1}). L'autre moitié a été placée dans un réservoir identique dans lequel la température a été maintenue à ca. 3,8 °C au-dessus de la température *in situ* à l'aide de résistances chauffantes. Les bouteilles ont été doucement agitées chaque jour pour maintenir les particules en suspension. Les conditions de lumière (lumière solaire naturelle) étaient similaires entre les différents traitements et étaient représentatives des conditions à ~1 m de profondeur. Après 2, 4, 8 et 12 jours, trois bouteilles de chaque traitement ont été retirées des cuves afin de mesurer la chimie des carbonates (A_T, C_T), les sels nutritifs, les pigments photosynthétiques, l'abondance cellulaire par cytométrie en flux, la signature isotopique (^{13}C) du carbone organique particulaire (POC) et du C_T, et enfin procéder à des incubations pour quantifier le métabolisme de la communauté (production brute communautaire à partir du $^{18}O_2$, production nette et respiration par la méthode de l'oxygène).

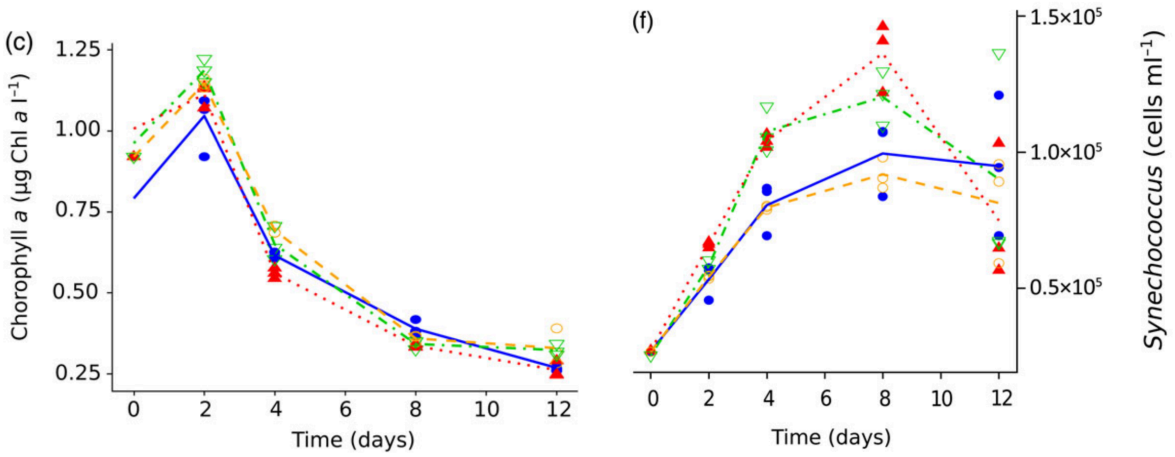


Fig. 16. Concentration en chlorophylle *a* (gauche) et abondance en S*ynechococcus* (droite) pendant toute la durée de l'expérience dans les quatre traitements considérés. Source : Maugendre et al. (2015).

Comme mentionné précédemment, l'objectif de cette étude était de se concentrer sur la période de la floraison phytoplanctonique en Méditerranée nord-occidentale, pendant laquelle les conditions non limitantes en sels nutritifs a priori permettrait de ne pas masquer les effets potentiels de l'acidification et du réchauffement sur le fonctionnement de la communauté. Malheureusement, en raison de contraintes logistiques, l'expérience a démarré quelques jours trop tard et les conditions en début d'expérience étaient déjà représentatives d'un état de post-bloom avec des niveaux de nitrate et de phosphate bien en dessous des niveaux rencontrés en début de bloom dans la rade de Villefranche et des concentrations totales de chlorophylle *a* qui ont chuté pendant les incubations. Comme nous en discuterons dans les perspectives de recherche, la conduite d'une telle expérience permettant d'initier une floraison réaliste sous les contraintes du réchauffement et de l'acidification reste à réaliser.

Dans les conditions de limitation en sels nutritifs, aucun effet significatif de la température élevée et/ou de l'acidification n'a été trouvé pour la plupart des paramètres et des processus étudiés. Les cyanobactéries (comprenant *Synechococcus* et *Prochlorococcus spp.*) sont le seul groupe taxonomique qui a montré une abondance accrue dans des conditions réchauffées, mais dans une moindre mesure lorsque appliqué en synergie à l'acidification (Fig. 16). Ceci confirme de nombreuses études passées, montrant que ces espèces de petite taille sont particulièrement adaptées à des conditions limitantes en sels nutritifs et sensibles à une élévation de température. Ces expériences en bouteilles de petit volume (4 L) n'ont bien évidemment pas permis de suivre un nombre important de paramètres et processus, limitant ainsi la compréhension des effets potentiels de ces facteurs environnementaux sur la communauté planctonique dans son ensemble. Nous discuterons en fin de document les avantages et inconvénients des différentes techniques d'incubation à notre disposition, et la grande nécessité de combiner les approches expérimentales lors de projets futurs.

3.2.3. Impact de l'enrichissement en poussières sahariennes sur les communautés planctoniques méditerranéennes dans les conditions présentes et futures de pH et de température

Nous venons de voir dans les sections précédentes que les effets des facteurs environnementaux sur le fonctionnement des communautés planctoniques en Méditerranée sont très ténus, voir indétectables en période de forte contrainte imposée par les faibles concentrations en nutriments. La mer Méditerranée est, en effet, une région considérée comme Low Nutrient Low Chlorophyll (LNLC) caractérisée par une faible disponibilité de macronutriments (N, P) et/ou de micronutriments (en particulier le fer) qui peuvent fortement

limiter ou co-limiter la croissance du phytoplancton pendant de longues périodes de l'année. Dans cette région, des estimations récentes indiquent que l'apport atmosphérique de nutriments est du même ordre de grandeur que les apports fluviaux, et, par conséquent, une source externe considérable de nutriments. Ces dépôts atmosphériques proviennent à la fois de sources naturelles (principalement de la poussière saharienne) et anthropiques.

Dans le cadre du projet PEACETIME financé par le programme MISTRALS (MerMex), nous avons eu l'opportunité d'étudier l'impact d'un dépôt humide de poussières sahariennes sur la composition et le fonctionnement des communautés planctoniques de surface, et ce dans trois bassins de la Méditerranée occidentale. La méthodologie basée sur les mésocosmes *in situ*, telle qu'utilisée pendant les projets DUNE et MedeSeA, est intéressante car elle permet de stresser le moins possible les communautés en présence, prend en compte la dimension verticale et autorise des prélèvements volumineux pour la mesure de nombreux paramètres. Mais elle ne permet pas à l'heure actuelle de faire du multi-stresseurs (impossibilité technique de réchauffer l'eau par exemple). De plus, les coûts engendrés par de telles expériences sont beaucoup trop importants, spécialement dans le contexte financier contraint de la recherche publique. C'est pourquoi, nous avons développé des systèmes expérimentaux permettant de mener des expériences en conditions d'éclairement réaliste, et permettant de contrôler le pH et la température de manière satisfaisante. Nous nous sommes appuyés sur l'expérience acquise pendant le projet CHIPIE (Émergence UPMC) porté par ma collègue du LOV Cécile Guieu où nous avons utilisé des cuves en polyéthylène haute densité (HDPE) de 300 L afin de tester l'effet de la diminution du pH attendue pour les prochaines décennies sur les processus de formation de particules exopolymériques transparentes et sur les processus d'adsorption et de désorption de nutriments (macro- et micro-) après ensemencement par des poussières sahariennes (fort événement de dépôt humide de 10 g m^{-2}). Pour ces expériences menées en conditions quasi-abiotiques (filtration de l'eau prélevée sur 0,2 µm) et dans le noir, un système de mélange a été développé (pale en PVC, 9 tours/min). L'acidification de la cuve expérimentale (en opposition à la cuve contrôle sans modification du pH) a été effectuée par ajout d'eau de mer saturée en CO_2 en début d'expérience, le pH n'étant plus contrôlé par la suite. Ceci pose un problème important car même en condition abiotique, le pH remonte rapidement du fait des échanges avec l'atmosphère.

Grâce au projet PEACETIME, nous avons complémenté et amélioré ce système expérimental qui comprend huit cuves (appelées minicosmes ou réacteurs climatiques). Chaque cuve est surmontée d'un couvercle lumineux (composés de LEDs de différentes longueurs d'onde), totalement étanche afin de contrôler la composition en gaz de la phase atmosphérique au-dessus de l'eau. Chaque réacteur climatique est équipé de capteur PAR (*photosynthetically active radiation*) afin de s'assurer de la reproductibilité des éclairages entre les unités du système. À l'aide d'analyseurs de gaz et de contrôleurs de flux de masse, nous pouvons injecter de l'air au-dessus de l'eau (sous le couvercle) à la pression partielle de CO_2 désirée. En limitant le gradient de CO_2 entre l'eau et l'air et ainsi les échanges de CO_2 avec l'atmosphère, il est plus aisé de maintenir un pH relativement constant pendant les expériences. Ces réacteurs climatiques ont été utilisés lors de la campagne océanographique sur le N/O « Pourquoi pas ? » en mai-juin 2017 en Méditerranée du nord-ouest (Fig. 17). Lors de cette campagne, j'étais en charge de l'organisation et de la conduite de trois expériences de quatre jours sur les effets de l'ensemencement en poussières sahariennes dans les conditions actuelles et futures. Les trois expériences ont été menées avec succès et les données sont en cours de valorisation dans l'issue spéciale ***Atmospheric deposition in the low-nutrient-low-chlorophyll (LNLC) ocean: effects on marine life today and in the future*** des journaux *Biogeosciences* et *Atmospheric Chemistry and Physics*.

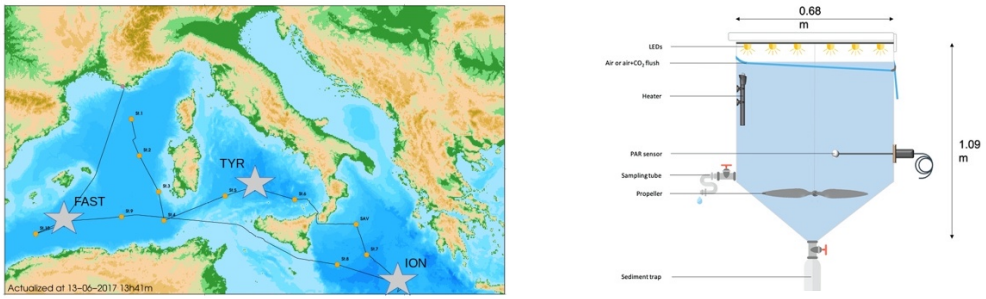


Fig. 17. Transect effectué sur le N/O « Pourquoi pas ? » en mai-juin 2017 (gauche) pendant lequel trois expériences (étoiles) ont été réalisées à l'aide de réacteurs climatiques (x8 ; droite).

Dans le manuscrit Gazeau et al. (2021), nous présentons le protocole expérimental utilisé et les résultats majeurs de ces expériences. Les trois expériences de perturbation ont été menées à partir d'eau de surface collectée dans la mer Tyrrhénienne (TYR), la mer Ionienne (ION) et le bassin algérien (FAST ; Fig. 17). Six minicosmes ont été utilisés pour suivre simultanément et avec une haute résolution temporelle, l'évolution de l'activité biologique et des stocks de nutriments, de matière organique dissoute ainsi que la dynamique et l'exportation des particules, suite à un événement de dépôt de poussière simulé, à la fois dans les conditions environnementales actuelles et sous un scénario réaliste de changement climatique pour 2100 (environ +3 °C et -0,3 unités de pH). Nous avons considéré des duplicats pour chaque traitement (x3).

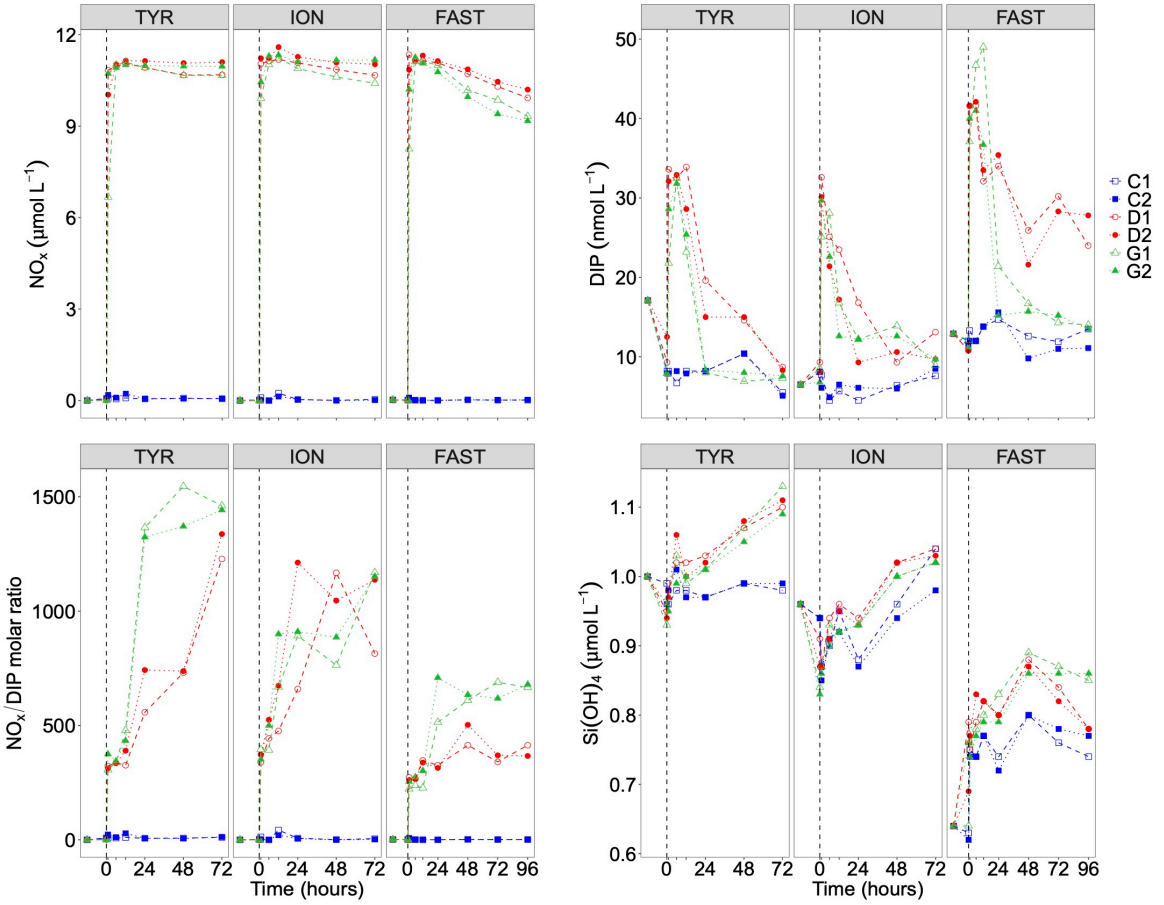


Fig. 18. Dynamique des concentrations en sels nutritifs (nitrate + nitrite : NO_x ; phosphate : DIP ; silicate : $Si(OH)_4$) lors des expériences d'enrichissement en poussières sahariennes (dépôt simulé à t0, ligne verticale pointillée) aux trois stations étudiées (TYR, ION et FAST) pendant la campagne PEACETIME. Source : Gazeau et al. (2021).

Les trois expériences ont été conduites à partir d'eau de mer prélevée en surface caractéristique des conditions oligotrophes rencontrées en mer Méditerranée en fin de printemps et début d'été. En effet, les faibles rapports nitrate/phosphate et les très faibles concentrations de ces deux nutriments suggèrent que les communautés étaient aux trois stations en condition de co-limitation N et P au début des expériences. Le dépôt simulé de 10 g m^{-2} a provoqué aux trois stations un fort enrichissement en nitrate et en phosphate (Fig. 18). Bien que ces augmentations après l'ajout de poussière aient été similaires pour les trois expériences, la dynamique ultérieure de ces éléments et les impacts sur la composition et le fonctionnement de la communauté planctonique ont été radicalement différents. Alors que les niveaux de nitrate ont diminué modérément en raison de l'absorption biologique au cours des expériences, des diminutions plus abruptes ont été observées pour le phosphate libéré par les poussières. Les concentrations en phosphate ont atteint des valeurs proches de celles observées dans les minicosmes témoins (i.e. sans ajout de poussières), à l'exception de la station FAST où les concentrations étaient encore supérieures aux niveaux ambiants à la fin de l'expérience, dans les conditions présentes de pH et de température.

De manière très intéressante, comme déjà mentionné plus haut, les effets de l'enrichissement en nutriments à la suite de l'ensemencement sur les communautés biologiques sont apparus très différents aux trois stations étudiées. Aucune stimulation de la biomasse autotrophe et des taux de production primaire (Gazeau et al., 2021) n'a été observée dans les minicosmes ensemencés dans conditions actuelles de pH et de température à la station TYR. Cette absence totale de réponse des stocks autotrophes, jamais observée auparavant, pourrait être due à une pression forte exercée par les brouteurs masquant ainsi les réponses éventuelles de la communauté autotrophe et/ou à une compétition pour les nutriments avec des procaryotes. Il est apparu qu'à cette station, un évènement de dépôt, a précédé la campagne d'une dizaine de jours. Notre hypothèse est que ce dépôt a stimulé la croissance du phytoplancton et par la suite augmenté l'abondance et l'activité du compartiment hétérotrophe (bactéries, micro- et meso-zooplancton). Les mesures de production nette de la communauté de Gazeau et al. (2021) appuie cette hypothèse et montrent une hétérotrophie plus marquée de la communauté planctonique prélevée à TYR en début d'expérience.

Contrairement à la dynamique observée à TYR, les producteurs primaires ont été fortement stimulés aux stations ION et FAST dans les conditions actuelles de pH et de température avec un impact global plus élevé que les études précédentes (Fig. 19). Étant donné que les conditions initiales aux trois stations étaient très similaires en termes de concentrations de nutriments et de chlorophylle, ces différences semblent plutôt être une conséquence des états métaboliques initiaux de la communauté (autotrophie vs hétérotrophie). Dans les trois sites d'étude, l'ajout d'éléments nutritifs provenant du dépôt de poussière n'a pas fortement modifié mais a plutôt exacerbé cet état initial.

L'acidification et le réchauffement n'ont eu aucun impact détectable sur l'enrichissement en nutriments par les particules atmosphériques. Ces deux facteurs environnementaux n'ont pas modifié de façon drastique la composition de l'assemblage autotrophe, tous les groupes bénéficiant de conditions plus chaudes et acidifiées. Cependant, bien que pour deux des trois stations étudiées, des augmentations plus importantes aient été observées pour les stocks autotrophes par rapport aux stocks hétérotrophes dans les conditions environnementales futures, nous avons observé un impact plus fort du réchauffement et de l'acidification sur les processus de minéralisation par rapport au processus de photosynthèse. Ceci suggère que, à l'avenir, les communautés planctoniques des eaux de surface méditerranéennes auront une capacité réduite à séquestrer le CO_2 atmosphérique suite au dépôt de particules atmosphériques.

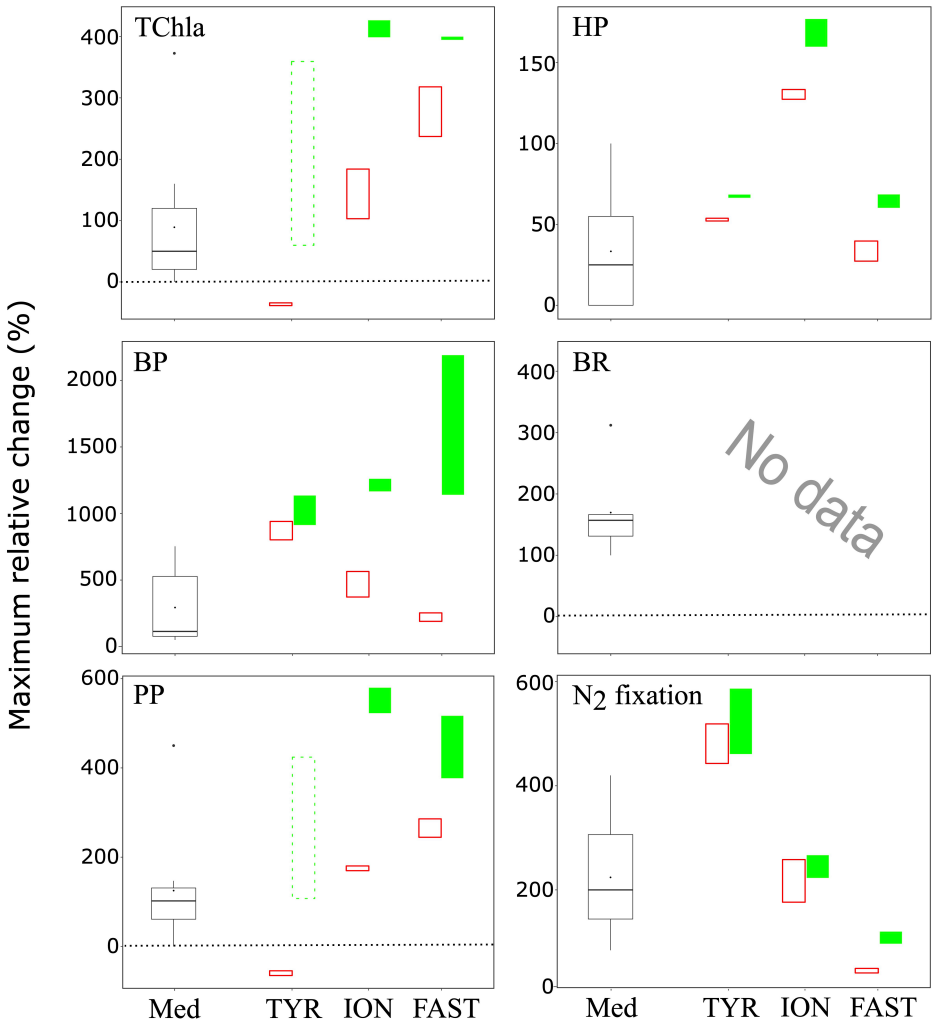


Fig. 19. Variation relative maximale (%) des principaux stocks biologiques (TCHl*a* : chlorophylle *a* totale, HP : procaryotes hétérotrophes) et des processus (BP : production bactérienne ; PP : production primaire à base de ^{14}C ; voir Gazeau et al., 2021 ; BR : respiration bactérienne , aucune donnée de cette étude ; et fixation de N_2, Ridame et al., 2021) obtenue lors de la présente étude aux trois stations (TYR, ION et FAST) dans les conditions ambiantes de pH et de température (rectangles rouges vides) et dans les conditions futures (rectangles verts pleins). L'extension verticale de chaque carré est délimitée par la plage de réponses observée parmi les doublons pour chaque traitement. Les carrés verts en pointillés pour la station TYR mettent en évidence la grande variabilité observée entre les doublons pour certains paramètres et processus qui ont empêché de tirer des conclusions solides. Les box-plots (Med) représentent la distribution des réponses observées à partir d'études menées en mer Méditerranée, telles que compilées par Guieu et Ridame (2020).

Deux autres articles portant sur l'étude de la boucle microbienne (Dinasquet et al. 2021) et sur la fixation d'azote et dont nous ne détaillerons pas les résultats ici sont en cours de relecture.

Lors de cette campagne, les réacteurs climatiques étaient installés dans un container frigorifique du MIO embarqué sur le « Pourquoi pas ? ». En raison des problèmes techniques rencontrés lors de ces expériences concernant la régulation de la température (fort gradient thermique dans le container) et les problèmes de contamination (pas de filtration de l'air en entrée de container), nous avons décidé avec ma collègue Cécile Guieu de développer un container expérimental « salle blanche » pour les prochains projets (voir section III).

3.3. Bilan des recherches sur les écosystèmes benthiques

L'objectif du projet eFOCE (Fondation BNP-Paribas, 2011-2014) était de développer, valider et mettre en œuvre des systèmes expérimentaux permettant d'étudier les effets de l'acidification *in situ* sur les communautés marines benthiques (vivant sur ou à proximité du fond). Ce projet a été réalisé en collaboration avec le *Monterey Bay Aquarium Research Institute* (MBARI), et en partenariat avec des laboratoires européens (CSIC, PML, SBR). Sur une période de 3 ans, nous avons développé, testé et déployé des systèmes d'expérimentation (Figs. 20, 21) sur une période relativement longue (~6 mois) en Méditerranée.

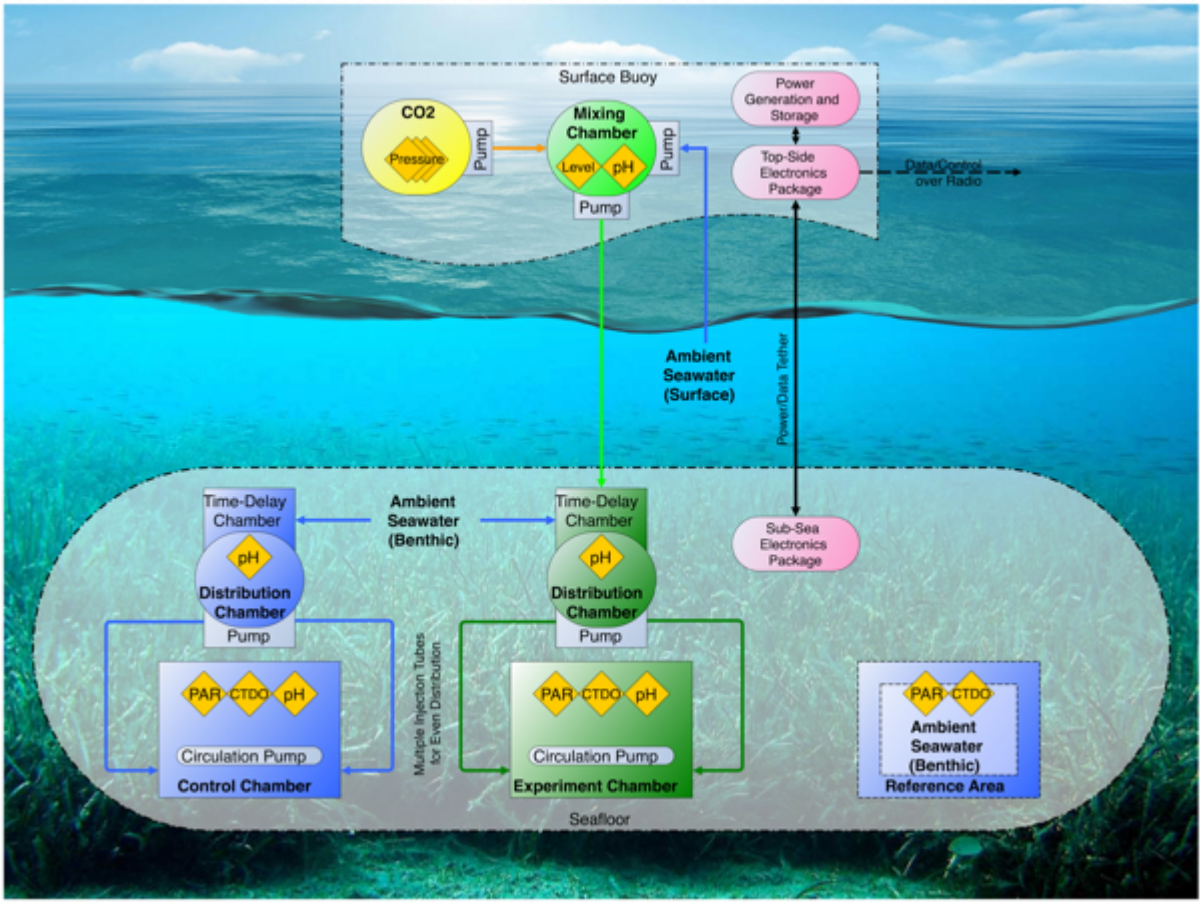


Fig. 20. Schéma de principe du système expérimental eFOCE.

Le système expérimental eFOCE comprend deux chambres sous-marines (Fig. 30), emprisonnant une partie d'herbier de posidonies (*Posidonia oceanica*). Une de ces chambres reçoit de l'eau naturelle du fond avec un flux d'eau à l'intérieur de la boîte permettant un renouvellement total de l'eau en 1h30. La seconde chambre, quant à elle, reçoit de l'eau naturelle à laquelle est ajouté en continu des quantités modulables d'eau en surface et ajoutée de façon automatique à l'aide d'une pompe péristaltique. Nous avions décidé de considérer un offset constant de -0.3 unités de pH par rapport au niveau ambiant. Ce choix se base sur les modèles de projection récents pour la Méditerranée issus du projet MedSeA. Comme on peut le voir sur la Fig. 22, dans laquelle est présentée la période de diminution graduelle du pH dans le caisson acidifié, le système nous a permis de reproduire de façon très satisfaisante la variabilité journalière du pH, augmentant la journée et diminuant la nuit. Toutefois, en raison du temps de renouvellement choisi, cette amplitude de variation est plus forte dans les chambres qu'à l'extérieur des chambres. Il s'agit malheureusement d'un biais expérimental que nous n'avons pas pu corriger en raison de la faible disponibilité en énergie. En effet, le système eFOCE est un système autonome, fonctionnant à partir de l'énergie solaire et éolienne.

Fig. 21. Photographie sous-marine des deux caissons du système expérimental eFOCE

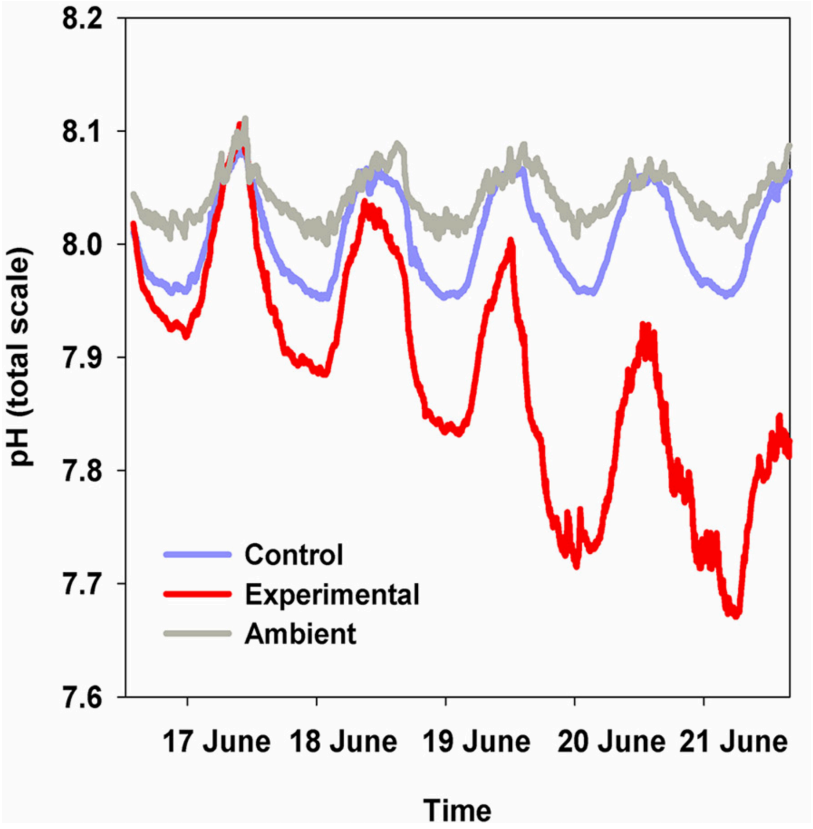


Fig. 22. Diminution du pH lors de la phase d'acidification progressive dans la chambre acidifiée (rouge), en comparaison des variations naturelles dans la chambre contrôle (bleu) et dans le milieu externe (gris). Source : Cox et al. (2016).

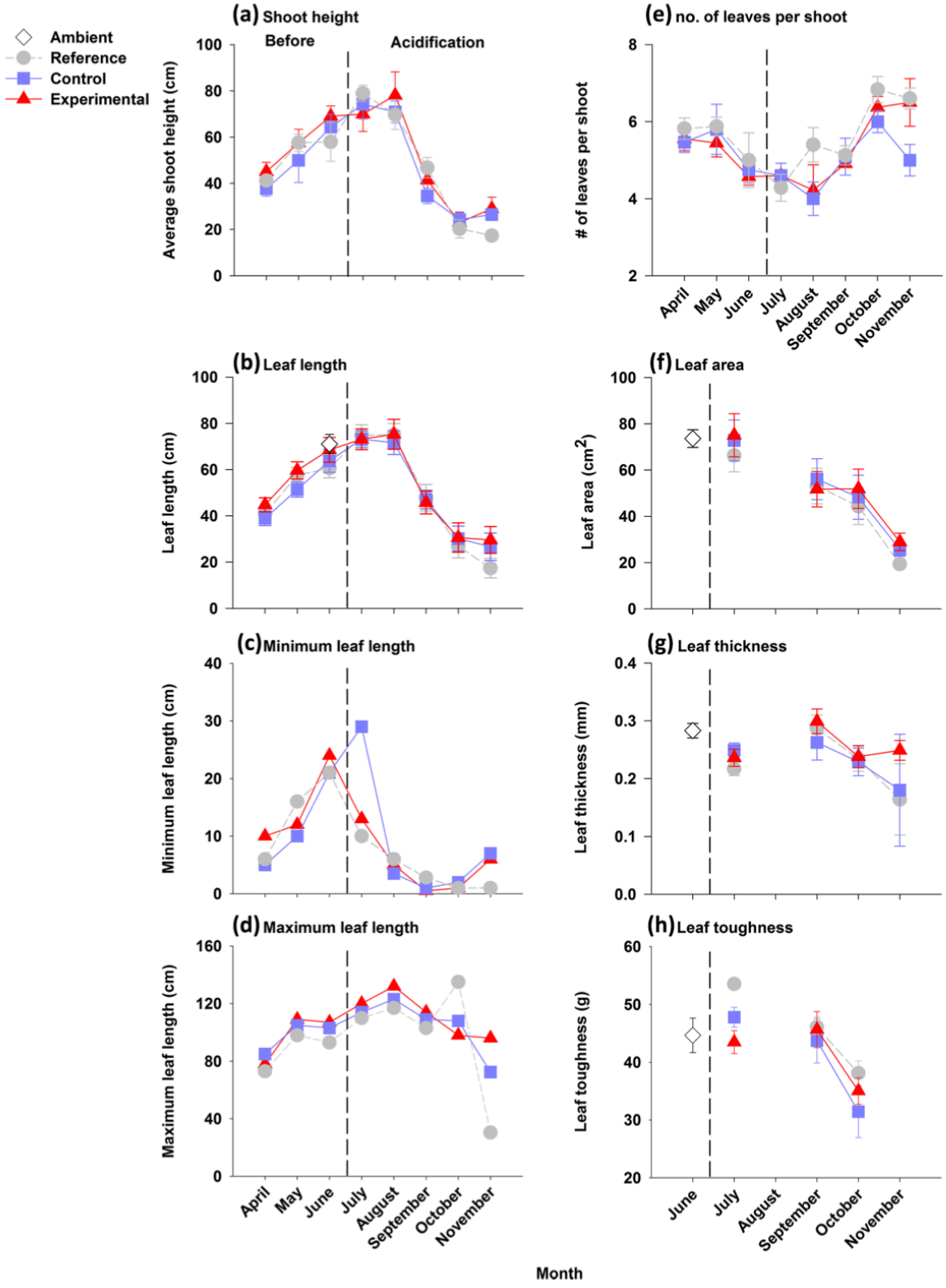


Fig. 23. Évolution des paramètres biométriques des feuilles de posidonies dans le caisson acidifié (rouge), le caisson contrôle (bleu) et le milieu externe (gris). La ligne pointillée verticale représente la fin de la période d'acidification progressive et le début de la phase expérimentale. Source : Cox et al. (2016).

Après une diminution progressive du pH sur une semaine afin de ne pas stresser trop les organismes, nous avons maintenu le pH à un offset de -0,26 ± 0,11 unités par rapport au caisson contrôle. De nombreuses mesures ont été effectuées sur les posidonies et les organismes

associés à l'herbier (épiphytes, foraminifères benthiques, macrofaune, meiofaune) en associant des techniques issues de l'écologie, la géochimie et la biologie moléculaire.

Dans le manuscrit de Cox et al. (2016), nous présentons le protocole expérimental et les résultats concernant la croissance des posidonies (Fig. 23). L'absence d'impact d'un offset de pH de -0,3 sur la croissance des posidonies est en accord avec une étude précédente que nous avons réalisée au laboratoire (Cox et al. 2015). Cette étude en laboratoire a en outre permis de montrer que le seuil en-dessous duquel le gain physiologique d'une plus grande disponibilité se situe entre 7,7 et 7,4 (sur l'échelle totale), un niveau de pH non considéré lors de l'expérience eFOCE et en dessous des valeurs projetées pour la fin du siècle quel que soit le modèle considéré.

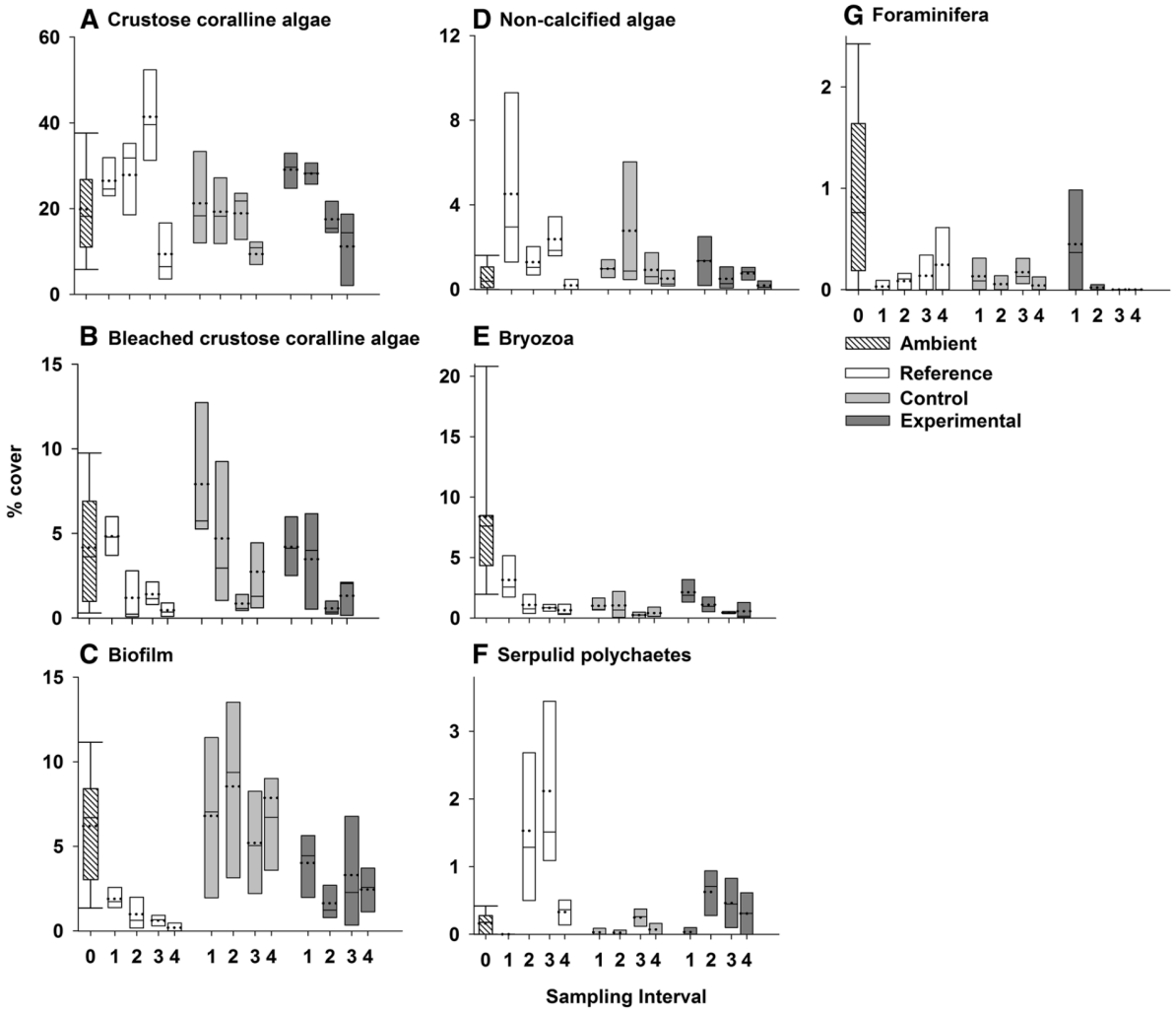


Fig. 24. Boîtes à moustaches montrant la couverture minimale, maximale, moyenne (ligne pointillée) et médiane (ligne continue) (%) de chaque unité taxonomique ou fonctionnelle épiphytique telle qu'elle apparaît sur les feuilles (N = 3-7) recueillies dans l'environnement externe (T0), dans la parcelle référence (en dehors des caissons, T1-T4) et dans les deux enceintes (témoin et expérimental) à intervalles de prélèvement T0-T4 (les intervalles correspondent à 0, 39, 74, 109, 135 jours après la manipulation du pH aux mois de juin, juillet, septembre, octobre et novembre, respectivement). Source : Cox et al. (2017b).

L'étude menée sur les épiphytes des feuilles de posidonie pendant l'expérience eFOCE est présentée dans Cox et al. (2017b). Cette analyse a montré, de manière surprenante, une absence d'effet de la diminution du pH sur le pourcentage de couverture d'invertébrés calcifiants et d'algues calcaires (Fig. 24). Seuls les foraminifères, qui couvraient moins de 3 % de la surface des feuilles, ont diminués suite à l'acidification du caisson. La composition en

carbonate de magnésium épiphyte est apparue similaire entre les traitements et les algues calcaires n'ont présenté aucune dissolution visible à un pH abaissé. Dans l'ensemble, et en contradiction avec nos résultats précédents effectués en laboratoire (Cox et al. 2015) avec toutefois des niveaux de pH plus faibles, les impacts négatifs de l'acidification des océans sur les communautés épiphytes de *P. oceanica* ont été plus faibles qu'anticipé. Ces résultats suggèrent que les organismes calcaires des communautés épiphytes peuvent être résilients aux changements de la chimie du carbonate, certainement grâce à l'activité photosynthétiques des plantes. Nous verrons par la suite, que ce n'est pas le cas pour les organismes se fixant sur des substrats non photosynthétiques.

En effet, nous avons également placé dans les caissons et à l'extérieur (parcelle externe) des plaques de recrutement afin de suivre la colonisation de ces substrats dans les différentes conditions expérimentales pendant la durée de l'expérience (Cox et al. 2017a). Au contraire des algues calcaires fixées sur les feuilles de posidonie qui apparaissaient résistantes à l'acidification imposée, un effet significatif de la baisse du pH a été observé sur la majorité des taxons recrutés sur les plaques (Fig. 25). Ceci confirme le rôle majeur joué par les feuilles de posidonies pour localement augmenter les niveaux de pH par la photosynthèse et ainsi, permettre une certaine protection pour ses organismes calcaires épiphytiques.

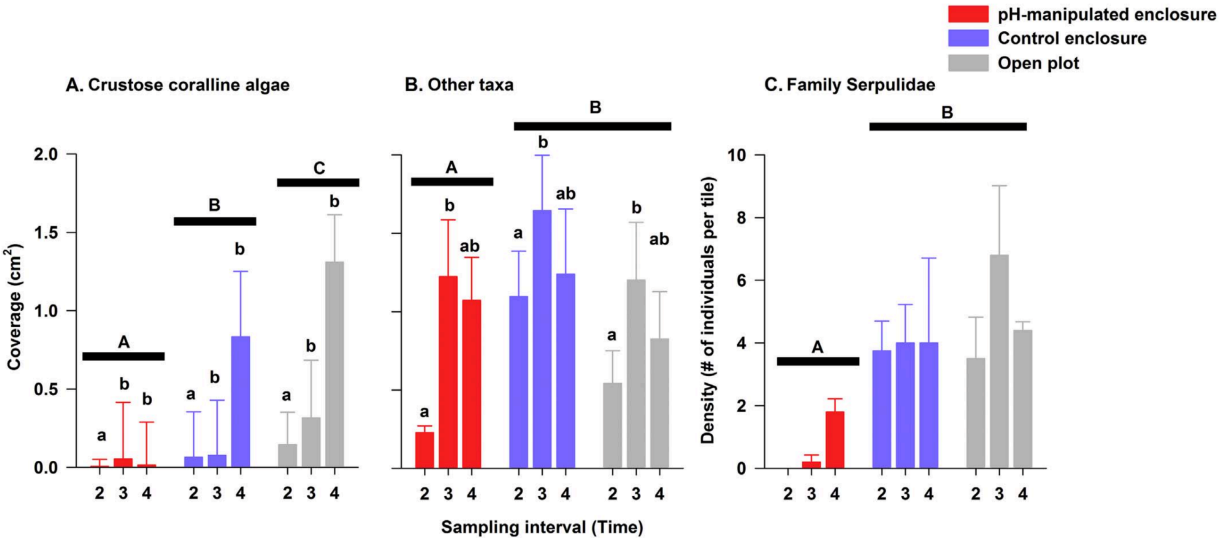


Fig. 25. Couverture moyenne (+SD) des unités taxonomiques opérationnelles (OTU) trouvées sur les plaques de recrutement placées lors de la manipulation du pH et collectées (n = 5) toutes les quatre semaines (intervalles d'échantillonnage T2 à T4) dans les caissons et dans la parcelle externe. Les groupes de lettres et les barres horizontales au-dessus des barres verticales sont les résultats significatifs (P < 0,05) des tests statistiques. Les autres catégories de taxons comprennent les cyanobactéries, les croûtes d'algues de couleur brune et les algues filamenteuses. Source : Cox et al. (2017a).

III. Travail en cours et perspectives de recherche

1. Impact des changements environnementaux sur la conchyliculture

1.1. Projet en cours - CocoriCO_2

Une analyse complète des impacts de l'acidification et du réchauffement sur la croissance, la survie, la valeur nutritionnelle et la qualité de la coquille des bivalves les plus cultivés en France (huîtres creuses et moules) pendant un cycle de vie complet en situation d'élevage est nécessaire pour évaluer l'effet de ces facteurs sur la qualité des produits, le rendement des entreprises et la bio-économie. Malheureusement, comme nous en avons un peu parlé dans la section précédente, la plupart des études réalisées jusqu'à maintenant se sont limitées aux effets à court-terme du réchauffement ou de l'acidification, sur une seule espèce à un stade de développement donné, et sans considérer les effets synergiques ou antagonistes des facteurs entre eux. Afin de fournir un aperçu clair de l'avenir de ces espèces et de leur exploitation, il convient de réaliser des expériences à long terme permettant d'appréhender les effets d'acclimatation et d'adaptation transgénérationnelle, au cours desquelles les animaux sont placés dans les conditions d'élevage les plus réalistes possibles où le pH et la température sont contrôlés en fonction des niveaux naturels. En effet, la majorité des études sont menées en laboratoire avec un niveau contrôle de pH et/ou température stables et des niveaux d'acidification ou de réchauffement suivant les modèles de projection globale (i.e. pour l'océan ouvert). Toutefois, les mollusques se développent dans des environnements côtiers susceptibles de présenter des niveaux de pH et de température et surtout des amplitudes de variation journalières et saisonnières très différents de ceux des environnements hauturiers.

Le projet CocoriCO_2 est un projet interdisciplinaire d'intérêt collectif qui a pour objectif d'accroitre la résilience, la durabilité et la compétitivité de l'ensemble des entreprises conchylicoles françaises en prenant en compte le risque environnemental et plus particulièrement l'acidification et le réchauffement des océans. Pour atteindre cet objectif, nous avons proposé à l'appel d'offre du Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche (FEAMP), un partenariat innovant entre des écologues spécialisés dans les interactions conchyliculture/environnement (Ifremer), des bio-géochimistes reconnus pour leurs travaux sur l'acidification des océans (CNRS) et des représentants de la filière au niveau national (CNC) et régional (CRC Bretagne Nord, CRCBN et Méditerranée, CRCM) qui sont fortement impliqués à la fois dans la mise en œuvre et dans le suivi du projet. Le projet CocoriCO_2 repose sur plusieurs disciplines complémentaires, i.e. écologie, physiologie, économie et sciences sociales, bien couvertes par le partenariat.

Les objectifs spécifiques du projet consistent à observer, analyser, anticiper et remédier les effets des changements environnementaux (acidification et réchauffement de l'eau) sur la conchyliculture afin d'évaluer la vulnérabilité des écosystèmes, des espèces en élevage et des entreprises vis-à-vis du changement environnemental. Ces quatre opérations consistent à :

(1) observer la variabilité naturelle du pH (acidité) de l'eau à haute fréquence sur une dizaine de bassins de production représentatifs de la filière conchylicole (baies et rias, nurseries, claires ostréicoles et lagunes), en relation avec d'autres paramètres de la chimie des carbonates et l'environnement,

(2) analyser les impacts de l'acidification et du réchauffement sur la performance et la qualité des bivalves les plus cultivées en France (huîtres et moules) pendant un cycle de vie complet en situation d'élevage,

(3) anticiper les impacts de l'acidification et du réchauffement sur l'économie de la filière conchylicole en intégrant les capacités d'adaptation et la vulnérabilité des écosystèmes, des espèces et des entreprises,
(4) remédier aux effets de l'acidification en testant des techniques de végétalisation et d'alcalinisation.

Descriptif des quatre opérations :

1. Observer. Le CNRS et l'Ifremer se sont procurés, à parts égales, 14 capteurs pH (SeaFET V2 Ocean pH sensor, Sea-Bird Scientific, USA) dans le courant de l'année 2020. Un atelier de formation à la mesure du pH marin par spectrophotométrie et capteurs SeaFET s'est tenu à Nantes avec deux représentants par laboratoire côtier impliqué dans cette tâche du projet en septembre 2020. Un deuxième atelier a été organisé en septembre 2021 à Brest en collaboration avec le SOMLIT. L'acquisition des données pH a débuté, en fonction des sites, entre septembre et décembre 2020. Douze sites d'études repartis le long du littoral français, de la baie de Morlaix à la Méditerranée, ont été sélectionnés (Fig. 26). Le choix de ces sites a reposé sur la présence d'activité conchylicole, le type d'environnement (littoral *vs* large) et la présence de suivis à basse-fréquence (par ex, SOMLIT, REPHY, RESCO), mais également à haute fréquence (COAST-HF) afin de bénéficier d'efforts de maintenance en place. Les données de pH haute-fréquence seront également acquises sur les sites expérimentaux de Bretagne et Méditerranée (voir 2. Analyser) et à la station Ifremer du polder de Bouin permettant ainsi de caractériser l'eau des nurseries. Les sites seront suivis pendant toute la durée du projet (2020-2023). Les données sont mises à disposition en temps quasi-réel sur le site web du projet (https://wwz.ifremer.fr/cocorico2_en/). Sur chacun des sites, les données sont récupérées et des prélèvements d'eau sont réalisés environ tous les 15 jours (fortement dépendant des conditions météo sur certains sites). Ces prélèvements sont destinés à la mesure de la concentration en carbone inorganique dissous et de l'alcalinité totale dont les mesures seront réalisées au service national SNAPO-CO2. Des mesures de pH par spectrophotométrie, technique de mesure la plus fiable et précise à l'heure actuelle, sont réalisées par chaque laboratoire impliqué, afin de vérifier et au besoin corriger les mesures obtenues par les capteurs en mer. L'ensemble de ces données permettra de calculer les taux de saturation en calcite et aragonite (Ω) critiques pour les coquillages pour chaque site. L'analyse temporelle des Ω permettra d'évaluer la sensibilité et la vulnérabilité de chaque site à l'acidification. A l'issue du projet, ce suivi du pH sera idéalement pérennisé pour les sites concernés dans le cadre du réseau COAST-HF (IR ILICO), coordonnant à l'échelle du littoral français un ensemble de plateformes fixes instrumentées de mesures hautes fréquences pour des paramètres clés des eaux côtières.

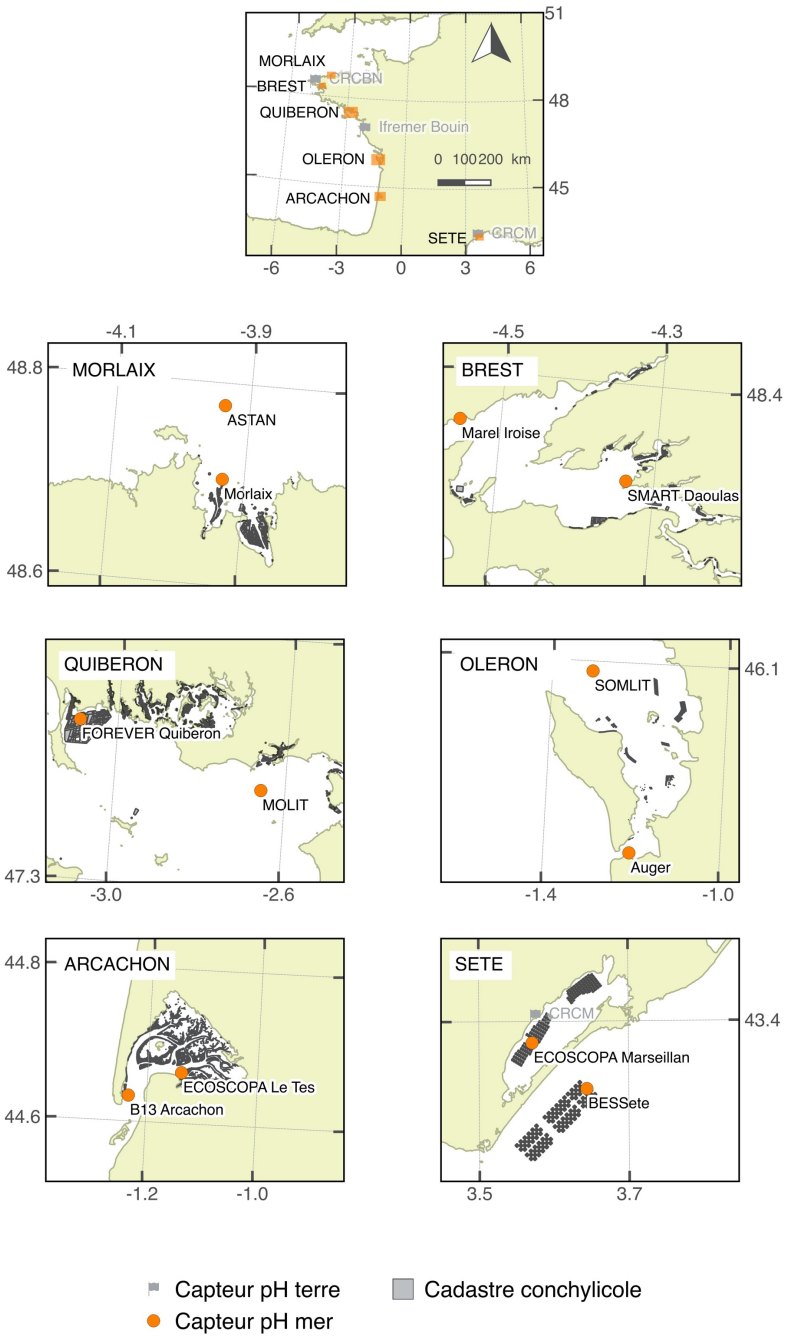


Fig. 26. Localisation des sites de déploiement de capteurs SeaFET dans le cadre du projet CocoriCO$_2$.

2. Analyser. Deux unités expérimentales consistant en conteneurs climatisés de 20 pieds, équipés de 12 bassins de 250 litres en flux ouvert et munis d'un dispositif de contrôle de la température de l'eau, du pH et de la photopériode ont été développées pendant l'année 2020 et au premier semestre 2021. Les deux conteneurs ont été mis en place en été 2021 en Bretagne Nord (écloserie de Porscave du CRCBN) et en Méditerranée (mas ostréicole du CRCM). A partir du mois d'octobre 2021, des naissains d'huîtres (huitre creuses et huitre plates) et de moules y seront maintenues en conditions ambiantes (témoin) et dans des conditions de pH et de température attendues pour 2050, 2075 et 2100 en triplicat pendant 24 mois (Fig. 27). Chaque traitement consistera en un écart (+1 à +3 °C et -0,1 à -0,3 unité de pH) par rapport aux conditions ambiantes actuelles. Ces écarts prévus pour les différentes échéances temporelles étudiées ont été fournies

avec précision au cours de la première année du projet par L. Kwiatkowski à partir de sorties de plusieurs modèles CMIP6 pour chacun des sites. Les sites expérimentaux ont été choisis en fonction de contraintes logistiques (espace, accès à de l'eau de mer en quantité et non filtrée, fourniture d'électricité). Lors de la période expérimentale, le dispositif expérimental, équipé d'un système d'alarme pour détecter tout dysfonctionnement, sera entièrement nettoyé une fois par semaine par un ingénieur par site, recruté sur le projet. Les huîtres et les moules seront ainsi maintenues en culture pendant 12 à 15 mois jusqu'à atteindre la maturité sexuelle, et suivies en terme croissance, survie, état physiologique (bilans énergétiques), calcification et valeur nutritionnelle (teneurs en protéines, glucides, lipides et acides gras essentiels ω3). Une fois matures, une partie de ces huîtres sera transférée à l'Ifremer (Argenton) pour produire une descendance (F1) dans les mêmes conditions de température et de pH que pendant l'élevage. Ces individus F1 seront transférés à l'âge de 2-3 mois dans leur unités expérimentales respectives pour y poursuivre leur développement avec les individus P restant et seront suivis de la même manière jusqu'à la fin du projet.

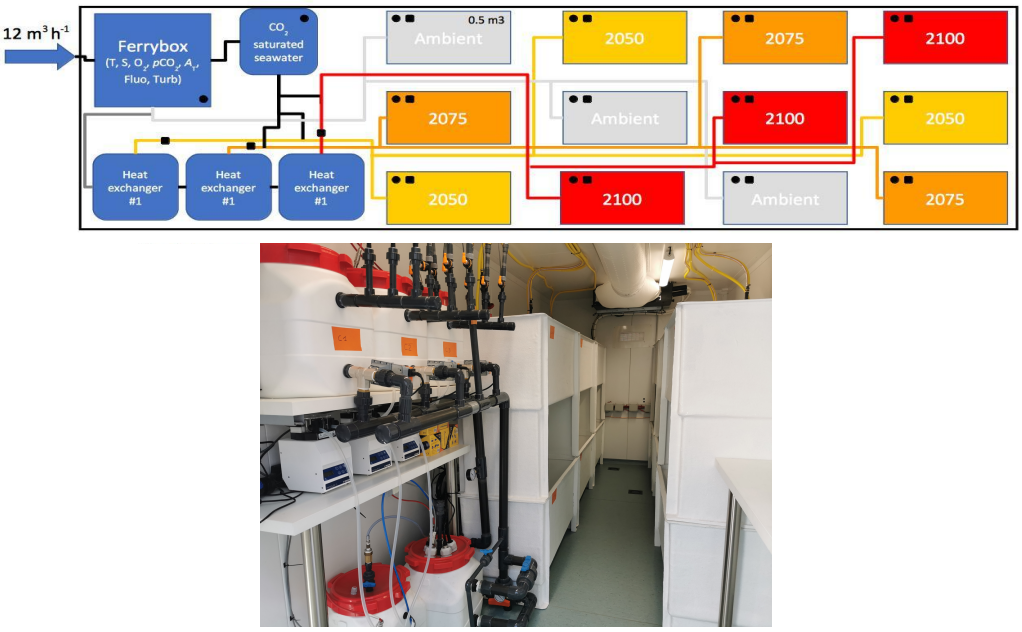


Fig. 27. Dispositif expérimental. L'unité est un conteneur de 20 pieds contenant un système de réchauffement et d'acidification de l'eau de mer (bleu) distribuée vers 12 bassins en système ouvert permettant de simuler 3 scénarios (niveaux prévus pour 2050, 2075 et 2100 selon le SSP3-7.0) et un témoin, tous les traitements en triplicat.

3. Anticiper. Pendant l'année 2021, nous avons réalisé une enquête auprès des conchyliculteurs au niveau national pour évaluer leur perception des changements environnementaux et leur impact sur leur entreprise. Les résultats de cette première enquête sont en cours d'analyse par la Centre National de la Conchyliculture et une filiale d'ingénierie et de valorisation de la recherche de l'université de Nantes (CAPACITES SAS) pour une publication des résultats à la fin de l'année 2021. En seconde partie de projet, une enquête plus exhaustive servira à évaluer l'impact de la diffusion des connaissances acquises au cours du programme sur l'évolution de leur perception des changements environnementaux, de leur impact sur leur activité et des mesures de gestion de ce risque. Ainsi, avec l'analyse de la vulnérabilité des écosystèmes et des espèces (respectivement 1. et 2.), ces enquêtes permettront d'évaluer les conséquences attendues des changements environnementaux sur la production conchylicole et sur les entreprises (performances économiques, conditions

organisationnelles et sociales). Suite aux enquêtes de terrain nous proposons une évaluation comptable par bassin et par métier (ostréiculteur / mytiliculteur) de l'impact du risque environnemental sur la performance économique des principaux segments d'entreprises conchylicoles. Les scenarios d'impact seront co-construits avec les partenaires (et plus particulièrement avec l'Ifremer et CNRS) sur la base des premiers résultats obtenus lors des expérimentations. Une analyse coût-avantage d'un investissement dans une ou des mesures d'auto-protection face au risque environnemental sera également proposée. Les scenarios co-construits permettront d'étudier les conditions de rentabilité au regard des options technico-économiques retenues et de mesurer la sensibilité des entreprises aux variations de production en lien avec le risque environnemental.

4. Remédier. En seconde partie de projet, une revue de la littérature sera effectuée sur les sujets de la « végétalisation » et de « l'alcalinisation » en tant que mesures de mitigation du risque lié à l'acidification des océans vis-à-vis de l'élevage des bivalves. Avec le retard accumulé en raison de la pandémie de COVID, il n'est pas raisonnable de penser que nous serons en mesure d'aller plus loin sur le sujet de la remédiation, mais c'est une thématique de recherche qui me porte à cœur et que j'essaierai de développer à la fin de CocoriCO_2 (voir 1.2).

1.2. Perspectives de recherche

Afin de complémenter le projet CocoriCO_2 dans le cadre de ces expériences de perturbation, **deux projets ont été soumis au second semestre 2021**. Le premier de ces projets **(CocoriCO_2-EC2CO)** vise à tirer parti des échantillonnages effectués afin d'estimer la capacité de régulation acido-basique des trois espèces mises en culture au cours de l'expérimentation et d'évaluer l'impact des changements environnementaux étudiés sur la structure et la composition de leurs coquilles. **Une réponse à l'appel d'offre ANR 2022 a également été soumise en octobre 2021 (TARATATA)** afin d'étudier la plasticité trans-générationnelle et l'adaptation de l'huître *C. gigas* au réchauffement et à l'acidification des océans. TARATATA permettra de répondre à des questions physiologiques, évolutives et écologiques fondamentales qui ne sont pas abordées dans CocoriCO_2 tout en bénéficiant du matériel biologique et des connaissances produits. TARATATA se concentrera sur l'huître creuse *C. gigas* car il s'agit d'une espèce modèle pour laquelle les procédures d'élevage sont parfaitement maîtrisées et les informations génomiques sont facilement disponibles.

Le projet CocoriCO_2 doit se terminer fin 2023, néanmoins nous avons accumulé au minimum 1 an de retard pour le démarrage de ces expérimentations en raison de la pandémie de COVID. L'essentiel de l'investissement a déjà été effectué et nous avons déjà prévenu la DPMA de notre intention de demander une extension de ce projet afin de finaliser les expérimentations et ainsi couvrir, tel que nous l'avions prévu, plusieurs générations (au minimum 2). Suite à ma participation récente au colloque Mytiliculture 2030 (La Rochelle, décembre 2021), il apparait évident que des expérimentations sont nécessaires afin de comprendre les épisodes de sur-mortalités de moules bleues (*Mytilus edulis*, non étudiée dans CocoriCO_2) le long du littoral atlantique et il est fort probable que les systèmes expérimentaux développés et testés dans le cadre de CocoriCO_2 soient utilisés par la suite pour des projets de recherche sur cette espèce, voir sur d'autres espèces importantes exploitées en France (palourdes, coquilles St Jacques).

La remédiation est vue ici comme une stratégie qui permet de limiter les impacts de l'acidification des océans sur les espèces exploitées. Les stratégies de remédiation les plus évidentes pour la conchyliculture sont la « végétalisation » et « l'alcalinisation ». Des études antérieures ont montré que certains organismes photosynthétiques, tels que les herbiers et les

macroalgues, peuvent atténuer les effets nocifs d'un excès de CO_2 sur les organismes calcifiants (voir par exemple les résultats du projet eFOCE). **Les macroalgues augmentent le pH et les taux de saturation en carbonate de calcium,** ce qui, dans des conditions acidifiées futures, peut procurer un refuge temporaire pour les coquillages (Young and Gobler 2018). La co-culture des macroalgues et des bivalves peut ainsi augmenter la durabilité de la conchyliculture.

De la même manière, **« l'alcalinisation », c'est-à-dire l'ajout de substances alcalines, est considérée comme une solution théoriquement très efficace et peu coûteuse à mettre en œuvre, même si cela n'a jamais été expérimenté et que les technologies de mises en œuvre ne sont pas disponibles (Gattuso et al. 2018)**. Ces substances peuvent être dérivées de composés naturels d'origine marine, comme des déchets coquillés par exemple, et ainsi contribuer à la valorisation de co-produits de la mer et à la mise en place de circuits de production plus intégrés.

Il était prévu dans le cadre du projet CocoriCO_2 de dédier une partie du projet à des études en laboratoire permettant de tester ces deux techniques et leurs effets sur la croissance des espèces cultivées. En raison de la pandémie, nous avons malheureusement accumulé trop de retard dans le projet pour espérer produire des avancées satisfaisantes sur cette thématique de recherche.

Je prévois donc, à la fin du projet CocoriCO_2 (2023), de faire une proposition en ce sens au FEAMP (devenu depuis le FEAMPA, avec ajout de l'Aquaculture). Des discussions ont déjà été menées avec des professionnels du secteur et avec les associations professionnelles. **Les systèmes expérimentaux développés dans le cadre de CocoriCO_2 seraient un outil très intéressant pour mener des premières expérimentations en bassin.** Les études anticipées permettraient de définir les espèces d'algues ou de plantes marines ainsi que les densités à considérer en fonction des densités de culture coquillière, permettant un « tamponnage » des variabilités du pH à différentes échelles temporelles (de la journée à la saison). En ce qui concerne l'alcalinisation, même s'il s'agit d'une technique intéressante sur le papier, permettant un recyclage des déchets coquillés, son application n'est pas aussi simple qu'il n'y parait. Les points d'étude seraient : 1) sous quelle forme réintroduire les coquilles dans l'environnement (telles quelles, grains, poussière etc.) ? ; 2) où et comment stocker ces produits alcalins (poches, introduction dans le sédiment etc.) ? ; 3) quelle quantité est nécessaire en fonction des taux de renouvellement de l'eau ?

En plus des containers expérimentaux, d'autres « outils » pourraient s'avérer pertinents (Fig. 28). A ce titre, nous allons développer prochainement au LOV des flumes, lesquels permettraient de quantifier le relargage d'alcalinité en fonction des flux laminaires. Les claires ostréicoles seraient également des systèmes expérimentaux très intéressants à considérer. Nous avons entrepris à ce titre des discussions avec les collègues et associations professionnelles du bassin de Marennes-Oléron afin de mener des expériences conjointes.

Fig. 28. Exemples de systèmes expérimentaux prévus afin d'étudier les techniques de remédiation des effets de l'acidification sur la croissance des mollusques bivalves. À gauche : flumes en cours d'élaboration au LOV, à droite : claires ostréicoles.

2. Contrôle environnemental des communautés planctoniques de surface

2.1. Projet en cours - TONGA

TONGA « shallow hydroThermal sOurces of trace elemeNts: potential impacts on biological productivity and the bioloGicAl carbon pump » est un projet pluridisciplinaire de quatre ans (2019-2023) dédié à l'étude du contrôle de la productivité des océans et de la séquestration du carbone par les micronutriments d'origine hydrothermale. Il implique 90 scientifiques de 19 institutions internationales et repose à la fois sur une campagne océanographique de 37 jours dans le Sud-Ouest du Pacifique sur l'Atalante (embarquement de 30 scientifiques du 31 octobre au 6 décembre 2019) et sur des travaux de modélisation. Dans le cadre de ce projet, j'étais responsable de l'organisation et de la supervision d'une expérience d'enrichissement en eau hydrothermale.

Le développement de ce container (Fig. 29) a été effectué grâce au financement ANR obtenu pour le projet **TONGA** auquel je suis partie prenante. La campagne a été extrêmement fructueuse car nous avons réussi à trouver l'objet de notre étude : deux volcans sous-marins peu profonds qui ont été extensivement étudiés du point de vue de la physique, la biologie et la chimie. Deux expériences d'enrichissement en fluides hydrothermaux ont été réalisées afin de comprendre comment et par quels éléments les volcans sous-marins peu profonds peuvent stimuler la production biologique dans la zone des Tonga. Le pompage de l'eau hydrothermale a été réalisé à l'aide d'une pompe péristaltique de grand débit associée à un système de tuyaux « *trace-metal clean* » permettant un pompage à une profondeur maximale de 500 m. Les expériences ont été un succès du point de vue logistique, nous attendons les résultats avec impatience. En raison de la crise sanitaire, les analyses ont pris du retard mais nous avons pu finaliser une grande partie de celles-ci et commençons à travailler sur les nombreuses données récoltées dans le cadre de la thèse de Chloé Tilliette, 2019-2022, que je supervise avec Cécile Guieu au LOV).

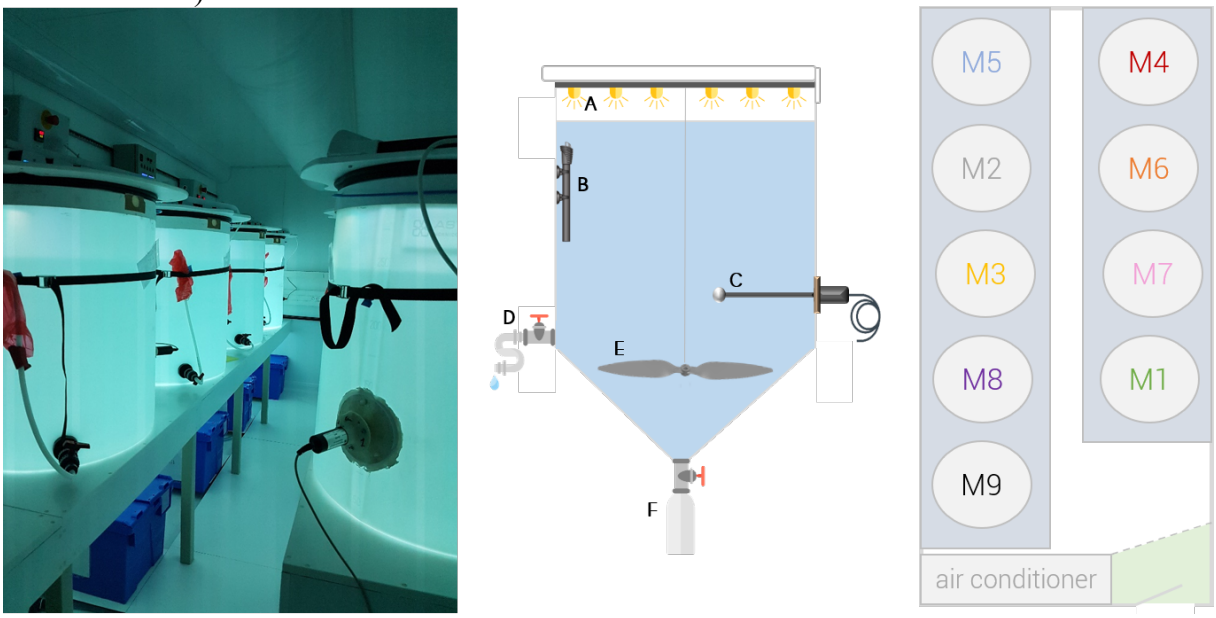


Fig. 29. Container expérimental « salle blanche » (photo de gauche) développé dans le cadre du projet TONGA, comprenant 9 réacteurs climatiques (schéma central) équipés de couvercles de LEDs (A) permettant de reproduire le spectre et l'intensité lumineuse solaire, de résistances chauffantes (B) permettant de réguler finement la température, de capteurs PAR (C), d'un système de prélèvement propre (D), d'une palle motorisée (E) et de bouteilles de captage des particules exportées (F). Pour les expériences d'enrichissement en fluide hydrothermal, nous avons opté pour une approche en gradient (schéma de droite).

2.2. Perspectives de recherches

2.2.1. Approches multiples pour évaluer le futur de la pompe biologique en océan Austral

L'Océan Austral est soumis à des changements anthropiques majeurs (IPCC 2021), à savoir le réchauffement et l'acidification des eaux de surface et l'augmentation des apports de fer (Fe) en raison de l'intensification des dépôts de poussière. Ces perturbations peuvent interagir entre elles et se propager dans l'écosystème à travers des modifications des interactions trophiques, avec des impacts sur le transfert et le stockage du carbone dans le réseau trophique.

Dans le cadre d'une réponse à l'appel d'offre ANR 2022 (SOPHYAC ; PI : Marie Boyé, LOCEAN), **je prévois de mener des expériences de perturbation comprenant l'ensemble de la communauté planctonique lors d'une campagne sur le Marion Dufresne au début de l'année 2024 (campagne OISO, Fig. 30).** Ces expériences seront menées dans trois zones clés, à savoir la région subtropicale, la zone subantarctique et la zone riche en nutriments et faible en chlorophylle. Les effets individuels et interactifs des augmentations prévues des apports de poussières comme forçage primaire (fer limitant la croissance du phytoplancton dans la plupart de l'Océan Austral) et des conditions environnementales futures (réchauffement/acidification) sur cette communauté biologique **seront étudiés dans le container expérimental développé au LOV**.

À chacune des 3 stations, nous suivrons un plan expérimental réduit avec 8 scénarios (conditions réelles avec et sans dépôt de poussière, conditions futures 2060 et 2100 avec augmentation du dépôt de poussière uniquement, conditions futures 2060 et 2100 avec réchauffement et acidification uniquement, conditions futures de 2060 et 2100 avec augmentation des dépôts de poussière, réchauffement et acidification ; conformément au SSP3-7.0). Cette approche permettra d'identifier à quel point les variations observées sont expliquées par l'augmentation des dépôts de poussières seules, les facteurs de stress cumulés (réchauffement et acidification) et leurs interactions jusqu'en 2100.

L'approche par réacteurs climatiques est intéressante car elle permet d'étudier les communautés dans des conditions relativement réalistes en prenant en compte l'export de matière organique et permet de nombreux prélèvements (grand volume). Néanmoins, cette approche présente un défaut important lorsqu'il s'agit d'étudier des facteurs multiples : la faible possibilité de réplication et l'incapacité d'étudier les facteurs de stress indépendamment. **C'est pourquoi j'ai proposé dans le cadre de ce projet, d'utiliser une approche mutltiple, non seulement en faisant appel à nos réacteurs climatiques mais également en réalisant en parallèle des expériences en bouteilles de faible volume afin d'évaluer de manière plus précise les relations de dépendance d'un nombre de paramètres et processus limité avec les facteurs forçants individuels.**

Ces incubations parallèles seront utiles pour configurer les modèles biogéochimiques actuels avec de nouvelles paramétrisations non linéaires en relation aux variables environnementales. Pour chacune des variables, des incubations en bouteilles de 2 L seront réalisées aux 3 stations, avec 6 projections (conditions actuelles, 2030, 2050, 2060, 2080 et 2100 suivant SSP3-7.0) pendant 9 jours pendant lesquels la composition et l'abondance de 3 classes de taille de phytoplancton et 2 classes de taille de zooplancton seront surveillées tous les deux jours (soit un total de 90 bouteilles par station).

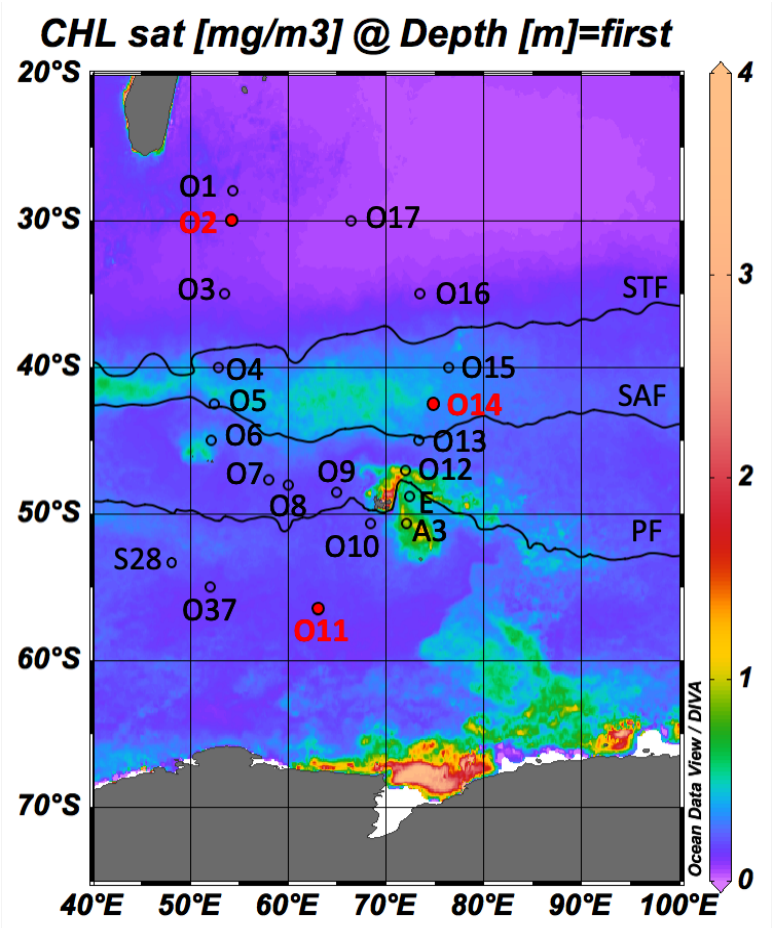


Fig. 30. Carte des stations couvertes lors de la campagne OISO menée dans le sud de l'océan indien, les stations prélevées pour les expériences de perturbation apparaissent en rouge.

2.2.2. Le devenir de la floraison printanière en Méditerranée nord-occidentale

Nous avons vu dans ce mémoire que les données acquises jusqu'à maintenant en Méditerranée, ne permettent pas d'anticiper les modifications combinées des facteurs température et pH, dans des conditions non limitantes en sels nutritifs, au moment du bloom hivernal/printanier suite au mélange de la colonne d'eau.

J'ai obtenu en 2019 un financement EC2CO (PlanktonChange) qui devait permettre de combler ces lacunes. Une première expérience a été menée en hiver 2019. L'assemblage a été échantillonné en février et exposé pendant 10 jours aux quatre traitements suivants : contrôle (~ 400 µatm de CO_2, 14 ° C), acidification des océans (~ 1000 µatm, 14 ° C), réchauffement des océans (~ 400 µatm, 17 ° C) et changement global (~ 1000 µatm, 17 ° C). La communauté était principalement composée de nano- et micro-cellules phytoplanctoniques (principalement des haptophycées et des diatomées) et était sévèrement limitée par une faible disponibilité des nutriments en raison d'un mélange hivernal peu efficace cette année-là. Dans ces conditions très limitantes, aucun effet du changement global n'a été observé au cours de l'expérience, sauf pour (1) les haptophycées pour qui l'abondance a doublé dans des conditions de réchauffement et de changement global et (2) le zooplancton pour qui la biomasse a été négativement impactée par l'acidification et les conditions de changement global. **L'expérience a donc été conduite dans des conditions *in situ* peu représentatives de la saison. Ainsi, compte tenu de la faible biomasse phytoplanctonique de départ, les effets des traitements ont été difficiles à explorer malgré le soin apporté à l'expérience et aux analyses.**

La seconde année (2020) du projet devait nous permettre de mettre à profit les enseignements issus de ces premières expériences. Il était prévu de mener une première expérience en bouteille dont l'objectif était d'identifier la concentration en nutriments à partir de laquelle il est expérimentalement possible d'évaluer les effets du changement global. **Ces résultats devaient par la suite nous aider à mettre au point une expérience en minicosmes réalisée à l'enrichissement sélectionné.** L'expérience en bouteilles a bien eu lieu en février 2020 suivant les mêmes traitements que notés plus haut. Les résultats ont montré que la valeur seuil de concentration en nitrate à partir de laquelle des effets statistiquement significatifs peuvent être obtenus est de 1,5 µM. Cette valeur est au-dessus de la moyenne de saison (hiver ; 0,98 µM), mais bien en dessous du maximum observé sur la série SOMLIT (2,39 µM).

A la suite de cette expérience en bouteilles qui a permis de mettre en évidence des effets intéressants de l'acidification sur les pico-eucaryotes et une sensibilité des bactéries autotrophes à la température, nous devions nous servir de ces résultats pour reproduire l'expérience en miniscosmes faite en 2019 mais avec des concentrations en sels nutritifs, d'une part, représentatives des conditions hivernales et d'autre part, permettant de quantifier les effets de la température et du pH. **Malheureusement, cette expérience n'a pu avoir lieu en raison des conditions sanitaires et de l'impossibilité de se rendre au laboratoire pendant plusieurs mois. Il n'a malheureusement pas été possible de reporter cette expérience à 2021 en raison de la persistance des contraintes sanitaires (impossibilité prévisible de faire venir les collaborateurs sur site).**

Je souhaite donc dans les prochaines années proposer un projet permettant de tirer profit des enseignements issus du projet PlanktonChange et de mettre l'accent sur la procédure multi-approches telle que décrite dans la section 2.2.1. En effet, suite à de nombreuses discussions avec mes collègues modélisateurs, il apparait essentiel de fournir des paramétrisations précises de l'évolution des taux de croissance des espèces phytoplanctoniques et bactériennes en lien avec les facteurs forçants du changement environnemental, pris de manière individuelle. L'approche en réacteurs climatiques est évidemment intéressante dans le sens où elle permet d'étudier des communautés dans leur ensemble (large volume permettant de nombreux prélèvements et analyses) mais ne permet pas de considérer les facteurs forçants individuellement ni de considérer une réplication suffisante pour établir ces paramétrisations. À l'opposé, les incubations en faible volume ne permettent pas la mesure de tous les processus nécessaires à l'évaluation de la sensibilité des communautés au changements environnementaux et ne permettent évidemment pas de quantifier les capacités d'export de ces communautés. **Je suis particulièrement convaincu que nous devons tirer profit des avantages de ces différentes techniques expérimentales tout en gardant bien l'esprit quelles conclusions nous pouvons en extraire de manière fiable.**

Mon implication dans les projets de recherche actuels ou les propositions de projet futur décrits dans les sections précédentes ne me permettent pas à l'heure actuelle de proposer un planning concernant cette thématique de recherche mais je suis bien conscient que, malgré les efforts consentis ces dernières années, il me reste du travail à accomplir dans cet objectif d'évaluer le devenir de la floraison printanière en Méditerranée nord-occidentale.

2. Contrôle environnemental des communautés benthiques arctiques

L'océan Arctique représente 25 % des plateaux continentaux du monde (Jakobsson 2002). L'Arctique se réchauffe à un rythme plus de deux fois supérieur à la moyenne mondiale (IPCC 2019). Au cours des 80 prochaines années, les modèles climatiques prévoient une forte augmentation de la température de surface de la mer comprise entre 3 et 12 °C dans l'Arctique. **En plus de ses effets directs, le réchauffement implique la perte de glace de mer, l'augmentation des débits d'eau douce diminuant la salinité, et des changements dans la**

quantité de lumière disponible. En effet, le réchauffement entraînera également la fonte des glaciers et du pergélisol, entraînant l'introduction de grandes quantités de particules augmentant la turbidité des eaux.

Les communautés benthiques de macroalgues sont une composante essentielle des écosystèmes peu profonds de l'Arctique. Les forêts de « kelps » sont de grandes algues brunes qui peuvent dominer les côtes rocheuses de l'Arctique et produire une biomasse élevée (Hop et al. 2012). Dans les écosystèmes tempérés, il est bien connu que les aires de répartition de certaines espèces marines sont modifiées en réponse à l'augmentation de la température, mais les exemples bien documentés de changements sont encore rares dans l'Arctique. De profonds changements de répartition sont attendus en raison du réchauffement et de la perte/du déplacement de la glace de mer, avec le déplacement vers le nord de la limite nord de nombreuses espèces arctiques. Dans l'ouest du Spitzberg, les macrophytes ont déjà subi des changements majeurs. La couverture de macroalgues (algues brunes) était faible (environ 8 %) jusqu'en 1995, mais a ensuite augmenté de façon abrupte et persistante (jusqu'à 80 % en 1996), probablement en raison de saisons sans glace plus longues. **Cependant, en raison de conditions logistiques difficiles, les données sur les changements dans la biomasse et la biodiversité des macroalgues et leur relation avec les conditions environnementales (température, pH, lumière, salinité) font cruellement défaut dans cette région.**

Dans le cadre du projet européen FACE-IT (2020-2024), nous venons de mener une expérience de perturbation sur les communautés macro-algales du Spitzberg (Norvège).

Dans le Kongsfjorden, déjà fortement impacté, les communautés macro-algales sont particulièrement soumises au réchauffement climatique avec une forte augmentation de la fonte des glaciers entourant le fjord avec des diminutions évidentes de salinité et des augmentations de la turbidité. Afin d'évaluer le futur de ces communautés, nous avons incubé des communautés recrées (incluant les différentes espèces trouvées dans le fjord et les invertébrés associés). Ces incubations ont été réalisées pendant 2 mois (juillet-août 2021) dans des mésocosmes de 1 m^3 permettant **le contrôle de la température, de la salinité et de la lumière**. Nous avons considéré une approche expérimentale en triplicat suivant deux scénarios d'émissions futures de CO_2 (Fig. 31) en prenant en compte les facteurs température, salinité et lumière cumulés et en y incluant un scénario prenant en compte uniquement le réchauffement afin d'évaluer la réponse des communautés situées en dehors du fjord et non impactées par la désalinisation et l'augmentation de turbidité du milieu.

Les données issues de cette expérience sont en cours d'analyse et ne peuvent être présentées à ce stade. Une seconde expérience identique sera réalisée au nord de la Norvège à Tromsø en été 2022. Cette région est sous forte influence atlantique et abrite des espèces macro-algales qui pourraient coloniser les régions situées plus au nord telle que celle étudiée au Spitzberg.

Finalement, il est à noter que nous n'avons pu, pour des raisons logistiques liées à la manipulation de plusieurs facteurs forçants, prendre en compte le facteur acidification dans le cadre de ces expériences, l'Arctique étant pourtant une région où ce phénomène est particulièrement visible. C'est pourquoi nous avons obtenu avec mon collègue Steeve Comeau (PI ; ORCA) un projet financé par la Fondation Prince Albert II qui permettra dans les deux prochaines années de réaliser des expériences de perturbation additionnelles dans le Kongsfjorden (Spitzberg) en prenant en compte ce processus d'acidification.

Ces différentes expériences sont réalisées dans le cadre du doctorat d'Anaïs Lebrun (SU, 2020-2023) et du post-doctorat de Cale Miller (2021-2023).

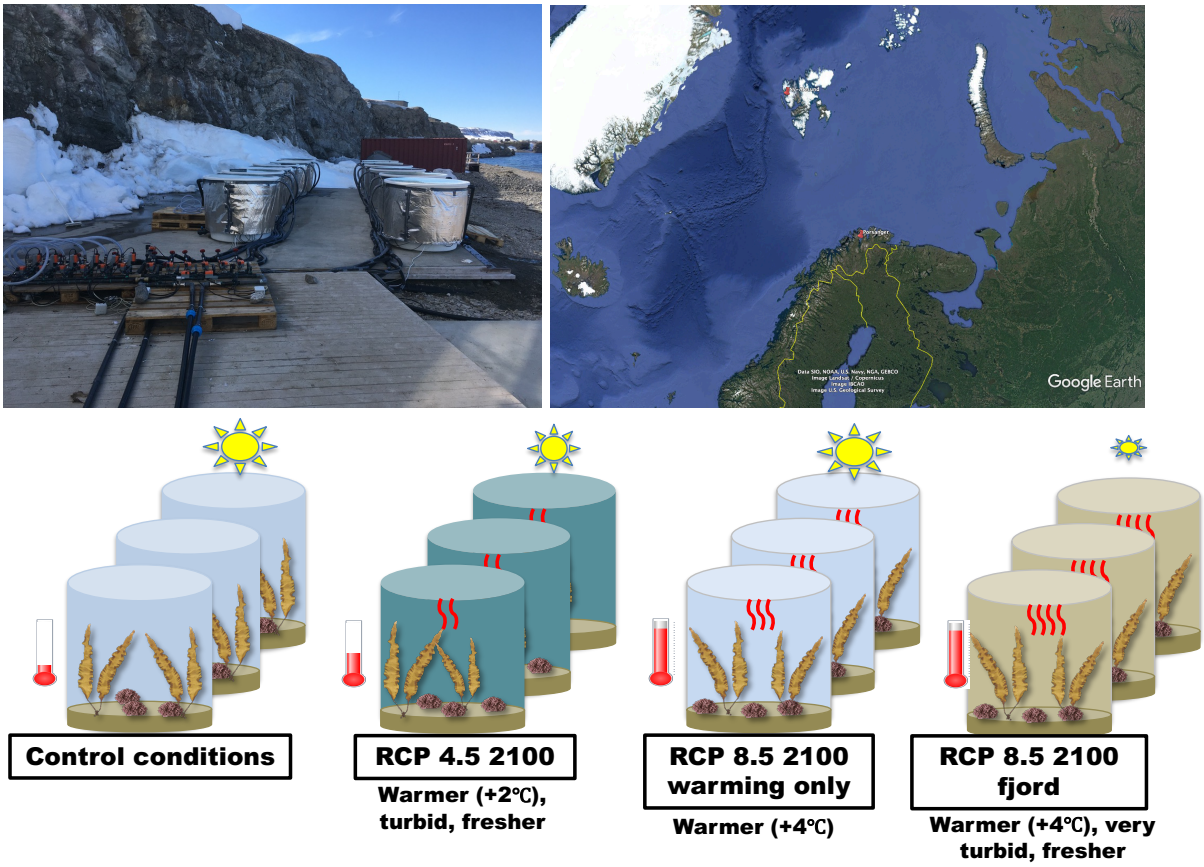


Fig. 31. Dispositif expérimental (en haut à gauche), localisation des sites d'étude (en haut à droite) et protocole expérimental (en bas) dans le cadre du projet européen FACE-IT visant à évaluer le devenir des communautés macro-algales en Arctique.

IV. Références

Antoine, D., J.-M. André, and A. Morel. 1996. Oceanic primary production: 2. Estimation at global scale from satellite (Coastal Zone Color Scanner) chlorophyll. Global Biogeochemical Cycles **10**: 57–69. doi:10.1029/95GB02832

Behrenfeld, M. J., and P. G. Falkowski. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. Limnology and Oceanography **42**: 1–20. doi:10.4319/lo.1997.42.1.0001

Beukema, J. J. 1982. Calcimass and carbonate production by mollusks on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea. 2. The edible-cockle, *Cerastoderma edule*. Netherlands Journal of Sea Research **15**: 391–405.

Beukema, J. J., and G. C. Cadee. 1999. An estimate of the sustainable rate of shell extraction from the Dutch Wadden Sea. Journal of Applied Ecology **36**: 49–58.

Bourdin, G., F. Gazeau, M.-E. Kerros, S. Marro, and M. L. Pedrotti. 2017. Dynamics of transparent exopolymeric particles and their precursors during a mesocosm experiment: impact of ocean acidification. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 112–124. doi:10.1016/j.ecss.2016.02.007

Brandenburg, K. M., M. Velthuis, and D. B. Van de Waal. 2019. Meta-analysis reveals enhanced growth of marine harmful algae from temperate regions with warming and elevated CO_2 levels. Glob. Change Biol. **25**: 2607–2618. doi:10.1111/gcb.14678

Celussi, M., F. Malfatti, A. Franzo, F. Gazeau, A. Giannakourou, P. Pitta, A. Tsiola, and P. Del Negro. 2017. Ocean acidification effect on prokaryotic metabolism tested in two diverse trophic regimes in the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 125–138. doi:10.1016/j.ecss.2015.08.015

Chauvaud, L., J. K. Thompson, J. E. Cloern, and G. Thouzeau. 2003. Clams as CO_2 generators: The *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. Limnology and Oceanography **48**: 2086–2092.

Cox, T. E., V. Díaz-Castañeda, S. Martin, S. Alliouane, P. Mahacek, A. Le Fur, J. P. Gattuso, and F. Gazeau. 2017a. Effects of *in situ* CO_2 enrichment on epibiont settlement on artificial substrata within a Posidonia oceanica meadow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **497**: 197–211.

Cox, T. E., F. Gazeau, S. Alliouane, I. E. Hendriks, P. Mahacek, A. Le Fur, and J. P. Gattuso. 2016. Effects of *in situ* CO_2 enrichment on structural characteristics, photosynthesis, and growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Biogeosciences **13**: 2179–2194.

Cox, T. E., M. Nash, F. Gazeau, and others. 2017b. Effects of *in situ* CO_2 enrichment on *Posidonia oceanica* epiphytic community composition and mineralogy. Mar. Biol. **164**: 103.

Cox, T. E., S. Schenone, J. Delille, V. Diaz-Castaneda, S. Alliouane, J. P. Gattuso, and F. Gazeau. 2015. Effects of ocean acidification on *Posidonia oceanica* epiphytic community and shoot productivity. Journal of Ecology **103**: 1594–1609.

De La Rocha, C. L., and U. Passow. 2007. Factors influencing the sinking of POC and the efficiency of the biological carbon pump. Deep-Sea Res. Part II-Top. Stud. Oceanogr. **54**: 639–658.

Falkowski, P. G., R. T. Barber, and V. Smetacek. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. Science **281**: 200–206.

FAO. 2020. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2020, FAO.

Feely, R. A., C. L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleypas, V. J. Fabry, and F. J. Millero. 2004. Impact of anthropogenic CO_2 on the $CaCO_3$ system in the oceans. Science **305**: 362–366.

Field, C. B., M. J. Behrenfeld, J. T. Randerson, and P. Falkowski. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. Science **281**: 237–240.

Frankignoulle, M., M. Pichon, and J.-P. Gattuso. 1995. Aquatic calcification as a source of carbon dioxide, p. 266–271. *In* M.A. Beran [ed.], Carbon sequestration in the biosphere. Springer-Verlag.

Friedlingstein, P., M. O'Sullivan, M. W. Jones, and others. 2020. Global Carbon Budget 2020. Earth Sys. Sci. Data **12**: 3269–3340. doi:10.5194/essd-12-3269-2020

Gattuso, J. P., A. K. Magnan, L. Bopp, and others. 2018. Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. Frontiers in Marine Science **5**: 337. doi:10.3389/fmars.2018.00337

Gattuso, J.-P., A. Magnan, R. Billé, and others. 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO_2 emissions scenarios. Science **349**. doi:10.1126/science.aac4722

Gazeau, F., S. Alliouane, C. Bock, and others. 2014. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (Mytilus galloprovincialis). Front. Mar. Sci. **1**.

Gazeau, F., J.-P. Gattuso, M. Greaves, H. Elderfield, J. Peene, C. H. R. Heip, and J. J. Middelburg. 2011. Effect of carbonate chemistry alteration on the early embryonic development of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). Plos One **6**.

Gazeau, F., L. M. Parker, S. Comeau, J.-P. Gattuso, W. A. O'Connor, S. Martin, H.-O. Poertner, and P. M. Ross. 2013. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. Mar. Biol. **160**: 2207–2245.

Gazeau, F., C. Quiblier, J. M. Jansen, J.-P. Gattuso, J. J. Middelburg, and C. H. R. Heip. 2007. Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification. Geophys. Res. Lett. **34**.

Gazeau, F., A. Sallon, L. Maugendre, and others. 2017a. First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSeA project). Estuar. Coast. Shelf S. **186**: 11–29. doi:10.1016/j.ecss.2016.05.014

Gazeau, F., A. Sallon, P. Pitta, and others. 2017b. Limited impact of ocean acidification on phytoplankton community structure and carbon export in an oligotrophic environment: Results from two short-term mesocosm studies in the Mediterranean Sea. Estuar. Coast. Shelf S. **186**: 72–88. doi:10.1016/j.ecss.2016.11.016

Gazeau, F., L. Urbini, T. E. Cox, S. Alliouane, and J. P. Gattuso. 2015. Comparison of the alkalinity and calcium anomaly techniques to estimate rates of net calcification. Mar. Ecol. Prog. Ser. **527**: 1–12.

Gosling, E., ed. 2003. An Introduction to Bivalves, p. 1–6. *In* Bivalve Molluscs. John Wiley & Sons, Ltd.

Gutiérrez, J. L., C. G. Jones, D. L. Strayer, and O. O. Iribarne. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. Oikos **101**: 79–90.

IPCC. 2019. Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate, H.O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, et al. [eds.].

IPCC. 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, V. Masson-Delmotte, A. Zhai, A. Pirani, et al. [eds.]. Cambridge University Press.

Jacobson, M. Z. 2005. Studying ocean acidification with conservative, stable numerical schemes for nonequilibrium air-ocean exchange and ocean equilibrium chemistry. J. Geophys. Res.-Atmos. **110**.

Jakobsson, M. 2002. Hypsometry and volume of the Arctic Ocean and its constituent seas. Geochemistry, Geophysics, Geosystems **3**: 1–18. doi:10.1029/2001GC000302

Kroeker, K. J., R. L. Kordas, R. Crim, I. E. Hendriks, L. Ramajo, G. S. Singh, C. M. Duarte, and J. P. Gattuso. 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. Glob. Change Biol. **19**: 1884–1896. doi:10.1111/gcb.12179

Kwiatkowski, L., O. Torres, L. Bopp, and others. 2020. Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary production decline from CMIP6 model projections. Biogeosciences **17**: 3439–3470. doi:10.5194/bg-17-3439-2020

Louis, J., C. Guieu, and F. Gazeau. 2017. Nutrient dynamics under different ocean acidification scenarios in a low nutrient low chlorophyll system: The Northwestern Mediterranean Sea. Estuar. Coast. Shelf S. **186**: 30–44. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.015

Martin, S., G. Thouzeau, L. Chauvaud, F. Jean, L. Guerin, and J. Clavier. 2006. Respiration, calcification, and excretion of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata* L.: Implications for carbon, carbonate, and nitrogen fluxes in affected areas. Limnol. Oceanogr. **51**: 1996–2007.

Maugendre, L., J.-P. Gattuso, A. de Kluijver, K. Soetaert, D. van Oevelen, J. J. Middelburg, and F. Gazeau. 2017a. Carbon-13 labelling shows no effect of ocean acidification on carbon transfer in Mediterranean plankton communities. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 100–111. doi:10.1016/j.ecss.2015.12.018

Maugendre, L., J.-P. Gattuso, A. J. Poulton, W. Dellisanti, M. Gaubert, C. Guieu, and F. Gazeau. 2017b. No detectable effect of ocean acidification on plankton metabolism in the NW oligotrophic Mediterranean Sea: Results from two mesocosm studies. Estuar. Coast. Shelf S. **186**: 89–99. doi:10.1016/j.ecss.2015.03.009

Maugendre, L., C. Guieu, J.-P. Gattuso, and F. Gazeau. 2017c. Ocean acidification in the Mediterranean Sea: Pelagic mesocosm experiments. A synthesis. Estuar. Coast. Shelf S. **186**: 1–10. doi:10.1016/j.ecss.2017.01.006

Newell, R. I. E. 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. J. Shellfish Res. **23**: 51–61.

Newell, R. I. E., and E. W. Koch. 2004. Modeling seagrass density and distribution in response to changes in turbidity stemming from bivalve filtration and seagrass sediment stabilization. Estuaries **27**: 793–806. doi:10.1007/BF02912041

Rees, A. P., K. A. Turk-Kubo, L. Al-Moosawi, S. Alliouane, F. Gazeau, M. E. Hogan, and J. P. Zehr. 2017. Ocean acidification impacts on nitrogen fixation in the coastal western Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 45–57. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.020

Riebesell, U., and J.-P. Gattuso. 2015. Lessons learned from ocean acidification research. Nature Clim. Change **5**: 12–14. doi:10.1038/nclimate2456

Sarmiento, J. L., and N. Gruber. 2006. Ocean biogeochemical dynamics, Princeton University Press.

Seifert, M., B. Rost, S. Trimborn, and J. Hauck. 2020. Meta-analysis of multiple driver effects on marine phytoplankton highlights modulating role of pCO_2. Glob. Change Biol. **26**: 6787–6804. doi:10.1111/gcb.15341

Smith, S. V., and G. S. Key. 1975. Carbon dioxide and metabolism in marine environments. Limnology and Oceanography **20**: 493–495.

Tsiola, A., P. Pitta, A. Giannakourou, G. Bourdin, S. Marro, L. Maugendre, M. L. Pedrotti, and F. Gazeau. 2017. Ocean acidification and viral replication cycles: Frequency of lytically infected and lysogenic cells during a mesocosm experiment in the NW Mediterranean

Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 139–151. doi:10.1016/j.ecss.2016.05.003

Young, C. S., and C. J. Gobler. 2018. The ability of macroalgae to mitigate the negative effects of ocean acidification on four species of North Atlantic bivalve. Biogeosciences **15**: 6167–6183. doi:10.5194/bg-15-6167-2018

Zervoudaki, S., E. Krasakopoulou, T. Moutsopoulos, M. Protopapa, S. Marro, and F. Gazeau. 2017. Copepod response to ocean acidification in a low nutrient-low chlorophyll environment in the NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science **186**: 152–162. doi:10.1016/j.ecss.2016.06.030

V. Résumé

En français

Depuis mon intégration au CNRS en 2009, mes activités de recherche se sont articulées autour de deux principales thématiques de recherche : 1) l'impact des changements environnementaux sur les bivalves d'intérêt commercial et 2) le contrôle environnemental des communautés planctoniques et benthiques en Mer Méditerranée. Mes travaux sur les bivalves ont été novateurs à plusieurs égards (approche expérimentale originale, expérience sur le long-terme, prise en compte de plusieurs facteurs du changement environnemental, effort de synthèse des études existantes) et me placent parmi les experts internationaux sur cette thématique de recherche. L'étude de la réponse des communautés planctoniques et benthiques aux modifications du milieu a été l'occasion de développer divers outils expérimentaux utilisés que ce soit directement dans le milieu naturel ou à proximité de celui-ci dans des containers aménagés. Ces outils m'ont permis de mener et valoriser des recherches en collaboration avec de nombreux collègues internationaux et les récents développements opérés m'assurent un socle technologique important pour la suite de ma carrière. À l'avenir, une part importante de mon activité de recherche se déroulera dans le cadre du projet CocoriCO_2 (FEAMP) visant à estimer le devenir de la conchyliculture sur le littoral français. À la suite de ce projet axé principalement sur l'évaluation de la sensibilité des écosystèmes (observation) et de la sensibilité des espèces (expérimental) aux changements environnementaux, j'ambitionne de tester différentes techniques de remédiation pour limiter les effets de l'acidification sur les mollusques bivalves. Je souhaite poursuivre mon effort de recherche sur le contrôle environnemental du fonctionnement des communautés planctoniques et benthiques par le biais de projets de recherche en cours, soumis ou en réflexion. Je propose une approche multi-factorielle basée sur une combinaison de différentes techniques expérimentales.

En anglais

Since my CNRS integration in 2009, my research activities have revolved around two main research themes: 1) the impact of environmental changes on bivalves of commercial interest and 2) the environmental control of planktonic and benthic communities in the Mediterranean Sea. My work on bivalves has been innovative in several respects (original experimental approach, long-term experiment, consideration of several factors of environmental change, effort to synthesize existing studies) and place me among the international experts on this theme of research. Studying the response of planktonic and benthic communities to changes in the environment provided an opportunity to develop various experimental tools used either directly in the natural environment or at proximity in mobile containers. These tools have enabled me to conduct and promote research in collaboration with many international colleagues and the recent developments provided me with an important technological base for the rest of my career. In the future, a significant part of my research activity will take place within the framework of the CocoriCO_2 project aimed at estimating the future of shellfish farming on the French coast. Following this project focused mainly on the assessment of the sensitivity of ecosystems (observation) and the sensitivity of species (experimental) to environmental changes, I aim to test different remediation techniques to limit the effects of acidification. on bivalve molluscs. I would like to continue my research effort on the environmental control of the functioning of planktonic and benthic communities through ongoing research projects, submitted or under consideration. I propose a multi-factorial approach based on a combination of different experimental techniques.