



ENJEUX SCIENCES

L'ACIDIFICATION DES OCÉANS

QUELS EFFETS ?
QUELLES SOLUTIONS ?

FABRICE PERNET ET FRÉDÉRIC GAZEAU

éditions
Quæ

L'ACIDIFICATION
DES OCÉANS
QUELS EFFETS ?
QUELLES SOLUTIONS ?

FABRICE PERNET, FRÉDÉRIC GAZEAU

Collection Enjeux sciences

Les grands lacs

À l'épreuve de l'Anthropocène

Jean-Marcel Dorioz, Orlane Anneville, Isabelle Domaizon, Chloé Goulon,

Jean Guillard, Stéphan Jacquet, Bernard Montuelle, Serena Rasconi,

Viet Tran-Khac, Jean-Philippe Jenny

2023, 144 p.

Les virus marins

Simple parasites ou acteurs majeurs des écosystèmes aquatiques ?

Stéphan Jacquet, Anne-Claire Baudoux, Yves Desdevises,

Soizick F. Le Guyader

2023, 110 p.

Le moustique,

Ennemi public n° 1 ?

Sylvie Lecollinet, Didier Fontenille, Nonito Pagès, Anna-Bella Failloux

2022, 168 p.

Feux de végétation

Comprendre leur diversité et leur évolution

Thomas Curt, Christelle Hély, Renaud Barbero, Jean-Luc Dupuy,

Florent Mouillot, Julien Ruffault

2022, 136 p.

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier de l'Ifremer
pour en permettre une diffusion large et ouverte.

Cet ouvrage est diffusé sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2024

ISBN papier : 978-2-7592-3781-4

ISBN PDF : 978-2-7592-3782-1

ISBN epub : 978-2-7592-3783-8

ISSN : 2267-3032

Pour citer cet ouvrage : Pernet F., Gazeau F., 2024. *L'acidification des océans :
quels effets ? quelles solutions ?*, Versailles : Éditions Quæ, 124 p.

*Toutes les références numériques et liens hypertextes mentionnés dans cet
ouvrage ont été vérifiés et étaient actifs à la date du 09 octobre 2023.*

Sommaire

Introduction	
Pourquoi un ouvrage sur l'acidification des océans ?	5
Qu'est-ce que l'acidification des océans ?	7
Des machines, des combustibles fossiles et des hommes	8
L'effet de serre et le CO ₂	8
Chauffe, Marcel !	11
Le devenir du CO ₂	11
Depuis quand parle-t-on d'acidification des océans ?	16
L'acidité, tout court !	16
Comment mesure-t-on le pH ?	17
Comment mesure-t-on les autres paramètres de la chimie des carbonates ?	18
Surveillance du pH et émergence du terme d'acidification des océans	19
La prise de conscience scientifique	20
La prise de conscience publique	21
Comment l'acidité des océans évolue-t-elle ?	22
Quelle est l'ampleur de la baisse du pH depuis la révolution industrielle ?	22
Quelles valeurs de pH attend-on à l'horizon 2100 ?	22
L'océan a-t-il déjà été acidifié ?	25
La période actuelle a-t-elle un équivalent dans le passé géologique ?	31
L'acidification des océans est-elle un phénomène homogène à l'échelle de l'océan global ?	33
Comment le pH et les paramètres des carbonates varient-ils dans l'océan ?	34
Quelles sont les variations du pH dans le temps ?	38
Comment a évolué le pH dans les différentes régions de l'océan ?	39
Comment va évoluer le pH dans les différentes régions de l'océan ?	40
Quels sont les impacts biologiques de l'acidification ?	42
Impacts physiologiques d'un enrichissement en CO ₂	42
Tolérance des animaux à un enrichissement en CO ₂	43
Impacts de l'acidification des océans sur les organismes calcifiants	45
Les stades larvaires plus sensibles que les juvéniles et les adultes	50
Impacts sur le comportement	51
Des réponses contrastées selon les espèces	52
Les organismes photosynthétiques, pas forcément gagnants dans un monde riche en CO ₂	55



Comment les organismes compensent-ils les effets de l'acidification et à quel coût ?	56
Les organismes marins peuvent-ils « s'adapter » à l'acidification ? ..	59
Qu'est-ce que l'adaptation ?	59
Acclimatation <i>versus</i> adaptation	60
L'adaptation est possible ; c'est une question de temps !	62
Comment étudier la plasticité et l'adaptation des organismes marins à l'acidification des océans ?	63
Pouvons-nous « promouvoir » l'adaptation évolutive ?	67
Comment l'acidification des océans nous affecte-t-elle ?	69
Notions de services écosystémiques	69
L'exploitation des ressources marines	70
Aurons-nous des huîtres en 2100 ?	78
Comment l'acidification interagit-elle avec les autres facteurs du dérèglement climatique ?	79
Tout bouge !	79
L'océan en surchauffe	79
La température gouverne la distribution des espèces	80
Courage, fuyons !	82
Les canicules marines	83
Je respire, donc je suis !	85
En quoi le réchauffement et la désoxygénation des océans sont-ils liés ?	87
Quelques effets de l'appauvrissement en oxygène	88
Acidification, réchauffement et désoxygénation : un trio mortel ?	89
Comment agir ?	94
Atténuation <i>versus</i> adaptation	94
Baisser nos émissions de gaz à effet de serre	94
De la main verte à la main bleue : végétaliser les océans	95
Renforcer l'alcalinité des océans	100
Les limites de la connaissance	104
Quelles perspectives ?	105
Renforcer l'observation	105
Élargir les échelles d'expérimentation	107
Évaluer et mettre en œuvre les stratégies d'atténuation et d'adaptation : le chantier du siècle	108
Protection, conservation et restauration : des mesures de lutte sans regret fondée sur la nature	109
Remerciements	110
Sigles et acronymes	111
Références bibliographiques	112

Introduction

Pourquoi un ouvrage sur l'acidification des océans ?

Le dérèglement climatique d'origine humaine est aujourd'hui un fait avéré, qui ne fait plus de doute dans la communauté scientifique. Vagues de chaleur et canicules à répétition, sécheresses et inondations, tempêtes et ouragans de puissance sans précédent, sont des manifestations actuelles de ce changement climatique en cours, où les événements exceptionnels deviennent de plus en plus fréquents. La combustion croissante de composés d'origine fossile, tels que le charbon, le gaz et le pétrole, ainsi que la déforestation au profit de l'agriculture ou de l'urbanisation, ont pour effet d'accroître la concentration en gaz à effet de serre dans l'atmosphère et ainsi de réchauffer la planète. Parmi les gaz à effet de serre issus de cette combustion, le dioxyde de carbone (CO_2) est, de loin, le plus abondant.

Le dérèglement climatique n'est pas l'unique conséquence de l'augmentation de la concentration de CO_2 atmosphérique. En effet, celui-ci est en partie absorbé par les océans où il se transforme en acide carbonique et provoque « l'acidification des océans ». Ce phénomène a véritablement émergé dans la littérature scientifique au début des années 2000, au point de devenir l'un des sujets les plus étudiés des sciences marines ces vingt dernières années. De par ses effets sur la chimie de l'eau, l'acidification des océans a des conséquences multiples sur le monde marin et ses habitants, et, par conséquent, sur les ressources biologiques dont nous dépendons pour vivre.

Toutefois, l'acidification des océans, souvent définie comme « l'autre problème du CO_2 » en référence au réchauffement, reste très peu connue du grand public. Les rares fois où les médias évoquent ce phénomène, c'est pour savoir si nous continuerons à consommer des huîtres en 2100 ! Même si cette question est pertinente car elle suggère que ces animaux sont



sensibles à l'acidification, elle mérite être considérablement élargie. Autrement dit, l'idée est d'appréhender non seulement le monde *dont on vit* mais aussi celui *où l'on vit* afin de faire face avec lucidité et pragmatisme au nouveau régime climatique¹.

L'objectif de cet ouvrage est d'envisager l'acidification des océans dans sa globalité en répondant à dix questions simples. Ainsi seront passés en revue : les fondements biogéochimiques de l'acidification ; les évolutions passées, en cours et à venir ; les impacts sur les organismes, sur les écosystèmes marins et sur l'homme ; enfin seront abordées les possibilités de remédiation et les perspectives scientifiques.

La problématique de l'acidification des océans est transdisciplinaire et trouve ses réponses dans la biogéochimie, la biologie et l'écologie marine, l'évolution, l'aquaculture et l'halieutique, ainsi que dans l'économie et la sociologie. Puisse cet ouvrage rendre accessible au plus grand nombre l'ampleur de ce phénomène méconnu et pourtant essentiel à la compréhension des changements à venir.

1. *Mémo sur la nouvelle classe écologique*, de Bruno Latour et Nikolaj Schultz (La Découverte, coll. Les Empêcheurs de penser en rond, 96 p.).



QU'EST-CE QUE L'ACIDIFICATION DES OCÉANS ?

L'influence de l'homme sur l'environnement est une réalité qui remonte à l'origine des hominidés, il y a près de 3 millions d'années. Les activités de chasse des chasseurs-cueilleurs du Paléolithique ont entraîné la disparition de nombreuses espèces animales. Parmi les exemples les plus emblématiques figurent les extinctions de la mégafaune de la dernière période glaciaire, allant du mammoth laineux du nord de l'Eurasie aux wombats géants d'Australie.

L'avènement de la sédentarisation et de l'agriculture il y a 10 000 à 12 000 ans renforce l'influence de l'homme sur son environnement. Pendant cette période, l'homme intensifie l'exploitation des ressources naturelles et transforme les paysages par le défrichage des forêts et le développement de l'irrigation. Toutefois, les humains préindustriels n'avaient pas la capacité technologique ou organisationnelle nécessaire pour rivaliser ou dominer les grandes forces de la nature. Leurs impacts sont restés largement locaux et transitoires, bien dans les limites de la variabilité naturelle de l'environnement (Steffen *et al.*, 2007).

À partir du XVIII^e siècle, l'industrialisation a fait de l'humanité une véritable force géologique et morphologique, comme l'ont reconnu très tôt un certain nombre de scientifiques. Par exemple, Stoppani en 1873 considérait les activités humaines comme « une nouvelle force tellurique dont la puissance et l'universalité peuvent être comparées aux plus grandes forces de la Terre » (cité par Steffen *et al.*, 2007). Stoppani parlait déjà de l'ère dite « anthropozoïque ». Pourtant, il faudra attendre les années 2000 pour voir apparaître le terme « Anthropocène » en référence à l'époque géologique actuelle marquée par le rôle central de l'humanité sur les grands cycles biogéochimiques des éléments (Crutzen et Stoermer, 2000).

Dans ce chapitre, nous verrons comment la découverte et l'exploitation de vastes quantités d'énergie carbonée enfouies dans le sous-sol terrestre ont induit des transformations profondes au



sein des sociétés humaines, ayant des conséquences majeures sur le cycle du carbone, le climat de la Terre et la chimie de l'océan.

DES MACHINES, DES COMBUSTIBLES FOSSILES ET DES HOMMES

Depuis la révolution industrielle, dont l'origine correspond globalement à l'invention du moteur à explosion par James Watt en 1758, le nombre d'êtres humains peuplant la Terre et leur niveau de richesses a augmenté de façon exponentielle (Steffen *et al.*, 2015). L'utilisation de machines de plus en plus sophistiquées et performantes a décuplé la capacité des êtres humains à produire des biens, à communiquer et à se déplacer, permettant l'émergence de la société de consommation que nous connaissons aujourd'hui.

La prolifération des machines et la généralisation de leur activité à tous les secteurs de production – agriculture, industrie et service – ont été rendues possibles grâce à la découverte de sources d'énergie abondantes et gratuites que sont les combustibles fossiles : charbon, gaz et pétrole. Ces ressources énergétiques naturelles, non renouvelables à nos échelles de temps, ont été formées à partir de plantes et d'animaux ayant vécu il y a plusieurs centaines de millions d'années. Les combustibles fossiles sont des composés riches en carbone qui libèrent une quantité extraordinaire d'énergie lorsqu'ils sont brûlés, en plus du dioxyde de carbone, le fameux « gaz carbonique » ou « CO₂ », que nous connaissons tous.

Ce CO₂ naturellement présent dans l'atmosphère est inerte chimiquement, c'est-à-dire qu'il ne peut pas se dégrader ou réagir avec d'autres composés pour se transformer. Par conséquent, le CO₂ formé par la combustion d'énergies fossiles nécessaire pour soutenir les activités humaines s'accumule dans l'atmosphère ou s'échange avec les autres compartiments de la planète que sont la terre et les océans.

L'EFFET DE SERRE ET LE CO₂

Le soleil émet de l'énergie en permanence sous forme de lumière visible et de rayons ultraviolets. Une partie de cette énergie est

absorbée par la surface terrestre, ce qui produit de la chaleur. La Terre réémet cette chaleur sous forme de rayonnement infrarouge. Certains gaz atmosphériques, appelés gaz à effet de serre, tels que la vapeur d'eau, le CO_2 , le méthane (CH_4), le protoxyde d'azote (N_2O) et l'ozone (O_3), absorbent une partie du rayonnement infrarouge. L'absorption du rayonnement infrarouge par ces gaz atmosphériques a pour effet de piéger la chaleur dans l'atmosphère et d'augmenter la température de la planète : c'est l'effet de serre. Sans effet de serre, la température moyenne du globe serait de $-18\text{ }^\circ\text{C}$ au lieu de $15\text{ }^\circ\text{C}$ aujourd'hui.

Les activités humaines produisent d'importantes quantités de gaz à effet de serre, principalement sous forme CO_2 , ce qui augmente la quantité de chaleur à la surface de la Terre et provoque le dérèglement climatique. Malgré la volonté affichée des gouvernements, les émissions de CO_2 sont en augmentation soutenue depuis des décennies, passant de 2 milliards de tonnes de CO_2 en 1900, à 6 milliards en 1950 et à plus de 37 milliards en 2022, soit une multiplication par 20 en un peu plus d'un siècle². Nos émissions de gaz à effet de serre n'ont jamais diminué d'une année sur l'autre depuis les vingt dernières années, sauf à l'occasion de la crise financière de 2008 et de la pandémie de COVID-19 en 2020.

Avant l'ère industrielle, la concentration de CO_2 dans l'atmosphère était d'environ 280 parties par million (ppm), soit 0,028 % des gaz contenus dans l'atmosphère. Depuis lors, elle a dépassé 400 ppm en 2013. La concentration en CO_2 dans l'atmosphère est actuellement suivie sur de nombreux sites à l'échelle mondiale, mais une série de mesures démarrée dans les années 1950 sur le volcan Mauna Loa à Hawaï aux États-Unis fait office de référence (figure 1). Au moment d'écrire ces quelques lignes (août 2023), la concentration en CO_2 sur ce site est de 419,68 ppm³.

L'analyse de la composition de carottes de glace extraites de la calotte polaire de l'Antarctique fournit des informations sur le climat et la composition de l'atmosphère des temps passés jusqu'à

2. https://robbieandrew.github.io/GCB2022/PNG/s11_2022_FossilFuel_and_Cement_emissions_1990.png

3. <https://keelingcurve.ucsd.edu>

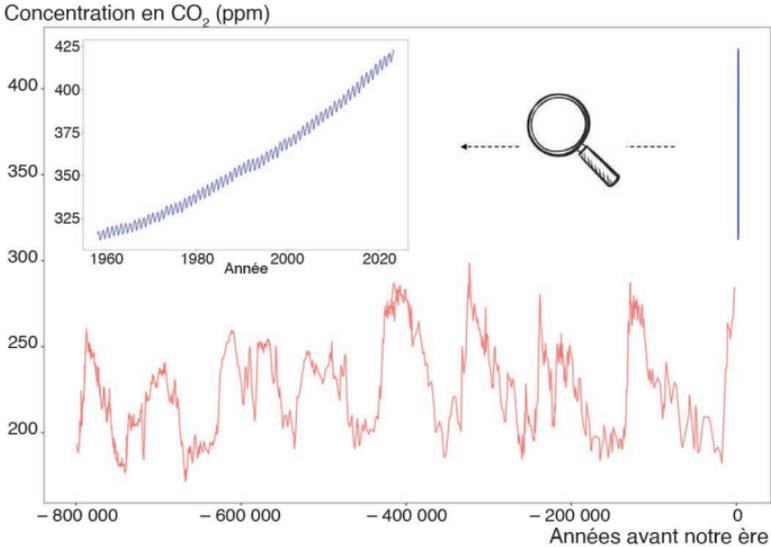


Figure 1. Évolution de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère depuis 800 000 ans.

Les concentrations en CO₂ sont soit estimées à partir de l'analyse de bulles d'air emprisonnées dans de la glace prélevée en Antarctique (en rouge ; <https://www.ncei.noaa.gov/access/paleo-search/study/17975>), soit mesurées depuis la fin des années 1950 au volcan Mauna Loa à Hawaï (en bleu, sur la droite et agrandies sur le graphique inséré à gauche : <https://keelingcurve.ucsd.edu>).

environ 800 000 ans (figure 1 ; Lüthi *et al.*, 2008). L'analyse de la concentration en CO₂ dans les bulles d'air emprisonnées dans ces carottes de glace à différentes profondeurs (jusqu'à 3 600 m) permet en effet d'évaluer la concentration atmosphérique au moment de la formation de ces glaces plus ou moins vieilles, et de remonter ainsi dans le temps (figure 1). Ces archives glaciaires du climat indiquent que les concentrations de CO₂ ont varié périodiquement entre environ 180 et 280 ppm, correspondant respectivement à des épisodes glaciaires et interglaciaires. Ces analyses montrent, par ailleurs, que les concentrations de CO₂ atmosphérique actuelles et leur taux d'augmentation depuis 1950 sont sans précédent historique.

CHAUFFE, MARCEL !

L'augmentation de la température de surface du globe observée depuis des décennies ne laisse plus véritablement de place au doute. Selon l'Organisation météorologique mondiale, chaque décennie est plus chaude que la précédente depuis les années 1980. La température moyenne sur la planète en 2022 était supérieure d'environ 1,15 °C à sa valeur préindustrielle (période comprise entre 1850 et 1900), et les huit dernières années (2015-2022) sont les plus chaudes jamais enregistrées dans le monde⁴. Bien qu'il soit toujours difficile d'établir des liens de causes à effets, le Groupe intergouvernemental d'experts sur le climat (GIEC, IPCC en anglais) réitère de manière univoque dans son dernier rapport de synthèse que le réchauffement climatique est bien causé par les émissions de gaz à effet de serre liées aux activités humaines (IPCC, 2023). Les médias s'étant largement approprié le sujet ces dernières années, il en résulte une prise de conscience collective du phénomène et de ses conséquences.

LE DEVENIR DU CO₂

Plus de la moitié du CO₂ émis dans l'atmosphère par les activités humaines est captée par les compartiments terrestres et océaniques, ce qui limite considérablement l'augmentation de l'effet de serre et le réchauffement planétaire. Les végétaux terrestres consomment du CO₂ pour former de la matière organique à partir de l'énergie fournie par le rayonnement solaire et libèrent de l'oxygène. C'est le processus de photosynthèse. Le Global Carbon Project⁵, qui évalue chaque année les émissions anthropiques de CO₂ et leur redistribution, estime que la biosphère terrestre a capté environ 12,8 milliards de tonnes de CO₂, soit 31,4 % des émissions liées aux activités humaines en 2021 (Friedlingstein *et al.*, 2022).

D'autre part, environ 25 % du CO₂ atmosphérique se dissout dans l'eau de mer et se retrouve exporté vers les profondeurs grâce à

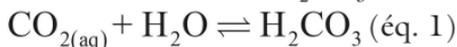
4. Communiqué de presse du 12 janvier 2023, disponible sur le site de l'OMM.

5. <https://www.globalcarbonproject.org/carbonbudget/>

des processus biologiques et physiques. À la surface de l'océan, le CO_2 dissous est capté par le phytoplancton et transformé en matière organique qui finit par couler vers les couches profondes, loin de l'atmosphère. D'autre part, le CO_2 dissous est transporté par les courants de la surface vers le fond grâce à la circulation thermohaline, qui brasse les eaux à l'échelle du globe, à la surface et dans les grandes profondeurs. La circulation thermohaline est engendrée par les différences de densité de l'eau de mer dépendant de la température et de la salinité, d'où le terme de « *thermo* » pour température et « *halin* » pour salinité. Aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord, l'eau de surface se refroidit, ce qui augmente sa densité. Cette eau devenue plus dense, donc plus lourde que les couches inférieures, plonge vers les profondeurs, entraînant avec elle le CO_2 qu'elle a échangé avec l'atmosphère en surface. Le CO_2 ainsi exporté vers le fond poursuit sa route dans les couches profondes de l'océan vers le Sud suivant la circulation thermohaline, et se retrouve temporairement soustrait des échanges avec l'atmosphère. On estime qu'il faut environ 1 000 à 1 500 ans pour qu'une molécule d'eau boucle ce circuit en entier. Par conséquent, ces eaux finissent par remonter en surface et échanger le CO_2 avec l'atmosphère. En attendant, la pompe à carbone océanique a ainsi permis de stocker environ 10,5 milliards de tonnes de CO_2 , soit 26,2 % de nos émissions en 2021 (Friedlingstein *et al.*, 2022).

Lorsque le CO_2 se dissout dans l'eau de mer, c'est toute la chimie du carbone inorganique dissous qui est altérée. Le carbone inorganique dissous, ou DIC pour « *dissolved inorganic carbon* » comprend le CO_2 , les ions bicarbonate (HCO_3^-) et les ions carbonate (CO_3^{2-}). Les réactions chimiques qui découlent de la dissolution du CO_2 sont relativement complexes et seront seulement brièvement décrites ici (pour plus d'information, voir Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001).

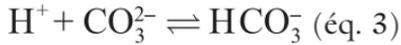
Une partie du CO_2 absorbé par l'océan réagit avec l'eau (H_2O) pour former de l'acide carbonique (H_2CO_3), suivant la réaction :



L'acide carbonique est instable dans l'eau et se dissocie rapidement en ions hydrogène (ou protons H^+) et en ions bicarbonate (HCO_3^-) :



Une partie des protons libérés par l'acide carbonique peut réagir avec les ions carbonate (CO_3^{2-}) pour former à nouveau des ions bicarbonate :



Comme la production d'ions hydrogène entraîne une augmentation de l'acidité, la conséquence de l'absorption du CO_2 anthropogénique par les océans a été nommée « acidification des océans ».

Le pH, ou potentiel hydrogène, est la mesure de l'acidité sur une échelle comprise entre 0 et 14, calculée à partir de la concentration en protons ($\text{pH} = -\log[\text{H}^+]$). L'échelle de mesure du pH est logarithmique, c'est-à-dire qu'un écart d'une unité indique une division ou une multiplication de la concentration en protons par dix. Un liquide est qualifié d'acide ou de basique lorsque le pH est respectivement inférieur ou supérieur à 7, la valeur de pH dite neutre qui caractérise l'eau pure. L'océan de surface est légèrement basique avec un pH moyen de 8,1. La diminution projetée dans les siècles à venir n'entraînera pas l'océan de surface en dessous de la neutralité. L'océan ne deviendra pas acide à proprement parler, il ne se transformera pas en jus de citron ! L'acidification des océans consiste en un déplacement du pH vers le pôle acide sans pour autant l'atteindre.

Les équations précédentes montrent bien que l'absorption du CO_2 par les océans ne se résume pas à une simple augmentation de son acidité. Tout d'abord, l'ajout de CO_2 conduit à une augmentation de la concentration de carbone inorganique dissous. D'autre part, il s'ensuit une augmentation des ions bicarbonate et une baisse des ions carbonate. Ces changements sont illustrés sur la figure 2 qui représente les proportions relatives de chaque espèce moléculaire de carbone inorganique dissous en fonction du pH. À la surface de l'océan, le carbone inorganique dissous est composé à 87,6 % d'ions bicarbonate, 11,9 % d'ions carbonate et 0,5 % de CO_2 à une température de 25 °C, une salinité de 35 et un niveau de pH de 8,1. Lorsque le pH diminue – l'acidité augmente –, cet équilibre se déplace vers la gauche du graphique, avec plus d'ions bicarbonate, plus de CO_2 , et moins d'ions carbonate.

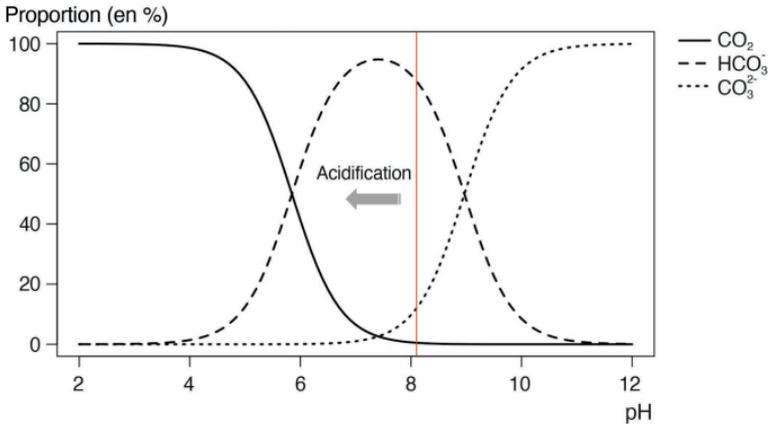


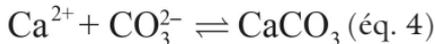
Figure 2. Graphique Bjerrum montrant la contribution relative du dioxyde de carbone (CO_2), des ions bicarbonate (HCO_3^-) et des ions carbonate (CO_3^{2-}) au carbone inorganique dissous (DIC) contenu dans l'eau de mer, en fonction du pH.

La ligne verticale rouge représente le pH moyen de l'océan de surface actuel.

Dans cet exemple, la température est fixée à 15 °C et la salinité à 35.

Le graphique a été réalisé à partir de la fonction Bjerrum du package R « seacarb » (Gattuso et al., 2023).

Toutes ces modifications de la chimie de l'eau de mer ont des répercussions sur les organismes marins que nous détaillerons dans le chapitre 5. En particulier, la baisse des ions carbonate est problématique pour les organismes calcifiants, tels que les coraux et les mollusques qui utilisent ce composé avec le calcium (Ca^{2+}) pour produire le carbonate de calcium (CaCO_3 ou calcaire), l'élément constitutif de leur coquille ou squelette. Ce processus appelé « calcification » ou « biominéralisation » se résume à l'équation chimique suivante :



Compte tenu de l'équilibre existant entre les différentes espèces de carbone inorganique dissous dans l'eau de mer, l'équation bilan de la calcification et de son inverse, la dissolution, s'écrit de la manière suivante :



Ainsi, la calcification consomme des ions bicarbonate et produit du CO_2 alors que la dissolution du calcaire produit des ions bicarbonate et consomme du CO_2 . Ces modifications engendrées impliquent donc une diminution de pH lorsque la calcification est privilégiée et une augmentation lorsque la dissolution domine.

La capacité des organismes à précipiter du calcaire est dépendante du degré de saturation de l'eau de mer au regard du carbonate de calcium, appelé « taux de saturation » et exprimé par la lettre grecque oméga (Ω). Lorsque celui-ci est supérieur à 1, le carbonate de calcium a tendance à précipiter, c'est-à-dire à former une molécule solide. À l'inverse, lorsque le taux de saturation de l'eau est inférieur à 1, le carbonate de calcium tend à se dissoudre. L'état de saturation de l'eau de mer (Ω) se calcule à partir de l'équation suivante :

$$\Omega = \frac{[Ca^{2+}][CO_3^{2-}]}{[Ca^{2+}]_{sat}[CO_3^{2-}]_{sat}} \quad (\text{éq. 6})$$

L'état de saturation est donc défini comme le rapport entre les concentrations de calcium et d'ions carbonate observées et celles attendues lorsque la solution est à saturation (*sat*). Par conséquent, l'acidification des océans conduit à une baisse des taux de saturation, au point de favoriser dans certaines régions la dissolution des structures calcaires plutôt que leur précipitation.

Ainsi, l'absorption du CO_2 atmosphérique d'origine humaine par les océans entraîne une série de modifications chimiques englobées sous le terme d'« acidification des océans » avec des conséquences potentielles pour la vie marine. La prise de conscience de cet « autre problème du CO_2 » a été plus tardive que pour le réchauffement climatique.



DEPUIS QUAND PARLE-T-ON D'ACIDIFICATION DES OCÉANS ?

La découverte de l'acidification des océans est étroitement liée à la récente compréhension des principes chimiques de l'acidité et à la mise au point d'outils de mesure précis de ce paramètre.

L'ACIDITÉ, TOUT COURT !

La première théorie de l'acidité est à attribuer au chimiste français Antoine Lavoisier, qui à la fin du XVIII^e siècle définit un acide comme un composé contenant de l'oxygène. Cette théorie inexacte sera corrigée un siècle plus tard par Svante August Arrhenius, selon lequel un acide est une substance qui, lorsque mise en solution aqueuse, libère des ions hydrogène ou proton (H^+), alors qu'une base est une substance qui, lorsque mise en solution aqueuse, libère des ions hydroxyde (OH^-). Le chimiste suédois, récipiendaire du prix Nobel et par ailleurs précurseur de la compréhension de l'effet de serre, étendra le concept d'acidité au dioxyde de carbone (CO_2) qui forme de l'acide carbonique (H_2CO_3) en réagissant avec les molécules d'eau (éq. 1, chapitre 1, p. 12). Les travaux d'Arrhenius ont établi les bases de la compréhension du CO_2 en tant qu'acide et de son impact sur les équilibres chimiques dans divers systèmes aqueux, y compris l'eau de mer.

La notion de pH ou « potentiel hydrogène » a été introduite comme une mesure quantitative de l'acidité d'une solution en 1909 par le biochimiste Søren Peter Lauritz Sørensen. Les premières mesures du pH de l'eau de mer remontent à cette période. Néanmoins, ces mesures anciennes ne sont pas utilisables pour étudier des tendances d'acidification car elles sont trop rares et pas toujours fiables.

COMMENT MESURE-T-ON LE PH ?

Depuis le début du xx^e siècle, le pH de l'eau de mer est mesuré à l'aide d'électrodes en verre. Leur principe de fonctionnement repose sur la différence de concentration en ions oxonium (H_3O^+) existant de part et d'autre d'une membrane de verre très fine (environ 0,1 mm), qui génère un potentiel électrique, appelé « potentiel de membrane ». Celui-ci est proportionnel au pH de la solution aqueuse dans laquelle l'électrode est plongée. Cette technique de mesure, toujours utilisée de nos jours, plutôt dans le cadre d'études expérimentales en laboratoire, est associée à des incertitudes trop importantes (0,02 unité pH) pour permettre d'estimer des variations interannuelles de pH dans les océans qui sont de l'ordre de quelques millièmes d'unités pH.

Une méthode par spectrophotométrie⁶ utilisant un colorant spécifique, le pourpre de m-crésol, a été proposée pour la première fois en 1988 (Byrne *et al.*, 1988). La couleur de l'échantillon mélangé au m-crésol passe du jaune au violet lorsque le pH varie entre 7,4 et 9,0. La mesure du pH par spectrophotométrie est beaucoup plus précise que celle obtenue par les électrodes de verre et permet d'atteindre des incertitudes de l'ordre de 0,003 unité pH, rendant ainsi possible la quantification de la diminution du pH de l'océan en cours.

À partir des années 2000, des capteurs autonomes ont été développés pour être installés sur des bouées instrumentées dans l'océan et mesurer le pH à haute fréquence sans nécessiter de se rendre sur place et de prendre des échantillons à mesurer au laboratoire. Les capteurs ISFET (pour « *Ion-Sensitive Field Effect Transistor* ») utilisent un transistor à effet de champ sensible aux ions. Lorsque les protons H^+ se lient à la surface du transistor, ils modifient sa conductivité et génèrent un signal de pH. Une autre technique consiste à combiner un préleveur d'eau à une mesure

6. Un spectrophotomètre permet de déterminer la concentration d'une espèce chimique dans une solution (dans le cas du pH, les protons H^+). Pour ce faire, l'appareil mesure l'intensité de la lumière qui passe à travers un échantillon à une longueur d'onde donnée. Plus précisément, le spectrophotomètre mesure une absorbance, c'est-à-dire la part du rayonnement lumineux qui a été absorbée par l'échantillon. Plus l'absorbance est élevée, plus la concentration est forte.



par spectrophotométrie. L'idée est de prélever l'échantillon d'eau automatiquement à intervalles de temps réguliers à l'aide d'une petite pompe programmable, d'injecter le colorant dans l'échantillon et de mesurer son absorbance afin de déterminer le pH⁷.

Les développements technologiques récents ont permis de miniaturiser les capteurs pH et de les incorporer à des engins autonomes, tels que les flotteurs-profileurs ARGO, déployés dans l'océan depuis trente ans pour mesurer la salinité et la température. Plusieurs milliers de flotteurs dérivent dans tous les océans du globe pour mesurer ces paramètres en continu. Pour le moment, très peu de flotteurs sont équipés de capteur pH, mais les développements en cours sont très prometteurs et permettront, dans un futur proche, d'augmenter de manière spectaculaire la résolution spatiale et temporelle des mesures de pH dans l'océan.

Enfin, notons qu'à défaut d'être mesuré, le pH peut être calculé à partir de la mesure de deux autres paramètres de la chimie des carbonates. En effet, le système carbonaté peut être décrit par six paramètres : carbone inorganique dissous total, alcalinité totale (TA ou A_T), et les concentrations de CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-} , et H^+ . Ces six paramètres étant reliés entre eux par quatre équations, la mesure de deux paramètres permet de résoudre l'ensemble du système (Zeebe et Wolf-Gladrow, 2001).

COMMENT MESURE-T-ON LES AUTRES PARAMÈTRES DE LA CHIMIE DES CARBONATES ?

Les paramètres de la chimie des carbonates qui peuvent être mesurés en laboratoire sont l'alcalinité totale, le carbone inorganique dissous et la concentration en CO_2 , que l'on appelle plus précisément pression partielle de CO_2 ($p\text{CO}_2$).

L'alcalinité totale de l'eau de mer est une mesure de sa capacité à neutraliser des protons et ainsi à résister aux changements de pH. Elle repose donc sur des bases faibles présentes dans l'eau qui peuvent accepter ces protons. Elles sont en grande partie représentées par les ions bicarbonate (HCO_3^-) et les ions carbonate

7. <http://www.sunburstensors.com/products/oceanographic-ph-sensor.html>

(CO_3^{2-}). La mesure de l'alcalinité totale se fait par ajout d'une solution d'acide fort (généralement de l'acide chlorhydrique) de concentration connue. Le principe consiste à ajouter de l'acide jusqu'à ce que toutes les bases faibles aient disparu. Cela se détecte graphiquement par une chute rapide du pH, les protons ajoutés par l'acide fort ne pouvant plus être neutralisés par les bases faibles. L'alcalinité totale est ainsi proportionnelle à la quantité d'acide ajoutée nécessaire à l'obtention de ce point de bascule.

Il existe plusieurs techniques pour analyser les concentrations d'un échantillon d'eau de mer en carbone inorganique dissous. Elles reposent toutes sur le même principe, qui consiste aussi à ajouter un acide fort pour convertir les ions bicarbonate et carbonate en CO_2 . Les techniques pour quantifier la quantité de CO_2 présente dans l'échantillon diffèrent ensuite suivant les méthodes employées, mais une des plus courantes est de se baser sur le principe de l'effet de serre : le CO_2 absorbe les rayons infrarouges. Il suffit donc de transporter le CO_2 produit avec un gaz inerte (qui n'absorbe pas les infrarouges) vers un analyseur qui mesurera l'absorption des rayons infrarouges par le CO_2 .

Finalement, la technique principale utilisée pour mesurer la pression partielle de CO_2 dans l'eau est d'équilibrer par bullage un volume d'air avec un échantillon d'eau de mer. Cet air, dont la concentration initiale en CO_2 est connue (il est possible également d'utiliser de l'air sans CO_2 par piégeage du CO_2 avec un absorbant, la chaux généralement), est ensuite envoyé vers un analyseur infrarouge pour la détermination précise de la concentration en CO_2 .

SURVEILLANCE DU PH ET ÉMERGENCE DU TERME D'ACIDIFICATION DES OCÉANS

Les premiers suivis fiables du pH et de la chimie des carbonates ont débuté dans les années 1980. À cette époque, l'attention était principalement portée sur le rôle des océans en tant que puits de carbone et non sur les évolutions à long terme du pH marin. C'est à la fin des années 1990 et au début des années 2000 qu'une poignée d'études scientifiques évoquent explicitement les effets d'un enrichissement en CO_2 de l'océan sur les organismes marins calcifiants. Le terme « acidification des océans » sera introduit et

popularisé en 2003 par Caldeira et Wickett, qui vont jusqu'à proposer une projection à l'horizon 2300 (Caldeira et Wickett, 2003).

LA PRISE DE CONSCIENCE SCIENTIFIQUE

Les trois premiers rapports du GIEC, parus en 1990, 1995 et 2001, ne font pas mention du terme « acidification des océans ». Il faudra attendre la publication du 4^e rapport, en 2007, pour le voir apparaître : « La fixation du carbone anthropique émis depuis 1750 a abaissé le pH des océans de 0,1 unité en moyenne. La hausse de la concentration atmosphérique de CO₂ a accentué encore l'acidité du milieu marin. Selon les projections fondées sur différents scénarios socio-économiques, le pH moyen des océans en surface devrait baisser de 0,14 à 0,35 unité au cours du XXI^e siècle. Les effets sur la biosphère marine ne sont pas connus à ce jour, mais on pense que le phénomène aura une incidence néfaste sur les testacés⁸ et crustacés marins et sur les espèces qui en sont tributaires » (IPCC, 2007).

Entre-temps, le premier symposium sur l'océan dans un monde riche en CO₂ s'est tenu à Paris en 2004, parrainé par le Comité scientifique pour la recherche océanique (SCOR) et la Commission océanographique intergouvernementale (COI). L'objectif de ce colloque était de rassembler les experts internationaux afin de discuter des avancées scientifiques et des impacts de l'acidification des océans sur les écosystèmes marins. Depuis cette première initiative, ce symposium s'est tenu tous les quatre ans, l'édition la plus récente ayant eu lieu en 2022 à Lima, au Pérou.

Ces symposiums ont été importants à plusieurs titres. Suite au deuxième symposium (2008, à Monaco) est parue la Déclaration de Monaco⁹, signées par 155 scientifiques de 26 nations, qui appellent à réduire les émissions de CO₂ pour protéger les océans des effets néfastes de l'acidification. En 2012, le troisième symposium (Monterey, aux États-Unis) a produit un résumé de l'état des connaissances sur l'acidification des océans à l'attention des

8. Se dit d'un animal muni d'une coquille.

9. <https://www.iaea.org/sites/default/files/monacodecl061008.pdf>

décideurs¹⁰. Enfin, ces symposiums ont contribué au développement d'initiatives internationales telles que le Centre de coordination internationale sur l'acidification des océans (OA-ICC) ou le réseau global d'observation de l'acidification des océans (GOA-ON) en 2011-2012 pour promouvoir la coordination de la recherche et la sensibilisation de la société à l'acidification des océans.

Ainsi, l'acidification des océans est devenue un domaine de recherche actif et un sujet de préoccupation mondiale. Depuis les premières expérimentations en laboratoire sur les effets de l'acidification sur les organismes marins à la fin des années 1990, l'intérêt pour ce sujet qui a émergé des chimistes et des physiologistes touchera progressivement les écologistes, les biogéochimistes, les paléontologues et les économistes – et augmentera de façon exponentielle ces dernières années, avec une multiplication par plus de cinquante du nombre de publications entre 2003 et 2023.

LA PRISE DE CONSCIENCE PUBLIQUE

Malgré ces avancées majeures dans la communauté scientifique, la prise de conscience publique reste très en retrait par rapport à d'autres préoccupations environnementales. En effet, alors que la sensibilisation des populations au changement climatique est désormais presque universelle, une étude britannique a montré que seulement 20 % des personnes interrogées sur un échantillon représentatif de 2 500 individus entre 2013 et 2014 avaient déjà entendu parler de l'acidification des océans (Capstick *et al.*, 2016). Des études plus récentes suggèrent que cette situation évolue peu, à la fois dans le grand public et au niveau des gouvernements (Gallo *et al.*, 2017 ; Tiller *et al.*, 2019 ; Insinga *et al.*, 2022), et ce malgré la publication du 5^e rapport de synthèse du GIEC qui évoque en détail l'acidification des océans et ses impacts sur les écosystèmes marins (IPCC, 2014). Puisse le rapport spécial sur les océans et la cryosphère publié par le GIEC en 2019 (IPCC, 2019) favoriser cette prise de conscience collective.

10. http://www.igbp.net/download/18.950c2fa1495db7081cc8/1415978852241/Ocean_Acidification2013-french.pdf



COMMENT L'ACIDITÉ DES OCÉANS ÉVOLUE-T-ELLE ?

La définition du concept d'acidité et la mise au point d'outils de mesure précis du pH ont permis de montrer que les océans sont en train de s'acidifier. Mais quelle est l'ampleur de cette acidification ? Quelles sont les trajectoires d'évolution futures de l'acidification des océans ? En quoi les évolutions actuelles et les projections à venir se comparent-elles aux variations passées ? C'est ce que nous allons voir maintenant.

QUELLE EST L'AMPLEUR DE LA BAISSÉ DU PH DEPUIS LA RÉVOLUTION INDUSTRIELLE ?

Entre 1960 et 2020, l'océan a absorbé une quantité croissante de CO_2 atmosphérique, passant de 1 à 3 Gt C an^{-1} (G pour giga = 1 milliard), provoquant une baisse du pH significative¹¹. Les séries de mesure sur le terrain couvrant des périodes de plus de 15 ans montrent une diminution de l'ordre de 0,017-0,027 unité pH par décennie (figure 3). Ces diminutions locales sont confirmées par les estimations du pH de l'océan global. Selon ces estimations, l'acidification des océans s'accélère. Depuis les années 1960, le pH diminue de 0,013 à 0,022 unité par décennie contre seulement 0,003 unité par décennie pour la période 1850-1900 (figure 4). Depuis la révolution industrielle, le pH moyen de l'océan aurait donc diminué de 8,16 à 8,05 (- 0,1 unité pH) soit une augmentation de l'acidité de 30 %.

QUELLES VALEURS DE PH ATTEND-ON À L'HORIZON 2100 ?

Pour répondre à cette question, les chercheurs utilisent des modèles mathématiques qui convertissent les émissions de

11. Global Carbon Project : https://robbicandrew.github.io/GCB2022/PNG/s54_2022_ESSD21_Fig09.png

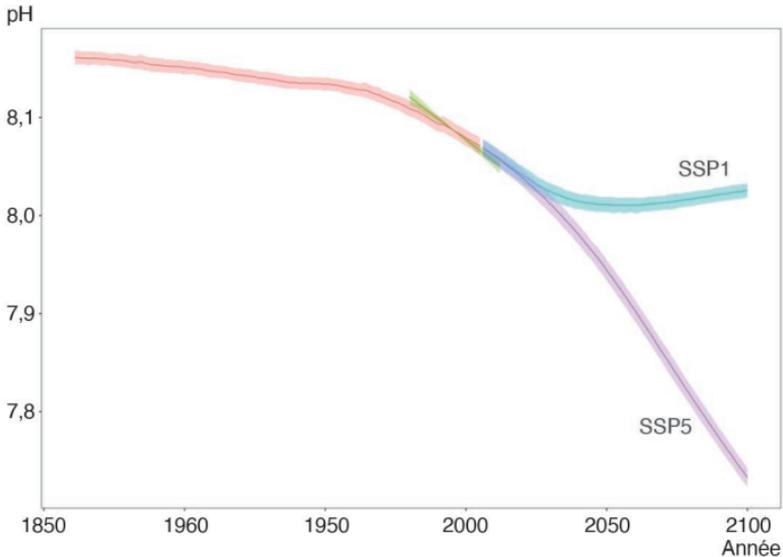


Figure 3. Diminution observée du pH sur les séries de données de plus de 15 ans (en vert), en comparaison de la diminution estimée du pH depuis la révolution industrielle (en orange) et de celles projetées pour la fin du siècle en cours, suivant deux scénarios distincts d'évolution des émissions de CO₂ (SSP1 en turquoise et SSP5 en violet). Les données sont extraites de Kwiatkowski L. et al. (2020).

Le SSP1 représente un scénario que l'on peut qualifier d'optimiste conduisant à un arrêt des émissions de CO₂ dans les toutes prochaines décennies et le SSP5 considère que ces émissions continueront d'augmenter sur le même rythme qu'à l'heure actuelle jusqu'à la fin du siècle. Une définition plus détaillée de ces scénarios est fournie dans le paragraphe suivant.

gaz à effet de serre en concentrations atmosphériques, puis en réchauffement et acidification futurs. Les modèles sont des représentations simplifiées de la planète et des interactions entre les compartiments atmosphère, océans et continents qui agissent sur le climat. Ces modèles reposent sur des scénarios de projections d'émissions de CO₂ anthropique. Avec la parution du sixième rapport d'évaluation du GIEC (IPCC, 2023), les SSP pour « *Shared Socio-economic Pathways* » viennent remplacer les scénarios dits RCP pour « *Representative Concentration Pathways* ».

Les SSP sont les scénarios d'émission sont les plus complexes jamais élaborés, couvrant toute la gamme de projections, allant de



mesures d'atténuation très ambitieuses à une croissance continue et débridée des émissions de CO₂. Le scénario d'atténuation le plus ambitieux a été spécifiquement conçu pour limiter l'augmentation de la température moyenne de la planète à 1,5 °C par rapport aux niveaux préindustriels, tel que fixé par l'Accord de Paris en 2015.

Les SSP représentent des hypothèses de développement socio-économique au cours du siècle à venir, prenant en compte des facteurs tels que la taille de la population, l'éducation, l'urbanisation, le produit intérieur brut¹², la croissance économique, les progrès technologiques, etc. Cinq scénarios ont été créés, chacun avec des hypothèses variables, et utilisés conjointement avec une estimation mise à jour des forçages radiatifs¹³ (et donc du réchauffement planétaire) qui seraient atteints à la fin du siècle.

Ces différents SSP correspondent à des niveaux de forçage radiatif croissants, de 1,9 à 8,5 W m⁻² (W pour watt, l'unité de puissance ou de flux énergétique), les valeurs plus élevées représentant un réchauffement climatique plus important. Dans la terminologie du GIEC, les projections climatiques présentées sur la base de ces scénarios sont donc référencées avec le terme « SSPx-y », *x* correspondant au numéro du SSP et *y* au niveau de forçage radiatif projeté en 2100.

Cinq SSP ont été retenus par le GIEC. Le SSP1 repose sur un développement durable et inclusif, réduisant les inégalités et favorisant une consommation efficiente des ressources. Les émissions de CO₂ diminuent immédiatement jusqu'à devenir nulles à l'horizon 2050-2075, puis négatives par la suite. Ce scénario repose donc sur la capture du CO₂ atmosphérique. Selon

12. Le PIB est l'indicateur économique qui permet de quantifier la valeur totale de la « production de richesse » annuelle effectuée par les agents économiques (ménages, entreprises, administrations publiques) résidant à l'intérieur d'un territoire. Il reflète donc l'activité économique interne d'un pays.

13. On appelle « forçage radiatif » (W m⁻²) du système climatique toute variation de l'énergie transmise à l'ensemble du système Terre-atmosphère, causée par des changements des facteurs de forçage. Il s'agit donc de la différence entre l'énergie radiative reçue et l'énergie radiative émise par un système climatique donné. Positif (plus d'énergie reçue qu'émise), il tend à réchauffer le système. Négatif (plus d'énergie émise que reçue), il tend vers un refroidissement.

ce scénario, l'augmentation de la température est de l'ordre de 1,4 à 1,8 °C en 2100.

Le SSP2 suit les tendances d'émissions observées ces dernières décennies sans changements majeurs, avec une croissance économique inégale et une attention limitée à la durabilité. Les émissions de CO₂ diminuent seulement à partir de 2050 et le réchauffement est limité à 2,7 °C à l'horizon 2100.

Le SSP3 mise sur la montée du nationalisme et de la compétitivité régionale, avec une croissance économique lente et une dégradation environnementale variable. Le SSP4 montre une augmentation des inégalités, une fragmentation sociale et des politiques environnementales axées sur les enjeux locaux. Enfin, le SSP5 se concentre sur le développement basé sur les marchés et l'innovation, avec une croissance économique rapide et une forte exploitation des combustibles fossiles, mais une diminution de la population mondiale. Ces trois derniers scénarios impliquent que les émissions de CO₂ continueront d'augmenter avec un réchauffement compris entre 3,6 et 4,4 °C d'ici la fin du siècle.

Selon ces scénarios, les diminutions de pH projetées pour la fin du siècle sont de 0,16 (SSP1-2,6), 0,26 (SSP2-4.5), 0,35 (SSP3-7.0) et 0,44 (SSP5-8.5) par rapport aux valeurs estimées pour la période 1870-1899. Ces diminutions correspondent respectivement à un niveau moyen de pH de l'océan de surface en 2100 de 8,0, 7,9, 7,81 et 7,72.

À terme, la mise en place de politiques environnementales efficaces ou l'épuisement annoncé des réserves de combustibles fossiles devraient réduire à néant nos émissions de CO₂ dans l'atmosphère et un nouvel équilibre s'établira avec l'océan. Il faudra toutefois des centaines de milliers d'années pour neutraliser le CO₂ que nous aurons émis en quelques centaines d'années.

L'OCÉAN A-T-IL DÉJÀ ÉTÉ ACIDIFIÉ ?

Il ne fait aucun doute que la chimie de l'océan a considérablement varié dans le passé et qu'il a déjà été plus acide qu'aujourd'hui. Mais cela ne veut pas dire grand-chose. Nous verrons qu'un



océan plus « acide » peut être riche en carbonate et favorable aux organismes calcifiants. Les comparaisons entre le futur et le passé, menées sans connaissances suffisantes sur la manière dont le cycle du carbone des océans est régulé à des échelles de temps géologiques, conduiront fatalement à des conclusions erronées. Bien que les archives géologiques ouvrent une fenêtre sur l'avenir en matière de changements chimiques dans les océans et de leurs effets, l'analogie doit être juste, il faut comparer des situations comparables. Pour cela, il faut comprendre le cycle du carbone, les facteurs qui agissent sur ce cycle, et les échelles de temps que cela implique. Aussi, nous allons commencer par expliquer brièvement le cycle du carbone et les facteurs en action aux différentes échelles temporelles en approfondissant le devenir du carbone anthropique évoqué dans le chapitre 1 ; nous ferons ensuite un détour sur les méthodes utilisées par les scientifiques pour reconstituer les variations passées de la chimie des carbonates, et enfin, nous retracerons les évolutions passées.

Le cycle du carbone, comment ça marche ?

Le cycle d'un élément sur Terre se caractérise par l'existence de réservoirs de différentes tailles, des flux qui relient ces réservoirs, ainsi que des temps de résidence de l'élément au sein de chaque réservoir. L'atmosphère, les couches superficielles du sol et des océans, et la biosphère représentent ensemble environ 4 000 gigatonnes de carbone (Gt C), qui s'équilibrent à des échelles de temps courtes, de l'ordre de la décennie au siècle.

En brûlant des combustibles fossiles, l'homme transfère brutalement dans l'atmosphère du carbone qui était stocké dans le sous-sol et perturbe le cycle naturel que nous venons de décrire. Les activités humaines émettent actuellement environ 10 Gt C par an. Les réserves de combustibles fossiles ont été estimées à environ 5000 Gt C. Il est donc clair que la libération de plusieurs milliers de gigatonnes de carbone sur quelques centaines d'années dépasse les capacités d'absorption des réservoirs superficiels que nous venons de décrire.

L'océan profond représente un immense réservoir de carbone dont la taille est estimée à 38 000 Gt. Pour atteindre l'équilibre entre les réservoirs superficiels et l'océan profond suite à une perturbation du cycle naturel du carbone, il faut compter en millénaires. Mille ans, c'est à peu près le temps qu'il faut à l'océan pour se mélanger complètement (chapitre 1, p. 12). Par conséquent, c'est aussi le temps qu'il faudra pour atteindre un nouvel état d'équilibre après l'arrêt des émissions de carbone anthropique. Dans ce nouvel équilibre, les teneurs en CO_2 atmosphérique et océanique seront augmentées et l'océan sera acidifié.

Et c'est là qu'interviennent les sédiments carbonatés des grands fonds marins, un réservoir dont la taille est estimée à 5 000 Gt. L'acidification favorise la dissolution du calcaire qui consomme du CO_2 et augmente le pH (éq. 6, chapitre 1, p. 15). Par conséquent, le carbone anthropique absorbé par les océans finira par être neutralisé par réaction avec les sédiments carbonatés. Il s'agit d'un processus majeur de maintien de l'équilibre de la chimie des carbonates dans l'océan. Néanmoins, ce processus est lent et l'élimination du carbone fossile de l'atmosphère prendra des centaines de milliers d'années.

Enfin, le réservoir de carbone le plus important, évalué à environ 90 millions de gigatonnes de carbone, est emprisonné dans la croûte terrestre. Ce réservoir, parfois exposé en surface en raison des mouvements des plaques tectoniques, est relativement inerte à des échelles de temps inférieures au million d'années.

Comment estimer les variations de pH océanique dans les temps géologiques ?

Les scientifiques disposent de plusieurs méthodes pour reconstruire les concentrations passées de CO_2 dans l'atmosphère et estimer le pH marin. La première approche, que nous avons vue dans le chapitre 1, consiste à analyser la teneur en CO_2 des bulles d'air emprisonnées dans les glaces pour estimer les concentrations atmosphériques de ce gaz et en déduire le pH. Cette méthode permet de remonter à plus de 800 000 ans (figure 1, p. 10).

Une autre approche, qui permet d'évaluer les concentrations de CO_2 et le pH plus loin dans le passé, consiste à analyser les isotopes¹⁴ du bore accumulé dans les dépôts calcaires produits par les organismes calcifiants tels que les foraminifères. Le bore est un élément minéral présent dans l'eau de mer sous la forme de deux isotopes stables dont les proportions varient en fonction du pH de l'océan. Ainsi, l'analyse de la composition isotopique du bore permet de retracer l'évolution du pH marin aussi loin que 300 millions d'années !

Il existe plusieurs autres méthodes que nous ne décrivons pas ici, mais il faut garder à l'esprit que chacune présente ses avantages et ses limites, et les reconstructions des concentrations passées de CO_2 ou de pH sont incertaines. Par conséquent, les scientifiques combinent plusieurs méthodes pour obtenir des estimations les plus fiables possibles.

Que savons-nous des variations du passé et que nous apprennent-elles ?

Au cours de l'Holocène, c'est-à-dire pendant les 12 000 ans qui ont précédé l'ère industrielle, la concentration de CO_2 atmosphérique et l'ensemble des paramètres de la chimie des carbonates sont restés remarquablement stables (Zeebe, 2012). Les concentrations de CO_2 atmosphérique, le pH de la surface océanique et les niveaux de saturation par rapport au calcaire ont montré, respectivement, des variations d'environ 20 ppm, 0,04 unité et 10 %. Pour contextualiser ces chiffres, par rapport à l'évolution récente, notons que la concentration de CO_2 atmosphérique a augmenté de 120 ppm, le pH océanique a chuté de 0,1 unité et les niveaux de saturation ont diminué d'environ 15 % au cours des 150 dernières années.

Au cours des 800 000 dernières années, la teneur en CO_2 atmosphérique a fluctué périodiquement entre 200 et 280 ppm, au gré de l'alternance d'épisodes glaciaires et interglaciaires (figure 1, Lüthi *et al.*, 2008). Ces cycles glaciaires et interglaciaires étaient

14. On appelle isotopes d'un certain élément chimique les nucléides partageant le même nombre de protons (caractéristique de cet élément), mais ayant un nombre de neutrons différent.

vraisemblablement accompagnés de changements périodiques dans la chimie des carbonates de surface des océans, alors que le pH des eaux profondes et la concentration en ions carbonate seraient restés relativement stables (Zeebe, 2012).

Pendant les périodes glaciaires, la formation de glace réduit les apports d'eau douce, l'érosion, et les apports d'ions carbonate dans les océans, favorisant la dissolution des sédiments marins carbonatés. Cette dissolution du calcaire consomme du CO_2 , produit des ions carbonate et augmente le pH de l'eau. Ainsi, pendant les périodes glaciaires, le pH de la surface océanique est plus élevé, environ 8,3, par rapport aux périodes interglaciaires, et la concentration atmosphérique de CO_2 est plus faible, inférieure à 200 ppm. En période interglaciaire, tous les processus décrits précédemment sont inversés : le réchauffement provoque la fonte des glaces qui augmente les apports d'eau douce, l'érosion et les apports en ions carbonate. La production de calcaire par les organismes calcifiants augmente, ce qui produit du CO_2 , consomme des ions carbonate et abaisse le pH. Les périodes interglaciaires sont ainsi caractérisées par un pH plus bas qu'en période glaciaire, environ 8,2, et une concentration en CO_2 dans l'atmosphère plus élevée, de l'ordre de 250 à 300 ppm.

Par conséquent, on pourrait considérer une déglaciation comme un événement d'acidification, même si son évolution est véritablement lente et modérée. Néanmoins, une déglaciation ne saurait être comparée à la perturbation anthropique actuelle. En effet, le taux de changement moyen du pH de la surface de l'océan au cours de la déglaciation la plus récente, estimé entre 0,001 et 0,002 unité par siècle, est incomparable avec les projections du GIEC (-0,35 unité pH en deux siècles selon le SSP3). Ainsi, les changements chimiques à la surface des océans au cours de l'Anthropocène devraient être trois à sept fois plus importants et 70 fois plus rapides que lors d'une déglaciation (Zeebe, 2012).

L'analyse des cycles glaciaires et interglaciaires montre bien que le système Terre possède une forte capacité d'autorégulation qui maintient la chimie des carbonates dans un état quasi-stationnaire sur de longues périodes en limitant les variations du pH

à 0,1 unité. Cette homéostasie¹⁵ relative souligne l'aspect inédit de l'acidification des océans due aux activités humaines à l'échelle de centaines de milliers d'années.

En remontant plus en arrière, il apparaît que les paramètres de la chimie des carbonates dans les océans ont varié très lentement sur les derniers 4,5 millions d'années. Au cours de cette longue période, les niveaux de CO₂ ont connu des variations allant d'environ 200 à 500 ppm, tandis que le pH de l'océan de surface a oscillé entre approximativement 8,0 et 8,3 sur des échelles de temps supérieures à 10 000 ans.

Au cours du Cénozoïque, période comprise entre – 66 et – 2,6 millions d'années et marquée par l'extinction des dinosaures, la diversification des mammifères, l'évolution des primates et l'apparition des premiers hominidés, les concentrations de CO₂ atmosphérique seraient passées graduellement de quelques milliers de ppm (vraisemblablement à cause d'une activité volcanique intense) à environ 200 ppm, de sorte que le pH de l'océan de surface aurait augmenté de 7,6 à environ 8,2. Malgré ces variations, l'état de saturation de la surface de l'océan vis-à-vis du calcaire était presque constant grâce aux apports d'ions carbonate. Cette situation particulière a permis de maintenir des conditions favorables à l'établissement d'une forte biodiversité, composée notamment de nombreux organismes calcifiants, tels que les coraux, les mollusques et les foraminifères, qui ont contribué à la formation de dépôts calcaires. En témoignent les falaises de Douvres en Grande-Bretagne et d'Étretat en France, formées à cette période par l'accrétion de plaquettes calcaires produites par des micro-algues calcifiantes nommées coccolithophores. La vitesse d'augmentation des concentrations de CO₂ actuelle rend notre époque incomparable avec cette période géologique ancienne.

15. Réfère à la capacité d'un système de maintenir un état d'équilibre interne stable malgré les perturbations externes. Ce système possède des mécanismes de régulation internes qui agissent pour maintenir les variables clés dans des plages de valeurs spécifiques, favorisant ainsi la stabilité.

LA PÉRIODE ACTUELLE A-T-ELLE UN ÉQUIVALENT DANS LE PASSÉ GÉOLOGIQUE ?

D'après ce que nous venons de voir, nous pourrions répondre rapidement que non. Mais attention, l'évolution du climat de la Terre tel que présenté ne rend pas compte de catastrophes géologiques survenues sur de courtes périodes de temps et qui auraient pu provoquer des changements de pH aussi rapides que ceux observés actuellement. Alors qu'en est-il exactement ?

La catastrophe géologique et biologique la plus célèbre qui est à l'origine de l'extinction des dinosaures s'est produite il y a environ 66 millions d'années sur une échelle de temps très courte située à la limite entre deux périodes géologiques, le crétacé et le tertiaire, appelée KT. Les scientifiques expliquent les extinctions du KT par un ou plusieurs événements catastrophiques, tels que des impacts massifs d'astéroïdes, et une activité volcanique accrue. Des analyses de contenu chimique de tests de foraminifères indiquent une diminution rapide (sur 1 000 ans) du pH de l'ordre de 0,25 unité, ce qui correspond à une augmentation de concentration en CO₂ d'environ 900 à 1 600 ppm, immédiatement après la catastrophe. Cette diminution de pH aurait désavantagé les organismes planctoniques calcifiants par rapport aux non-calcifiants, ce qui explique l'extinction sélective de ces espèces comme observée dans les archives sédimentaires. Les reconstructions climatiques montrent que l'acidification de surface a été compensée après environ 120 000 ans, principalement en raison de l'extinction des organismes calcifiants et de la diminution conséquente de la calcification qui a pour effet de diminuer le pH.

Un autre événement identifié pendant lequel la chimie de l'océan a été drastiquement modifiée a eu lieu lors du Maximum thermique du Paléocène-Éocène (PETM en anglais). Il s'agit d'une période de réchauffement climatique extrême qui s'est produite il y a environ 55 millions d'années. Pendant cette période, les niveaux de CO₂ atmosphérique ont augmenté pour des raisons qui ne sont pas véritablement connues. Le pH aurait diminué d'environ 0,3 à 0,4 unité avec des répercussions considérables sur la vie océanique. La concentration en CO₂ atmosphérique, qui était déjà bien plus élevée que celle que nous connaissons (env. 1 500 vs 420 ppm aujourd'hui), aurait été multipliée par 2 ou 3 en



l'espace de 5 000 à 10 000 ans, provoquant une augmentation de la température de surface du globe de 5 à 9 °C. À titre d'exemple, la température et le régime hydrologique de l'Antarctique ont permis à cette période l'établissement de forêts tempérées et la température moyenne de l'océan de surface était d'environ 30 °C à des latitudes de 60 °S, des valeurs que l'on retrouve actuellement dans les tropiques. Dans les océans, la diminution rapide du pH et des taux de saturation au regard du carbonate de calcium a mené à des extinctions d'espèces calcifiantes, bien que l'ampleur exacte de ces extinctions reste encore incertaine (McInerney et Wing, 2011). Des études ont également montré une diminution de la diversité des espèces planctoniques calcifiantes, de foraminifères et d'autres organismes marins tels que les coraux, sans pour autant que les raisons soient clairement identifiées.

Ces modifications profondes de la chimie des carbonates dans l'océan permettent d'estimer les impacts possibles sur les organismes marins et le temps nécessaire au système Terre pour retrouver un état d'équilibre, au regard des changements majeurs induits par les activités humaines depuis 150 ans. Toutefois, même si ces deux accidents géologiques sont les seuls exemples connus de modifications rapides du climat, ils ne sont pas comparables à la situation actuelle. En effet, les émissions de CO₂ lors du PETM sont évaluées à 4 500 Gt C au maximum sur au moins 4 000 ans, ce qui correspond à un taux d'émission vers l'atmosphère de 0,6 à 1,1 Gt C par an, bien loin des taux d'émission de CO₂ actuel (10 Gt C par an, soit 10 fois plus élevé).

À notre connaissance, le taux d'augmentation actuel du CO₂ atmosphérique est d'une ampleur sans précédent depuis les 66 derniers millions d'années. En plus d'être responsable du réchauffement planétaire en cours, l'absorption de ce CO₂ a conduit à une baisse du pH de l'ordre de 0,1 unité depuis la révolution industrielle, soit une augmentation d'acidité de l'ordre de 30 %. Cette diminution du pH se produit à un rythme environ 100 fois plus rapide que tout changement d'acidité survenu au cours des 55 derniers millions d'années. L'acidification des océans se poursuivra inexorablement dans les siècles prochains et son ampleur dépendra de la capacité des sociétés humaines à limiter l'utilisation des combustibles fossiles.



L'ACIDIFICATION DES OCÉANS EST-ELLE UN PHÉNOMÈNE HOMOGÈNE À L'ÉCHELLE DE L'OCÉAN GLOBAL ?

Dans les chapitres précédents, nous avons souvent fait allusion à des valeurs moyennes de pH et des paramètres des carbonates à la surface des océans et à l'échelle annuelle. Néanmoins, ces paramètres sont variables dans l'océan et à différentes échelles de temps. Par conséquent, l'acidification des océans et ses conséquences potentielles sur les animaux et végétaux marins ne sont pas homogènes en fonction de l'endroit et du moment où l'on se trouve.

La chimie des carbonates de l'océan varie selon la latitude, la proximité des côtes et des fleuves, l'origine des masses d'eau et la profondeur. Les eaux de surface échangent directement du CO_2 avec l'atmosphère et elles sont le siège d'une production importante de matière organique par la photosynthèse ou de calcaire par les organismes calcifiants. À l'inverse, les eaux profondes sont isolées de l'atmosphère, et en raison de l'absence de lumière, de températures plus basses et de fortes pressions, la production biologique est faible et les processus de minéralisation de la matière organique et de dissolution du calcaire dominant.

Le pH et les autres paramètres de la chimie des carbonates de l'océan varient également dans le temps selon des échelles horaires, diurnes ou saisonnières. Les principaux moteurs de cette variabilité temporelle sont, d'une part, les processus biologiques associés au métabolisme des écosystèmes, tels que la photosynthèse, la respiration, la précipitation et la dissolution du calcaire. D'autre part, les paramètres physiques (température, disponibilité en lumière et en sels nutritifs : les ressources essentielles en azote, phosphate et autres éléments) jouent également un rôle majeur *via* leur influence sur les processus biologiques et *via* la modification des dynamiques de mélange des eaux (variation des coefficients de marées, des vents et des mouvements verticaux :



upwelling et *downwelling*) et des apports externes (précipitations, apports fluviaux, etc.).

COMMENT LE PH ET LES PARAMÈTRES DES CARBONATES VARIENT-ILS DANS L'OCÉAN ?

De l'équateur aux pôles

Les mesures de pH effectuées dans l'océan depuis une trentaine d'années montrent que les variations géographiques sont de l'ordre de 0,2 unité (figure 4). Les pH les plus bas de l'océan de surface se trouvent dans les régions équatoriales. Cette variabilité latitudinale du pH océanique est principalement gouvernée par la température et les courants marins.

La température agit de deux façons sur le pH. Tout d'abord, lorsque la température augmente, l'équilibre entre le CO_2 , les ions bicarbonate et les ions carbonate se déplace vers une proportion plus importante de CO_2 et induit une production d'ions hydrogène avec pour conséquence d'acidifier l'eau. Autrement dit, lorsque la température augmente, on se déplace vers la gauche sur le graphique de Bjerrum (figure 2, p. 14). D'autre part, l'augmentation de la température diminue la solubilité des gaz dans l'eau, dont le CO_2 . Par conséquent, l'absorption du CO_2 par les océans diminue, au point que les flux de CO_2 peuvent s'inverser, de l'océan vers l'atmosphère. Dans ce cas, l'océan devient une source de CO_2 avec pour conséquence une augmentation du pH marin. L'augmentation de la température produit donc deux effets antagonistes sur la chimie des carbonates, ce qui explique la faible variabilité du pH des océans avec la latitude.

Bien que la température agisse peu sur la variabilité latitudinale du pH de surface, les niveaux de pH sont globalement plus faibles à l'équateur. Ceci est dû principalement aux remontées d'eaux profondes, enrichies en CO_2 et donc plus acides, issues de la circulation thermohaline. Lorsque l'eau circule en profondeur des pôles vers l'équateur, elle se charge en particules organiques provenant de la surface, qui se dégradent sous l'action des bactéries et provoquent une accumulation de CO_2 et une diminution du pH. Ces eaux profondes finissent par remonter vers la surface à mesure qu'elles se réchauffent, principalement dans les régions équatoriales.

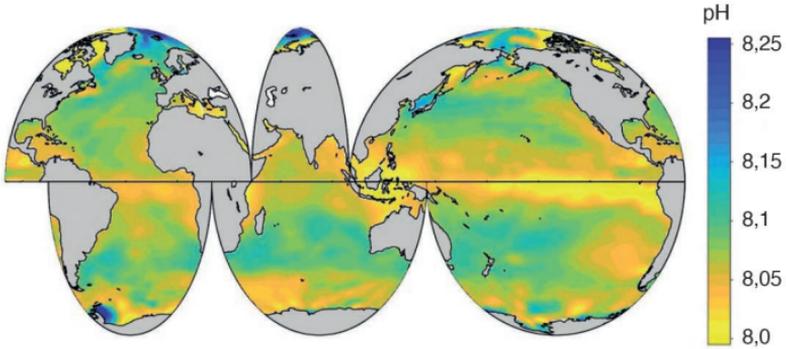


Figure 4. Distribution du pH de l'océan de surface en 2000.

Les valeurs de pH sont des valeurs moyennes annuelles issues de la 6^e version de l'Atlas du CO₂ des océans de surface (SOCATv6 ; <https://socat.info/>). Carte extraite de Jiang *et al.*, 2019.

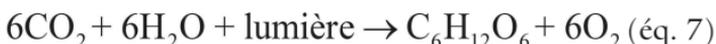
Contrairement au pH, la concentration en ions carbonate présente un fort gradient latitudinal gouverné principalement par la température. En effet, nous avons vu que les eaux polaires plus froides contiennent plus de CO₂ que les eaux chaudes de l'équateur. Par conséquent, les concentrations en ions carbonate sont beaucoup plus faibles dans les eaux polaires que dans les eaux équatoriales. Cela se reflète directement sur le taux de saturation en aragonite, une des formes principales de calcaire produit par les organismes calcifiants, qui varie en moyenne de 1,4 dans les régions polaires à 3,7 dans les régions équatoriales.

De la surface vers le fond

En général, le pH de l'océan est maximal en surface et diminue avec la profondeur. À la surface des océans, la présence de lumière solaire permet aux producteurs primaires, tels que le phytoplancton¹⁶ et les algues, d'utiliser le CO₂ pour créer de la matière organique en libérant de l'oxygène. Ce processus bien

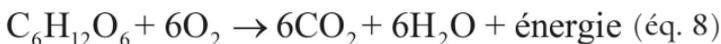
16. Le phytoplancton est l'ensemble des organismes vivant en suspension dans l'eau (plancton) appartenant au règne végétal, et invisibles à l'œil nu. Le phytoplancton est autotrophe vis-à-vis du carbone, c'est-à-dire qu'il est capable d'élaborer sa propre matière organique à partir des minéraux. Il obtient son énergie par la photosynthèse. Le phytoplancton inclut des protistes, comme des dinoflagellés, et des bactéries telles que les cyanobactéries.

connu sous le nom de photosynthèse se résume à l'équation suivante :



Par conséquent, la réaction de photosynthèse consommant du CO_2 , elle peut provoquer une augmentation du pH, parfois très forte. C'est le cas, par exemple, en fin de journée dans les forêts d'algues ou lors de floraisons phytoplanctoniques saisonnières.

Lorsque l'on s'éloigne de la surface et de la lumière, la photosynthèse n'est plus possible. D'autre part, à mesure que les particules de matière organique, comme les débris de plantes et d'animaux, descendent dans les profondeurs de l'océan, elles sont consommées par les animaux ou se décomposent sous l'action des bactéries qui en tirent de l'énergie et libèrent du CO_2 par la respiration, selon l'équation suivante :



C'est, en partie, grâce à ce mécanisme que l'océan peut stocker du CO_2 anthropique : le CO_2 atmosphérique est consommé en surface par le phytoplancton pour produire de la matière organique qui se décomposera sur le fond, loin de l'atmosphère. Ce processus est lent, et une étude récente suggère qu'environ 20 % du carbone anthropique puisé par l'océan est à l'heure actuelle stocké en dessous de 1 000 m (Davila *et al.*, 2022)

Dans l'océan profond, le pH est donc plus faible et généralement beaucoup plus stable qu'en surface, restant toutefois majoritairement basique (pH > 7,6) (Lauvset *et al.*, 2020). Comme pour l'océan de surface, il existe toutefois des disparités géographiques qui s'expliquent par le mouvement des eaux profondes le long de la circulation thermohaline. Les eaux profondes créées principalement dans l'Atlantique Nord descendent vers le sud pour atteindre l'océan Indien et l'océan Pacifique. C'est dans le nord du Pacifique que les niveaux de pH du fond de l'océan sont les plus faibles (< 7,8). Ceci est dû à l'accumulation accrue de matière organique provenant de la surface au cours du transport de ces masses d'eau, accumulant autant de CO_2 et abaissant ainsi progressivement le pH.

D'autre part, il existe des zones océaniques profondes particulièrement acidifiées, comme des zones volcaniques ou hydrothermales

sous-marines que l'on trouve particulièrement le long des dorsales ou rides médio-océaniques. Les fluides hydrothermaux présentent des niveaux très forts d'acidité pouvant abaisser significativement le pH de l'eau de mer environnante.

Les taux de saturation de l'eau de mer au regard du calcaire diminuent avec la profondeur, sous l'effet conjoint de la baisse du pH et de la température et de l'augmentation de la pression (Feely *et al.*, 2004). Alors que l'océan de surface est en majorité sursaturé au regard du calcaire ($\Omega > 1$), de très grandes surfaces du plancher océanique présentent des conditions corrosives ($\Omega < 1$) (Lauvset *et al.*, 2020). C'est le cas du Pacifique Nord où les sédiments ne contiennent pas ou peu de calcaire, car il se dissout (Hayes *et al.*, 2021). La profondeur de saturation, c'est-à-dire la profondeur à laquelle les taux de précipitation et de dissolution du calcaire sont équilibrés ($\Omega = 1$), varie de 2 000 à 2 500 m dans l'Atlantique Nord et de 500 à 1 000 m dans le Pacifique Nord (au minimum 300 m environ dans la région la plus septentrionale) (Feely *et al.*, 2004).

De la côte vers le large

Les variations spatiales du pH en zones côtières peuvent être beaucoup plus importantes que celles observées au large en raison de l'influence de facteurs locaux multiples tels que les apports d'eau douce, de sels nutritifs, de matière organique terrestre, ou de polluants divers et variés. Par exemple, les eaux douces continentales ont souvent un pH plus faible et peuvent acidifier localement les eaux marines côtières. L'eau douce est aussi moins riche en ions carbonate et bicarbonate et diminue ainsi les taux de saturation des eaux côtières au regard du calcaire.

La géologie du bassin versant joue un rôle important sur le pH et plus généralement la chimie des carbonates. Par exemple, la présence de sols acides fait que les eaux de ruissellement apportées en mer diminuent fortement son pH. À l'opposé, un bassin calcaire apportera des eaux plus chargées en ions carbonate et au pH plus élevé.

Dans la plupart des régions côtières, l'apport de sels nutritifs tels que l'azote ou le phosphore provenant de l'agriculture,



de l'industrie ou des eaux usées du bassin versant stimule la production primaire et la photosynthèse et peut ainsi augmenter localement et temporairement le pH. En excès, les sels nutritifs entraînent l'eutrophisation, c'est-à-dire une production excessive de phytoplancton qui, en se décomposant, produit du CO_2 et acidifie le milieu.

La zone côtière est également caractérisée par des communautés d'organismes variés qui vivent sur le fond (ce sont les organismes benthiques, en opposition aux organismes pélagiques qui vivent dans la colonne d'eau), tels que coraux, herbiers marins, macroalgues, marais salés, mangroves, qui agissent différemment sur les conditions chimiques et physiques de leur environnement. Alors que les herbiers d'algues ou de plantes marines sont considérés comme des puits de CO_2 grâce à la photosynthèse, les récifs coralliens ou les bivalves sont considérés comme des sources de CO_2 par leur activité de respiration et de calcification (chapitre 3). Par conséquent, les paramètres des carbonates de la zone côtière dépendent des communautés qui s'y développent.

La zone côtière peut également être le siège de remontées d'eau profonde enrichie en CO_2 et acidifiée (Feely *et al.*, 2008). Cela se produit généralement le long des côtes où les vents dominants soufflent parallèlement à la côte, poussant les eaux de surface vers le large, favorisant ainsi les remontées d'eau profondes qui entraînent une diminution du pH de surface.

Globalement, le pH dans la zone côtière est beaucoup plus variable qu'au large.

QUELLES SONT LES VARIATIONS DU PH DANS LE TEMPS ?

Au large, le pH varie dans l'année en fonction de la température, de l'origine des masses d'eau (surface vs fond) et de l'activité biologique (photosynthèse, respiration, calcification). Certains sites sont très stables, alors que d'autres présentent de plus fortes fluctuations temporelles principalement en raison de processus biologiques plus intenses. Globalement, aux basses et moyennes latitudes, le pH tend à augmenter au printemps avec l'augmentation de la production primaire (photosynthèse), puis à diminuer pendant l'été avec

l'augmentation de la température, de la respiration des organismes, et la baisse de la production primaire. Aux hautes latitudes, le pH est le plus élevé en été en raison de l'activité biologique estivale qui domine l'effet négatif de l'augmentation de la température. Les amplitudes annuelles du pH sont plutôt modérées en océan ouvert et comprises entre 0,02 et 0,07 unité pH.

Dans les eaux côtières et estuariennes, le pH est temporellement beaucoup plus variable qu'au large en fonction de la marée, du cycle jour-nuit et des saisons. En plus de la température et de l'activité biologique, les marées et les courants côtiers peuvent altérer profondément le pH. Celui-ci est généralement plus élevé à marée haute, lorsque l'influence océanique est la plus forte par rapport aux apports d'eau douce. Ces eaux marines sont également plus riches en ions carbonate et bicarbonate, impliquant des taux de saturation maximaux lors des marées hautes. Ainsi, les variations saisonnières de pH dans la zone côtière peuvent atteindre 0,5 à 1 unité pH dans certaines régions très productives.

COMMENT A ÉVOLUÉ LE PH DANS LES DIFFÉRENTES RÉGIONS DE L'OCÉAN ?

Une étude récente a comparé l'évolution temporelle du pH sur des périodes de 15 à 30 ans sur sept sites : la mer d'Islande, la mer d'Irminger, l'Atlantique Nord-Ouest (Bermudes), l'Atlantique Nord-Est (îles Canaries), l'Atlantique Sud-Ouest (Venezuela), le Pacifique Nord (Hawaï) et le Pacifique Sud (Nouvelle-Zélande) (Bates *et al.*, 2014). Le pH mesuré à ces stations varie entre $-0,0013$ et $-0,0026$ unité pH par an, conformément à ce qui est attendu au vu de l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2 . Les taux de saturation au regard du calcaire ont également diminué sur tous les sites, à l'exception toutefois de la mer d'Islande. Néanmoins, la fréquence de mesure dans les sites subpolaires est faible, ce qui limite la fiabilité des conclusions. Le développement de capteurs autonomes à haute fréquence et la mesure du pH de surface par satellites devraient permettre d'élargir la résolution des données et consolider les conclusions sur certains sites difficiles d'accès.

En dessous de 1 000 m de profondeur, le pH des océans ne serait pas encore significativement modifié par les activités humaines, à l'exception cependant des zones de l'Atlantique Nord, de l'Arctique et de l'océan Austral, où les eaux froides riches en CO_2 atmosphérique plongent dans les profondeurs océaniques sous l'effet de la circulation thermohaline.

Il est difficile de dégager une tendance d'acidification dans la zone côtière où la variabilité spatiale et temporelle est forte. Une compilation de 83 séries de données acquises dans les zones côtières montre que le pH de nombreux sites a augmenté ces dernières années grâce à la mise en place de mesures de traitement des rejets limitant les effets de l'eutrophisation (Carstensen et Duarte, 2019). Toutefois, il est à noter que ces séries de données ont pour la très grande majorité été obtenues à partir de mesures peu précises du pH et qu'il n'existe à l'heure actuelle que très peu de séries de mesures fiables.

COMMENT VA ÉVOLUER LE PH DANS LES DIFFÉRENTES RÉGIONS DE L'OCÉAN ?

Toutes les régions océaniques verront leur pH de surface diminuer d'ici la fin du siècle selon tous les modèles considérant une limitation de l'élévation de température d'au minimum $2\text{ }^\circ\text{C}$ (figure 5). Seul le scénario SSP1-1.9 tablant sur une limitation du réchauffement global à $1,5\text{ }^\circ\text{C}$, et associé à une baisse drastique des émissions de CO_2 , mais également à un captage du CO_2 atmosphérique, permettrait de maintenir les valeurs de pH de surface dans l'océan au niveau actuel. Les plus fortes baisses de pH sont projetées aux hautes latitudes et en particulier dans l'océan Arctique, où une diminution de 0,46 unité pH est modélisée selon le pire des scénarios d'émissions futures de CO_2 , le SSP5-8.5. Cette baisse du pH est amplifiée dans l'Arctique en raison du réchauffement accru de l'océan de surface dans cette région et de la disparition graduelle de la glace de mer¹⁷.

17. La fonte de la glace de mer augmente l'absorption du carbone anthropique et diminue le pH à la fois en fournissant une plus grande surface pour les échanges de gaz entre l'air et la mer et en les renforçant par dilution des concentrations de carbone inorganique dissous avec de l'eau douce.

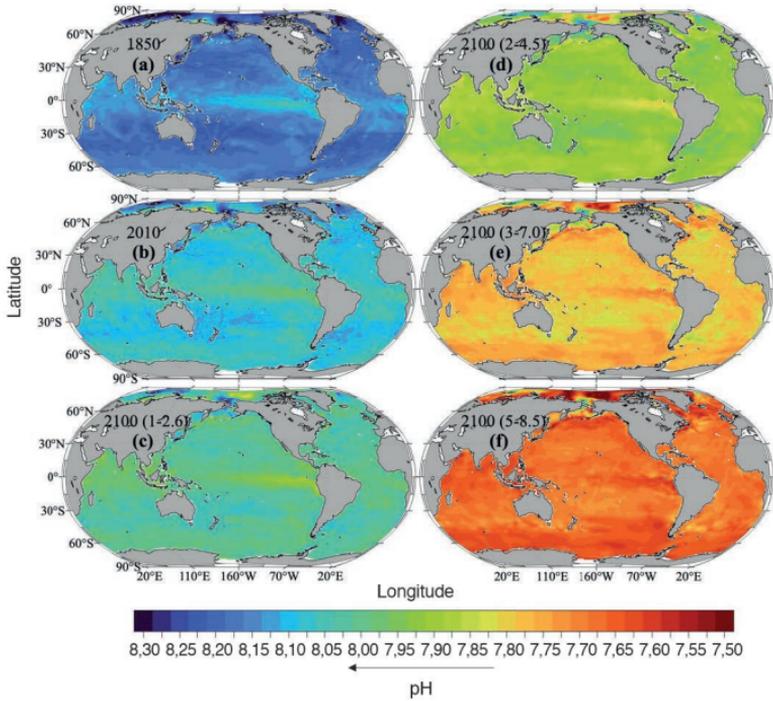


Figure 5. Cartographie des niveaux de pH de surface de l'océan en 1850 (a), en 2010 (b) et projetés pour la fin du siècle suivant quatre scénarios d'émissions de CO₂ (SSP, c-f). Cartes extraites de Jiang et al. (2023).



QUELS SONT LES IMPACTS BIOLOGIQUES DE L'ACIDIFICATION ?

L'augmentation du CO_2 atmosphérique modifie la chimie des carbonates de l'eau de mer en augmentant la concentration de CO_2 dissous, en abaissant le pH (augmentation de l'acidité) et en diminuant la concentration en ions carbonate. Ces changements chimiques influent plusieurs processus physiologiques fondamentaux parmi lesquels la régulation acido-basique¹⁸, la respiration, le métabolisme énergétique¹⁹, la calcification et la photosynthèse.

IMPACTS PHYSIOLOGIQUES D'UN ENRICHISSEMENT EN CO_2

L'excès de CO_2 dans l'eau de mer diffuse dans les tissus de l'organisme jusqu'à atteindre un nouvel état d'équilibre. L'augmentation de la teneur en CO_2 dans l'organisme, aussi appelée « hypercapnie », augmente l'acidité du sang (pour les vertébrés, l'équivalent étant l'hémolymphe pour les mollusques et les crustacés). C'est le phénomène d'*acidose sanguine* (Melzner *et al.*, 2009 ; Pörtner *et al.*, 2004). Une fonction du sang (et de l'hémolymphe) est de transporter l'oxygène (O_2) nécessaire à la production d'énergie vers les organes et les tissus de l'organisme. Pour cela, l'oxygène se lie à des protéines comme l'hémoglobine dans le sang ou l'hémocyanine dans l'hémolymphe. Or, l'acidose diminue les capacités des protéines de transport de se lier à l'oxygène. Ainsi, l'hypercapnie provoque l'acidose qui diminue les capacités de transport de l'oxygène et altère les échanges gazeux et le métabolisme énergétique. La capacité à réguler

18. L'équilibre acido-basique, ou homéostasie du pH, est une fonction de l'organisme qui vise à réguler le pH sanguin.

19. Ensemble des réactions chimiques au niveau des cellules de l'organisme impliquées dans la production d'énergie.

l'acidité des fluides corporels est considérée par les physiologistes comme étant la première ligne de défense des organismes contre les perturbations induites par l'hypercapnie.

L'acidification, c'est-à-dire la diminution du pH marin ou l'augmentation de la concentration en protons dans l'environnement, se répercute dans l'organisme. Comme pour le CO₂, l'excès de protons causé par l'acidification diffuse dans les tissus de l'organisme et peut aggraver le phénomène d'acidose décrit précédemment. De plus, ces protons excédentaires peuvent se lier aux carbonates pour former du bicarbonate, comme cela se produit naturellement dans l'océan. Cette réaction a pour effet de diminuer la disponibilité en ions carbonate et l'état de saturation (Ω) au regard du calcaire, ce qui peut perturber le processus de calcification (éq. 1 à 4, chapitre 1, p. 12 et 14).

TOLÉRANCE DES ANIMAUX À UN ENRICHISSEMENT EN CO₂

La tolérance à un enrichissement du milieu en CO₂ et aux effets qui en découlent (hypercapnie et acidose) varie entre les animaux en fonction des espèces, de l'histoire de vie, et du degré d'enrichissement en CO₂. La sensibilité au CO₂ est aussi liée au niveau d'organisation d'un animal, à ses besoins énergétiques et à son mode de vie (Melzner *et al.*, 2009).

Les vertébrés, plus particulièrement les poissons adultes, sont le groupe d'animaux marins le plus tolérant au CO₂. Plusieurs études montrent en effet que des niveaux très élevés de CO₂, bien supérieurs à ceux attendus à l'horizon 2100, ne semblent pas avoir d'effet sur la croissance, sur les performances de nage et sur le métabolisme de plusieurs espèces de poissons. En revanche, les invertébrés marins sont généralement moins tolérants à des niveaux élevés de CO₂. Plusieurs études ont mis en évidence une diminution de la croissance ou de la calcification des mollusques bivalves, des échinodermes ou encore des coraux, à des niveaux de CO₂ qui sont sans effet apparent sur les poissons (Kroeker *et al.*, 2013 ; Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022).



Les espèces tolérantes au CO_2 ont développé des mécanismes de protection ou de compensation efficace contre l'acidose. Parmi ces mécanismes, l'accumulation de bases faibles comme les ions carbonate qui se lient aux protons et le pompage actif des protons à l'extérieur des cellules permettent de limiter la baisse du pH sanguin, voire de le maintenir à un niveau proche de la normale (Melzner *et al.*, 2009). Ces capacités de régulation ionique sont généralement bien développées chez les espèces actives et mobiles comme les mollusques céphalopodes et les poissons. Chez ces espèces, l'alternance entre les phases de repos et d'exercice induit des fluctuations dans l'activité respiratoire, c'est-à-dire dans la consommation en O_2 et la production de CO_2 . De telles fluctuations dans les échanges O_2 - CO_2 chez les espèces actives peuvent se produire en quelques minutes. Ces espèces disposent de mécanismes physiologiques efficaces pour éliminer le CO_2 et les protons excédentaires et limiter les perturbations acido-basiques. C'est le cas, par exemple, des poissons qui chassent leurs proies en nageant activement dans la colonne d'eau, contrairement aux mollusques filtreurs qui vivent fixés sur le fond. Les contraintes physiologiques imposées par un métabolisme élevé dans l'environnement actuel ont ainsi produit des adaptations qui permettent aujourd'hui de mieux résister à l'acidification future des océans.

À l'inverse, ces mécanismes de protection contre l'acidose sont beaucoup moins développés, voire absents, chez les espèces sensibles au CO_2 (Melzner *et al.*, 2009). L'acidose qui en résulte peut provoquer une baisse drastique du métabolisme pour économiser l'énergie et survivre à un stress extrême. C'est ce que les physiologistes appellent la dépression métabolique, un phénomène bien connu pour être à l'origine des états de torpeur, d'hibernation et d'estivation (Guppy et Withers, 1999). Cette stratégie est bénéfique à court terme, mais induit des coûts énergétiques à long terme en limitant la croissance et potentiellement la capacité de l'individu à se reproduire.

IMPACTS DE L'ACIDIFICATION DES OCÉANS SUR LES ORGANISMES CALCIFIANTS

Les organismes calcifiants : qui sont-ils ?

Les organismes calcifiants précipitent les ions calcium et carbonate pour former le carbonate de calcium (CaCO_3) qui est à la base des structures calcaires telles que coquilles, carapaces et autres squelettes. Lorsque l'eau de mer s'acidifie, la disponibilité en ions carbonate diminue et peut limiter la calcification et augmenter la dissolution du calcaire (voir éq. 1 à 4, chapitre 1, p. 12 et 14). La capacité des organismes calcifiants à construire des structures calcaires durables et fonctionnelles est fondamentale pour leur survie, car elle offre une protection contre les prédateurs et soutient la croissance et le développement de l'animal. Si le processus de calcification est limité par l'acidification, alors la croissance, le développement et la survie des organismes calcifiants peuvent être altérés et le fonctionnement des écosystèmes fortement perturbé (Kroeker *et al.*, 2013 ; Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022).

Les organismes calcifiants sont extrêmement abondants dans les océans, appartenant à des groupes végétaux ou animaux très diversifiés et plus ou moins complexes. Ces organismes peuvent vivre dans la colonne d'eau ou sur le fond, dans la zone côtière ou au large, proche de la surface comme dans les zones abyssales. Les coccolithophores, par exemple, sont des micro-algues planctoniques²⁰ qui sont à la base des chaînes alimentaires, tandis que d'autres algues visibles à l'œil nu (macro-algues), colonisent les parois rocheuses ou forment des agrégats sur les fonds marins (algues coralligènes).

Les organismes calcifiants les plus connus sont les animaux fixés ou mobiles qui présentent une alternance entre une phase nageuse dans la colonne d'eau (phase planctonique) et une phase fixée ou associée au fond marin (phase benthique), en fonction des

20. Se dit des organismes vivant dans la colonne d'eau et se laissant emporter par les courants, par opposition à « nectonique » qui caractérise les espèces capables de se déplacer activement, éventuellement contre le courant : mollusques céphalopodes poissons, cétacés, etc.



stades de développement (larve, juvénile ou adulte). C'est le cas de nombreuses espèces d'éponges, de coraux, de mollusques, de crustacés et d'échinodermes.

Parmi les coraux, on trouve des formes coloniales qui se regroupent pour former des « superorganismes ». Chaque individu sécrète son propre squelette calcaire et contribue ainsi à la formation d'un squelette colonial plus important et durable. Les coraux durs (dits « sclérectiniaires ») forment des récifs dont certains sont devenus les plus grandes structures complexes créées par des organismes vivants. Ces barrières de corail sont aujourd'hui considérées comme des hauts lieux de la biodiversité et contribuent à protéger la zone côtière de l'érosion.

Les mollusques bivalves comme les huîtres, les moules, les pétoncles et les palourdes sont parmi les organismes calcifiants les plus étudiés car ils font l'objet d'une forte exploitation par la pêche et l'aquaculture et sont potentiellement vulnérables à l'acidification. De la même manière, les oursins, faisant partie du groupe des échinodermes (qui comprend aussi les étoiles de mer, les ophiures et les concombres de mer), construisent une structure calcaire qui recouvre tout leur corps (le test) et sont consommés par les humains. Enfin, les crustacés comme les amphipodes, les crevettes, les crabes et les homards sont également des organismes calcifiants à fort intérêt commercial et écologique. Néanmoins, si ces organismes produisent du calcaire, leur carapace est pour l'essentiel composée de molécules organiques.

Les organismes calcifiants, par leur abondance et leur diversité, sont des maillons clés des chaînes alimentaires marines, font partie intégrante des cycles biogéochimiques globaux, et contribuent, par leur seule présence, à la formation d'habitats pour d'autres espèces. Dans ce contexte, leur devenir dans un océan acidifié est particulièrement préoccupant et de nombreuses études ont été conduites afin d'évaluer leur sensibilité (Kroeker *et al.*, 2013).

La composition et la forme cristalline des squelettes calcaires des organismes marins varient considérablement en fonction des espèces, avec des conséquences sur leur sensibilité à l'acidification (Byrne et Fitzner, 2019). Certaines espèces ont des structures calcaires constituées majoritairement de carbonate de calcium,

alors que d'autres sont un mélange de carbonate de calcium et de chitine, une molécule organique de la famille des sucres. C'est le cas des crustacés par exemple, comme nous l'avons évoqué plus haut. Aussi, les organismes calcifiants précipitent le carbonate de calcium sous diverses formes cristallines, telles que l'aragonite pour les coraux, la calcite ou l'aragonite pour les mollusques, ou encore la calcite magnésienne pour les algues calcaires et les oursins, une forme de calcite qui contient une part plus ou moins importante de magnésium en remplacement du calcium. Parmi ces différents cristaux, la calcite magnésienne est la plus soluble dans l'eau de mer et donc la forme la plus sensible à l'acidification, suivie de l'aragonite et de la calcite.

La production de ces différentes formes de carbonate de calcium est contrôlée biologiquement par l'organisme qui sécrète des molécules spécifiques impliquées dans la liaison avec les minéraux qui conditionnent la forme cristalline, l'orientation et la croissance de ces minéraux (Marin *et al.*, 2008). C'est pourquoi, selon la nature des molécules organiques, le carbonate de calcium cristallise sous forme de calcite ou d'aragonite. Notons par ailleurs que certaines espèces produisent différents types de cristaux, comme de nombreux mollusques qui élaborent une coquille mixte en calcite et en aragonite, et que cela peut varier en fonction du stade de développement (Byrne et Fitzer, 2019). Enfin, des modifications de la composition minéralogique peuvent également être observées suite à des arrêts de croissance induits par une pénurie de nourriture ou un épisode de stress comme une diminution du pH.

Pourquoi sont-ils sensibles à l'acidification ?

La grande majorité des organismes calcifiants marins sont directement ou indirectement impactés par l'acidification. Parmi les effets négatifs de l'acidification, les baisses de croissance et de calcification sont le plus souvent observées, et chez les animaux, les stades larvaires sont particulièrement sensibles. Des revues systématiques de la littérature scientifique et des méta-analyses synthétisant les résultats provenant de centaines d'expériences en laboratoire et sur le terrain, ainsi que d'observations dans des environnements marins naturellement riches en CO₂, ont montré des taux de croissance, de survie ou d'autres mesures



de performance plus faibles pour de nombreux organismes dans des conditions d'acidification futures (Kroeker *et al.*, 2013 ; Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022 ; Hall-Spencer *et al.*, 2008 ; González-Delgado et Hernández, 2018). Ces analyses approfondies de la littérature scientifique concluent également qu'il existe une importante variabilité entre les espèces et au sein des espèces, confirmant qu'une certaine plasticité et adaptation sont possibles (voir chapitre 6).

Les coraux d'eaux chaudes constituent le groupe d'organismes marins calcifiants le plus étudié vis-à-vis de l'acidification. À l'origine d'écosystèmes exceptionnels de par leur beauté et leur grande diversité biologique, ces animaux précipitent de l'aragonite, une forme de calcaire prompte à la dissolution, qui les rend naturellement sensibles à l'acidification. La conclusion générale est sans appel : les coraux d'eaux chaudes sont très sensibles à l'acidification des océans, avec des déclinés de la calcification associés à la baisse de l'état de saturation en aragonite et du pH de l'eau de mer (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). Cependant des questions majeures demeurent, notamment : comment et pourquoi la calcification corallienne est-elle si sensible à l'acidification des océans ? Cette question fait l'objet de recherches récentes qui étudient les effets physiologiques du pH sur la calcification, en se concentrant à la fois sur les tissus coralliens (régulation interne du pH) et sur les organismes photosynthétiques symbiotiques²¹ qui peuvent par leur métabolisme favoriser la régulation du pH interne et la résistance aux changements du pH externe (Ge *et al.*, 2021).

À l'instar des coraux tropicaux, les coraux d'eaux froides forment des habitats complexes et diversifiés qui doivent faire face à l'acidification des océans. Relativement méconnus, ces coraux qui habitent les eaux froides des profondeurs sont particulièrement vulnérables à l'acidification puisque la dissolution des carbonates augmente avec la profondeur (chapitre 3). Ainsi l'horizon de saturation de l'aragonite – la profondeur à laquelle les processus de précipitation et dissolution s'annulent – devrait diminuer avec

21. La symbiose est une association durable à bénéfices réciproques entre deux organismes vivants. Les coraux abritent dans leurs tissus des micro-algues, appelées « zooxanthelles », qui font la photosynthèse et apportent des éléments nutritifs à leur hôte.

un enrichissement en CO_2 de l'océan. Par endroits, l'espèce de corail d'eau froide la plus répandue²², présente dans la plupart des mers et océans du monde, vit déjà à des profondeurs très proches de l'horizon de saturation en aragonite. D'ici la fin du siècle, il est prévu que 70 % des coraux des grands fonds se trouveront dans une eau sous-saturée en aragonite, en dessous de l'horizon de saturation (Guinotte *et al.*, 2006). Bien que des études menées sur plusieurs mois, en condition de laboratoire, à pression ambiante, suggèrent que ces organismes peuvent calcifier dans ces conditions, la faible abondance actuelle de coraux d'eaux froides sous l'horizon de saturation suggère que leur survie à long terme y est très improbable (Büscher *et al.*, 2017). Par conséquent, si ces organismes ne peuvent pas s'acclimater ou s'adapter à un enrichissement en CO_2 , alors ils devront coloniser de nouveaux habitats de moins en moins profonds, mais aussi de plus en plus chauds. L'océan est plus chaud à la surface qu'au fond et la profondeur de la thermocline – la zone de transition thermique rapide entre les eaux chaudes superficielles et les eaux froides du fond – augmente avec le réchauffement climatique. Ainsi l'acidification et le réchauffement exerceraient des pressions antagonistes sur ces organismes, la première imposant de migrer vers la surface, alors que la seconde impose d'aller vers le fond. Entre deux maux, les coraux profonds devront s'adapter à l'un ou à l'autre.

Les mollusques bivalves et les échinodermes ont fait l'objet des premières études réalistes sur les effets de l'acidification des océans, c'est-à-dire en considérant des niveaux de pH projetés pour la fin du siècle. Ces études, conduites à partir de 2007, ont montré que les stades larvaires de nombreuses espèces sont négativement affectés par des diminutions de pH correspondant aux prédictions des modèles climatiques (Kroeker *et al.*, 2013 ; Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022). En condition sous-saturée en carbonates, les larves sont déformées, la croissance est réduite et les mortalités sont potentiellement élevées. D'autres effets indirects peuvent se manifester. Par exemple, la baisse de la croissance peut augmenter le risque de prédation. L'impact de

22. *Desmophyllum pertusum*.

l'acidification des océans sur les stades larvaires est d'une grande importance pour la persistance des populations en raison du rôle de ces jeunes stades dans la colonisation de nouveaux habitats. Ce sujet sera couvert un peu plus loin.

Enfin, les crustacés semblent moins sensibles à un enrichissement en CO_2 que les groupes d'organismes précités et sont plutôt affectés par les effets indirects de l'acidification, tels que des changements dans la qualité de la nourriture. Cette relative résilience à l'acidification reflète peut-être le fait que leur carapace est moins dépendante des carbonates puisqu'elle accumule aussi et en majorité des molécules organiques (chitine).

Malgré une grande variabilité dans les réponses observées des organismes à un enrichissement en CO_2 entre les différentes études, les effets négatifs directs et indirects prédominent. Une analyse approfondie de la littérature scientifique montre que 50 % des espèces de coraux, mollusques et échinodermes sont négativement affectées à des niveaux de CO_2 atmosphérique compris entre 600 et 1 000 ppm, soit des valeurs qui sont dans la gamme projetée par les scénarios du GIEC (Leung *et al.*, 2022). Pour les crustacés, c'est seulement un tiers des espèces qui est sensible à ces niveaux d'enrichissement en CO_2 . Néanmoins les effets de l'acidification ne sont pas toujours observables, laissant penser que certains organismes calcifiants pourraient bien tolérer ce phénomène dans les décennies à venir.

LES STADES LARVAIRES PLUS SENSIBLES QUE LES JUVÉNILES ET LES ADULTES

Le cycle de développement de nombreuses espèces marines implique une alternance entre une phase larvaire dans la colonne d'eau, pendant laquelle l'organisme se disperse au gré des courants, et une phase sur le fond²³, où il se métamorphose, croît et acquiert la capacité de se reproduire. Par exemple, les mollusques bivalves comme l'huître creuse, la moule ou la coquille Saint-Jacques

23. Ces stades sont dits « pélagiques » (dans la colonne d'eau) ou « benthiques » (sur le fond).

émettent leurs gamètes dans l'eau où se produit la fécondation, le développement des embryons et des larves. Après une quinzaine de jours, selon la température, les larves migrent vers le fond, explorent le substrat avec leur pied, se fixent à un endroit choisi en fonction de critères physiques comme le courant ou le type de substrat (sable, vase ou roche), et de critères biologiques, comme la présence de nourriture, la proximité d'individus de la même espèce, ou l'absence de prédateur, et se métamorphosent. À partir de ce moment, l'huître restera fixée toute sa vie ; la moule sera également fixée mais pourra se détacher et se déplacer localement, alors que la coquille Saint-Jacques sera mobile et capable de nager sur de courtes distances.

L'analyse de la littérature scientifique montre que les larves sont généralement plus sensibles que les juvéniles et les adultes à l'acidification (Kroeker *et al.*, 2013 ; Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022). C'est à ce stade que se forme la première coquille et que la calcification est la plus intense. Chez plusieurs espèces, les larves précipitent de l'aragonite, une forme de calcaire plus soluble que la calcite, alors que les stades juvéniles et adultes favorisent la calcite ou l'aragonite. L'acidification affecte la croissance, la calcification et la survie des larves et peut produire des difformités squelettiques. C'est le cas, par exemple, des larves d'échinodermes qui développent des bras asymétriques en conditions acidifiées ou des larves de mollusques qui présentent des déformations de la coquille ou des surmortalités. La sensibilité accrue des larves par rapport aux autres stades de développement à l'acidification pourrait limiter le renouvellement des populations, au point de menacer leur persistance dans le milieu.

IMPACTS SUR LE COMPORTEMENT

Bien que la grande majorité des études scientifiques sur les effets de l'acidification portent sur la physiologie, la calcification et la survie des organismes marins, les effets sur le comportement animal suscitent un intérêt grandissant dans la littérature (Clements et Hunt, 2015). En effet, le comportement joue un rôle majeur sur la survie et la capacité des individus à se



reproduire et à assurer le renouvellement des populations dans les écosystèmes marins. Parmi les comportements affectés par l'acidification, notons l'évitement des prédateurs par les proies, la capacité de retour sur les sites de reproduction, la sélection de l'habitat, la réponse auditive, l'apprentissage, la recherche de nourriture, et le comportement de nage des poissons marins. Les études sur le sujet se sont principalement concentrées sur les poissons des récifs coralliens qui, de par leur haut niveau de complexité comportementale, se prêtent naturellement à l'observation. Il existe aujourd'hui assez peu d'études de ce genre sur les espèces de poisson d'intérêt halieutique ou sur les invertébrés marins.

Mais comment l'acidification des océans, causée par l'enrichissement de l'eau de mer en CO_2 , peut-elle agir sur le comportement ? Le comportement est le fruit de l'expression du système nerveux et dépend de la chimie de l'environnement. Il n'est ni plus ni moins qu'une réponse à une stimulation visuelle, tactile, auditive, gustative, ou olfactive, qui est transformée en influx nerveux, c'est-à-dire en un signal électrique causé par un changement de concentrations ioniques entre l'intérieur et l'extérieur des cellules nerveuses que sont les neurones. Nous avons vu précédemment qu'un enrichissement en CO_2 induit des changements dans la composition ionique des fluides corporels, avec notamment l'accumulation d'ions bicarbonate pour compenser l'acidose. Ces changements de composition ont pour effet de modifier le gradient ionique à travers la membrane neuronale et de cette manière, peuvent altérer la transmission de l'influx nerveux et perturber le comportement (Clements et Hunt, 2015).

DES RÉPONSES CONTRASTÉES SELON LES ESPÈCES

La seiche, un mollusque calcifiant tolérant à l'acidification

La Seiche commune, *Sepia officinalis*, est une espèce de mollusques céphalopodes largement exploitée sur nos côtes et qui est bien connue du grand public pour ses capacités mimétiques et cérébrales remarquables pour un invertébré. La seiche est un organisme calcifiant qui produit un squelette calcaire

interne souvent appelé « os de seiche » ou « sépion », composé principalement d'aragonite. Cet os poreux permet à l'animal de réguler sa flottabilité en y comprimant plus ou moins les gaz qu'il renferme. La seiche se déplace rapidement dans la colonne d'eau grâce à un système musculaire développé, ce qui lui permet de chasser efficacement des proies vivantes telles que crabes, crevettes et petits poissons.

Les seiches, comme d'autres céphalopodes (poulpes et calmars) sont moins sensibles à l'acidification des océans que de nombreux autres organismes calcifiants marins (Gutowska *et al.*, 2010). Il y a trois raisons à cela. Tout d'abord, contrairement aux autres mollusques, les seiches ont une capacité bien développée à réguler leur pH interne, ce qui leur permet de s'adapter rapidement à des variations du pH environnant. Leur métabolisme et leurs mécanismes de régulation acido-basique sont conçus pour maintenir un équilibre interne stable, même en présence d'une acidité accrue. D'autre part, bien que leur squelette soit constitué d'aragonite, une forme particulièrement soluble de carbonate de calcium, il n'est pas directement exposé à l'eau de mer environnante. Enfin, les seiches sont des animaux très mobiles qui peuvent ajuster leur comportement pour éviter les zones où l'acidité est plus élevée. Elles sont notamment capables de se déplacer rapidement vers des zones océaniques où les conditions sont plus favorables.

Étrangement, les effectifs des populations de céphalopodes sont en augmentation un peu partout dans le monde où elles sont suivies depuis soixante ans (Doubleday *et al.*, 2016). Depuis 2021, le littoral atlantique breton est colonisé par d'importantes populations de pieuvres (ou poulpes) qui dévastent les gisements de coquillages et de crustacés. Parmi les hypothèses retenues pour expliquer ce phénomène, notons l'augmentation récente des températures qui accélère leurs cycles de reproduction, et l'épuisement mondial des stocks de poissons dû à la surpêche qui diminue la prédation et la compétition pour la nourriture. Bien qu'il ne soit pas possible à l'heure actuelle de se prononcer sur le devenir des populations de céphalopodes, leur plus grande tolérance à l'acidification des océans pourrait leur conférer un avantage de plus dans un monde riche en CO₂.



Les ptéropodes, le canari dans la mine de charbon

Les ptéropodes²⁴ sont des mollusques gastéropodes marins qui passent toute leur vie dans la colonne d'eau grâce à une patte d'escargot transformée en deux structures en forme d'ailes qui leur permettent littéralement de « voler » dans la colonne d'eau et dont certaines espèces produisent une coquille fragile en aragonite.

Les ptéropodes constituent une importante source de nourriture pour le zooplancton²⁵ carnivore, les espèces de poissons exploitées, et un certain nombre de prédateurs supérieurs, tels que les oiseaux et les mammifères marins. D'un point de vue biogéochimique, les ptéropodes jouent un rôle important dans l'exportation directe de carbone organique et de carbonate (pour les espèces à coquille) vers l'océan profond par le dépôt d'individus morts.

Les ptéropodes à coquille ont fait l'objet de recherches sur le changement global parce qu'ils fabriquent leur coquille en aragonite, une forme de carbonate de calcium qui est 1,5 fois plus soluble que la calcite. En plus, de nombreuses espèces vivent dans les mers et les océans polaires naturellement appauvris en ions carbonate. Comme leur coquille est susceptible de se dissoudre, les ptéropodes ont été appelés « canaris dans la mine de charbon », ou espèces sentinelles qui alertent sur les impacts de l'acidification des océans sur les organismes calcifiants marins.

Différentes études montrent que les ptéropodes à coquille sont déjà affectés négativement par l'acidification dans plusieurs régions de l'océan, et qu'ils seront sérieusement menacés si les niveaux de CO₂ continuent d'augmenter (Bednaršek *et al.*, 2012).

Les effets négatifs de l'acidification sur les ptéropodes sont généralement associés à un problème de saturation en aragonite qui limite la calcification et la croissance. Quelques études montrent aussi que l'hypercapnie induite par l'enrichissement du milieu en CO₂ et la diminution du pH altèrent leur équilibre acido-basique

24. Les ptéropodes sont des animaux de la classe des mollusques gastéropodes. Ils englobent les deux clades *Thecosomata*, les « papillons marins » munis d'une coquille, et *Gymnosomata*, les « anges marins », dépourvus de coquille.

25. Le zooplancton est un plancton animal. Il se nourrit de matière organique, certaines espèces étant herbivores et d'autres carnivores.

et leur métabolisme. Enfin, la baisse de pH semble induire des changements de comportement et des troubles de la reproduction. Ainsi, l'acidification affecte la survie des ptéropodes en agissant sur plusieurs processus physiologiques et comportementaux.

LES ORGANISMES PHOTOSYNTHÉTIQUES, PAS FORCÉMENT GAGNANTS DANS UN MONDE RICHE EN CO₂

Comme les arbres et autres végétaux terrestres, les micro-algues (phytoplancton et phytobenthos²⁶), les cyanobactéries, les macro-algues et les plantes marines captent le CO₂ pour fabriquer de la matière organique sous l'action de la lumière, en libérant de l'oxygène grâce à la photosynthèse (éq. 7, chapitre 4, p. 36). Théoriquement, l'augmentation de la concentration en CO₂ devrait favoriser la photosynthèse et la croissance des organismes marins qui en dépendent. En réalité, ce n'est pas aussi évident que cela !

Bien que des effets stimulants de l'augmentation du CO₂ sur la photosynthèse et la fixation du carbone aient été observés chez plusieurs espèces de phytoplancton non calcifiant, telles que diatomées, cyanobactéries et dinoflagellés, y compris de nombreuses espèces d'algues nuisibles et toxiques, les espèces de phytoplancton calcifiant sont souvent désavantagées (Riebesell *et al.*, 2000). C'est le cas de plusieurs espèces de coccolithophores, un groupe de phytoplancton unicellulaire qui produit des plaques de calcite et dont la croissance se retrouve limitée en conditions enrichies en CO₂.

D'autre part, la plupart des organismes photosynthétiques marins ont développé des mécanismes cellulaires de concentration du carbone, de sorte que la concentration intracellulaire en CO₂ n'est pas un facteur limitant. Les espèces dépourvues de tels mécanismes qui pourraient profiter d'un enrichissement en CO₂ sont généralement exposées à d'autres facteurs limitant la croissance, comme un

26. Le phytobenthos regroupe des organismes autotrophes qui se développent sur des surfaces solides telles que les roches, les sédiments ou même d'autres organismes.



manque de lumière ou d'éléments nutritifs (par exemple l'azote, le phosphore ou encore le fer). Un enrichissement en CO_2 peut être bénéfique chez certaines algues et diatomées dépourvues de mécanismes de concentration du carbone performants et vivant dans des conditions non limitantes par ailleurs.

COMMENT LES ORGANISMES COMPENSENT-ILS LES EFFETS DE L'ACIDIFICATION ET À QUEL COÛT ?

La calcification est un processus physiologique actif contrôlé biologiquement par l'organisme. En effet, les organismes calcifiants peuvent eux-mêmes créer un micro-environnement moins acide favorisant la précipitation du carbonate de calcium (Gazeau *et al.*, 2013). Ainsi, les organismes calcifiants sont, jusqu'à un certain point, indépendants de la teneur en ions carbonate de l'environnement. Par exemple, chez les mollusques, la calcification se produit dans un compartiment fermé où les ions calcium et bicarbonate peuvent diffuser ou être pompés activement pour augmenter leur concentration dans l'organisme. D'autre part, les organismes calcifiants peuvent aussi convertir directement le CO_2 du milieu en bicarbonate et favoriser la précipitation du carbonate de calcium grâce à l'activité d'enzymes spécifiques. Ces mécanismes physiologiques compensatoires expliquent que la calcification puisse être maintenue dans des conditions sous-saturées au regard du carbonate de calcium.

D'autre part, les coquilles des organismes calcifiants, comme celles des mollusques, sont recouvertes d'une fine membrane organique, le périostracum, qui confère flexibilité, résistance et protection contre les agents extérieurs tels que les acides, les enzymes et les micro-organismes. Le périostracum est régulièrement renouvelé par les cellules du manteau, un tissu qui entoure les parties molles de l'organisme et fabrique les différentes couches de la coquille calcaire. Les cellules du manteau produisent de manière continue de nouvelles couches de périostracum qui remplacent les couches plus anciennes qui ont été abîmées. Les coquilles des moules des grandes profondeurs vivant à proximité des cheminées hydrothermales où le pH peut atteindre des

valeurs aussi basses que 5,4 ont un périostracum littéralement surdéveloppé qui leur permet de persister dans ces milieux où l'acidification est extrême (Tunnicliffe *et al.*, 2009). Un tel rôle protecteur du périostracum vis-à-vis de l'acidification a été montré pour des espèces côtières comme la moule (Gazeau *et al.*, 2013).

Une autre stratégie pour réduire la dissolution du carbonate de calcium consiste à modifier la forme cristalline en produisant une forme moins sensible à la dissolution. Cela est possible chez certains organismes calcifiants dits « bi-minéraux », c'est-à-dire capables par exemple de produire à la fois de la calcite et de l'aragonite (Gazeau *et al.*, 2013 ; Leung *et al.*, 2022). Étant donné que la calcite est moins soluble que l'aragonite, les calcifiants bi-minéraux, comme les moules, peuvent précipiter plus de calcite que d'aragonite en condition acidifiée pour réduire la solubilité des structures calcaires. Enfin, les organismes calcifiants peuvent aussi limiter la dissolution en agissant sur la structure minéralogique même. Les cristaux de calcaire sont disposés de manière hiérarchique, plus ou moins dense. En réponse à l'acidification, certaines espèces peuvent produire des structures calcaires plus denses (ou moins poreuses), plus épaisses et plus petites (Byrne et Fitzer, 2019).

Néanmoins, certains mécanismes compensatoires évoqués plus haut – la régulation du pH interne, la synthèse accrue du périostracum, la modification de la forme minéralogique du calcaire – qui permettent aux organismes de mieux vivre en conditions acidifiées, nécessitent un apport supplémentaire en énergie. Bien que les besoins énergétiques de ces différents mécanismes physiologiques soient difficiles à évaluer et demeurent par conséquent mal connus (Melzner *et al.*, 2020), le budget énergétique des animaux est, par nature et comme tout, limité. Par conséquent, le surplus d'énergie dépensé à fabriquer du calcaire en conditions défavorables ne peut pas être investi dans d'autres activités comme la reproduction, l'immunité (qui permet de lutter contre les maladies) ou la locomotion (qui permet d'échapper à un prédateur, chasser une proie ou coloniser un nouvel habitat). Les organismes font donc des compromis en réallouant l'énergie disponible à différentes fonctions, ce qui influence leur devenir (Sokolova *et al.*, 2012). Par exemple,



un coquillage exposé à un épisode d'acidification, qui alloue plus d'énergie à la calcification au détriment de son système immunitaire, continuera à grandir au risque de succomber à une maladie infectieuse. De la même façon que vous risquez plus d'attraper une maladie quand votre corps lutte contre le froid (vous dépensez de l'énergie pour maintenir votre température corporelle à 37 °C), un coquillage perd de l'énergie lorsqu'il lutte contre l'acidification. Il est donc fort probable que l'acidification future des océans ait des impacts indirects sur l'ensemble des processus vitaux des organismes marins, comme l'immunité, la reproduction ou la sélection de l'habitat. Cela pourrait se traduire par une incidence accrue de maladies, en particulier lorsqu'elles sont combinées à d'autres facteurs de stress liés au dérèglement climatique, comme le réchauffement.

Il ne faut pas non plus perdre d'esprit que le budget énergétique d'un organisme dépend principalement de l'apport en nourriture. Aussi, pour assumer le surcoût énergétique de la compensation des effets d'un stress comme l'acidification, il faudrait manger plus ! En pratique, c'est ce qui a été observé chez certaines espèces de coraux ou de mollusques bivalves. Encore faut-il que la nourriture soit disponible en excès et que l'organisme ait la capacité d'assimiler cet excédent. Par exemple, nous avons observé que la prise alimentaire des huîtres en condition acidifiée ne pouvait pas augmenter car elle était déjà maximale en condition de pH ambiant (Lutier *et al.*, 2022).

Réciproquement, lorsque la nourriture est limitante, la capacité des organismes à compenser les effets de l'acidification est réduite. Des chercheurs ont par exemple montré que des moules élevées dans des conditions acidifiées et limitées en nourriture ont des coquilles plus corrodées que leurs homologues nourries à satiété (Thomsen *et al.*, 2013). La grande majorité des études étant conduites dans des conditions d'apport en nourriture non limitant, il est fort probable que les effets de l'acidification sur les organismes calcifiants soient globalement sous-estimés.



LES ORGANISMES MARINS PEUVENT-ILS « S'ADAPTER » À L'ACIDIFICATION ?

L'acidification des océans a un impact sur la biologie des organismes qui peut compromettre leur fonctionnement et leur survie. Cependant, le sens commun dit souvent de la nature qu'elle est dotée d'une remarquable capacité d'adaptation. Qu'en est-il exactement ? Les organismes marins peuvent-ils réellement s'adapter à un environnement qui s'acidifie rapidement ?

QU'EST-CE QUE L'ADAPTATION ?

En biologie de l'évolution, l'adaptation consiste en des modifications du génome induites par la sélection naturelle²⁷, et qui se traduisent par des changements au niveau morphologique, physiologique, développemental ou comportemental au sein d'une population²⁸. L'adaptation est un caractère transmissible entre les générations qui accroît les chances de survie et de reproduction des individus dans l'environnement existant. L'adaptation prend de multiples formes. Il peut s'agir d'un comportement qui permet de fuir un prédateur, d'une protéine qui fonctionne mieux à la température du milieu, ou d'une caractéristique anatomique qui permet d'accéder à une ressource nouvelle ou à des partenaires sexuels. La parade du paon, le cou de la girafe, le camouflage de la seiche : tout ce qui nous impressionne dans la nature est adaptation ! L'adaptation évolutive est le fruit de la sélection de variations génétiques existantes dans la nature ou

27. La sélection naturelle est le processus défini par Charles Darwin dans *L'origine des espèces* (1859), selon lequel la fréquence des caractères qui favorisent la survie et la reproduction dans un milieu donné augmente d'une génération à l'autre. Ces caractères héréditaires sont « sélectionnés » car les individus qui les portent ont plus de descendants.

28. Groupe d'individus appartenant à la même espèce.



de nouvelles mutations génétiques²⁹. Le potentiel d'adaptation évolutive est proportionnel à la taille de la population et au temps de génération. Les taux d'adaptation les plus élevés sont attendus pour les espèces ayant de grandes tailles de population et des temps de génération courts.

ACCLIMATATION VERSUS ADAPTATION

L'acclimatation est le fait, pour un organisme vivant, de répondre à un changement de son environnement sans modifier l'héritage génétique, c'est-à-dire son génome. Par opposition à l'adaptation évolutive, l'acclimatation se déroule sur une période courte, au plus égale à la durée de vie de l'organisme, et est souvent réversible. L'acclimatation est assimilée à de la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la capacité à modifier le phénotype³⁰ (caractéristiques physiques, comportementales, etc.), en réponse à des changements environnementaux. La modification de la coloration de la peau chez la seiche en réponse à son environnement immédiat est un exemple de plasticité phénotypique. Bien que la plasticité soit un mécanisme adaptatif, il est peu probable qu'elle fournisse une solution à long terme pour les espèces subissant un changement environnemental directionnel soutenu, comme le réchauffement ou l'acidification des océans. La plasticité phénotypique est possible dans des limites bien définies, au-delà desquelles les conditions deviennent stressantes, voire mortelles, pour les individus (figure 6). Au-delà des limites de la plasticité phénotypique, des ajustements génétiques³¹ sont nécessaires pour persister, et cela sera vraisemblablement le cas pour de nombreuses espèces. Par exemple, des chercheurs australiens n'ont montré aucun signe d'acclimatation

29. Modification rare, accidentelle ou provoquée, de l'information génétique dans le génome.

30. Ensemble des caractères observables, visibles, d'un organisme. Le phénotype se définit souvent par opposition au génotype, qui est l'ensemble des variations des gènes.

31. Ou épigénétiques, c'est-à-dire des changements dans l'expression des gènes qui ne sont pas causés par des modifications de la séquence d'ADN, mais plutôt par des modifications chimiques qui affectent la structure de l'ADN ou les protéines associées à l'ADN. Ces modifications peuvent être transmises à travers les divisions cellulaires et, dans certains cas, de génération en génération.

après un an d'exposition à différents niveaux d'enrichissement en CO_2 sur quatre espèces de coraux et deux espèces d'algues calcifiantes tropicales de la région de Moorea en Polynésie française (Comeau *et al.*, 2019). Cette étude souligne l'importance de considérer l'adaptation sur plusieurs générations pour évaluer la vulnérabilité des espèces confrontées à l'acidification des océans.

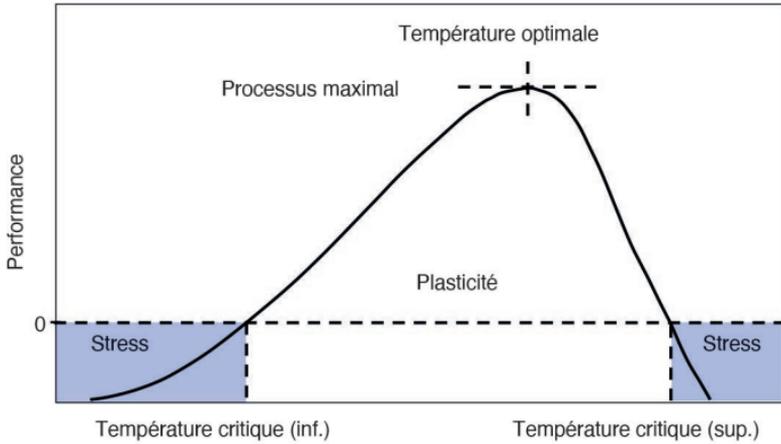


Figure 6. Courbe théorique de performance d'un processus physiologique en fonction d'un facteur forçant, ici la température.

La performance (croissance, respiration, fécondation, etc.) est généralement une fonction non linéaire de la température, avec des taux à leur maximum lorsque la température est optimale. La gamme de température qui maintient les taux physiologiques au-dessus d'un certain seuil représente la gamme de plasticité phénotypique de l'organisme, tandis qu'en dessous ou au-delà de ce seuil (température critique), les performances physiologiques sont si faibles qu'elles constituent des conditions stressantes.

Pourtant, la grande majorité des études expérimentales sur la réponse d'une espèce à l'acidification des océans ne prennent que peu en compte les processus d'acclimatation et d'adaptation évolutive que nous venons de décrire (Riebesell et Gattuso, 2015). Ces études consistent généralement à plonger les animaux d'aujourd'hui dans les conditions de demain, pendant quelques jours, semaines, voire quelques mois, et ne permettent pas d'évaluer le potentiel d'acclimatation et d'adaptation à long terme. Cela tient principalement au fait qu'il est très difficile de maintenir en laboratoire des organismes à durée de vie longue, en conditions acidifiées, sur plusieurs générations, dans de bonnes conditions.



L'ADAPTATION EST POSSIBLE ; C'EST UNE QUESTION DE TEMPS !

Les quelques données expérimentales disponibles suggèrent que l'adaptation évolutive à l'acidification des océans est possible après quelques centaines de générations chez les micro-algues calcaires (coccolithophores) (Lohbeck *et al.*, 2012). Les membres de ce groupe présentent une grande diversité génétique, un cycle de reproduction court, d'un jour, voire moins, et des populations extrêmement abondantes pouvant atteindre quelques milliers, et même millions de cellules par litre d'eau de mer. Néanmoins, ces études évolutives sont menées dans des conditions expérimentales simplifiées où la prédation et la compétition pour les ressources sont inexistantes. La question reste donc de savoir dans quelle mesure ces résultats sont réalistes et extrapolables aux conditions naturelles.

D'autre part, il n'y a pas d'études similaires sur les organismes multicellulaires complexes et à longue durée de vie. En toute logique, les organismes qui ont des temps de génération longs, tels que les coraux, les mollusques ou les poissons, seront moins à même de s'adapter à l'ampleur et au rythme de l'acidification des océans projetés durant ce siècle. En effet, les extinctions massives révélées par les données géologiques à des époques où le rythme de modification de la chimie des océans était beaucoup plus lent qu'il ne l'est aujourd'hui suggèrent que la vitesse d'évolution de ces espèces serait bien trop lente (chapitre 3). En résumé, la question n'est pas de savoir si l'adaptation peut se produire, mais si elle peut se produire assez rapidement.

Évaluer expérimentalement comment les organismes marins avec des temps de génération de plusieurs années réagiront aux changements des conditions physico-chimiques est extrêmement fastidieux, voire impossible. Des études comparatives utilisant des espèces dont les aires de répartition géographiques couvrent de grands gradients de pH (ou de CO₂) peuvent nous aider à évaluer plus facilement le potentiel adaptatif des espèces. Cela revient à examiner comment les organismes s'adaptent localement pour évaluer leur potentiel d'adaptation futur. En effet, la capacité de s'adapter à une variable environnementale

dans l'espace indique la capacité de s'adapter aux changements de cette variable dans le temps. Et inversement, les limites de l'adaptation dans l'espace suggèrent des limites indépassables de l'adaptation face aux évolutions futures.

Nous avons vu que le pH et les paramètres des carbonates varient de façon marquée dans les écosystèmes marins, offrant ainsi une mosaïque d'habitats diversifiés auxquels les espèces ont déjà pu s'adapter. Forte de ce constat, une équipe de recherche allemande a comparé des larves de moules issues de la mer du Nord à celles que l'on trouve dans une zone de la Baltique, qui est naturellement plus acide (Thomsen *et al.*, 2017). En plaçant ces larves dans les conditions d'acidité attendues en 2100, les chercheurs ont constaté que les moules issues de la Baltique avaient une meilleure survie que leurs homologues de la mer du Nord, suggérant une adaptation locale à l'acidification. C'est aussi le cas chez d'autres espèces comme l'oursin pourpre en Californie, et certaines espèces de coraux (Hofmann *et al.*, 2014). Bien que ces résultats insufflent un vent d'optimisme quant à la résilience de ces espèces dans un monde riche en CO₂, ils ne doivent cependant pas occulter le risque d'extinction locale, précisément là où l'acidité est la plus élevée aujourd'hui.

COMMENT ÉTUDIER LA PLASTICITÉ ET L'ADAPTATION DES ORGANISMES MARINS À L'ACIDIFICATION DES OCÉANS ?

Imaginer le devenir des organismes marins dans un océan riche en CO₂, plus acide et appauvri en carbonate, n'est pas chose aisée ! Certains imagineront un chercheur en blouse blanche qui scrute à la loupe des coraux ou des coquillages plongés dans un bain d'acide jour et nuit. D'autres auront l'image d'une équipe occupée à examiner des restes de structures calcaires patiemment exhumées de sédiments marins pour glaner de l'information sur des événements catastrophiques passés. En réalité, pour étudier les réponses des organismes marins à l'acidification des océans, les scientifiques ont développé plusieurs approches, parfois combinées entre elles, chacune ayant des avantages et des inconvénients.

Analogies avec les événements passés d'acidification des océans
Nous avons vu dans le chapitre 3 que l'analyse de l'évolution de la composition spécifique des communautés en fonction du pH sur des échelles de temps géologiques donne un aperçu de ce qui pourrait nous attendre. Il y a déjà eu des épisodes de l'histoire de la Terre au cours desquels l'océan était plus acide et plus chaud qu'aujourd'hui. À ce titre, le maximum thermique du Paléocène-Éocène (PETM) est souvent considéré comme étant l'analogie passé le plus proche du futur nous permettant d'imaginer ce que sera la vie marine dans un monde riche en CO₂. Bien que les archives fossiles donnent un aperçu global de l'influence de ces changements à long terme, tels que les extinctions et les émergences d'espèces, il faut garder à l'esprit que les taux de changement pendant le PETM étaient dix fois plus lents que ceux de l'océan moderne, donc plus favorables à l'adaptation qui requiert du temps.

Analogies avec les événements locaux d'acidification des océans
Nous avons également vu que le milieu marin est hétérogène, et cela vaut pour le pH et les paramètres des carbonates. À l'instar de cette équipe allemande qui étudia les capacités adaptatives de populations de moules à l'acidification, d'autres équipes de recherche décrivent les communautés qui vivent autour des émissions volcaniques de CO₂, des endroits très particuliers de l'océan où ce gaz s'échappe naturellement du fond sous forme de bulles bien visibles et qui provoquent une acidification locale³². Ces émissions froides et peu profondes, souvent comprise entre 1 et 40 m, répandues en Méditerranée au large de l'Italie et de la Grèce, offrent une fenêtre sur un avenir possible, permettant de déduire les effets de l'acidification sur la biodiversité et le fonctionnement général de l'écosystème, sur des échelles de temps de plusieurs mois à plusieurs décennies, voire des siècles.

Les émissions volcaniques naturelles de CO₂ les mieux connues sont à Ischia, dans la baie de Naples, en Italie. Sur ce site, il y a des zones plus ou moins touchées par l'acidification qui peuvent

32. Concernant les émissions volcaniques de CO₂, voir le film : https://youtu.be/sVerGzn_1ME

permettre d'imaginer à quoi ressembleraient les écosystèmes marins du futur, dans un monde riche en CO₂. Les paramètres des carbonates dans les zones les plus affectées sont proches des scénarios d'acidification les plus extrêmes pour 2500 (-1,4 unité pH) alors que dans d'autres zones moins touchées, ils sont comparables aux projections pour 2100 (-0,07 à -0,33 unité) (Hall-Spencer *et al.*, 2008). Les études antérieures menées sur ces sites d'émission de CO₂ font état d'une diminution globale de la richesse en espèces, de la biomasse, de la complexité structurelle et trophique, et d'une augmentation de l'abondance des macroalgues, des herbiers marins et des coraux mous, au détriment des organismes calcifiants, avec une acidification croissante. La conclusion est unanime : la biodiversité diminue avec la baisse du pH, à la fois en termes de nombre d'espèces (diversité taxonomique) et en termes de caractéristiques biologiques des espèces (diversité fonctionnelle) (Teixidó *et al.*, 2018).

Par exemple, une étude récente menée sur ce site montre que les zones non touchées par les émanations de CO₂ sont habitées par une grande diversité d'organismes en termes de taille, de taux de croissance, de formes, de mode d'acquisition de l'énergie (autotrophes photosynthétiques et hétérotrophes³³), et de structure (calcifiant ou non) (Teixidó *et al.*, 2018). En revanche, les zones à faibles pH (7,5-7,8), qui représentent les conditions attendues pour 2100, sont caractérisées par des organismes de petites tailles, à croissance rapide, encroûtants et charnus, plutôt autotrophes et principalement non calcifiants. Les oursins y sont beaucoup moins abondants. La zone à pH extrême (6,6-7,2) est dominée par des organismes à croissance rapide, encroûtants et charnus, strictement autotrophes photosynthétiques, et non calcaires. Les oursins y sont complètement absents.

Cependant, comme les événements passés d'enrichissement en CO₂, les sites d'émissions de CO₂ sous-marins ne peuvent pas être considérés comme des conditions équivalentes aux changements océaniques actuels. La première raison est que les effets du réchauffement, qui est indissociable de l'acidification, ne

33. Qui se nourrit de substances organiques, ne peut effectuer lui-même la synthèse de ses éléments constitutants (opposé à *autotrophie*).



sont pas pris en compte. L'analyse des communautés autour des émissions sous-marines donne un aperçu de l'influence d'un facteur pris isolément, l'enrichissement en CO_2 . La seconde raison, plus subtile, est que la variabilité du pH sur ces sites augmente avec le niveau d'acidification. Ainsi, les communautés qui y vivent reflètent à la fois la baisse du niveau moyen du pH, mais également une augmentation de sa variabilité, qui peut être considérée comme un facteur de stress supplémentaire.

L'expérimentation à plusieurs échelles spatiales

Au laboratoire, les scientifiques se livrent couramment à des expérimentations en conditions contrôlées de pH, soit en « microcosmes », c'est-à-dire dans des aquariums ou bassins de quelques litres à plusieurs mètres cubes, portant sur des espèces ou des souches uniques, ou bien dans des « mésocosmes », des structures de très grand volume, parfois déployés en mer, qui intègrent des assemblages biologiques naturels. L'eau de mer est généralement acidifiée en faisant buller du CO_2 gazeux. Plus le bullage est fort, plus l'acidité augmente (le pH diminue). Les expériences de manipulation du pH permettent d'obtenir des informations mécanistes hautement contrôlées sur la relation entre un ou plusieurs facteurs, comme le pH, mais également la température, la teneur en oxygène dissous, le régime alimentaire, etc., et la réponse physiologique, écologique ou comportementale des organismes étudiés.

Cependant, encore une fois, chacune de ces approches présente des inconvénients en termes de coût, de degré de réplication et de pertinence écologique (Boyd *et al.*, 2018). Les expériences de manipulation utilisent généralement des systèmes artificiels et simplifiés sur de courtes périodes (de quelques semaines à quelques mois), ce qui rend délicate l'extrapolation au milieu naturel et à des échelles de temps plus longues. Les expériences en microcosmes sont limitées dans leur capacité à prédire les effets au niveau de l'écosystème ou du réseau trophique³⁴, tandis que les expériences en mésocosmes demeurent limitées par leur coût considérable et leur difficulté logistique, et sont donc parfois difficiles à répliquer.

34. Chaîne alimentaire.

Ainsi, au fur et à mesure que nous avançons dans le continuum allant d'expériences simples à petite échelle sur une seule espèce à des études de mésocosmes à de grandes expériences ouvertes et naturelles, nous augmentons la pertinence écologique au détriment de la compréhension des mécanismes. Néanmoins, la capacité des expériences de manipulation à fournir des informations mécanistes sur la manière dont de multiples facteurs influenceront la vie marine dans un océan futur en fait des outils puissants et flexibles, en particulier lorsqu'ils sont liés à d'autres approches. Ensemble, celles-ci ont le potentiel de générer la compréhension mécaniste et le pouvoir prédictif requis pour évaluer les effets de l'acidification sur les organismes et écosystèmes marins.

POUVONS-NOUS « PROMOUVOIR » L'ADAPTATION ÉVOLUTIVE ?

Nous pouvons essayer, les outils existent ! La sélection génétique, qui consiste à choisir des caractères d'intérêt pour les transmettre d'une génération à l'autre, pratiquée depuis des millénaires pour améliorer les rendements agricoles, est une manière de promouvoir l'adaptation ou d'accélérer l'évolution. La grande majorité des plantes cultivées et des animaux d'élevages sont issus d'un long processus de sélection génétique par l'homme. Ce processus de sélection, souvent qualifié « d'artificiel » par opposition à la sélection dite « naturelle », peut être envisagé pour produire des organismes plus tolérants à l'acidification des océans, notamment par des méthodes traditionnelles de croisement sélectif.

Pour cela, il faut que ce caractère existe au sein de l'espèce cible. Cela peut sembler évident, mais la sélection artificielle est limitée par la diversité génétique existante ! C'est une des raisons pour lesquelles il est essentiel de préserver cette diversité dans la nature : les caractéristiques observées chez les populations sauvages peuvent être introduites dans les populations d'élevage pour faire face aux changements environnementaux. D'autre part, il faut que ce caractère soit héritable, c'est-à-dire transmissible d'une génération à l'autre. Enfin, le caractère désiré doit pouvoir être sélectionné indépendamment d'autres caractères indésirables. Cela n'est pas



toujours le cas ; les problèmes de santé ou de malformation observés chez de nombreux chiens de race en sont un exemple.

Contrairement à l'agriculture terrestre, qui compte plus de 8 000 races de bétail et un nombre encore plus élevé de variétés de plantes, l'aquaculture a développé très peu de types d'élevage. La majorité des espèces en élevage sont d'origine sauvage (FAO, 2019). Cela explique que de nombreux organismes aquatiques d'élevage ressemblent comme deux gouttes d'eau à leurs homologues sauvages, contrairement au cochon qui n'a plus grand-chose à voir avec le sanglier ! Une huître d'élevage, c'est souvent une huître sauvage que l'on met dans une poche !

À l'heure actuelle, le développement et la gestion planifiée des ressources génétiques marines font défaut. Les premières expériences de sélection publiées en aquaculture ont commencé dans les années 1920 pour améliorer la résistance aux maladies des poissons (Gjedrem *et al.*, 2012). Les premiers programmes de sélection à grande échelle ont été introduits pour les salmonidés dans les années 1970. La mise en œuvre de programmes de sélection à plus grande échelle dans l'aquaculture demeure très lente, et malgré les gains spectaculaires qui ont été démontrés pour un certain nombre d'espèces, c'est moins de 10 % de la production aquacole mondiale qui était en 2010 basée sur des stocks améliorés (Gjedrem *et al.*, 2012). Bien que la faisabilité de programmes de sélection ait été largement explorée sur certaines espèces de mollusques comme les huîtres pour augmenter la croissance, le taux de chair, ou la résistance aux maladies, peu d'initiatives à grande échelle ont émergé.

Ainsi, nous voyons bien que la filière aquacole n'est pas outillée pour produire des organismes sélectionnés pour une plus grande tolérance à l'acidification. Bien qu'il existe de l'adaptation locale à l'acidification des océans pour plusieurs espèces d'organismes calcifiants (coraux, huîtres, moules, oursins, etc.), l'héritabilité de ce caractère et les liens avec d'autres caractères potentiellement indésirables doivent être précisément évalués pour permettre de nouvelles avancées. La sélection de souches ou de variétés d'organismes tolérants à l'acidification des océans, ce n'est pas pour demain !



COMMENT L'ACIDIFICATION DES OCÉANS NOUS AFFECTE- T-ELLE ?

Tout ce que nous avons montré jusqu'à présent dans cet ouvrage suggère que l'acidification des océans aura de graves conséquences pour les milieux marins et, par conséquent, pour les millions de personnes qui dépendent de la protection côtière, de la pêche et de l'aquaculture.

NOTIONS DE SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES

Ce concept, qui pense le fonctionnement des écosystèmes en termes de biens et de services destinés aux êtres humains, a émergé dans les années 1970 pour sensibiliser la population à la protection des écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005)³⁵. L'homme et l'économie sont placés au centre d'une nature pourvoyeuse de services dont la valeur monétaire peut être évaluée. En 2011, la valeur monétaire des services écosystémiques marins et côtiers était ainsi estimée à 20 900 milliards de dollars par an, soit près de 60 fois les dépenses de l'État français en 2020 ! Les océans procurent des services d'approvisionnement grâce à l'exploitation des ressources marines (pêche et aquaculture), des services de soutien pour les espèces vivantes (habitat), des services de régulation (climat, stockage du carbone) ou encore des services socioculturels (loisirs, patrimoine naturel).

L'acidification aura un impact sur l'ensemble des services rendus par les océans, plaçant ainsi l'humanité dans une situation de vulnérabilité sans précédent historique. Les premiers rapports scientifiques concernant l'impact de l'acidification sur les services écosystémiques ont émergé en 2009 et portent principalement

35. <https://www.ocean-climate.org/wp-content/uploads/2017/02/services-ecosystémiques2.pdf>



sur la pêche (Cooley et Doney, 2009 ; Branch *et al.*, 2013). Pour illustrer ce propos, voyons comment l'acidification génère des risques pour le bien-être économique et sociétal à travers la baisse de l'approvisionnement en produits de la mer qui pourrait entraîner des pertes pour l'industrie de la pêche et du tourisme, et ainsi une menace pour la sécurité alimentaire des populations qui dépendent de ces produits comme source d'approvisionnement en protéines.

L'EXPLOITATION DES RESSOURCES MARINES

La menace potentielle de l'acidification des océans pour l'exploitation des produits de la mer est double et peut être exprimée en termes d'impacts directs sur les espèces à valeur commerciale (poissons, coquillages et crustacés), et d'impacts indirects *via* la dégradation des habitats et les perturbations de la chaîne alimentaire marine.

L'effet direct le plus étudié sur les organismes marins est associé au processus de calcification. Comme cela a été décrit dans les chapitres précédents, de nombreux organismes calcifiants auront des difficultés à former leur coquille ou leur squelette calcaire dans un océan riche en CO₂, ce qui entraînera une plus grande vulnérabilité.

Les coquillages

Parmi les organismes calcifiants, les coquillages constituent une part importante des produits de la mer et contribuent fortement à la sécurité alimentaire des régions littorales. En 2021, les mollusques marins provenant de la pêche (11 %) et de l'aquaculture (89 %) représentaient 13,5 % de la biomasse marine exploitée et 36,1 % de la valeur monétaire générée par la production aquacole mondiale, pour un total de 30 milliards de dollars. D'autre part, la production mondiale de coquillages dans le monde est en augmentation et largement dominée par la Chine qui représente 84,2 % du total. Parmi les principaux pays producteurs, certains ont vu leur production croître rapidement entre les années 1970 et 2000 – c'est le cas des plus

importants tels que la Chine, le Chili, la Corée du Sud et le Vietnam – alors que d'autres, comme le Japon, les États-Unis et la France, ont plutôt tendance à maintenir leurs niveaux de production historiques (FAO, 2020).

Cas de l'aquaculture française

En France, l'aquaculture marine est largement dominée par la conchyliculture qui constitue un élément socio-économique structurant les régions littorales françaises. En 2020, plus de 15 000 hectares sont exploités par près de 3 000 entreprises en plus des 1 800 km dédiés à des cultures en ligne ou sur bouchots^{36,37}. Historiquement, l'ostréiculture française repose sur l'exploitation de l'huître plate. Pendant le XIX^e siècle, des épisodes de mortalités, la surpêche et l'introduction accidentelle de parasites ont entraîné un déclin des populations et des extinctions locales. Ainsi, l'huître plate a été remplacée par l'huître portugaise en 1925 qui a été anéantie par une maladie virale dans les années 1970. L'huître creuse du Pacifique a été introduite et la production a augmenté jusqu'à atteindre 120 000 tonnes par an pour une valeur de marché de 300 millions d'euros. En 2008, des mortalités massives causées par un virus sont apparues dans presque toutes les zones d'élevage, entraînant une baisse de 40 % de la production annuelle. En 2012, c'est une bactérie qui entraîne des mortalités dans les populations adultes, continuant ainsi d'affaiblir la filière. Malgré une baisse de production liée aux mortalités, la production ostréicole française demeure au premier rang communautaire et se place dans les cinq premières nations au niveau mondial. La mytiliculture française repose sur la production de moules. La production mytilicole française était en hausse, avec plus de 77 000 tonnes commercialisées en 2012 (contre 66 000 tonnes en moyenne entre 2007 et 2012). Au cours de l'hiver 2014, une mortalité massive de moules s'est produite dans le Pertuis breton et des épisodes similaires ont ensuite été observés en Bretagne, en

36. Les bouchots sont des pieux de bois disposés en ligne sur l'estran.

37. <https://www.gouvernement.fr/sites/default/files/contenu/piece-jointe/2023/04/06-l-economie-bleue-en-france-2022-aquaculture.pdf>



Normandie et dans le Nord-Pas-de-Calais, sans que les causes soient clairement identifiées.

Ce résumé de l'histoire de la conchyliculture française montre que les éleveurs de coquillages ont toujours su s'adapter et intégrer des risques en raison de la forte exposition de cette filière aux aléas environnementaux. Jusqu'à récemment, le réchauffement et l'acidification des océans n'apparaissaient pas aux yeux des professionnels comme une menace majeure susceptible de réduire la production. Une enquête menée en 2014 auprès d'une centaine de conchyliculteurs français plaçait en effet le risque d'émergence de maladies et les questions sanitaires en tête, loin devant les risques induits par le changement climatique et l'acidification des océans³⁸. Une autre enquête publiée en 2015 montre que près de la moitié des conchyliculteurs méditerranéens disent ne pas avoir entendu parler de l'acidification des océans, ce qui révèle aussi un défaut de communication entre la communauté scientifique et la filière. Pourtant, des épisodes d'acidification ponctuels et localisés ont déjà provoqué des pertes économiques importantes dans des écloséries de coquillages outre-Atlantique.

Une histoire américaine

L'exemple le plus emblématique d'impact de l'acidification des océans sur la production aquacole se situe à Whiskey Creek Shellfish Hatchery, sur la côte ouest américaine, dans l'État de l'Oregon, où les larves d'huîtres sont produites, puis vendues à des fermes ostréicoles du nord-ouest du Pacifique (Barton *et al.*, 2012 ; Barton *et al.*, 2015). En 2007, au terme de 30 ans de production régulière, des élevages entiers de larves d'huîtres ont commencé à mourir massivement. Après avoir cru que cette mortalité était due à une maladie bactérienne, comme c'est parfois le cas, il s'est avéré que la cause était la chimie de l'eau de mer elle-même. Dans cette région, l'eau acidifiée des profondeurs de l'océan remonte à la surface à la faveur des vents saisonniers et alimente l'éclosérie qui abrite les élevages de larves d'huîtres. Cette eau acidifiée tue les larves particulièrement sensibles. Bien que ce phénomène soit naturel, l'acidification des océans en cours

38. Source projet ANR Gigassat.

contribue à augmenter le niveau d'acidité de l'océan profond et semble avoir fait basculer ces conditions naturelles au-delà de ce que les larves d'huîtres pouvaient supporter.

En réponse à ce problème, l'entreprise a mis en place une stratégie pour éviter les opérations de remplissage des bassins tôt le matin, lors de fortes remontées d'eau, de façon à limiter les pertes de production. Néanmoins, l'absorption du CO₂ atmosphérique déplaçant l'état moyen vers des conditions plus toujours plus élevées en CO₂ et plus corrosives, l'entreprise a aussi fait le choix de s'adapter en investissant dans un système de traitement de l'eau à base de carbonate de sodium pour augmenter le pH (et les Ω) avant de la distribuer dans l'écloserie. La solution était d'un coût minime – bien qu'il ait fallu quelques années et des centaines de milliers de dollars de pertes avant de comprendre le problème et d'y remédier.

Cette histoire est intéressante car elle nous projette aujourd'hui dans le monde de demain. D'autre part, elle souligne le caractère éminemment variable et fluctuant du pH et des paramètres des carbonates dans le milieu côtier où vit une frange importante de l'humanité qui exploite les ressources marines. Alors que l'acidification des océans est souvent perçue comme un problème à venir, une conséquence lointaine d'un enrichissement de l'atmosphère et des océans en CO₂, des épisodes ponctuels d'acidification peuvent se produire de nos jours dans de nombreux sites côtiers. Enfin, cette histoire illustre l'importance de la surveillance du milieu, ce qui, dans le cas exposé ici, a certainement permis de limiter les pertes économiques.

Des recherches pour la conchyliculture française

Fort de ce constat, et à l'occasion de la COP 21 qui s'est tenue à Paris en 2015, le Comité national de la conchyliculture en France a appelé à suivre la composition chimique des eaux conchylicoles en faisant explicitement référence au problème de l'acidification des océans³⁹. Aussi étonnant que cela puisse paraître, nous connaissons mieux l'évolution actuelle et à venir du pH et des

39. <https://news-oceanacidification-icc.org/2015/12/04/les-enjeux-environnementaux-de-la-conchyliculture-excerpts-in-french/>



carbonates en Arctique ou en mer de Chine que sur nos propres côtes, où nous produisons des coquillages ! C'est ainsi que l'Ifremer, dans le cadre de ses missions de recherche et d'appui à la puissance publique, déploie depuis 2017 un capteur de mesure du pH à haute fréquence au fond de la rade de Brest⁴⁰. Les données acquises sont sans appel : le pH varie fortement à l'échelle saisonnière et quotidienne avec des valeurs ponctuellement faibles qui se distinguent clairement des niveaux hauturiers sur lesquels sont fondés les modèles climatiques. Ces données confirment que les milieux côtiers sont plus vulnérables à l'acidification que les milieux hauturiers et présentent occasionnellement des niveaux inférieurs au seuil critique établi pour les larves d'huîtres aux États-Unis. Il est donc essentiel de renforcer et d'étendre les suivis de pH à d'autres sites conchylicoles représentatifs de l'ensemble de la filière afin d'évaluer leur vulnérabilité vis-à-vis de l'acidification des océans et d'établir des projections réalistes.

En partenariat avec les comités régionaux et nationaux de la conchyliculture, l'Ifremer et le CNRS ont mis en place un réseau de suivi du pH dans les zones d'élevage de mollusques de la Méditerranée à la Bretagne Nord qui montre, pour la première fois en France, des épisodes d'acidification extrême à différents moments de l'année (figure 7)⁴¹. Ainsi, le pH peut atteindre ponctuellement des valeurs aussi basses que 7,5, correspondant à des eaux corrosives pour les coquillages. L'acidification est donc bien un processus en cours qui a déjà potentiellement des effets sur les coquillages et qui va s'aggraver. En considérant les valeurs de pH mesuré et les projections futures de pH et de température selon le scénario SSP3-7.0 du GIEC, nous estimons que les eaux pourraient être corrosives pour les coquillages jusqu'à 10 % du temps de l'année en 2050 et 50 % du temps en 2100 sur certains sites.

40. Source Ifremer, réseau Ecoscopa.

41. Source projet CocoriCO₂, *la conchyliculture dans un monde riche en CO₂*, partenariat Ifremer/CNRS/CRC-Bretagne-Nord/CRC-Méditerranée/CNC, financement FEAMP *fonds européen pour la pêche et l'aquaculture 2020-2023*.

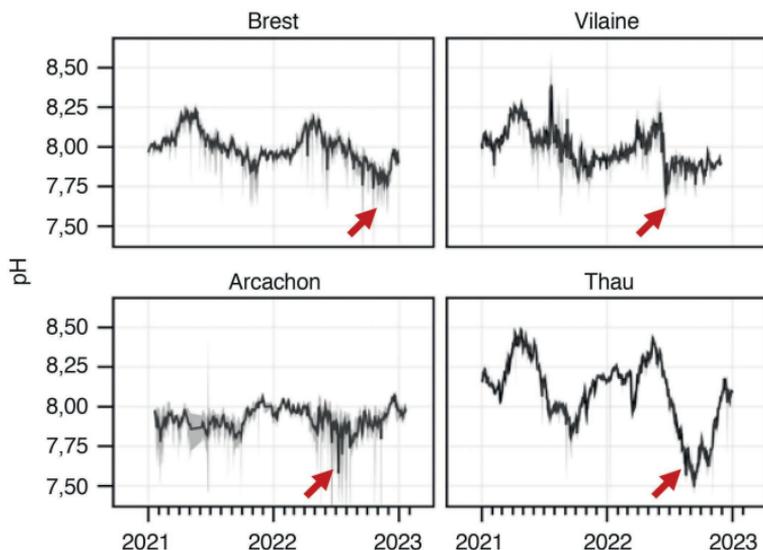


Figure 7. Évolution temporelle du pH moyen journalier sur quatre sites conchylicoles entre 2021 et 2023.

La zone en gris indique l'écart entre les valeurs minimales et maximales. Les flèches rouges indiquent les épisodes d'acidification les plus marqués (données sources CocoriCO₂)

Des conséquences négatives de l'acidification pour la production conchylicole

Dans l'ensemble, l'acidification devrait avoir des conséquences négatives sur la conchyliculture et, comme indiqué dans le dernier rapport de l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, sur la situation mondiale des pêches et de l'aquaculture, il devient essentiel de prévoir des scénarios pour élaborer des stratégies d'adaptation (FAO, 2018). Les rares études réalisées indiquent des impacts économiques négatifs du changement climatique, en termes soit de valeur actuelle nette, de revenus, de bien-être des consommateurs, soit de valeur nutritionnelle des produits. Concernant ce dernier point, quelques études récentes montrent que l'acidification a un impact négatif sur les attributs commerciaux associés à la qualité des produits, tels que le goût, l'apparence et la composition nutritionnelle. Par exemple, les teneurs en protéines, en vitamine B₁₂ et en acides gras



polyinsaturés, dont les fameux oméga-3, des moules, sont plus faibles dans un milieu enrichi en CO₂ (San Martin *et al.*, 2019).

Les impacts de l'acidification des océans sur l'élevage des coquillages peuvent avoir des implications différentes selon les pays considérés et les lieux. Par exemple, les petits états insulaires en développement, qui dépendent grandement de la conchyliculture pour l'alimentation des populations locales et l'exportation, pourraient être particulièrement touchés. La production de coquillages pourrait chuter à l'horizon 2060 dans la plupart des pays à cause du réchauffement et de l'acidification rapide des océans, voire décliner au cours de la décennie à venir pour les plus vulnérables (Stewart-Sinclair *et al.*, 2020).

Quid des poissons ?

Nous avons vu précédemment que les poissons sont globalement moins vulnérables que les organismes calcifiants à l'acidification des océans. Cela se reflète dans les résultats d'une étude récente dans laquelle les scientifiques ont modélisé et cartographié l'effet du changement des conditions océaniques sur le potentiel de production de 180 espèces de poissons et de coquillages au cours du siècle prochain. Pour ce faire, les auteurs ont considéré l'évolution future de multiples facteurs de croissance des espèces, tels que la température, la disponibilité de nourriture et l'acidification des océans (Froehlich *et al.*, 2018). Globalement, cette étude montre une probabilité plus forte de déclin de la production aquacole mondiale. Cette probabilité est plus élevée pour les bivalves que pour les poissons à cause de l'acidification qui aggrave les effets du changement climatique. En fait, la production de poisson pourrait augmenter localement à la faveur du réchauffement des océans dans les zones polaires et tempérées. Ces résultats sont cependant à prendre avec précaution, puisque ces modèles ne prennent pas en compte les découvertes récentes des effets de l'acidification sur le comportement des poissons et les autres effets indirects sur les habitats et la chaîne alimentaire (Froehlich *et al.*, 2018).

Les impacts de l'acidification des océans ont été démontrés sur le comportement des espèces récifales tropicales, et des expériences similaires ont commencé à être menées sur les espèces tempérées d'intérêt halieutique comme le bar commun, une espèce au poids

économique fort avec plus de 150 000 tonnes vendues en Europe chaque année (Porteus *et al.*, 2018). Comme chez les espèces récifales, ces premières expériences menées sur les juvéniles de bars font état d'une anxiété accrue et d'une diminution des capacités olfactives des individus maintenus en condition acidifiée. Ces effets pourraient diminuer la survie et le succès reproducteur des individus et ainsi affecter durablement les stocks. Si nous extrapolons les résultats de ces études à l'ensemble des espèces exploitées, l'acidification des océans pourrait avoir sur la pêche commerciale des impacts dramatiques qui ne sont aujourd'hui pas pris en compte.

D'autre part, les récifs coralliens tropicaux, directement affectés par l'acidification des océans, soutiennent d'importantes pêcheries artisanales dans de nombreuses régions du monde. L'acidification des océans fragilise les coraux qui sont touchés de plein fouet par le réchauffement climatique. Par conséquent, les récifs coralliens vont se dégrader d'ici la fin du siècle et les conséquences sur la pêche dépendront du type d'habitat qui les remplacera, ainsi que des espèces de poissons qui y trouveront refuge.

Bien que la plupart des poissons de récif puissent survivre aux augmentations prévues de l'acidification et des températures océaniques, les coraux sont moins tolérants. Quelques espèces de poissons dépendent strictement des coraux pour se nourrir et s'abriter, ce qui laisse penser que les extinctions de coraux pourraient entraîner des extinctions secondaires de poissons. Cependant, ces extinctions secondaires pourraient s'étendre bien au-delà de ces quelques espèces dépendantes des coraux. De plus, on ne sait pas encore comment ces déclin de poissons pourraient évoluer dans le monde. Les phénomènes de mortalités massives de coraux posent la question du devenir des communautés de poissons. Une étude statistique suggère que la richesse en poissons serait d'environ la moitié de sa valeur actuelle dans un monde sans corail (Strona *et al.*, 2021), ce qui ne manquerait pas d'affecter les pêcheries artisanales locales.

Enfin, les organismes calcifiants, autres que les coraux mentionnés précédemment, faisant souvent partie du menu des poissons, il est possible que le déclin des premiers face à l'acidification ait des répercussions sur l'abondance des seconds. Pour tester cette



hypothèse, les chercheurs utilisent des modèles dynamiques de réseaux trophiques alimentés avec des données d'abondance des espèces présentes dans l'écosystème, elles-mêmes forcées par des paramètres physiques, chimiques et biologiques dont le pH. Grâce à ce genre d'outils, des chercheurs ont étudié les effets directs et indirects de l'acidification sur la biomasse et les revenus de la pêche, et montrent sans surprise que les invertébrés qui vivent sur le fond (crabes, crevettes, brouteurs benthiques, détritivores benthiques, bivalves) sont les plus touchés par la diminution du pH et que cela a des répercussions sur certains poissons, requins et autres invertébrés qui consomment ces espèces (Marshall *et al.*, 2017). Bien que ce genre d'études fournisse un ensemble de projections pouvant être utiles pour les gestionnaires, les effets en cascade de l'acidification sur les chaînes alimentaires demeurent mal connus.

AURONS-NOUS DES HÛTRES EN 2100 ?

L'acidification des océans est l'un des nombreux facteurs qui affectera la durabilité des produits de la mer. Ainsi, pour répondre à la question posée au début de ce chapitre, nous aurons bien des huîtres en 2100, mais à quel prix ? La production baissera probablement du fait de l'acidification et du changement climatique. La question qui se pose est celle de l'adaptation de la filière et des marchés, en réponse à une production plus erratique et moins prévisible. Concernant les poissons, le plus inquiétant est la possibilité que la perte des sens observés chez les poissons de récifs tropicaux laisse présager les mêmes réponses et une survie réduite chez les espèces commercialement importantes, qui fournissent la plupart des ressources marines consommées par les humains. Mais la plus grande incertitude concerne les impacts de l'acidification des océans sur les habitats et les réseaux trophiques marins, avec des répercussions possibles sur la biodiversité marine et les populations sauvages.



COMMENT L'ACIDIFICATION INTERAGIT-ELLE AVEC LES AUTRES FACTEURS DU DÉRÈGLEMENT CLIMATIQUE ?

Bien que cet ouvrage soit consacré à l'acidification des océans, nous ne pouvons pas faire abstraction du fait qu'en conséquence des activités humaines, de nombreux paramètres varient en même temps et que les problèmes auxquels les organismes sont confrontés du fait de l'acidification de l'eau de mer sont souvent aggravés par d'autres facteurs de stress.

TOUT BOUGE !

Ainsi, réchauffement, désoxygénation des océans, fonte des glaciers et de la banquise, élévation du niveau de la mer, érosion de la biodiversité et pollutions en tous genres, sont autant de facteurs qui interagissent entre eux et qu'il nous faut appréhender pour mieux anticiper l'avenir et être en mesure de fournir des solutions aux problèmes futurs. Car si les émissions croissantes de gaz à effet de serre rendent les océans plus acides, elles contribuent comme on l'a vu à leur réchauffement, mais aussi à leur désoxygénation, ce qui est beaucoup moins connu ! Ces trois paramètres, l'acidification, le réchauffement et la désoxygénation, sont liés par la physique et la chimie marines, et leurs interactions au sein des océans risquent de pousser les organismes marins en dehors de leurs limites de tolérance physiologique.

L'OCÉAN EN SURCHAUFFE

À l'heure où nous écrivons ces lignes, la température moyenne à la surface des océans est la plus élevée jamais mesurée. Au mois de mai 2023, la température océanique moyenne calculée à



partir de milliards de mesures provenant de capteurs immergés, satellites, navires, avions et stations météorologiques, est d'environ 19,7 °C, soit 0,26 °C au-dessus de la moyenne 1991-2020. L'océan a absorbé 94 % de l'excès de chaleur lié aux activités humaines et à l'augmentation de l'effet de serre qui en découle. Le dernier rapport du GIEC indique que la température moyenne mesurée à la surface de l'océan entre 2011 et 2020 était 0,88 °C au-dessus de la température mesurée pendant la période 1850-1900. Cette augmentation est moindre que celle observée sur Terre, qui était de 1,59 °C en raison du volume important des océans et du transfert de chaleur vers les couches profondes.

La température de surface de l'océan augmentera quel que soit le scénario d'émission futur de CO₂. Selon un des scénarios les plus optimistes (SSP2-2.6), la température moyenne de surface de la mer pour la période 2080-2099 augmentera d'environ 1,4 °C par rapport à 1870-1899 (Kwiatkowski *et al.*, 2020). Dans le scénario à fortes émissions (SSP5-8.5), l'augmentation sera de 3,4 °C.

LA TEMPÉRATURE GOUVERNE LA DISTRIBUTION DES ESPÈCES

La distribution des espèces est intimement liée aux gradients de température et cette relation température-distribution concerne à la fois les milieux terrestres et aquatiques, et tous les types d'organismes. L'effet de la température sur les organismes est d'une telle ampleur qu'il impose des limites strictes aux endroits où la vie est possible. La température influence tous les aspects de la physiologie d'un organisme (croissance, reproduction, comportement), de la structure de ses macromolécules à la vitesse des réactions chimiques qui participent à son métabolisme (Hochachka et Somero, 2002). Chaque espèce occupe une niche thermique particulière, c'est-à-dire une plage de température dans laquelle elle peut prospérer, mais en dehors de laquelle sa survie est compromise (figure 6, p. 61). La performance d'une espèce est généralement plus élevée au centre de son aire de répartition, où les températures sont optimales, et diminue à mesure que l'on se rapproche de ses limites (Angilletta, 2009).

Un aspect particulièrement important des relations d'un organisme avec son environnement est sa capacité à maintenir sa température corporelle indépendamment de la température ambiante. Les organismes dont la température corporelle est conforme à la température du milieu sont dits « ectothermes » (*ecto* est le préfixe grec pour « extérieur »). Les espèces marines sont généralement des ectothermes stricts parce qu'elles n'ont pas les moyens anatomiques ou physiologiques de maintenir un gradient de température entre le milieu extérieur et le corps. Quelques rares exceptions existent ; c'est le cas des oiseaux, des mammifères marins, et de certains poissons qui peuvent maintenir un gradient de température stable entre le milieu extérieur et leur corps. À l'opposé, les organismes capables de réguler leur température interne indépendamment de la température du milieu externe sont appelés « endothermes », et sont de ce fait moins sensibles aux perturbations thermiques directes.

Les espèces diffèrent énormément dans la gamme des températures corporelles qu'elles peuvent tolérer, ainsi que dans la température limite à laquelle elles peuvent vivre. Par exemple, certaines espèces de poissons antarctiques qui vivent normalement entre 2 °C et - 1,86 °C, le point de congélation de l'eau de mer, et qui meurent de chaleur à des températures supérieures à 4 °C, sont nettement « sténothermes » (*steno* est le préfixe grec pour « étroit »). D'autres espèces aquatiques, dont de nombreux organismes intertidaux⁴² qui subissent de longues périodes d'exonction à marée basse, supportent couramment des variations de température de 20 à 30 °C au quotidien, et rencontrent des variations thermiques encore plus importantes sur une base saisonnière. Ces espèces sont qualifiées d'« eurythermes » (*eury* est le préfixe grec pour « large »).

Les préférences thermiques des animaux et leur capacité à tolérer des variations plus ou moins importantes de la température extérieure déterminent leur vulnérabilité face au réchauffement de l'océan.

42. Vivant entre la marée basse et la marée haute.



COURAGE, FUYONS !

L'effet le plus évident du réchauffement est le déplacement des espèces vers les hautes latitudes et la modification de leurs aires de répartition géographique. Les espèces suivent leur niche thermique. Le réchauffement a déjà altéré la répartition des espèces marines, du phytoplancton aux mammifères marins, dans de nombreuses régions de l'océan. Les espèces pélagiques, qui vivent dans la colonne d'eau, sont généralement plus à même de migrer sur de longues distances que les espèces benthiques inféodées au fond des océans. Aujourd'hui, nous estimons que le déplacement moyen observé depuis les années 1950 est d'environ 60 km par décennie pour les espèces pélagiques contre 30 km par décennie pour les espèces benthiques. La richesse en espèces marines tend à diminuer dans les latitudes où les températures annuelles moyennes de la surface de la mer dépassent 20 °C (Chaudhary *et al.*, 2021). Il en résulte une baisse de la richesse en espèces autour de l'équateur qui s'est accentuée avec le réchauffement climatique, en particulier pour les espèces pélagiques.

Ces déplacements d'espèces en réponse au réchauffement des eaux sont bien visibles en Méditerranée. Cette mer intérieure, reliée artificiellement à la mer Rouge au sud par le canal de Suez construit sous l'impulsion de Ferdinand de Lesseps en 1869, se retrouve colonisée par de nouvelles espèces du fait du réchauffement climatique. L'inverse, c'est-à-dire des espèces méditerranéennes s'installant en mer Rouge, a rarement été observé. Les observations d'espèces dites « lessepsiennes », en référence au bâtisseur éponyme, se sont multipliées ces dernières décennies. Ces espèces peuvent représenter un danger pour la faune et la flore locales. C'est le cas du poisson lapin qui, originaire de la mer Rouge, détruit l'habitat et les ressources des espèces indigènes en consommant les algues et les plantes méditerranéennes. Repérée d'abord dans les eaux côtières d'Israël et du sud de la Turquie, cette espèce sera pêchée pour la première fois en Italie en 2013, puis en France en 2019, pour figurer aujourd'hui sur la liste des espèces envahissantes de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN).

L'invasion des côtes européennes par l'huître creuse est un autre exemple de migration climatique. Cette espèce introduite dans les années 1970 en France avait pour habitude de se reproduire au sud de la Loire, où la température de l'eau le permettait – il faut plusieurs semaines à 18-20 °C pour que les adultes puissent pondre et que les larves se développent et atteignent le stade juvénile. À l'occasion de la canicule de 1976, les ostréiculteurs bretons ont observé des huîtres matures et des juvéniles l'année suivante sur leurs parcs d'élevage. Ce qui était une exception en 1976 est devenu progressivement la règle entre les années 1990 et 2003. Depuis, l'huître creuse se reproduit chaque année dans la rade de Brest où elle fait des heureux, puisque des autorisations ont permis à des ostréiculteurs de capter le naissain, ce qui était impensable par le passé. L'espèce a colonisé l'Europe du Nord jusqu'à la Norvège, où elle est considérée comme invasive. Bien que les transferts d'animaux vivants liés au commerce aient favorisé cette migration, le réchauffement climatique a contribué à l'extension de l'aire de répartition de cette huître (Thomas *et al.*, 2016).

Lorsque les espèces ne peuvent pas s'acclimater, s'adapter ou se déplacer rapidement en réponse à une augmentation de la température, alors le risque est de voir apparaître des mortalités massives, des effondrements de populations, voire des extinctions locales. Une étude portant sur près de 25 000 espèces marines montre que 90 % d'entre elles sont exposées à un risque élevé ou critique d'extinction sur 85 % de leur aire de répartition naturelle selon le scénario SSP5-8.5 du GIEC (Boyce *et al.*, 2022). Les espèces sténothermes, moins tolérantes aux variations, sont physiologiquement plus à risque d'extinction que les eurithermes qui supportent une plus large gamme de températures. Les conséquences pour l'humain sont majeures, puisque de nombreuses espèces marines font l'objet d'une importante exploitation par la pêche et l'aquaculture.

LES CANICULES MARINES

En plus du réchauffement chronique de l'océan, nous observons depuis plusieurs décennies une augmentation de la fréquence des vagues de chaleur marine (de l'anglais « *marine heatwave* » ou



canicule marine, MHW). À l'instar des canicules terrestres, ces vagues de chaleur marines sont définies comme des périodes de plusieurs jours à plusieurs mois pendant lesquelles les températures de surface de la mer sont anormalement élevées. Un événement anormalement chaud est considéré comme une canicule marine lorsqu'il dure cinq jours ou plus, avec des températures supérieures au 90^e percentile, sur la base d'une période de référence historique de 30 ans (Hobday *et al.*, 2016).

Cette définition « statistique » des canicules marines a émergé à la suite d'un événement de réchauffement sans précédent au large de la côte ouest de l'Australie pendant l'été austral de 2011. Cet événement a entraîné un dépérissement rapide des forêts d'algues et des changements des écosystèmes associés, tout au long de centaines de kilomètres de littoral (Wernberg *et al.*, 2013). La plus longue canicule marine, appelée « Blob », a couvert une grande partie du Pacifique Nord-Est de 2014 à 2016 et a été associée entre autres à des événements de mortalité massive de mammifères et d'oiseaux marins (Cavole *et al.*, 2016) et de proliférations d'algues nuisibles (McCabe *et al.*, 2016), affectant ainsi la fourniture de biens et de services écologiques pour la société (Smith *et al.*, 2021 ; Smith *et al.*, 2023). Au cours des 25 dernières années, au moins 34 canicules marines ont affecté les services d'approvisionnement, de régulation, d'habitat et culturels des écosystèmes, entraînant des pertes économiques chiffrées à plusieurs centaines de millions de dollars américains dans les régions touchées.

En Méditerranée, plus de 2 300 événements de mortalité massive concernant plus de 90 espèces d'invertébrés benthiques ont été enregistrés entre 1979 et 2020, majoritairement associés à des canicules marines (Garrabou *et al.*, 2019). Selon une étude publiée en juillet 2022, les canicules marines de 2015-2019 en Méditerranée ont provoqué des mortalités massives sur une cinquantaine d'espèces benthiques parmi lesquelles coraux, gorgones, oursins, mollusques, bivalves, posidonies, etc. (Garrabou *et al.*, 2022). Enfin, la dernière en date, qui a frappé la Méditerranée dans presque tout son ensemble pendant l'été 2022, a généré des anomalies de température de presque 5 °C, provoquant des mortalités massives d'organismes benthiques (Marie *et al.*, 2023). Au printemps 2023, c'est l'Atlantique Nord dans son ensemble qui présente

une anomalie thermique moyenne de + 1,3 °C et des records de température battus fin juillet – 24,9 °C en moyenne – alors que ce n'est que début septembre que l'océan est d'habitude le plus chaud.

Le réchauffement des océans et les canicules marines peuvent être à l'origine d'un phénomène bien connu : le blanchissement des coraux. Les coraux vivent en association avec des micro-algues symbiotiques, les zooxanthelles, qui apportent les nutriments nécessaires à la croissance. En situation de stress, ces algues colorées sont expulsées de l'animal, laissant ainsi apparaître leur squelette blanc. Le blanchissement n'entraîne pas forcément la mort du corail ; certains individus récupèrent leur symbiote une fois le stress passé et se rétablissent. Néanmoins, le blanchissement augmente la vulnérabilité du corail car il ne profite plus des nutriments fournis par les micro-algues. De nombreux épisodes de blanchissement ont été rapportés ces dernières années, notamment sur la Grande Barrière de corail en Australie. Le dernier en date, qui a eu lieu pendant l'été austral de 2022, a touché près de 90 % de son étendue alors que les températures étaient 0,5 à 2 °C au-dessus de la normale. Toutefois, l'augmentation de fréquence de ces vagues de chaleur laisse présager le pire pour ces écosystèmes emblématiques, le risque étant que les animaux n'aient plus le temps de se rétablir entre deux canicules. Aussi, le GIEC tire la sonnette d'alarme : 70 à 90 % des récifs coralliens risquent de disparaître si la température augmente de 1,5 °C et nous risquons une extinction quasi totale à 2 °C de réchauffement (IPCC, 2023).

Le réchauffement a des effets directs sur les organismes marins, avec des conséquences majeures sur le fonctionnement des écosystèmes. Le réchauffement océanique va également entraîner des effets secondaires, notamment sur la teneur en oxygène dissous.

JE RESPIRE, DONC JE SUIS !

L'oxygène, en permettant la production d'énergie par la respiration, est essentiel à la vie aérobie⁴³. Et pourtant, on en parle peu, mais depuis le milieu du XX^e siècle, les niveaux d'oxygène

43. Le terme « aérobie » s'applique le plus souvent à un système (par exemple un organisme vivant, mais également une réaction chimique) qui a besoin d'oxygène.

diminuent à la fois en haute mer et dans les eaux côtières de façon préoccupante. Ce que les scientifiques appellent la « désoxygénation des océans » compte parmi les changements les plus importants survenus dans les écosystèmes marins. L'océan ouvert a perdu environ 2 % de son oxygène au cours des 50 dernières années, et le réchauffement climatique en est la cause dans de nombreux endroits (Breitburg *et al.*, 2018).

En haute mer, la teneur en oxygène des couches supérieures de l'océan est négativement corrélée avec la température. À partir du milieu des années 1980, de fortes désoxygénations coïncident avec de fortes augmentations de la teneur en chaleur de l'océan (Ito *et al.*, 2017). Les « zones à minimum d'oxygène en haute mer », où les concentrations sont inférieures à 2 mg par litre (on parle aussi de conditions *hypoxiques*), se retrouvent naturellement à des profondeurs d'environ 200 à 1 500 m, généralement le long de la côte ouest des continents. Depuis les 50 dernières années, l'étendue de ces zones a augmenté d'une superficie équivalente à l'Union européenne. Le volume d'eau totalement dépourvu d'oxygène – que l'on qualifie d'« anoxique » – a plus que quadruplé sur la même période.

Dans les eaux côtières, ce phénomène est aggravé par le ruissellement des nutriments, en particulier l'azote et le phosphore, liés aux activités agricoles et à l'évacuation des déchets humains. Ce phénomène stimule la production primaire (phytoplancton, algues) qui entraîne par la suite l'accumulation de matière organique sur le fond où la décomposition par la respiration aérobie des microbes consomme de l'oxygène. Des phénomènes d'hypoxie ont aujourd'hui été rapportés sur plus de 500 sites, alors que moins de 10 % d'entre eux étaient touchés avant 1950 (Diaz et Rosenberg, 2008). Ainsi, le taux actuel de déclin de l'oxygène dans les zones côtières dépasse celui de l'océan ouvert, reflétant les effets combinés d'un réchauffement accru des eaux peu profondes et de concentrations plus élevées de nutriments.

EN QUOI LE RÉCHAUFFEMENT ET LA DÉSOXYGÉNATION DES OCÉANS SONT-ILS LIÉS ?

Le réchauffement augmente le risque de désoxygénation à cause de la diminution de la solubilité de l'oxygène, de l'augmentation de l'intensité et de la durée de la stratification, et de l'accélération de la respiration.

La première raison, qui explique environ 15 % de la perte mondiale actuelle d'oxygène, est liée au fait que la solubilité des gaz dans l'eau diminue avec l'augmentation de la température. L'oxygène n'échappe pas à cette règle élémentaire. Donc, plus il fait chaud, moins l'eau contient d'oxygène ; c'est physique.

La seconde raison, qui explique les 85 % restants, est liée à l'intensification de la stratification des océans, elle-même causée par le réchauffement. En effet, dans de nombreuses parties du globe, l'océan est constitué d'une couche supérieure d'eau chaude, plus légère, relativement homogène, et d'une couche profonde d'eau froide formée à l'origine à la surface dans les régions polaires. Ces différentes couches se mélangent lorsque la température s'homogénéise sous l'action des vents, des courants et des marées. Avec le changement climatique, les eaux de surface chaudes et plus légères se réchauffent plus rapidement que les eaux froides plus profondes et plus denses. Les différences de densité entre la surface et le fond augmentent, réduisant les échanges et, par conséquent, l'oxygénation des profondeurs de l'océan. L'intensification de la stratification est accentuée par une autre conséquence du changement climatique : la fonte des glaciers et des calottes polaires. En apportant de l'eau douce naturellement plus légère que l'eau salée, la densité de l'eau de mer de surface diminue et l'écart de densité avec les eaux profondes augmente. Encore un frein au mélange des eaux et à l'oxygénation en profondeur de l'océan.

Enfin, la troisième raison, qui est d'ordre biologique et difficilement quantifiable, est liée au fait que l'élévation de la température augmente la demande respiratoire en oxygène des organismes, ce qui diminue la quantité d'oxygène disponible dans le milieu.



L'océan va continuer à s'appauvrir en oxygène en raison de l'aggravation du réchauffement. Les réserves d'oxygène de l'océan devraient diminuer de 3 à 4 % d'ici la fin du siècle selon le scénario le plus pessimiste du GIEC (SSP5-8.5). Cela peut sembler faible, mais la majeure partie de cette perte est concentrée dans les 1 000 premiers mètres de l'océan, où la richesse et l'abondance des espèces sont les plus importantes.

QUELQUES EFFETS DE L'APPAUVRISSMENT EN OXYGÈNE

Étant donné que l'hypoxie limite l'acquisition d'énergie par la respiration, la désoxygénation des océans peut influencer l'ensemble des processus vitaux des organismes aérobies au point de réduire leurs capacités de survie, de croissance et de reproduction, et d'altérer leurs comportements. D'autre part, la tolérance à un appauvrissement en oxygène et les réponses comportementales varient en fonction des espèces, des taxons, et des groupes trophiques. Par conséquent, la désoxygénation en cours des océans peut altérer les chaînes alimentaires marines et le fonctionnement des écosystèmes. Au même titre que la température, la distribution des organismes dépend de la teneur en oxygène dissous de l'eau, et toute modification de ce paramètre peut conduire les espèces à se déplacer. Les zones à minimum d'oxygène sont souvent appelées « zones mortes » car elles sont littéralement désertées par les organismes aérobies stricts tels que les poissons, le zooplancton ou le corail.

Des phénomènes de mortalité massive en raison d'un déficit temporaire en oxygène sont observés depuis des dizaines d'années, notamment sur les côtes françaises. Un cas bien connu de crises anoxiques ou hypoxiques concerne les lagunes méditerranéennes où des épisodes de *malaïgue* – « mauvaise eau » en occitan – se reproduisent années après années. Ces crises anoxiques sont des phénomènes locaux dus principalement à des températures élevées et à l'absence de vent permettant un mélange des eaux. Au cours de l'été 2018, la malaïgue a littéralement anéanti la production de moules et provoqué la perte de 30 % de la production d'huîtres dans la lagune de Thau. Ce n'est pas la première fois que ce phénomène frappe la profession conchylicole, mais le réchauffement

climatique, avec l'augmentation des vagues de chaleur marines, risque d'entraîner des épisodes anoxiques de plus en plus fréquents.

ACIDIFICATION, RÉCHAUFFEMENT ET DÉSOXYGÉNATION : UN TRIO MORTEL ?

L'acidification, le réchauffement et la désoxygénation sont mécaniquement liés entre eux par des antagonismes et des boucles de rétroactions positives. D'une part, l'augmentation de la température augmente la respiration aérobie et donc la demande en oxygène, dont la disponibilité diminue du fait de sa moindre solubilité dans l'eau chaude. D'autre part, l'augmentation de la respiration favorise la production de CO_2 et donc l'acidification, réduisant d'autant la capacité de l'océan à absorber le CO_2 anthropique responsable du réchauffement.

Les effets de l'acidification, du réchauffement et de la désoxygénation peuvent interagir de différentes manières sur les organismes marins (figure 8). Les effets de l'interaction sont qualifiés d'additifs, synergiques ou antagonistes, selon qu'ils sont respectivement égaux, supérieurs ou inférieurs à la somme des effets individuels.

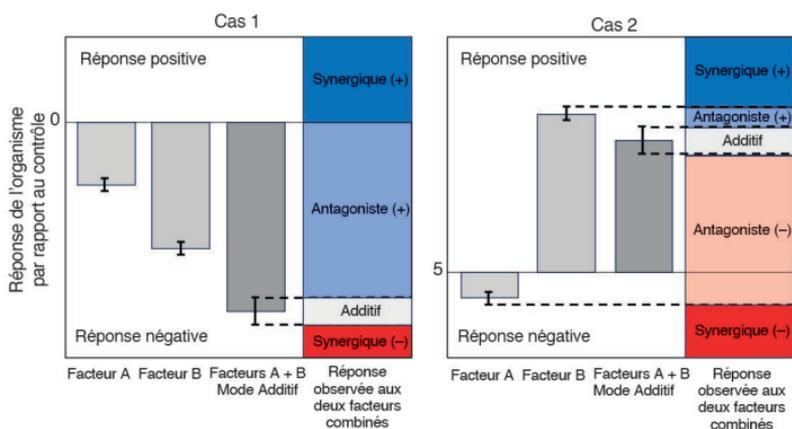


Figure 8. Description des interactions entre facteurs environnementaux (A ou B, par exemple le réchauffement et l'acidification) sur un organisme marin.

Les effets cumulés de ces facteurs peuvent être additifs, synergiques ou antagonistes. À noter que ces effets ne sont pas forcément négatifs ; l'exemple de droite présente justement le cas d'un organisme réagissant favorablement au facteur B. Schéma adapté de Lopez *et al.*, 2022.



Pour tester l'interaction de trois facteurs comme l'acidification, le réchauffement et la désoxygénation, il faut évaluer les effets des facteurs simples, de manière isolée, mais également les interactions mutuelles, ce qui conduit à des plans d'expérience complexes, parfois impossibles à mettre en œuvre. Imaginons que l'on attribue trois niveaux à chaque facteur – chaque niveau correspondant à des projections de modèles issues de scénarios d'émission de gaz à effet de serre ; il faudrait alors tester 27 combinaisons de traitements (3 températures \times 3 concentrations d'oxygène \times 3 pH). Chaque combinaison devant être répétée au moins trois fois pour permettre la généralisation des résultats et le recueil d'analyses statistiques, cela nécessiterait *a minima* 81 unités expérimentales indépendantes, ce qui est très compliqué à mettre en place dans un laboratoire. Bien qu'il soit possible d'obtenir des réponses valides en limitant les interactions testées ou en construisant des scénarios spécifiques, cette complexité explique que la grande majorité des études conduites à ce jour portent sur un facteur, parfois deux, rarement trois (Boyd *et al.*, 2018).

Les quelques études portant sur deux facteurs ou plus montrent généralement des effets additifs ou synergiques négatifs. Par exemple, une étude évaluant les impacts combinés des trois facteurs sur l'ormeau a montré que la combinaison hypoxie et acidification induisait un rétrécissement plus marqué de la niche thermique que l'hypoxie seule (Tripp *et al.*, 2017). Plus généralement, la plage de température tolérée par les organismes tend à diminuer en réponse à l'acidification ou à l'hypoxie (figure 9 ; Pörtner et Farrell, 2008). Cet effet est particulièrement marqué pour les espèces polaires et tropicales qui, du fait de leur habitat particulièrement stable, tolèrent de faibles variations de température. Chez les espèces tempérées et subtropicales, habituées aux milieux fluctuants, le réchauffement et l'acidification ont des effets généralement négatifs, mais l'accélération du métabolisme causé par le réchauffement peut compenser les effets de l'acidification lorsque l'organisme est maintenu dans sa niche thermique et qu'il est nourri à satiété (Dworjanyn et Byrne, 2018).

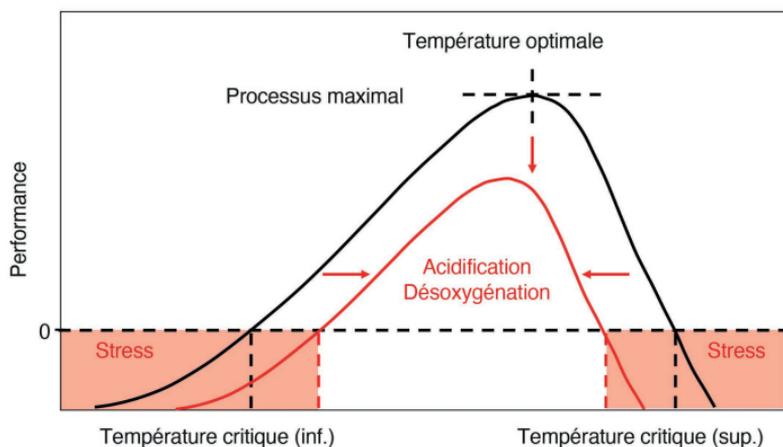


Figure 9. Courbe théorique de performance d'un processus physiologique en fonction de la température.

La zone de performance optimale diminue sous la pression d'autres facteurs environnementaux, ici l'acidification des océans et la désoxygénation. Schéma adapté de Pörtner et Farrell, 2008.

La grande majorité des études multifactorielles se sont intéressées aux effets combinés du réchauffement et de l'acidification. L'hypoxie est un facteur qui a généralement été étudié isolément, *via* des expositions courtes en laboratoire. Pourtant, une méta-analyse récente de la littérature scientifique montre que l'hypoxie a toujours un effet aggravant, qui surpasse les effets du réchauffement et de l'acidification (Sampaio *et al.*, 2021).

L'effet de facteurs multiples sur les organismes marins est difficile à généraliser car il y a trop peu d'études qui prennent en compte plus de deux facteurs combinés. D'autre part, les réponses sont différentes en fonction des espèces étudiées et de l'intensité des facteurs de stress. Néanmoins, les connaissances que nous avons de la performance des organismes en réponse aux facteurs environnementaux et de la manière dont ils gèrent l'énergie disponible permettent de définir un cadre théorique d'évaluation des effets multifactoriels (figure 10). L'allocation de l'énergie joue un rôle essentiel dans la tolérance au stress environnemental et dans l'établissement de limites pour la survie des organismes et de leurs populations.

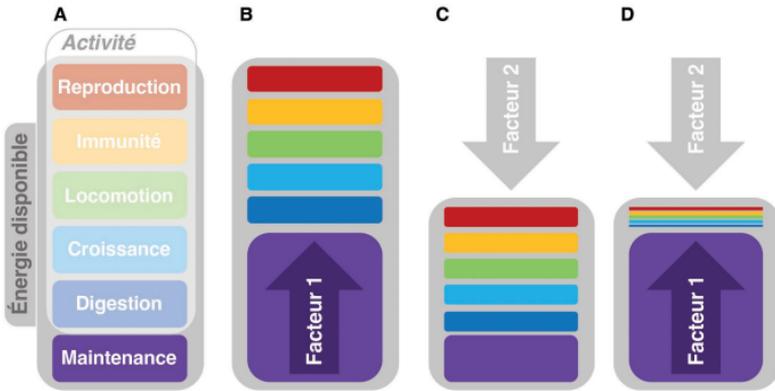


Figure 10. Évaluation des effets multifactoriels dans un cadre énergétique.

Dans un environnement favorable, le métabolisme aérobie fournit suffisamment d'énergie pour supporter les coûts de maintenance et d'activité représentés par les cases de couleurs différentes (A). L'exposition à un facteur environnemental augmente les coûts de maintenance (B) ou réduit l'énergie disponible (C) ce qui dans les deux cas diminue le potentiel d'activité. L'exposition aux deux facteurs simultanément augmente les coûts de maintenance alors que l'énergie disponible diminue réduisant quasiment à néant le potentiel d'activité (D). La taille des cases ne reflète pas l'allocation énergétique réelle. Figure inspirée de Sokolova *et al.* (2012).

En condition normale, la quantité d'énergie disponible permet de faire face aux coûts de maintenance nécessaires au strict maintien en vie de l'organisme, et aux coûts d'activité liés entre autres à la digestion, la croissance, la locomotion, l'immunité et la reproduction (Sokolova *et al.*, 2012). Lors de l'exposition à un facteur de stress modéré, les coûts de maintenance augmentent au détriment des autres fonctions pour protéger et réparer les dommages infligés à l'organisme. C'est, par exemple, ce qui peut se passer lors d'un enrichissement en CO₂ qui est compensé par un ajout de bicarbonate dans le sang. L'exposition à un facteur de stress plus important – comme une hypoxie prolongée ou une température critique – peut réduire la quantité d'énergie acquise par l'organisme. Les coûts de maintenance étant prioritaires et incompressibles, l'énergie allouée aux autres fonctions est réduite. La combinaison des deux facteurs augmente le stress et peut conduire à la fois à une augmentation des coûts de maintenance et à une réduction de l'énergie disponible. Cet état physiologique temporaire permet de prolonger la survie

des individus à court terme mais ne permet pas de maintenir la population à long terme en raison du manque d'énergie allouée aux activités autres que la maintenance (figure 10).

En s'appuyant sur les mécanismes physiologiques mentionnés précédemment et sur les modèles de reconstruction paléoclimatique, des chercheurs ont montré que le réchauffement et la désoxygénation sont responsables de la majorité des extinctions qui ont emporté 95 % des espèces marines à la fin du Permien⁴⁴ (Penn *et al.*, 2018). Dans cet article, les auteurs font le parallèle avec la situation que nous vivons. Le réchauffement prédit par le GIEC à l'horizon 2300 selon le scénario SSP5-8.5 correspondrait à 35-50 % de ce qui a eu lieu à la fin du Permien. Ces projections mettent en évidence la possibilité d'une future extinction massive résultant de l'épuisement de la capacité aérobie de l'océan qui est en cours. Nous serions bien avisés d'en prendre note.

L'acidification des océans est un facteur aggravant les effets du changement climatique, qui peut pousser un individu hors de ses limites de tolérance physiologique et conduire des populations entières à l'extinction. Néanmoins, les effets du changement climatique restent dominés par le réchauffement qui agit directement sur le métabolisme et indirectement sur la disponibilité en oxygène des organismes marins. La désoxygénation est également un facteur dominant par rapport à l'acidification car c'est l'acquisition même de l'énergie qui est directement compromise. Cependant, les études expérimentales évaluant l'impact conjoint des trois facteurs de stress sur la faune marine sont encore rares, laissant un vide à combler pour la communauté scientifique. Il est primordial d'évoluer vers des scénarios multifactoriels pour mieux prédire les réponses biologiques aux océans de demain.

44. Le Permien correspond à la sixième et dernière époque géologique du Paléozoïque. Elle s'étend de - 299 millions d'années à - 251 millions d'années.



COMMENT AGIR ?

Tout ce que nous avons montré jusqu'à présent dans cet ouvrage suggère que l'acidification des océans est un facteur aggravant les effets du changement climatique qui aura des conséquences sur les organismes et les écosystèmes marins et affectera durablement les millions de personnes qui en dépendent. La question qui se pose donc naturellement est de savoir si nous pouvons, individuellement et collectivement, agir pour atténuer ce phénomène et s'y adapter.

ATTÉNUATION *VERSUS* ADAPTATION

Imaginons que nous sommes dans un bateau qui prend l'eau. Pour éviter le naufrage, il faut résoudre deux problèmes. Le premier, qui est la cause même du naufrage en cours, consiste à boucher les voies d'eau. Le second, qui est une conséquence du premier, consiste à évacuer l'eau présente pour rester au sec et éviter d'endommager le navire. De la même manière, face aux émissions de CO₂ et leur conséquence qu'est l'acidification des océans, l'humanité doit agir sur deux fronts à la fois de manière complémentaire : l'atténuation, qui consiste à régler le problème à la source en diminuant nos émissions de gaz à effet de serre ou piégeant ceux qui sont présents dans l'atmosphère, et l'adaptation, qui consiste à surmonter et à réduire les effets des changements en cours.

BAISSER NOS ÉMISSIONS DE GAZ À EFFET DE SERRE

La première mesure qui vient à l'esprit consiste à prendre le problème à la source et à réduire nos émissions de gaz à effet de serre en diminuant la consommation d'énergies fossiles, que sont le charbon, le pétrole ou le gaz naturel, en généralisant des sources d'énergie renouvelable, en améliorant l'efficacité énergétique et en favorisant la conservation de l'énergie. L'adoption de telles mesures dépend de la mise en œuvre de politiques publiques incitatives mais également de comportements individuels plus sobres en énergie. Le scénario d'émission que l'humanité adoptera aura une incidence majeure

sur la trajectoire climatique, comme sur l'acidification des océans. Mais en attendant, y a-t-il des actions locales et plus spécifiques que nous pouvons mettre en œuvre pour nous adapter ?

DE LA MAIN VERTE À LA MAIN BLEUE : VÉGÉTALISER LES OCÉANS

Pour réduire l'acidification, il faut diminuer la concentration de CO_2 dans l'eau de mer. Comme sur terre, les producteurs primaires marins – les macro-algues, le phytoplancton et les plantes marines – utilisent le CO_2 pour fabriquer de la matière organique, sous l'action de la lumière, grâce à la photosynthèse (éq. 7, chapitre 4, p. 36). L'activité photosynthétique consomme du CO_2 et donc augmente le pH et la concentration en ions carbonate (CO_3^{2-}). Par conséquent, pour limiter l'acidification des océans, une stratégie consisterait à augmenter la production primaire, autrement dit, à végétaliser les océans.

Mais cela fonctionne tant qu'il y a de la lumière ! La nuit, la photosynthèse s'arrête, le CO_2 est relargué dans l'eau de mer environnante *via* la respiration, et le pH diminue. Ainsi, les macro-algues et les plantes marines offrent un refuge contre l'acidification qui est « temporaire », et elles font varier le pH quotidiennement.

Un suivi de quelques jours du pH dans les forêts de macro-algues près de Dunedin en Nouvelle-Zélande montre des variations pouvant atteindre jusqu'à 1 unité pH entre le jour et la nuit (Cornwall *et al.*, 2013). De même, dans les systèmes d'herbiers marins⁴⁵ des Philippines, de la Grande Barrière de corail en Australie, et de Méditerranée, le pH varie tous les jours de 0,5 à 0,7 unité, avec des valeurs maximales atteintes vers midi lorsque la photosynthèse est à son maximum (Falkenberg *et al.*, 2021). Ces variations naturelles de pH n'ont, en général, pas d'effet négatif sur les organismes qui occupent ces habitats (Kapsenberg et Cyronak, 2019). En moyenne, le pH mesuré autour des macro-algues et

45. En référence aux herbes marines, plantes aquatiques marines appartenant au genre *Zostera* (famille des Zostéracées) qui se développent dans les sédiments sableux et sablo-vaseux dans la zone des marées et infralittorale.



des herbiers est plus élevé que dans les zones adjacentes non végétalisées. Ainsi, malgré des fluctuations quotidiennes du pH liées à l'intermittence de la photosynthèse, les producteurs primaires peuvent soulager les organismes calcifiants des effets néfastes de l'acidification. Compte tenu de la grande tolérance des algues et des herbiers vis-à-vis de l'acidification, il est fort probable que ces organismes vont continuer à fournir des refuges importants pour de nombreuses espèces qui leur sont associées.

Un exemple récent montre qu'une espèce d'algue brune appartenant au genre des Fucales augmente le pH moyen global de l'eau de mer dans le fjord de Kiel en Allemagne de 0,01 à 0,2 unité, avec une variabilité diurne de 1,2 unité. Les moules qui vivent aux alentours profitent de cette modulation naturelle du pH en produisant de la coquille pendant les périodes diurnes, lorsque le pH est le plus élevé (Wahl *et al.*, 2018).

De tels refuges basés sur l'élimination biologique du CO₂ existent potentiellement dans toutes les zones de production primaire intense. L'effet protecteur des algues et des herbiers varie dans le temps et dans l'espace en fonction de leur productivité, qui dépend de la saison, du moment de la journée, des courants, et de la disponibilité des éléments nutritifs. Dans les régions tempérées et polaires, marquées par une forte saisonnalité, la productivité des macro-algues, et donc leur capacité à fixer le CO₂ et à augmenter le pH, est plus élevée au printemps et en été lorsque l'intensité lumineuse est maximale et que la durée du jour est la plus longue.

L'étendue spatiale de l'effet protecteur des algues et des plantes marines peut aller de quelques centimètres, en se limitant à l'interface entre l'eau et le végétal, jusqu'à plusieurs mètres ou kilomètres. L'étendue du refuge dépend principalement du stock, de la productivité primaire et des courants. Le potentiel de refuge est particulièrement important dans les assemblages de macro-algues denses, à forte croissance, et caractérisés par une canopée complexe qui ralentit les courants et augmente ainsi le temps de résidence de l'eau.

La modification de la chimie des carbonates de l'eau de mer par les herbiers marins et les algues cultivées aux côtés d'organismes sensibles à l'acidification est un domaine de recherche qui émerge

depuis une dizaine d'années et qui doit maintenant être considéré dans une optique de conservation et d'aquaculture dans un océan riche en CO_2 . Si les algues et les herbiers peuvent former de véritables forêts sous-marines et atténuer l'acidification, alors il est d'autant plus important de les conserver et de les protéger pour augmenter la résilience des écosystèmes marins.

Cultiver les algues et élever des coquillages : une relation gagnant-gagnant !

La co-culture des algues et des coquillages n'est pas nouvelle. Ce qui pourrait s'apparenter à de l'agroforesterie marine – c'est-à-dire l'association d'arbres et d'animaux sur la même parcelle – est pratiqué depuis les temps anciens dans de nombreux pays asiatiques. C'est le cas, par exemple, dans la baie de Daya, située dans la partie nord-est de la mer de Chine méridionale. Cette baie semi-fermée et peu profonde, de 600 km², abrite une des zones de culture d'huîtres les plus intensives du pays depuis plus de trois décennies, avec un stock estimé à 66 000 tonnes en 2016, soit un peu plus des deux tiers de la production française ! En même temps, les Chinois y produisent 270 000 tonnes d'algues rouges.

C'est dans ce contexte d'hyperproduction que les chercheurs de l'Académie chinoise des sciences halieutiques à Guangzhou étudient en laboratoire l'effet de la co-culture de l'huître et de l'algue et suggèrent un bénéfice réciproque (Han *et al.*, 2017). L'huître calcifie et respire, ces deux processus excréant du CO_2 qui est utilisé le jour par les algues pour fabriquer leur matière. Ce faisant, les algues limitent l'acidification biogénique, c'est-à-dire qu'elles content la baisse du pH qui est normalement causée par l'excrétion du CO_2 par les huîtres. Ainsi, les algues remontent le pH et la disponibilité en ions carbonate nécessaire à la fabrication de la coquille. En plus, les huîtres filtrent le phytoplancton et clarifient l'eau de mer, permettant une meilleure pénétration de la lumière indispensable à la photosynthèse et à la croissance des macro-algues.

Ces chercheurs montrent également que la production d'huîtres en monoculture libère du CO_2 *via* la respiration et la calcification qui se retrouve dans l'atmosphère. En revanche, en co-culture avec les algues, la situation peut s'inverser car les algues utilisent directement le CO_2 dissous. Alors que l'élevage des huîtres est



une source de CO_2 , la co-culture avec les algues peut être un puits de CO_2 .

Une autre étude conduite sur la côte est américaine, au large de Long Island, près de New York, montre que les huîtres placées en co-culture avec une algue brune bien connue des gastronomes, le Kombu royal, sont exposées à des pH plus élevés et grandissent plus rapidement que leurs homologues cultivées sur des sites éloignés des filières d'algues d'une cinquantaine de mètres (Young *et al.*, 2022).

Collectivement, ces résultats suggèrent que l'élevage de bivalves et la culture d'algues à proximité favorisent non seulement le captage du CO_2 atmosphérique, mais également des synergies entre espèces pouvant augmenter la résilience des élevages de coquillages dans les années et les décennies à venir.

Agir local, penser global : cultiver des algues pour sauver le climat ?

Au-delà de l'adaptation à l'acidification des océans, la culture d'algues à grande échelle peut donc être aussi un moyen d'augmenter le potentiel de captage et de séquestration du CO_2 par les océans et ainsi contribuer à atténuer le changement climatique.

Cette approche est considérée comme une technique de géo-ingénierie⁴⁶ car, contrairement aux pratiques d'adaptation locale, l'idée est de corriger les effets de l'homme sur l'environnement en impliquant des mécanismes qui ont un impact global sur la planète. Bien que controversées, les techniques de géo-ingénierie qui reposent sur le captage du CO_2 et le stockage à long terme dans les réservoirs géologiques, terrestres ou océaniques (« *carbon dioxide removal* » en anglais, ou CDR) sont aujourd'hui considérées comme des approches complémentaires et indispensables aux efforts de réduction des émissions de gaz à effet de serre pour atteindre les objectifs climatiques définis dans l'Accord de Paris (IPCC, 2023).

D'une part, le CO_2 dissous dans la couche supérieure de l'océan qui est capté et transformé en matière organique par les algues

46. Ensemble de techniques qui visent à manipuler et à modifier le climat et l'environnement de la Terre.

peut être séquestré durablement sur le plancher océanique, loin de l'atmosphère (Krause-Jensen et Duarte, 2016). D'autre part, au fur et à mesure que les algues poussent, elles libèrent de grandes quantités de carbone organique dissous dans la couche supérieure de l'océan qui reste stable sur de longues périodes, ce qui offre une voie de séquestration supplémentaire du carbone.

Compte tenu des progrès réalisés au cours de la dernière décennie dans le développement de cultures d'algues pour la consommation humaine, l'alimentation animale et la production de biocarburants, il est concevable aujourd'hui de créer des fermes à grande échelle spécifiquement dédiées au captage et à la séquestration du CO₂ en profondeur. La surface disponible propice à la culture des algues en mer est estimée à près de 48 millions de km² (Froehlich *et al.*, 2019). Selon un rapport de l'Académie nationale des sciences américaine, il faut une superficie d'environ 73 000 km² pour séquestrer 0,1 Gt de CO₂ par an avec des algues, soit une bande de 100 m de large dédiée à la culture des algues répartie sur 63 % du littoral mondial (National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine, 2021). Autrement dit, il faudrait approximativement 29 millions de km² pour séquestrer les 40 Gt (environ) de CO₂ que nous émettons chaque année, soit deux fois la superficie de l'Europe. La culture d'algues à grande échelle peut nous aider à atteindre la neutralité carbone, mais cela ne suffira probablement pas. De grandes sources d'énergie seront également nécessaires dans ce processus pour transporter et entretenir ces installations. À cette fin, les fermes d'algues en mer peuvent impliquer la combinaison de sources d'énergie renouvelable. Il existe actuellement deux projets pilotes de fermes d'algues au large de la Belgique et des Pays-Bas qui utilisent des fermes éoliennes⁴⁷.

En résumé, la culture et la séquestration des algues au fond des océans semblent être efficaces pour séquestrer du CO₂. Nous avons une bonne compréhension de la biologie et des décennies d'expérience dans la culture des algues. Cependant, il reste une incertitude quant à la quantité et la durabilité du carbone

47. https://www.norther.be/offshore_seaweed_farm/

séquestré par les algues. Il y aura probablement des impacts sociétaux et environnementaux à la fois positifs et négatifs de la culture et de la séquestration des algues.

La culture des algues améliorera clairement les aspects de l'économie bleue⁴⁸, tout en contraignant d'autres activités économiques marines s'il y a concurrence pour l'espace et les ressources côtières, et la question de l'étendue du bénéfice net pour les communautés côtières reste ouverte. Du côté négatif, les vastes fermes d'algues pourraient représenter un risque pour la navigation et générer des conflits d'usage pour l'espace et la ressource. Notamment, ces algues captent nutriments et lumière qui ne sont plus disponibles pour d'autres organismes photosynthétiques comme le phytoplancton qui est à la base de la chaîne alimentaire.

RENFORCER L'ALCALINITÉ DES OCÉANS

Au départ, une technique de géo-ingénierie climatique

L'amélioration ou le renforcement de l'alcalinité des océans (*Ocean Alkalinity Enhancement* en anglais, ou OAE), également appelée « érosion améliorée » a été proposée pour la première fois en 1995 pour augmenter le potentiel de captage et de séquestration du CO₂ par les océans et ainsi limiter les effets du changement climatique (Kheshgi, 1995). Dans ce contexte, l'alcalinisation est considérée comme une technique de géo-ingénierie qui permet accessoirement de lutter contre l'acidification (Renforth et Henderson, 2017).

Comment ça marche ?

Cette technique est très largement inspirée de la modulation de l'alcalinité de la Terre aux échelles de temps géologiques, au cours desquels la dissolution lente des minéraux silicatés et carbonatés augmente l'alcalinité des océans et diminue les concentrations de CO₂. Plus précisément, l'augmentation de l'alcalinité entraîne la consommation de protons, l'augmentation du pH qui se traduit par une diminution de la pression partielle de CO₂ dans l'eau de mer, une réduction nette du CO₂ atmosphérique et une augmentation du

48. L'économie bleue est un concept économique relatif à des activités économiques liées aux océans, aux mers et à leurs côtes.

réservoir de carbone océanique. Rappelons aussi que l'augmentation des concentrations en ions carbonate favorise la précipitation du calcaire chez les organismes calcifiants (éq. 4, chapitre 1, p. 14).

Concrètement, l'OAE consiste à accélérer le processus d'érosion qui est naturellement très lent en ajoutant de grandes quantités de silicate pulvérisé (olivine, basalte), de roche carbonatée (calcaire) ou de leurs produits de dissolution (chaux), dans l'eau de mer pour augmenter le pH et diminuer les concentrations de CO_2 dans l'eau. Ces substances alcalines proviendraient de sources terrestres minérales ou chimiques synthétiques, ou de matières marines disponibles localement comme les coquillages. Ces substances doivent être préalablement traitées, broyées en particules fines pour favoriser leur dissolution, et transportées à bord de navires pour être dissoutes dans l'océan.

Quelles contraintes ?

La vitesse de dissolution dans l'eau de mer de l'olivine ou du calcaire en condition naturelle est très lente, car le milieu est souvent sursaturé au regard du calcaire. En revanche, lorsque la concentration en ions carbonate diminue sous l'effet d'un enrichissement en CO_2 , la vitesse de dissolution est augmentée. Par conséquent, la dissolution du calcaire est une méthode potentiellement efficace à appliquer sur des eaux acidifiées, enrichies en CO_2 , et sous-saturées en ions carbonate.

Une alternative au problème de dissolution du calcaire consiste à utiliser de la chaux vive (CaO), un produit dérivé de la combustion du calcaire à haute température. La chaux est facilement soluble en eau de mer, mais le processus de transformation du calcaire libère du CO_2 et il faut de l'énergie pour alimenter la combustion, elle-même émettrice de CO_2 . Par conséquent, la production de grandes quantités de chaux vive sans captage et stockage du CO_2 émis entraînerait une libération supplémentaire indésirable de CO_2 qu'il faut comptabiliser.

Une dernière option pour augmenter la vitesse de dissolution consiste à réduire ces composés en particules les plus fines possibles. Pour des températures moyennes de l'eau de mer, comprises entre 15 à 25 °C, un sable d'olivine constitué de grains de 0,3 mm de diamètre prend 700 à 2 100 ans pour se dissoudre et

a donc peu de valeur pratique. Pour obtenir des taux d'absorption de CO_2 utiles et stables dans les 15 à 20 ans, il faut des grains de diamètre inférieurs à 0,01 mm. Cependant, la préparation et l'acheminement du matériel nécessaire posent d'importantes questions économiques, d'infrastructures et de santé publique. Ainsi, l'énergie requise pour extraire une roche et la transformer en particules de taille millimétrique est relativement faible et une pratique courante, mais il faut trois fois plus d'énergie pour broyer des particules à des diamètres inférieurs à 0,01 mm.

Quel potentiel ?

Jusqu'à présent, le potentiel des OAE a été essentiellement déduit de la modélisation et des études technico-économiques de laboratoire. Les modèles utilisent des représentations simplifiées de la biogéochimie marine, des descriptions rudimentaires des écosystèmes marins, et simulent généralement l'OAE comme l'ajout d'alcalinité « pure », c'est-à-dire de minéraux d'olivine ou de calcaire. Les premières études expérimentales n'ont commencé que très récemment et ont déjà généré de nouvelles informations sur les questions concernant l'apport réel d'alcalinité et les impacts écologiques.

La principale inconnue est de savoir comment les déploiements d'OAE modifieraient le cycle biogéochimique des éléments à l'échelle locale et planétaire et les répercussions de ces altérations sur les écosystèmes marins, compte tenu de la permanence de ces changements chimiques. Les impacts de l'ajout d'alcalinité et des autres effets confondus comme l'ajout d'impuretés telles que certains métaux traces dans le milieu marin sont inconnus.

Remettre les coquilles en mer, une forme de « permaculture » pour atténuer localement l'acidification et s'adapter en même temps !

Les coquillages sont constitués de calcaire issu de la précipitation des ions calcium et carbonate (éq. 6, chapitre 1, p. 15). Aujourd'hui, les coquillages consommés finissent souvent à la poubelle, direction l'incinérateur, où ils seront transformés en CO_2 atmosphérique. C'est une hérésie biogéochimique, écologique, mais aussi économique, car transporter et brûler des coquilles, ça coûte cher !

L'incinération des coquillages revient à convertir ce qui était du calcaire marin en CO_2 . Non seulement nous ajoutons des gaz à effet de serre dans l'atmosphère que nous essayons justement de réduire, mais en plus, nous exportons dans l'atmosphère les carbonates des océans qui ont été utilisés lors du processus de calcification.

Rappelons par ailleurs que les coquillages ne sont pas des puits de CO_2 , mais des sources. La calcification et la respiration sont des processus qui émettent du CO_2 . Par conséquent, lorsque nous produisons des coquillages, nous avons une dette de CO_2 . Cette dette augmente lorsque les coquilles sont réduites en cendres et en CO_2 atmosphérique.

Nous pourrions éponger une partie de notre dette de CO_2 en remettant les coquillages dans l'océan où ils ont été produits puisque leur dissolution séquestre du CO_2 . Cette pratique pourrait atténuer localement l'acidification et maintenir l'alcalinité du milieu en évitant l'exportation des carbonates. Ce processus circulaire aurait la vertu de rendre à l'océan une partie de ce qu'il a produit, et plus concrètement, son pouvoir alcalin.

Contrairement à l'olivine ou au calcaire inorganique provenant de carrières, matériaux sur lesquels reposent les modèles d'OAE actuels, les coquilles peuvent se dissoudre dans l'eau de mer même en condition sursaturée en carbonates (Ries *et al.*, 2016). Néanmoins, ce processus reste très lent et il est fort probable que la réduction des coquilles en particules accélère leur dissolution.

Comme pour l'OAE, il nous faut évaluer en laboratoire la capacité des différents matériaux coquilliers (coquilles, grains, poudres, poussières) à se dissoudre et à remonter le pH et l'alcalinité, tester les produits les plus performants en laboratoire sur des sites pilotes *in situ*, et évaluer les impacts environnementaux et l'acceptabilité sociétale de ce genre de pratiques.

Globalement, les sites de production conchylicole se prêtent assez bien à ce genre d'expérimentation OAE. Ces milieux sont généralement abrités et l'hydrodynamique est favorable à la rétention des particules. D'autre part, ils sont souvent caractérisés par de grandes variations de pH avec notamment des phénomènes d'acidification biogénique, c'est-à-dire l'acidification causée par la respiration des organismes, ce qui pourrait favoriser la dissolution

des coquilles. Cette forme d'amendement des sites conchylicoles avec des résidus coquillés pourrait constituer à la fois une mesure d'atténuation du changement climatique, grâce à la séquestration du CO₂ liée à la dissolution du calcaire, et une mesure d'adaptation de la conchyliculture grâce à l'augmentation du pH, des carbonates et de l'alcalinité qui est favorable aux organismes calcifiants.

LES LIMITES DE LA CONNAISSANCE

Les techniques de végétalisation et d'alcalinisation renforcée des océans permettraient à la fois d'atténuer les effets du changement climatique et de l'acidification et d'adapter les élevages conchylicoles en maintenant des conditions favorables au développement des coquillages. Alors que le potentiel de la végétalisation semble limité par les surfaces de culture nécessaires, celui de l'OAE peut apparaître comme une solution attrayante pour réduire la concentration de CO₂ océanique et freiner l'acidification des océans.

Néanmoins, l'état actuel des connaissances sur ces techniques de captage du carbone est insuffisant. Elles sont principalement fondées sur des théories et des concepts, des expériences menées au laboratoire, et des modèles numériques. Par conséquent, il est important de poursuivre la recherche en parallèle avec de multiples approches en favorisant l'expérimentation *in situ*. Ceci afin d'évaluer l'efficacité potentielle des techniques évoquées, la durabilité de la séquestration du carbone, les impacts environnementaux, ainsi que d'autres facteurs régissant les décisions possibles sur le déploiement, tels que la préparation technologique, les délais de développement, les besoins en énergie et en ressources, les coûts économiques et les politiques sociales potentielles. À l'heure actuelle, la géo-ingénierie apparaît donc comme une solution imparfaite face aux enjeux du changement climatique et ne remplace en rien l'urgence de réduire à la source les émissions de CO₂⁴⁹.

49. Voir à ce sujet la tribune parue dans le journal *Le Monde* par la plateforme Océan et Climat le 12 juillet 2021 : <https://www.lemonde.fr/blog/oceanclimat/2021/07/12/geo-ingenierie-marine-nouvelle-frontiere-debats-scientifiques-politiques-ethiques-lutte-changement-climatique/>



QUELLES PERSPECTIVES ?

Nous avons vu que l'acidification des océans est un phénomène causé principalement par l'augmentation des émissions anthropiques de CO₂ dans l'atmosphère. Ce gaz se retrouve en partie absorbé par l'océan, ce qui entraîne une augmentation de son acidité à une vitesse sans précédent historique. Ce problème, bien connu des scientifiques depuis le début des années 2000, est maintenant suivi à haute fréquence en de nombreux points du globe et ses effets ont été largement étudiés au cours des vingt dernières années. Nous savons dorénavant que l'acidification compromet la formation des coquilles et des squelettes de nombreux organismes, rendant leur survie et leur reproduction plus difficiles. Nous savons aussi que le comportement de nombreuses espèces de poissons et de leurs proies peut être modifié, avec des conséquences sur les chaînes alimentaires et les pêcheries. L'analyse du passé montre que les océans ont déjà connu des épisodes d'acidification, mais les changements actuels sont vraisemblablement trop rapides pour permettre l'adaptation des espèces qui ont des temps de génération longs. L'acidification, couplée aux autres facteurs de changement climatique tels que le réchauffement et la désoxygénation des océans, augmentera le risque d'extinction, avec des répercussions sur les sociétés qui dépendent des ressources marines. Pour lutter contre ce phénomène, nous n'avons d'autre choix que d'adopter des mesures d'atténuation de nos émissions et de nous adapter en augmentant la résilience des écosystèmes marins. Pour cela, il faut renforcer les réseaux d'observation, évaluer les impacts de façon plus intégrée, développer des stratégies d'atténuation et d'adaptation et renforcer la protection et la conservation des écosystèmes marins.

RENFORCER L'OBSERVATION

Les systèmes d'observation opérationnels ont pour objectif d'enregistrer de façon régulière et pérenne des données pour établir les conditions de base et la variabilité naturelle d'un système,

dégager des tendances et des anomalies, anticiper les évolutions, et évaluer les progrès accomplis pour atteindre un objectif fixé. Ces systèmes d'observation permanents ont aussi pour finalité de répondre à la demande du public et des décideurs en leur fournissant une information scientifiquement fondée.

Alors que la température est bien suivie, cela est moins le cas pour le pH dont la mesure fiable est relativement récente et complexe à mettre en œuvre. Pourtant, la nécessité de suivre l'acidification des océans a été reconnue au niveau intergouvernemental, notamment par l'Assemblée générale des Nations unies, la Convention des Nations unies sur le droit de la mer, la Convention sur la diversité biologique et le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). En 2015, l'Assemblée générale des Nations unies a fait de l'acidification des océans l'une des dix cibles de l'Objectif de développement durable 14 pour l'océan. La Commission océanographique intergouvernementale (COI) de l'Unesco est l'agence dépositaire de l'indicateur de la cible 14.3 qui appelle à réduire au minimum les effets de l'acidification des océans. En 2018, l'Organisation météorologique mondiale a fait de l'acidification des océans un indicateur climatique de premier plan pour les rapports présentés à la Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques (CCNUCC), et a inclus l'acidification des océans dans sa déclaration annuelle sur l'état du climat mondial. Aujourd'hui, le réseau mondial d'observation de l'acidification des océans (GOA-ON) met en commun les données acquises à l'échelle internationale et fait état de près de 400 points de mesure du pH dans le monde⁵⁰. Malgré cet effort de mutualisation, les réseaux d'observation de l'acidification sont opérés à l'échelle nationale, voire régionale, et reposent souvent sur des financements dont la précarité menace la pérennité des séries de données.

L'observation est par ailleurs indispensable pour évaluer et mettre en œuvre des stratégies d'atténuation et d'adaptation. Par exemple, si nous décidons demain de végétaliser ou d'alcaliniser

50. Une cartographie des stations de mesures du pH est disponible sur le site GOA-ON : <http://portal.goa-on.org/Explorer>

des zones d'élevage de coquillages pour lutter contre l'acidification, il faut disposer de mesures fiables du pH et de la chimie des carbonates avant et après pour évaluer les effets des actions menées. Néanmoins, ces suivis doivent être maintenus au moins une dizaine d'années pour évaluer des taux d'acidification annualisés et prendre des mesures de gestion avisées.

D'autre part, il faut observer pour informer, former, sensibiliser, et agir. Les canicules marines sont depuis quelques années très médiatisées parce que la température de l'eau est suivie depuis plus de cinquante ans par endroits, ce qui a permis d'établir des références, des tendances d'évolution et montrer des anomalies sur lesquelles nous pouvons alerter. Lorsque nous observons aujourd'hui des baisses de pH pendant plusieurs jours, nous ne savons pas encore distinguer la norme de l'exception par manque de données de référence.

ÉLARGIR LES ÉCHELLES D'EXPÉRIMENTATION

Malgré plus de vingt ans d'évaluation des impacts de l'acidification, nous nous intéressons majoritairement aux effets à court terme, souvent à l'échelle d'une espèce, sur un stade de développement donné, et sans considérer les effets additifs, synergiques ou antagonistes d'autres facteurs comme le réchauffement ou la désoxygénation (Boyd *et al.*, 2018 ; Riebesell et Gattuso, 2015). Afin de fournir un aperçu plus clair de l'avenir des espèces, il faut envisager des expériences à long terme qui permettent d'appréhender à la fois les effets d'acclimatation et d'adaptation entre les générations, au cours desquelles les organismes sont placés dans les conditions les plus réalistes possibles, au sein de communautés complexes qui incluent plusieurs maillons de la chaîne alimentaire, et finalement où le pH est contrôlé en fonction des niveaux naturels. Ces expérimentations nécessitent d'importants moyens financiers et humains sur le long terme, ce qui n'est pas forcément compatible avec les modalités de financement de la recherche publique actuelle.

Pour atteindre ces objectifs ambitieux, plusieurs initiatives sont en cours à travers le monde. En France, nous avons récemment



développé des mésocosmes pour étudier les impacts conjoints de l'acidification et du réchauffement sur les coquillages pendant plusieurs générations directement au sein des zones d'élevage, en conditions réelles, et en considérant les variations naturelles de nourriture, d'oxygène, de salinité, de turbidité, etc. Ces mésocosmes consistent en bassins d'eau de mer provenant directement de sites d'élevage conchylicole, plus ou moins chauffée et acidifiée selon le scénario d'émission testé. Dans une expérience qui a débuté en octobre 2022 sur les rives de la lagune de Thau à Mèze, nous avons placé des naissains d'huîtres et de moules dans les conditions de température et d'acidification actuelles et prévues à l'horizon 2050, 2075 et 2100 selon le scénario d'émission SSP3-7.0 du GIEC, en appliquant un décalage de température ou de pH par rapport aux conditions ambiantes, respectant ainsi les fluctuations naturelles du milieu. Les résultats montrent que les conditions de température et d'acidification futures ont un effet négatif dès 2050 sur la croissance et la reproduction des coquillages, qui pourrait se répercuter sur leurs descendants. Le suivi des descendants est en cours et devrait nous permettre de voir si ces espèces sont capables de s'adapter. Une autre expérience en cours à l'Océanopolis de Brest consiste à maintenir des récifs vivants d'huîtres plates avec la faune et la flore associées dans plusieurs mésocosmes exposés à différents scénarios de réchauffement et d'acidification à l'horizon 2100, de façon à évaluer les impacts sur les organismes et sur la biodiversité. Ce projet original associe les chercheurs aux activités de médiation scientifique, créant ainsi un lien indispensable avec la société.

ÉVALUER ET METTRE EN ŒUVRE LES STRATÉGIES D'ATTÉNUATION ET D'ADAPTATION : LE CHANTIER DU SIÈCLE

Jusqu'à présent, les recherches sur l'acidification ont porté principalement sur l'observation du phénomène d'acidification et ses impacts. Au-delà de ce constat, il est grand temps aujourd'hui d'évoluer vers le développement de stratégies d'atténuation et d'adaptation au dérèglement climatique.

Les techniques de géo-ingénierie comme la végétalisation et l'alcalinisation de l'océan semblent intéressantes mais doivent être précédées et accompagnées d'une évaluation scientifique rigoureuse des impacts écologiques et environnementaux. Le développement de ces stratégies implique de poursuivre l'expérimentation en conditions de laboratoire et en conditions réelles, afin d'évaluer l'efficacité et l'extensibilité de ces techniques, leurs impacts et leur potentiel d'application à large échelle. En outre, compte tenu des enjeux sociétaux liés à toutes les solutions potentielles, des recherches en sciences sociales sont nécessaires pour comprendre les facteurs qui entravent ou favorisent la mise en œuvre des solutions. Nous avons peu de temps pour mener à bien ces études indispensables à l'atteinte de la neutralité carbone à l'horizon 2050 et qui nécessitent de mobiliser des moyens humains et financiers importants. Alors allons-y, sans traîner !

PROTECTION, CONSERVATION ET RESTAURATION : DES MESURES DE LUTTE SANS REGRET FONDÉES SUR LA NATURE

Nous avons évoqué dans le chapitre précédent le rôle des algues et des plantes marines comme refuge temporaire contre l'acidification. Ce constat amène naturellement à la question de l'importance de la protection, de la conservation et de la restauration des écosystèmes, ces solutions dites « fondées sur la nature⁵¹ », dans la lutte contre l'acidification et le changement climatique. De fait, ces solutions peuvent contribuer à la séquestration du CO₂ dans les océans. Cela semble relativement évident pour les algues et les plantes marines qui consomment du CO₂ lors de la photosynthèse, beaucoup moins pour les animaux qui excrètent du CO₂ toute leur vie par la respiration et la calcification, du moins pour ceux qui fabriquent du calcaire.

51. Selon l'UICN, les solutions fondées sur la Nature sont des actions qui s'appuient sur les écosystèmes pour relever les défis que posent les changements globaux à nos sociétés comme la lutte contre les changements climatiques. <https://www.iucn.org/fr/notre-travail/solutions-fondees-sur-la-nature>

Et pourtant, on estime que les animaux pélagiques exportent plus de 2 Gt C par an, en émettant leurs excréments dans les grandes profondeurs (Boyd *et al.*, 2019). Autre exemple, moins significatif mais beaucoup plus concret : les baleines qui coulent dans les fonds marins à la fin de leur vie séquestrent du carbone pendant des centaines, voire des milliers d'années. D'ailleurs, la reconstitution des populations de baleines permettrait d'éliminer naturellement 160 000 tonnes de carbone chaque année sur le fond (Pershing *et al.*, 2010). Malgré des incertitudes importantes concernant notamment l'étendue mondiale des macro-algues, le rôle des animaux marins dans les cycles des nutriments, et la fraction de carbone qui est effectivement séquestrée au cours de bon nombre de processus écologiques, les solutions fondées sur la nature axées sur la conservation et la restauration sont susceptibles de contribuer au captage du carbone, en partie parce qu'elles offrent un panel de solutions à faible regret⁵², avec de nombreux co-bénéfices perçus et un potentiel de gouvernabilité mondiale (Gattuso *et al.*, 2018).

Parmi les actions à entreprendre, nous pouvons citer entre autres la réduction importante de la pollution et l'eutrophisation des milieux, la cartographie des écosystèmes sensibles et leur protection, le maintien et le développement des aires marines protégées pour renforcer la résilience des écosystèmes marins, la promotion de pratiques de pêche et d'aquaculture durable, et bien évidemment un soutien indéfectible des pouvoirs publics à la recherche scientifique.

REMERCIEMENTS

Cet ouvrage est une contribution du projet CocoriCO₂ (la conchyliculture dans un monde riche en CO₂) financé par la mesure 47 du Fonds européen pour les Affaires maritimes et la Pêche (FEAMP 2020-2023). Le projet CocoriCO₂ a été coordonné par l'Ifremer, en partenariat avec le CNRS, les comités régionaux de la conchyliculture de Bretagne-Nord et de Méditerranée, et le Comité national de la conchyliculture.

52. On parle de mesures sans regret pour évoquer des actions qui présentent des bénéfices quand bien même l'impact sur le changement climatique ou la séquestration du carbone est inférieur à ce qui est attendu.

Sigles et acronymes

CCNUCC : Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques.

COI : Commission océanographique intergouvernementale de l'Unesco.

GIEC : Groupe intergouvernemental d'experts sur le climat (IPCC en anglais).

GOA-ON : *The Global Ocean Acidification Observing Network* (Réseau global d'observation de l'acidification des océans).

Gt C : Gigatonne de carbone correspondant à un milliard de tonnes de carbone.

IPCC : *Intergovernmental Panel on Climate Change* (GIEC en français : Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat).

KT : Limite entre le Crétacé et le Tertiaire.

OA-ICC : *Ocean Acidification International Coordination Centre* (Centre de coordination internationale sur l'acidification des océans).

ODD : Objectifs de développement durable.

OMM : Organisation météorologique mondiale.

PETM : *Paleocene-Eocene Thermal Maximum* (Maximum thermique du Paléocène-Éocène).

SCOR : *Scientific Committee on Oceanic Research* (Comité scientifique pour la recherche océanique).

UICN : Union internationale pour la conservation de la nature.

Références bibliographiques

Angilletta M.J., 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford : Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>

Barton A., Waldbusser G.G., Feely R.A., Stephen B.W., Newton J.A., Hales B. *et al.*, 2015. Impacts of coastal acidification on the Pacific Northwest shellfish industry and adaptation strategies implemented in response. *Oceanography*, 28 (2), 146-159. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2015.38>

Barton A., Hales B., Waldbusser G.G., Langdon C., Feely R.A., 2012. The Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, shows negative correlation to naturally elevated carbon dioxide levels: Implications for near-term ocean acidification effects. *Limnology and Oceanography*, 57 (3), 698-710. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.3.0698>

Bates N.R., Astor Y.M., Church M.J., Currie K., Dore J.E., González-Dávila M. *et al.*, 2014. A time-series view of changing ocean chemistry due to ocean uptake of anthropogenic CO₂ and ocean acidification. *Oceanography*, 27 (1), 126-141. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.16>

Bednaršek N., Tarling G.A., Bakker D.C.E., Fielding S., Jones E.M., Venables H.J. *et al.*, 2012. Extensive dissolution of live pteropods in the Southern Ocean. *Nature Geoscience*, 5, 881-885. <https://doi.org/10.1038/ngeo1635>

Boyce D.G., Tittensor D.P., Garilao C., Henson S., Kaschner K., Kesner-Reyes K. *et al.*, 2022. A climate risk index for marine life. *Nature Climate Change*, 12 (9), 854-862. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01437-y>

Boyd P.W., Claustre H., Levy M., Siegel D.A., Weber T., 2019. Multifaceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature*, 568, 327-335. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1098-2>

Boyd P.W., Collins S., Dupont S., Fabricius K., Gattuso J.-P., Havenhand J. *et al.*, 2018. Experimental strategies to assess the biological ramifications of multiple drivers of global ocean change - A review. *Global Change Biology*, 24 (6), 2239-2261. <https://doi.org/10.1111/gcb.14102>

- Branch T.A., DeJoseph B.M., Ray L.J., Wagner C.A., 2013. Impacts of ocean acidification on marine seafood. *Trends in Ecology & Evolution*, 28 (3), 178-186. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.001>
- Breitburg D., Levin L.A., Oschlies A., Grégoire M., Chavez F.P., Conley D.J. *et al.*, 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359 (6371). <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Büscher J.V., Form A.U., Riebesell U., 2017. Interactive effects of ocean acidification and warming on growth, fitness and survival of the cold-water coral *Lophelia pertusa* under different food availabilities. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00101>
- Byrne M., Fitzer S., 2019. The impact of environmental acidification on the microstructure and mechanical integrity of marine invertebrate skeletons. *Conservation Physiology*, 7 (1). <https://doi.org/10.1093/conphys/coz062>
- Byrne R.H., Robert-Baldo G., Thompson S.W., Chen C.T.A., 1988. Seawater pH measurements: an at-sea comparison of spectrophotometric and potentiometric methods. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 35 (8), 1405-1410. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90091-X](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90091-X)
- Caldeira K., Wickett M.E., 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425 (6956), 365. <https://doi.org/10.1038/425365a>
- Capstick S.B., Pidgeon N.F., Corner A.J., Spence E.M., Pearson P.N., 2016. Public understanding in Great Britain of ocean acidification. *Nature Climate Change*, 6 (8), 763-767. <https://doi.org/10.1038/nclimate3005>
- Carstensen J., Duarte C.M., 2019. Drivers of pH variability in coastal ecosystems. *Environmental Science & Technology*, 53 (8), 4020-4029. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03655>
- Cavole L.M., Demko A.M., Diner R.E., Giddings A., Koester I., Pagniello C.M.L.S. *et al.*, 2016. Biological impacts of the 2013-2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: winners, losers, and the future. *Oceanography*, 29 (2), 273-285. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Chaudhary C., Richardson A.J., Schoeman D.S., Costello M.J., 2021. Global warming is causing a more pronounced dip in marine species richness around the equator. *Proceedings of the National Academy*



of *Sciences*, 118 (15), e2015094118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2015094118>

Clements J.C., Hunt H.L., 2015. Marine animal behaviour in a high CO₂ ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 536, 259-279. <https://doi.org/10.3354/meps11426>

Comeau S., Cornwall C.E., DeCarlo T.M., Doo S.S., Carpenter R.C., McCulloch M.T., 2019. Resistance to ocean acidification in coral reef taxa is not gained by acclimatization. *Nature Climate Change*, 9 (6), 477-483. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0486-9>

Cooley S.R., Doney S.C., 2009. Anticipating ocean acidification's economic consequences for commercial fisheries. *Environmental Research Letters*, 4 (2). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/2/024007>

Cornwall C.E., Hepburn C.D., McGraw C.M., Currie K.I., Pilditch C.A., Hunter K.A. *et al.*, 2013. Diurnal fluctuations in seawater pH influence the response of a calcifying macroalga to ocean acidification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1772). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2201>

Crutzen P.J., Stoermer E.F., 2000. The "Anthropocene". *The International Geosphere-Biosphere Programme (IGPB) Newsletter*, 41, 17-18.

Davila X., Gebbie G., Brakstad A., Lauvset S.K., McDonagh E.L., Schwinger J. *et al.*, 2022. How is the Ocean Anthropogenic Carbon Reservoir Filled? *Global Biogeochemical Cycles*, 36 (5). <https://agupubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2021GB007055>

Diaz R.J., Rosenberg R., 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321 (5891), 926-929. <https://doi.org/10.1126/science.1156401>

Doubleday Z.A., Prowse T.A.A., Arkhipkin A., Pierce G.J., Semmens J., Steer M. *et al.*, 2016. Global proliferation of cephalopods. *Current Biology*, 26 (10), R406-407. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.002>

Dworjanyn S.A., Byrne M., 2018. Impacts of ocean acidification on sea urchin growth across the juvenile to mature adult life-stage transition is mitigated by warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285 (1876). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2684>

Falkenberg L.J., Scanes E., Ducker J., Ross P.M., 2021. Biotic habitats as refugia under ocean acidification. *Conservation Physiology*, 9 (1), coab077. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab077>

FAO, 2018. *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: Synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options*. Rome : FAO, Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 654 p.

FAO, 2019. *The State of the world's aquatic genetic resources for food and agriculture*. Rome : FAO, Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture assessments, 291 p.

FAO, 2020. *Fisbery and Aquaculture Statistics. Global production by production source 1950-2018*. Rome : FAO Fisheries and Aquaculture Department.

Feely R.A., Sabine C.L., Lee K., Berelson W., Kleypas J., Fabry V.J. *et al.*, 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 305 (5682), 362-366. <https://doi.org/10.1126/science.1097329>

Feely R.A., Sabine C.L., Hernandez-Ayon J.M., Ianson D., Hales B., 2008. Evidence for upwelling of corrosive "acidified" water onto the continental shelf. *Science*, 320 (5882), 1490-1492. <https://doi.org/10.1126/science.1155676>

Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Bakker D.C.E., Hauck J. *et al.*, 2022. Global carbon budget 2021. *Earth System Science Data*, 14 (4), 1917-2005. <https://doi.org/10.5194/essd-14-1917-2022>

Froehlich H.E., Afflerbach J.C., Frazier M., Halpern B.S., 2019. Blue growth potential to mitigate climate change through seaweed offsetting. *Current Biology*, 29 (18), 3087-3093.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.07.041>

Froehlich H.E., Gentry R.R., Halpern B.S., 2018. Global change in marine aquaculture production potential under climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 2 (11), 1745-1750. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0669-1>

Gallo N.D., Victor D.G., Levin L.A., 2017. Ocean commitments under the Paris Agreement. *Nature Climate Change*, 7 (11), 833-838. <https://doi.org/10.1038/nclimate3422>

Garrabou J., Gómez-Gras D., Ledoux J.-B., Linares C., Bensoussan N., López-Sendino P. *et al.*, 2019. Collaborative database to track mass mortality events in the Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00707>

Garrabou J., Gómez-Gras D., Medrano A., Cerrano C., Ponti M., Schlegel R. *et al.*, 2022. Marine heatwaves drive recurrent mass



mortalities in the Mediterranean Sea. *Global Change Biology*, 28 (19), 5708-5725. <https://doi.org/10.1111/gcb.16301>

Gattuso J.-P., Epitalon J.-M., Lavigne H., Orr J., Gentili B., Hagens M. *et al.*, 2023. *Seacarb: Seawater carbonate chemistry*. R package. <https://cran.r-project.org/web/packages/seacarb/seacarb.pdf>

Gattuso J.-P., Hansson L., 2011. *Ocean acidification*. Oxford: Oxford University Press, 408 p.

Gattuso J.-P., Magnan A.K., Bopp L., Cheung W.W.L., Duarte C.M., Hinkel J. *et al.*, 2018. Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 5 (337). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00337>

Gazeau F., Parker L.M., Comeau S., Gattuso J.-P., O'Connor W.A., Martin S. *et al.*, 2013. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. *Marine Biology*, 160 (8), 2207-2245. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2219-3>

Ge R., Liang J., Yu K., Chen B., Yu X., Deng C. *et al.*, 2021. Regulation of the coral-associated bacteria and symbiodiniaceae in *Acropora valida* under ocean acidification. *Frontiers in Microbiology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.767174>

Gjedrem T., Robinson N., Rye M., 2012. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: A review. *Aquaculture*, 350-353, 117-129. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.04.008>

González-Delgado S., Hernández J.C., 2018. The importance of natural acidified systems in the study of ocean acidification: what have we learned? *Advances in Marine Biology*, 80, 57-99. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2018.08.001>

Guinotte J.M., Orr J., Cairns S., Freiwald A., Morgan L., George R., 2006. Will human-induced changes in seawater chemistry alter the distribution of deep-sea scleractinian corals? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4 (3), 141-146. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0141:WHCISC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0141:WHCISC]2.0.CO;2)

Guppy M., Withers P., 1999. Metabolic depression in animals: physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 74 (1), 1-40. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00180.x>

Gutowska M.A., Melzner F., Langenbuch M., Bock C., Claireaux G., Pörtner H.O., 2010. Acid-base regulatory ability of the cephalopod

- (*Sepia officinalis*) in response to environmental hypercapnia. *Journal of Comparative Physiology B*, 180 (3), 323-335. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0412-y>
- Hall-Spencer J.M., Rodolfo-Metalpa R., Martin S., Ransome E. Fine M., Turner S.M. *et al.*, 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, 454, 96-99.
- Han T., Shi R., Qi Z., Huang H., Liang Q., Liu H., 2017. Interactive effects of oyster and seaweed on seawater dissolved inorganic carbon systems: Implications for integrated multi-trophic aquaculture. *Aquaculture Environment Interactions*, 9, 469-478. <https://doi.org/10.3354/aei00246>
- Hayes C.T., Costa K.M., Anderson R.F., Calvo E., Chase Z., Demina L.L. *et al.*, 2021. Global ocean sediment composition and burial flux in the deep sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 35 (4). <https://doi.org/10.1029/2020GB006769>
- Hobday A.J., Alexander L.V., Perkins S.E., Smale D.A., Straub S.C., Oliver E.C.J. *et al.*, 2016. A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227-238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>
- Hochachka P.W., Somero G.N., 2002. *Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution*. New York : Oxford University Press, 480 p.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J., Steneck R.S., Greenfield P., Gomez E. *et al.*, 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318 (5857), 1737-1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Hofmann G.E., Evans T.G., Kelly M.W., Padilla-Gamiño J.L., Blanchette C.A., Washburn L. *et al.*, 2014. Exploring local adaptation and the ocean acidification seascape - Studies in the California Current Large Marine Ecosystem. *Biogeosciences*, 11 (4), 1053-1064. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1053-2014>
- Insinga M.L., Needham M.D., Swearingen T.C., 2022. Public emotions and cognitions in response to ocean acidification. *Ocean & Coastal Management*. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106104>
- IPCC, 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Genève : IPCC [Core Writing Team, R.K. Pachauri et A. Reisinger (éd.)], 104 p.

IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Genève : IPCC [Core Writing Team, R.K. Pachauri et L.A. Meyer (éd.)], 151 p.

IPCC, 2019. *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. Genève : IPCC [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska *et al.* (éd.)], 765 p.

IPCC, 2023. *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Genève : IPCC [H. Lee et J. Romero (éd.)], p. 35-115.

Ito T., Minobe S., Long M.C., Deutsch C., 2017. Upper ocean O₂ trends: 1958-2015. *Geophysical Research Letters*, 44 (9), 4214-4223. <https://doi.org/10.1002/2017GL073613>

Jiang L.-Q., Carter B.R., Feely R.A., Lauvset S.K., Olsen A., 2019. Surface ocean pH and buffer capacity: past, present and future. *Scientific Reports*, 9 (1), 18624. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55039-4>

Jiang L.-Q., Dunne J., Carter B.R., Tjiputra J.F., Terhaar J., Sharp J.D. *et al.*, 2023. Global surface ocean acidification indicators from 1750 to 2100. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 15 (3). <https://doi.org/10.1029/2022MS003563>

Kapsenberg L., Cyronak T., 2019. Ocean acidification refugia in variable environments. *Global Change Biology*, 25 (10), 3201-3214. <https://doi.org/10.1111/gcb.14730>

Kheshgi H.S., 1995. Sequestering atmospheric carbon dioxide by increasing ocean alkalinity. *Energy*, 20 (9), 915-922. [https://doi.org/10.1016/0360-5442\(95\)00035-F](https://doi.org/10.1016/0360-5442(95)00035-F)

Krause-Jensen D., Duarte C.M., 2016. Substantial role of macroalgae in marine carbon sequestration. *Nature Geoscience*, 9 (10), 737-742. <https://doi.org/10.1038/ngeo2790>

Kroeker K.J., Kordas R.L., Crim R., Hendriks I.E., Ramajo L., Singh G.S. *et al.*, 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, 19 (6), 1884-1896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12179>

Kwiatkowski L., Torres O., Bopp L., Aumont O., Chamberlain M., Christian J.R. *et al.*, 2020. Twenty-first century ocean warming, acidification, deoxygenation, and upper-ocean nutrient and primary

production decline from CMIP6 model projections. *Biogeosciences*, 17 (13), 3439-3470. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3439-2020>

Lauvset S.K., Carter B.R., Pèrez F.F., Jiang L.-Q., Feely R.A., Velo A. *et al.*, 2020. Processes driving global interior ocean pH distribution. *Global Biogeochemical Cycles*, 34(1). <https://doi.org/10.1029/2019GB006229>

Leung J.Y.S., Zhang S., Connell S.D., 2022. Is ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades. *Small*, 18 (35). <https://doi.org/10.1002/sml.202107407>

Lohbeck K.T., Riebesell U., Reusch T.B.H., 2012. Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. *Nature Geoscience*, 5, 346-351. <https://doi.org/10.1038/ngeo1441>

Lopez B.E., Allen J.M., Dukes J.S., Bradley B.A., 2022. Global environmental changes more frequently offset than intensify detrimental effects of biological invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119 (22), e2117389119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117389119>

Lüthi D., Le Floch M., Bereiter B., Blunier T., Barnola J.M., Siegenthaler U. *et al.*, 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000-800,000 years before present. *Nature*, 453 (7193), 379-382. <https://doi.org/10.1038/nature06949>

Lutier M., Di Poi C., Gazeau F., Appolis A., Le Luyer J., Pernet F., 2022. Revisiting tolerance to ocean acidification: Insights from a new framework combining physiological and molecular tipping points of Pacific oyster. *Global Change Biology*, 28 (10). <https://doi.org/10.1111/gcb.16101>

Marie G., Idan T., Chevaldonné P., Pérez T., 2023. Mediterranean marine keystone species on the brink of extinction. *Global Change Biology*, 29 (7), 1681-1683. <https://doi.org/10.1111/gcb.16597>

Marin F., Luquet G., Marie B., Medakovic D., 2008. Molluscan shell proteins: Primary structure, origin, and evolution. *Current Topics in Developmental Biology*, 80, 209-276. [https://doi.org/10.1016/S0070-2153\(07\)80006-8](https://doi.org/10.1016/S0070-2153(07)80006-8)

Marshall K.N., Kaplan I.C., Hodgson E.E., Hermann A., Shallen Busch D., McElhany P. *et al.*, 2017. Risks of ocean acidification in the California Current food web and fisheries: ecosystem model projections. *Global Change Biology*, 23 (4), 1525-1539. <https://doi.org/10.1111/gcb.13594>



McCabe R.M., Hickey B.M., Kudela R.M., Lefebvre K.A., Adams N.G., Bill B.D. *et al.*, 2016. An unprecedented coastwide toxic algal bloom linked to anomalous ocean conditions. *Geophysical Research Letters*, 43 (19), 10,366-10,376. <https://doi.org/10.1002/2016GL070023>

McInerney F.A., Wing S.L., 2011. The paleocene-eocene thermal maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39 (1), 489-516. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133431>

Melzner F., Mark F.C., Seibel B.A., Tomanek L., 2020. Ocean acidification and coastal marine invertebrates: Tracking CO₂ effects from seawater to the cell. *Annual Review of Marine Science*, 12 (1), 499-523. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010419-010658>

Melzner F., Gutowska M.A., Langenbuch M., Dupont S., Lucassen M., Thorndyke M.C. *et al.*, 2009. Physiological basis for high CO₂ tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? *Biogeosciences*, 6 (10), 2313-2331. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2313-2009>

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Washington : Island Press.

National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine, 2021. *A Research Strategy for Ocean-based Carbon Dioxide Removal and Sequestration*. Washington, DC: The National Academies Press, 360 p.

Penn J.L., Deutsch C., Payne J.L., Sperling E.A., 2018. Temperature-dependent hypoxia explains biogeography and severity of end-Permian marine mass extinction. *Science*, 362 (6419). <https://doi.org/10.1126/science.aat1327>

Pershing A.J., Christensen L.B., Record N.R., Sherwood G.D., Stetson P.B., 2010. The impact of whaling on the ocean carbon cycle: why bigger was better. *PLoS One*, 5 (8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012444>

Porteus C.S., Hubbard P.C., Uren Webster T.M., van Aerle R., Canário A.V.M., Santos E.M. *et al.*, 2018. Near-future CO₂ levels impair the olfactory system of a marine fish. *Nature Climate Change*, 8 (8), 737-743. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0224-8>

Pörtner H.O., Farrell A.P., 2008. Physiology and climate change. *Science*, 322 (5902), 690-692. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1163156>

Pörtner H.O., Langenbuch M., Reipschläger A., 2004. Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: Lessons from animal physiology and earth history. *Journal of Oceanography*, 60 (4), 705-718. <https://doi.org/10.1007/s10872-004-5763-0>

Renforth P., Henderson G., 2017. Assessing ocean alkalinity for carbon sequestration. *Reviews of Geophysics*, 55 (3), 636-674. <https://doi.org/10.1002/2016RG000533>

Riebesell U., Gattuso J.P., 2015. Lessons learned from ocean acidification research. *Nature Climate Change*, 5, 12-14. <https://doi.org/10.1038/nclimate2456>

Riebesell U., Zondervan I., Rost B., Tortell P.D., Zeebe R.E., Morel F.M.M., 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 407, 364-367. <https://doi.org/10.1038/35030078>

Ries J.B., Ghazaleh M.N., Connolly B., Westfield I., Castillo K.D., 2016. Impacts of seawater saturation state ($\Omega = 0.4-4.6$) and temperature (10, 25 °C) on the dissolution kinetics of whole-shell biogenic carbonates. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 192, 318-337. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2016.07.001>

Sampaio E., Santos C., Rosa I.C., Ferreira V., Pörtner H.O., Duarte C.M. *et al.*, 2021. Impacts of hypoxic events surpass those of future ocean warming and acidification. *Nature Ecology & Evolution*, 5 (3), 311-321. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01370-3>

San Martín V.A., Gelcich S., Vásquez Lavín F., Ponce Oliva R.D., Hernández J.I., Lagos N.A. *et al.*, 2019. Linking social preferences and ocean acidification impacts in mussel aquaculture. *Scientific Reports*, 9, 4719. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41104-5>

Smith K.E., Burrows M.T., Hobday A.J., Gupta A.S., Moore P.J., Thomsen M. *et al.*, 2021. Socioeconomic impacts of marine heatwaves: Global issues and opportunities. *Science*, 374 (6566). <https://doi.org/10.1126/science.abj3593>

Smith K.E., Burrows M.T., Hobday A.J., King N.G., Moore P.J., Gupta A.S. *et al.*, 2023. Biological impacts of marine heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, 15, 119-145. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032122-121437>

Sokolova I.M., Frederich M., Bagwe R., Lannig G., Sukhotin A.A., 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Marine*



Environmental Research, 79, 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.04.003>

Steffen W., Broadgate W., Deutsch L., Gaffney O., Ludwig C., 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2 (1), 81-98. <https://doi.org/10.1177/2053019614564785>

Steffen W., Crutzen P.J., McNeill J.R., 2007. The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 36 (8), 614-621. [https://doi.org/10.1579/0044-7447\(2007\)36\[614:TAAHNO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1579/0044-7447(2007)36[614:TAAHNO]2.0.CO;2)

Stewart-Sinclair P.J., Last K.S., Payne B.L., Wilding T.A., 2020. A global assessment of the vulnerability of shellfish aquaculture to climate change and ocean acidification. *Ecology and Evolution*, 10 (7), 3518-3534. <https://doi.org/10.1002/ece3.6149>

Strona G., Lafferty K.D., Fattorini S., Beck P.S.A., Guilhaumon F., Arrigoni R. *et al.*, 2021. Global tropical reef fish richness could decline by around half if corals are lost. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288 (1953), 20210274. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0274>

Teixidó N., Gambi M.C., Parravacini V., Kroeker K., Michelli F., Villéger S. *et al.*, 2018. Functional biodiversity loss along natural CO₂ gradients. *Nature Communications*, 9, 5149. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07592-1>

Thomas Y., Pouvreau S., Alunno-Bruscia M., Barillé L., Gohin F., Bryère P. *et al.*, 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *Journal of Biogeography*, 43 (3), 568-579. <http://doi.org/10.1111/jbi.12665>

Thomsen J., Casties I., Pansch C., Körtzinger A., Melzner F., 2013. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: laboratory and field experiments. *Global change biology*, 19 (4), 1017-1027. <https://doi.org/10.1111/gcb.12109>

Thomsen J., Stapp L.S., Haynert K., Schade H., Danelli M., Lannig G. *et al.*, 2017. Naturally acidified habitat selects for ocean acidification-tolerant mussels. *Science Advances*, 3 (4), e1602411. <https://www.science.org/doi/10.1126/sciadv.1602411>

Tiller R., Arenas F., Galdies C., Leitão F, Malej A, Martinez Romera B. *et al.*, 2019. Who cares about ocean acidification in the Plasticene? *Ocean*

& *Coastal Management*, 174, 170-180. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.020>

Tripp M., Bock C., Lucassen M., Lluch-Cota S.E., Sicard, M.T., Lannig, G. *et al.*, 2017. Metabolic response and thermal tolerance of green abalone juveniles (*Haliotis fulgens*: Gastropoda) under acute hypoxia and hypercapnia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 497, 11-18. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.09.002>

Tunncliffe V., Davies K.T.A., Butterfield D.A., Embley R.W., Rose J.M., Chadwick Jr W.W., 2009. Survival of mussels in extremely acidic waters on a submarine volcano. *Nature Geoscience*, 2, 344-348. <https://doi.org/10.1038/ngeo500>

Wahl M., Covachã S.S., Saderne V., Hiebenthal C., Müller J.D., Pansch C. *et al.*, 2018. Macroalgae may mitigate ocean acidification effects on mussel calcification by increasing pH and its fluctuations. *Limnology and Oceanography*, 63 (1), 3-21. <https://doi.org/10.1002/lno.10608>

Wernberg T., Smale D.A., Tuya F., Thomsen M. S., Langlois T.J., Bettignies T. de *et al.*, 2013. An extreme climatic event alters marine ecosystem structure in a global biodiversity hotspot. *Nature Climate Change*, 3 (1), 78-82. <https://doi.org/10.1038/nclimate1627>

Young C.S., Sylvers L.H., Tomasetti S.J., Lundstrom A., Schenone C., Doall M.H. *et al.*, 2022. Kelp (*Saccharina latissima*) mitigates coastal ocean acidification and increases the growth of North Atlantic bivalves in lab experiments and on an oyster farm. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.881254>

Zeebe R.E., Wolf-Gladrow D., 2001. *CO₂ in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes*. Amsterdam : Elsevier Science, Gulf Professional Publishing, 346 p.

Zeebe R.E., 2012. History of Seawater Carbonate Chemistry, Atmospheric CO₂, and Ocean Acidification. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40, 141-165. <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-earth-042711-105521>

Édition : Anne Guirado
Coordination éditoriale : Jérémie Salinger
Mise en page :  EliLoCom

Dépôt légal : janvier 2024
Numéro d'impression :
Achevé d'imprimer en novembre 2023
par Isiprint
139 rue Rateau
93120 La Courneuve

Imprimé en France



Les émissions de dioxyde de carbone (CO₂), résultant de la combustion des énergies fossiles par l'activité humaine, renforcent l'effet de serre et provoquent le dérèglement climatique. Alors que la sensibilisation des populations à ce problème planétaire global progresse, l'acidification des océans, qualifiée de « l'autre problème du CO₂ », demeure aujourd'hui encore largement méconnue.

Cet ouvrage répond aux dix questions clés qui permettent d'aborder les fondements biogéochimiques de l'acidification, les évolutions passées, en cours et à venir, les impacts sur les organismes marins et sur l'homme, et enfin les voies de remédiation.

Il puise ses réponses dans des domaines aussi divers que la biogéochimie, l'écologie, la physiologie, l'évolution, l'aquaculture et la pêche, l'économie et la sociologie.

Fabrice Pernet est chercheur à l'Ifremer à Brest, spécialisé en écophysiologie des organismes marins. Passionné par le vivant, il s'intéresse à l'effet des changements globaux sur les organismes marins et l'aquaculture. En parallèle de ses recherches, il est engagé dans la sensibilisation du grand public aux enjeux liés à l'océan et au climat.

Frédéric Gazeau est chercheur au CNRS et directeur du laboratoire d'océanographie de Villefranche. Spécialisé en biogéochimie, il s'intéresse aux effets de l'acidification et du réchauffement des océans sur les organismes calcifiants et travaille au développement de méthodes permettant d'étudier l'impact de ces facteurs sur les écosystèmes marins.

En couverture : Le monde marin à l'ère de l'Anthropocène © Thomas Boniface, laboratoire d'océanographie de Villefranche.

éditions
Quæ



Éditions Cirad, Ifremer, INRAE
www.quae.com

16 €

ISBN : 978-2-7592-3781-4



ISSN : 2267-3032

Réf. : 02913