



HAL
open science

Impacts de l'acidification et du réchauffement des océans sur la diversité et le rôle fonctionnel des communautés associées aux macroalgues

Erwann Legrand

► To cite this version:

Erwann Legrand. Impacts de l'acidification et du réchauffement des océans sur la diversité et le rôle fonctionnel des communautés associées aux macroalgues. Océanographie. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2017. Français. NNT : 2017PA066505 . tel-01813201

HAL Id: tel-01813201

<https://theses.hal.science/tel-01813201>

Submitted on 12 Jun 2018

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

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

Université Pierre et Marie Curie

Ecole doctorale « Sciences de la Nature et de l'Homme : évolution et écologie »

*Laboratoire Adaptations et Diversité en Milieu Marin / Equipe Ecogéochimie et
Fonctionnement des Ecosystèmes Benthiques*

Impacts de l'acidification et du réchauffement des océans sur la diversité et le rôle fonctionnel des communautés associées aux macroalgues

Thèse de doctorat d'Océanographie Biologique

Présentée par

Erwann LEGRAND

Dirigée par Dr. Pascal RIERA et Dr. Sophie MARTIN

Présentée et soutenue publiquement le 6 décembre 2017

Devant un jury composé de :

Pr. Philippe DUBOIS, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique	Rapporteur
Pr. Christine DUPUY, Université de La Rochelle, La Rochelle, France	Rapporteuse
Dr. Jean-Pierre GATTUSO, CNRS, Villefranche sur Mer, France	Examinateur
Dr. Valérie STIGER-POUVREAU, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France	Examinatrice
Dr. Jacques GRALL, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané, France	Invité
Dr. Pascal RIERA, Université Pierre et Marie Curie, Roscoff, France	Directeur de thèse
Dr. Sophie MARTIN, CNRS, Roscoff, France	Directrice de thèse

Résumé

2023-2024

L'acidification et le réchauffement des océans prévus pour la fin du siècle sont susceptibles d'avoir des conséquences drastiques sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins. Un manque de connaissance persiste cependant quant à l'impact des changements futurs sur la réponse des communautés marines. Cette thèse a pour objectif de fournir de nouveaux éléments de compréhension de l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans à l'échelle communautaire, en considérant un écosystème aux propriétés physico-chimiques hypervariables, les cuvettes intertidales, et un écosystème plus stable, les bancs de maërl. Des assemblages expérimentaux ont été reconstitués en laboratoire à partir des principales espèces de macroalgues calcaires et non calcaires et de brouteurs, composant ces deux écosystèmes. Ces assemblages ont été soumis à des conditions actuelles et futures de température et de $p\text{CO}_2$. L'acidification et le réchauffement des océans sont à l'origine d'une altération de la structure et de fonctionnement des assemblages de banc de maërl, à travers une augmentation de la productivité des macroalgues non calcaires et un déclin des taux de calcification du maërl. De plus, la physiologie des brouteurs est négativement impactée par les changements futurs, altérant la structure trophique des assemblages. L'acidification et le réchauffement des océans n'ont en revanche pas d'effet sur la productivité des assemblages de cuvettes. L'environnement hypervariable confèrerait ainsi une résistante accrue aux communautés de cuvettes intertidales face aux changements futurs, en comparaison de communautés issues d'environnements plus stables, comme les bancs de maërl.

Mots clés : CO_2 ; température ; communauté ; bancs de maërl ; cuvettes intertidales ; interactions spécifiques

Abstract

2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100 101 102 103 104 105 106 107 108 109 110 111 112 113 114 115 116 117 118 119 120 121 122 123 124 125 126 127 128 129 130 131 132 133 134 135 136 137 138 139 140 141 142 143 144 145 146 147 148 149 150 151 152 153 154 155 156 157 158 159 160 161 162 163 164 165 166 167 168 169 170 171 172 173 174 175 176 177 178 179 180 181 182 183 184 185 186 187 188 189 190 191 192 193 194 195 196 197 198 199 200 201 202 203 204 205 206 207 208 209 210 211 212 213 214 215 216 217 218 219 220 221 222 223 224 225 226 227 228 229 230 231 232 233 234 235 236 237 238 239 240 241 242 243 244 245 246 247 248 249 250 251 252 253 254 255 256 257 258 259 260 261 262 263 264 265 266 267 268 269 270 271 272 273 274 275 276 277 278 279 280 281 282 283 284 285 286 287 288 289 290 291 292 293 294 295 296 297 298 299 300 301 302 303 304 305 306 307 308 309 310 311 312 313 314 315 316 317 318 319 320 321 322 323 324 325 326 327 328 329 330 331 332 333 334 335 336 337 338 339 340 341 342 343 344 345 346 347 348 349 350 351 352 353 354 355 356 357 358 359 360 361 362 363 364 365 366 367 368 369 370 371 372 373 374 375 376 377 378 379 380 381 382 383 384 385 386 387 388 389 390 391 392 393 394 395 396 397 398 399 400 401 402 403 404 405 406 407 408 409 410 411 412 413 414 415 416 417 418 419 420 421 422 423 424 425 426 427 428 429 430 431 432 433 434 435 436 437 438 439 440 441 442 443 444 445 446 447 448 449 450 451 452 453 454 455 456 457 458 459 460 461 462 463 464 465 466 467 468 469 470 471 472 473 474 475 476 477 478 479 480 481 482 483 484 485 486 487 488 489 490 491 492 493 494 495 496 497 498 499 500 501 502 503 504 505 506 507 508 509 510 511 512 513 514 515 516 517 518 519 520 521 522 523 524 525 526 527 528 529 530 531 532 533 534 535 536 537 538 539 540 541 542 543 544 545 546 547 548 549 550 551 552 553 554 555 556 557 558 559 560 561 562 563 564 565 566 567 568 569 570 571 572 573 574 575 576 577 578 579 580 581 582 583 584 585 586 587 588 589 590 591 592 593 594 595 596 597 598 599 600 601 602 603 604 605 606 607 608 609 610 611 612 613 614 615 616 617 618 619 620 621 622 623 624 625 626 627 628 629 630 631 632 633 634 635 636 637 638 639 640 641 642 643 644 645 646 647 648 649 650 651 652 653 654 655 656 657 658 659 660 661 662 663 664 665 666 667 668 669 670 671 672 673 674 675 676 677 678 679 680 681 682 683 684 685 686 687 688 689 690 691 692 693 694 695 696 697 698 699 700 701 702 703 704 705 706 707 708 709 710 711 712 713 714 715 716 717 718 719 720 721 722 723 724 725 726 727 728 729 730 731 732 733 734 735 736 737 738 739 740 741 742 743 744 745 746 747 748 749 750 751 752 753 754 755 756 757 758 759 760 761 762 763 764 765 766 767 768 769 770 771 772 773 774 775 776 777 778 779 780 781 782 783 784 785 786 787 788 789 790 791 792 793 794 795 796 797 798 799 800 801 802 803 804 805 806 807 808 809 810 811 812 813 814 815 816 817 818 819 820 821 822 823 824 825 826 827 828 829 830 831 832 833 834 835 836 837 838 839 840 841 842 843 844 845 846 847 848 849 850 851 852 853 854 855 856 857 858 859 860 861 862 863 864 865 866 867 868 869 870 871 872 873 874 875 876 877 878 879 880 881 882 883 884 885 886 887 888 889 890 891 892 893 894 895 896 897 898 899 900 901 902 903 904 905 906 907 908 909 910 911 912 913 914 915 916 917 918 919 920 921 922 923 924 925 926 927 928 929 930 931 932 933 934 935 936 937 938 939 940 941 942 943 944 945 946 947 948 949 950 951 952 953 954 955 956 957 958 959 960 961 962 963 964 965 966 967 968 969 970 971 972 973 974 975 976 977 978 979 980 981 982 983 984 985 986 987 988 989 990 991 992 993 994 995 996 997 998 999 1000

Ocean acidification and warming predicted for the end of the century may have drastic consequences on the structure and functioning of marine ecosystems. However, a lack of knowledge persists on the impact of future changes on the response of marine communities. This thesis aims to provide new understanding of the impact of ocean acidification and warming at the community level. For this, two ecosystems have been considered: rockpools, characterized by high physico-chemical variations, and maerl beds, with smaller variations. In the laboratory, artificial assemblages were created from the main calcareous and fleshy macroalgae and associated grazers present in these two ecosystems. Created assemblages have been subjected to ambient and future temperature and pCO₂ conditions. Ocean acidification and warming altered the structure and functioning of maerl bed assemblages, through an increase in the productivity of non-calcareous macroalgae and a decline in maerl calcification rates. The physiology of grazers is negatively impacted by future changes, which altered assemblages' trophic structure. On the other hand, ocean acidification and warming had no effect on the productivity of rockpool assemblages. The highly variable environment may thus increase the resistance of rockpool communities to future changes, compared to communities from more stable environments, such as maerl beds.

Keywords: CO₂, temperature, community, maerl beds, rockpools, species interactions

Remerciements

Tout d'abord, je remercie Christine Dupuy et Philippe Dubois pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail de thèse. Merci à Valérie Stiger-Pouvreau pour avoir étudié et évalué ce travail. Un grand merci aussi à Jean-Pierre Gattuso et Jacques Grall pour leurs précieux échanges lors des comités de thèse et leurs participations à ce jury. Merci également à Catherine Leblanc pour sa participation aux comités de thèse.

Je tiens à adresser mes plus sincères remerciements à Sophie Martin et Pascal Riera, pour m'avoir encadré pendant ces trois années de thèse. Merci à tous les deux pour votre accompagnement et votre investissement. J'ai eu un immense plaisir à travailler avec vous et pour avoir pu partager autant de choses, aussi bien sur un plan professionnel, qu'humain. Je vous remercie pour tous vos conseils, commentaires et corrections que vous avez apportés à ce travail.

Sophie, merci pour avoir très largement contribué à faire de ma thèse une superbe aventure. Tu m'as permis de m'ouvrir à d'autres projets et de faire ainsi de très belles rencontres. Tu m'as aussi associé à différentes activités qui me tenaient à cœur, comme l'enseignement et la vulgarisation. Pour tout ça, je t'en suis très reconnaissant. Merci aussi pour ces bons moments passés une raquette de bad à la main.

Pascal, merci pour tous les conseils et les commentaires que tu m'as apportés. Je garderai en mémoire les discussions isotopes, toujours illustrées par un petit schéma sur une feuille A4. Merci aussi d'avoir accepté de partager ton bureau pendant ces trois années et supporté l'étalement de mes affaires.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance aux autres membres de l'équipe EFEB :

- Dominique, notre grand patron, de m'avoir accueilli dans l'équipe et fait confiance dès 2013. Merci aussi pour ta contribution récurrente au « café des braves » qui m'a offert mon quota de caféine jusqu'à la fin.

- Jérôme, pour ton aide très précieuse dans la conception du système expérimental et pour ta très grande disponibilité lors des expérimentations. Les nombreuses discussions sportives auront permis de rythmer les journées (et parfois les nuits) au CRBM et sur le terrain. Je garderai ton idée des cyalumes pour repérer les cuvettes la nuit !

- Olivier, pour les très très nombreux coups de main sur le terrain ou en laboratoire. Je n'aurais pas réussi à terminer ce travail dans les temps sans ton aide. Merci aussi pour toutes ces chroniques « on refait le monde », à parler politique, social, économie... sur le chemin du Gulf Stream et ce au grand dam d'Aline...

- François, EFEB d'adoption, pour tous ces très bons moments passés à la pause-café du couloir. Merci pour ta bonne humeur et pour toutes ces blagues, parfois très (trop ?) subtiles, qui ont rythmé les pauses.

- Zujaila, pour m'avoir permis de prendre l'air un peu plus souvent en rade de Brest. Merci pour les données que tu m'as transmises afin de compléter ce manuscrit.

- Stéphane, pour tes « astuces » sur ImageJ. Et les coups de main lors des manip.

- Florian, pour les nombreuses discussions handball, qui m'ont permis, notamment, de me changer les idées ces derniers mois.

- Aline, pour ta bonne humeur et pour avoir largement contribué au « régime minceur » de toute l'équipe par l'allure que tu as imposée pour aller au Gulf Stream. Heureusement qu'il y avait les repas et les gâteaux des stagiaires pour reprendre quelques calories...

- Doriane, pour ces très bons moments lors des congrès. Merci aussi pour la tasse que tu m'as offerte, elle m'a été indispensable ces derniers mois.

Un grand merci au Centre de Ressources Biologiques Marines (CRBM) de la station pour avoir hébergé le système expérimental. Mercis à Xavier, Gaëtan, Sébastien et Ronan pour vos aides et vos disponibilités à chaque fois que j'en ai eu besoin. Merci aussi à Marilyne pour les sessions « alimentation et dressage » des seiches au CRBM et pour les odeurs de poisson/crevette dans la salle dès 9 h du matin. ;-)

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Thierry Cariou pour les analyses chimiques des échantillons et pour avoir répondu à mes demandes de données SOMLIT. Merci aussi à Eric Macé et Marc Vernet pour leurs conseils.

Un grand merci également à Cédric Leroux pour sa disponibilité et son investissement dans l'analyse isotopique des échantillons. Mercis également à Murielle Jam, Gaëlle Correc et Aurélie Prechoux pour leurs aides précieuses dans la lyophilisation des échantillons.

Un immense merci à Stéphanie Auzoux-Bordenave et Aïcha Badou, de la station de Concarneau, pour votre super accueil à chaque fois que je suis passé dans le sud Finistère et pour toutes ces précieuses discussions lorsque nos chemins se sont croisés. Merci aussi de m'avoir permis de donner quelques cours dans le cadre de l'UE de « Biominéralisation ».

Merci à l'équipage de l'Albert Lucas, et notamment Franck et Daniel, pour leurs aides en mer. Je garderai en mémoire ces longues journées passées à récolter des espèces sur les bancs de maërl, toujours dans une excellente ambiance.

Parce que cette thèse n'aurait pas pu avoir le même contenu sans eux, je remercie tous les stagiaires qui, ont contribué à ce projet. Mercis à Marie C., Robin, Mathieu, Marie D., Loïc et Ferdinand pour votre travail, votre motivation et votre bonne humeur ! J'inclue également à ces remerciements tous les autres stagiaires passés dans le couloir et que j'ai pu

côtoyer : Nolwënn, Nicolas, Clémence, Morgane, Paul, Louis, Bastien, Coralie et Maureen. Le vent de fraîcheur (et les gâteaux !!) que vous avez apportés a permis d'insuffler une motivation supplémentaire dans la réalisation de ce travail. Merci aussi Florence pour m'avoir fait courir dans toute la station pour chercher des bouts de papier, et pour m'avoir fait comprendre que « vivre ce n'est pas sérieux » ! ;-)

Et puis il y a ceux qui sont en dehors de la station, que l'on va voir pour prendre l'air l'espace d'une soirée, d'un week end ou de vacances-rando. Leur contribution à cette thèse est toute aussi importante tant il est parfois nécessaire de prendre du recul pour mieux replonger dans le travail. Pour cela, merci à :

- Yann, pour avoir le don de toujours apporter une vision positive des choses. Outre les précieux conseils stats (attention à ne pas trop augmenter tes tarifs quand même), c'est surtout ces bons moments passés autour d'une table – un verre d'eau minérale à la main plus quelques bâtonnets de carottes – que je retiens. Maintenant qu'on a appris à lire l'avenir, je pense savoir ce qu'il nous réserve... Ne t'en fais pas je m'occupe de ton discours !

- Ma petite Marion ! Je ne t'oublie pas, un grand merci pour ta bonne humeur et pour avoir supporté la NN's tout ce temps ! Je te souhaite bon courage dans cette aventure qui commence pour toi outre Atlantique. Quelle idée de faire une thèse... ;-)

- David, pour m'avoir remis la tête sur les épaules à chaque fois que je la perdais. A travers cette thèse c'est la fin d'un parcours « scolaire » commencé ensemble. Dommage qu'on n'ait pas pu continuer un peu la compète !

- A ma famille, et plus particulièrement mes parents, ma sœur et mon grand-père, car j'ai eu beau partir à « l'autre bout du pays », les racines restent solidement ancrées. Je ne serais pas arrivé là sans votre soutien...

- Bien évidemment, un IMMENSE merci, Sarah, pour ta présence et ton soutien au quotidien pendant toutes ces années. Je te remercie d'avoir eu la patience de me supporter tout ce temps et, tout simplement, d'avoir été là.

Enfin, je remercie tous ceux que je n'ai pas cités, mais qui ont contribué de près ou de loin au bon déroulement de cette thèse.

*« Vivre ce n'est pas sérieux, ce n'est pas grave,
C'est une aventure, presque un jeu.
Il faut fuir la gravité des imbéciles. »*

Jacques Brel

• Article n°2	31
3. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la structure trophique d'une communauté associée aux bancs de maërl	75
• Article n°3	31
4. Impact du réchauffement des océans sur les flux de transfert en carbone et en azote entre une algue (<i>S. chordalis</i>) et un brouteur (<i>P. miliaris</i>).....	96
• Article n°4	31

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur les bancs de maërl	111
<i>a. Interactions entre macroalgues</i>	<i>111</i>
<i>b. Interactions entre brouteurs et macroalgues</i>	<i>113</i>
<i>c. Interactions entre proies et prédateurs</i>	<i>115</i>

Partie II

Chapitre 1 : Contexte général sur les cuvettes intertidales	123
1. Le milieu intertidal	123
2. Menaces et impacts sur les communautés intertidales	124
3. Variabilité physique et chimique naturelle des cuvettes intertidales.....	125
• Article n°5	31

Chapitre 2 : Réponse d'une communauté de cuvette intertidale face à l'acidification et au réchauffement des océans	151
1. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la productivité d'une communauté associée aux cuvettes intertidales	151
• Article n°6	31
2. Importance de l'alternance des phases d'émersion et d'immersion dans la réponse des espèces de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans.	184

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur les communautés de cuvettes intertidales	197
1. Importance de la variabilité environnementale pour les communautés associées aux cuvettes intertidales	197
<i>a. Variabilité actuelle au sein des cuvettes intertidales</i>	<i>197</i>

<i>b. Importance de la variabilité naturelle dans la réponse des espèces face au changement global</i>	198
2. Réponse des assemblages issus de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans	199
<i>a. Influence directe des changements futurs sur les espèces et les assemblages</i>	199
<i>b. Importance de la canopée dans la réponse des assemblages au changement global</i>	200
3. Limites expérimentales	201

Discussion générale

1. Réponse des communautés associées aux macroalgues face à l'acidification et au réchauffement des océans	205
<i>a. Influence de la variabilité environnementale naturelle</i>	205
<i>b. Conséquences de l'acidification et du réchauffement des océans sur les communautés associées aux macroalgues</i>	207
<i>c. Conséquences des changements futurs sur la diversité fonctionnelle</i>	209
2. Interactions avec d'autres perturbations d'origine anthropique	211
<i>a. Les bancs de maërl</i>	211
<i>b. Les cuvettes intertidales</i>	212
3. Conséquences sur les « services écosystémiques »	212
4. Limites des approches expérimentales : l'importance des conditions environnementales et biologiques naturelles	214

Perspectives

Bibliographie

Annexes

INTRODUCTION GENERALE

*« Notre monde est emprisonné dans une habitude
dangereuse de dépendance au CO₂ »*

Ban Ki-moon, juin 2008

Introduction générale

24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100 101 102 103 104 105 106 107 108 109 110 111 112 113 114 115 116 117 118 119 120 121 122 123 124 125 126 127 128 129 130 131 132 133 134 135 136 137 138 139 140 141 142 143 144 145 146 147 148 149 150 151 152 153 154 155 156 157 158 159 160 161 162 163 164 165 166 167 168 169 170 171 172 173 174 175 176 177 178 179 180 181 182 183 184 185 186 187 188 189 190 191 192 193 194 195 196 197 198 199 200 201 202 203 204 205 206 207 208 209 210 211 212 213 214 215 216 217 218 219 220 221 222 223 224 225 226 227 228 229 230 231 232 233 234 235 236 237 238 239 240 241 242 243 244 245 246 247 248 249 250 251 252 253 254 255 256 257 258 259 260 261 262 263 264 265 266 267 268 269 270 271 272 273 274 275 276 277 278 279 280 281 282 283 284 285 286 287 288 289 290 291 292 293 294 295 296 297 298 299 300 301 302 303 304 305 306 307 308 309 310 311 312 313 314 315 316 317 318 319 320 321 322 323 324 325 326 327 328 329 330 331 332 333 334 335 336 337 338 339 340 341 342 343 344 345 346 347 348 349 350 351 352 353 354 355 356 357 358 359 360 361 362 363 364 365 366 367 368 369 370 371 372 373 374 375 376 377 378 379 380 381 382 383 384 385 386 387 388 389 390 391 392 393 394 395 396 397 398 399 400 401 402 403 404 405 406 407 408 409 410 411 412 413 414 415 416 417 418 419 420 421 422 423 424 425 426 427 428 429 430 431 432 433 434 435 436 437 438 439 440 441 442 443 444 445 446 447 448 449 450 451 452 453 454 455 456 457 458 459 460 461 462 463 464 465 466 467 468 469 470 471 472 473 474 475 476 477 478 479 480 481 482 483 484 485 486 487 488 489 490 491 492 493 494 495 496 497 498 499 500 501 502 503 504 505 506 507 508 509 510 511 512 513 514 515 516 517 518 519 520 521 522 523 524 525 526 527 528 529 530 531 532 533 534 535 536 537 538 539 540 541 542 543 544 545 546 547 548 549 550 551 552 553 554 555 556 557 558 559 560 561 562 563 564 565 566 567 568 569 570 571 572 573 574 575 576 577 578 579 580 581 582 583 584 585 586 587 588 589 590 591 592 593 594 595 596 597 598 599 600 601 602 603 604 605 606 607 608 609 610 611 612 613 614 615 616 617 618 619 620 621 622 623 624 625 626 627 628 629 630 631 632 633 634 635 636 637 638 639 640 641 642 643 644 645 646 647 648 649 650 651 652 653 654 655 656 657 658 659 660 661 662 663 664 665 666 667 668 669 670 671 672 673 674 675 676 677 678 679 680 681 682 683 684 685 686 687 688 689 690 691 692 693 694 695 696 697 698 699 700 701 702 703 704 705 706 707 708 709 710 711 712 713 714 715 716 717 718 719 720 721 722 723 724 725 726 727 728 729 730 731 732 733 734 735 736 737 738 739 740 741 742 743 744 745 746 747 748 749 750 751 752 753 754 755 756 757 758 759 760 761 762 763 764 765 766 767 768 769 770 771 772 773 774 775 776 777 778 779 780 781 782 783 784 785 786 787 788 789 790 791 792 793 794 795 796 797 798 799 800 801 802 803 804 805 806 807 808 809 810 811 812 813 814 815 816 817 818 819 820 821 822 823 824 825 826 827 828 829 830 831 832 833 834 835 836 837 838 839 840 841 842 843 844 845 846 847 848 849 850 851 852 853 854 855 856 857 858 859 860 861 862 863 864 865 866 867 868 869 870 871 872 873 874 875 876 877 878 879 880 881 882 883 884 885 886 887 888 889 890 891 892 893 894 895 896 897 898 899 900 901 902 903 904 905 906 907 908 909 910 911 912 913 914 915 916 917 918 919 920 921 922 923 924 925 926 927 928 929 930 931 932 933 934 935 936 937 938 939 940 941 942 943 944 945 946 947 948 949 950 951 952 953 954 955 956 957 958 959 960 961 962 963 964 965 966 967 968 969 970 971 972 973 974 975 976 977 978 979 980 981 982 983 984 985 986 987 988 989 990 991 992 993 994 995 996 997 998 999 1000

1. L'Homme et le climat

Depuis près de 250 ans avec le début de l'ère industrielle, les activités humaines n'ont cessé d'augmenter et sont à l'origine de rejets massifs en gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère. Le secteur de la production énergétique représente la principale source d'émission de GES (35 %), devançant les secteurs liés à l'utilisation des sols (24 %, tels que l'agriculture, l'élevage et la gestion forestière), l'industrie (21 %), les transports (14 %) et la construction (6%) (Edenhofer *et al.*, 2014). Parmi les GES, le dioxyde de carbone est principalement issu de la combustion des énergies fossiles, de la déforestation et de la production de ciment. Il représente 76 % des émissions de GES, contre 16 % pour le méthane (CH₄) et 6 % pour le protoxyde d'azote (N₂O) (Edenhofer *et al.*, 2014). Depuis le milieu du XVIII^e siècle, les concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone (CO₂) sont passées de 278 à 405 parties par million (ppm), un niveau jamais atteint au cours des 800 000 dernières années (Lüthi *et al.*, 2008). Dès 1995, le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) a établi un rapport attestant que l'augmentation des concentrations atmosphériques en CO₂ et autres gaz à effet de serre dans l'atmosphère sont à l'origine de perturbations majeures au sein du système climatique terrestre.

La principale conséquence climatique liée à l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ concerne l'effet de serre. Du fait de sa structure moléculaire, le CO₂ possède des propriétés physiques permettant une forte absorption du rayonnement infrarouge émis par la surface de la Terre. Dans ce domaine spectral, l'absorption d'un photon par la molécule de CO₂ fait passer cette dernière à un état excité de vibration, réchauffant l'atmosphère. L'augmentation des émissions de CO₂ est par conséquent à l'origine d'un réchauffement global de l'atmosphère. Depuis 1880, la température atmosphérique globale a ainsi augmenté de 0,85°C, dont 0,72°C entre 1951 et 2012 (Field *et al.*, 2014). Les océans jouent un rôle essentiel dans la régulation du climat (Reid *et al.*, 2009). Le réchauffement de l'atmosphère est en partie modéré par les océans, qui ont absorbé près de 93 % de la chaleur atmosphérique excédentaire depuis les années 1970. Du fait de ce phénomène, la température globale des océans de surface a augmenté de 0,83°C depuis les années 1870 (Gattuso *et al.*, 2015).

2. Les pompes de carbone

Les émissions anthropiques de CO₂ sont incluses au sein d'un cycle actif qui fait circuler le carbone entre l'atmosphère, l'océan et les réservoirs de la biosphère terrestre, sur des délais allant de quelques jours à plusieurs millénaires (Figure 1). Le climat terrestre est ainsi déterminé par l'équilibre des flux entre ces différents compartiments. La production primaire issue de la végétation terrestre possède une fonction essentielle dans le cycle global du carbone. Les concentrations atmosphériques de CO₂ présentent des variations spatio-temporelles étroitement liées aux variations de production primaire des écosystèmes terrestres (Keeling *et al.*, 1976). Ainsi, la végétation terrestre absorbe en moyenne 29 % des rejets. Cependant, l'acquisition de CO₂ atmosphérique par la végétation terrestre est en partie contrebalancée par les émissions provenant de la déforestation et du changement d'utilisation des sols.

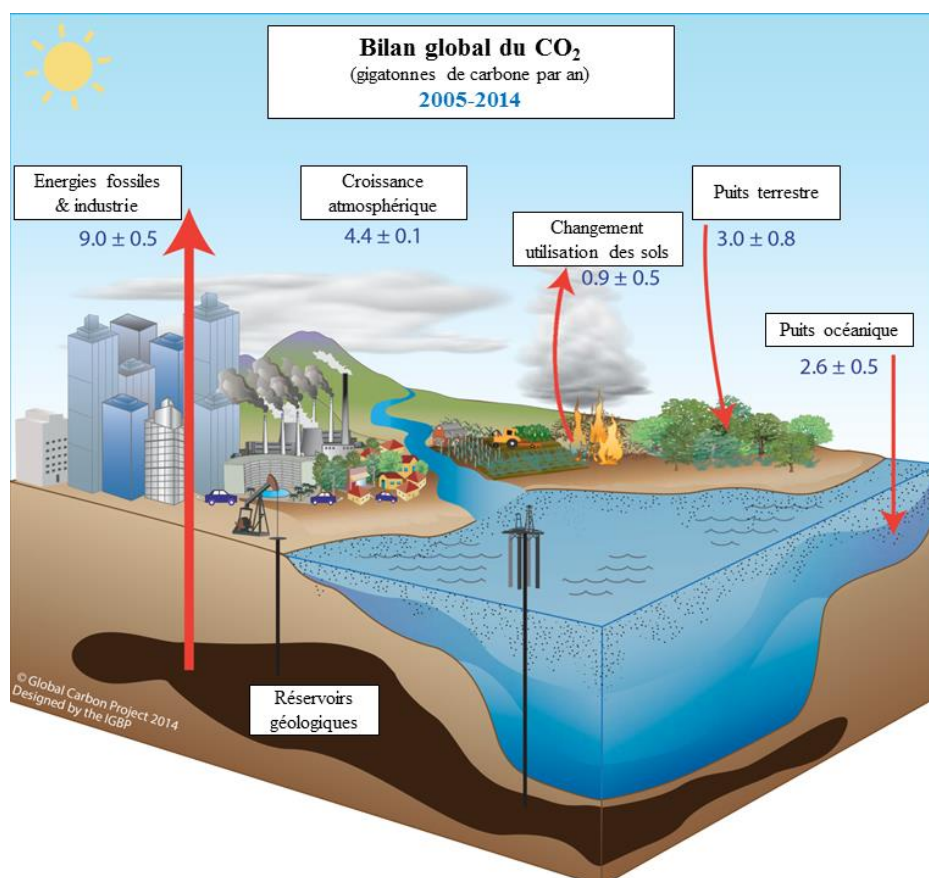


Figure 1. Représentation schématique des perturbations dans le cycle du carbone causées par les activités anthropiques entre les années 2005 et 2014. Schéma modifié d'après Le Quéré *et al.* (2015).

Les océans jouent également un rôle majeur dans le bilan global du carbone terrestre en régulant les concentrations atmosphériques de CO_2 . Entre 2005 et 2014, les océans ont ainsi absorbé environ $2,6 \text{ GtC an}^{-1}$, soit 26 % des émissions anthropiques de CO_2 (Le Quéré *et al.*, 2015). Le stockage du carbone par les océans est déterminé par un ensemble d'interactions complexes incluant les échanges gazeux océan-atmosphère, la chimie du carbone inorganique dissous (CID), la circulation océanique et la biologie marine (Figure 2). Dans l'eau de mer, le carbone est principalement présent sous forme de CID. Au cours des temps géologiques, les océans ont ainsi stocké près de 40 000 GtC grâce à l'interaction de l'eau de mer avec les sédiments, l'érosion terrestre et les échanges gazeux avec l'atmosphère.

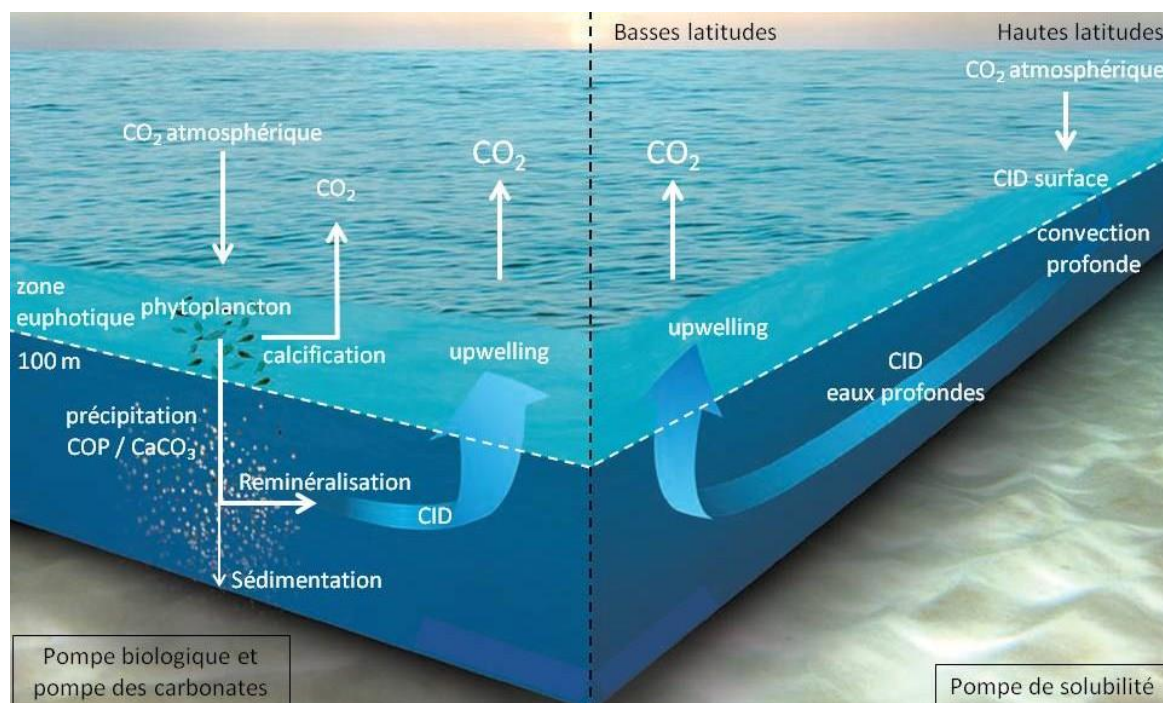


Figure 2. Schéma illustrant les pompes biologique et des carbonates ainsi que la pompe de solubilité du carbone dans l'océan. Modifié d'après Bopp *et al.* (2002).

- La pompe de solubilité du carbone

Des échanges de CO_2 gazeux ont lieu en permanence entre l'atmosphère et l'océan et sont gouvernés par la loi de Henry, définissant le coefficient de solubilité du CO_2 dans l'eau de mer (Eq. 1). Ces échanges sont dirigés par la différence de pression partielle en CO_2 ($p\text{CO}_2$) entre l'atmosphère et l'océan. Les propriétés physiques et chimiques de l'eau de mer représentent un élément majeur influençant la solubilité du CO_2 . Celle-ci est notamment plus importante lorsque la température de l'eau de mer est faible. La diffusion du CO_2 dans l'eau

de mer a donc lieu préférentiellement aux hautes latitudes. La convection de ces eaux froides et denses chargées en CO₂ vers les grandes profondeurs est à l'origine de la circulation océanique globale, permettant le transport d'un grand réservoir de CID jusqu'aux faibles latitudes (Heinze *et al.*, 2015).

$$[\text{CO}_2]_{\text{aq}} = K_0 \times p\text{CO}_2 \quad (\text{Eq. 1})$$

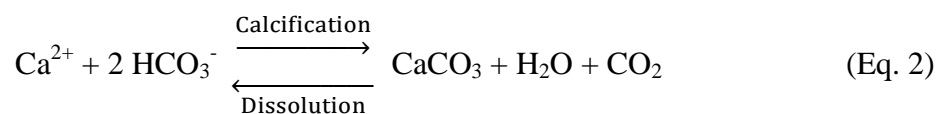
avec K₀, le coefficient de solubilité.

- La pompe biologique du carbone

Les organismes phytoplanctoniques vivant dans les couches océaniques de surface utilisent l'énergie lumineuse pour réaliser leur photosynthèse, convertissant le CID en matière organique. Cette production primaire phytoplanctonique est à la base des réseaux trophiques océaniques, permettant le transfert du carbone aux organismes hétérotrophes supérieurs. Une partie du carbone organique particulaire (COP) produit quitte également les couches océaniques de surface et précipite vers l'océan profond avant d'être reminéralisé sous forme de CO₂ par les bactéries marines. Une faible proportion du COP (~ 0,2 GtC an⁻¹) atteint toutefois le plancher océanique avant d'être séquestrée dans les sédiments pour des milliers d'années, retirant le CO₂ du cycle du carbone pour de longues périodes (Denman *et al.*, 2007).

- La pompe des carbonates

La pompe des carbonates est générée par la formation de structures calcaires sous forme de carbonates de calcium (CaCO₃) par certains microorganismes phytoplanctoniques de surface, comme les coccolithophores et les ptéropodes. La formation de structures calcaires nécessite l'association d'ions bicarbonates (HCO₃⁻) ou carbonates (CO₃²⁻) et d'ions calcium (Ca²⁺) et est à l'origine d'une libération de CO₂ dans l'eau de mer (Eq. 2, 3).



Par conséquent, ce processus s'oppose à la pompe biologique du carbone en augmentant la $p\text{CO}_2$ de l'eau de mer, conduisant à une émission de CO_2 vers l'atmosphère (Ciais *et al.*, 2014). Une partie de ces organismes est cependant exportée vers l'océan profond et est reminéralisée en CID et en ions Ca^{2+} . Seule une faible partie atteint le plancher océanique pour être emprisonnée dans les sédiments.

3. Le système des carbonates

Le système des carbonates permet à l'océan d'absorber du CO_2 bien au-delà de sa capacité d'absorption potentielle liée à solubilité seule du CO_2 . En diffusant dans l'eau de mer, le CO_2 dissous ($\text{CO}_{2\text{aq}}$) s'associe avec les molécules d'eau (H_2O) formant de l'acide carbonique (H_2CO_3). Cet acide, instable, se dissocie immédiatement en ions HCO_3^- et en ions hydrogène (H^+). Ces ions HCO_3^- sont eux-mêmes susceptibles de se dissocier en ions carbonates (CO_3^{2-}) et en ions H^+ (Figure 3). Au pH actuel des océans (8,1 en moyenne), le $\text{CO}_{2\text{aq}}$ et les ions HCO_3^- et CO_3^{2-} de l'eau de mer sont présents selon un rapport de 1:100:10, respectivement (Denman *et al.*, 2007).

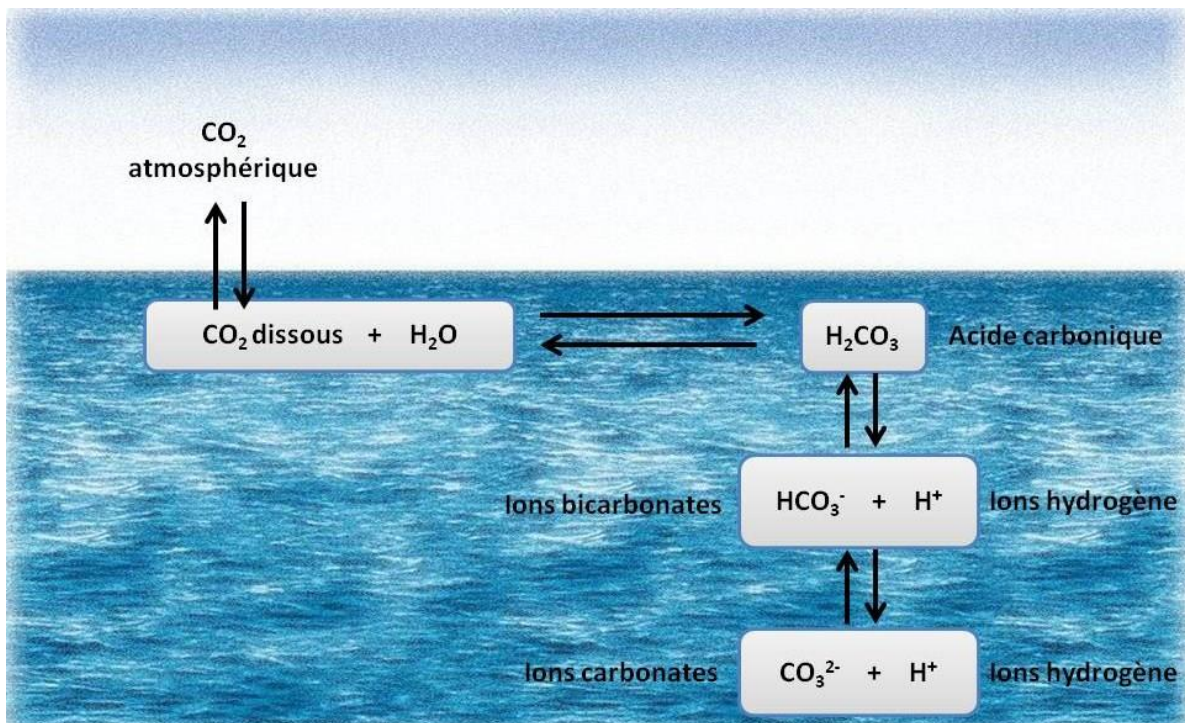


Figure 3. Schéma de la chimie des carbonates dans l'eau de mer.

La formation chimique ou biologique de CaCO_3 se fait d'après les équations 2 et 3. Dans l'eau de mer, les trois principales formes de CaCO_3 sont l'aragonite, la calcite et la calcite magnésienne. L'aragonite et la calcite sont des polymorphes naturels de CaCO_3 . Ces deux formes de CaCO_3 présentent une structure cristalline différente induisant des différences de solubilité, l'aragonite étant 1,5 fois plus soluble que la calcite à 25°C (Riebesell *et al.*, 2010). La calcite magnésienne est une forme de calcite dont une partie des ions Ca^{2+} ont été remplacés aléatoirement par des ions magnésium (Mg^{2+}), modifiant ainsi la structure cristalline. La solubilité de la calcite magnésienne dépend de la proportion de magnésium au sein de la structure cristalline. La calcite hautement magnésienne (>8-12 mol% MgCO_3 , Morse *et al.* 2006) présente une solubilité supérieure à celle de l'aragonite.

Pour chacune de ces formes, la précipitation ou la dissolution du CaCO_3 est contrôlée par l'état de saturation des carbonates (Ω ; Eq. 4) :

$$\Omega (X) = \frac{[\text{Ca}^{2+}][\text{CO}_3^{2-}]}{K_{\text{sp}}(X)} \quad (\text{Eq. 4})$$

avec X, la forme de CaCO_3 , $[\text{Ca}^{2+}]$ et $[\text{CO}_3^{2-}]$, les concentrations en ions Ca^{2+} et CO_3^{2-} , respectivement, et K_{sp} , la constante d'équilibre définie pour chacune des formes de CaCO_3 en fonction de la salinité et de la température (Riebesell *et al.*, 2010). Lorsque $\Omega (X) = 1$, l'eau de mer est dite à l'équilibre pour la phase minérale X. Si $\Omega (X) > 1$, l'eau de mer est en sursaturation, favorisant la précipitation de CaCO_3 . À l'inverse, si $\Omega (X) < 1$, l'eau de mer est sous-saturée, induisant une dissolution du CaCO_3 .

4. Conséquences actuelles et futures de l'augmentation du CO_2 atmosphérique sur les océans

L'augmentation actuelle de la $p\text{CO}_2$ atmosphérique est à l'origine de modifications physiques et biogéochimiques majeures au sein des océans. En septembre 2017, la $p\text{CO}_2$ mesurée à l'Observatoire de Mauna Loa était de 404 ppm (<https://www.esrl.noaa.gov>). Au cours des prochaines décennies, ces changements sont susceptibles de s'intensifier si les émissions en CO_2 ne sont pas réduites. Dans son cinquième rapport, le GIEC prévoit une augmentation de la $p\text{CO}_2$ atmosphérique de 421 (*Representative Concentration Pathways*,

RCP 2.6) à 936 ppm (RCP 8.5) d'ici 2100 (Bopp *et al.*, 2013). Ces émissions sont susceptibles d'avoir des répercussions notamment sur la température et le pH des océans.

a. Réchauffement des océans

Depuis le début du XX^{ème} siècle, le transfert de chaleur croissant entre l'atmosphère et les océans engendre une augmentation de la température de surface des océans d'environ 0,13°C par décennie (Laffoley & Baxter, 2016) et cette tendance continue de s'accroître (Smith *et al.*, 2015). D'ici la fin du siècle, la température de surface moyenne des océans risque d'augmenter de 0,71°C (RCP 2.6) à 2,73°C (RCP 8.5) par rapport à la température actuelle (Figure 4 ; Bopp *et al.*, 2013), bien que ces changements ne soient pas uniformes à l'échelle du globe (Figure 5).

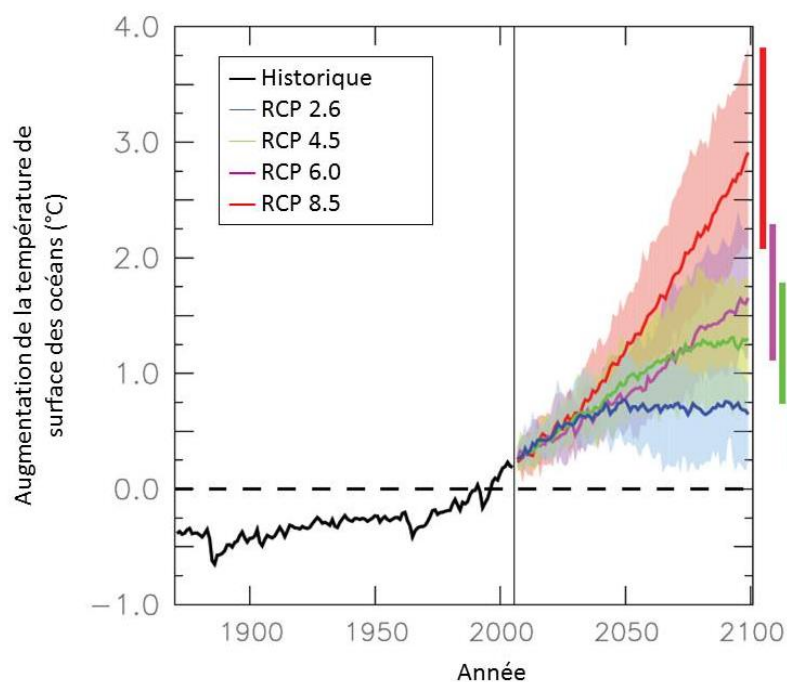


Figure 4. Evolution de la température de surface moyenne des océans (°C) depuis les années 1870 (ligne noire) et modèles de prédiction pour 2100 basés sur les différents scénarios RCP émis par le GIEC. L'évolution de la température est présentée par rapport à la période 1990-1999. L'ombrage indique l'écart type inter-modèle. Modifié d'après Bopp *et al.* (2013).

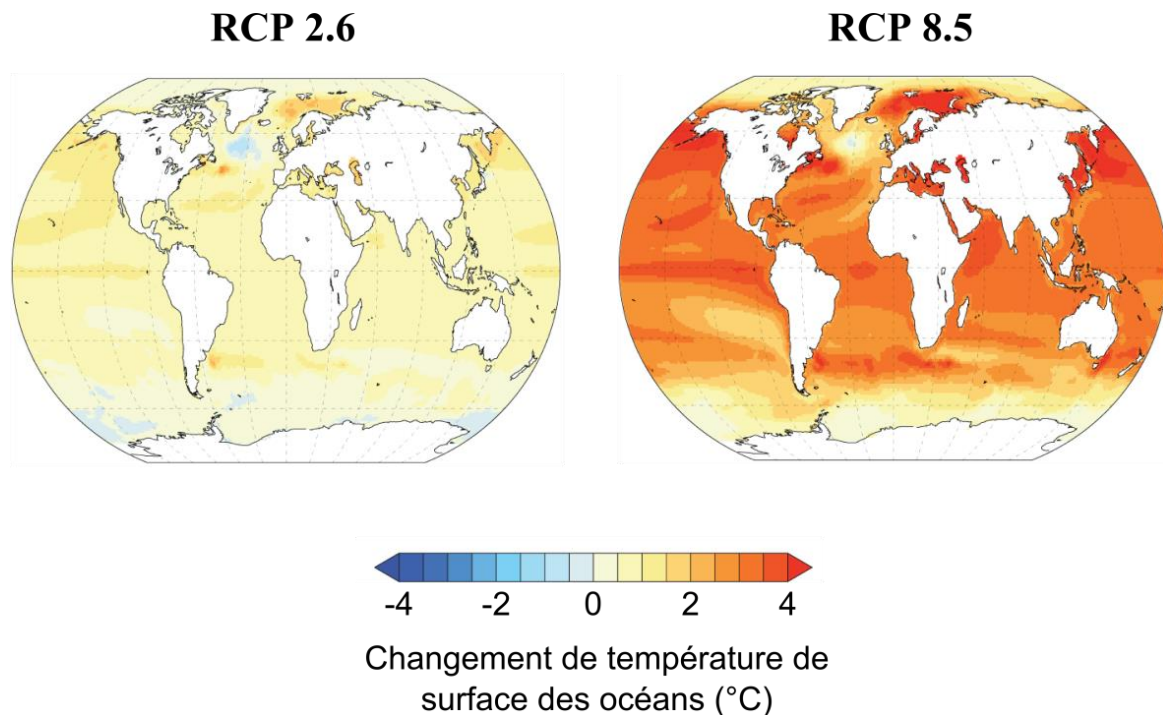


Figure 5. Cartes présentant les changements de la température océaniques de surface (°C) attendus au cours du XXI^{ème} siècle d’après les scénarios favorable (RCP 2.6) et pessimiste (RCP 8.5) émis par le GIEC par rapport aux valeurs de 1990-1999. Modifié d’après Gattuso *et al.* (2015).

b. Acidification des océans

Du fait de l’absorption de près d’un quart des émissions anthropiques en CO_2 , les océans subissent également des changements fondamentaux au sein des équilibres chimiques. L’augmentation de la concentration en H^+ induite par la quantité croissante de CO_2 diffusant dans les océans est responsable d’une diminution du pH de l’eau de mer, appelée acidification des océans (Eq. 5, Figure 6).

$$\text{pH} = -\log [\text{H}^+] \quad (\text{Eq. 5})$$

Une partie des ions H^+ s’associent cependant avec les ions CO_3^{2-} présents dans l’eau de mer, formant de nouveau des ions HCO_3^- . Cette réaction, qui consiste en l’utilisation des ions H^+ récemment formés, confère à l’eau de mer un pouvoir tampon, c’est-à-dire la capacité à compenser partiellement la diminution du pH induite par l’augmentation de la $p\text{CO}_2$. En contrepartie, ce processus engendre une diminution de la concentration en ions CO_3^{2-} et par conséquent de l’état de saturation des carbonates, Ω .

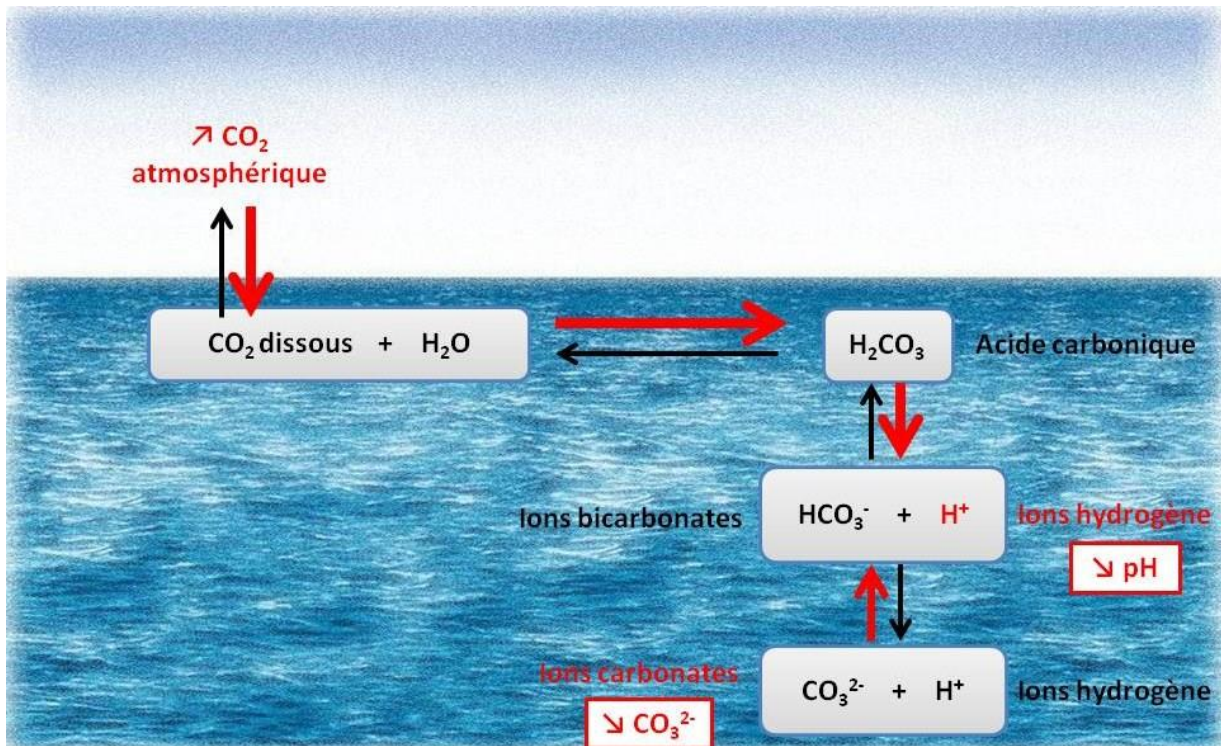


Figure 6. Schéma du processus d'acidification des océans.

Le pH moyen des océans a diminué de 0,11 unités depuis les années 1870 (Gattuso *et al.*, 2015), le pH actuel étant de 8,06 en moyenne (Bopp *et al.*, 2013). D'après le cinquième rapport du GIEC, le pH des océans pourrait encore diminuer de 0,07 (RCP 2.6) à 0,33 unité (RCP 8.5) d'ici 2100 (Figures 7 et 8 ; Bopp *et al.*, 2013). En parallèle de cette diminution de pH, la concentration en ions CO_3^{2-} est susceptible de chuter de manière drastique. Selon les scénarios établis pour 2100, certaines études ont démontré que le paramètre Ω pourrait franchir l'horizon de saturation de l'aragonite dans les océans Arctique et Austral notamment (Orr *et al.*, 2005 ; Steinacher *et al.*, 2009).

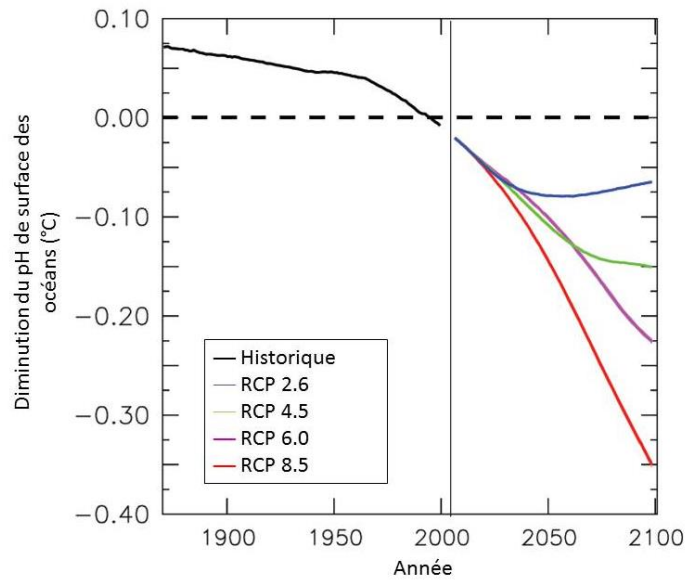


Figure 7. Evolution du pH de surface moyen des océans depuis les années 1870 (ligne noire) et modèles de prédiction pour 2100 basés sur les différents scénarios RCP émis par le GIEC. L'évolution du pH est présentée par rapport à la période 1990-1999. Modifié d'après Bopp *et al.* (2013).

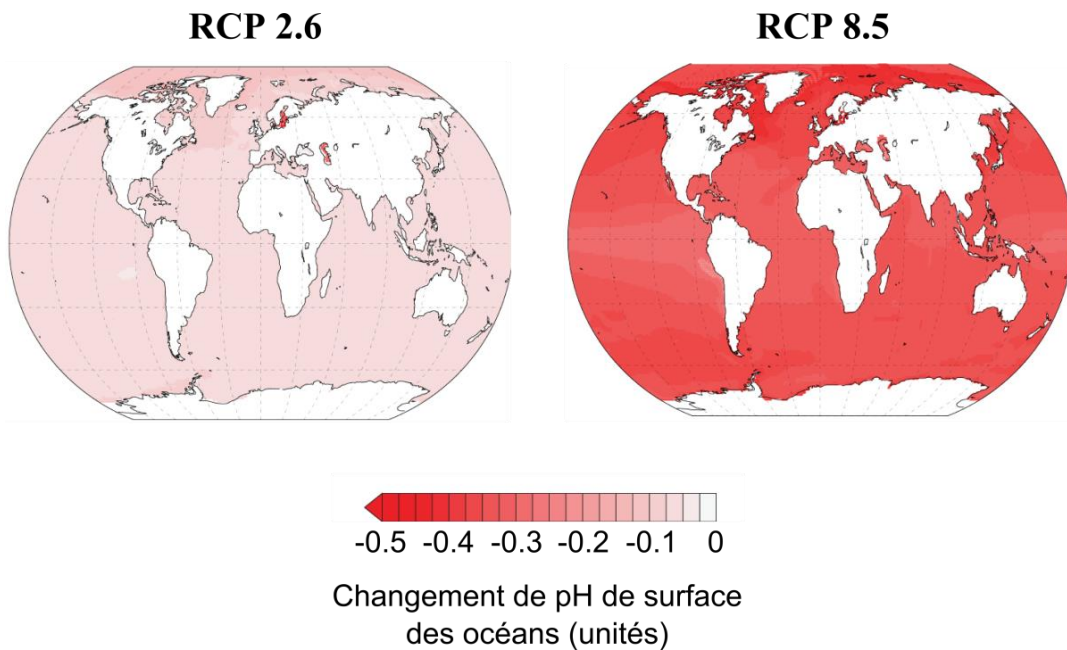


Figure 8. Cartes présentant les changements de pH des océans de surface (pH sur l'échelle totale) attendus au cours du XXI^{ème} siècle d'après les scénarios favorable (RCP 2.6) et pessimiste (RCP 8.5) émis par le GIEC par rapport aux valeurs de 1990-1999. Modifié d'après Gattuso *et al.* (2015).

5. Conséquences de l'acidification et du réchauffement des océans sur les organismes marins

L'évolution du climat terrestre en lien avec les activités humaines représente une problématique majeure de la recherche actuelle, compte tenu des risques qui se posent pour les populations humaines et les écosystèmes naturels (Guinotte & Fabry, 2008). Au cours de la dernière décennie, le nombre d'études portant sur l'impact du changement climatique – notamment l'acidification des océans – sur les organismes marins a considérablement augmenté (Riebesell & Gattuso, 2015). Ces travaux ont, en grande majorité, porté sur la réponse d'organismes à l'échelle spécifique, permettant des progrès quant à la compréhension de la réponse physiologique d'un grand nombre d'espèces au sein de groupes taxonomiques variés (Andersson *et al.*, 2011 ; Harvey *et al.*, 2013 ; Kroeker *et al.*, 2013).

La température et le pH sont des facteurs majeurs influençant les processus biologiques et la biochimie des organismes marins, comme les réactions enzymatiques et la fonction d'un grand nombre de protéines (Pörtner *et al.*, 2004 ; Kordas *et al.*, 2011). Chez les espèces ectothermes, la plupart des processus physiologiques est étroitement liée à la température, de plus forts taux métaboliques étant observés lorsque cette dernière augmente, jusqu'à atteindre la limite de tolérance de l'organisme (Kordas *et al.*, 2011; Doney *et al.*, 2012). La réponse physiologique des organismes marins face aux changements de pH dépend, quant à elle, de leur capacité à réguler leur équilibre acido-basique et les transferts ioniques extracellulaires (Pörtner, 2008 ; Widdicombe & Spicer, 2008). Ainsi, la réponse des organismes marins face aux changements de température et de pH environnants est spécifique à chaque espèce (Melzner *et al.*, 2009), bien que certaines tendances puissent être généralisées à l'échelle de taxons (Figure 9 ; Kroeker *et al.*, 2013 ; Wittmann & Portner, 2013).

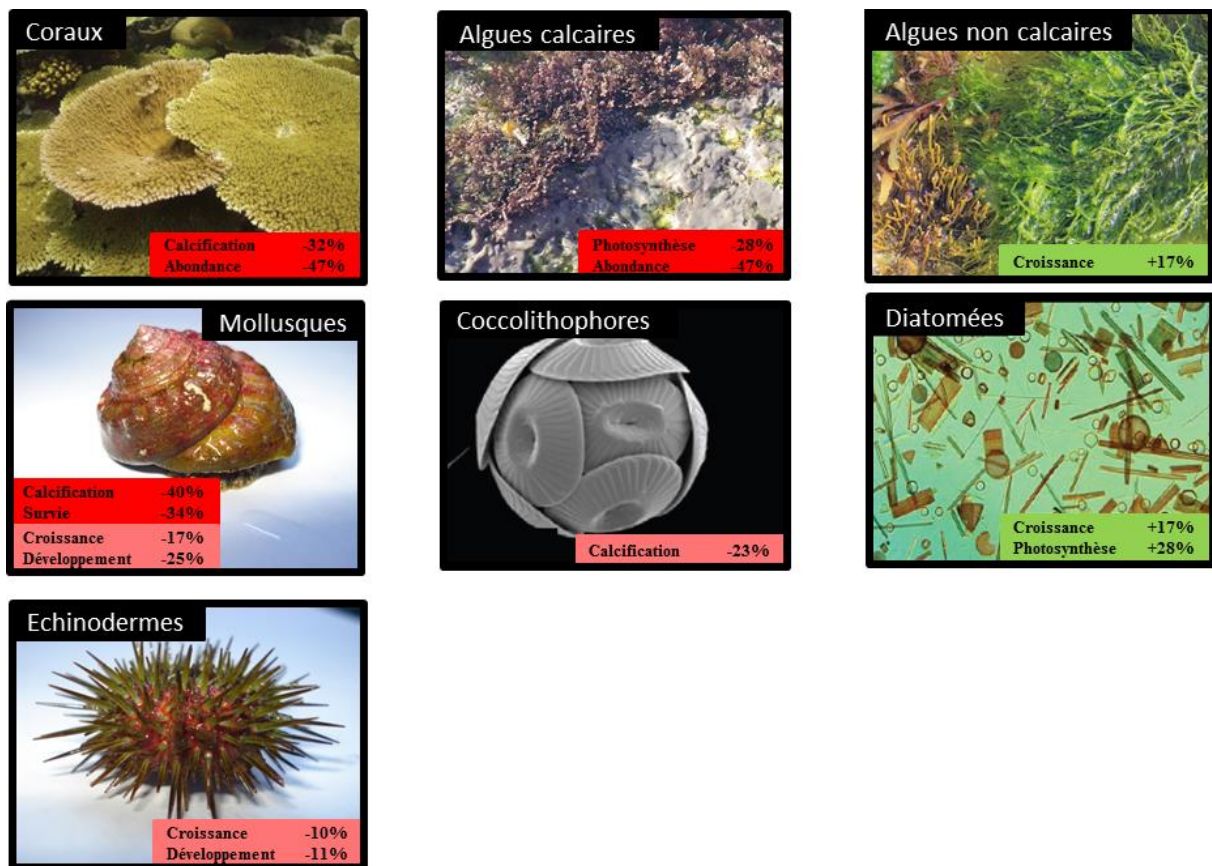


Figure 9. Résumé de l'impact de l'acidification des océans sur les principaux taxons. Modifié d'après Kroeker *et al.* (2013) et Hennige *et al.* (2014)

La diminution de l'état de saturation des carbonates en lien avec l'acidification des océans est susceptible d'affecter de manière drastique les organismes édifiant des coquilles, squelettes ou structures internes calcaires (Andersson *et al.*, 2008 ; Hofmann *et al.*, 2010 ; Azevedo *et al.*, 2015). Les études menées à ce jour ont porté sur des espèces de divers taxons tels que les coccolithophores (Riebesell *et al.*, 2000 ; Beaufort *et al.*, 2011), les coraux (Kleypas *et al.*, 1999 ; Erez *et al.*, 2011), les algues calcaires (Nelson, 2009 ; McCoy & Kamenos, 2015), les mollusques (Gazeau *et al.*, 2013 ; Parker *et al.*, 2013 ; Wittmann & Portner, 2013) et les échinodermes (Dupont *et al.*, 2010). Ces travaux ont mis en évidence une tendance générale de réduction de la calcification, de l'abondance, de la croissance, du développement, de la survie ou de la photosynthèse chez ces différents taxons (Andersson *et al.*, 2011 ; Kroeker *et al.*, 2013). A l'inverse de chez les organismes calcaires, l'augmentation de la disponibilité en CO_2 dissous dans l'eau de mer et des ions HCO_3^- , a pour conséquence d'augmenter la photosynthèse et la croissance chez de nombreuses espèces de diatomées (Gao & Campbell, 2014), de macroalgues non calcaires (Koch *et al.*, 2013 ; Ji *et al.*, 2016) et de phanérogames marines (Koch *et al.*, 2013).

6. Conséquences de l'acidification et du réchauffement des océans sur les communautés marines et les interactions entre espèces

La compréhension des interactions et des mécanismes existant entre les espèces au sein des communautés marines est essentielle à la conservation et à la gestion des ressources naturelles (Auster *et al.*, 2013). Une communauté est définie par « un groupe d'espèces interagissant ensemble dans un même environnement » (Stroud *et al.*, 2015). Compte-tenu des différences de réponses des groupes taxonomiques – et des espèces qui les composent – face au changement climatique, ce dernier est susceptible d'avoir de fortes répercussions sur la structure et le fonctionnement des communautés marines. La réponse des communautés face au changement climatique est donc à la fois gouvernée par les conséquences directes de ces changements sur les organismes marins et par les conséquences indirectes liées à des effets sur les interactions entre espèces (Short *et al.*, 2015 ; Lord *et al.*, 2017). Les prédictions des conséquences du changements climatique peuvent donc être en partie trompeuses si celles-ci ne reposent que sur des réponses physiologiques individuelles (Lord *et al.*, 2017).

A ce jour, les études menées sur l'impact du changement climatique à l'échelle communautaire ont principalement porté sur le compartiment planctonique (Maugendre *et al.*, 2014), démontrant des changements de composition spécifique, de structure de taille et de structure trophique au sein des communautés (Niehoff *et al.*, 2013 ; Sommer *et al.*, 2015 ; Taucher *et al.*, 2017). Le benthos contient à lui seul 98 % des espèces marines (Widdicombe & Spicer, 2008). Cependant, les connaissances relatives à l'influence de l'acidification et du réchauffement des océans sur la diversité des communautés benthiques (Hale *et al.*, 2011) et les interactions entre espèces (Harley *et al.*, 2006 ; Riebesell & Gattuso, 2015) demeurent encore très partielles. Toutefois, certaines études récentes ont permis de mieux appréhender la réponse de certaines interactions comme les relations entre macroalgues calcaires et non calcaires, entre macroalgues et herbivores ainsi qu'entre proies et prédateurs.

a. Interactions entre macroalgues calcaires et non calcaires

Les macroalgues benthiques ont un rôle important au sein des écosystèmes côtiers, fournissant nourriture, refuge et substrat pour un grand nombre d'espèces (Eriksson *et al.*, 2006 ; Foster *et al.*, 2007 ; Teagle *et al.*, 2017). En raison de leur thalle calcaire riche en calcite magnésienne, les algues corallinacées sont particulièrement sensibles à l'acidification des océans (Morse *et al.*, 2006), présentant une réduction des taux de calcification et du recrutement, l'apparition de nécroses ainsi qu'une augmentation de la mortalité (Kuffner *et*

al., 2008 ; Hofmann *et al.*, 2012b ; Noisette *et al.*, 2013b). Chez certaines espèces, cet effet négatif de l'acidification des océans risque d'être amplifié par l'augmentation de la température de l'eau de mer (Anthony *et al.*, 2008 ; Martin & Gattuso, 2009).

Les macroalgues non calcaires présentent quant à elles des réponses variées, bénéficiant généralement d'une hausse du CO₂ dissous dans l'eau de mer et de la température pour leur photosynthèse et leur croissance (Koch *et al.*, 2013). Cette différence de réponse entre les algues calcaires et non calcaires risque d'être à l'origine de modifications majeures dans la structure et la diversité des écosystèmes côtiers. Plusieurs études ont mis en évidence le déclin des algues calcaires au profit d'algues non calcaires en condition de *p*CO₂ élevée, à la fois en milieu tropical (Jokiel *et al.*, 2008; Kuffner *et al.*, 2008) et tempéré (Porzio *et al.*, 2011 ; Hofmann *et al.*, 2012a ; Olabarria *et al.*, 2013). Au-delà de ces conséquences directes du changement climatique, l'augmentation de la croissance et de l'abondance des macroalgues non calcaires est susceptible d'augmenter la pression de compétition avec les algues calcaires en réduisant la lumière et les nutriments disponibles (Underwood, 1980 ; D'Antonio, 1985; Kendrick, 1991).

b. Interactions entre algues et herbivores

Les organismes brouteurs jouent un rôle essentiel sur la structure des communautés de macroalgues (Lubchenco & Gaines, 1981), exerçant un contrôle sur leur biomasse (Sousa *et al.*, 1981 ; Cloern, 2001 ; Guillou *et al.*, 2002) et leur production (Littler *et al.*, 1995 ; Cerda *et al.*, 2009). Ils exercent également une fonction trophique importante, puisque intermédiaires entre producteurs primaires et niveaux trophiques supérieurs.

Le réchauffement des océans, seul, est susceptible d'avoir des conséquences directes sur le métabolisme des brouteurs, augmentant leurs taux de consommation (Thomas *et al.*, 2000 ; Gooding *et al.*, 2009 ; Frey & Gagnon, 2015) et ainsi la pression de broutage sur les producteurs primaires (relations de type « top-down » ; O'Connor, 2009 ; Harley *et al.*, 2012 ; Mertens *et al.*, 2015). L'effet combiné du réchauffement et de l'acidification des océans semble quant à lui plus complexe (Eklof *et al.*, 2012 ; Ghedini *et al.*, 2015 ; Sampaio *et al.*, 2017). Dans certains habitats, les brouteurs sont capables de modérer l'expansion des producteurs primaires, dont le développement est favorisé par l'acidification des océans (Alsterberg *et al.*, 2013 ; Falkenberg *et al.*, 2014). Inversement, les changements prévus pour

la fin du siècle peuvent réduire l'abondance de certaines espèces de brouteurs, favorisant le développement d'algues non-calcaires au détriment d'algues calcaires (Bulleri *et al.*, 2002b).

L'intensité de broutage peut également être affectée de manière indirecte à travers une modification de la qualité nutritionnelle des producteurs primaires (Borell *et al.*, 2013 ; Poore *et al.*, 2013 ; Poore *et al.*, 2016). En effet, la palatabilité des algues peut être altérée par un changement de concentration en azote dans leurs tissus (Staehr & Wernberg, 2009) ou par une modification de la synthèse de métabolites secondaires (Sudatti *et al.*, 2011; Arnold *et al.*, 2012). Chez les algues calcaires, la présence de CaCO_3 dans les tissus agit comme une défense importante contre les brouteurs (Hay *et al.*, 1994). La diminution de la calcification et l'augmentation de la dissolution en lien avec l'acidification des océans est donc susceptible d'impacter fortement leur palatabilité (Johnson & Carpenter, 2012). Enfin, le type d'alimentation influe sur la réponse des brouteurs face au changement climatique, comme cela a été démontré chez les juvéniles de *Paracentrotus lividus* (Asnaghi *et al.*, 2013). Comprendre la réponse des macroalgues (calcaires et non-calcaires), des brouteurs et de leurs interactions face au changement climatique est donc fondamental pour appréhender l'avenir des écosystèmes marins.

c. Interactions entre prédateurs et proies

De même que pour les relations brouteurs-algues, les prédateurs régulent la densité des herbivores, exerçant ainsi une influence indirecte sur l'abondance des producteurs primaires (Pace *et al.*, 1999 ; Trussell *et al.*, 2003). Ce phénomène de « cascade trophique », défini par Carpenter *et al.* (1985), est susceptible d'être fortement impacté par l'acidification et le réchauffement des océans (Rall *et al.*, 2010 ; Ferrari *et al.*, 2011), à la fois à travers un impact direct de ces changements sur la physiologie des prédateurs (par exemple *via* une augmentation ou une diminution du métabolisme et des taux de consommation) et un impact indirect lié à des changements d'abondance, de taille ou de contenu énergétique de leurs proies (Kordas *et al.*, 2011 ; Sanford *et al.*, 2014 ; Gaylord *et al.*, 2015). L'augmentation de la vulnérabilité des proies (par exemple une diminution de l'épaisseur des structures calcaires) face aux prédateurs peut également influencer de manière importante ce processus de cascade trophique (Kroeker *et al.*, 2014 ; Queirós *et al.*, 2015).

7. Problématique et objectifs de la thèse

Les connaissances actuelles étant largement basées sur des études menées sur des espèces isolées, ces travaux rendent difficile une extrapolation aux réponses des écosystèmes, caractérisés par un réseau complexe d'interactions spécifiques. Dans ce contexte, le principal objectif de cette thèse est de fournir de nouveaux éléments de compréhension quant à l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans à l'échelle communautaire. Pour cela, deux communautés benthiques ont été étudiées, chacune composée par des algues calcaires corallinacées, des algues non calcaires et des brouteurs associés :

- **une communauté subtidale de banc de maërl : Partie 1**
- **une communauté de cuvette intertidale : Partie 2.**

Ces deux communautés se distinguent par un fort contraste en termes de variabilité environnementale naturelle. Les cuvettes intertidales présentent des variations physico-chimiques diurnes et saisonnières bien supérieures à celles des bancs de maërl, en particulier en ce qui concerne la température et le pH. Ainsi, compte-tenu des caractéristiques environnementales différentes auxquelles sont naturellement soumises ces deux communautés, celles-ci sont susceptibles de répondre différemment face à l'acidification et au réchauffement des océans prévus pour la fin du siècle. Il est donc nécessaire d'appréhender l'importance de la variabilité environnementale naturelle dans la capacité d'acclimatation des communautés à l'acidification et au réchauffement des océans. Pour les bancs de maërl de la rade de Brest, les variations physico-chimiques ont été appréhendées dans différentes études (Martin *et al.*, 2007a,b ; Qui Minet *et al.*, en préparation). Cependant, peu d'études ont cherché à comprendre la variabilité physico-chimique diurne et saisonnière de nombreux paramètres (lumière, température, concentration en oxygène, salinité, pH, nutriments, chimie des carbonates) au niveau des cuvettes intertidales.

La réponse de ces deux communautés face à l'acidification et du réchauffement des océans a été étudiée *via* une approche expérimentale. Des assemblages expérimentaux – composés de macroalgues calcaires et non calcaires et d'herbivores – caractéristiques des bancs de maërl et des cuvettes intertidales ont été reconstitués en laboratoire et soumis à des conditions actuelles et futures de pH et de température. Les expérimentations ont été réalisées pendant trois mois en conditions hivernale et estivale de lumière, de température et de pH, afin de considérer l'importance de la variabilité saisonnière dans la réponse des organismes

face au changement global (Godbold & Solan, 2013). Pour les deux communautés étudiées, des mesures de métabolisme ont été réalisées aux échelles spécifique et communautaire dans le but d'appréhender leurs capacités d'acclimatation face aux changements prévus pour la fin du siècle et de caractériser d'éventuels changements dans leur structure et leur fonctionnement. L'étude des interactions entre les herbivores et les macroalgues a été approfondie pour les assemblages de bancs de maërl, en considérant l'influence du broutage sur la réponse métabolique du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans. Les divergences potentielles de la structure trophique des assemblages de bancs de maërl, induites par les changements futurs, ont été abordées à travers l'utilisation de l'outil isotopique.

PARTIE I

**Impact de l'acidification et du réchauffement des océans
sur une communauté associée aux bancs de maërl**

Partie 1

21

Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur une communauté associée aux bancs de maërl

Dans cette première partie, la réponse d'une communauté issue de banc de maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans a été étudiée. Deux expérimentations de trois mois ont été réalisées, l'une en conditions hivernales de pH, température et lumière et l'autre en conditions estivales. Pour chaque expérimentation, des assemblages expérimentaux ont été reconstitués à partir de l'espèce d'algue calcaire corallinée, *Lithothamnion corallioides* (thalles vivants et morts) et des trois principales espèces de brouteurs des bancs de maërl, à savoir l'oursin, *Psammechinus miliaris*, et les gastéropodes, *Gibbula magus* et *Jujubinus exasperatus*. Les assemblages ont été soumis à des conditions actuelles et futures de température et de $p\text{CO}_2$. Au cours de chaque expérimentation, des algues non calcaires épiphytes du maërl (*Rhodomenia ardissoni*, *Solieria chordalis* et *Ulva* sp.) se sont développées de manière spontanée. A la suite de ces trois mois, des mesures de métabolisme (photosynthèse, respiration, calcification, excrétion) ont été réalisées aux échelles spécifique et communautaire afin d'appréhender les capacités d'acclimatation de la communauté de maërl face aux changements prévus pour la fin du siècle ainsi que son évolution en termes de structure et de fonctionnement (**Article n°1**). De plus, la réponse métabolique du maërl, *L. corallioides* maintenu en présence de brouteurs a été comparée avec celle de thalles maintenus en l'absence de brouteurs dans chaque aquarium. Ceci afin d'évaluer l'influence du broutage sur la réponse métabolique du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans (**Article n°2**). L'approche métabolique a été complétée par l'utilisation des isotopes stables naturels pour mettre en évidence des changements potentiels d'interactions trophiques en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans (**Article n°3**). Dans un second temps, les flux de transfert trophiques en carbone et en azote entre l'oursin, *P. miliaris*, et l'algue rouge, *S. chordalis*, ont été quantifiés dans deux conditions de température à travers la mise en place d'une méthode d'isotopes stables enrichis (**Article n°4**).

Plan de la partie I

Chapitre 1 : Contexte général sur les bancs de maërl

1. Présentation des bancs de maërl
2. Menaces d'origine anthropique pour les bancs de maërl
3. Variabilité physique et chimique naturelle

Chapitre 2 : Réponse d'une communauté de banc de maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans

1. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur le métabolisme d'une communauté associée aux bancs de maërl
 - Article n°1 : Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. Species interactions can shift the response of a maerl bed community to ocean acidification and warming (**En révision dans *Biogeosciences***)
2. Importance du broutage dans la réponse du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans
 - Article n°2 : Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. Importance du broutage dans la réponse du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans (**En préparation**)
3. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la structure trophique d'une communauté associée aux bancs de maërl
 - Article n°3 : Legrand E., Martin S., Leroux C., Riera P. Ocean acidification and warming induce shifts in trophic interactions in a maerl bed community (**En préparation**)
4. Impact du réchauffement des océans sur les flux de transfert en carbone et en azote entre une algue (*S. chordalis*) et un brouteur (*P. miliaris*)
 - Article n°4 : Legrand E., Martin S., Leroux C., Riera P. Effect of temperature on an alga-grazer trophic interaction: a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling experiment (**Soumis dans *Marine Ecology***)

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur les bancs de maërl

Réponse des assemblages issus de bancs de maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans

Chapitre 1 : Contexte général sur les bancs de maërl

1. Présentation des bancs de maërl

Les bancs de maërl sont formés par l'accumulation de thalles vivants et morts d'algues calcaires corallinacées. Ces algues vivant sous forme libre possèdent une croissance lente (autour de 1 mm par an), amenant certains thalles à des durées de vie supérieures à 100 ans (Potin *et al.*, 1990 ; Foster, 2001 ; Blake & Maggs, 2003). Les assemblages d'algues calcaires formant les bancs de maërl peuvent être monospécifiques ou plurispécifiques (Riosmena-Rodriguez *et al.*, 2016). Ces algues présentent des morphologies inter- et intra-spécifiques extrêmement variées rendant leur identification parfois complexe, pouvant nécessiter des approches moléculaires (Pardo *et al.*, 2014 ; Peña *et al.*, 2014b). Les bancs de maërl sont présents à l'échelle mondiale au sein d'environnements variés, allant de la zone intertidale à des profondeurs pouvant dépasser 250 m (Figure 10 ; Littler *et al.*, 1985).



Figure 10. Distribution des bancs de maërl à l'échelle mondiale. Issu de Burdett (2013).

L'accumulation des thalles sur de grandes surfaces forme une matrice tridimensionnelle complexe fournissant une grande variété de niches écologiques (Hall-Spencer, 1998; Barbera *et al.*, 2003). Ces habitats ont par conséquent une importance

écologique considérable, abritant une grande diversité faunistique et floristique (Figure 11 ; Cabioch, 1969 ; Kamenos *et al.*, 2004b ; Kamenos *et al.*, 2004c ; Peña & Barbara, 2010). De plus fortes diversités ont toutefois été relevées sur les bancs de maërl des régions tempérées (Grall *et al.*, 2006 ; Hernandez-Kantun *et al.*, 2016). Une étude menée par (Peña *et al.*, 2014a) a permis de répertorier 349 espèces d'algues associées aux bancs de maërl de l'Atlantique Nord-Est, soit 30% de la diversité totale en macroalgues de cette région. Les bancs de maërl possèdent également un fort intérêt commercial, servant de zone de reproduction et d'alimentation pour certaines espèces de bivalves importantes commercialement, comme les pétoncles, les coquilles Saint-Jacques ou les praires, ainsi que de nurserie pour certaines espèces de poissons (Hall-Spencer *et al.*, 2003 ; Kamenos *et al.*, 2004b ; Kamenos *et al.*, 2004c). En Bretagne, les deux principales espèces formant les bancs de maërl sont *Lithothamnium corallioides* P.L.Crouan & H.M.Crouan 1867 et *Phymatholithon calcareum* W.H.Adey & D.L.McKibbin 1970, bien que l'espèce *Lithophyllum incrustans* ait été occasionnellement observée (Peña *et al.*, 2013).

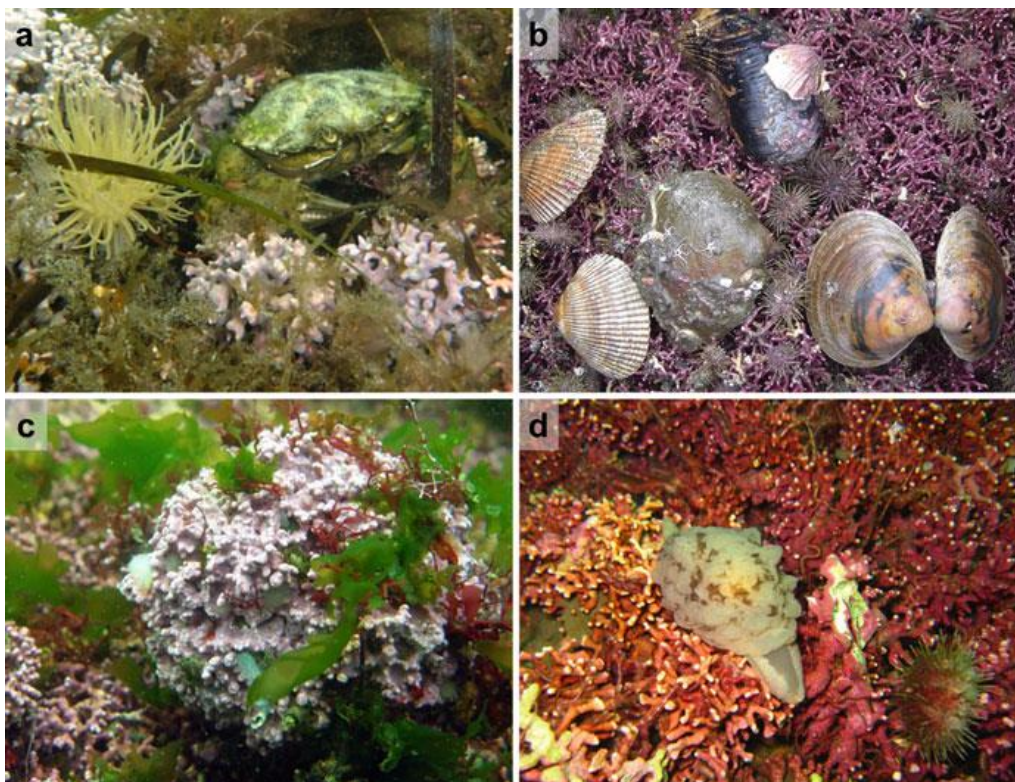


Figure 11. Photographies de différents bancs de maërl de l'Atlantique Nord. (a) *Lithophyllum incrustans* (rose pâle) et *Phymatholithon calcareum* (rose/rouge), Irlande. (b) *Lithothamnium glaciale*, provenant d'un trait de drague, Irlande. (c) *Mesophyllum sphaericum*, Espagne. (d) Mélange de *L. glaciale* et *L. tophiforme*, Canada. Photographies issues de Riosmena-Rodriguez *et al.* (2016).

2. Menaces d'origine anthropique pour les bancs de maërl

L'extraction constitue la principale menace actuelle pesant sur les bancs de maërl en Atlantique Nord. Les algues corallinacées sont notamment utilisées comme amendement calcaire pour la fertilisation des sols acides, comme complément alimentaire pour l'Homme et le bétail, comme filtre pour le traitement des eaux ainsi qu'en cosmétique (De Grave & Whitaker, 1999; Foster, 2001; Grall & Hall-Spencer, 2003). L'augmentation de la sédimentation, de l'eutrophisation et de la récolte par dragage d'un grand nombre d'espèces commercialisées a également de fortes répercussions sur l'intégrité des bancs de maërl (Hily *et al.*, 1992; Grall & Glemarec, 1997; Grall *et al.*, 2009). D'autres effets indirects sont susceptibles d'altérer la structure et le fonctionnement des bancs de maërl, comme l'introduction et l'expansion de certaines espèces devenues invasives, telles que le gastéropode *Crepidula fornicata* et un grand nombre d'algues non calcaires (Grall & Hall-Spencer, 2003; Peña *et al.*, 2014a).

En plus de ces impacts actuels, les bancs de maërl apparaissent comme fortement vulnérables face au changement climatique. Du fait de leur structure calcaire riche en calcite magnésienne, les algues corallinacées composant les bancs de maërl sont particulièrement sensibles à l'acidification des océans (Nelson, 2009; Martin & Hall-Spencer, 2016). Le déclin de ces algues étant susceptible d'avoir des répercussions majeures sur l'ensemble des espèces associées aux bancs de maërl et donc d'altérer le rôle écologique majeur qu'ils fournissent. Les conséquences économiques pourraient également être importantes, liées à la perte des zones de nurserie et de nourricerie d'un grand nombre d'espèces commercialisées.

Compte-tenu des menaces présentes et futures liées aux activités humaines, certaines mesures de conservation des bancs de maërl ont été mises en place. La directive habitat de l'Union Européenne (92/43/EEC) place ainsi les espèces de maërl *Lithothamnion corallioides* et *Phymatolithon calcareum* sur la liste des « espèces végétales d'intérêt communautaire dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion ». Les bancs de maërl sont également inclus sur la liste des habitats menacés de l'Atlantique Nord Est (OSPAR, 2006).

3. Variabilité physique et chimique naturelle des bancs de maërl de la rade de Brest

Appréhender l'impact du changement climatique futur sur les écosystèmes marins ne peut se faire sans la compréhension des paramètres physiques et chimiques qui régissent aujourd'hui leur structure et leur fonctionnement. En rade de Brest, les bancs de maërl sont présents dans des eaux de faible turbidité et dont l'hydrodynamisme permet à la fois le maintien des thalles sur le substrat et une bonne circulation de l'eau afin d'empêcher une trop forte sédimentation (entre 10 cm.s^{-1} et 1 m.s^{-1} ; Grall *et al.*, 2009). La température moyenne de l'eau de mer de surface varie entre 9°C en fin d'hiver à 20°C en fin d'été (Qui Minet *et al.*, en préparation, Figure 12A). Des variations saisonnières ont également été constatées dans la concentration en oxygène dissous, avec des valeurs maximales obtenues au printemps entre mars et avril et des concentrations minimales entre août et octobre (Martin *et al.*, 2007b). De même, le pH_T (pH sur l'échelle totale) varie en moyenne entre 8.2 au printemps (mars-avril) et 7.9 en automne (octobre-novembre ; Qui Minet *et al.*, en préparation, Figure 12B). La concentration en nutriments (nitrates, silicates et phosphates) oscille de manière saisonnière, avec des concentrations plus élevées en hiver et plus faibles en été (Martin *et al.*, 2007b).

Les paramètres physico-chimiques sont étroitement liés aux variations saisonnières des processus biologiques tels que la minéralisation, la production primaire et la biomasse des organismes autotrophes ainsi que le métabolisme des organismes hétérotrophes. La production primaire brute des bancs de maërl varie par exemple d'un facteur 3.5 entre l'hiver et l'été, principalement expliqué par les variations d'irradiance et de température entre ces deux saisons (Martin *et al.*, 2007a). Les bancs de maërl jouent également un rôle majeur dans le cycle des carbonates, précipitant en moyenne $490 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, avec de plus forts taux de calcification mesurés en été (Martin *et al.*, 2007a). Dans leur étude, Dutertre *et al.* (2015) suggèrent également que le pourcentage de recouvrement du maërl sur les côtes bretonnes diminue d'Est en Ouest en lien avec l'augmentation de la salinité annuelle moyenne et la diminution de la concentration moyenne en nitrates, dues à une réduction des apports estuariens.

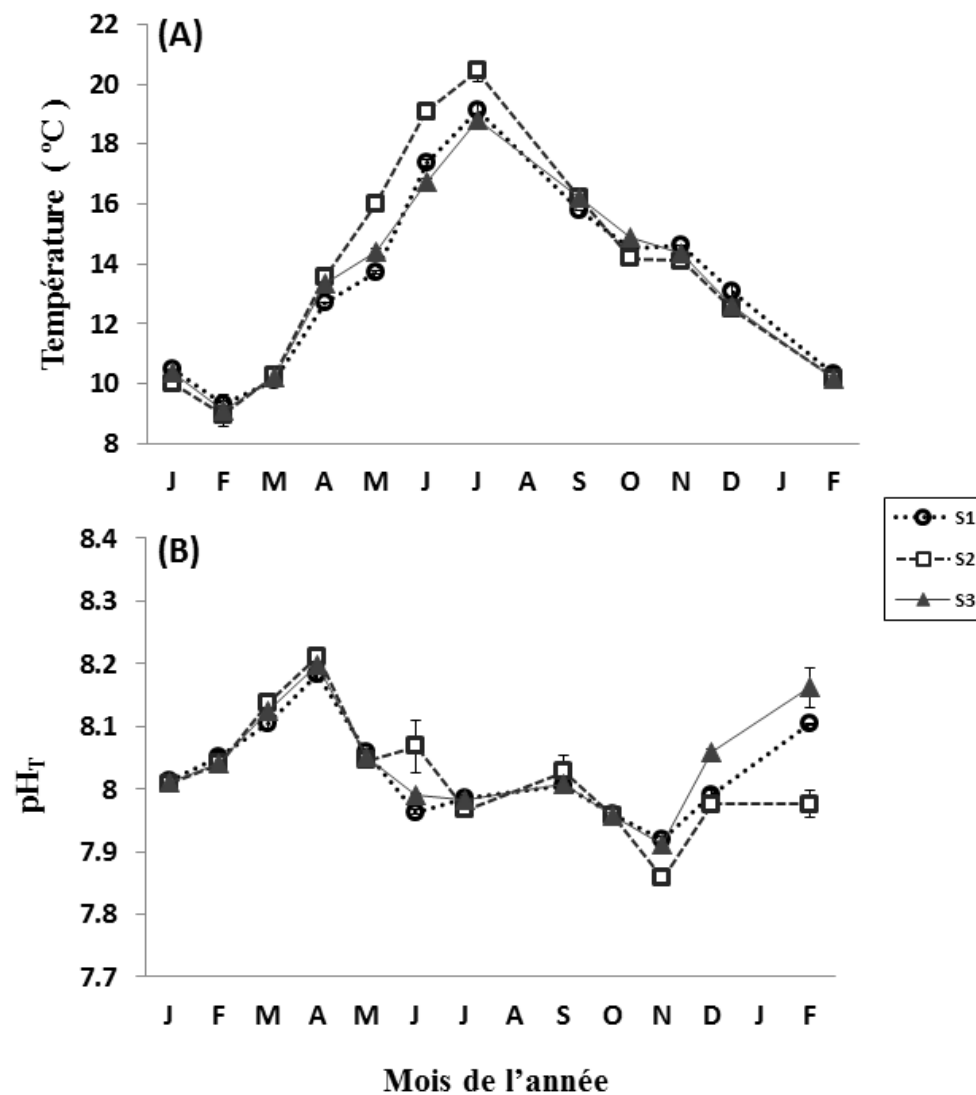


Figure 12. Variations saisonnières de température et de pH (échelle totale) mesurées tous les mois entre janvier 2015 et février 2016 sur trois bancs de maërl de la rade de Brest. S1 : bassin Nord ; S2 : banc du Roz ; S3 : bassin Sud de la rade de Brest. Les données sont issues de Qui Minet *et al.*, en préparation.

Chapitre 2 : Réponse d'une communauté de banc de maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans

Dans ce second chapitre, la réponse d'une communauté associée aux bancs de maërl a été étudiée face à l'acidification et au réchauffement des océans. À travers une approche expérimentale, des assemblages de bancs de maërl ont été reconstitués en aquarium et soumis à des conditions actuelles et futures de température et de $p\text{CO}_2$. (1) Dans un premier temps, la réponse métabolique des espèces et des assemblages a été étudiée dans chaque traitement de température et de $p\text{CO}_2$. (2) Puis, le métabolisme du maërl, *L. corallioides*, maintenu en présence de brouteurs, a été comparé avec celui de thalles maintenus en l'absence de brouteurs dans chaque aquarium. Ceci afin d'évaluer l'influence du broutage sur la réponse métabolique du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans. (3) Ensuite, une approche en isotopes stables naturels a été employée pour mettre en évidence d'éventuels changements de structure trophique en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans. (4) Enfin, une méthode d'isotopes stables enrichis a été mise en place pour quantifier les flux de transfert trophiques en carbone et en azote entre l'oursin, *P. miliaris*, et l'algue rouge, *S. chordalis*, dans deux conditions de température.

1. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur le métabolisme d'une communauté associée aux bancs de maërl (Article n°1)

Les études menées à ce jour ont démontré que l'acidification et le réchauffement des océans sont susceptibles d'avoir des conséquences majeures sur les organismes marins, en particulier ceux édifiant des structures calcaires. Cependant, un manque d'information persiste quant à la réponse des communautés marines face aux changements prévus pour la fin du siècle.

Dans un premier article (Article n°1), l'effet combiné de l'augmentation de la température et de la $p\text{CO}_2$ sur la réponse d'assemblages issus de bancs de maërl a été étudié. Ces assemblages étaient composés de thalles vivants et morts de l'algue calcaire corallinée, *Lithothamnion corallioides*, de l'oursin *Psammechinus miliaris*, et des gastéropodes, *Gibbula magus* et *Jujubinus exasperatus* (Figure 13). Deux expérimentations de trois mois ont été réalisées en mésocosmes – une en condition hivernale et l'autre en condition estivale – considérant chacune quatre combinaisons différentes de $p\text{CO}_2$ (ambiante et future) et de

température (ambiante et + 3°C) (Figure 14). Au cours de chaque expérimentation, des algues non calcaires épiphytes se sont développées dans les aquariums. Les deux espèces d'algues rouges, *Solieria chordalis* et *Rhodymenia ardissoni* étaient majoritairement présentes.



Figure 13. Photographies présentant les espèces initialement présentes dans les aquariums : (A) des brins vivants et (B) mort de *Lithothamnion corallioides*, (C) l'oursin *Psammechinus miliaris* et les gastéropodes (D) *Gibbula magus* et (E) *Jujubinus exasperatus*. Au cours des trois mois d'expérimentation, des algues non calcaires épiphytes du maërl se sont développées dans les aquariums, notamment les espèces *Solieria chordalis* et *Rhodymenia ardissoni*.

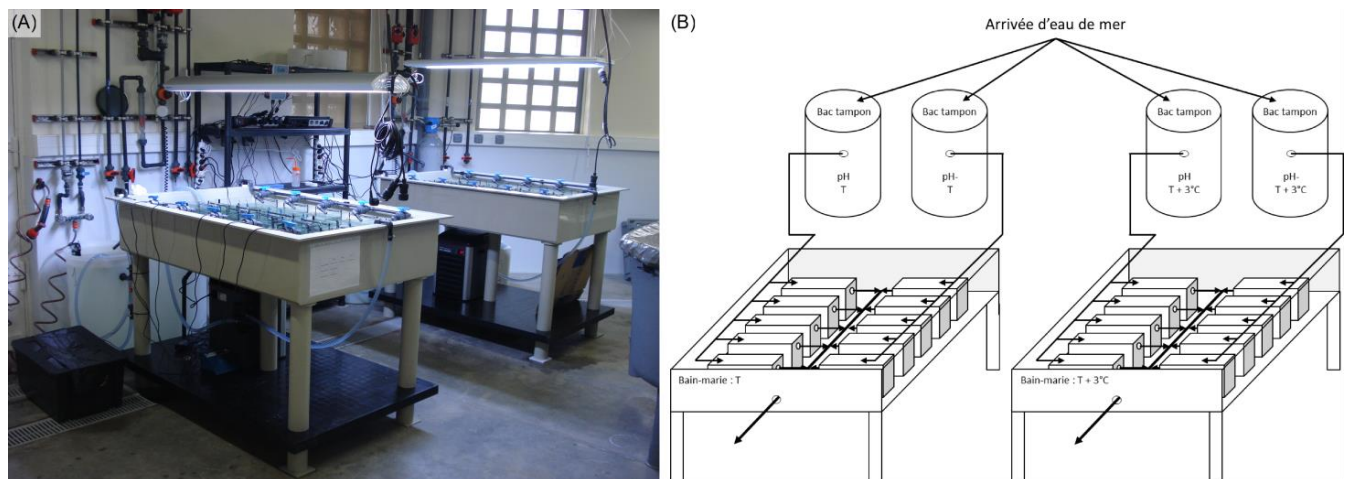


Figure 14. Photographie (A) et schéma (B) du dispositif expérimental. Deux $p\text{CO}_2$ ont été testées (A- $p\text{CO}_2$, condition actuelle et H- $p\text{CO}_2$, $p\text{CO}_2$ élevée) et croisées avec deux conditions de températures (T, condition actuelle et T + 3°C, température élevée). 5 aquariums ont été utilisés par condition de $p\text{CO}_2$ /température. La température au sein des aquariums a été maintenue constante à l'aide de baignoires.

La réponse des assemblages de bancs de maërl a été examinée à travers des mesures de métabolisme réalisées en chambres respirométriques (Figure 15A) aux échelles spécifique et communautaire. Les mesures de flux d'oxygène entre le début et la fin des incubations ont été réalisées de manière non intrusive à l'aide d'une fibre optique (FIBOX 3, PreSens, Regensburg, Allemagne, Figure 15B). Le signal lumineux émis par la fibre optique est réfléchi par un spot disposé à l'intérieur des chambres d'incubation (Figure 15C). En fonction

de la concentration en oxygène dissous, la longueur d'onde du signal réémis est différente. La différence de signal est ensuite analysée par une interface numérique, permettant de déterminer la concentration en oxygène dissous dans la chambre. A partir des flux d'oxygène obtenus, les taux de photosynthèse et de respiration des organismes incubés ont été calculés. Des mesures d'alcalinité totale ont été réalisées à partir d'échantillons d'eau de mer prélevés au début et à la fin de chaque incubation. À partir de ces mesures, les taux de calcification à la lumière et à l'obscurité ont été calculés selon la méthode de l'anomalie de l'alcalinité (Smith & Key, 1975), considérant une diminution de deux équivalents de l'alcalinité pour une mole de CaCO_3 précipitée. Pour les herbivores *P. miliaris* et *G. magus*, les taux d'excrétion ont été calculés par un dosage de l'ammonium en début et en fin d'incubation, selon la méthode colorimétrique au bleu d'indophenol décrite par Aminot & Kérouel (2007).

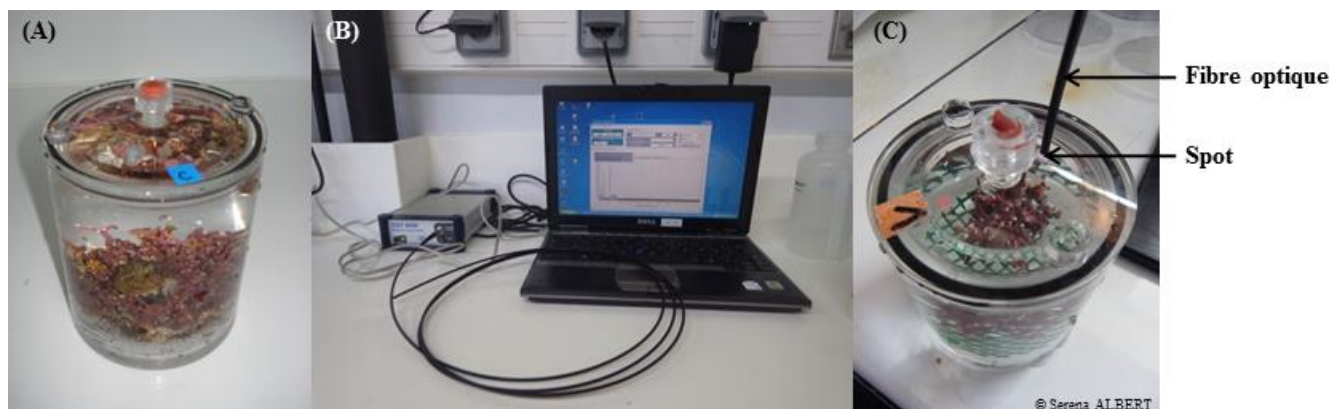


Figure 15. (A) Chambre respirométrique contenant l'ensemble des espèces et des individus présents dans chaque assemblage reconstitué en aquarium. (B) Système comprenant la fibre optique, permettant de mesurer la concentration en oxygène dans les chambres respirométriques tout en les gardant fermées. (C) Pour cela, la fibre optique est placée sur des spots disposés à l'intérieur des chambres. Le signal lumineux émis par la fibre est réfléchi par le spot dans une longueur d'onde qui dépend de la concentration en oxygène dans la chambre. L'angle de phase ainsi obtenu renseigne sur la différence de signal émis et réfléchi, permettant de déterminer la concentration en oxygène.

Les résultats ainsi obtenus indiquent que la variabilité saisonnière représente un facteur majeur influençant l'intensité et la direction de la réponse des assemblages face au changement climatique. La production primaire brute et la respiration des assemblages sont stimulées en conditions de $p\text{CO}_2$ élevée en été. Cet effet positif peut être attribué à l'augmentation de la biomasse en algues non calcaires épiphytes du maërl qui bénéficieraient de concentrations plus élevées en CO_2 pour leur croissance et leur production primaire.

Inversement, l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ diminue de manière drastique les taux de calcification des assemblages. Cette réponse peut être attribuée au déclin des taux de calcification des thalles vivants de *L. corallioides* en lien avec l'acidification ainsi qu'à une augmentation de la dissolution des thalles morts.

Ainsi, les changements futurs de $p\text{CO}_2$ et de température sont susceptibles de promouvoir le développement d'algues non calcaires au détriment de l'espèce calcaire ingénieuse *L. corallioides*. Le développement des algues non calcaires peut être modulé par la capacité des brouteurs à réguler la biomasse des épiphytes. Cependant, les résultats suggèrent que les changements prévus pour la fin du siècle affecteront de manière négative le métabolisme des principaux brouteurs étudiés et potentiellement leur capacité à contrôler l'abondance des épiphytes.

Cette étude démontre que les effets de la température et de la $p\text{CO}_2$ sur les assemblages de bancs de maërl sont plus importants lorsque ces deux facteurs sont isolés que lorsqu'ils sont combinés, soulignant l'importance des approches multi-factorielles. Les résultats obtenus mettent également en évidence le rôle essentiel des processus agissant à l'échelle communautaire – comprenant les interactions entre espèces – dans la compréhension de l'impact du changement global sur les écosystèmes marins.

Article n°1

**Species interactions can shift the response of a maerl bed
community to ocean acidification and warming**

Erwann LEGRAND^{1,2}, Pascal RIERA^{1,2}, Mathieu LUTIER^{1,2}, Jérôme COUDRET^{1,2}, Jacques
GRALL³, Sophie MARTIN^{1,2}

¹*Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Station Biologique, Place Georges Teissier,
29688 Roscoff Cedex, France*

²*CNRS, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France*

³*UBO, IUEM, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané, France*

En révision dans
Biogeosciences

Abstract

Predicted ocean acidification and warming are likely to have major implications for marine organisms, especially marine calcifiers. However, little information is available on the response of marine benthic communities as a whole to predicted changes. Here, we experimentally examined the combined effects of temperature and partial pressure of carbon dioxide (pCO₂) increases on the response of maerl bed assemblages, composed of living and dead thalli of the free-living coralline alga *Lithothamnion corallioides*, epiphytic fleshy algae, and grazer species. Two three-month experiments were performed in the winter and summer seasons in mesocosms with four different combinations of pCO₂ (ambient and high pCO₂) and temperature (ambient and + 3°C). The response of maerl assemblages was assessed using metabolic measurements at the species and assemblage scales. This study suggests that seasonal variability represent an important driver influencing the magnitude and the direction of species and community response to climate change. Gross primary production and respiration of assemblages were enhanced by high pCO₂ conditions in the summer. This positive effect was attributed to the increase in epiphyte biomass, which benefited from higher CO₂ concentrations for growth and primary production. Conversely, high pCO₂ drastically decreased the calcification rates in assemblages. This response can be attributed to the decline in calcification rates of living *L. corallioides* due to acidification as well as increased dissolution of dead *L. corallioides*. Future changes in pCO₂ and temperature are likely to promote the development of non-calcifying algae to the detriment of the engineer species *L. corallioides*. The development of fleshy algae may be modulated by the ability of grazers to regulate epiphyte growth. However, our results suggest that predicted changes will negatively affect the metabolism of grazers and potentially their ability to control epiphyte abundance. We evidenced here that the effects of pCO₂ and temperature on maerl bed communities were weakened when these factors were combined. This underlines the importance of examining multi-factorial approaches and community-level processes, which integrate species interactions, to better understand the impact of global change on marine ecosystems.

Introduction

A growing body of literature predicts that ocean acidification and warming will be the main anthropogenic drivers affecting marine species by the end of the century (Kroeker *et al.*, 2013). Due to the increase in atmospheric CO₂, seawater surface temperatures have been predicted to increase by 0.71-2.73°C and pH to decline by 0.07-0.33 units in the surface ocean by the end of the 21st century (Bopp *et al.*, 2013).

Species interactions are a key element in ecosystem functioning and are likely to attenuate or amplify the direct effects of climate change on individual species (O'Connor *et al.*, 2011; Hansson *et al.*, 2012; Kroeker *et al.*, 2012). Most research on benthic ecosystems has focused on the impact of ocean acidification and warming on the response of single species (Yang *et al.*, 2016) and despite a growing interest, studies examining the effects of climate change at the community scale are scarce in the literature (Hale *et al.*, 2011; Alsterberg *et al.*, 2013). Understanding the mechanisms and interactions that occur among marine communities that face the predicted changes is necessary for a better overview of marine ecosystem response. Climate change is likely to strongly alter interactions between macroalgae (e.g. calcifying and non-calcifying macroalgae; Olabarria *et al.*, 2013; Short *et al.*, 2014; Short *et al.*, 2015), interactions between grazers and macroalgae (Poore *et al.*, 2016; Sampaio *et al.*, 2017) as well as prey-predator dynamics (Asnaghi *et al.*, 2013; Jellison *et al.*, 2016), inducing drastic consequences on the structure and functioning of marine ecosystems (Widdicombe & Spicer, 2008; Hale *et al.*, 2011).

Maerl beds feature high structural and functional diversity arising primarily from the numerous species interactions that occur in this environment — in particular, interactions between fleshy and calcareous macroalgae and grazers and macroalgae (Hily *et al.*, 1992; Guillou *et al.*, 2002; Grall *et al.*, 2006). The accumulation of living and dead thalli of free-living coralline algae (Corallinaceae, Rhodophyta) creates a complex three-dimensional structure that provides habitat for many faunal and floral species (Foster *et al.*, 2007; Amado-Filho *et al.*, 2010; Peña *et al.*, 2014a), some of which have high commercial value (Grall & Hall-Spencer, 2003). In some locations, dead maerl can reach high proportions compared with living maerl (Hily *et al.*, 1992), thereby contributing substantially to the local carbonate dynamics (Martin *et al.*, 2007a).

The main species inhabiting maerl beds may respond differently to ocean acidification and warming. Coralline algae are known to be among the most vulnerable species facing

ocean acidification (McCoy & Kamenos, 2015; Martin & Hall-Spencer, 2016), due to their highly soluble Mg-calcite skeleton (Morse *et al.*, 2006). The deleterious consequences of ocean acidification have also been demonstrated for other calcareous marine taxa, such as mollusks (Gazeau *et al.*, 2013; Parker *et al.*, 2013) and echinoderms (Dupont *et al.*, 2010), with reductions in survival, growth, development, and abundance (Kroeker *et al.*, 2013). Conversely, some species can benefit from the increase in CO₂ concentration and temperature. Positive responses, such as increases in primary production and growth, have been found mostly among non-calcifying organisms, such as fleshy algae and seagrasses (Koch *et al.*, 2013; Pajusalu *et al.*, 2013).

Here, we experimentally investigated the impact of ocean acidification and warming on the metabolism and the interactions of the main maerl-forming species in Brittany *Lithothamnion coralloides* and the epiphytic fleshy macroalgae and main grazer (gastropods and sea urchins) associated with it. Because the response of species and communities to climate change is likely to vary depending on seasonal changes in environmental factors, such as light intensity, photoperiod and temperature (Godbold & Solan, 2013; Martin *et al.*, 2013; Baggini *et al.*, 2014), it was tested in both winter and summer conditions. The response of marine communities to climate change is likely to be influenced by the direct effects of environmental stressors on individual organisms, and by the indirect effects induced by shifts in interspecific interactions (Harley *et al.*, 2012; Auster *et al.*, 2013). In the present study, we therefore performed metabolic measurements at the species and at the community scale. At the species scale, studying species physiology is useful for understanding how organisms cope with changing climatic conditions and for analyzing the community metabolic response. Community-scale measurements provide information on the potential shifts in species interactions induced by climate change. In particular, we tested the hypothesis that climate change will increase epiphytic fleshy algal growth, exacerbating the deleterious consequences of predicted changes on *L. coralloides* metabolism. We also investigated whether the predicted changes can modify interactions between grazers and macroalgae, and their ability to regulate epiphytic biomass.

Materials and methods

Species collection and assemblages

Organisms were collected from a maerl bed in the Bay of Brest, France (48°18'N 4°23'W) using a naturalist's dredge (width: 1 m, height: 0.2 m, net: 1.5 m long) deployed from the research vessel *Albert Lucas*. In the Bay of Brest, maerl beds are located at depths of between 0.7 and 6.8 m, according to the tide (Dutertre *et al.*, 2015). We deliberately selected thalli of the maerl species *L. corallioides* Crouan and Crouan, 1867 that were devoid of any apparent epiphytes; nonetheless, they were not cleaned so as to retain any epiphyte spores that may have been present on their surface. Medium-sized individuals of the three main species of grazers living in maerl beds were also sampled: two gastropod species (sea snails) *Gibbula magus* Linnaeus, 1758 and *Jujubinus exasperatus* Pennant, 1777 and an urchin species *Psammechinus miliaris* Müller, 1771 (Grall *et al.*, 2006). Samples were collected on 24 January 2015 (winter conditions) and 15 September 2015 (summer conditions). In each season, 1 kg of living thalli of *L. corallioides*, 500 g of dead thalli of *L. corallioides*, 40 individuals of *G. magus* (shell length range 17-29 mm), 40 individuals of *P. miliaris* (test diameter range 11-23 mm), and 80 individuals of *J. exasperatus* (shell height range 5-11 mm) were randomly selected and transported in seawater tanks to the Roscoff Marine Station. To mitigate the stress experienced by the species during sampling and transport, they were kept in open-flow aquaria at ambient pH and *in situ* temperature conditions at the time of collection for at least one week before starting the experiments. No mortality was recorded during this period.

Experimental design

Two three-month long experiments were conducted for both winter (March to June 2015) and summer (September to December 2015) conditions. For each season, 20 artificial assemblages were created and randomly assigned to 20 15 L aquaria. Each assemblage was composed of 45 g of living *L. corallioides* thalli, 20 g dead *L. corallioides* thalli, two *G. magus* individuals, two *P. miliaris* individuals and four *J. exasperatus* individuals, according to the proportions observed on maerl beds.

Algae and grazers were acclimated to laboratory conditions for 7 days. Then, the pH was gradually decreased by 0.05 units per day over 7 days and temperature increased by 0.5°C per day. The pH was controlled by modifying pCO₂ through CO₂ bubbling. At each season, two pCO₂ conditions were tested, each with two temperature conditions to examine

the interaction between pCO₂ and temperature. These four conditions are presented in table A1-1.

Table A1-1. Summary of the four experimental treatments. Two pCO₂ (ambient and high pCO₂) and temperature (ambient and high temperature) conditions were tested. High pCO₂ (H-pCO₂) corresponded to a pH decrease of -0.33 units compared to ambient conditions (A-pCO₂). High temperature (T + 3°C) corresponded to a temperature increase of 3°C compared to ambient conditions (T).

	pCO ₂	Temperature	
1 (Control)	Ambient (A-pCO ₂)	Ambient (T)	A-pCO ₂ ; T
2	High (H-pCO ₂)	Ambient (T)	H-pCO ₂ ; T
3	Ambient (A-pCO ₂)	High (T+3°C)	A-pCO ₂ ; T + 3°C
4	High (H-pCO ₂)	High (T+3°C)	H-pCO ₂ ; T + 3°C

Ambient pCO₂ conditions (A-pCO₂) were determined according to *in situ* winter (7.98) and summer (8.06) mean pH_T (pH on the total scale) monitored above maerl beds in the Bay of Brest (data from Martin, unpublished data). High pCO₂ (H-pCO₂) corresponded to the “business-as-usual” scenario predicted for the end of the century, with a pH decrease of -0.33 units (RCP8.5; Bopp et al., 2013). Ambient temperature (T) corresponded to *in situ* winter (10.0°C) and summer (17.1°C) conditions in the Bay of Brest recorded by SOMLIT (from 2003 to 2014), and high temperature (T + 3°C) was determined according to the business-as-usual scenario predicted for 2100 (Bopp *et al.*, 2013).

The pH and the temperature were controlled in four 100 L tanks, continuously supplied with filtered (5 µm) natural seawater, with a high water flow rate of 150 L h⁻¹ per tank. They were maintained by an off-line feedback system (IKS Aquastar, Karlsbad, Germany) that activated or stopped heaters and solenoid valves, controlling temperature and CO₂ (Air Liquide, France) bubbling in the tanks, respectively. Each 100 L tank provided seawater to five 15 L aquaria for each of the four conditions using pumps. The water flow rate was 15 L h⁻¹ in each aquarium. Temperature was maintained constant in aquaria with water baths. Seawater pH (pH_T, expressed on the total hydrogen ion concentration scale, Dickson *et al.*, 2007) and temperature were monitored every two days in the 20 aquaria, at different times of the day. Seawater pH_T and temperature measurements were carried out using a pH probe

associated with a temperature sensor (PHC101, Hach Lange, IntelliCAL). The pH probe was calibrated using Tris/HCl and 2-aminopyridine/HCl buffers (Dickson *et al.*, 2007). The pH values of the off-line feedback system were adjusted from measurements of pH_T carried out every two days in each aquarium. Total alkalinity (A_T) was also monitored during the experiment in each aquarium at different times of the day ($n = 28$). For A_T analyses, seawater samples (60 mL) were filtered through 0.7 μm Whatman GF/F filters and immediately poisoned with a mercuric chloride solution to prevent further biological activity (Dickson *et al.*, 2007). A_T was determined using open-cell titration on an automatic titrator (Titroline alpha, Schott SI Analytics, Mainz, Germany) according to the method developed by Dickson *et al.* (2007). A_T was calculated using a Gran function applied to pH values ranging from 3.5 to 3.0 (Dickson *et al.*, 2007) and corrected using standard reference material provided by the Andrew G. Dickson laboratory (CRM Batch 111, accuracy of $\pm 6 \mu\text{mol kg}^{-1}$). Salinity was measured every 2 weeks with a conductivity probe (CDC401, Hach Lange, IntelliCAL, accuracy of 0.1) and remained constant during experiments (35.2 ± 0.2). From A_T and pH_T measurements, dissolved inorganic carbon (DIC), saturation state of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and saturation state of seawater with respect to calcite (Ω_{Ca}) were calculated with the CO2SYS software. Mean temperature and parameters of the carbonate chemistry are given in table A1-2.

Irradiance was set to the mean *in situ* daily irradiance at 5 m depth in the Bay of Brest according to Martin *et al.* (2006a): 30-40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in winter and 90-100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in summer. The light was provided by two or four 80 W fluorescent tubes (JBL Solar Ultra Marin Day, JBL Aquaria, Nelson, New Zealand) above the aquaria under a 10/14 h or 14/10 h light/dark photoperiod, for winter or summer conditions, respectively.

Table A1-2. Physicochemical parameters (mean \pm SE) of seawater in each experimental condition (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂; T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) in the winter and the summer. pH_T and temperature were monitored every two days in each aquarium (n = 35). Total alkalinity values (A_T) are means (\pm SE) of 28 samples measured in each aquarium. The CO₂ partial pressure (pCO₂), dissolved inorganic carbon (DIC), and saturation states of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}) were calculated from pH_T, temperature, salinity, and A_T using CO2SYS.

	Experimental condition	pCO ₂ (μ atm)	pH _T	Temperature (°C)	A _T (μ mol kg ⁻¹)	DIC (μ mol kg ⁻¹)	Ω_{Ar}	Ω_{Ca}
WINTER	A-pCO ₂ ; T	490 (\pm 5)	7.97 (\pm 0.04)	10.1 (\pm 0.3)	2348 (\pm 6)	2189 (\pm 6)	1.84 (\pm 0.02)	2.89 (\pm 0.02)
	H-pCO ₂ ; T	1183 (\pm 10)	7.63 (\pm 0.03)	10.1 (\pm 0.3)	2342 (\pm 7)	2306 (\pm 7)	0.89 (\pm 0.01)	1.40 (\pm 0.01)
	A-pCO ₂ ; T+3°C	513 (\pm 5)	7.97 (\pm 0.03)	13.7 (\pm 0.1)	2341 (\pm 5)	2166 (\pm 5)	2.01 (\pm 0.01)	3.14 (\pm 0.02)
	H-pCO ₂ ; T+3°C	1087 (\pm 18)	7.64 (\pm 0.03)	13.6 (\pm 0.2)	2329 (\pm 2)	2266 (\pm 4)	1.09 (\pm 0.01)	1.70 (\pm 0.02)
SUMMER	A-pCO ₂ ; T	426 (\pm 4)	8.03 (\pm 0.04)	17.1 (\pm 0.2)	2359 (\pm 3)	2127 (\pm 3)	2.60 (\pm 0.02)	4.03 (\pm 0.03)
	H-pCO ₂ ; T	948 (\pm 9)	7.72 (\pm 0.03)	17.1 (\pm 0.2)	2382 (\pm 4)	2279 (\pm 4)	1.45 (\pm 0.01)	2.24 (\pm 0.02)
	A-pCO ₂ ; T+3°C	432 (\pm 4)	8.01 (\pm 0.04)	20.0 (\pm 0.5)	2364 (\pm 3)	2109 (\pm 3)	2.88 (\pm 0.02)	4.43 (\pm 0.03)
	H-pCO ₂ ; T+3°C	879 (\pm 7)	7.74 (\pm 0.02)	20.2 (\pm 0.3)	2369 (\pm 2)	2238 (\pm 2)	1.71 (\pm 0.01)	2.64 (\pm 0.02)

Metabolic measurements

After three months in experimental conditions, metabolic measurements were performed at the species and assemblage level using incubations in acrylic respirometry chambers (Engineering and Design Plastics Ltd, Cambridge, UK). For species-scale measurements, each species was incubated separately. Community-scale measurements were performed on assemblages, incubating all individuals from all species present in each aquarium. The chamber volume was adapted to species size. It was of 80 mL for *J. exasperatus* and epiphytes, 185 mL for *P. miliaris*, *G. magus* and living and dead *L. corallioides*, and 600 mL for the assemblages. After assemblage incubations, epiphytic algae that spontaneously grew on *L. corallioides* during the experiments were carefully removed and incubated separately. Metabolic measurements (net photosynthetic and respiration rates) for the main epiphytic algae *Rhodymenia ardissoni* and *Solieria chordalis* were only examined in the summer, when their biomass was sufficient for measurements. Species were placed on a plastic grid above a stir bar in the chambers to ensure the seawater was well mixed. For *G. magus* and *P. miliaris*, net calcification, respiration and excretion (ammonia release) rates were measured. For *J. exasperatus*, only respiration rates were measured due to its limited size and metabolic rates. For grazers, physiological rates were measured under ambient irradiance. For each grazer species, individuals present in each aquarium were incubated together. For living and dead *L. corallioides* and assemblages, net photosynthetic and light calcification rates were measured under ambient irradiance, and respiration and dark calcification rates were measured in the dark. For light incubations, chambers were placed inside aquaria to control temperature. For dark incubations, chambers were placed in a plastic crate filled with aquaria seawater in an open circuit to keep the temperature constant. Incubation duration was adjusted to keep oxygen saturation above 80%. Incubations lasted approximately from 1 h for *G. magus* to 2.5 h for dead maerl. For assemblages, the metabolism was measured from the incubations of all species together.

Oxygen concentrations were measured at the beginning and at the end of each incubation, using an optical fiber system (FIBOX 3, PreSens, Regensburg, Germany). Reactive spots were calibrated with 0% and 100% buffer solutions. The 0% buffer solution was prepared by dissolving 1 g of sodium sulfite (Na_2SO_3) in 100 mL of seawater. The 100% buffer solution was prepared by bubbling air into 100 mL of seawater using an air-pump for 20 min to obtain air-saturated seawater. Net primary production (NPP, $\mu\text{mol O}_2 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) or respiration (R, $\mu\text{mol O}_2 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) rates were calculated following Eq. 6:

$$\text{NPP or R} = \frac{\Delta\text{O}_2 \times V}{\Delta t \times \text{DW}} \quad (\text{Eq. 6})$$

where ΔO_2 is the difference between the initial and final oxygen concentrations ($\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$), V the volume of the chamber (L), Δt the incubation time (h), and DW the dry weight of the species incubated (g). The dry weight was obtained after 48 h at 60°C. For gastropods, the body was separated from the shell to consider the dry weight of the body only.

For algae and the assemblages, gross primary production (GPP) was calculated following Eq. 7:

$$\text{GPP} = \text{NPP} - \text{R} \quad (\text{Eq. 7})$$

Control incubations containing only seawater were carried out to correct for oxygen fluxes due to any additional biological activity in seawater. Oxygen fluxes calculated in control chambers were subtracted from oxygen fluxes of chambers containing species.

Seawater samples were taken in the aquaria at the beginning of the incubation and in the chambers at the end of the incubations (except for fleshy algae and *J. exasperatus*) to measure ammonium (NH_4^+) concentration and total alkalinity (A_T). To do so, 45 mL seawater samples for NH_4^+ analyses were fixed with reagent solutions and stored in the dark. NH_4^+ concentrations were determined according to the Solorzano method (Solorzano, 1969). Absorbance was measured by spectrophotometry at a wavelength of 630 nm (spectrophotometer UV-1201V, Shimadzu Corp, Kyoto, Japan). For grazers, ammonia excretion rates (E , $\mu\text{mol NH}_4^+ \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) were calculated following Eq. 8:

$$E = \frac{\Delta\text{NH}_4^+ \times V}{\Delta t \times \text{DW}} \quad (\text{Eq. 8})$$

where ΔNH_4^+ is the difference between the initial and final ammonium concentrations ($\mu\text{mol NH}_4^+ \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

For A_T analyses, 60 mL seawater samples were filtered through 0.7 μm Whatman GF/F filters and were immediately poisoned with a mercuric chloride solution. Total alkalinity was determined according to the method described above. Net calcification rates at

light and in the dark (G_l and G_d , respectively; in $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) were calculated according to the alkalinity anomaly technique (Smith and Key, 1975) and corrected for NH_4^+ fluxes (Gazeau *et al.*, 2015). This correction was applied to calcareous species and assemblage incubations following Eq. 9:

$$G_l \text{ or } G_d = \frac{(-\Delta A_T + \Delta \text{NH}_4^+) \times V}{2 \times \Delta t \times \text{DW}} \quad (\text{Eq. 9})$$

where G_l is the net calcification in the light, G_d is the net calcification in the dark, ΔA_T is the difference between the initial and final A_T ($\mu\text{eq L}^{-1}$).

After the three-month experiments, epiphytic algae that spontaneously grew on *L. corallioides* during experiments were picked off and dried at 60°C for 48 h to determine their dry weight.

Chlorophyll a analysis

At the end of the experiments, thalli of living and dead *L. corallioides* were collected in each aquarium and immediately frozen at -20°C pending analyses. In dead maerl, chlorophyll *a* content was measured in order to check for the presence of associated microflora and potential subsequent metabolism. Then samples were freeze-dried and crushed into a powder using a mortar, in the dark. An aliquot of 0.15 g of powder was precisely weighed and suspended in 10 mL of 90% acetone and stored in the dark at 4°C for 12 h. Samples were then centrifuged at 4000 rpm. The supernatant was collected and absorbance was measured at 630 (A_{630}), 647 (A_{647}), 664 (A_{664}), and 691 (A_{691}) nm. Chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations ($\mu\text{g g DW}^{-1}$) were calculated from Ritchie (2008) following Eq. 10:

$$\text{Chl } a = \frac{(-0.3319 A_{630} - 1.7485 A_{647} + 11.9442 A_{664} - 1.4306 A_{691}) \times V}{mp} \quad (\text{Eq. 10})$$

where V is the volume of acetone (mL) and mp the mass of powder (g).

Data analysis

Comparisons in species and assemblage physiological rates between the winter and summer seasons was performed using t-tests, after checking the normality and homogeneity of variances. The influence of temperature and pCO_2 was tested on metabolic rates of grazers (*P. miliaris*, *G. magus* and *J. exasperatus*), living and dead maerl, epiphytic biomass and assemblages. Normality of the data and variance homogeneity were checked for all variables.

When assumptions were respected, two-way ANOVA were performed, using temperature and pCO₂ as fixed orthogonal factors. When assumptions were not respected, two-way non-parametric Scheirer-Ray-Hare tests were run. Statistical analyses were conducted separately for winter and summer experiments in order to keep a balanced design. When 2-way ANOVAs showed significant results, post hoc tests (Tukey honest significant difference, HSD) were performed to compare the four treatments.

The effects of pCO₂ and temperature on the physiological rates of the epiphytic algae *R. ardissoni* and *S. chodalis* were only tested in the summer. Statistical analyses were carried out using the statistical package R, version 3.2.2.

Results

Metabolic responses of grazers to acidification and warming

In the urchin *P. miliaris* and the gastropod *G. magus*, the metabolism was significantly higher in the summer than in the winter, except for *P. miliaris* R, for which no difference was detected (Table A1-3). In the gastropod *J. exasperatus*, R did not vary with the season. High temperature (+3°C) reduced *P. miliaris* R in the summer, while pCO₂ had no significant effect on *P. miliaris* R (Fig. A1-1a; Table A1-4). *P. miliaris* G₁ was significantly affected by the interaction between temperature and pCO₂ in the summer (Fig. A1-1b; Supplementary material b), which negated the positive effect of increased temperature or pCO₂ alone. *P. miliaris* E was higher under control conditions in the summer and significantly lower under increased temperature (Table A1-4; Fig. A1-1c). *G. magus* R was lower under high pCO₂ in the winter only (Table A1-4; Fig. A1-1d). Neither temperature nor pCO₂ increases significantly affected *G. magus* G₁ and E (Table A1-4; Fig. A1-1e,f). In *J. exasperatus*, R increased under elevated temperature but in winter conditions only (Table A1-4; Fig. A1-1g). *J. exasperatus* R was negatively influenced by the pCO₂ increase in the winter, but positively in the summer.

Table A1-3. Results of mean comparison tests between seasons for the net and gross primary production, respiration, chlorophyll *a* content, light and dark calcification and excretion of the different species and the assemblages. Statistical analyses were performed using t-tests.

	Net production NPP			Gross production GPP			Respiration R			Chlorophyll a			Light calcification G _l			Dark calcification G _d			Excretion E		
	df	t	p	df	t	p	df	t	p	df	t	p	df	t	p	df	t	p	df	t	p
<i>P. miliaris</i>							24	-11.6	<0.001				24	1.5	0.16				38	3.5	0.001
<i>G. magus</i>							27	-20.6	<0.001				19	5.3	<0.001				29	14.1	<0.001
<i>J. exasperatus</i>							38	0.7	0.46												
Living <i>L. corallioides</i>	38	1.4	0.16	38	5.7	<0.001	38	-12.7	<0.001	38	0.4	0.66	25	8.3	<0.001	38	6.6	<0.001			
Dead <i>L. corallioides</i>	26	7.5	<0.001	24	8.4	<0.001	22	-9.8	<0.001	37	0.9	0.35	38	4.2	<0.001	28	0.3	0.80			
Assemblage	31	-4.5	<0.001	31	6.1	<0.001	37	-13.1	<0.001				38	9.0	<0.001	26	3.3	0.003			

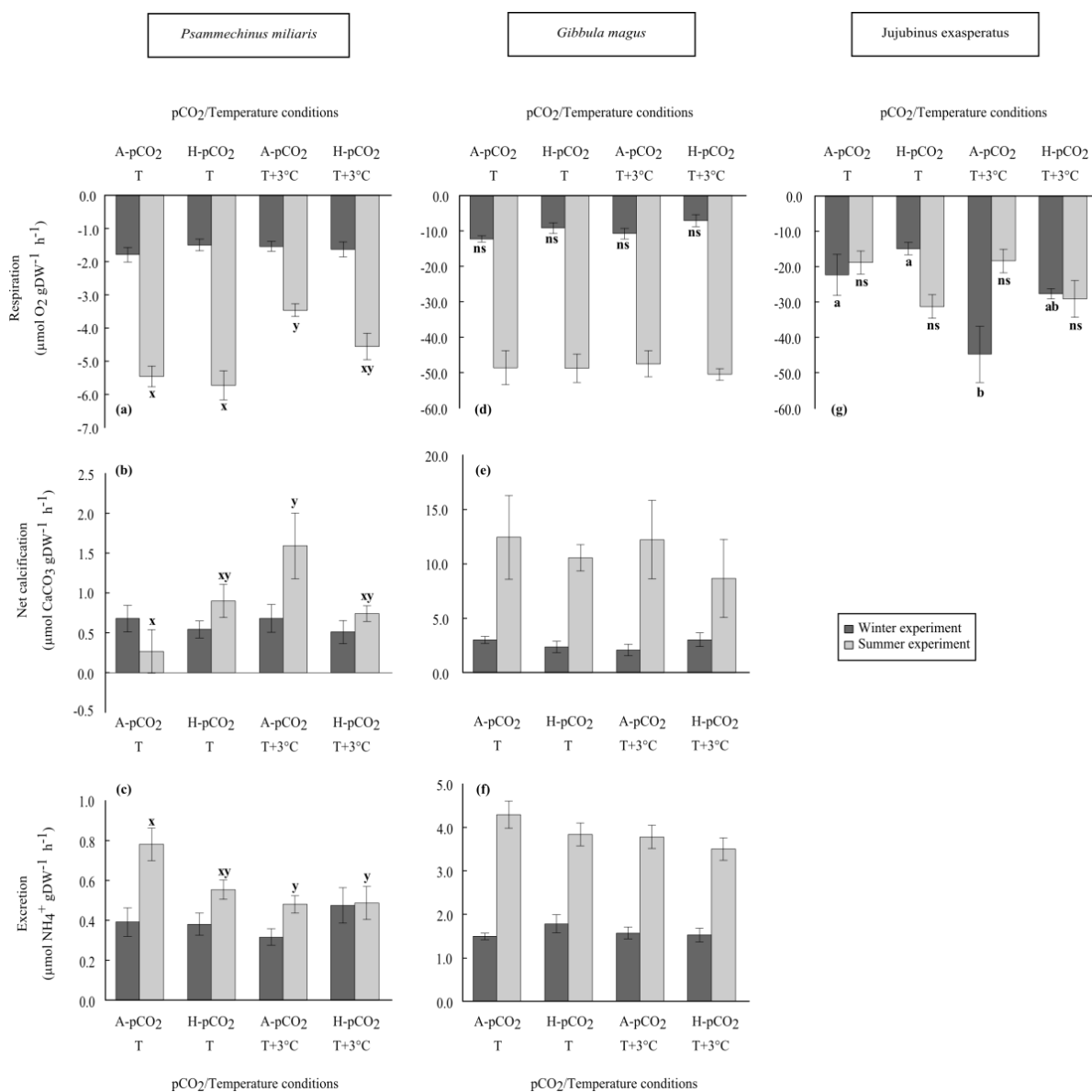


Figure A1-1. Respiration, net calcification and excretion rates (mean \pm SE, $n = 5$) of the grazers *P. miliaris* (a to c), *G. magus* (d to f) and respiration of *J. exasperatus* (g) in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions. The species were maintained in assemblages for three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a and b) and summer (letters x and y). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Table A1-4. Results the analysis of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on respiration, net calcification and excretion rates in the urchin *Psammechinus miliaris* and the two gastropods *Gibbula magus* and *Jujubinus exasperatus* for winter and summer experiments (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVAs and Scheirer-Ray-Hare tests when test assumptions were not respected (in italic). Significant p-values are shown in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 1

		Respiration R		Net Calcification G		Excretion E	
		F	p	F	p	F	p
<i>Psammechinus miliaris</i>	WINTER						
	T	1.8	0.18	0.3	0.59	0.0	0.89
	pCO ₂	0.0	0.87	1.0	0.34	1.2	0.27
	pCO ₂ x T	0.2	0.67	0.2	0.64	1.6	0.22
	SUMMER						
	T	20.8	<0.001 ↘	4.8	0.045	7.6	0.014 ↘
pCO ₂	3.9	0.07	0.1	0.82	2.7	0.12	
pCO ₂ x T	1.4	0.25	6.6	0.022	3.1	0.10	
<i>Gibbula magus</i>	WINTER						
	T	1.1	0.30	0.0	0.90	0.4	0.55
	pCO ₂	4.8	0.043 ↘	0.1	0.79	0.6	0.44
	pCO ₂ x T	0.0	0.88	3.9	0.07	1.3	0.28
	SUMMER						
	T	0.0	0.93	0.8	0.38	2.4	0.15
pCO ₂	0.2	0.68	0.6	0.45	1.8	0.20	
pCO ₂ x T	0.1	0.72	0.4	0.55	0.1	0.75	
<i>Jujubinus exasperatus</i>	WINTER						
	T	8.6	0.010 ↗				
	pCO ₂	5.6	0.031 ↘				
	pCO ₂ x T	0.8	0.39				
	SUMMER						
	T	0.1	0.75				
pCO ₂	8.9	0.009 ↗					
pCO ₂ x T	0.8	0.83					

Metabolic responses of living L. corallioides to acidification and warming

The metabolism of living *L. corallioides* was higher in the summer than in the winter, except for NPP (Table A1-3). Living maerl NPP did not differ among temperature and pCO₂ conditions regardless of the season, while GPP was lower under high temperature in the winter (Table A1-5; Fig. A1-2a,b). R was significantly reduced by the high temperature condition in the winter, whereas an increase in R was observed in the summer (Table A1-5; Fig. A1-2c). No effect of season was observed on chlorophyll *a* content (Tables A1-3; A1-6). Chlorophyll *a* content was reduced by the high temperature condition in the winter only (Table A1-5). The G₁ of living maerl was not significantly influenced by increased temperature and pCO₂, regardless of the season (Table A1-5; Fig. A1-2d). Conversely, increased temperature enhanced G_d in the winter, but no effect was detected in the summer (Fig. A1-2e). A significant decline in G_d occurred under high pCO₂ regardless of the season. Net dissolution, because G_d was negative, was recorded in the winter under high pCO₂ conditions. This negative effect of increased pCO₂ was alleviated under elevated temperature.

Metabolic responses of dead L. corallioides to acidification and warming

In dead *L. corallioides*, NPP, GPP, R and G₁ were significantly higher in the summer, while no effect of season was observed on G_d (Table A1-3). The high temperature condition (+3°C) did not affect dead maerl NPP, GPP or R (Table A1-5; Fig. A1-2f,g,h). The pCO₂ increase did not affect dead maerl NPP and GPP in either season. However, a decrease in R was observed under high pCO₂ in the summer. Chlorophyll *a* content did not differ between seasons (Tables A1-3; A1-6) but was significantly affected by the temperature and pCO₂ interaction (Table A1-5; Supplementary material a,f). Dead maerl G₁ significantly increased under high temperature (Fig. A1-2i). Conversely, a negative impact of high pCO₂ was on G₁ in the winter and summer. In the dark, net dissolution was observed on dead maerl regardless of the temperature and pCO₂ conditions (Fig. A1-2j). No temperature effect was observed on dark dissolution. However, dark dissolution rates were significantly higher under high pCO₂ treatments, regardless of the season.

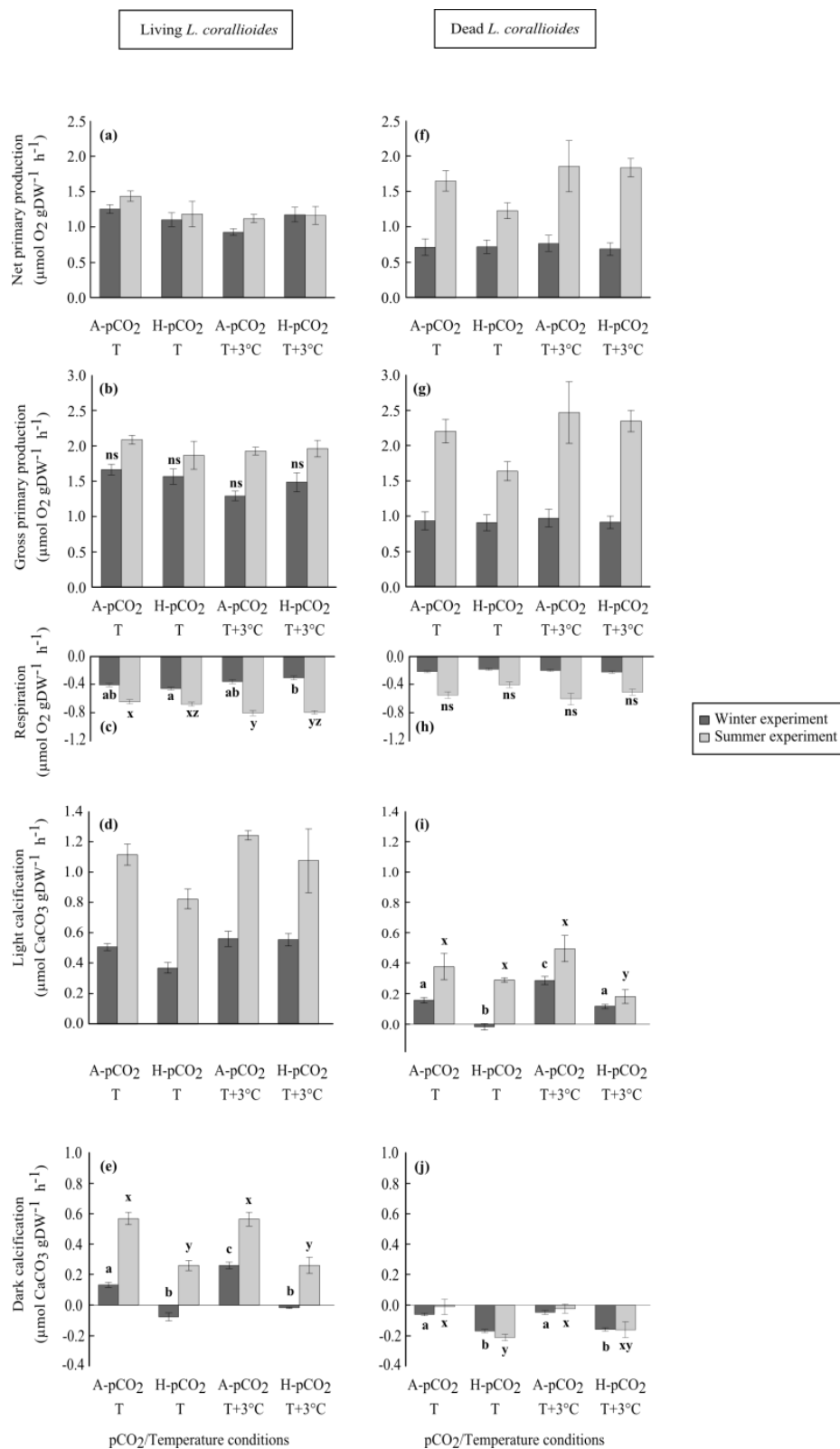


Figure A1-2. Net and gross primary production, respiration, light and dark calcification rates (mean \pm SE, $n = 5$) of living (a to e) and dead thalli (f to j) of *L. corallioides* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Letters indicate significant differences between the four treatments in winter (a, b, c) and summer (x, y, z) conditions (Tukey HSD test). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Table A1-5. Results the analysis of variance for the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production, respiration, chlorophyll *a* content and light and dark calcification rates of living and dead *Lithothamnion corallioides* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVAs and Scheirer-Ray-Hare tests when test assumptions were not respected (in italic). Significant p-values are shown in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 1

		Net production NPP		Gross production GPP		Respiration R		Chlorophyll a		Light calcification G _l		Dark calcification G _d	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
LIVING <i>L. corallioides</i>	WINTER												
	T	4.4	0.052	8.0	0.012 ⚡	13.1	0.002 ⚡	5.9	0.027 ⚡	3.6	0.08	10.0	0.006 ⚡
	pCO ₂	0.6	0.44	0.6	0.44	0.1	0.73	1.6	0.23	3.2	0.09	153.3	<0.001 ⚡
	pCO ₂ x T	3.2	0.09	1.0	0.33	3.8	0.07	0.0	0.89	0.8	0.39	3.6	0.08
	SUMMER												
	T	2.0	0.18	<i>1.9</i>	<i>0.17</i>	20.9	<0.001 ⚡	<i>1.5</i>	<i>0.23</i>	3.3	<i>0.07</i>	0.0	0.98
pCO ₂	0.8	0.40	<i>0.4</i>	<i>0.55</i>	0.2	0.70	<i>0.7</i>	<i>0.41</i>	3.6	<i>0.06</i>	50.0	<0.001 ⚡	
pCO ₂ x T	1.5	0.24	<i>0.7</i>	<i>0.41</i>	0.4	0.52	<i>0.6</i>	<i>0.45</i>	0.2	<i>0.65</i>	0.0	0.96	
DEAD <i>L. corallioides</i>	WINTER	F	p	F	p	F	P	F	p	F	p	F	p
	T	<i>0.0</i>	<i>0.91</i>	<i>0.0</i>	<i>0.97</i>	0.0	0.99	0.0	0.99	20.2	<0.001 ⚡	0.1	0.72
	pCO ₂	<i>0.1</i>	<i>0.71</i>	<i>0.1</i>	<i>0.76</i>	0.1	0.73	0.1	0.81	61.1	<0.001 ⚡	99.6	<0.001 ⚡
	pCO ₂ x T	<i>0.3</i>	<i>0.59</i>	<i>0.0</i>	<i>0.93</i>	0.9	0.35	6.3	0.024	0.0	0.88	0.0	0.85
	SUMMER												
	T	3.7	0.07	3.7	0.07	2.0	0.17	0.7	0.41	0.2	0.65	0.2	0.64
pCO ₂	1.1	0.31	1.8	0.20	4.8	0.043 ⚡	9.9	0.006	9.6	0.002 ⚡	17.8	<0.001 ⚡	
pCO ₂ x T	0.9	0.36	0.8	0.39	0.2	0.67	30.3	<0.001	1.9	0.17	0.6	0.44	

Table A1-6. Chlorophyll *a* content (mean \pm SE) of living and dead *L. corallioides* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂) and temperature (T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) treatments, after being maintained three months in winter and summer conditions, n = 5

	Chlorophyll <i>a</i> µg chlorophyll g DW ⁻¹			
	A-pCO ₂ /T	H-pCO ₂ /T	A-pCO ₂ /T+3°C	H-pCO ₂ /T+3°C
Living <i>L. corallioides</i>				
Winter	59.84 (\pm 1.97)	61.66 (\pm 3.83)	52.93 (\pm 3.44)	56.85 (\pm 2.52)
Summer	55.03 (\pm 2.95)	57.63 (\pm 3.99)	60.35 (\pm 0.70)	62.19 (\pm 3.75)
Dead <i>L. corallioides</i>				
Winter	47.09 (\pm 2.72)	39.39 (\pm 5.65)	39.15 (\pm 2.20)	46.36 (\pm 2.19)
Summer	52.21 (\pm 1.92)	36.30 (\pm 1.83)	43.63 (\pm 0.90)	47.96 (\pm 2.54)

Growth and metabolic responses of epiphytic algae to acidification and warming

Mean GPP and R for the two epiphytic algae *R. ardissoni* and *S. chordalis* measured in the summer are presented in Figure A1-3. *R. ardissoni* NPP and GPP were not affected by high temperature or pCO₂ conditions, and R was reduced under high pCO₂ (Table A1-7; Fig. A1-3a,b,c). In *S. chordalis*, NPP and GPP were significantly affected by the interaction between temperature and pCO₂ (Table A1-7; Fig. A1- 3d;e; Supplementary material c;d). R was enhanced by the high temperature and pCO₂ conditions and their combination resulted in a greater R (Fig. A1-3f).

The mean biomass of epiphytic fleshy algae at the end of the experiment was significantly higher in the summer than in the winter (+81%, t-test, p=0.045, Fig. A1-4). Epiphyte biomass was not affected by increased temperature or pCO₂ in the winter (2-way ANOVA, p=0.95 and 0.67 respectively), while an interactive effect of temperature and pCO₂ was observed in the summer (p=0.013, supplementary material e).

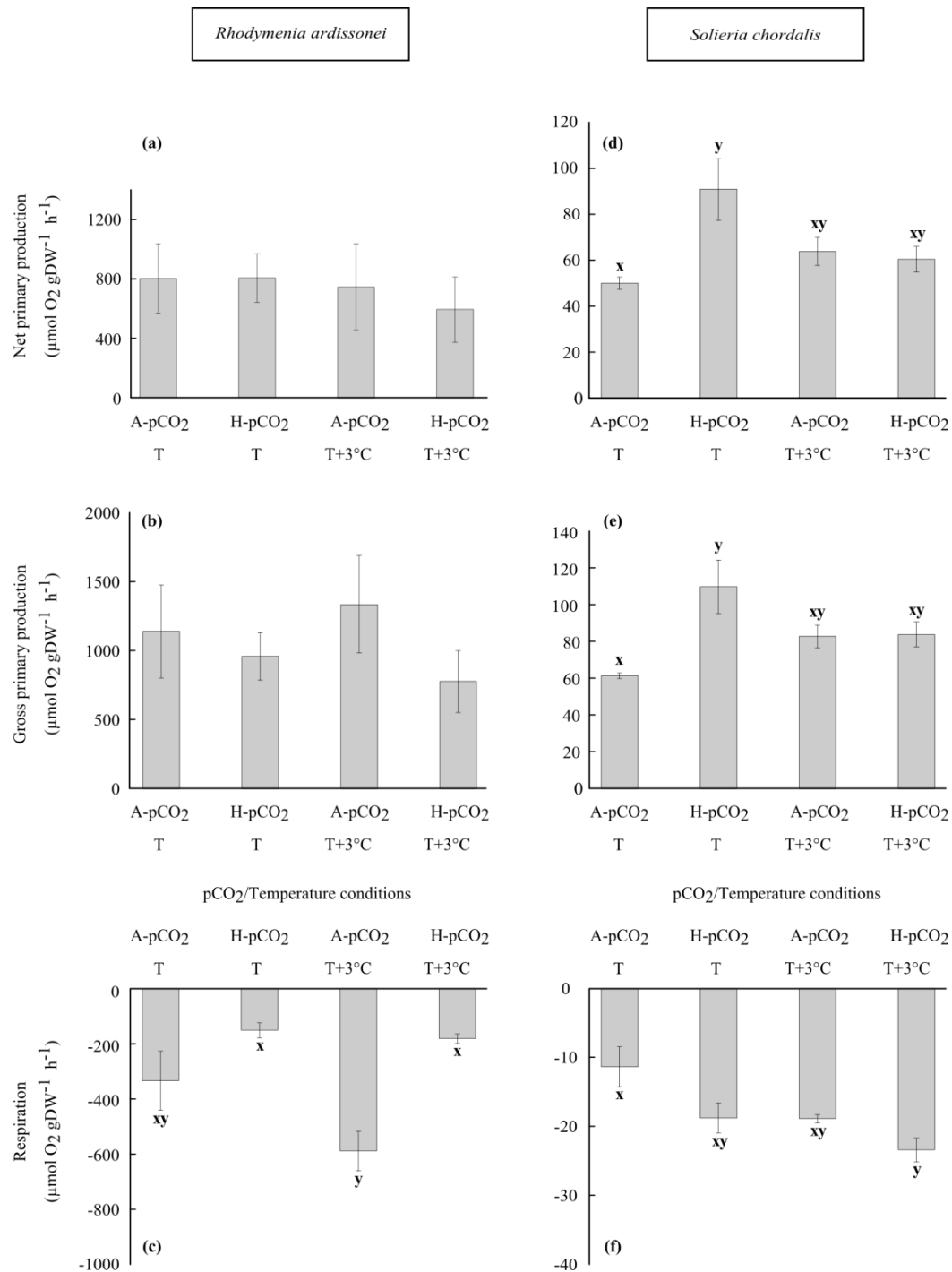


Figure A1-3. Summer net and gross primary production and respiration rates (mean ± SE, n = 5) of the two main epiphytic fleshy algae *Rhodymenia ardissonaei* (a to c) and *Solieria chordalis* (d to f), in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. Letters indicate significant differences between the four treatments in summer (x, y) conditions (Tukey HSD test). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected.

Table A1-7. Summary of the effects of pCO₂ and temperature (T) and their combined effect on gross production and respiration of the two epiphytic algae *R. ardissonaei* and *S. chordalis* in the summer (n = 5). Statistical analyses were performed using a two-way crossed Scheirer-Ray-Hare test. Significant p-values are presented in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 1

		Net production NPP		Gross production GPP		Respiration R	
		F	p-value	F	p-value	F	p-value
<i>Rhodymenia ardissonaei</i>	T	0.8	0.37	0.2	0.68	1.3	0.25
	pCO ₂	0.0	0.96	0.8	0.38	8.6	0.003 ↘
	pCO ₂ x T	1.0	0.31	1.0	0.31	0.7	0.42
<i>Solieria chordalis</i>	T	0.1	0.76	0.1	0.60	5.5	0.019 ↗
	pCO ₂	3.0	0.082	5.5	0.019	3.9	0.049 ↗
	pCO ₂ x T	5.8	0.016	5.5	0.019	0.0	0.88

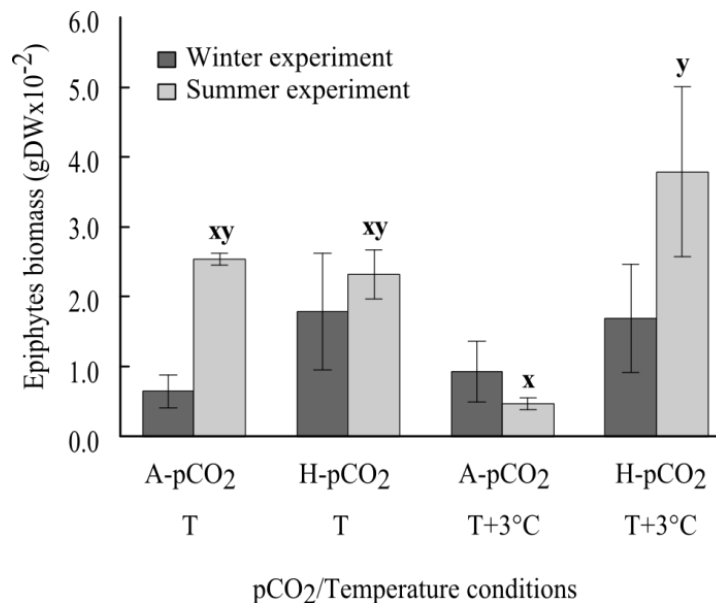


Figure A1-4. Biomass of epiphytic fleshy algae (mean \pm SE, n = 5) obtained in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after the three-month experiments in winter (dark gray) and summer (light gray) experiments. Letters indicate significant differences between the four treatments (x, y in the summer; Tukey HSD test). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Metabolic responses of assemblages to acidification and warming

Assemblage metabolism was significantly higher in the summer than in the winter regardless of the metabolic parameter tested (Table A1-3). No temperature effect was observed on NPP, GPP and R in either season (Table A1-8; Fig. A1-5a,b,c). The high pCO₂ condition enhanced NPP in both seasons. High pCO₂ increased GPP in the summer only. Similarly, R significantly increased under high pCO₂ in summer conditions. G₁ increased under high temperature in the summer only (Fig. A1-5d). Conversely, high pCO₂ reduced G₁ regardless of the season. In the dark, net dissolution was observed in the winter, but net precipitation occurred in summer conditions at high temperature (Fig. A1-5e). In the winter, high pCO₂ increased net dissolution rates, while in the summer G_d increased under elevated temperature.

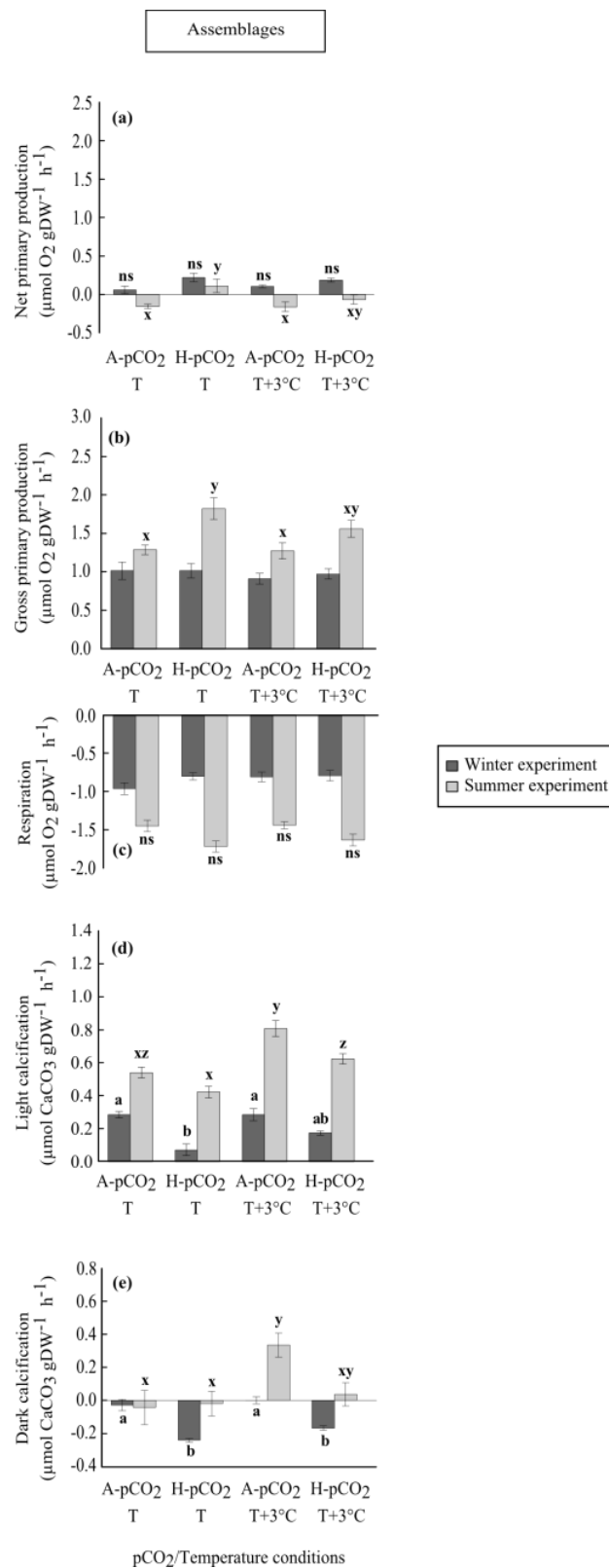


Figure A1-5. Net and gross primary production (a and b, respectively), respiration (c) and light and dark calcification rates (d and e, respectively) rates (mean \pm SE, n = 5) of assemblages in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. The assemblages were maintained during three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Letters indicate significant differences between the four treatments in winter (a, b, c) and summer (x, y, z) conditions (Tukey HSD test). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Table A1-8. Results the analysis of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production, respiration and light and dark calcification rates, measured on assemblages (n = 5). Significant p-values are presented in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 1

		Net production NPP		Gross production GPP		Respiration R		Light calcification G _l		Dark calcification G _d	
Assemblages	WINTER	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
	T	0.2	0.70	0.7	0.43	1.7	0.21	0.2	0.71	0.7	0.43
	pCO ₂	8.6	0.011 ↗	0.1	0.72	1.6	0.23	27.3	<0.001 ↘	65.4	<0.001 ↘
	pCO ₂ x T	0.9	0.35	1.1	0.31	1.1	0.31	0.8	0.37	0.2	0.66
	SUMMER										
	T	2.1	0.17	1.6	0.23	0.5	0.51	40.2	<0.001 ↗	6.8	0.020 ↗
	pCO ₂	8.2	0.011 ↗	14.2	0.002 ↗	11.1	0.004 ↗	16.6	<0.001 ↘	3.0	0.10
	pCO ₂ x T	1.9	0.19	1.3	0.27	0.3	0.60	0.8	0.38	3.6	0.08

Discussion

The response of marine communities to increased temperature and pCO₂ conditions is likely to be a complex function of direct effects of climate variables on species physiology and shifts in species interactions (Lord *et al.*, 2017). Results show that predicted changes may alter interactions among calcifying and fleshy macroalgae via overgrowth of epiphytic algae and an increase in competition for light and nutrients with underlying maerl. Interactions between grazers and macroalgae were also affected because the grazer physiology was adversely affected by acidification and warming with potential consequences on epiphyte biomass regulation. Our results underscore the importance of examining community-level processes to integrate species interactions in the study of the impact of global change on marine ecosystems. This study also evidences that seasonal variability represent an important driver influencing the magnitude and the direction of species and community response to climate change.

Assemblage exhibited a strong seasonal pattern for all metabolic parameters, which is consistent with the higher metabolism in the summer for most of the species incubated at the specific scale. This higher metabolism in the summer has already been evidenced in urchins (Brockington & Peck, 2001), gastropods (Davies, 1966; Innes & Houlihan, 1985; Martin *et al.*, 2006b) and living maerl (Potin *et al.*, 1990; Martin *et al.*, 2006a) and is strongly related to changes in numerous environmental and biological variables, such as light intensity and photoperiod, temperature and nutrient or food availability (Godbold & Solan, 2013; Thomsen *et al.*, 2013).

Assemblage GPP and R were not affected by the high temperature and pCO₂ conditions in the winter. Conversely, in the summer, GPP and R increased under high pCO₂ conditions. The response of assemblage GPP and R appeared closely related to changes in epiphyte biomass and productivity. For instance, the biomass of maerl epiphytic algae was significantly higher in summer than in winter, which is consistent with other findings in the Bay of Brest (Guillou *et al.*, 2002) and other Atlantic maerl beds (Peña & Barbara, 2010). The high biomass of epiphytic algae in the summer led to high contribution to oxygen fluxes. Under high pCO₂ conditions, the higher availability of CO₂ as substrate for photosynthesis may stimulate epiphyte productivity and growth (Koch *et al.*, 2013). The two main epiphytic algae that grew during the experiments, *R. ardissoni* and *S. chordalis*, are naturally found in maerl beds in Brittany (Peña *et al.*, 2014a). The response of the alga *S. chordalis* to increased

temperature and pCO₂ differed from that of *R. ardissoni*. This difference suggests that the response is species-specific, even among fleshy algae, as demonstrated by Kram *et al.* (2016). *R. ardissoni* GPP was not affected by increased temperature and pCO₂, but its R was significantly lower under high pCO₂. Within the same genus, Cook *et al.* (1986) showed that *Rhodymenia palmata* can potentially use HCO₃⁻ as source of inorganic carbon for photosynthesis. The same process may occur in *R. ardissoni*, suggesting that this alga is not carbon-limited at current oceanic pCO₂ levels. In contrast to *R. ardissoni*, increased pCO₂ stimulated *S. chordalis* GPP under ambient conditions of temperature. In their study, Short *et al.* (2014) indicate that the overgrowth of filamentous algae occurs synergistically with high pCO₂ levels and decreased photosynthesis in coralline algae. Here, the stimulation of epiphyte productivity and growth under high pCO₂ is likely to increase the competition with underlying maerl, especially through reduction in incident light.

Although assemblages were mainly composed of living and dead maerl, the response of GPP and R of *L. corallioides* to increased temperature and pCO₂ differed from that observed in assemblages. For example, the temperature increase of +3°C reduced living *L. corallioides* R in the winter, but increased R in the summer. Under high pCO₂ conditions, although CO₂ availability for photosynthesis was higher, no difference was observed in *L. corallioides*, probably due to the ability of this species to employ inorganic carbon acquisition mechanisms (Kübler & Dudgeon, 2015). Interestingly, GPP, R and chlorophyll *a* content of dead maerl were of the same magnitude as for living maerl. Although live algae prevent bio-fouling by shedding their surface layers (Keats *et al.*, 1997; Villas Bôas & Figueiredo, 2004), post-mortem colonization by photosynthetic endolithic assemblages may occur within dead crusts (Diaz-Pulido *et al.*, 2012; Annex 1). Moreover, dead thalli may represent a substrate for the settlement of crustose coralline algae that cover small parts of some thalli. Crustose coralline algae colonization may also contribute to the observed GPP and R values. In dead maerl, only R decreased under high pCO₂, while no effect was detected for GPP.

These findings also suggest the importance of dead maerl to assemblage carbonate fluxes during the experiments. For example, endolithic algae appear to play an important role in the dissolution of a crustose coralline alga (CCA) species, *Porolithon onkodes* (Reyes-Nivia *et al.*, 2014). Through their photosynthesis, endolithic algae may elevate interstitial pH within the *P. onkodes* skeleton (Reyes-Nivia *et al.*, 2013), increasing carbonate cement precipitation (Diaz-Pulido *et al.*, 2014). Within dead *L. corallioides*, the presence of endolithic algae combined with the presence of small patches of CCA on the surface of thalli

may explain the calcification rates observed in light and dissolution in dark. Considering the high Mg content in the skeleton of *L. corallioides*, increased pCO₂ likely promotes the dissolution of dead thalli. Alternatively, the increase in dissolution observed in the present study may be associated with a reduction of CCA recruitment over the surface of dead thalli under acidified conditions (Jokiel *et al.*, 2008; Ordoñez *et al.*, 2014). These results are consistent with the negative response to increased pCO₂ observed here in assemblage G₁ and G_d values, which appeared strongly related to the response of living maerl calcification rates. The high sensitivity of coralline algae to ocean acidification has already been attributed to their high Mg-calcite content (Morse *et al.*, 2006; Hofmann & Bischof, 2014). In the present study, the pCO₂ increase had adverse consequences on assemblage G_d, both in the winter and summer. In the dark, assemblage R reduced seawater pH by releasing CO₂, and hindered the precipitation of CaCO₃ (Cornwall *et al.*, 2013a). Under high pCO₂ conditions, the combined effect of acidification and assemblage R in the dark is likely to increase the sensitivity of living and dead *L. corallioides* to dissolution (Andersson *et al.*, 2009).

Moreover, as discussed above, the overgrowth of epiphytic algae under high pCO₂ increased assemblage R in the dark. Therefore, the negative effect of ocean acidification on *L. corallioides* G_d would be exacerbated by the presence of epiphytic algae, which promote a decline in pH in the dark. In light, several studies have suggested that moderate growth of fleshy macroalgal communities may reduce the impact of ocean acidification on coralline calcification by reducing the CO₂ concentration of seawater through photosynthesis (Semesi *et al.*, 2009; Short *et al.*, 2014). Conversely, other studies evidenced that the overgrowth of epiphytic fleshy algae may shade underlying coralline algae and reduce coralline net calcification rates (Garrabou & Ballesteros, 2000; Martin & Gattuso, 2009). The present findings support this idea, because a decline in assemblage G₁ was observed under high pCO₂ and high epiphyte biomass. Under high pCO₂, the overgrowth of epiphytic fleshy algae induced by ocean acidification in the summer may reduce light, oxygen and nutrient availability for underlying maerl, affecting its primary production and calcification (D'Antonio, 1985; Short *et al.*, 2014). Thus, overgrown maerl would be negatively affected by the direct effect of ocean acidification on calcification rates and indirect effects due to shifts in competition dynamics with fleshy epiphytic algae (Kuffner *et al.*, 2008). However, the response of epiphytic algae is likely to be specie-specific and it appears difficult to generalize the impacts of epiphytic algae on coralline algae.

In regard to the present results, the regulation of epiphyte biomass by grazers appears essential to maintain the proper functioning of maerl bed communities (Guillou *et al.*, 2002). The importance of grazers to control epiphytes growth in aquaria has been evidenced by Jokiel *et al.* (2008). In mollusks and urchins, several studies have demonstrated a link between feeding rates and other metabolic processes, such as respiration, calcification and excretion (Carr & Bruno, 2013; Navarro *et al.*, 2013; Noisette *et al.*, 2016). In mollusks, a wide range of responses to ocean acidification and warming have been revealed (Gazeau *et al.*, 2013; Parker *et al.*, 2013). The differences in sensitivity of mollusks to ocean acidification depend on several parameters, such as the form of CaCO₃ they precipitate during calcification (Ries *et al.*, 2009), as well as their ability to regulate the acid-base balance (Gutowska *et al.*, 2010). Our results corroborate these studies, given that *G. magus* and *J. exasperatus* responded differently to acidification and warming. Increased temperature and pCO₂ had no effect on *G. magus* with regard to the metabolic functions tested. However, despite the apparent resistance of *G. magus* to the applied changes, other physiological parameters that we did not test here may have been affected, such as feeding rates, somatic growth, enzyme activity or immune response (Parker *et al.*, 2013). The respiration rates of *J. exasperatus* showed a decline under high pCO₂ in the winter. The lower growth of epiphytes and biofilm in winter may reduce the energy available to maintain the metabolism under stressful conditions (Thomsen *et al.*, 2013; Pansch *et al.*, 2014). This reduced energy availability may induce changes in energy partitioning and decrease R under high pCO₂. In the summer, the increased R under high pCO₂ can be attributed to higher food supply, which is likely to increase the resistance of *J. exasperatus* to climate change, as reported for several marine taxa (Ramajo *et al.*, 2016).

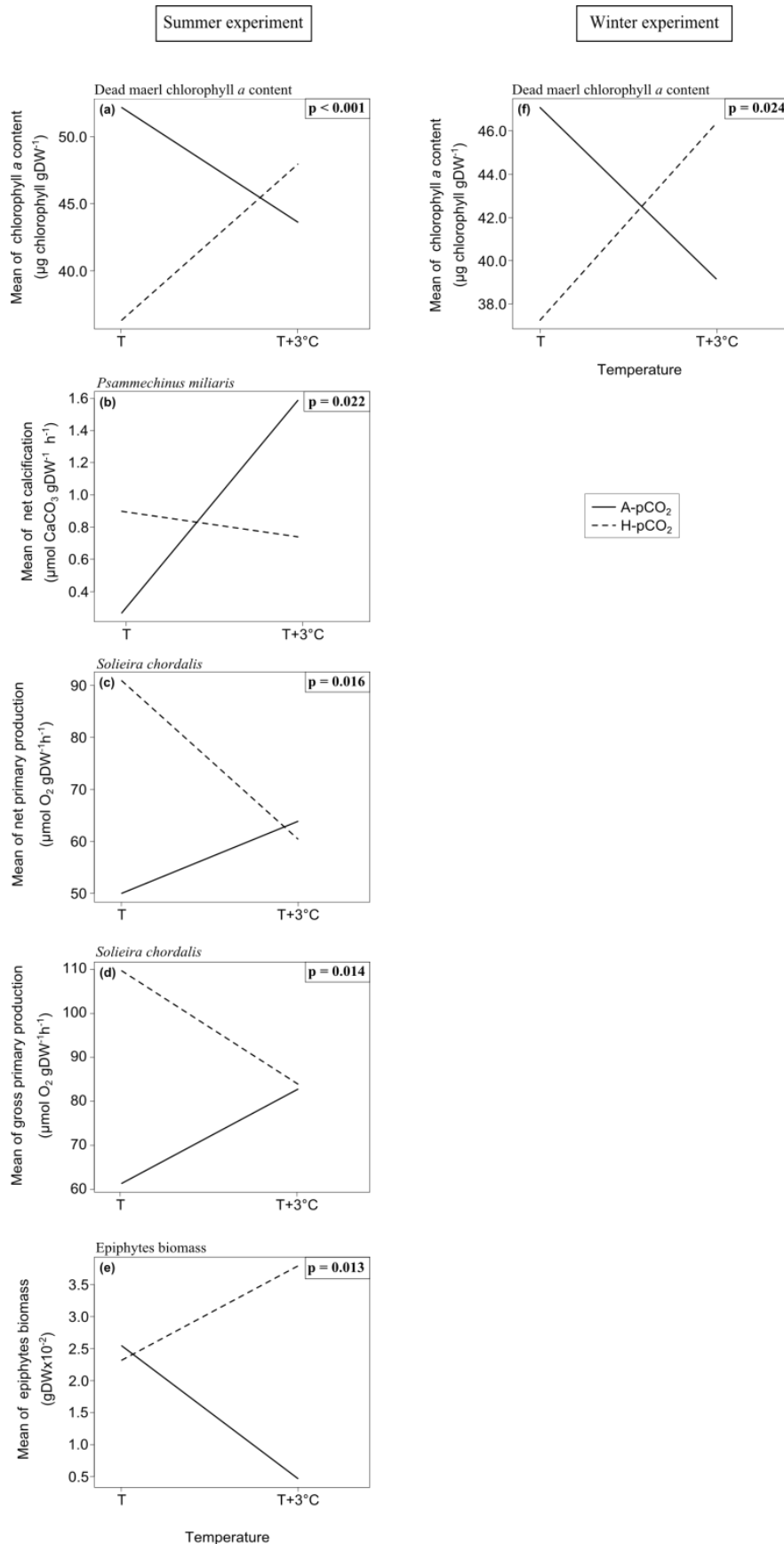
Given the relatively high resistance of *G. magus* and *J. exasperatus* to predicted changes, the metabolic response of *P. miliaris* appears to have stronger implications on assemblage functioning. For example, *P. miliaris* is considered as one of the main macro-epiphytic grazers on maerl beds in the Bay of Brest (Guillou *et al.*, 2002). During the experiments, *P. miliaris* likely played an important role in the regulation of epiphytic biomass. The response of G₁ to temperature and pCO₂ changes was complex. The interaction between temperature and pCO₂ observed in the summer may cause changes in energy partitioning, thereby inducing a trade-off between metabolic processes at the expense of respiration and excretion (Garilli *et al.*, 2015). However, the effect of temperature and pCO₂ on the calcification of *P. miliaris* must be considered carefully. For instance, urchins

defecated carbonate pellets following consumption of maerl thalli. These feces are likely to dissolve during incubation, introducing a bias in the measurement of calcification (Gazeau *et al.*, 2015). In the summer, temperature increase by 3°C reduced *P. miliaris* respiration rates. Moreover, the decrease in excretion under high temperature and pCO₂ conditions was modulated by the interaction between these two factors. Temperature is a major factor affecting physiological processes in ectotherms such as metabolic rates and growth (Kordas *et al.*, 2011). In *P. miliaris*, summer temperatures are likely to exceed the physiological thresholds of organisms, inducing a metabolic decline when maintained at 20°C. Although this decline has only been measured for respiration and excretion, the increase in temperature is also likely to affect sea urchin feeding efficiency (Thomas *et al.*, 2000; Carr & Bruno, 2013). Therefore, the ability of *P. miliaris* to regulate epiphyte biomass may be significantly altered under predicted acidification and warming conditions.

In addition to the impact of climate change on grazer-fleshy macroalgae interactions, predicted changes may also considerably alter the interaction between grazers and coralline algae. Asnaghi *et al.* (2013) demonstrated that the grazing activity by urchins may exacerbate pCO₂ effects on coralline algae. Ocean acidification may alter the structural integrity of coralline algae, increasing its sensitivity to grazing (Johnson & Carpenter, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012). Coralline algae may thus be more susceptible to grazing by urchins, which also benefit from a higher carbonate uptake from their diet to modulate their response to ocean acidification (Asnaghi *et al.*, 2013). In *L. corallioides*, the decrease in calcification rates may alter its structural integrity and increase its susceptibility to grazing, especially by urchins, which are considered as important bioeroders of coralline algae in marine ecosystems (Ballesteros, 2006; O'Leary & McClanahan, 2010), particularly in maerl beds (Lawrence, 2013).

In conclusion, the community response to climate change does not appear to be only the result of individual species' metabolic responses, but also strongly depends on shifts in species interactions. In contrast with other studies, which evidenced larger impacts of the combination of increased pCO₂ and temperature than that of these factors alone (Reynaud *et al.*, 2003; Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Rodolfo-Metalpa *et al.*, 2010), we showed here that the effects of pCO₂ and temperature on maerl bed communities were weakened when these factors were combined. Under the predicted business-as-usual conditions, epiphyte overgrowth may exacerbate the negative impact of climate change on underlying coralline algae. Here, we also demonstrated that climate change may affect grazer

physiology, with major consequences on their ability to regulate epiphyte biomass. Climate change may also affect other components that we did not assess in the present study, such as algal palatability and potential changes in grazer trophic behavior (Poore *et al.*, 2013; Campbell & Fourqurean, 2014; Duarte *et al.*, 2015; Poore *et al.*, 2016). Algal palatability to grazers may also be affected by predicted changes through shifts in the composition and the quantity of allelopathic compounds, as suggested by Del Monaco *et al.* (2017). In order to better understand the consequences of climate change on ecosystem functioning, further work should focus on the response of marine communities and consider more specifically shifts in species interactions, including changes in trophic interactions between algae and grazers.



Supplementary material. Interaction plots for the effects of temperature and pCO₂ on dead maerl chlorophyll *a* content in (a) the summer and (f) winter seasons, (b) *P. miliaris* net calcification in the summer, *S. chordalis* (c) net and (f) gross primary production in the summer, and (e) epiphytes biomass in the summer. Plots were done only when an interactive effect of temperature and pCO₂ was detected using 2-way ANOVA (p-value in bold).

2. Importance du broutage dans la réponse du maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans (Article n°2, en préparation)

Introduction

Les interactions entre espèces sont un élément clé du fonctionnement des écosystèmes et sont susceptibles de jouer un rôle majeur dans la réponse des communautés face au changement climatique (O'Connor *et al.*, 2011 ; Hansson *et al.*, 2012 ; Kroeker *et al.*, 2012). L'article n°1 suggère que la présence de brouteurs est susceptible d'avoir une forte influence sur la réponse des algues calcaires corallinacées face au changement climatique. Cependant, bien que certaines études aient démontré l'importance des herbivores dans le contrôle de la biomasse des macroalgues (Sousa *et al.*, 1981 ; Cloern, 2001 ; Guillou *et al.*, 2002) ou sur la stimulation de leur production primaire (Littler *et al.*, 1995 ; Cerda *et al.*, 2009), l'influence du broutage sur la réponse des macroalgues face au changement climatique demeure peu documentée. Dans ce contexte, la réponse métabolique de thalles de *L. corallioides* maintenus en présence d'herbivores (présentée dans l'article n°1) a été comparée à celle de thalles maintenus en absence de brouteurs. L'hypothèse ainsi émise est que la présence de brouteurs atténuerait ou amplifierait les effets de l'acidification et du réchauffement des océans sur l'algue corallinacée *L. corallioides*. Compte-tenu des fortes variations saisonnières de métabolisme mises en évidence chez *L. corallioides* (Potin *et al.*, 1990 ; Blake & Maggs, 2003 ; Martin *et al.*, 2006a), cette hypothèse a été testée en conditions hivernale et estivale.

Matériels et méthodes

Au cours de l'expérimentation présentée dans l'article n°1, des thalles supplémentaires vivants de *L. corallioides* ont été maintenus pendant trois mois dans chaque aquarium (20 g par aquarium) et isolés de toute influence directe du broutage à l'aide de grilles (Figure 16). Ces thalles ont été récoltés en rade de Brest en janvier (expérimentation hivernale) et en septembre 2015 (expérimentation estivale) et sont issus du même lot que ceux présentés dans l'article n°1. A la suite des trois mois d'expérimentation, des mesures de photosynthèse, respiration et calcification ont été réalisées selon le même protocole que celui présenté dans l'article n°1.

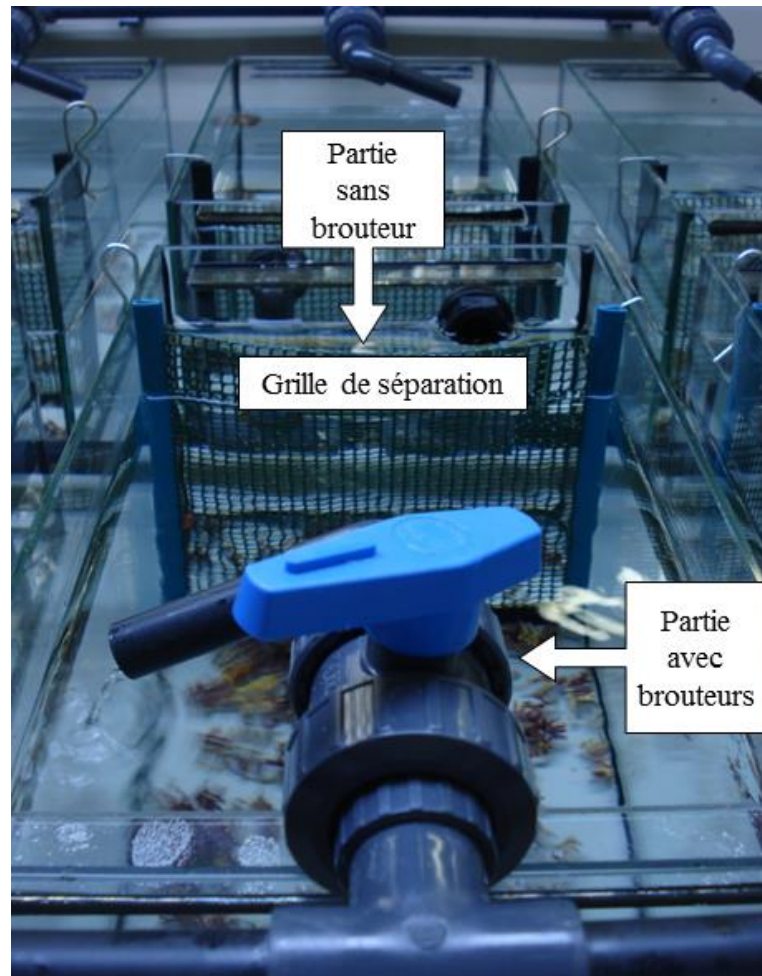


Figure 16. Photographie d'un aquarium présentant les brins de *L. corallioides* maintenus en présence (premier plan) et en absence de brouteurs (second plan). Une grille de séparation permettait d'éviter l'influence directe du broutage sur les brins de maërl maintenus sans brouteur.

Résultats

La production primaire brute (PPB) de *L. corallioides* n'est pas affectée par la présence de brouterus en hiver, alors que celle-ci augmente en leur présence en été (Figure 17 ; Tableau 1). Aucun effet de l'augmentation de la température ou de la $p\text{CO}_2$ n'a été constaté sur la PPB quelle que soit la saison. Le broutage n'a pas d'influence sur la respiration (R) de *L. corallioides* en hiver, alors que cette dernière augmente en été en présence d'herbivores. Les taux de R diminuent en condition de température élevée en hiver et sont significativement affectés par l'interaction entre la température et la $p\text{CO}_2$ en été.

En hiver, la calcification à la lumière (G_l) chez *L. corallioides* augmente en présence de brouteurs et lorsque la température augmente. En été, l'interaction entre le broutage et la pCO_2 affecte de manière significative G_l . Les taux calcification à l'obscurité (G_d) sont affectés par l'interaction entre le broutage et la température et le broutage et la pCO_2 en hiver. En été, l'augmentation de la pCO_2 diminue significativement G_d . Une interaction entre le broutage et la température est également constatée en conditions estivales.

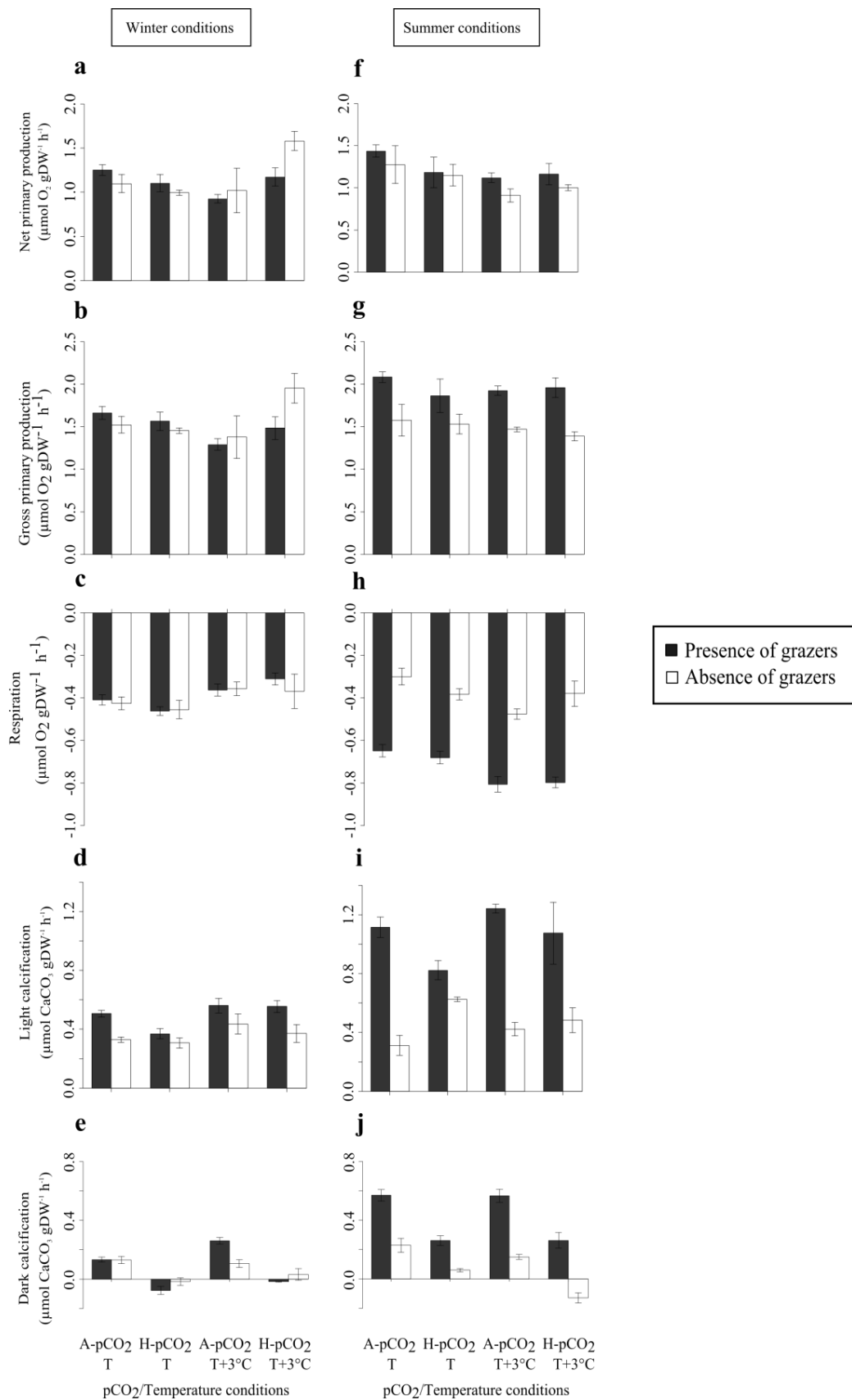


Figure 17. Taux de production primaire nette et brute, respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes ± erreur type ; n = 5) des thalles vivants de *Lithothamnion corallioides* maintenus en présence (gris foncé) et en absence de brouteurs (blanc) dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂ = pCO₂ ambiante ; H-pCO₂ = pCO₂ élevée) et de température (T = température ambiante ; T+3°C = température élevée). Les assemblages ont été maintenus pendant trois mois en conditions hivernale (a à e) et estivale (f à j).

Tableau 1. Résultats des analyses de variance présentant les effets du broutage, de la température (T) et de la pCO₂ sur les productions primaires nette et brute, la respiration, la calcification à la lumière et à l'obscurité de *L. corallioides* en conditions hivernale et estivale. Les analyses statistiques ont été réalisées à travers des ANOVAs à trois facteurs.

	df	Production primaire nette PPN		Production primaire brute PPB		Respiration R		Calcification à la lumière G _l		Calcification à l'obscurité G _d	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
HIVER											
Broutage	1	2.7	0.11	0.6	0.44	0.3	0.58	16.5	< 0.001 ↗	0.4	0.53
T	1	1.1	0.29	0.5	0.50	10.4	0.003 ↘	5.4	0.026 ↗	1.7	0.20
pCO ₂	1	1.2	0.29	2.6	0.12	0.5	0.49	3.8	0.060	96.5	< 0.001
Broutage x T	1	12.5	0.001	4.2	0.050	0.0	0.86	0.0	0.86	4.8	0.035
Broutage x pCO ₂	1	0.0	0.95	0.7	0.41	0.1	0.72	0.2	0.66	15.0	< 0.001
pCO ₂ x T	1	4.8	0.036	3.2	0.083	1.7	0.21	0.0	0.88	0.3	0.60
Broutage x T x pCO ₂	1	0.0	0.90	0.7	0.42	0.3	0.59	1.0	0.32	2.5	0.12
ETE											
Broutage	1	2.8	0.10	32.5	< 0.001 ↗	179.6	< 0.001 ↗	77.1	< 0.001	157.4	< 0.001
T	1	7.6	0.010 ↘	2.1	0.16	19.5	< 0.001	1.8	0.19	5.4	0.028
pCO ₂	1	0.3	0.60	0.3	0.61	0.0	0.95	0.3	0.58	96.6	< 0.001 ↘
Broutage x T	1	0.9	0.35	1.3	0.26	1.0	0.33	2.2	0.15	5.8	0.022
Broutage x pCO ₂	1	0.5	0.47	0.5	0.51	0.3	0.58	8.6	0.006	1.9	0.18
pCO ₂ x T	1	1.0	0.33	0.3	0.58	4.3	0.048	0.2	0.70	0.8	0.38
Broutage x T x pCO ₂	1	0.5	0.49	1.1	0.31	1.9	0.18	1.9	0.18	1.1	0.31

Discussion

Les résultats révèlent que les brouteurs jouent un rôle majeur dans la réponse de *L. corallioides* face à l'augmentation de la température et de la pCO₂. Au sein des écosystèmes naturels, les brouteurs sont associés à d'importantes fonctions écologiques, exerçant un contrôle sur la composition et la biomasse des plantes (Hairston *et al.*, 1960 ; Guillou *et al.*, 2002 ; Bonaviri *et al.*, 2011). Dans cette étude, les changements de photosynthèse et de respiration sont étroitement liés au broutage. En hiver, le plus faible métabolisme des brouteurs (Legrand *et al.*, en révision, article n°1) et la plus faible pression de broutage qu'ils exercent réduisent leur impact sur *L. corallioides* (Davies, 1966 ; Innes & Houlihan, 1985). Inversement, une augmentation de la production primaire et de la respiration a été observée en présence de brouteurs en conditions estivales. Des interactions brouteurs-algues positives ont déjà été mises en évidence entre des brouteurs et des algues corallinacées (Steneck, 1982 ; Steneck, 1983 ; Littler *et al.*, 1995 ; Wai & Williams, 2005) . Plusieurs explications peuvent en être à l'origine :

(1) À travers leur activité de broutage, les brouteurs sont susceptibles de retirer certaines espèces entrant en compétition avec *L. corallioides*, comme les algues épiphytes non calcaires, dont la croissance importante en été limiterait la lumière disponible pour le maerl par ombrage. Cette interaction positive pourrait ainsi augmenter la production primaire des algues calcaires, comme cela a été démontré dans plusieurs études (Steneck, 1982 ; Carpenter, 1986 ; Wai & Williams, 2005). Dans leur étude, Littler *et al.* (1995) considèrent le rôle de l'espèce de chiton *Choneplax lata* comme un « service » pour l'algue calcaire encroûtante *Porolithon pachydermum*, en retirant des compétiteurs supérieurs.

(2) Les cellules photosynthétiques de *L. corallioides* sont recouvertes par des cellules épithéliales non pigmentées présentes juste sous la surface du thalle (Wegeberg & Pueschel, 2002). La diminution de l'épaisseur de ces tissus non photosynthétiques et le retrait des cellules sénescents induits par le broutage pourraient ainsi augmenter la lumière disponible pour les cellules photosynthétiques et augmenter la production primaire de *L. corallioides* (Littler *et al.*, 1995 ; Silliman & Zieman, 2001).

(3) Lamberti & Moore (1984) ont proposé un modèle empirique dans lequel une pression de broutage modérée augmenterait la production primaire chez du périphyton dulcicole. Chez les algues corallinacées, Wai & Williams (2005) suggèrent que la présence de mécanismes de

croissance compensatoire pourrait augmenter la production primaire et faciliter une croissance rapide en réponse au broutage. Ces mécanismes compensatoires pourraient également être présents chez *L. corallioides*, expliquant l'augmentation de production primaire en réponse au broutage en conditions estivales. Cependant, ces hypothèses nécessitent d'être approfondies à travers de nouvelles expérimentations afin de mieux comprendre les mécanismes de réponse au broutage chez les algues calcaires corallinacées.

De même que pour la production primaire, la calcification – à la lumière et à l'obscurité – est stimulée par le broutage en conditions estivales principalement. Cette réponse face au broutage est susceptible d'agir comme une protection structurelle pour les algues, comme suggéré dans différentes études (Steneck, 1983 ; Hay *et al.*, 1994 ; Rahman & Halfar, 2014). Chez l'algue calcaire tropicale *P. pachydermum*, l'activité de broutage du chiton *C. lata* a pour conséquence de stimuler l'activité méristématique de l'algue, augmentant sa croissance et la précipitation de CaCO_3 (Littler *et al.*, 1995). En hiver, la calcification à l'obscurité de *L. corallioides* n'est pas affectée par le broutage, ce qui pourrait être en partie expliqué par un métabolisme et une alimentation plus faibles des brouteurs (Davies, 1966 ; Innes & Houlihan, 1985).

En été, un effet antagoniste du broutage et de la pCO_2 a cependant été observé sur la calcification à la lumière. En effet, en l'absence de brouteurs, l'augmentation de la pCO_2 favorise la calcification à la lumière, alors qu'un effet négatif est constaté en leur présence. Chez les algues calcaires corallinacées, la précipitation du CaCO_3 a lieu dans les parois cellulaires (Figure 18 ; Koch *et al.*, 2013), à l'exception des cellules reproductives et épithéliales présentes juste sous la surface du thalle (Irvine & Chamberlain, 1994). Le broutage d'une partie des cellules épithéliales est susceptible d'augmenter l'exposition des cellules calcifiées à l'environnement extérieur (Steneck, 1982). Lorsque l'augmentation de la pCO_2 est combinée au broutage, les cellules calcifiées seraient ainsi plus exposées à la dissolution, diminuant la calcification nette. Cet effet serait plus modéré en hiver étant donné la plus faible pression de broutage. De même, l'effet négatif de l'acidification des océans sur la calcification à l'obscurité serait exacerbé par la plus forte exposition des cellules calcifiées à l'environnement extérieur en présence de brouteurs. La calcification étant généralement considérée comme une défense structurelle chez les algues calcaires (Hay *et al.*, 1994), les résultats de cette expérimentation suggèrent que même si le broutage augmente la productivité

des algues corallinacées, il risque également d'augmenter leur sensibilité face au changement climatique, en particulier face à l'acidification des océans.

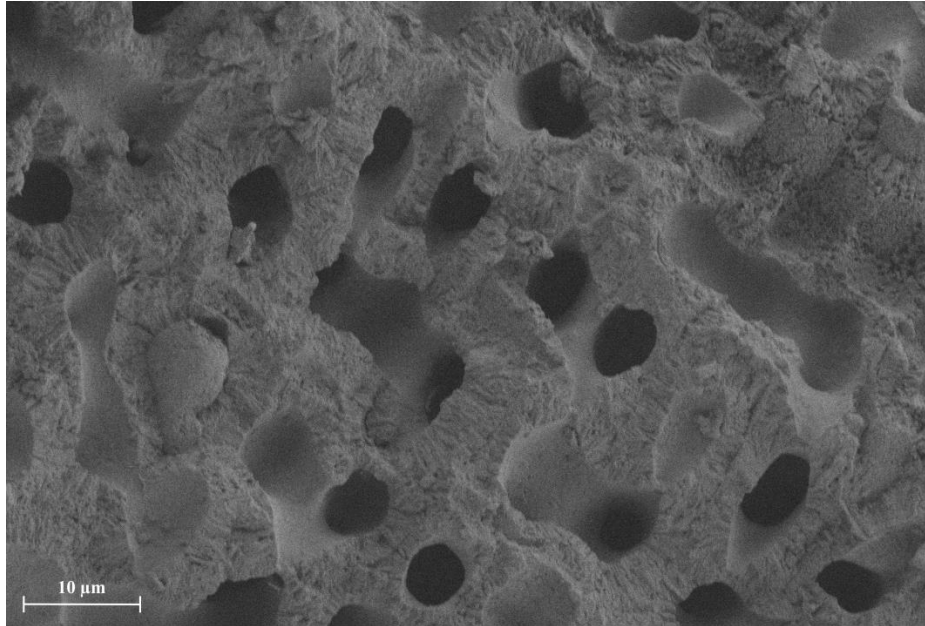


Figure 18. Photographie au microscope électronique à balayage (MEB, 3760x) illustrant la calcification des parois cellulaires chez l'espèce de maërl *L. corallioides*.

Asnaghi *et al.* (2013) ont également démontré que l'activité de broutage d'oursins sur des algues calcaires était exacerbée par l'augmentation de la $p\text{CO}_2$. L'acidification des océans altérerait ainsi l'intégrité structurelle des algues calcaires, augmentant leur vulnérabilité face au broutage (Johnson & Carpenter, 2012 ; Ragazzola *et al.*, 2012). En modulant leur régime alimentaire et en augmentant la consommation d'algues calcaires, les oursins bénéficieraient des apports en CaCO_3 pour moduler leur propre réponse à l'acidification des océans (Asnaghi *et al.*, 2013). Chez *L. corallioides*, la diminution de la calcification risque d'altérer l'intégrité structurelle de l'algue et d'augmenter sa vulnérabilité face au broutage, notamment par les oursins, considérés comme d'importants bioérodeurs des algues corallinacées au sein des écosystèmes marins (Ballesteros, 2006 ; O'Leary & McClanahan, 2010) et en particulier des bancs de maërl (Lawrence, 2013).

En conclusion, cette étude révèle la forte influence des brouteurs sur la réponse métabolique de l'algue corallinacée *L. corallioides* face à l'acidification et au réchauffement des océans. Les résultats obtenus soutiennent l'hypothèse d'une stimulation de l'activité

méristématique de *L. corallioides* en lien avec le broutage. D'un autre côté, la régulation de la biomasse en épiphytes diminuerait la pression de compétition pour la lumière et les nutriments subie par le maërl, augmentant sa production primaire. Cependant, bien que des taux de calcification supérieurs aient été mesurés en présence d'herbivores, la réponse de *L. corallioides* face au changement climatique est exacerbée par le broutage. De plus, l'interaction avec les brouteurs est susceptible de modifier la réponse de l'algue face à l'acidification et au réchauffement des océans. À travers leur alimentation, les herbivores altereraient l'intégrité structurelle des thalles, augmentant la sensibilité des algues calcaires à l'acidification des océans.

3. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la structure trophique d'une communauté associée aux bancs de maërl (Article n°3)

Au cours des dernières années, les isotopes stables naturels sont devenus un outil majeur dans l'étude de la structure des réseaux trophiques (McKechnie, 2004 ; Crawford *et al.*, 2008). Les isotopes d'un élément chimique possèdent un nombre identique de protons, mais un nombre de neutrons différent. Ceci leur confère une masse différente, permettant une séparation magnétique des isotopes par spectrométrie de masse. Le rapport isotopique d'une source ou d'un consommateur est rapporté à un standard international donnant un ratio δ (Eq. 11) :

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3 \quad (\text{Eq. 11})$$

avec X, l'isotope lourd (par exemple ^{13}C et ^{15}N), et R, le rapport d'abondance entre l'isotope lourd et l'isotope léger (^{12}C et ^{14}N) de l'échantillon ($R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Les ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, seuls utilisés dans ce travail de thèse, sont déterminés à partir des standards Pee Dee Belemnite et de l'azote atmosphérique, respectivement.

Une incorporation préférentielle d'isotopes légers du carbone et de l'azote a lieu au cours de la photosynthèse par les producteurs primaires. Les différences physiologiques et métaboliques des producteurs primaires résulte en un décalage – appelé fractionnement isotopique – entre la composition isotopique de la source inorganique et celle des producteurs primaires (Maberly *et al.*, 1992 ; Hepburn *et al.*, 2011). De même, un fractionnement isotopique est observé entre les différents niveaux trophiques (facteur d'enrichissement trophique). Un enrichissement en isotopes lourds est constaté dans les tissus des consommateurs, lié à l'élimination préférentielle d'isotopes légers par différents processus métaboliques tels que la respiration et l'excrétion (DeNiro & Epstein, 1978). Ce facteur d'enrichissement trophique varie selon les groupes taxonomiques et les tissus étudiés (Caut *et al.*, 2009).

Cet outil permet ainsi de déterminer les sources de nourriture assimilées par un consommateur. Dans les milieux naturels ces sources sont souvent multiples, nécessitant des approches probabilistes afin de déterminer la contribution potentielle de chacune d'elle. Le modèle SIAR (Stable Isotope Analysis in R) développé par Parnell *et al.* (2010) inclut la

signature et le fractionnement isotopique ainsi que la variabilité pour estimer la probabilité de contribution de chacune des sources au régime alimentaire des consommateurs. Cette approche peut s'avérer particulièrement efficace lors d'expérimentations basées sur un nombre de sources limitées (Ward *et al.*, 2010 ; Fry, 2013).

A ce jour, l'étude de l'impact du changement global sur la structure des réseaux trophiques marins reste très limitée. Au sein d'une zone d'émission naturelle de CO₂ (Ischia, Italie), Ricevuto *et al.* (2015) ont cependant mis en évidence un effet significatif de pCO₂ élevées sur la composition isotopique des sources de matière organique ainsi que celle des consommateurs, les polychètes *Platynereis dumerilii*, *Polyophthalmus pictus* et *Syllis prolifera*. Malgré ces différences, les auteurs suggèrent que l'augmentation de la pCO₂ n'altère pas fondamentalement les interactions trophiques au sein de la communauté. Afin d'élargir cette perspective, il apparaît important de déterminer l'impact du changement global sur la structure trophique de communautés diverses. Compte-tenu des changements susceptibles d'avoir lieu au sein des communautés de banc de maërl (Article n°1), l'article n°3 a pour objectif de mettre en évidence des changements potentiels au sein de la structure trophique de cette communauté en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans.

Article n°3

Ocean acidification and warming induce shifts in trophic interactions in a maerl bed community

Erwann LEGRAND^{1,2}, Sophie MARTIN^{1,2}, Cédric LEROUX^{1,3}, Pascal RIERA^{1,2}

¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France

²CNRS, UMR7144, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France

³CNRS, FR2424, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France

En préparation

Abstract

Ocean acidification and warming are likely to affect the structure and functioning of marine benthic communities. Through the use of stable C and N isotope analyses, this study experimentally examined the effects of ocean acidification and warming on trophic interactions within a maerl bed community. Two three-month experiments were conducted in the winter and summer seasons including four different combinations of pCO₂ (ambient and high pCO₂) and temperature (ambient and + 3°C). Experimental assemblages were composed of calcareous (*Lithothamnion corallioides*) and fleshy algae (*Rhodymenia ardissoni*, *Solieria chordalis* and *Ulva* sp.), gastropods (*Gibbula magus* and *Jujubinus exasperatus*) and urchins (*Psammechinus miliaris*). From the results of isotopic mixing models, the diet of the three grazer species strongly differed between the winter and summer. Grazers evidenced feeding plasticity to compensate for seasonal changes in food sources availability. Under predicted acidification and warming, most significant changes in grazers diet occurred in the summer, as the diversity and availability of food sources was higher. When combined, acidification and warming increased the contribution of the biofilm in gastropods diet in summer conditions. The coralline alga *L. corallioides* dominated the diet of the urchin *P. miliaris* in the winter regardless the pCO₂ or temperature condition. In the summer, *L. corallioides* remained the dominant food source for urchins under ambient pCO₂ conditions, despite a lower contribution than in winter conditions. However, the alga *S. chordalis* dominated urchins diet under high pCO₂. These changes in the trophic structure may be induced by a shift in sources availability induced by the direct impact of ocean acidification and warming on the metabolism of the different algae. Climate change may also modify seaweed food quality and thus the feeding preference of grazers. Finally, direct consequences of predicted changes on grazers metabolism may induce shifts in their physiology and energy budget, and thus, may impact their trophic behavior. These potential shifts trophic interactions between primary producers and grazers may have major implications on the structure and the functioning of maerl beds.

Introduction

Actual emissions of anthropogenic carbon dioxide (CO₂) have major consequences on ocean temperature and chemistry (Doney *et al.*, 2009; Feely *et al.*, 2009). Since preindustrial times, ocean's surface temperature has increased by 0.8°C and surface pH has decreased on average by 0.1 units (Gattuso *et al.*, 2015). If emissions are not reduced, the average surface ocean temperature will likely increase by 2.7°C and surface ocean pH will likely drop 0.33 units by the end of the century (Gattuso *et al.*, 2015).

Over the last decade, climate change research has largely focused on the direct response of marine species to environmental changes (Andersson *et al.*, 2011; Kroeker *et al.*, 2013). Negative responses have been mainly evidenced in calcareous taxa, such as coralline algae (McCoy & Kamenos, 2015), mollusks (Gazeau *et al.*, 2013; Parker *et al.*, 2013) and echinoderms (Dupont *et al.*, 2010), through a reduction of their calcification, growth and survival (Kroeker *et al.*, 2013). In contrast, fleshy algae are likely to be positively impacted by ocean acidification and warming and may benefit from higher CO₂ concentrations for their photosynthesis and growth (Koch *et al.*, 2013). In addition to the direct impact of climate change on species physiology, predicted changes may also have an indirect impact on marine communities, through shifts in interactions between algae (Olabarria *et al.*, 2013; Short *et al.*, 2014), between algae and grazers (Duarte *et al.*, 2015; Sampaio *et al.*, 2017) and between preys and predators (Rall *et al.*, 2010; Lord *et al.*, 2017). However, despite a growing interest of the scientific community, a lack of knowledge persists on the functional response of benthic communities to climate change (Godbold & Calosi, 2013).

With regard to algae-grazers trophic interactions, some studies evidenced that ocean acidification is likely to change the biochemical composition of primary producers modifying thus their nutritional quality for consumers (Rossoll *et al.*, 2012; Duarte *et al.*, 2015; Poore *et al.*, 2016). Grazers feeding behavior may also be altered by predicted changes (Russell *et al.*, 2013). As a consequence, it is likely that ocean acidification and warming will have major consequences on trophic interactions between primary producers and grazers (Busch *et al.*, 2013; Ricevuto *et al.*, 2015; Riera *et al.*, 2016). Maerl beds are carbonate deposits produced by the accumulation of living and dead thalli of free-living coralline algae. Due to their high structural complexity, they host an important faunal and floral diversity (Peña *et al.*, 2014a) and are characterized by a complex trophic structure (Grall *et al.*, 2006).

In this context, the present study aims to assess experimentally the effects of ocean acidification and warming on the trophic interactions of a maerl bed community, through the use of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$). Artificial communities were composed by calcareous and fleshy algae, gastropods and urchins. We hypothesized that ocean acidification and warming will modify the trophic interactions within maerl bed communities through shifts in grazers diet.

Materials and methods

Species collection and assemblages

All organisms were collected using a naturalist dredge (width: 1 m, height: 0.2 m, net: 1.5 m long) on board of the research vessel Albert Lucas from a 2 m deep maerl bed from the bay of Brest, France (48°19'56N 04°19'56W). Thalli of the maerl species *L. corallioides* Crouan and Crouan, 1867 without any apparent epiphyte were selected, although they were not cleaned in order to keep epiphytes spores that could be present on their surface. Medium sized individuals of the three main species of grazers living in maerl beds were also sampled: the two gastropods species *G. magus* Linnaeus, 1758 (shell width: 2.28 ± 0.30 cm) and *J. exasperatus* Pennant, 1777 (shell high: 0.86 ± 0.13 cm) and the urchin species *P. miliaris* Müller, 1771 (test diameter: 1.71 ± 0.35 cm) (Grall *et al.*, 2006). For each species, only medium sized individuals were selected. Samples were collected on January 24, 2015 (winter conditions) and September 15, 2015 (summer conditions). At each season, 1 kg of living thalli of *L. corallioides*, 40 individuals of *G. magus*, 40 individuals of *P. miliaris*, and 80 individuals of *J. exasperatus* were randomly selected and transported in seawater tanks to the Roscoff Marine Station. Organisms were maintained in open-flow aquaria until experiments.

Experimental design

The experimental design was that described in Legrand *et al.* (under review, article n°1). Two three-month long experiments were conducted for both winter (March to June 2015) and summer (September to December 2015) conditions.

20 synthetic assemblages were created and randomly assigned to 20 15-L aquaria. Each assemblage was composed of 45 g of living thalli of *L. corallioides*, 20 g dead thalli of *L. corallioides*, two individuals of *G. magus*, two individuals of *P. miliaris* and four individuals of *J. exasperatus*, according to the proportions observed on maerl beds.

Algae and grazers were acclimated to the laboratory conditions for 7 days. Then, pH was gradually decreased by 0.05 units per day over 7 days and temperature increased by 0.5°C per day.

At each season, two pCO₂ conditions were tested and crossed with two temperature conditions to examine the interactive effect of pCO₂ and temperature. There were therefore four crossed conditions:

- 1) ambient pCO₂ and ambient temperature (control, A-pCO₂; T)
- 2) high-pCO₂ and ambient temperature (H-pCO₂; T)
- 3) ambient pCO₂ and high temperature (A-pCO₂; T + 3°C)
- 4) high-pCO₂ and high temperature (H-pCO₂; T + 3°C)

Ambient pCO₂ conditions (A-pCO₂) were determined according to *in situ* winter (7.98) and summer (8.06) p_{H_T} (pH on the total scale) monitored above maerl beds in the Bay of Brest (data from Martin, unpublished data). Elevated pCO₂ (H-pCO₂) corresponded to the business-as-usual scenario predicted for the end of the century, with a pH decrease of -0.33 units (Gattuso *et al.*, 2015). Ambient temperature (T) corresponded to *in situ* winter (10.0°C) and summer (17.1°C) conditions in the Bay of Brest recorded by SOMLIT, and high temperature (T + 3°C) was determined according to the business-as-usual scenario predicted for 2100 (Gattuso *et al.*, 2015).

The pH and the temperature were controlled in four 100-L tanks, continuously supplied with filtered (5 µm) open natural seawater, with a water flow rate of 150-L h⁻¹ per tank. They were maintained by an off line feedback system (IKS Aquastar, Karlsbad, Germany) that activated or stopped heaters and solenoid valves, controlling temperature and CO₂ (Air liquid, France) bubbling in the tanks, respectively. Each 100-L tank provided seawater to five 15-L aquaria for the four crossed-conditions using pumps. The water flow rate was 15-L h⁻¹ per aquarium. Temperature in aquaria was maintained constant with water baths. Seawater pH, temperature and carbonate chemistry parameters (total alkalinity, saturation state of seawater with respect to aragonite and calcite) were monitored and calculated as described in Legrand *et al.* (under review).

Irradiance was set to the mean *in situ* daily irradiance at 5 m depth in the Bay of Brest according to (Martin *et al.*, 2006a). It was 30-40 µmol photons m⁻² s⁻¹ in winter and 90-100 µmol photons m⁻² s⁻¹ in summer. Light was provided by 2 or 4 80-W fluorescent tubes (JBL Solar Ultra Marin Day, JBL Aquaria, Nelson, New Zealand) above the aquaria under a 10/14 h or 14/10 h light/dark photoperiod, for winter or summer conditions, respectively.

Sample processing

During the experiments, the three epiphytic algae *Rhodomenia ardissoni*, *Ulva* sp. and *Solieria chordalis* spontaneously grew on *L. corallioides*. Biofilm also developed on aquarium walls. When available, seaweeds and biofilm were sampled for isotopic analyses at the middle and the end of each experiment. Seawater samples (200 mL) containing suspended biofilm gently scraped on the surface of aquarium walls were filtered on pre-combusted (520 °C, 6 h) Whatman GF/F filters (0.7 µm), briefly acidified (HCL, 1 N) to remove carbonates (Carabel *et al.*, 2006) and dried at 60 °C for 48 h. Each alga was cut in small pieces, rinsed with distilled water and dried at 60 °C for 48 h.

Isotope analyses of consumers were conducted on muscle tissue to minimise isotope variability and to reflect integrative assimilation of sources by the consumers (Pinnegar & Polunin, 1999). For stable isotope analyses specimens of gastropods *G. magus* and *J. exasperatus* were collected at the end of the three-month long experiments and killed by freezing. Then, the foot muscle of each individual was dissected, quickly treated with 10% HCl to remove any carbonate debris from the shell and rinsed with distilled water. These samples were dried (60 °C) for 48 h and ground to a fine powder using a mortar and a pestle. For urchins, muscles from the Aristotle's lantern were carefully removed and treated as gastropod muscles for isotope analyses. Dried samples were then ground into a fine and homogeneous powder and placed in tin capsules before stable isotope analyses.

Isotopic analysis

Stable isotopes ratios for carbon and nitrogen were determined using a CHN analyzer (ThermoFinnigan 1112 Series) interfaced with a mass spectrometer (ThermoFinnigan MAT Deltaplus) via a Conflow III open split interface.

Carbon and nitrogen ratios were used to calculate δ -values (in ‰, Eq. 11):

$$\delta X = [(R_{sample}/R_{standard}) - 1] \times 10^3 \quad (\text{Eq. 11})$$

where X is ^{13}C or ^{15}N , and $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ for carbon and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ for nitrogen. The samples were reported relative to international standards Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB) for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen.

Data analysis

Analyses were completed using the statistical package R 3.2.2 version. The influence of temperature and pCO₂ on δ¹³C and δ¹⁵N final signature of seaweed sources (*L. corallioides*, *R. ardissoni*, *S. chordalis* and biofilm) and grazers (*P. miliaris*, *G. magus* and *J. exasperatus*) was tested using 2-way analysis of variance (ANOVA) for each season. These analyses could not be performed on *Ulva* sp. due to the lack of sufficient replicates. The differences in seaweed C:N ratio were analysed using ANOVA. Results showing significant changes were subjected to Tukey's *post hoc* test (HSD), considering p<0.05 as the significant threshold.

The relative contribution of algae to the diet of grazers was determined using the Bayesian isotopic mixing models (Phillips *et al.*, 2014), calculated with the R package SIAR (Parnell *et al.*, 2010) for each temperature and pCO₂ condition. Bayesian statistics have proven to be a powerful tool, as they allow models to incorporate the variability in the stable isotope ratios of both sources and consumers, as well as in the isotopic fractionation (Parnell *et al.* 2010). Trophic enrichment factors of 1.30 ± 0.30‰ for δ¹³C and 2.90 ± 0.32‰ for δ¹⁵N were used for gastropods and urchins muscle (McCutchan *et al.*, 2003). Results are presented as boxplots, indicating the 25%, 75% and 95% of credibility intervals.

Results

Macroalgal and biofilm sources

Scatter plots of δ¹³C versus δ¹⁵N signatures (‰) of sources and grazers are presented in the different pCO₂ and temperature conditions in the winter (Figure A3-1) and in the summer (Figure A3-2). Among sources, *R. ardissoni* presented the most ¹³C-depleted values, both in winter (-35.3 ± 0.5‰, mean ± SE; H-pCO₂; T) and in summer conditions (-34.4 ± 0.1‰, H-pCO₂; T+3°C). *L. corallioides* exhibited δ¹³C range from -20.6 ± 0.4‰ (summer, H-pCO₂; T) to -19.2 ± 0.2‰ (summer, A-pCO₂; T), while *S. chordalis* δ¹³C extended from -25.5 ± 1.6‰ (winter, H-pCO₂; T) to -18.6 ± 0.4‰ (summer, A-pCO₂; T+3°C). δ¹³C varied from -24.6 ± 1.5‰ (winter, H-pCO₂; T) to -17.8 ± 0.6‰ (summer, A-pCO₂; T) for *Ulva* sp., and from -21.8 ± 1.1‰ (winter, H-pCO₂; T) to -18.9 ± 0.3‰ (summer, A-pCO₂; T+3°C) for the biofilm. The δ¹⁵N range of sources was narrower than for δ¹³C, both in the winter (4.3 ± 0.6 to 9.3 ± 0.8‰ for *Ulva* sp. and *R. ardissoni*, respectively) and in the summer (4.8 ± 0.4 to 9.9 ± 1.8‰ for biofilm and *Ulva* sp., respectively).

The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of sources showed high variability between pCO_2 and temperature conditions (Table A3-1). In *L. corallioides* a decrease in $\delta^{13}\text{C}$ signature was detected under high pCO_2 regardless of the season. In *S. chordalis*, the interactive effect of pCO_2 and temperature moderated the increase in $\delta^{13}\text{C}$ signature in the summer. Increased temperature and pCO_2 had a synergistic effect on *R. ardissoni*, reducing the $\delta^{13}\text{C}$ signature. No significant effect of temperature and pCO_2 was detected on the biofilm. The $\delta^{15}\text{N}$ signatures exhibited also high variability among species. In the winter, the $\delta^{15}\text{N}$ of *L. corallioides* decreased under the combined effect of pCO_2 and temperature, while in the summer a decline in $\delta^{15}\text{N}$ was detected under high pCO_2 . *S. chordalis* $\delta^{15}\text{N}$ signature was not affected by increase pCO_2 and temperature. In *R. ardissoni* and biofilm, an increase in $\delta^{15}\text{N}$ was observed under elevated temperature and under the interactive effect of increased pCO_2 and temperature, respectively.

The C:N ratio of seaweeds were higher in the summer compared with winter conditions. They ranged between 2.6 (*Ulva* sp.; A- pCO_2 ; T+3°C) and 4.1 (*L. corallioides*; A- pCO_2 ; T) in the winter and between 6.2 (*R. ardissoni*; A- pCO_2 ; T) and 18.7 (*S. chordalis*; H- pCO_2 ; T+3°C) in the summer (Figure A3-3). No significant difference were observed between seaweed C:N ratios in the winter (ANOVA, $p=0.78$). In the summer differences in seaweed C:N ratios were detected (ANOVA, $p<0.001$) among all species (Tuckey test, $p<0.001$), except between *L. corallioides* and *R. ardissoni* (Tuckey test, $p=0.29$). The highest C:N ratios were found for *Ulva* sp. and *S. chordalis* under ambient condition. Under predicted conditions of pCO_2 and temperature, weak changes were observed in *Ulva* sp. C:N ratio, while that of *S. chordalis* increased.

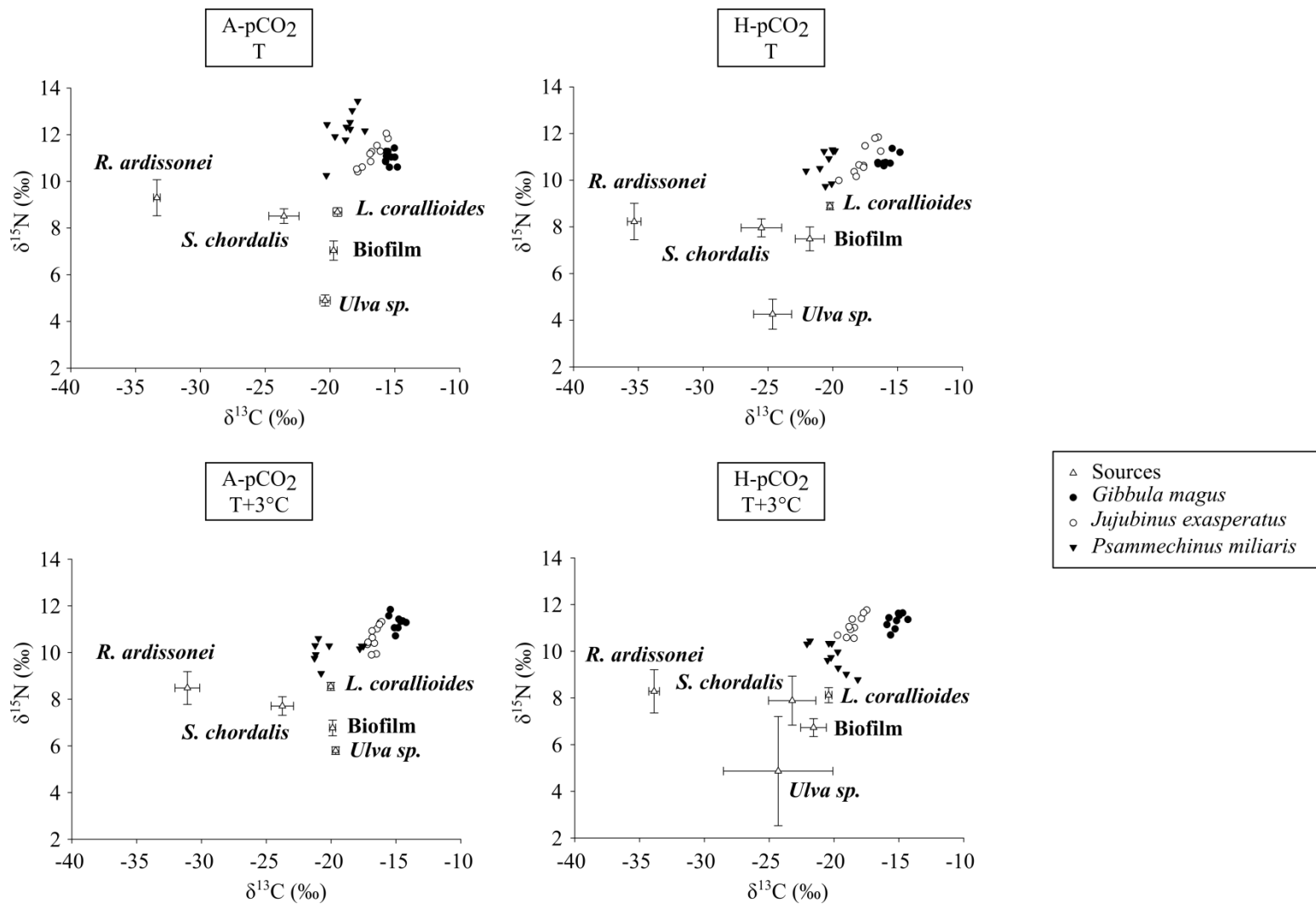


Figure A3-1. $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources (white triangle, mean \pm SE) and consumers maintained three months in the winter conditions at different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions

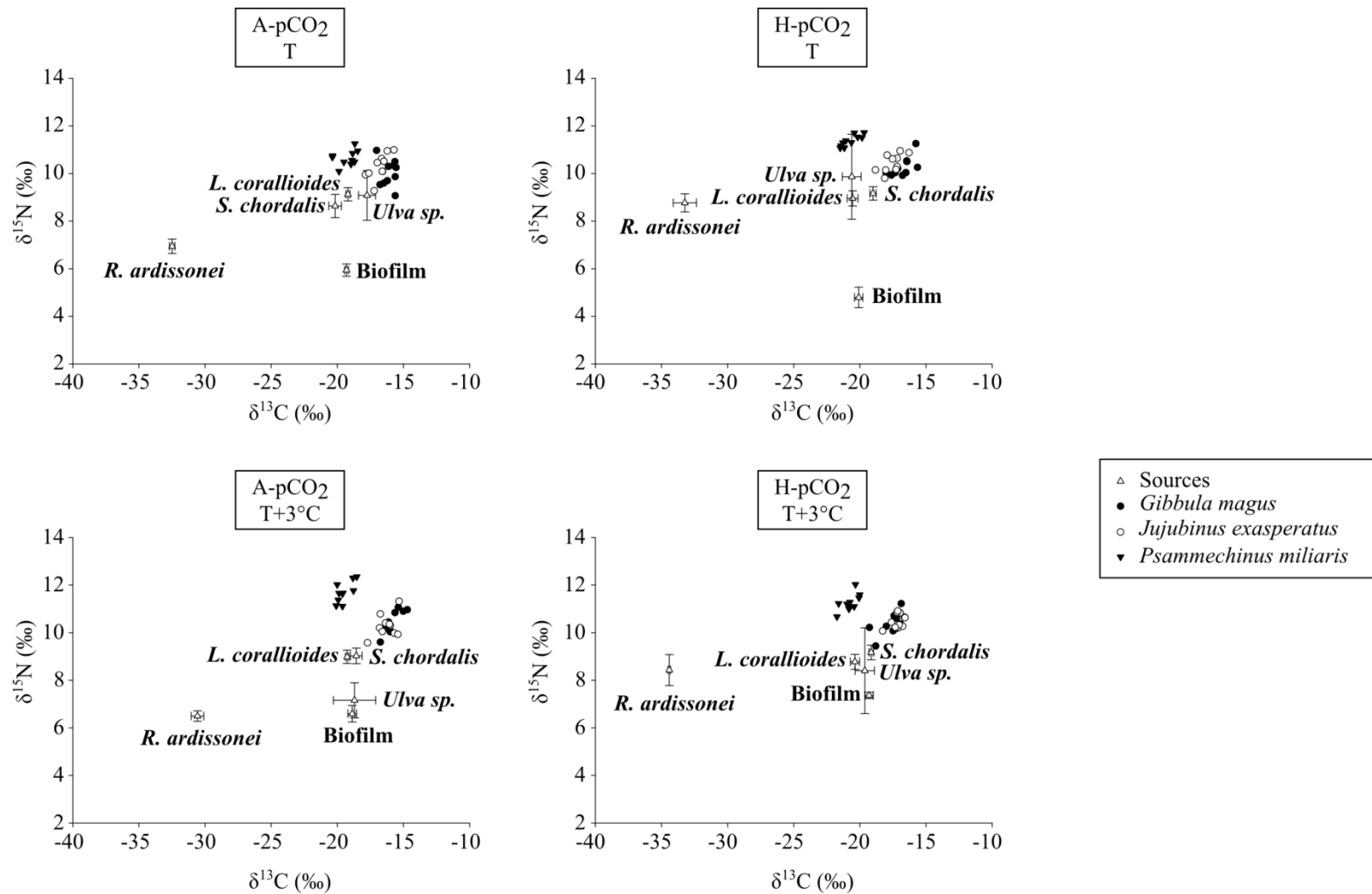


Figure A3-2. $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources (white triangle, mean \pm SE) and consumers maintained three months in the summer conditions at different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions

Table A3-1. Analysis of variance (ANOVA) results for the effect of temperature and pCO₂ on sources and grazers δ¹³C and δ¹⁵N at the end of the three-month long experiments. Degree of freedom = 1. ↗ = ¹³C or ¹⁵N increase; ↘ = ¹³C or ¹⁵N decrease. “NA” stands for non-applicable due to lack of sufficient replicates for statistical analyses.

			WINTER				SUMMER			
			δ ¹³ C (‰)		δ ¹⁵ N (‰)		δ ¹³ C (‰)		δ ¹⁵ N (‰)	
			F	p	F	p	F	p	F	p
SOURCES	<i>Lithothamnion corallioides</i> n = 5	T	3.5	0.078	21.0	<0.001	3.4	0.083	3.9	0.07
		pCO ₂	5.5	0.033 ↘	0.6	0.43	204.4	<0.001	21.5	<0.001
		pCO ₂ x T	0.0	0.86	19.2	<0.001	0.0	0.91	0.0	0.90
	<i>Solieria chordalis</i> n = 3	T					15.7	0.004	2.5	0.15
		pCO ₂		NA		NA	0.1	0.82	5.0	0.056
		pCO ₂ x T					16.7	0.004	4.1	0.077
	<i>Rhodymenia ardissoni</i> n = 3	T					39.3	<0.001	0.02	0.89
		pCO ₂		NA		NA	281.7	<0.001	114.0	<0.001
		pCO ₂ x T					56.6	<0.001	2.2	0.18
	Biofilm n = 3	T					4.5	0.07	26.5	<0.001
		pCO ₂		NA		NA	4.3	0.07	0.4	0.56
		pCO ₂ x T					0.4	0.57	9.4	0.015
GRAZERS	<i>Gibbula magus</i> n = 10	T	8.0	0.007 ↗	11.4	0.002	1.6	0.22	2.9	0.10
		pCO ₂	1.0	0.32	0.2	0.62	29.6	<0.001	0.4	0.51
		pCO ₂ x T	0.1	0.71	9.0	0.005	5.7	0.023	1.1	0.31
	<i>Jujubinus exasperatus</i> n = 10	T	43.9	<0.001	12.4	0.001 ↘	4.4	0.044 ↗	0.01	0.91
		pCO ₂	0.1	0.72	0.0	0.88	16.4	<0.001	1.5	0.23
		pCO ₂ x T	11.4	0.002	0.1	0.71	0.2	0.66	0.02	0.88
	<i>Psammechinus miliaris</i> n = 10	T	23.4	<0.001	4.9	0.033	0.4	0.53	18.4	<0.001
		pCO ₂	10.5	0.003 ↘	0.7	0.40	46.1	<0.001	1.7	0.20
		pCO ₂ x T	0.0	0.89	19.3	<0.001	0.2	0.65	28.1	<0.001

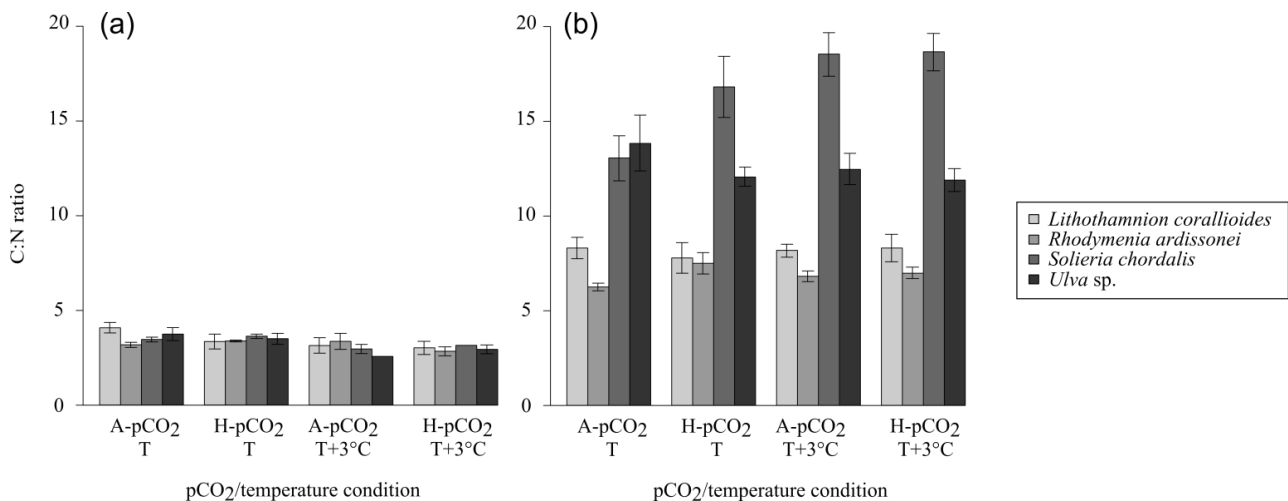


Figure A3-3. Mean values (\pm SE) of C:N ratios of fleshy algal sources in the different pCO₂ and temperature conditions in the winter (a) and the summer (b).

Gastropods and urchins grazers

The $\delta^{13}\text{C}$ pattern of consumers was close for *G. magus* and *J. exasperatus* (Figures A3-1; A3-2). Their $\delta^{13}\text{C}$ ratios ranged from -19.5 (winter, A-pCO₂; T) to -14.5‰ (winter, H-pCO₂; T+3°C) and from -19.5 (winter, A-pCO₂; T+3°C) to -14.2‰ (winter, A-pCO₂; T), respectively. For *P. miliaris*, the $\delta^{13}\text{C}$ varied from -22.1 (winter, A-pCO₂; T+3°C) to -14.2‰ (winter, A-pCO₂; T). As for the sources, the $\delta^{15}\text{N}$ range of the grazers was narrower than for $\delta^{13}\text{C}$. The $\delta^{15}\text{N}$ values extended from 9.1 (summer, A-pCO₂; T) to 12.8‰ (winter, A-pCO₂; T) for *G. magus*, from 9.3 (summer, A-pCO₂; T) to 12.1‰ (winter, H-pCO₂; T) for *J. exasperatus* and from 9.1 (winter, H-pCO₂; T+3°C) to 13.4‰ (winter, H-pCO₂; T) for *P. miliaris*.

Both carbon and nitrogen isotope signatures were significantly affected by increased pCO₂ and temperature, excepted for gastropods $\delta^{15}\text{N}$ in the summer (Table A3-1). However the response was strongly variable between grazer species and between seasons. *G. magus* exhibited a significant ¹³C enrichment in the winter under elevated temperature, while a ¹³C depletion was observed in the summer under the combine effect of pCO₂ and temperature. The $\delta^{15}\text{N}$ ratio of *G. magus* was only affected by the interaction of pCO₂ and temperature in the winter. A ¹³C enrichment was observed in *J. exasperatus* under elevated temperature in the summer, as well as a ¹³C depletion under high pCO₂. In the winter, the ¹³C depletion under elevated temperature was moderated by the interaction with pCO₂. Increased temperature significantly reduced *J. exasperatus* $\delta^{15}\text{N}$ in the winter, while no temperature or pCO₂ effect

was observed in the summer. In *P. miliaris*, a decline in ^{13}C was detected under high pCO_2 regardless of the season and under elevated temperature in the winter. The interaction between pCO_2 and temperature significantly affected $\delta^{15}\text{N}$ in the winter and the summer.

Based on Bayesian isotopic mixing models, great similarities were observed between *G. magus* and *J. exasperatus* diets (Figures A3-4; A3-5). In the winter, *L. corallioides* showed the highest contribution to the gastropods diet, reaching about 50 (under ambient temperature) to 75% (A- pCO_2 ; T+3°C) in *G. magus* and 45 (H- pCO_2 ; T) to 80% in *J. exasperatus* (H- pCO_2 ; T+3°C). The contribution of fleshy algae and biofilm rarely exceeded 20%. In the summer, the biofilm was the dominant food source for the gastropods under ambient and future conditions of temperature and pCO_2 (A- pCO_2 ; T and H- pCO_2 ; T+3°C, respectively). When considered alone, high pCO_2 increased the contribution of *S. chordalis* until 35% in *G. magus* and 45% in *J. exasperatus* (H- pCO_2 ; T). In both *G. magus* and *J. exasperatus*, the contribution of *Ulva* sp. and *S. chordalis* reached about 30% and 20%, respectively when increased temperature was considered alone (A- pCO_2 ; T+3°C). The fleshy alga *R. ardissoni* was little consumed, regardless of the pCO_2 and temperature condition and the season.

R. ardissoni contributed a little part of *P. miliaris* diet regardless of the pCO_2 and temperature condition and the season (Figures A3-4; A3-5). Urchins diet was dominated by *L. corallioides* in the winter, reaching about 60% (under elevated temperature conditions) and 85% (under ambient temperature conditions). In the summer, the contribution of *L. corallioides* remained constant about 30 to 40%. However, the contribution of epiphytic fleshy algae was more variable. Under ambient temperature and pCO_2 conditions, *L. corallioides* slightly dominated the diet, while the biofilm, *Ulva* sp. and *S. chordalis* represented about 15, 20 and 25% of the diet, respectively. The contribution of *S. chordalis* was higher under predicted conditions of temperature and pCO_2 , reaching more than 40% under high pCO_2 conditions (H- pCO_2 ; T and H- pCO_2 ; T+3°C) and exceeding the contribution of *L. corallioides*.

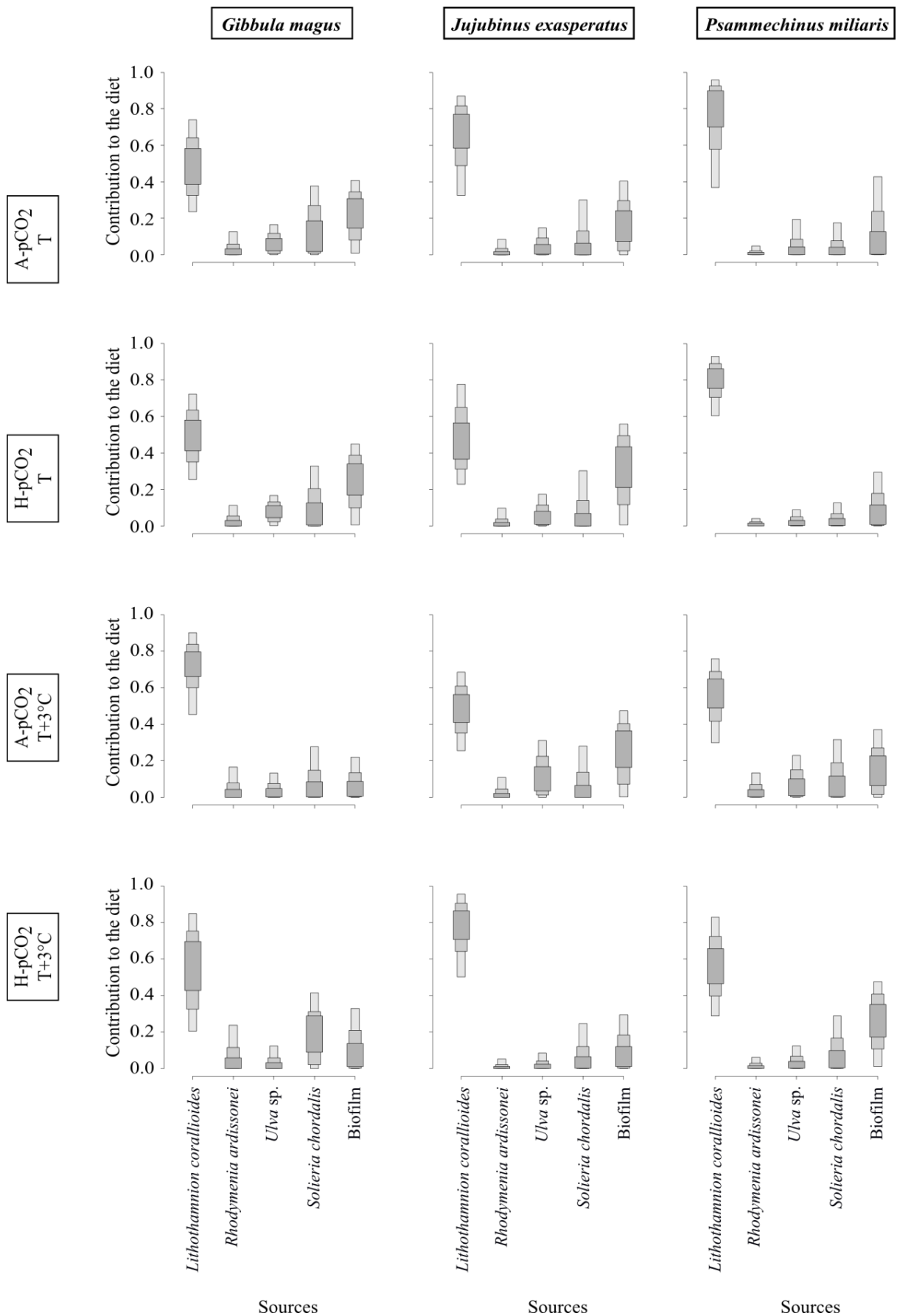


Figure A3-4. Contribution of seaweed sources in the winter based on isotopic mixing model output for *G. magus* (n = 10), *J. exasperatus* (n = 10) and *P. miliaris* (n = 10), in the different conditions of pCO₂/temperature. The boxplots represent probability densities for credibility intervals of 95% (lighter boxes), 75%, and 50% (darker boxes).

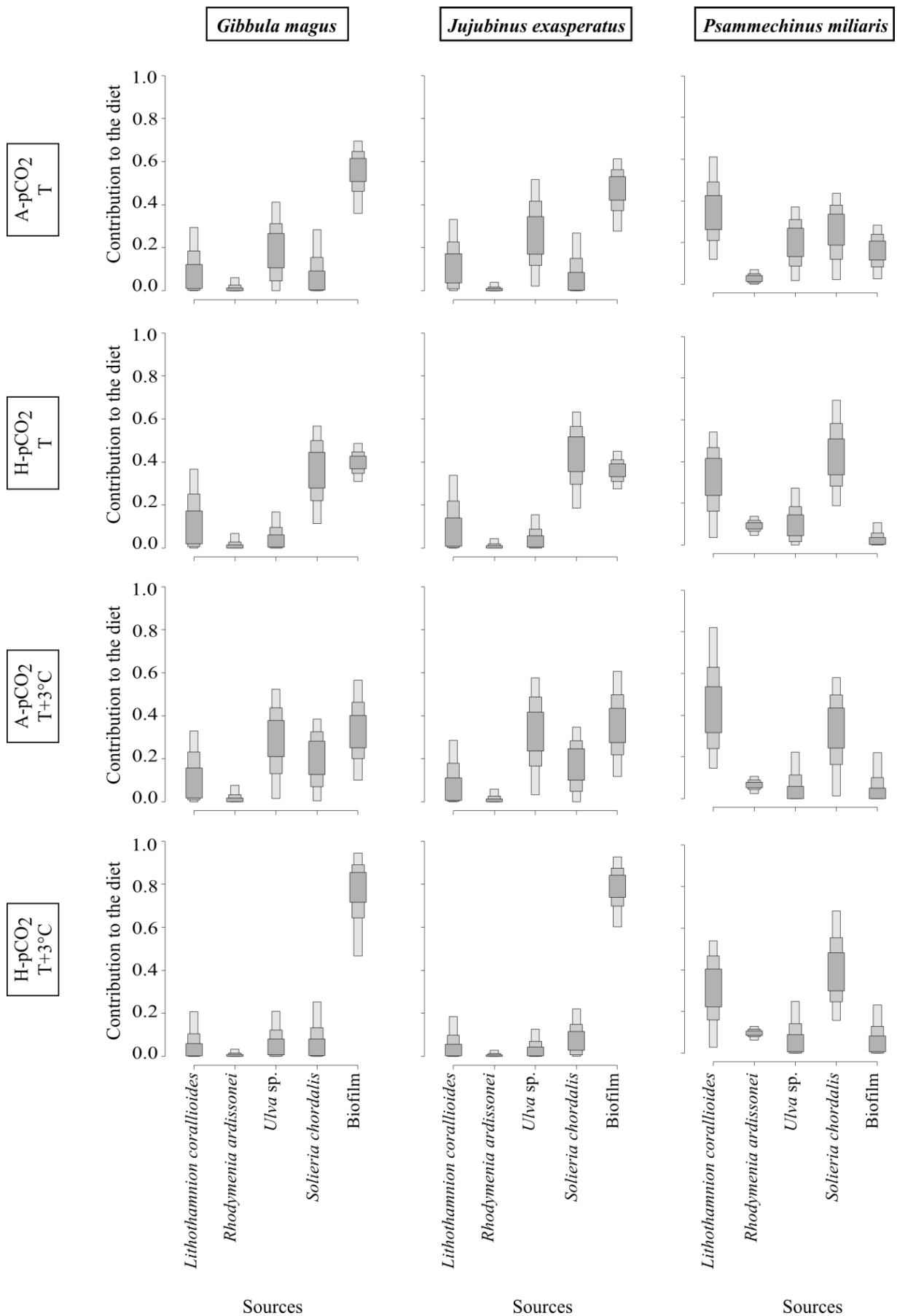


Figure A3-5. Contribution of seaweed sources in the summer based on isotopic mixing model output for *G. magus* (n = 10), *J. exasperatus* (n = 10) and *P. miliaris* (n = 10), in the different conditions of pCO₂/temperature. The boxplots represent probability densities for credibility intervals of 95% (lighter boxes), 75%, and 50% (darker boxes).

Discussion

Although stable isotopes have been widely used to characterize trophic structure and matter exchanges among organisms within marine ecosystems (McKechnie, 2004; Middelburg, 2014), their use to qualify shifts in trophic interactions within benthic communities in a context of climate change remains limited (Ricevuto *et al.*, 2015). In algal communities, grazers are key structuring elements, exerting a control on seaweed biomass and diversity (Lubchenco & Gaines, 1981; Guillou *et al.*, 2002). From this study, predicted ocean acidification and warming did not alter the trophic structure in the winter, while qualitative changes in grazers diet were found in the summer. Although food availability and quality may change with predicted change, grazers exhibited a feeding plasticity that may allow them to modulate their energy requirements and better cope with environmental changes. The direct impact of increased pCO₂ and temperature is likely to modify grazer metabolic activity and shift their trophic behavior.

This study suggests that most significant changes in the diet of the grazers considered in response to climate change occur in the summer, when seaweed biomass is the most important within maerl beds (Guillou *et al.*, 2002; Peña & Barbara, 2010). In the winter, the lower growth of epiphytic algae is likely to limit the food sources available for grazers. As the most abundant food source in the winter, *L. corallioides* had the highest contribution to grazers diet. In the summer, biofilm dominated gastropods diet under ambient conditions. This is consistent with the findings of Grall *et al.* (2006) and Peduzzi (1987), who revealed respectively that *G. magus* and *Jujubinus striatus* — taxonomically close of *J. exasperatus* — are generally considered as micrograzers. The urchin *P. miliaris* consumed preferentially *L. corallioides* in the summer under ambient conditions, although the fleshy algae *Ulva* sp. and *S. chordalis* and the biofilm contributed significantly to its diet. Therefore, food availability appeared as the main driver controlling grazers diet. The three grazer species examined in this study evidenced dietary plasticity to compensate for seasonal and spatial variation in food sources abundance and biomass that occur in natural ecosystems (Kanaya *et al.*, 2007; Jaschinski *et al.*, 2011).

The alga *S. chordalis* dominated urchins diet under high pCO₂ conditions in the summer. When considered separately, increased pCO₂ and temperature decreased the contribution of biofilm to gastropods diet in the summer and increased that of fleshy algae (except for *R. ardissoni*). However, when combined, acidification and warming enhanced the

contribution of biofilm to gastropods diet. The direct effect of climate change on algal metabolism (e.g. photosynthesis, calcification, growth; Koch *et al.*, 2013) and the indirect effects induced by shifts in interactions between algal species may considerably modify the structure and the composition of seaweed assemblages (Legrand *et al.*, under review ; Díez *et al.*, 2012; Short *et al.*, 2014). Several studies evidenced a higher sensitivity of organisms to climate change when food availability was reduced (Whiteley, 2011; Pansch *et al.*, 2014). Therefore, the ability of grazers to modulate their diet may compensate for changes in specific abundance and composition within macroalgal communities (Harley *et al.*, 2012). Moreover, the origin of the food has strong repercussions on grazers mineral incorporation and their vulnerability to climate change (Asnaghi *et al.*, 2013; 2014). Numerous marine invertebrates respond to environmental changes by shifting their physiology and energy budget (Melatunan *et al.*, 2011). There is evidence that predicted ocean acidification and warming will induce significant physiological costs for organisms and affect their general health, reproduction and metabolism (Wood *et al.*, 2008). Trade-off between physiological processes has already been recorded in the ophiuroid brittlestar *Amphiura filiformis* (Wood *et al.*, 2008) and the urchins *Hemicentrotus pulcherrimus* and *Echinometra mathaei* (Shirayama & Thornton, 2005) facing acidification. By shifting their diet, grazers may modulate energy inputs necessary to maintain their metabolic activity in relation to climate change.

Change in algal nutritional quality is also a critical factor controlling energy transfer between primary producers and grazers (Brett & Müller-Navarra, 1997; Norderhaug *et al.*, 2006). Predicted ocean acidification and warming may alter seaweed food quality through changes in C:N ratio (Van Alstyne *et al.*, 2009; Ober & Thornber, 2017), fatty acid composition (Rossoll *et al.*, 2012) and/or defense compounds (Arnold *et al.*, 2012), altering their consumption by grazers (Poore *et al.*, 2016). The relationship between feeding rate and food quality is well documented in benthic invertebrates, considering that optimal feeding rates can either increase or decrease with decreasing food quality (Phillips, 1984; Dade *et al.*, 1990; Willows, 1992). Interestingly, the present study shows that changes in pCO₂ and temperature do not necessarily lead to shifts in C:N ratio. Although increased temperature and pCO₂ may rise *S. chordalis* C:N ratio in the summer and decrease its palatability to grazers, these effects vary across algal species, as evidenced by Poore *et al.* (2016). Despite a higher C:N ratio than other species, *S. chordalis* contributed more to gastropods and urchins diet under elevated pCO₂ and temperature conditions than under ambient condition (except for the H-pCO₂; T+3°C in gastropods). Conversely, *R. ardissoni* was poorly consumed by the three

grazer species, despite a lower C:N ratio. Hence, from these results, considering differences in C:N ratio alone is not sufficient to explain the dietary shifts in grazers.

In calcareous algae, high carbonate content is known to act as a deterrent for grazers (Hay *et al.*, 1994; Campbell *et al.*, 2014). In *L. corallioides*, a decline in calcification rates has already been observed under high pCO₂ (Legrand *et al.*, under review). This may affect the structural integrity of *L. corallioides*, increasing algal palatability and herbivore feeding preferences (Ragazzola *et al.*, 2012). In juveniles of the sea urchin *Paracentrotus lividus*, Asnaghi *et al.* (2013) suggested that the uptake of carbonate from the diet is essential in modulating their response to ocean acidification. Despite the present results do not evidence a higher contribution of *L. corallioides* to grazers diet compared with other algae, stable isotopes measurements are not able to provide information on quantitative changes in algal consumption by grazers. The presence and amount of defense chemical compounds in algae is also likely to be critical in the response of marine communities to climate change (Duffy & Hay, 1990). In many macroalgae, tissue disruption by grazers transforms pre-formed metabolites into active defense compounds (Paul & Van Alstyne, 1992; Dethier *et al.*, 2001). Predicted changes in temperature and pCO₂ are likely to alter the synthesis of metabolite compounds and/or the capacity of seaweeds to induce defense against grazing (Weinberger *et al.*, 2011).

Finally, most grazers have the ability to consume the periphyton on seaweeds surfaces (Howard & Supplement, 1982; Russell *et al.*, 2013). Shifts in periphyton community composition and abundance (usually composed by diatoms, cyanobacteria and heterotrophic microorganisms) under elevated pCO₂ and temperature may also occur (Russell *et al.*, 2013), which may increase the consumption by the micrograzers *G. magus* and *J. exasperatus*.

Top-down control of primary producers is critical in structuring marine ecosystems. In conclusion, the present results suggest that predicted changes in pCO₂ and temperature will have complex effects on individual species and maerl bed communities. Increased pCO₂ and temperature did not alter the trophic structure in the winter, while some differences in the contribution of basal sources were found in the summer. Direct effects of climate change may alter algal metabolism and modify their abundance and biomass with an effect on their availability for grazers. Changes in their chemical composition and the synthesis of defense compounds may also affect their palatability for grazers. The grazer species investigated evidenced dietary plasticity for the different food sources, which may allow them to modulate

their energy requirements and better cope with environmental changes (Harley *et al.*, 2012; Ricevuto *et al.*, 2015).

In conclusion, differences between primary producers and grazers responses to ocean acidification and warming and shifts in top-down control may considerably restructure maerl beds trophic structure. In line with this study, further investigations should be performed to better understand the impact of climate change on trophic links within multi-specific assemblages. In addition with the use of stable isotopes, future studies should also consider grazer and algal metabolism, grazer food preference and seaweed food quality.

4. Impact du réchauffement des océans sur les flux de transfert en carbone et en azote entre une algue (*S. chordalis*) et un brouteur (*P. miliaris*) (Article n°4)

L'utilisation des isotopes stables naturels apparaît ainsi comme un outil efficace pour mettre en évidence des changements qualitatifs au sein de la structure trophique des communautés marines. Certaines études ont également mis en place et développé des méthodes basées sur les isotopes stables, cherchant à quantifier des flux trophiques d'une source vers un consommateur. Cette approche est cependant restée concentrée sur les transferts trophiques en carbone ou en azote au sein de communautés planctoniques (de Kluijver *et al.*, 2012 ; Leroy *et al.*, 2012a ; Leroy *et al.*, 2012b) ou entre des microalgues/bactéries et des brouteurs benthiques (Herman *et al.*, 2000 ; Middelburg *et al.*, 2000 ; Moens *et al.*, 2002 ; Pascal *et al.*, 2008)

L'enrichissement en isotopes stables offre également des perspectives intéressantes afin de quantifier l'impact du changement climatique sur les flux de transfert d'un producteur primaire vers un consommateur. A travers une étude en mésocosmes, de Kluijver *et al.* (2013) ont relevé un effet de l'acidification des océans sur les flux de carbone au sein d'une communauté planctonique.

Dans ce contexte, l'article n°4 a pour objectif d'évaluer l'impact de la température sur les flux de transfert trophique en carbone et en azote entre deux espèces majeures des bancs de maërl : l'algue rouge *S. chordalis* et l'oursin *P. miliaris* (Guillou *et al.*, 2002 ; Peña *et al.*, 2014a). Pour la première fois, un double marquage ^{13}C et ^{15}N a été réalisé sur une macroalgue afin de comparer les variations de flux trophiques en carbone et en azote chez un brouteur selon la température (Figure 19A). A travers une approche en mésocosme, des individus de *P. miliaris* ont été maintenus un mois à 17°C (température estivale moyenne actuelle en rade de Brest) et 20°C (température estivale maximale, figure 19B) et alimentés avec des thalles de *S. chordalis* marqués en ^{13}C et ^{15}N .

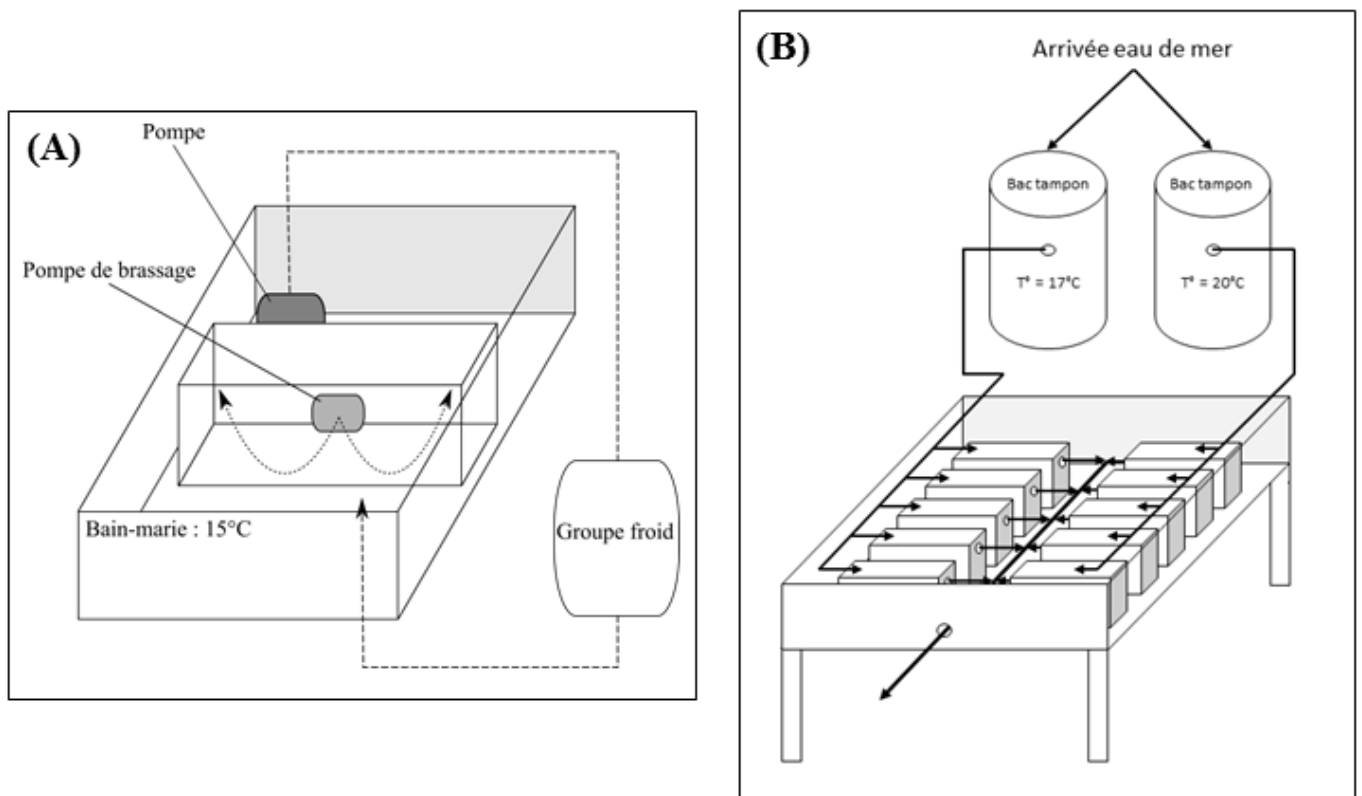


Figure 19. Schéma des dispositifs expérimentaux utilisés pour (A) l'enrichissement des thalles de *Solieria chordalis* en ^{13}C et en ^{15}N et (B) le maintien des oursins *Psammechinus miliaris* pendant un mois en condition de température estivale moyenne en rade de Brest (17°C) en condition de température élevée (20°C).

Article n°4

Effect of temperature on an alga-grazer trophic interaction: a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling experiment

Erwann LEGRAND^{1,2}, Sophie MARTIN^{1,2}, Cédric LEROUX^{1,3}, Pascal RIERA^{1,2}

¹Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Station Biologique, Place Georges Teissier,
29688 Roscoff Cedex, France

²CNRS, UMR7144, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex,
France

³CNRS, FR2424, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France

Soumis dans

Marine Ecology

Abstract

In this study, we examined the impact of temperature on the carbon and nitrogen trophic transfers from a macroalga to a macro-grazer by the use of dual ^{13}C - and ^{15}N -labeling. Using an experimental approach in mesocosm, individuals of the urchin *Psammechinus miliaris* were maintained one month at 17°C (mean summer temperature in the Bay of Brest) and 20°C (maximal summer temperature) and fed with ^{13}C - and ^{15}N -labelled *Solieria chordalis*. The results showed that urchins' ^{13}C uptake was $0.30 \mu\text{g}^{13}\text{C g DW}^{-1}$ at 17°C and $0.14 \mu\text{g}^{13}\text{C g DW}^{-1}$ at 20°C at the end of the experiment. This negative effect of temperature increase may be attributed to a decrease in metabolic activity at 20°C, involving lower feeding and/or respiration rates. Conversely, no significant effect of temperature was detected on ^{15}N uptake. At the end of the experiment, urchin's ^{15}N uptake was $0.04 \mu\text{g}^{15}\text{N g DW}^{-1}$ at 17°C and $0.03 \mu\text{g}^{15}\text{N g DW}^{-1}$ at 20°C. This suggests that temperature variation may affect differently carbon and nitrogen trophic fluxes. The use of dual isotope labeling offers interesting prospects and needs to be further deepened in order to better understand trophic interactions in marine communities, for instance in a context of climate change.

Introduction

Temperature is one of the most important environmental factors affecting biological processes in marine ectothermic species (Nguyen *et al.*, 2011; Zuo *et al.*, 2012; Uthicke *et al.*, 2014). Among physiological processes, several studies demonstrated the influence of temperature on feeding rates (Thomas *et al.*, 2000; Gooding *et al.*, 2009; Frey & Gagnon, 2015). However, the response in terms of assimilation rates remains poorly documented, despite the importance of this process in species ecophysiology. In natural ecosystems, urchins are considered as strong drivers of community structure, mainly attributed to their ability to control macroalgal biomass (Steneck, 2013). Within maerl beds of the Bay of Brest (Britany, France), the purple-tipped sea urchin *Psammechinus miliaris* Müller, 1771 can reach high densities and is known to be a major factor regulating macroalgal biomass (Guillou *et al.*, 2002).

In this context, the present study aims to investigate whether temperature could influence carbon and nitrogen assimilation in a grazer fed on macroalgae. Previous studies have already evidenced the usefulness of stable isotopes labeling to quantify the importance of microalgal or bacterial production as food actually assimilated by grazers (Herman *et al.*, 2000; Middelburg *et al.*, 2000; Leroy *et al.*, 2012b). However, studies using dual stable isotope labeling (^{13}C , ^{15}N) to examine trophic transfers from macroalgae to macro-grazers under the influence of environmental factors are still lacking.

The aim of the present study was to experimentally examine carbon and nitrogen trophic transfers from the red seaweed *Solieria chordalis* J.Agardh, 1842 to the urchin *P. miliaris* by the use of dual ^{13}C - and ^{15}N -labeling. In the Bay of Brest, the alga *S. chordalis* is abundant (Hily *et al.*, 1992) and reaches the highest biomass in the summer (Guillou *et al.*, 2002). Therefore, trophic transfers were investigated at 17°C (mean summer temperature, recorded by “Service d'Observation en Milieu Littoral”, SOMLIT) and 20°C (maximal summer temperature, (Martin *et al.*, 2007a). We were also interested in comparing responses of carbon and nitrogen trophic fluxes at each temperature.

Material and methods

Species collection

Individuals of *P. miliaris* were collected from a maerl bed in the bay of Brest, France (48°17'18N, 04°23'46W) in April 2016 using a naturalist's dredge (width: 1 m, height: 0.2 m,

net: 1.5 m long). Organisms were then transported in seawater tanks to the Roscoff Marine Station. To mitigate the stress experienced by the species during sampling and transport, organisms were maintained in open-flow aquaria pending experiments. Thalli of the seaweed *S. chordalis* were collected from maerl beds in the Bay of Brest (48°19'56N 04°19'56W) in early June 2016 and transported to the Roscoff Marine Station.

Experimental design

In May 2016, 36 *P. miliaris* individuals of medium size (26 mm \pm 3 mm) were randomly assigned to 10 15 L aquaria. In all aquaria, the temperature was gradually increased by 0.5°C per day during 4 days to reach 17°C, corresponding to the mean summer temperature in the Bay of Brest (SOMLIT). Then, in five aquaria, the temperature was increased again for 6 days to reach 20°C, the mean maximal summer temperature in the Bay of Brest (Martin *et al.*, 2007a). The temperature was controlled in two 100-L tanks, continuously supplied with filtered (5 μ m) open natural seawater, with a high water flow rate of 150 L h⁻¹ per tank. The temperature was maintained by an off line feedback system (IKS Aquastar, Karlsbad, Germany) that activated or stopped heaters, controlling the temperature in the tanks. Each 100-L tank provided seawater to five aquaria. During the experiment, temperature was at 17.2°C \pm 0.3°C and at 19.9°C \pm 0.2°C, according to the treatments (17 and 20°C). For each condition of temperature, urchins were starved 10 days before the feeding experiment, to empty their gut. During the experiment, the irradiance was 90-100 μ mol photons m⁻² s⁻¹, corresponding to the mean *in situ* summer irradiance at 5 m depth on maerl beds in the Bay of Brest (Martin *et al.*, 2006a). Above the aquaria, four 80 W fluorescent tubes (JBL Solar Ultra Marin Day, JBL Aquaria, Nelson, New Zealand) provided light under 14/10 h light/dark photoperiod.

Seaweed labeling

Thalli of *S. chordalis* were cleaned of epiphytes, rinsed with 0.7 μ m GF/F filtered seawater and placed in a 9 L aquarium in closed circuit. 5 L of filtered (0.7 μ m) seawater was added in the aquarium. A solution of ¹³C-HCO₃⁻ at 1g L⁻¹ was prepared from NaH¹³CO₃ (99 atom% ¹³C) and 1 L of filtered 0.7 μ m GF/F seawater. Similarly, a solution of ¹⁵N-NH₄ at 0.25 g L⁻¹ was prepared by diluting ¹⁵NH₄Cl (99 atom% ¹⁵N) in filtered seawater. During 7 days, seaweeds were fertilized with the solutions of NaH¹³CO₃ and ¹⁵NH₄Cl. Each day, 10 mL of a solution of phosphate (PO₄³⁻) at 1g L⁻¹ was also added to insure that P was not limiting.

A circulation pump ensured homogeneity in the aquarium. At the end of the labeling period, some thalli were rinsed with filtered seawater and immediately frozen at -20°C until isotope measurements. In order to provide sufficient food for urchins for the duration of the experiment, a second stock of *S. chordalis* was labeled after 8 days, following the same protocol.

Feeding experiment

For each condition of temperature, 3 urchins were collected at day 0 to measure the initial isotopic signature. Labeled thalli of *S. chordalis* from the same labeled stock were provided every two days to urchins of 8 aquaria (4 per condition) in an amount of 1 g of fresh weight per urchin. In one control aquarium per condition of temperature, urchins were fed with non-labeled thalli in the same proportions (1 g per urchin). After 6 days, one urchin was collected per aquarium. A second urchin was collected after 15 days and the last urchin after 30 days. Just before collection, urchins were starved during 48 h to allow the assimilation of ingested algae and to allow evacuation of their digestive content. All samples were immediately frozen at -20°C pending isotope measurement.

Isotope analysis

For each individual, the digestive system and calcareous structures were carefully removed under magnifying glass (Kamp & Witte, 2005). Urchin soft part tissues and algae were dried in an oven for 48 h at 60°C, ground to a fine powder. Subsamples were weighed into tin cups for isotope analyses. Stable isotopes ratios for carbon ($R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$) and nitrogen ($R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$) were determined using a CHN analyzer (ThermoFinnigan 1112 Series) interfaced with a mass spectrometer (ThermoFinnigan MAT Deltaplus) via a Conflow III open split interface.

Uptake of ${}^{13}\text{C}$ and ${}^{15}\text{N}$ by urchins

Carbon and nitrogen ratios were used to calculate δ -values (in ‰, Eq. 11):

$$\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3 \quad (\text{Eq. 11})$$

where X is ${}^{13}\text{C}$ or ${}^{15}\text{N}$. The samples were reported relative to international standards Pee Dee Belemnite (PDB) for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen.

Incorporation of ^{13}C or ^{15}N label in urchins was calculated as excess ^{13}C or ^{15}N , expressed in terms of specific uptake (i.e., $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{T30}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{T0}}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{T30}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{T0}}$) and total uptake (I), in accordance with previous studies (Herman *et al.*, 2000; Leroy *et al.*, 2012b). I corresponded to the product of excess ^{13}C or ^{15}N (E) and carbon and nitrogen biomass (B), respectively measured in the samples (Eq. 12):

$$I = E \times B \quad (\text{Eq. 12})$$

with I in $\mu\text{g}^{13}\text{C}$ or ^{15}N g DW^{-1} , B in μg C or N g DW^{-1} . E is calculated as the difference between the fraction ^{13}C or ^{15}N of the initial value (F_{T0}) and the final value (F_{T30}) (Eq. 13):

$$E = F_{\text{T30}} - F_{\text{T0}} \quad (\text{Eq. 13})$$

with $F = {}^{13}\text{C}/({}^{13}\text{C} + {}^{12}\text{C}) = R/(R + 1)$ for ^{13}C and $F = {}^{15}\text{N}/({}^{15}\text{N} + {}^{14}\text{N}) = R/(R + 1)$ for ^{15}N . The carbon and nitrogen isotopic ratios (R) were obtained from the measured $\delta^{13}\text{C}$ (Eq. 14) and $\delta^{15}\text{N}$ (Eq. 15) respectively, as :

$$R = (\delta^{13}\text{C}/1000 + 1) \times R_{\text{VPDB}} \quad (\text{Eq. 14})$$

with $R_{\text{VPDB}} = 0.0112372$, the Vienna Pee Dee Belemnite-limestone standard, and

$$R = (\delta^{15}\text{N}/1000 + 1) \times R_{\text{air N2}} \quad (\text{Eq. 15})$$

with $R_{\text{air N2}} = 0.0036765$, the atmospheric dinitrogen standard.

Carbon and nitrogen fluxes from algae to grazers were obtained from ^{13}C - and ^{15}N -fluxes, dividing $I^{13}\text{C}$ or $I^{15}\text{N}$ of urchins by $F^{13}\text{C}$ or $F^{15}\text{N}$ of the source.

Data analysis

All data were expressed as the mean \pm standard error. Statistical analysis was completed using the statistical software R 3.2.2 version (The R Foundation for Statistical Computing, 2015). After checking normality (Shapiro test), $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of labeled *S. chordalis* were compared between the beginning (0 day) and the end (8 days) using the one-

tailed Student's t test, on which Welch correction was applied due to unequal variances (null hypothesis: no difference in mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; alternative hypothesis: mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were higher in labeled *S. chordalis*). The differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between labeled and non-labeled urchins were examined using the one-tailed Student's t test (null hypothesis: no difference in mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; alternative hypothesis: mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were higher in urchins supplied with labeled *S. chordalis*). Due to unequal variances, Welch's approximate t was used.

The effect of temperature and time on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of urchins supplied with labeled *S. chordalis* were examined using the non-parametric Scheirer-Ray-Hare test, as assumptions of normality and homogeneity of variances (Bartlett test) were not met. Similarly, the Scheirer-Ray-Hare test was performed to examine the effect of increased temperature and time on urchin ^{13}C and ^{15}N uptake.

Results

After eight days, stocks of *S. chordalis* thalli were labeled at a level of $\delta^{13}\text{C} = 1152 \pm 106 \text{ ‰}$, ($n = 3$) and $2131 \pm 617 \text{ ‰}$, ($n = 3$), for stock 1 and 2, respectively. In comparison with non-labeled thalli ($\delta^{13}\text{C} = -17.6 \pm 0.4 \text{ ‰}$; $n = 3$; one-tailed Welch t-test, $df = 2$, $t = -11.0$, $p < 0.01$ and $t = -3.5$, $p < 0.05$, for stock 1 and 2, respectively). Similarly, labeled *S. chordalis* were significantly ^{15}N -enriched ($\delta^{15}\text{N} = 5191 \pm 701 \text{ ‰}$, $n = 3$ and $4604 \pm 319 \text{ ‰}$, $n = 3$, for stock 1 and 2, respectively) compared with non-labeled seaweeds ($\delta^{15}\text{N} = 16.2 \pm 0.3 \text{ ‰}$; $n = 3$; one-tailed Welch t-test, $df = 2$, $t = -7.4$, $p < 0.01$ and $t = -14.4$, $p < 0.01$, for stock 1 and 2, respectively), which is conform with stable isotopes labeling feeding experiments.

At the beginning of the experiment, *P. miliaris* exhibited initial $\delta^{13}\text{C}$ of $-17.2 \pm 0.7 \text{ ‰}$ ($n = 3$) and $-18.4 \pm 0.3 \text{ ‰}$ ($n = 3$) at 17°C and 20°C , respectively. In urchins supplied with labeled *S. chordalis*, $\delta^{13}\text{C}$ reached $941 \pm 203 \text{ ‰}$ ($n = 4$) at 17°C and $623 \pm 118 \text{ ‰}$ ($n = 4$) after 30 days (Fig.1a). This enrichment was significant compared with initial isotopic signatures at both 17°C ($\Delta\delta^{13}\text{C} = + 958 \text{ ‰}$; one-tailed Welch t-test, $df = 3$, $t = -4.7$, $p < 0.01$) and 20°C ($\Delta\delta^{13}\text{C} = + 641 \text{ ‰}$; one-tailed Welch t-test, $df = 3$, $t = -5.4$, $p < 0.01$). Throughout the experiment, higher $\delta^{13}\text{C}$ were observed at 17°C than 20°C , whereas no significant effect of the time was observed (Figure A4-1a; Table A4-1).

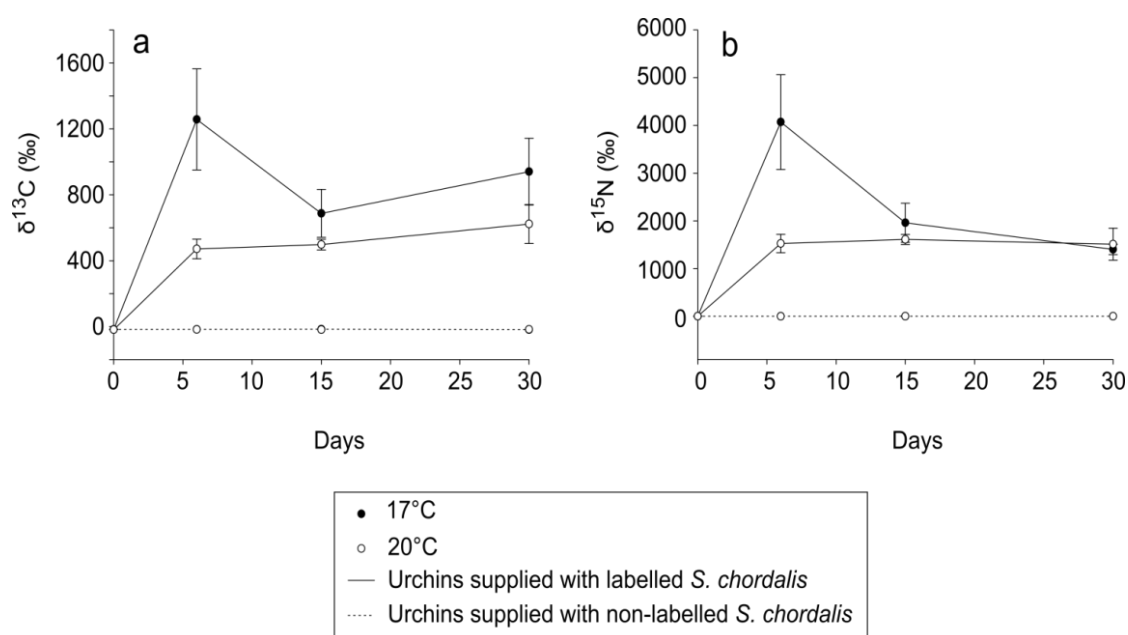


Figure A4-1. Variations of $\delta^{13}\text{C}$ (a) and $\delta^{15}\text{N}$ (b; mean \pm SE) in *P. miliaris* maintained 6, 15 and 30 days at 17°C (black dots) and 20°C (white dots) and supplied with labeled (full lines) and non-labeled (dotted lines) *S. chordalis* (n = 4)

Table A4-1. Results of Scheirer-Ray-Hare tests to assess the effect of temperature (17°C and 20°C) and time (day 6, 15 and 30) and their combined effect on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in *P. miliaris*, supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)

	df	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		H	p	H	p
Temperature	1	7.3	0.007**	1.2	0.27
Time	2	1.3	0.53	4.6	0.10
Temperature x Time	2	1.0	0.60	2.2	0.32

P. miliaris initial $\delta^{15}\text{N}$ were 5.3 ± 0.8 ‰ (n = 3) and 4.4 ± 0.3 ‰ (n = 3) at 17°C and 20°C, respectively. After 30 days, $\delta^{15}\text{N}$ in urchins supplied with labeled *S. chordalis* reached 1405 ± 109 ‰ (n = 4) at 17°C and 1514 ± 335 ‰ (n = 4) at 20°C (Figure A4-1b). The ^{15}N enrichment after 30 days was significant in comparison with initial isotopic values, at both 17°C ($\Delta\delta^{15}\text{N} = + 1399$ ‰; one-tailed Welch t-test, df = 3, t = -12.9, p < 0.001) and 20°C ($\Delta\delta^{15}\text{N} = + 1510$ ‰; one-tailed Welch t-test, df = 3, t = -4.5, p < 0.05) (Figure A4-1b). Temperature and time had no significant effect on urchins' $\delta^{15}\text{N}$ (Table A4-1).

At 17°C, mean ^{13}C specific uptake in urchins supplied with labeled *S. chordalis* ranged from $0.22 \mu\text{g}^{13}\text{C g DW}^{-1}$ (day 15) to $0.36 \mu\text{g}^{13}\text{C g DW}^{-1}$ (day 6) and reached $0.30 \mu\text{g}^{13}\text{C g DW}^{-1}$ after 30 days (Figure A4-2a). At 20°C, ^{13}C uptake extended from $0.14 \mu\text{g}^{13}\text{C g}$

DW⁻¹ (day 30) to 0.19 µg¹³C g DW⁻¹ (day 6). ¹³C uptake was significantly higher at 17°C than 20°C (Table A4-2), whereas no significant effect of time was evidenced (Table A4-2). *P. miliaris* supplied with labeled *S. chordalis* exhibited ¹⁵N specific uptake values from 0.04 µg¹⁵N g DW⁻¹ (day 30) to 0.11 µg¹⁵N g DW⁻¹ (day 6) at 17°C (Figure A4-2b). At 20°C, ¹⁵N uptake varied between 0.03 µg¹⁵N g DW⁻¹ (day 30) and 0.05 µg¹⁵N g DW⁻¹ (day 6). Temperature had no significant effect on ¹⁵N specific uptake in *P. miliaris*, whereas ¹⁵N uptake decreased significantly over time (Table A4-2).

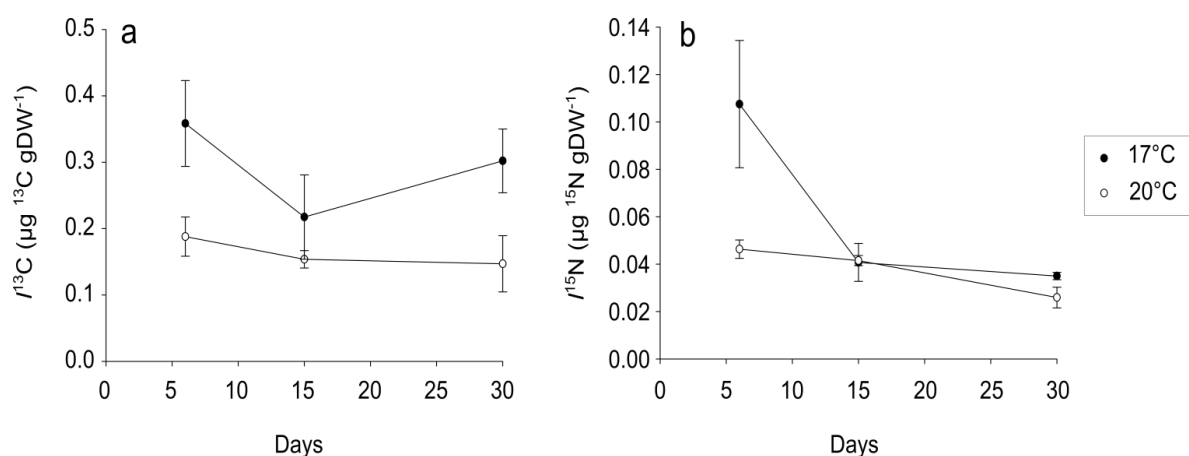


Figure A4-2. Variations of ¹³C (a) and ¹⁵N (b) uptake (I^{13C} and I^{15N} , respectively; mean \pm SE) in *P. miliaris* maintained 6, 15 and 30 days at 17°C (black dots) and 20°C (white dots) and supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)

Table A4-2. Results of Scheirer-Ray-Hare tests on the effect of temperature (17°C and 20°C) and time (day 6, 15 and 30) and their combined effect on ¹³C and ¹⁵N uptake (I^{13C} and I^{15N} , respectively) in *P. miliaris*, supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)

	df	I^{13C} µg ¹³ C g DW ⁻¹		I^{15N} µg ¹⁵ N g DW ⁻¹	
		H	p	H	p
Temperature	1	5.8	0.016*	0.74	0.39
Time	2	2.3	0.32	11.9	0.003**
Temperature x Time	2	1.0	0.62	1.5	0.47

Discussion

In this experiment, the urchin *P. miliaris* consumed substantially the alga *S. chordalis* at 17°C and 20°C. The gut transit time of *P. miliaris* vary according to the food source ingested (Bedford and Moore, 1985) and may reach 42 h in small individuals (Otero-Villanueva *et al.*, 2004). The present feeding experiment was performed during 30 days, which is sufficient to measure carbon and nitrogen assimilation rates in *P. miliaris*.

At 17°C, an increase in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ occurred during the first six days corresponding to an important ^{13}C and ^{15}N uptake. This may be supported by higher consumption of the labelled *S. chordalis* following the starving period that occurred before experiments, as recently observed by Rubilar *et al.* (2016). In addition, several studies related to echinoids underscored the link between feeding and others metabolic processes, such as respiration or excretion (Brockington & Peck, 2001; Carr & Bruno, 2013). These physiological processes can influence the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios. In particular, the increase in respiration rates induced by higher feeding likely contributed to the ^{13}C enrichment due to a preferential loss of ^{12}C (Rau *et al.*, 1983). Similarly, strong ^{15}N enrichment can be attributed to an increase in ^{15}N -depleted nitrogen excretion (Minagawa & Wada, 1984), under the form of urea (Basuyaux & Mathieu, 1999). At 20°C, although the food source was identical, the increase in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *P. miliaris* during the first six days was less pronounced as compared to 17°C. Hence, from the present study, the temperature appeared to play an important role in the trophic fluxes from algae to grazers, especially regarding carbon uptake.

^{13}C uptake was significantly higher at 17°C than 20°C throughout the experiment. At the end of the experiment, urchins supplied with labeled ^{13}C showed an assimilation of 10.1 ng ^{13}C g DW $^{-1}$ d $^{-1}$ and 4.9 ng ^{13}C g DW $^{-1}$ d $^{-1}$ at 17°C and 20°C, respectively. The effect of temperature increase on the ^{13}C uptake of *P. miliaris* appeared to significantly alter the total carbon uptake, since estimated total carbon fluxes after 30 days were 0.29 $\mu\text{g C g DW}^{-1}$ d $^{-1}$ at 17°C and 0.14 $\mu\text{g C g DW}^{-1}$ d $^{-1}$ at 20°C. These differences in carbon uptake observed between the two temperatures may be attributed to the higher metabolic activity at 17°C than 20°C, involving higher feeding and respiration rates. The metabolic decline at 20°C contrasts with the findings of several studies in diverse marine taxa (e.g., bivalves, gastropods, echinoderms), which showed higher feeding and respiration rates as the temperature increases (Cáceres-Puig *et al.*, 2007; Gooding *et al.*, 2009; Carr & Bruno, 2013; Noisette *et al.*, 2014). However, a previous experiment on the high-latitude urchin *Strongylocentrotus*

droebachiensis evidenced a decrease in feeding rates above 15°C, which is close to the maximal summer temperature (16°C, Frey & Gagnon, 2015). A similar response have been reported in the lobster *Jasus edwardsii*, for which feeding and respiratory rates were reduced above the upper thermal limit at 24°C (Thomas *et al.*, 2000).

Interestingly, ^{13}C and ^{15}N uptake responded differently during the experiment, because conversely to ^{13}C uptake, no effect of temperature increase was observed on ^{15}N uptake in *P. miliaris*. At the end of this feeding experiment, ^{15}N incorporation was 1.2 ng ^{15}N g DW $^{-1}$ d $^{-1}$ at 17°C and 0.8 ng ^{15}N g DW $^{-1}$ d $^{-1}$ at 20°C, which corresponded to estimated total nitrogen fluxes of 17.8 ng N g DW $^{-1}$ d $^{-1}$ and 13.2 ng N g DW $^{-1}$ d $^{-1}$, respectively. This suggests an effect of temperature increase on carbon and nitrogen stoichiometry in *P. miliaris*. Although heterotrophs are considered as more homeostatic than autotrophs (Persson *et al.*, 2010), several biological and environmental factors have been evidenced to influence stoichiometric homeostasis. Some studies showed that changes in elemental composition of food sources may induce imbalance in consumer elemental homeostasis (Malzahn & Boersma, 2012; Prado *et al.*, 2014). Moreover, in the bacteria *Pseudomonas fluorescens*, Chrzanowski & Grover (2008) demonstrated that temperature can influence the elemental content regardless to their resource nutrient content, which appears consistent with the present results. This imbalance in carbon and nitrogen fluxes in *P. miliaris* between 17°C and 20°C may have major implications for the physiological processes, such as growth and reproduction (Frost *et al.*, 2004; Heflin *et al.*, 2012)

It is important to note that in the present experiment, *S. chordalis* was labelled at a unique temperature. However, some researches evidenced that temperature increase may alter macroalgal palatability to grazers (Poore *et al.*, 2013; Poore *et al.*, 2016), through changes in nutritional qualities or levels of deterrent secondary metabolites (Staehr & Wernberg, 2009; Sudatti *et al.*, 2011). In this context, further labeling experiments should be conducted to examine the trophic transfer from macroalgae to grazers both maintained at different temperature. Otherwise, these results highlight that the quantitative estimation of the trophic transfers between the two first trophic levels should not be based solely on carbon fluxes as it is often the case. In fact, the use of dual labeling on a single source pointed out that the increase in temperature may affect dietary interactions differently when considering the diverse components within a single food source.

In conclusion, this study evidences that temperature variation can significantly impact the carbon and/or nitrogen fluxes from a macroalga to a macroinvertebrate. Hence, the use of dual stable isotopes labeling shows promising prospects to test the influence of various environmental factors on major macroalgae-grazers trophic interactions within marine habitats, including their response to climate change. Further similar experimental studies should also couple stable isotopes data related to assimilated nutrients with other physiological processes associated with the feeding, such as ingestion, excretion or respiration.

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur les bancs de maërl

Réponse des assemblages issus de bancs de maërl face à l'acidification et au réchauffement des océans

En raison de leur importance écologique et économique, les bancs de maërl ont fait l'objet de nombreuses d'études, ayant pour objectif de mettre en évidence l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la physiologie des espèces ingénieuses d'algues calcaires (maërl ou rhodolithes) qui les composent (Martin & Hall-Spencer, 2016). Les effets, généralement négatifs, de l'acidification des océans mis en lumière à l'échelle spécifique sur différentes espèces de maërl (Büdenbender *et al.*, 2011 ; Noisette *et al.*, 2013a ; Noisette *et al.*, 2013b) doivent cependant être considérés avec précaution lorsqu'il s'agit d'étendre les conséquences à l'échelle communautaire (Hale *et al.*, 2011). En effet, bien que le changement climatique soit susceptible d'affecter directement chacune des espèces présentes au sein de la communauté, la première partie de cette thèse suggère l'importance des conséquences indirectes du changement climatique, liées à des modifications dans les interactions entre espèces au sein des assemblages. La variabilité saisonnière apparaît également comme un élément majeur à prendre en considération, compte-tenu de son influence sur l'intensité et la direction des réponses des espèces et des assemblages face au changement global.

a. Interactions entre macroalgues

Les bancs de maërl sont caractérisés par une importante diversité de macroalgues (Peña *et al.*, 2014a) et sont considérés comme des habitats très productifs. Ils sont le lieu de nombreuses interactions entre macroalgues calcaires et non calcaires, susceptibles d'être affectées par le changement climatique. Les résultats obtenus démontrent des changements de production primaire en été à l'échelle communautaire, allant le sens d'une altération de la structure des assemblages de macroalgues en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans. Certaines études suggèrent que la réponse physiologique des macroalgues à l'augmentation du CO₂ dissous dans l'eau de mer est étroitement liée aux mécanismes d'acquisition du carbone utilisés (Figure 20 ; Giordano *et al.*, 2005 ; Cornwall *et al.*, 2017b). Les résultats indiquent que l'augmentation de la disponibilité en CO₂ dissous est susceptible

d'augmenter de manière globale la biomasse et la production primaire des algues non calcaires, bien que les réponses observées soient propres à chaque espèce (Koch *et al.*, 2013). Chez les algues calcaires corallinacées, un effet positif de l'augmentation de la température sur la photosynthèse a été mis en évidence dans plusieurs études (Martin *et al.*, 2013), tandis que les effets de l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ sont plus contrastés (Hofmann & Bischof, 2014). Dans le cadre de cette thèse, aucune influence de l'augmentation de la température ou de la $p\text{CO}_2$ n'a été constatée sur la production primaire de *L. corallioides*.

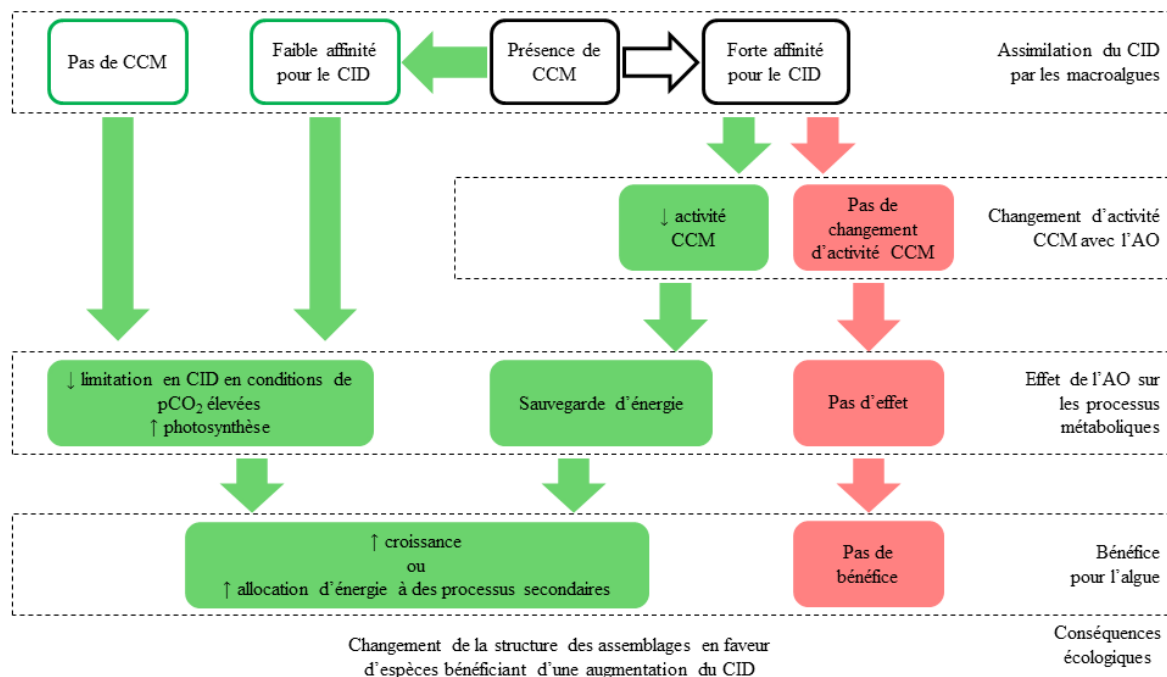


Figure 20. Réponse attendue des macroalgues face à l'acidification des océans en fonction des mécanismes de concentration du carbone (CCM) employés. Les CCM influent sur la physiologie des macroalgues en réponse à l'augmentation du CO_2 dans l'eau de mer. CID : carbone inorganique dissous ; ↓ = diminution ; ↑ = augmentation. Modifié d'après Cornwall *et al.* (2017b).

Différentes études ont mis en évidence un impact plus important de l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ sur les organismes marins lorsque celle-ci est combinée à l'augmentation de la température (Reynaud *et al.*, 2003 ; Anthony *et al.*, 2008 ; Martin & Gattuso, 2009 ; Rodolfo-Metalpa *et al.*, 2010). Cependant, les résultats obtenus dans cette partie démontrent que les effets de la $p\text{CO}_2$ et de la température sur la calcification des communautés de banc de maërl sont plus réduits lorsque ces facteurs sont combinés. Les effets de l'augmentation de la température et de la $p\text{CO}_2$ sur la précipitation de CaCO_3 à l'échelle communautaire

apparaissent étroitement liés à la réponse du maërl vivant. Bien que certaines études aient démontré l'influence positive de la température sur la calcification des algues corallinacées, celles-ci présentent une forte sensibilité face à l'acidification des océans (Hofmann & Bischof, 2014). Leur vulnérabilité est attribuée à la composition de leur squelette calcaire, riche en calcite magnésienne (Morse *et al.*, 2006). Les résultats obtenus indiquent que l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ affecte négativement la calcification à l'obscurité de *L. corallioides*. De plus, cet impact négatif de l'acidification pourrait être exacerbé en présence d'épiphytes, dont la respiration à l'obscurité diminuerait le pH et, par conséquent, la précipitation des carbonates par les algues calcaires (Andersson *et al.*, 2009 ; Cornwall *et al.*, 2013a). À la lumière, certaines études ont démontré qu'un développement modéré des communautés de macroalgues non calcaires réduit l'impact de l'acidification des océans sur la calcification des algues calcaires en diminuant la concentration en CO_2 dans l'eau de mer (Semesi *et al.*, 2009 ; Short *et al.*, 2014). D'autres études ont, cependant, démontré qu'une croissance trop importante d'algues épiphytes aurait pour effet d'ombrager algues corallinacées, réduisant leurs taux de calcification nette (Garrabou & Ballesteros, 2000 ; Martin & Gattuso, 2009). Cette dernière hypothèse est en accord avec les résultats obtenus dans l'article n°1, étant donné le déclin de la calcification à la lumière des assemblages observé en conditions élevées de $p\text{CO}_2$ et en présence de biomasses importantes en algues épiphytes. Ainsi, le maërl épiphyté serait négativement impacté (1) par l'effet direct de l'acidification des océans sur les taux de calcification (2) par les effets indirects liés à des changements dans la dynamique de compétition avec les algues non calcaires épiphytes (Kuffner *et al.*, 2008). Cependant, l'influence de l'augmentation de la biomasse en épiphytes sur le maërl reste difficile à généraliser compte-tenu de la diversité des macroalgues non calcaires présentes sur les bancs de maërl et de la diversité potentielle de leurs réponses physiologiques (Koch *et al.*, 2013 ; Peña *et al.*, 2014a).

b. Interactions entre brouteurs et macroalgues

Au sein des bancs de maërl, les herbivores possèdent un rôle essentiel, exerçant notamment un contrôle sur la biomasse des macroalgues épiphytes (Guillou *et al.*, 2002). Leur réponse face à l'acidification et au réchauffement des océans est donc essentielle à considérer afin de prévoir l'impact de ces changements à l'échelle des communautés benthiques. Les résultats obtenus indiquent de fortes différences dans l'alimentation des brouteurs entre les conditions hivernale et estivale. La disponibilité des sources apparaît comme un facteur

majeur influençant la réponse des herbivores face à l'acidification et au réchauffement des océans. En effet, la plus faible disponibilité des sources en hiver réduirait l'énergie disponible pour le maintien du métabolisme des herbivores en conditions de stress (Thomsen *et al.*, 2013; Pansch *et al.*, 2014), les rendant plus vulnérables.

Des changements qualitatifs nets ont été mis en évidence dans l'alimentation des brouteurs en lien avec les changements prévus pour la fin du siècle (Article n°3). Ces divergences dans la structure trophique des assemblages peuvent avoir plusieurs origines.

(1) Les effets directs de l'augmentation de la température et de la pCO₂ sur le métabolisme des algues (Koch *et al.*, 2013) et les conséquences indirectes liées à des modifications dans les interactions entre les espèces d'algues sont susceptibles de modifier la structure et la composition des assemblages de macroalgues (Article n°1 ; Díez *et al.*, 2012 ; Short *et al.*, 2014). Les herbivores seraient ainsi amenés à modifier leur régime alimentaire afin de faire face aux changements d'abondance et de composition spécifiques de leurs sources et ainsi moduler leurs apports énergétiques (Melatunan *et al.*, 2011 ; Harley *et al.*, 2012).

(2) L'augmentation de la température et de la pCO₂ est susceptible d'avoir un coût élevé dans le maintien de la physiologie des brouteurs (Articles n°1 et n°4 ; Wood *et al.*, 2008), modifiant la répartition de l'énergie entre les différentes fonctions métaboliques (Article n°1 et n°4 ; Garilli *et al.*, 2015). La réponse des herbivores face à l'acidification et au réchauffement des océans est, cependant, propre à chaque espèce, dépendant principalement de leur capacité à réguler leur équilibre acide-base (Miles *et al.*, 2007 ; Gutowska *et al.*, 2010). Alors que le métabolisme du gastéropode *G. magus* est peu affecté par les changements prévus pour la fin du siècle, celui de l'oursin *P. miliaris* est négativement impacté par l'augmentation de la température en été. Cet effet a été constaté sur les taux de respiration et d'excrétion, ainsi que sur les flux de transfert en carbone entre l'algue *S. chordalis* et l'oursin. Différentes études ont également mis en évidence l'influence du changement climatique sur les taux de consommation des herbivores (Thomas *et al.*, 2000 ; Carr & Bruno, 2013). Ces conséquences directes de l'augmentation de la température et de la pCO₂ sur la physiologie des brouteurs risqueraient ainsi d'altérer leur capacité à réguler la biomasse en épiphytes sur les bancs de maërl.

(3) Un changement de la qualité nutritionnelle des algues en lien avec les changements environnementaux prévus pourrait affecter les transferts énergétiques vers les brouteurs (Brett & Müller-Navarra, 1997 ; Norderhaug *et al.*, 2006). Différentes études suggèrent que la palatabilité des algues pourrait être modifiée *via* un changement dans leur ratio C :N (Article n°3 ; Van Alstyne *et al.*, 2009 ; Ober & Thornber, 2017), de leur composition en acides gras (Rossoll *et al.*, 2012) et/ou de la présence de composés de défense (Arnold *et al.*, 2012). Chez les algues calcaires, la calcification est généralement considérée comme une protection structurelle (Hay *et al.*, 1994). La diminution des taux de calcification mesurés chez le maërl risque ainsi d'affecter son intégrité structurelle, augmentant sa vulnérabilité face au broutage (Ragazzola *et al.*, 2012).

Enfin, en considérant les changements futurs attendus dans la structure des communautés de macroalgues au sein des bancs de maërl, la régulation de l'abondance des macroalgues épiphytes est essentielle. Le contrôle de la biomasse des épiphytes par les herbivores réduirait la pression de compétition subie par le maërl pour l'accès à la lumière et aux nutriments. L'activité de broutage par les herbivores aurait même pour effet de stimuler l'activité méristématique du maërl et, ainsi, sa production primaire et sa calcification (Article n°2). Toutefois, le broutage est susceptible d'altérer l'intégrité structurelle du maërl à travers le retrait d'une partie des cellules épithéliales de surface du maërl, exposant de façon plus importante les cellules calcifiées à l'environnement extérieur. Dans un contexte d'acidification des océans, ces cellules seraient ainsi plus sensibles à la dissolution, réduisant de manière importante les taux de calcification nette.

c. Interactions entre proies et prédateurs

Les effets de l'acidification et du réchauffement des océans sur les interactions entre proies et prédateurs, bien que n'ayant pas été étudiés dans cette thèse, risquent également d'affecter de manière importante la structure et le fonctionnement des communautés marines (Sanford, 1999 ; Zarnetske *et al.*, 2012), dont ceux des bancs de maërl. Ainsi, différentes études ont mis en évidence l'importance de la complexité structurelle des bancs de maërl, dont l'architecture fournit un abri à de nombreuses espèces d'invertébrés face à leurs prédateurs (Hall-Spencer *et al.*, 2003 ; Riosmena-Rodriguez *et al.*, 2016). Par conséquent, la diminution potentielle de l'abondance du maërl au détriment d'algues non calcaires risque d'altérer la fonction d'habitat exercée par les bancs de maërl et d'augmenter la vulnérabilité des proies face à leurs prédateurs.

Le changement global risque également d'affecter directement la physiologie des proies et des prédateurs, modifiant les mécanismes de défense/prédation mis en place (Figure 21 ; Kroeker *et al.*, 2014). Chez le gastéropode intertidal *Littorina littorea*, la diminution des défenses face à la prédation liée à l'acidification des océans induirait des modifications dans son comportement de fuite face aux prédateurs (Bibby *et al.*, 2007). Par ailleurs, la modification de traits comportementaux affecterait négativement les proies, qui passeraient alors moins de temps à s'alimenter, altérant leur croissance et leur reproduction (Preisser *et al.*, 2005 ; Railsback & Harvey, 2013). Différentes études suggèrent également que la diminution de la structure de taille des populations de proies (Talmage & Gobler, 2010 ; Gaylord *et al.*, 2011) ainsi que l'altération de leur contenu énergétique avec le changement global (Wood *et al.*, 2008) pourrait augmenter la pression de prédation (Amaral *et al.*, 2014 ; Sanford *et al.*, 2014). Appréhender les changements potentiels dans la dynamique des interactions entre proies et prédateurs s'avère donc essentiel afin d'avoir une vision plus précise de l'impact du changement global sur le fonctionnement des communautés associées aux bancs de maërl.

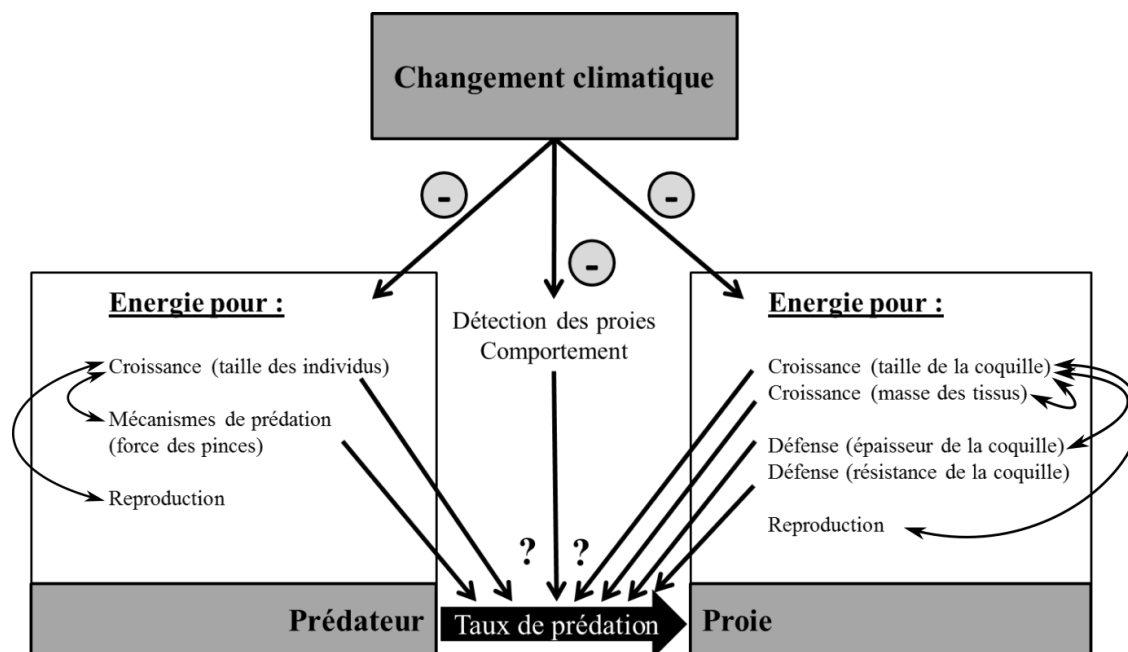


Figure 21. Modèle conceptuel présentant l'effet du changement climatique sur les relations entre proies et prédateurs. Les flèches à l'intérieur des compartiments symbolisent les changements potentiellement induits entre les mécanismes de défense/prédation, la croissance et la reproduction. Modifié d'après Kroeker *et al.*, (2014).

PARTIE 2

**Impact de l'acidification et du réchauffement des océans
sur une communauté associée aux cuvettes intertidales**

Partie II

Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur une communauté associée aux cuvettes intertidales

L'objectif de cette seconde partie est de fournir des éléments de compréhension quant à la réponse de communautés issues de milieux hypervariables, les cuvettes intertidales, face aux changements globaux. Dans un premier temps, un suivi saisonnier des paramètres physiques et chimiques des cuvettes (température, salinité, oxygène, pH, alcalinité totale, état de saturation des carbonates, nutriments) a été réalisé *in situ* sur un an au site du Bloscon, à Roscoff, afin de caractériser les variations naturelles subies par les communautés. Ce suivi annuel des paramètres physiques et chimiques a été complété par deux suivis journaliers, l'un en hiver et l'autre en été (**Article n°5**). Dans un second temps, le métabolisme d'une communauté issue de cuvettes intertidales a été étudié en réponse à l'acidification et au réchauffement des océans (**Article n°6**). Deux expérimentations de trois mois ont ainsi été réalisées en conditions ambiantes et futures de température et/ou de pCO₂, l'une en conditions hivernales de pH, température et lumière et l'autre en conditions estivales. L'alternance entre les phases d'immersion et d'émersion a également été reproduite afin de considérer la variabilité environnementale subie par les organismes de cuvettes. Pour chaque expérimentation, des assemblages expérimentaux ont été reconstitués à partir de l'algue calcaire géniculée, *Ellisolandia elongata*, de l'algue calcaire encroûtante, *Lithophyllum incrustans*, des trois espèces d'algues non-calcaires, *Chondrus crispus*, *Bifurcaria bifurcata* et *Ulva* sp., ainsi que des deux espèces de gastéropodes, *Patella ulyssiponensis* et *Gibbula pennanti*. Suite à ces trois mois d'expérimentation, le métabolisme (photosynthèse, respiration, calcification, excrétion) des espèces et de l'assemblage a été déterminé dans chaque traitement. Dans une dernière section, une comparaison a été réalisée entre le métabolisme des algues corallinacées en conditions d'immersion et d'émersion.

Plan de la partie II

Chapitre 1 : Contexte général sur les cuvettes intertidales

1. Le milieu intertidal
2. Menaces et impacts sur les communautés intertidales
3. Variabilité physique et chimique naturelle des cuvettes intertidales (Article n°5)
 - Article 5 : Legrand E., Riera P., Pouliquen L., Bohner O., Cariou T., Martin S. Ecological characterization of intertidal rock pools: seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters (**Soumis dans *Regional Studies in Marine Science***).

Chapitre 2 : Réponse d'une communauté de cuvette intertidale face à l'acidification et au réchauffement des océans

1. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur le métabolisme d'une communauté associée aux cuvettes intertidales (Article n°6)
 - Article 6 : Legrand E., Riera P., Bohner O., Coudret J., Schlicklin F., Derrien M., Martin S. Impact of ocean acidification and warming on the productivity of a rock pool community (**En preparation**)
2. Importance de l'alternance des phases d'émersion et d'immersion dans la réponse des espèces de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans.

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur une communauté de cuvette intertidale

1. Importance de la variabilité environnementale pour les communautés associées aux cuvettes intertidales
2. Réponse des assemblages issus de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans
3. Limites expérimentales

Chapitre 1 : Contexte général sur les cuvettes intertidales

1. Le milieu intertidal

Le terme intertidal caractérise la zone de balancement des marées, soit la partie du littoral soumise à une alternance de périodes d'immersion et d'exondation (Widdows & Brinsley, 2002). Au rythme semi-diurne des marées (2 marées en 24 h et 50 minutes) s'ajoute un cycle d'environ 14 jours correspondant à une succession des marées de vives eaux (coefficient de 70 à 120) et de mortes eaux (coefficient de 20 à 70). Aux équinoxes de printemps et d'automne, les marées de vives eaux sont particulièrement fortes en France, avec des coefficients compris entre 110 et 120. La zone intertidale se situe ainsi à l'interface entre le milieu terrestre et le milieu marin, sa limite haute étant définie par le niveau extrême des hautes mers de vives eaux et sa limite basse par le niveau extrême des basses mers de vives-eaux.

Les organismes vivant dans la zone intertidale sont soumis à une alternance de périodes d'immersion et d'émersion. En période d'émersion, les espèces colonisant les milieux rocheux intertidaux subissent un gradient de stress physiques et chimiques allant du bas vers le haut de l'estran. Ces stress comprennent la dessiccation, le stress thermique (du aux fortes chaleurs ou au gel), les fortes intensités lumineuses, le stress oxydatif (21 % d'oxygène dans l'air), le stress halin ainsi que les fortes variations de pH (Tomanek & Helmuth, 2002 ; Martínez *et al.*, 2012). Ces conditions physiques et chimiques amènent les espèces proche de leurs limites physiologiques (Fernández *et al.*, 2015), leur imposant la mise en place d'adaptations morphologiques (Little & Kitching, 1996 ; Alyakrinskaya, 2004), comportementales (Chelazzi *et al.*, 1988 ; Truchot, 1990) et physiologiques (Fretter & Graham, 1962 ; Mabeau & Kloareg, 1987) pour faire face aux conditions d'émersion. En plus de ces facteurs physiques et chimiques, les interactions biologiques (accès aux ressources, compétition, prédation) influencent fortement la distribution verticale des espèces (Figure 22 ; Little & Kitching, 1996).

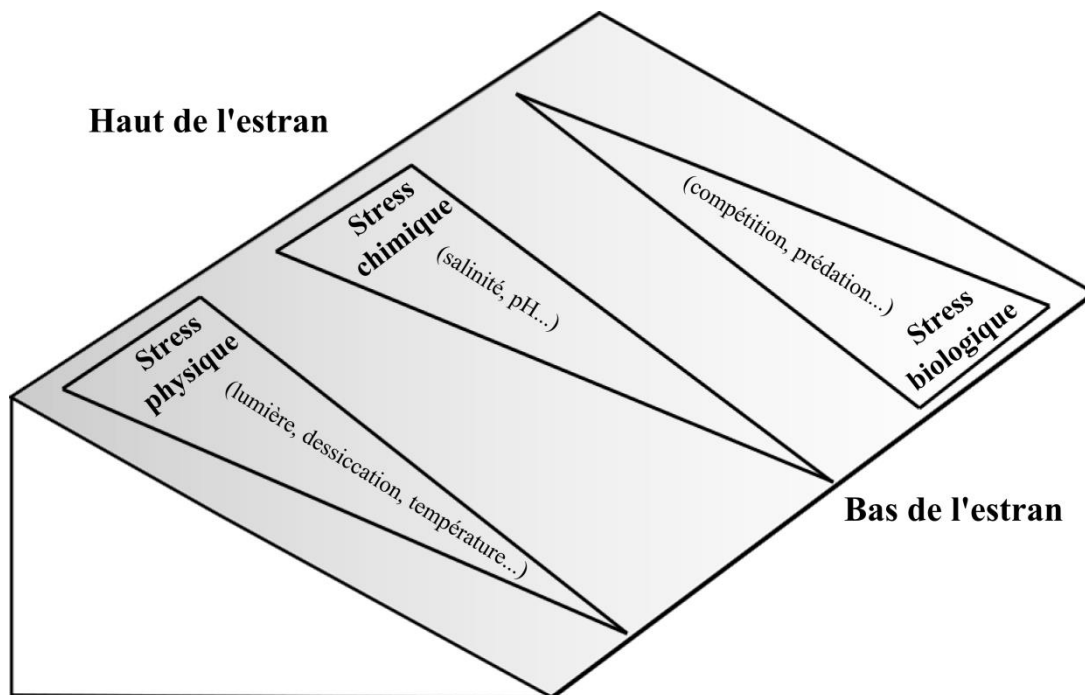


Figure 22. Schéma représentant les différents gradients de stress physique, chimique et biologique auxquels sont soumis les organismes intertidaux entre le haut et le bas de l'estran.

2. Menaces et impacts sur les communautés intertidales

Les estrans rocheux sont exposés à de nombreuses pressions d'origine anthropique, liées à la forte densité des activités humaines en milieu littoral. La plupart des menaces pesant sur les communautés intertidales reste localisée, comprenant, par exemple, l'apport d'intrants ou de contaminants issus des activités humaines et la récolte d'espèces consommées. La récolte intensive d'espèces commercialisées ainsi que l'eutrophisation sont, cependant, susceptibles d'avoir des répercussions à des échelles spatiales plus importantes (Paine, 1994 ; Thompson *et al.*, 2002).

L'introduction et l'invasion d'espèces non natives peu également aboutir à des conséquences dramatiques pour les communautés locales (Reise *et al.*, 1998 ; Grosholz *et al.*, 2000). Par exemple, il a été démontré que l'introduction de l'algue brune *Sargassum muticum* en Europe avait modifié la structure des assemblages d'algues natives au sein des cuvettes, aboutissant au déclin de certaines espèces comme *Bifurcaria bifurcata* (Critchley *et al.*, 1990 ; Viejo, 1997). L'augmentation de l'introduction d'espèces non indigènes attendue dans les prochaines décennies représente ainsi une menace majeure pour les habitats intertidaux (Thompson *et al.*, 2002).

Le changement climatique prévu pour la fin du siècle est susceptible d'affecter un certain nombre de variables environnementales, telles que la température de l'eau de mer et son pH, le niveau des océans et l'hydrodynamisme. Bien que ces changements risquent d'affecter la distribution géographique des organismes intertidaux, la présence d'adaptations morphologiques et physiologiques leur permettant de faire face à la variabilité physico-chimique naturelle qu'ils subissent est susceptible de réduire leur vulnérabilité face au changement climatique. Ainsi, appréhender les variations naturelles subies par les espèces et communautés intertidales s'avère nécessaire afin de comprendre leur réponse dans un contexte de changement global.

3. Variabilité physique et chimique naturelle des cuvettes intertidales (Article n°5)

Sur l'estran, les cuvettes caractérisent des dépressions dans la roche retenant l'eau de mer à marée basse. Compte-tenu des conditions environnementales extrêmes présentes sur le substrat émergé, les cuvettes représentent une zone d'habitat et de refuge pour de nombreuses espèces intertidales (Underwood & Jernakoff, 1984 ; Metaxas & Scheibling, 1993 ; Zander *et al.*, 1999). Elles représentent également une zone de reproduction et de nurserie pour de nombreuses espèces mobiles de poissons et de crustacés (Thompson *et al.*, 2002 ; Meager *et al.*, 2005). La diversité et l'abondance des espèces colonisant les cuvettes varient selon la taille de la cuvette, la hauteur sur l'estran et la complexité structurelle des cuvettes (Meager *et al.*, 2005). La structure des communautés faunistique et floristique des cuvettes dépend de nombreux facteurs abiotiques, tels que la température, la salinité, la disponibilité en oxygène, le pH et l'hydrodynamisme (Huggett & Griffiths, 1986 ; Martins *et al.*, 2007 ; Russell *et al.*, 2009).

Dans ce contexte, le suivi présenté dans l'article n°5 avait pour objectif de quantifier les variations diurnes et saisonnières de différents paramètres physico-chimiques – tels que la température, la salinité, la concentration en oxygène et en nutriments, le pH et la chimie des carbonates – ayant lieu naturellement au sein de cinq cuvettes médiolittorales du site du Bloscon, à Roscoff (Figure 23). Ce suivi avait également pour but d'évaluer l'importance des caractéristiques physiques des cuvettes (hauteur sur l'estran, surface, volume et profondeur) sur la variabilité physico-chimique. Chacune des cinq cuvettes étudiées était composée d'algues calcaires corallinacées, d'algues non calcaires et de leur faune associée (Figure 24). Les variations saisonnières ont été déterminées dans chaque cuvette à partir d'un suivi effectué *in situ* pendant 14 mois (janvier 2015 à mars 2016), toutes les deux semaines, lors

des marées de vives eaux, et en fin d'émersion. Pendant cette période, deux suivis journaliers ont été réalisés sur 24 h au sein de trois de ces cuvettes, un en été (3 septembre 2015) et l'autre en hiver (10 mars 2016).



Figure 23. Estran rocheux sur le site du Blosson à Roscoff, où a été réalisé le suivi des paramètres physiques et chimiques présenté dans l'article n°5.

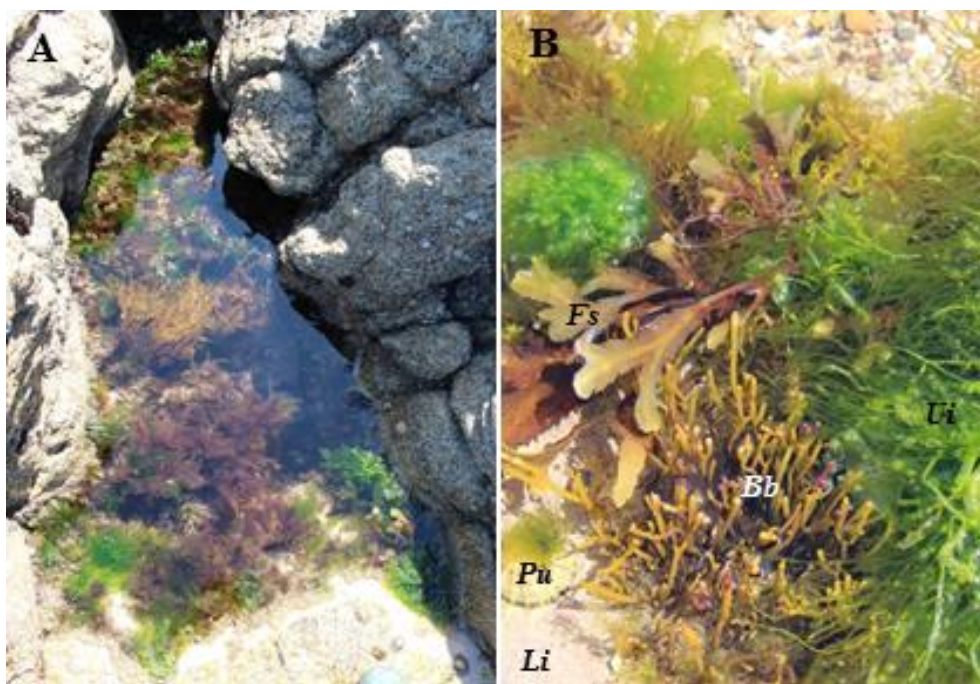


Figure 24. (A) Photographie d'une des cuvettes intertidales étudiées lors des suivis journalier et saisonnier et (B) exemple de communauté observée au sein des cuvettes, comprenant notamment des algues brunes (*Fucus serratus*, *Fs*, et *Bifurcaria bifurcata*, *Bb*), des algues vertes (*Ulva intestinalis*, *Ui*), des algues corallinacées (*Lithophyllum incrustans*, *Li*) et des herbivores (*Patella ulyssiponensis*, *Pu*).

Article n°5

**Ecological characterization of intertidal rock pools: seasonal
and diurnal monitoring of physico-chemical parameters**

Erwann Legrand^{1,2*}, Pascal Riera^{1,2}, Loïc Pouliquen^{1,2}, Olivier Bohner^{1,2}, Thierry Cariou^{1,3},
Sophie Martin^{1,2}

¹*Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Station Biologique, Place Georges Teissier,
29688 Roscoff Cedex, France*

²*CNRS, UMR7144, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France*

³*CNRS, FR2424, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France*

Soumis dans

Regional Studies in Marine Science

Abstract

Seasonal and diurnal variations in physico-chemical parameters were measured within mid-tidal rock pools on the north-western coast of Brittany, France. All rock pools were colonized by coralline algae, fleshy algae and associated fauna. The physico-chemical variability was examined through measurements of temperature, salinity, oxygen concentration, pH_T , total alkalinity and nutrient concentrations. Rock pool shore height and depth appeared as the main physical factors driving physico-chemical variations. Shallow upper shore rock pools exhibited the largest diurnal and seasonal fluctuations of temperature, oxygen concentration and pH_T . Conversely, deeper and lower shore rock pools experienced weaker variations, excepted for salinity and nutrient concentrations. The physico-chemical environment was likely to be strongly influenced by rock pool community composition, especially in summer when rock pools were colonized by dense canopy-forming algae. During the day-time emersion, photosynthesis increased oxygen concentration and pH_T but decreased nutrient concentrations in upper shore rock pools. The increase in rock pool pH_T provided an alkaline environment conducive to coralline algal calcification. Conversely, at night, upper shore rock pools presented a strong decrease in oxygen concentration and pH_T due to the high community respiration, increasing the dissolution in coralline algae. Therefore, rock pools are characterized by complex interactions between physical and chemical parameters and biological processes. Rock pools appear as suitable environments to examine the physiological processes set up by species to face natural variability, especially in a context of climate change.

Introduction

Intertidal communities are exposed to a dynamic environment influenced by tidal flooding (Widdows & Brinsley, 2002). Organisms living at the interface between land and sea are exposed to consecutive periods of emersion and immersion. During low tides, organisms undergo harsh environmental conditions characterized by high temperature variations and solar radiation, low humidity and windy conditions (Tomanek & Helmuth, 2002; Martínez *et al.*, 2012). These physical conditions take species close to their physiological thresholds (Fernández *et al.*, 2015), through a rapid desiccation and damages to photosynthetic and cellular components (Collén & Davison, 1999; Hoffman *et al.*, 2003).

On the sea shore, rock pools are patchy depressions which retain seawater during low tide. This intertidal marine environment acts as refuge for many intertidal species (Underwood & Jernakoff, 1984; Zander *et al.*, 1999), due to the lower amplitude of physico-chemical fluctuations compared with emerging substrate (Metaxas & Scheibling, 1993). However, physico-chemical variations within rock pools remain much greater than those of near-shore seawater (Morris & Taylor, 1983). Strong diurnal and seasonal variations in rock pools have been recorded for temperature, oxygen concentration, pH and salinity (Daniel & Boyden, 1975; Morris & Taylor, 1983). In addition to temporal variations, rock pool physico-chemical parameters are highly variable in space, depending mainly on the wave exposure and the shore height (Martins *et al.*, 2007; Firth *et al.*, 2013).

Rock pools are also characterized by strong interactions between physico-chemical parameters and biological processes (Underwood & Jernakoff, 1984; Benedetti-Cecchi *et al.*, 2000). In particular, species distribution and abundance are controlled by both abiotic factors (Truchot & Duhamel-Jouve, 1980; Huggett & Griffiths, 1986; Metaxas & Scheibling, 1993) and species interactions, such as herbivory, predation and competition (Metaxas & Scheibling, 1993). The high productivity observed in these habitats is mostly explained by the diversity of seaweeds (Araujo *et al.*, 2006) and invertebrates (Ganning, 1971) which develop in rock pools (Firth *et al.*, 2014).

In this context, the present study aims to (1) quantify diurnal and seasonal variations in multiple physico-chemical parameters which naturally occur within intertidal rock pools and (2) assess the importance of rock pool physical characteristics (e.g. shore height, surface, volume and depth) on the physico-chemical variability. Seasonal variations within rock pools were examined over a period of 14 months, during which two diurnal monitoring of

physicochemical parameters were carried out, one in the winter and one in the summer. Finally, the composition of the community present in each rock pool was examined in winter and summer to better understand the influence exerted by biotic factors on the physico-chemical variability.

Materials and methods

Seasonal monitoring

From January 2015 to March 2016, 5 rock pools were monitored every 2 weeks during spring tides under fair weather conditions. Rock pools were situated in a rocky shore at the Bloscon site in Roscoff, Brittany, France (48°43'28N 03°58'08W). Rock pools monitored were distributed at different heights above chart datum (C.D., Table A5-1) in the mid-tidal zone and were colonized by coralline algae, non calcareous algae and associated fauna. All selected rock pools were filled with seawater at each high tide and were isolated from the sea at each low tide. Selected rock pools presented different volumes and depth to assess relationships between physical structure, physico-chemical variability and assemblage composition. Measurements of temperature, dissolved oxygen concentration, pH_T (pH expressed on the total hydrogen ion concentration scale) and salinity were performed at different locations across of each rock pool, using a multimeter (HQ40D, Hach Lange, Ltd portable LDO).

Table A5-1. Physical characterization of the five rock pools monitored for seasonal variations at the Bloscon site in Roscoff (Brittany, France). Mean emersion duration was calculated from the water height obtained from the “Service Hydrographique et Océanique de la Marine (SHOM)”. Surface area is the surface of water measured at low tide from pictures. Min and max emersion duration were determined over January 2015 to March 2016.

Rock pool	Shore height (m)	Mean emersion duration (h)	Min emersion duration (h)	Max emersion duration (h)	Surface area (m ²)	Volume (L)	Maximum depth (cm)
1	6.4	7h40	7h01	10h13	2.58	294.3	23
2	6.2	7h20	6h51	9h22	0.54	63.1	25
3	5.8	6h40	6h33	8h02	0.79	175.5	31
4	4.9	5h30	5h25	5h47	0.57	87.5	32
5	4.4	4h40	3h55	5h23	1.16	234.7	46

All measurements and samples were made at the end of the emersion of rock pools, just before they were covered by the tide. Throughout the year, measurements were made at the same positions and depth in each rock pool and seawater was homogenised before each measurement. Seawater pH and temperature measurements were realized using a probe associated with a temperature sensor with an accuracy of 0.3°C and 0.02 pH units, respectively (PHC101, Hach Lange, IntelliCAL). The pH probe was calibrated using Tris/HCl and 2-aminopyridine/HCl buffers (Dickson *et al.*, 2007). Dissolved oxygen concentrations (mg L^{-1}) were measured with a luminescent dissolved oxygen probe (LDO101, Hach Lange, IntelliCAL) with an accuracy of 0.02 mg L^{-1} and converted to oxygen concentrations in $\mu\text{mol L}^{-1}$. Salinity was determined using a conductivity probe (CDC401, Hach Lange, IntelliCAL, accuracy of 0.1). Seawater samples were also taken in the rock pools for total alkalinity (A_T) measurements. 60 mL seawater samples for A_T analyses were filtered through 0.7 μm Whatman GF/F filters and poisoned with a mercuric chloride solution to prevent biological activity (Dickson *et al.*, 2007). A_T was determined by an open-cell titration on an automatic titrator (Titroline alpha, Schott SI Analytics, Mainz, Germany) according to the method developed by Dickson *et al.* (2007). A_T was calculated using a Gran function applied to pH values ranging from 3.5 to 3.0 (Dickson *et al.*, 2007) and corrected using standard reference material provided by Andrew G. Dickson (CRM Batch 111). Saturation state of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and saturation state of seawater with respect to calcite (Ω_{Ca}) were calculated from pH_T , A_T , temperature and salinity using the CO2SYS software (Lewis & Wallace, 1998), using constants from Mehrbach *et al.* (1973) refitted by Dickson & Millero (1987). Nitrite (NO_2^- , $\mu\text{mol L}^{-1}$), nitrate (NO_3^- , $\mu\text{mol L}^{-1}$), phosphate (PO_4^{3-} , $\mu\text{mol L}^{-1}$) and silicate (Si(OH)_4 , $\mu\text{mol L}^{-1}$) concentrations were monitored once a month. For NO_2^- , NO_3^- and PO_4^{3-} measurements, 60 mL of seawater was sampled and filtered through 0.7 μm Whatman GF/F filters in 100 mL plastic containers. Then, samples were frozen (-20°C) pending analyses. For Si(OH)_4 , 60 mL seawater samples were filtered through 0.8 μm Millex cellulose ester filters in 100 mL plastic containers and were kept refrigerated pending analyses. Nutrient samples were measured using a AA3 auto-analyser (Seal Analytical) according to the method of Aminot & K erouel (2007), with an accuracy of 1 nmol L^{-1} for NO_2^- , 0.02 $\mu\text{mol L}^{-1}$ for NO_3^- , 1 nmol L^{-1} for PO_4^{3-} , and 0.01 $\mu\text{mol L}^{-1}$ for Si(OH)_4 . Seasonal physico-chemical parameters were compared with those of near shore seawater (when available), obtained from SOMLIT (Service d'Observation en Milieu LITtoral, INSU-CNRS) station, located in the Estacade site in Roscoff.

Diurnal monitoring

Among the five rock pools chosen for the seasonal monitoring, three of them were selected for diurnal measurements (rock pools 2, 4 and 5, Table 1). Two 24-h monitoring were realized during spring tides, in summer (September 3rd, 2015) and in winter (March 10th, 2016). Measurements of temperature, pH_T , oxygen concentration, salinity and A_T were realized every hour during the emersion period, and Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated as described above. Near shore seawater was also monitored and sampled just before and after the emersion period. All samples were analyzed as described above.

Community composition

After the one-year monitoring, biomass sampling was realized in the 5 rock pools in summer and in winter. 10x10 cm quadrats were randomly placed in rock pools and all the seaweeds and animals in the quadrats were sampled. The number of quadrats per rock pool depended on the size of the rock pools (4 quadrats for rock pools 2 and 4, 5 quadrats for rock pool 3 and 8 quadrats for rock pools 1 and 5). In the laboratory, macrofauna and seaweed species were sorted and the main species were identified. Species dry weight (DW) was determined after drying fresh samples at 60°C for 48 h. Species were then burned for 6 h at 500°C in a furnace to obtain ash-free dry weight (AFDW; Crisp, 1984). For the CCA *L. incrustans*, the biomass could not be determined precisely without deteriorating rock pools. Therefore, the cover percent was estimated for each quadrat and AFDW was obtained from previously established relationships between the surface covered by the alga and the AFDW.

Data analysis

Differences in physico-chemical parameters among rock pools were examined from seasonal data using a three-way permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), based on Euclidian distance (Anderson, 2001). PERMANOVAs were run with 4999 permutations (Anderson, 2001). These statistical analyses were performed with the PRIMER 7 & PERMANOVA+ software package. The Principal component analysis (PCA) was completed using R 3.2.2 version from seasonal data. The PCA was performed using the “factoextra” package to test the correlation between environmental and physical variables and determine which variables explain most of the space-time variability observed between rock pools.

Results

Seasonal variations

The physico-chemical parameters exhibited significant differences between rock pools (PERMANOVA, $F = 44.9$, $p < 0.001$, $n = 29$) except between rock pools 3 and 4 (Table A5-2, Figures A5-1; A5-2). The rock pools 1 and 2 showed the largest amplitude for all physico-chemical parameters, except for salinity and nutrient concentrations. Conversely, the rock pool 5 presented weak seasonal variations for all parameters except for salinity and nutrient concentrations, which exhibited the largest variations. Physico-chemical parameters showed strong differences according to seasons. At the end of the emersion period, the seawater temperature within rock pools varied from 7.9°C in February 2015 in rock pool 3 to 26.9°C in July in rock pool 1. Minimum oxygen concentrations were recorded in the rock pool 5 in January 2016 ($242 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$), while maximum concentrations were obtained in the rock pool 1 in November, reaching $1040 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$. The rock pool 5 showed the lowest salinity in January (33.4), while the highest values were recorded in rock pool 2 in May and August (36.6). The minimum pH_T was 7.79 and was measured in rock pool 5 in January 2016. The maximum pH_T value was 10.01, recorded in rock pool 1 in April. A_T varied from $1553 \mu\text{mol L}^{-1}$ in early September to $2588 \mu\text{mol L}^{-1}$ in late January 2016 in rock pools 2 and 5, respectively. Carbonate saturation states of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}) are the lowest in rock pool 5 in January 2016 (1.3 and 2.1, respectively) and the highest in rock pool 1 in May (11.5 and 17.9, respectively).

NO_2^- concentrations varied from $0.00 \mu\text{mol L}^{-1}$ in August in rock pool 1 to $0.65 \mu\text{mol L}^{-1}$ in early September in rock pool 5 (Figure A5-2). The rock pool 1 also presented the lowest NO_3^- ($0.06 \mu\text{mol L}^{-1}$) and PO_4^{3-} ($0.04 \mu\text{mol L}^{-1}$) concentrations in May and June, respectively. The highest NO_3^- and PO_4^{3-} concentrations were measured in rock pool 5 in late January 2016 ($19.65 \mu\text{mol NO}_3^- \text{ L}^{-1}$) and early March 2015 ($1.07 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \text{ L}^{-1}$), respectively. Si(OH)_4 concentrations reached minimum concentrations of $0.51 \mu\text{mol L}^{-1}$ in rock pool 3 in April and maximum concentrations of $7.41 \mu\text{mol L}^{-1}$ in rock pool 5 in September.

The first principal component (PC1) of the PCA was strongly positively correlated with depth, nutrients and A_T and negatively correlated with increasing shore height, pH_T , oxygen concentration and salinity (Figure A5-3a). The second principal component (PC2) indicated an opposition between temperature and oxygen concentration. The different

nutrients were clearly positively correlated between them and A_T , but negatively correlated with oxygen concentration, pH_T , temperature and salinity.

From the PCA, the within-rock pool seasonal variability appeared mainly driven by temperature (Figure A5-3b). The rock pool 5 differed from the others through much higher nutrient concentrations and A_T , and lower pH_T , salinity and oxygen concentrations. Conversely, the rock pools 1 and 2 were characterized by high pH_T , salinity and oxygen concentrations, but low nutrient concentration and A_T .

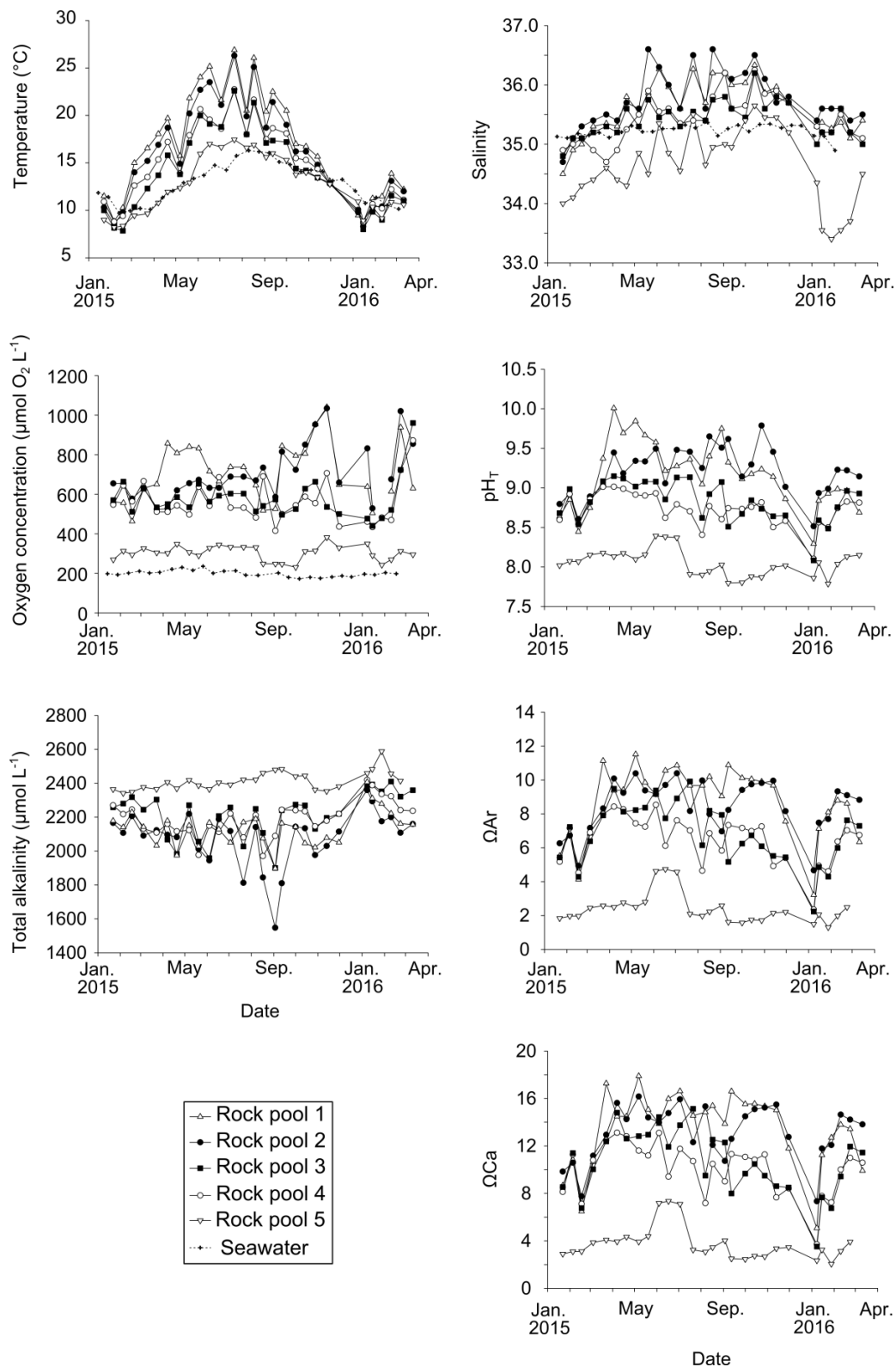


Figure A5-1. Seasonal variations in physico-chemical parameters within 5 rock pools monitored every two weeks during spring tides from January 2015 to March 2016. Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated using the CO2SYS software. The near shore seawater parameters (dot line) were obtained from the SOMLIT station located in the Estacade site in Roscoff (Brittany, France).

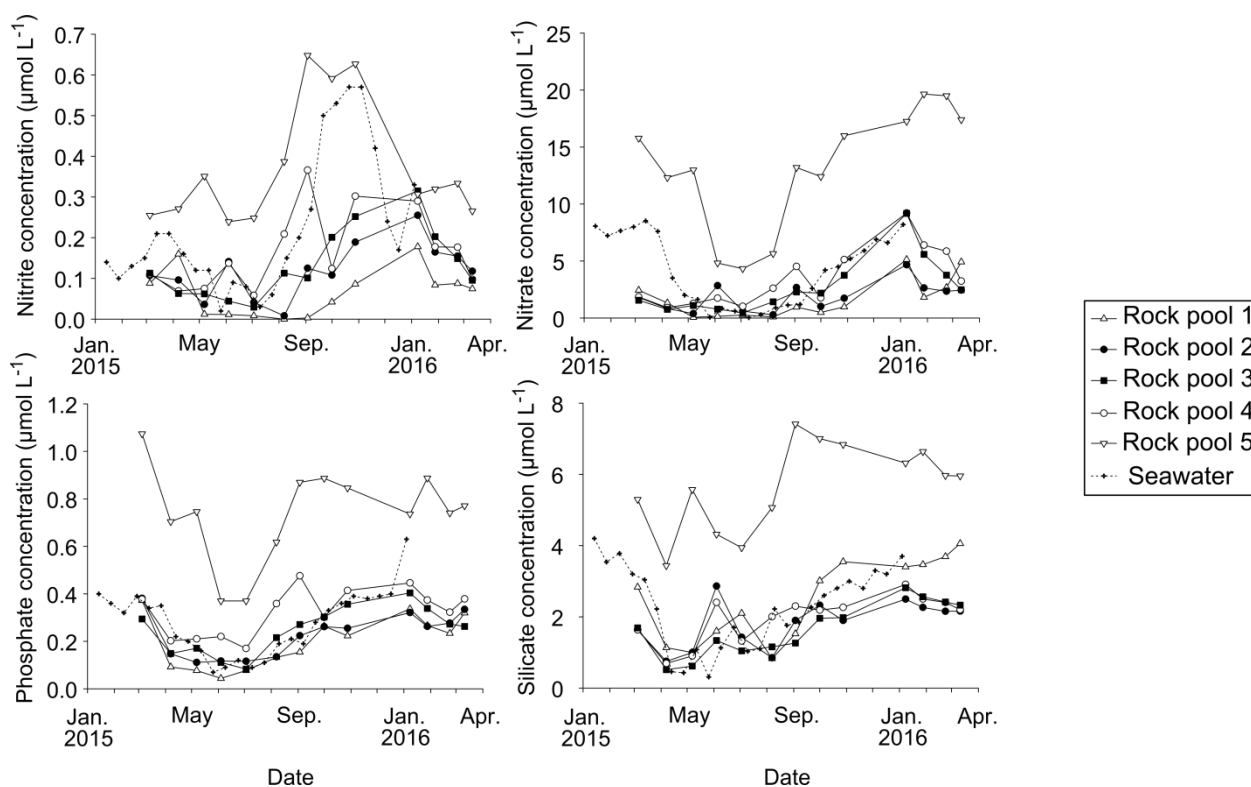


Figure A5-2. Seasonal variations in nutrient concentrations within 5 rock pools monitored once a month during spring tides from January 2015 to March 2016. The near shore seawater parameters (dot line) were obtained from the SOMLIT station located in the Estacade site in Roscoff (Brittany, France).

Table A5-3. Results of PERMANOVA's post-hoc pairwise tests performed on the physico-chemical parameters obtained from the seasonal monitoring of the five rock pools ($n = 29$).

	Rock pool 1		Rock pool 2		Rock pool 3		Rock pool 4	
	t	p	t	p	t	p	t	p
Rock pool 2	2.5	0.004	-	-	-	-	-	-
Rock pool 3	3.0	<0.001	3.7	<0.001	-	-	-	-
Rock pool 4	3.3	<0.001	2.9	<0.001	1.5	0.14	-	-
Rock pool 5	11.1	<0.001	12.3	<0.001	11.0	<0.001	13.1	<0.001

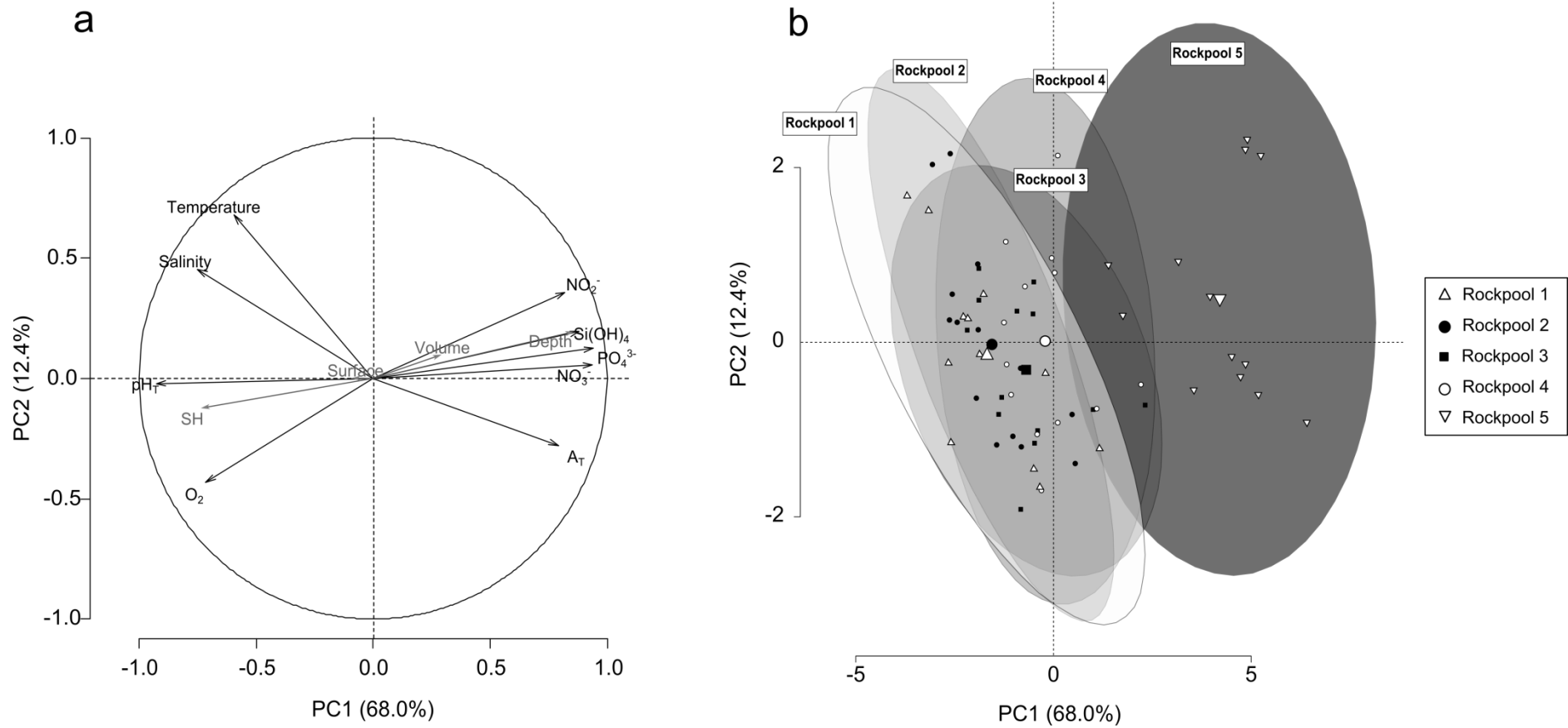


Figure A5-3. Representation of (a) the correlation circle between physico-chemical variables measured within each rock pool (black arrows), the physical characteristics of rock pools (gray arrows; SH: shore height) and the two principal components and (b) contribution of the space-time measurements to the two principal components.

Diurnal variations

Diurnal variations exhibited differences among the 3 rock pools monitored both in the summer 2015 (Figure A5-4) and the winter 2016 (Figure A5-5). While rock pool 1 presented high variations for all physico-chemical parameters, variations in rock pool 5 were close to those of nearshore seawater. Furthermore, higher diurnal amplitudes were observed in the summer for all parameters, except for salinity for which variations are greater in winter. In the winter, diurnal temperature in rock pool 2 varied from 7.2°C to 12.0°C at the end of night- and day-time emersion, respectively. In the summer, temperature ranged from 13.4°C at night to 20.9°C at the middle of day-time emersion.

The salinity in rock pools was higher in the summer than in the winter. In the summer, the rock pools 2 and 3 exhibited low salinity variations during night- and day-time emersion. Salinity fluctuations in these rock pools were close to the values of near-shore seawater. Conversely, the rock pool 5 presented higher variations, with a decrease in salinity until 35.0 at the end of the emersion period. Oxygen concentrations during night-time emersion reached minimum concentrations in rock pool 2, at 53 and 10 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ in the winter and the summer, respectively. During the day-time emersion, maximum oxygen concentrations were measured in rock pool 3 in winter (913 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ after 6 h of emersion) and rock pool 2 in summer (955 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ after 2 h of emersion). In rock pool 5, variations in oxygen concentration were lower than in other rock pools. A reduction in oxygen concentration was observed during the day-time emersion in the summer. As for oxygen concentration, pH_T was constantly reduced at night down to a minimum value was reached in rock pool 2 at the end of the emersion period (7.57 and 7.49 in the winter and the summer, respectively). During the day, maximal pH_T values of 9.14 in the winter and 9.90 in the summer were also reached in rock pool 2. Conversely, the rock pool 5 presented low diurnal pH_T variations both in the winter and the summer. A pH_T reduction was also observed during the day-time emersion in the summer. In the winter, A_T increased at night in rock pool 2 only (maximum of 2566 $\mu\text{mol L}^{-1}$), while in the summer the rise in A_T was observed within the 3 rock pools monitored. During the day-time emersion, A_T was strongly reduced in rock pools 2 and 3 for each season, with extremely low values reached in rock pool 2 in summer (1553 $\mu\text{mol L}^{-1}$). As for other parameters, A_T presented weak variations in rock pool 5. The carbonate saturation state with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}) decreased at night in the 3 rock pools monitored, for each season. During the night-time emersion, Ω_{Ar} declined below 1 within rock pools 2 and 3, both in the winter and the summer. Conversely, during the day-time emersion, Ω_{Ar} and

Ω_{Ca} increased significantly in rock pools 2 and 3. Maximum values of 11 and 17 were reached in rock pool 2 in the summer, for Ω_{Ar} and Ω_{Ca} , respectively. Except in the rock pool 5, in which Ω variations were close to those of near-shore seawater.

Community composition

Regarding the floral composition, strong differences were observed between rock pools and according to the season (Table A5-3). *L. incrustans* attained the highest biomasses in rock pools 1 and 3 in winter and summer, respectively. Conversely, higher biomass of *E. elongata* was recorded within rock pool 5 both in summer and winter. Fleshy algae biomass ranged from 204.5 g AFDW m⁻² to 712.3 g AFDW m⁻² in summer (rock pools 2 and 4, respectively) and from 3.7 g AFDW m⁻² to 228.0 g AFDW m⁻² in winter (rock pools 2 and 5, respectively). In the summer, rock pool 1 was dominated by the green algae *Ulva intestinalis* and the brown seaweed *S. muticum* while the rock pool 2 was mainly composed by *Ulva* sp. In winter, fleshy algae were nearly absent in these two rock pools. *S. muticum* was the dominant fleshy alga within the rock pool 3 both in the summer and the winter, although winter biomass was only half that of summer biomass. In the rock pool 4, the fleshy algal biomass was strongly lower in winter compared with summer being mainly composed by the brown alga *F. serratus*. The fleshy algal biomass of rock pool 5 consisted of more diverse and sparse seaweeds. Although *Ulva* sp. and *S. muticum* were still abundant in this rock pool, the greater part of summer biomass corresponded to a few small feet of *Laminaria digitata*. In winter, fleshy algae community was dominated by undetermined filamentous red algae which grew on *E. elongata*.

The total biomass of fauna ranged from 4.2 g AFDW m⁻² (rock pool 5) to 11.8 g AFDW m⁻² (rock pool 4) in summer and from 0.7 g AFDW m⁻² (rock pool 1) to 12.4 g AFDW m⁻² (rock pool 2) in winter. The gastropod *Gibbula umbilicalis* dominated the faunal species in all the rock pools both in winter and summer. The biomass of *G. umbilicalis* extended from 0.75 g AFDW m⁻² to 4.14 g AFDW m⁻² in summer (rock pools 5 and 3, respectively) and from 0 g AFDW m⁻² to 6.1 g AFDW m⁻² in winter (rock pools 4 and 2, respectively).

SUMMER

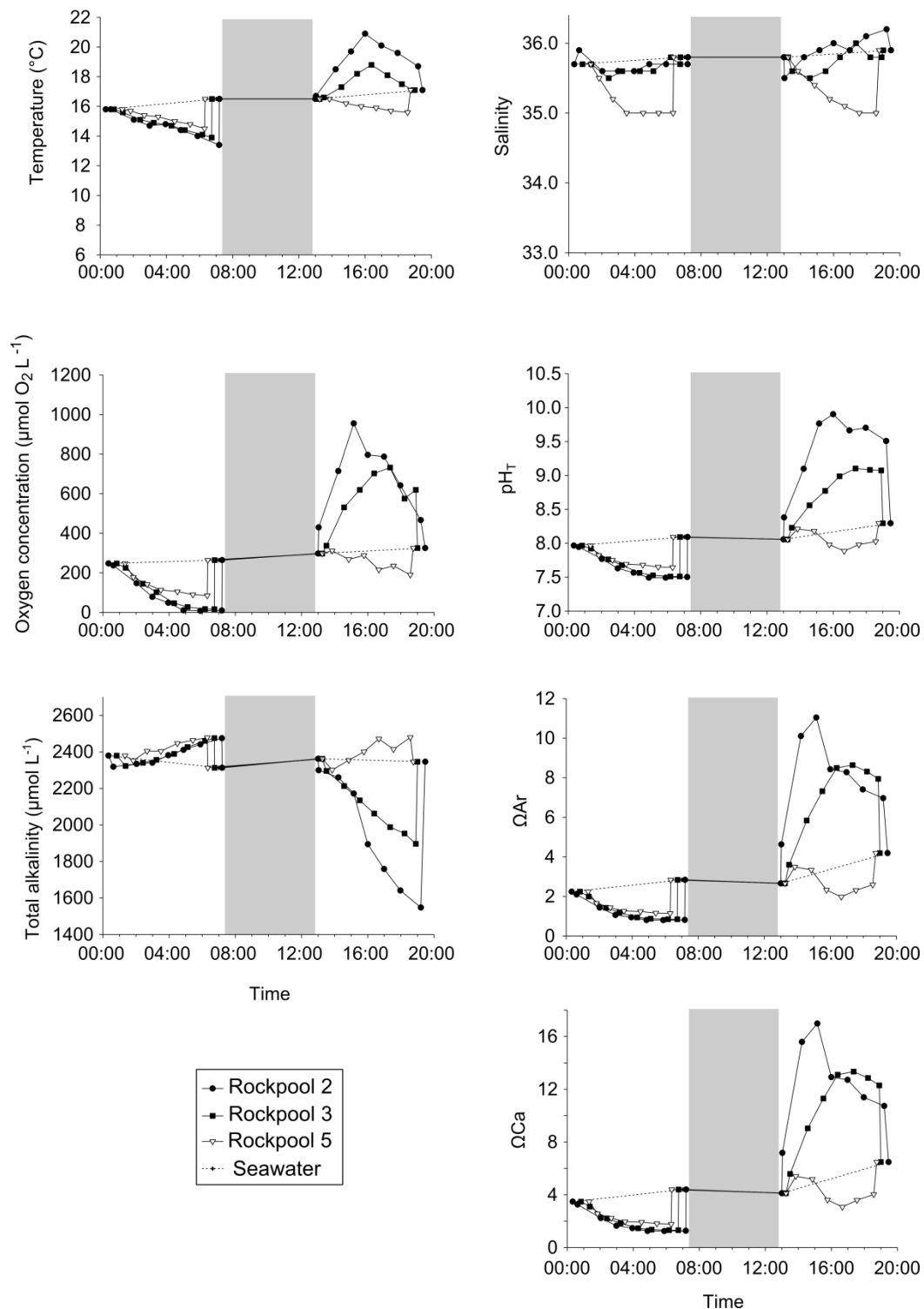


Figure A5-4. Summer diurnal variations in physico-chemical parameters within 3 rock pools monitored every hours during emersion in September 2015. The near shore seawater parameters were measured at the beginning and at the end of the emersion. Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated using the CO2SYS software. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide.

WINTER

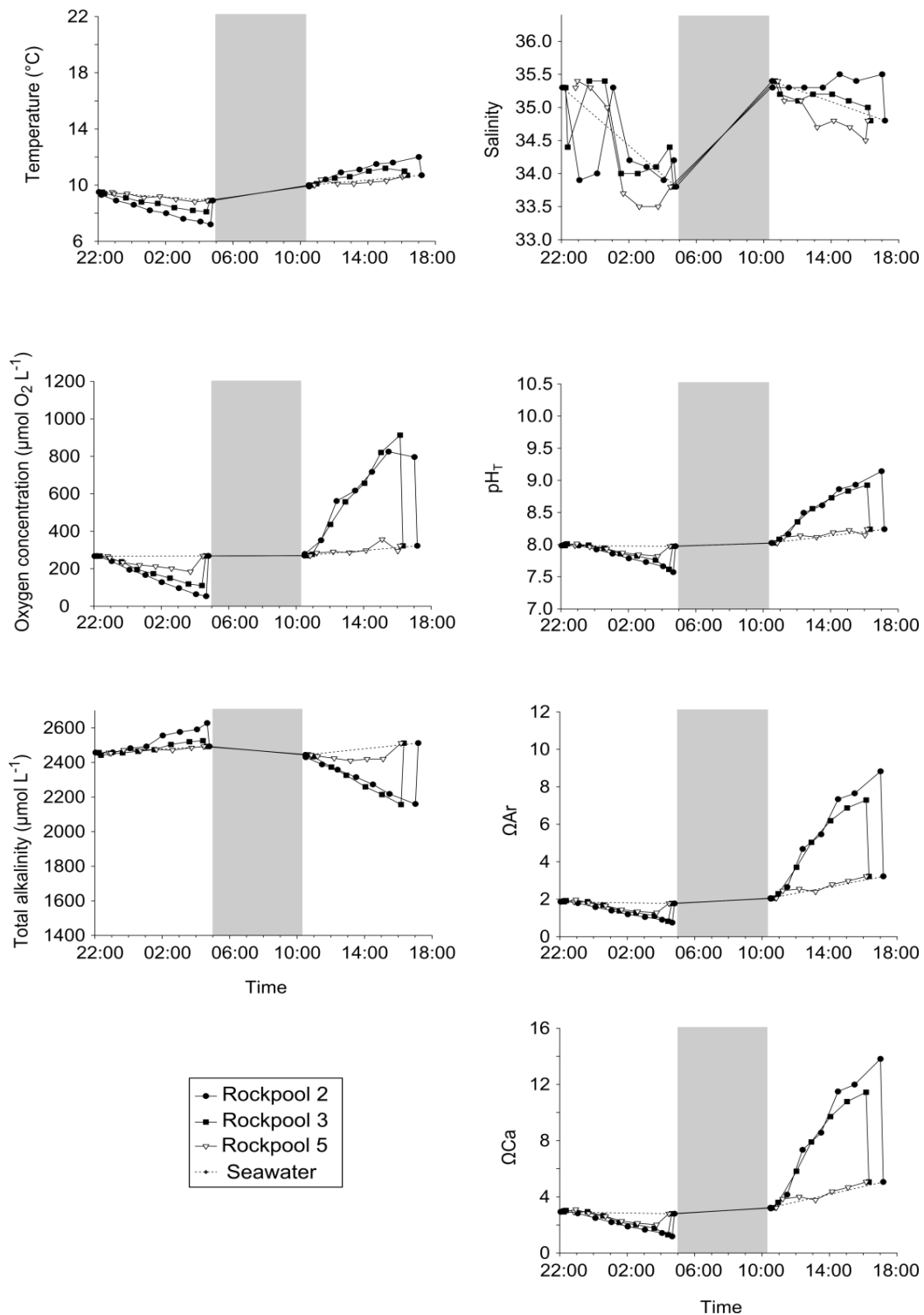


Figure A5-5. Winter diurnal variations in physico-chemical parameters within 3 rock pools monitored every hours during emersion in March 2016. The near shore seawater parameters were measured at the beginning and at the end of the emersion. Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated using the CO2SYS software. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide.

Table A5-3. Winter and summer biomasses (in grams of ash-free dry weight) of the dominant coralline and fleshy algae present in the five rock pools monitored for seasonal variations at the Bloscon site in Roscoff (Brittany, France).

	Rock pool 1	Rock pool 2	Rock pool 3	Rock pool 4	Rock pool 5
SUMMER					
Coralline algae biomass (g AFDW m⁻²)	603.3	929.3	1058.6	327.6	510.1
<i>Lithophyllum incrustans</i>	603.3	899.5	948.5	245.3	318.2
<i>Ellisolandia elongata</i>	0.08	29.7	82.3	110.1	191.6
Fleshy algae biomass (g AFDW m⁻²)	584.2	204.5	260.2	712.3	573.3
<i>Ulva intestinalis</i>	285.7	42.2	40.1	-	-
<i>Sargassum muticum</i>	250.8	7.7	79.6	105.4	123.5
<i>Ulva</i> sp.	28.8	136.9	29.1	85.2	69.8
<i>Fucus serratus</i>	-	2.2	-	379.5	18.8
<i>Chondrus crispus</i>	10.8	0.6	17.7	77.7	0.7
<i>Laminaria digitata</i>	-	-	-	-	200
Other red algae	5.1	14.2	55.6	28.0	79.1
WINTER					
Coralline algae biomass (g AFDW m⁻²)	674.9	599.9	695.7	183.1	338.6
<i>Lithophyllum incrustans</i>	674.9	593.6	654.8	164.2	297.6
<i>Ellisolandia elongata</i>	-	6.3	40.4	18.8	40.7
Fleshy algae biomass (g AFDW m⁻²)	11.4	3.7	108.4	121.1	228.0
<i>Sargassum muticum</i>	10.9	1.0	38.0	-	-
<i>Ulva</i> sp.	0.2	0.3	1.3	2.4	2.8
<i>Cladophora</i> sp.	0.15	1.4	-	7.6	-
<i>Gelidium spinosum</i>	-	-	66.4	-	-
<i>Fucus serratus</i>	-	-	-	88.1	-
<i>Chondrus crispus</i>	0.1	-	0.5	21.3	1.5
<i>Codium</i> sp.	-	-	-	-	34.3
<i>Dilsea carnosa</i>	-	-	-	-	22.4
Other red algae	0.1	0.9	0.9	1.6	166.9

Discussion

Rock pool environment is governed by complex interactions between physical and chemical parameters and biological processes (Martins *et al.*, 2007). Rock pools can be described by evaluating their shore height, surface, depth and volume. Among these characteristics, shore height appeared as one of the main physical factors controlling the physico-chemical variability within rock pools, as evidenced by Morris & Taylor (1983). Consistently with their findings, rock pools 1 and 2 located on the upper shore exhibited the largest diurnal and seasonal fluctuations of temperature, oxygen and pH_T. In contrast, the rock pool 5 was the lowest on the shore and the deepest and presented weaker variations in temperature, oxygen and pH_T but higher nutrient concentrations and total alkalinity. In accordance with the present results, Martins *et al.* (2007) suggested that rock pools depth was more important in controlling physico-chemical variability than surface and volume.

During the day, upper shore rock pools were directly exposed to incident light, increasing the seawater temperature. Moreover, rock pools higher on the shore zone are exposed to external conditions for longer than lower ones, increasing the duration of thermic exchange with the atmosphere (Martins *et al.*, 2007). This results in larger diurnal and seasonal variations in temperature than in lower shore rock pools. Similarly at night, the temperature within rock pools was mainly driven by the atmospheric temperature and wind exposure. In both the winter and the summer, atmospheric temperature at night was lower than near-shore seawater. As a consequence, during the emersion period, the temperature decrease at night was more important in high shore rock pools. In contrast to the upper shore rock pools, lower shore rock pools presented lower seasonal and diurnal variations for all parameters, except for salinity and nutrients. The salinity showed seasonal variability, with higher values in the summer, when evaporation was maximal. However, freshwater seepage may occur within the rock pool 5, as the salinity in this rock pool was lower than near-shore seawater both for seasonal and diurnal measurements. This statement is in accordance with the higher nutrient values measured in this rock pool.

As for intertidal emerging substrate, light intensity and temperature exert a strong influence on biological processes (Martínez *et al.*, 2012; Fernández *et al.*, 2015). Indeed, rock pool communities undergo a wide range of irradiance, determined by the seasonal, daily and tide cycles, and the cloud cover (Figures A5-6; A5-7; Häder *et al.*, 2003). In the present study, the CCA *L. incrustans* colonized all rock pools, but reached the highest biomass in shallow

high shore rock pools, both in the winter and the summer. This suggested that this species was stress-tolerant and was able to withstand high temperatures and light intensities (Kooistra *et al.*, 1989; Dethier, 1994). Conversely, the articulated coralline algae *E. elongata* attained higher biomass within deeper and shaded rock pools. Egilsdottir *et al.* (2016) related a strong inhibition of photosynthesis and calcification in *E. elongata* under irradiances beyond 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the summer. In the present study, *E. elongata* was almost absent from upper shore rock pools, where incident light intensity reached up to 800 and 1600 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the winter and the summer, respectively (Figure A5-7). Hence, conversely to *L. incrustans*, *E. elongata* may tolerate lower light intensities (Korbee *et al.*, 2014; Egilsdottir *et al.*, 2016) and may benefit from the shaded environment provided by deeper and sheltered rock pools.

In the summer, shallow upper shore rock pools were dominated by *Ulva intestinalis* and *Ulva* sp., respectively, although *Sargassum muticum* was co-dominant within the rock pool 1. *Ulva* is a cosmopolitan genus in intertidal environments, especially rock pools, and is characterized by a strong ability to cope with changing light conditions and tolerate high light intensities (Altamirano *et al.*, 2000; Gómez *et al.*, 2004; Ruangchuay *et al.*, 2012). *S. muticum* was the dominant canopy-forming species in the rock pool 3. As for *Ulva* sp., (Norton, 1977) demonstrated that *S. muticum* have a broad tolerance for irradiance, salinity and temperature. Within the rock pool 4, a dense canopy of the brown algae *Fucus serratus* was observed both in the winter and the summer. Thus, rock pools 1 to 4 are covered by a dense canopy of *U. intestinalis*, *S. muticum* and/or *F. serratus* from spring to late summer, when light intensities are high. Olabarria *et al.* (2013) highlighted the importance of canopy composition for understory species. For most intertidal seaweeds, the high light intensities in the summer often greatly exceed their needs for photosynthesis (Franklin and Forster, 1997). Although photoinhibition may affect these canopy-forming species, they are also likely to act as a protective layer for understory species, which may benefit from reduced light stress for their metabolic activity (Tait & Schiel, 2011; Bordeyne *et al.*, 2015). In the summer, *L. incrustans* and *E. elongata* would thus be protected from photoinhibition by the dense canopy formed by *U. intestinalis*, *S. muticum* and *F. serratus*. This statement may be consistent with the bleaching observed in *E. elongata* when colonizing rock pool edges without canopy (personal observation). The bleaching in coralline algae under high irradiances has already been reported by Häder *et al.* (2003).

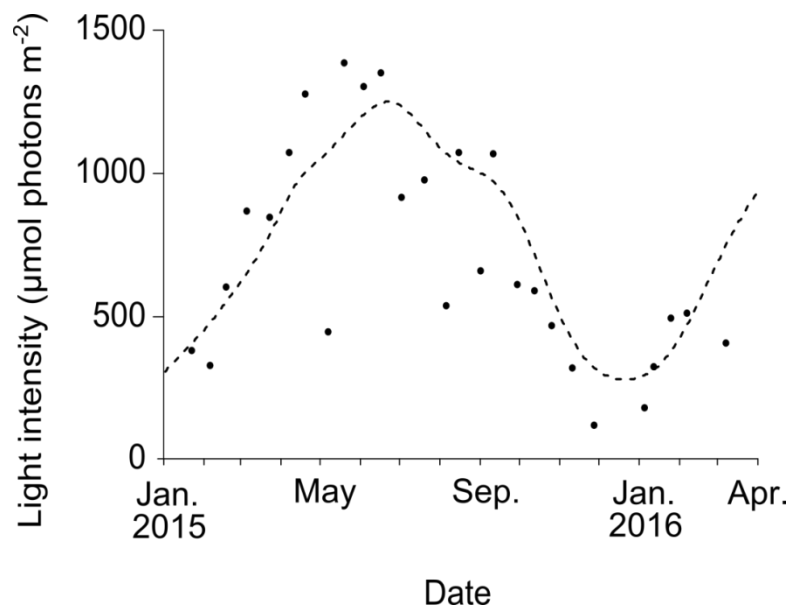


Figure A5-6. Seasonal variations in light intensity measured at noon in air at the Station Biologique de Roscoff from January 2016 to April 2016 (dot line). Black dots represent the mean irradiance measured in air during day-time emersion for each seasonal measurement.

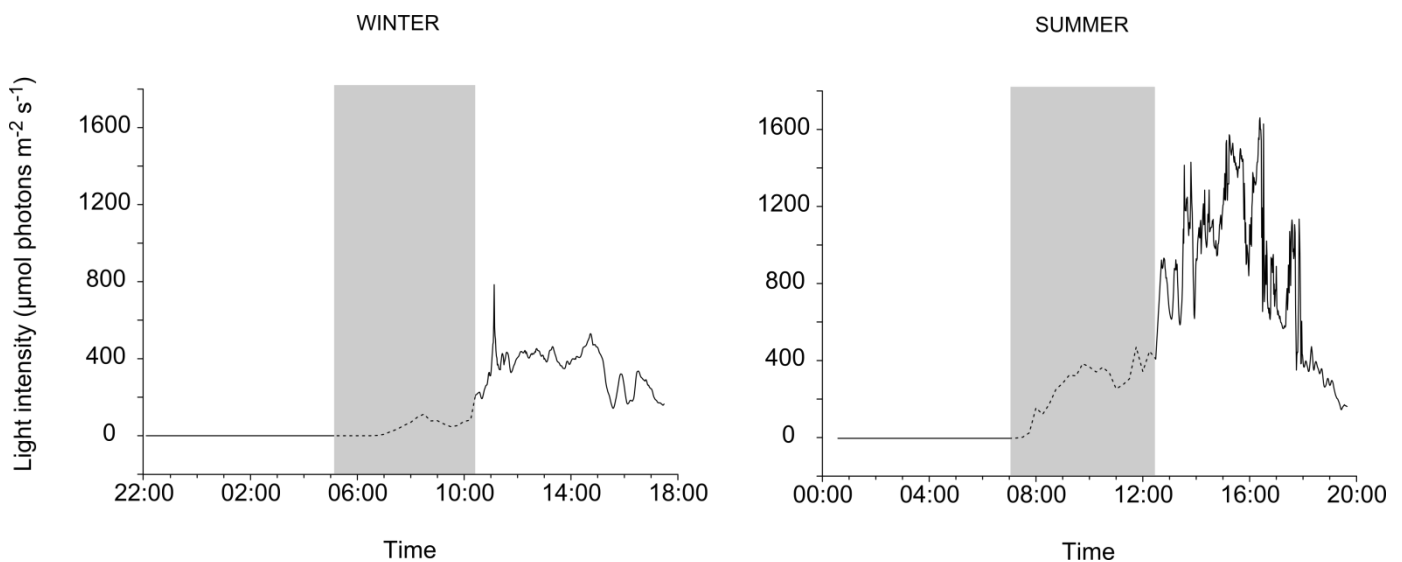


Figure A5-7. Winter and summer diurnal variations in light measured in air in the Blosson site in March 2016 and September 2015 respectively. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide. Irradiance during immersion was estimated using extinction coefficient of light in seawater.

Communities inhabiting rock pools also exerted a strong influence on the physico-chemical variations. During the day-time emersion, a part of incident light was used by seaweeds for their photosynthesis, reducing inorganic carbon and nutrients in the seawater during the emersion period and increasing oxygen concentrations. *Ulva* spp. are known to have a high plasticity in utilizing different forms of inorganic carbon through the use of powerful carbon concentration mechanisms (CCM; Axelsson *et al.*, 1995; Axelsson *et al.*, 1999; Rautenberger *et al.*, 2015). This process may confer a competitive advantage to *Ulva* spp., especially when CO₂ is limited (Axelsson *et al.*, 1995; Larsson *et al.*, 1997). Similarly, the ability of *S. muticum* to use bicarbonates (HCO₃⁻) through CCM makes it unlikely to be limited in CO₂ for its photosynthesis (Thomas & Tregunna, 1968). Interestingly, no clear seasonal trend was measured in rock pools in terms of oxygen concentrations. Within upper shore rock pools, oxygen concentration varied greatly throughout the year with a peak detected in November, although light intensities were reduced compared with the summer. Several explanations could be provided: (1) the high light intensities in summer induce photoinhibition in seaweeds colonizing shallow and high shore rock pools, limiting oxygen concentration increase (Häder *et al.*, 2003; Raven & Hurd, 2012; Egilisdottir *et al.*, 2016). (2) The high photosynthetic rates combined with the important canopy biomass in summer severely reduced the nutrients which rapidly became limiting for seaweed primary production (Henley *et al.*, 1991; Metaxas *et al.*, 1994). In the autumn, the highest nutrient availability and the lowest light intensities may increase photosynthesis and oxygen release in rock pools. Oxygen concentration within the lower shore rock pool was more stable during the year than in other rock pools, with concentrations close to those of near-shore seawater. This rock pool was more shaded than other rock pools due to the presence of high surrounding rocks. Although nutrient concentrations were higher, the lower incident light may limit the community production.

During the night-time emersion, the community respiration decreased the oxygen concentration in the three rock pools monitored, both in the winter and the summer. However, the higher seaweed biomass in the summer reduced drastically oxygen concentrations, especially within rock pools 2 and 3. The higher temperature in the summer at night may increase the metabolic rates of rock pool communities (Zou *et al.*, 2007; Tagliarolo *et al.*, 2013), reducing oxygen concentration more severely. A plateau was reached from 4 am in these two rock pools, which became almost anoxic at the end of the night-time emersion. Conversely, in the winter, the decrease in oxygen concentration at night was more linear until

the end of the night-time emersion. Temperature also influences gas solubility, and Truchot & Duhamel-Jouve (1980) suggested that the increase in oxygen concentration during the day and the decrease at night may be limited by diffusion process across the air-water interface.

By their photosynthesis, seaweeds also reduced the carbon dioxide (CO_2) concentration in the rock pools during the emersion period. As consequence, the pH_T of seawater increased, and reached 10 in spring in the rock pool 1, during the bloom of *Ulva intestinalis*, consistent with the results of Björk *et al.* (2004) for isolated rock pools in Sweden. A peak of pH_T was also observed in November in the rock pool 2, which corresponded to the maximum oxygen concentration in this rock pool. Conversely, at night, the community respiration during emersion increased the CO_2 concentrations and reduced the pH_T down to 7.5. The important seaweed biomass in the summer and the high respiration at night severely decreased the pH_T until a plateau was reached when oxygen has been consumed.

The variations in pH_T have a strong influence on the carbonate saturation state with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}). In marine systems, the equilibrium between the different inorganic carbon species is a major factor influencing the calcification process (Borowitzka & Larkum, 1987). Ω defines the ability of calcareous species to produce their skeleton, through the precipitation of calcium carbonate (CaCO_3 ; Kleypas *et al.*, 2006; Raven & Hurd, 2012). The relationship between saturation state values and coralline calcification and growth is well known (Kuffner *et al.*, 2008). Despite the presence of seasonal variations, Ω was much greater than 1 in upper shore rock pools during the day-time emersion, making the environment more conducive to calcification. In the lower shore rock pool, Ω_{Ar} and Ω_{Ca} reached values close to 1 in January which suggests a lower potential for calcareous species to calcify in winter during day-time emersion.

Several studies underlined the interaction between photosynthesis and calcification processes in coralline algae (Comeau *et al.*, 2012; McCoy *et al.*, 2016). The “*trans* calcification” process described by McConnaughey & Whelan (1997) suggests that calcareous algae may uptake seawater HCO_3^- and convert it to CO_2 thanks to proton transport through the organism. A part of this CO_2 would be used for algal photosynthesis while another part would be converted to produce CO_3^{2-} used for calcification. Although this process was evidenced in the freshwater alga *Chara corallina* (McConnaughey & Whelan, 1997), “*trans* calcification” may also occur in geniculate coralline algae (McCoy *et al.*, 2016) and *L. incrustans*. Within rock pools, where CO_2 concentrations may be low during the day, this mechanism may

provide sufficient inorganic carbon substrate to increase both photosynthetic and calcification rates. This statement would be consistent with the decrease in A_T observed during the day-time emersion in the summer within upper shore rock pools. Temperature increase in the summer may also have a positive effect on calcification and growth rates of coralline algae (Martin *et al.*, 2006a; Steller *et al.*, 2007). Finally, a part of the calcification can also be attributed to calcareous fauna, since Tagliarolo *et al.* (2013) highlighted an increase in calcification rates in summer in several intertidal gastropods, including *G. umbilicalis*.

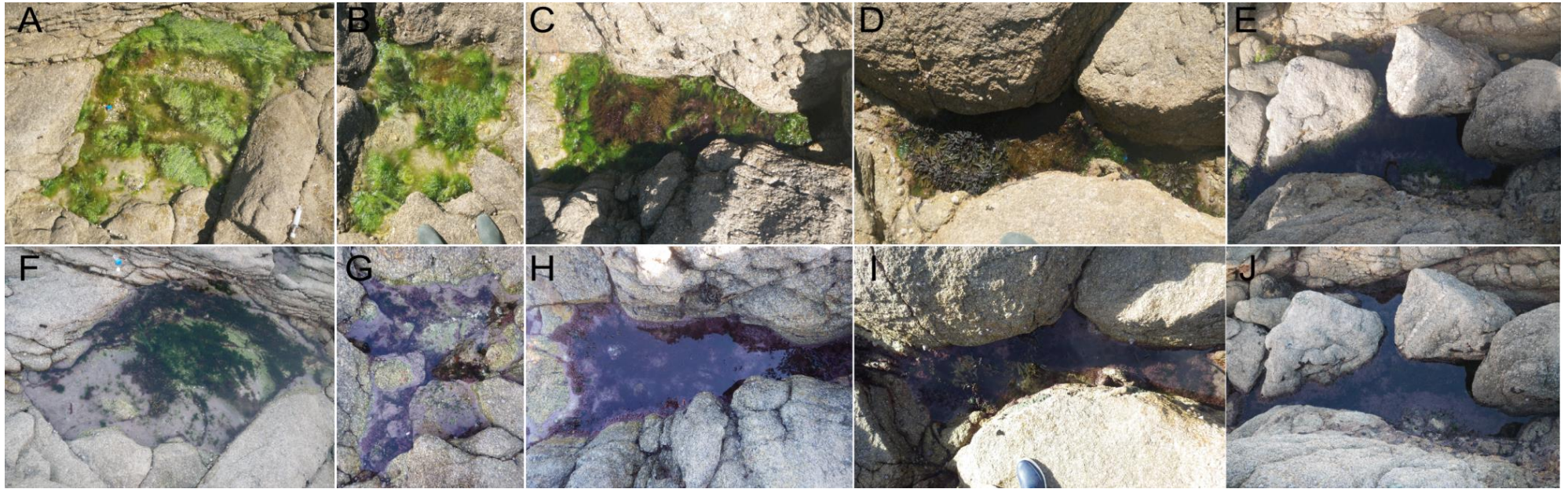
E. elongata is known to have high calcification rates, with a light to dark ratio of 3.6 (El Haikali *et al.*, 2004). In a recent study, Egilsdottir *et al.* (2016) estimated that calcification in *E. elongata* on the north coast of Brittany was $3.3 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in the summer and $1.1 \mu\text{mol CaCO}_3 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in the winter. During night-time emersion, the increase in A_T reflected the dissolution of coralline algae, explained by the decline of pH_T and Ω . This suggests that the increase in dissolution rates during night-time emersion would be offset by high calcification rates during the day-time emersion. In a Mediterranean shallow infralittoral ecosystem dominated by *E. elongata*, Bensoussan & Gattuso (2007) also evidenced strong diurnal variations, with higher calcification rates when light intensities were maximal. In the present study, biomass of *E. elongata* reached 982 g DW m^{-2} in rock pool 5. This value is lower than those reported for infralittoral communities on the Costa Brava (1110 to 4015 g DW m^{-2} ; Ballesteros, 1988), but is close to the lower values reported by El Haikali *et al.* (2004) on the Gulf of Marseilles (820 to 2544 g DW m^{-2}). Moreover, in south-west Wales, Edyvean & Ford (1987) evidenced that CaCO_3 deposition rate for *L. incrustans* was $378.96 \text{ g m}^{-2} \text{ plant surface area year}^{-1}$. Within rock pools, many factors may influence the calcification rates in coralline algae, such as rock pools exposition to incident light, the seawater physico-chemical parameters, but also the interaction with other species. However, the present results evidence that coralline algae colonizing rock pools can be considered as a key element of carbonate cycles in the shallow coastal waters.

This study provides evidence that although seaweeds were likely to strongly influence physico-chemical variations in rock pools, these variations were also governed by more complex interactions between physical parameters of rock pools (e.g. shore height, depth, light exposure, temperature...), chemical processes (gas exchange between the seawater and the atmosphere, interaction between physico-chemical parameters) and biotic factors (metabolic processes of species, nutrient/light limitation). Rock pools can thus be considered

as complex dynamic environments, unique in their functioning due to the large number of interactions between physical, chemical and biological factors.

Within rock pools, physico-chemical variations mainly depend on their depth and the duration of their isolation from the sea during low tide. Seaweed species colonizing rock pools can thus survive harsh environmental conditions, such as low oxygen concentration and pH_T at night or high temperature and low nutrient concentrations during the day. However, species require a regular exchange of seawater for regulating physico-chemical parameters and recover from the emersion period. In coralline algae, low pH_T and carbonate saturation state at night may have deleterious consequences on their calcareous skeleton by increasing dissolution (Comeau *et al.*, 2012; Egilsdottir *et al.*, 2016).

The present study evidenced that rock pool organisms undergo physico-chemical variations that may greatly exceed those predicted with climate change for the end of the century (Gattuso *et al.*, 2015). However, few studies took into account both emersion variability and inter-specific interactions (Olabarria *et al.*, 2013). Regarding climate change experiments, particular attention should be paid to the natural variability that tested species undergo. Moreover, direct and indirect species interactions also appear as a crucial element to have a more representative view of the responses of marine ecosystems. Therefore, rock pools appear as suitable environments to examine the physiological processes set up by species to face natural variability.



Supplementary material. Pictures of rock pools 1 to 5 in summer (A to E) and winter (F to J). All rock pools were located in the Estacade site in Roscoff (Brittany, France). Details on the physical structure of rock pools are given in table 1.

Chapitre 2 : Réponse d'une communauté de cuvette intertidale face à l'acidification et au réchauffement des océans

Dans ce second chapitre, la réponse d'une communauté associée aux cuvettes intertidales a été étudiée face à l'acidification et au réchauffement des océans. À travers une approche expérimentale, des assemblages de cuvette ont été reconstitués en aquarium et soumis à des conditions actuelles et futures de température et de pCO₂ ainsi qu'à l'alternance de phases d'immersion et d'émersion. (1) Dans un premier temps, l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans a été étudié sur la productivité d'une communauté associée aux cuvettes. Pour cela, des mesures de production primaire et de respiration ont été réalisées, durant la phase d'immersion, en chambres respirométriques aux échelles spécifique et communautaire. (2) Puis, une comparaison a été réalisée entre la réponse métabolique des algues corallinacées de cuvettes, *E. elongata* et *L. incrustans*, face à l'acidification et au réchauffement des océans lors des phases d'immersion et d'émersion. Ceci afin de déterminer l'importance de la variabilité environnementale sur la réponse des algues corallinacées colonisant les cuvettes intertidales.

1. Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur la productivité d'une communauté associée aux cuvettes intertidales (Article n°6)

Les cuvettes intertidales sont considérées comme des milieux très productifs, en raison de la diversité importante d'espèces de macroalgues hautement productives qui les composent (Ganning, 1971 ; Martins *et al.*, 2007). En effet, dans une étude réalisée sur des cuvettes en mer Baltique, Ganning & Wulff (1970) ont mis en évidence une production primaire en été égale à celle d'environnements tropicaux hautement productifs. Les communautés de cuvettes sont également soumises à de fortes variations diurnes et saisonnières de nombreux paramètres physico-chimiques, comprenant la température et le pH (Article n°5). Dans un contexte de changement global, plusieurs études suggèrent que les conséquences de l'acidification et du réchauffement des océans sur des espèces issues de milieux hypervariables seraient réduites par rapport aux conséquences sur des espèces provenant de milieux plus stables (Findlay *et al.*, 2010 ; Whiteley, 2011 ; Pansch *et al.*, 2014). Cependant, un manque d'information persiste quant à la réponse des communautés de ces milieux face aux changements prévus pour la fin du siècle.

Dans cet article (Article n°6), l'effet combiné de l'augmentation de la température et de la pCO₂ a été étudié sur la productivité d'assemblages issus de cuvettes intertidales. Ces assemblages étaient composés de l'algue verte, *Ulva* sp., de l'algue brune, *Bifurcaria bifurcata*, de l'algue rouge non calcaire, *Chondrus crispus*, des algues corallinacées, *Ellisolandia elongata* et *Lithophyllum incrustans*, et des gastéropodes, *Patella ulyssiponensis* et *Gibbula pennanti* (Figure 25). Deux expérimentations de trois mois ont été réalisées en mésocosmes – une en condition hivernale et l'autre en condition estivale – considérant chacune quatre combinaisons différentes de pCO₂ (ambiante et future) et de température (ambiante et + 3°C) (Figure 26). L'alternance entre les phases d'immersion et d'émersion a également été reproduite en laboratoire afin de considérer les variations physico-chimiques à court terme auxquelles les assemblages sont naturellement soumis.

Suite aux trois mois de chaque expérimentation, des mesures de production primaire et de respiration ont été réalisées, durant la phase d'immersion, en chambres respirométriques aux échelles spécifique et communautaire (Figure 25A). Les flux d'oxygène dissous ont été déterminés entre le début et la fin des incubations à partir de mesures réalisées à l'aide d'une fibre optique (FIBOX 3, PreSens, Regensburg, Allemagne), permettant de calculer les taux de photosynthèse et de respiration des organismes et des assemblages. Afin de mieux appréhender l'importance des interactions entre espèces dans la réponse des assemblages face aux changements environnementaux futurs, les taux de production primaire et de respiration mesurés pour les assemblages ont été comparés aux taux attendus en absence d'interaction entre espèces. Ces taux attendus ont été calculés en additionnant les flux obtenus pour chaque espèce lors des incubations à l'échelle spécifique (Tait & Schiel, 2011). Pour chaque traitement de température et de pCO₂, la concentration en chlorophylle *a* des différentes algues a été déterminée par extraction dans de l'acétone à 90 %, d'après la méthode décrite par Ritchie (2008). Enfin, les thalles de l'algue calcaire encroûtante *L. incrustans* ont été photographiés dans chaque traitement de température et de pCO₂ à la suite des expérimentations. Les surfaces de blanchissement ont ensuite été déterminées à partir des mesures de surface blanchie à l'aide du logiciel Image J (version 1.46).

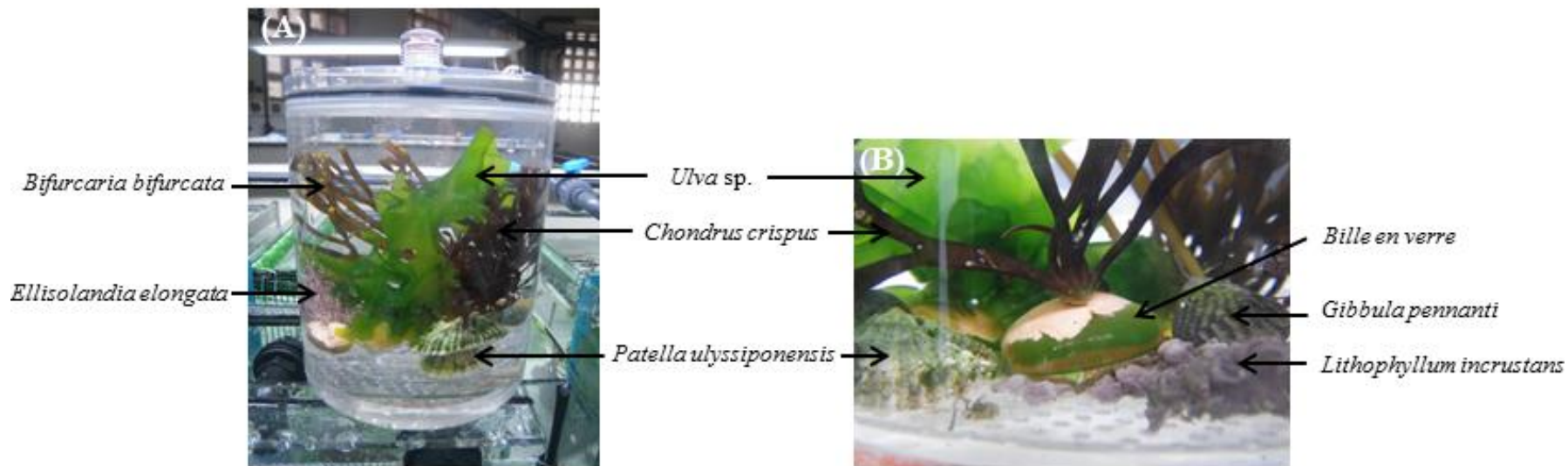


Figure 25. Photographies présentant (A) une chambre d'incubation contenant les différentes espèces composant les assemblages et (B) un agrandissement montrant une bille en verre sur laquelle était fixé un thalle de l'algue rouge *Chondrus crispus*.

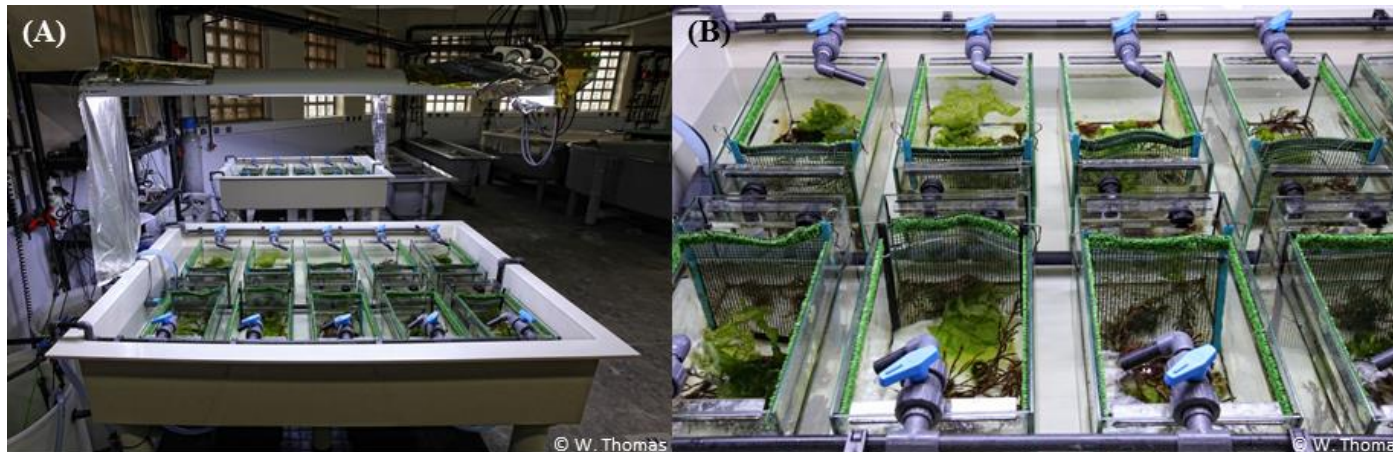


Figure 26. Photographies présentant (A) le système expérimental comportant les deux baignoires (premier et second plans) et (B) les aquariums contenant les assemblages composés par des algues calcaires et non calcaires ainsi que des herbivores.

Bien que la saison n'ait pas d'effet sur la production primaire des assemblages, les variations saisonnières sont susceptibles d'influencer l'intensité et la direction de la réponse de certaines espèces – comme les algues corallinacées et les gastéropodes – face à l'acidification et au réchauffement des océans. Les augmentations de la température et de la $p\text{CO}_2$ ont peu d'effets sur la production primaire des assemblages. En effet, la photosynthèse des assemblages est principalement influencée par la production primaire des algues non calcaires, qui apparaissent comme peu sensibles face à l'acidification et au réchauffement des océans. Chez l'algue calcaire *E. elongata*, la production primaire est positivement impactée par l'augmentation de la température et de la $p\text{CO}_2$ en hiver, alors que les effets observés en été sont faibles. Chez l'algue calcaire encroûtante *L. incrustans*, l'effet positif de la température seule sur la production primaire est réduit lorsque celle-ci est combinée à l'augmentation de la $p\text{CO}_2$. Les changements dans les taux de respiration en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans apparaissent comme découplés de la production primaire chez les algues non calcaires, contrairement aux algues calcaires.

La production primaire mesurée pour les assemblages est supérieure à celle attendue en cumulant les taux mesurés à l'échelle spécifique, suggérant l'importance des algues formant une canopée qui réduit la productivité des algues de sous-canopée par ombrage. La réponse face à l'acidification et au réchauffement des océans en termes de taux mesurés pour les assemblages ne diffère cependant pas de celle des taux attendus. En conditions d'émersion et de fortes irradiances, un effet positif des algues de canopée est cependant attendu sur les algues de sous-canopée, qui bénéficieraient d'une diminution de la lumière incidente, réduisant la photoinhibition. Cette dernière hypothèse met en lumière l'importance de considérer le métabolisme des assemblages sur des cycles complets d'immersion/émersion afin de mieux appréhender l'impact des changements futurs sur les communautés de cuvettes.

Cette étude démontre que la productivité des assemblages de cuvettes est peu affectée par les changements de température et de $p\text{CO}_2$ prévus pour la fin du siècle. La réponse des organismes de cuvettes face aux changements futurs est propre à chaque espèce. Les changements physiologiques induits sont ainsi susceptibles de dépendre des mécanismes d'adaptation mis en place par les espèces pour faire face à la variabilité physico-chimique naturelle de leur habitat.

Article n°6

**Impact of ocean acidification and warming on the
productivity of a rock pool community**

Erwann Legrand^{1,2*}, Pascal Riera^{1,2}, Olivier Bohner^{1,2}, Jérôme Coudret^{1,2}, Ferdinand
Schlicklin^{1,2}, Marie Derrien^{1,2}, Sophie Martin^{1,2}

¹*Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, Station Biologique, Place Georges Teissier,
29688 Roscoff Cedex, France*

²*CNRS, Station Biologique, Place Georges Teissier, 29688 Roscoff Cedex, France*

En préparation

Abstract

Rock pools are patchy depressions that retain seawater during low tide. They are considered as productive habitats in coastal systems due to the important diversity of highly productive seaweed species. Communities colonizing rock pools experience high daily and seasonal variations in physico-chemical parameters, including temperature and pH. The present study examined experimentally the combine effect of ocean acidification and warming on the productivity of rock pool multi-specific assemblages. Assemblages were composed of coralline algae, fleshy algae, and grazers. We hypothesized that rock pool natural fluctuating environment confers physiological advantage to organisms and communities when facing predicted ocean acidification and warming. The effect of ocean acidification and warming have been assessed at both individual and assemblage level to examine the importance of species interactions in the response of assemblages. The results suggest that although the season did not affect the primary production of assemblages, seasonal variations influence the magnitude and the direction of species response to acidification and warming. All species exhibited specie-specific responses to increased temperature and pCO₂. However, increased temperature and pCO₂ have no effect on assemblage photosynthesis, which was mostly influenced by fleshy algal primary production. The present results evidenced that rock pool assemblages are relatively robust to changes in temperature and pCO₂, in terms of primary production. Therefore, considering fluctuating conditions of physico-chemical parameters is critical for accurate predictions of the physiological response of rock pool species and communities to climate change.

Introduction

Anthropogenic emissions of carbon dioxide (CO₂) are responsible of an increase in ocean temperature and an alteration of ocean chemistry through a rapid decrease in seawater pH. If emissions are maintained, the sea surface temperature may rise by 2.7°C and the pH decline by 0.33 units for the end of the century for the scenario RCP (*Representative Concentration Pathways*) 8.5 (Gattuso *et al.*, 2015).

The impact of ocean acidification and warming on single species has already been well examined (Kroeker *et al.*, 2013). This approach has been useful for understanding the response of organisms and the mechanisms set up to cope with future changes. Marine calcifiers are particularly vulnerable facing ocean acidification (Azevedo *et al.*, 2015), with a decrease in survival, growth and calcification both for calcareous algae (McCoy & Kamenos, 2015; Campbell *et al.*, 2016) and invertebrates (Dupont *et al.*, 2010; Parker *et al.*, 2013). On the other hand, non-calcareous organisms such as fleshy macroalgae and seagrasses are likely to benefit from the increase in CO₂ for their photosynthesis and their growth (Koch *et al.*, 2013). Increasing temperature may also have major effects on organism's physiology through changes in biochemical rates, which determines metabolic rates and energy expend (Kordas *et al.*, 2011). As ocean acidification will occur in combination with ocean warming, their combined impact on organisms may be greater than the effect of single factors (Connell & Russell, 2010). Therefore, considering the combined effects of ocean acidification and warming is critical for accurately forecasting organisms' responses to climate change.

Despite examining the response of organisms to climate change offers interesting prospects to understand the physiological response of organisms, a lack of accurate ecological representation persists (Hale *et al.*, 2011). Indeed, it appears obvious that any direct impact of climate change at the species level will lead to indirect effects at the community level through changes in species interactions (Lord *et al.*, 2017). Understanding interaction mechanisms among species in marine communities is essential for a better prediction of ecosystem responses in a context of climate change (Gaylord *et al.*, 2015). The community level approach has thus become at the heart of current concerns in climate change research. Among benthic communities, a growing number of multi-specific studies highlight an impact of ocean acidification and warming on interactions between calcareous and fleshy macroalgae (Hofmann *et al.*, 2012a; Olabarria *et al.*, 2013; Short *et al.*, 2015), macroalgae and grazers (Alsterberg *et al.*, 2013; Falkenberg *et al.*, 2014; Sampaio *et al.*, 2017) and predators and

preys (Rall *et al.*, 2010; Ferrari *et al.*, 2011; Lord *et al.*, 2017). Despite this growing interest, studies examining the effect of climate change on multi-species assemblages composed by coralline algae, fleshy macroalgae and grazers are scarce (Asnaghi *et al.*, 2013).

Intertidal rock pools are highly productive habitats (Martins *et al.*, 2007) and are composed by an important diversity of seaweeds and invertebrates (Ganning, 1971; Araujo *et al.*, 2006; Firth *et al.*, 2014). They are the place of strong interactions between species, including herbivory and competition (Metaxas & Scheibling, 1993). Communities colonizing rock pools are submitted to high daily and seasonal variations in physico-chemical parameters and especially temperature and pH (Morris & Taylor, 1983; Metaxas *et al.*, 1994). Several studies suggested that the consequences of ocean acidification on species from fluctuating environment were reduced compared with species from more stable habitat (Findlay *et al.*, 2010; Whiteley, 2011; Pansch *et al.*, 2014). Within rock pools, the response of communities to changes in temperature and pCO₂ have been addressed by Olabarria *et al.* (2013), who only considered interactions between macroalgal species. To our knowledge, no study assessed the effect of increased temperature and pCO₂ on rock pool assemblages composed by coralline algae, fleshy algae and grazers.

In this context, the present study examined experimentally the combined effect of ocean acidification and warming on the productivity of rock pool multi-specific assemblages composed by two coralline algal species (*Ellisolandia elongata* and *Lithophyllum incrustans*), three fleshy algal species (*Chondrus crispus*, *Ulva* sp. and *Bifurcaria bifurcata*) and two grazer species (*Patella ulyssiponensis* and *Gibbula pennanti*). The effect of ocean acidification and warming have been assessed at both individual and community level to test the importance of species interactions in the response of assemblages. As natural communities are subjected to environmental variability due to emersion/immersion cycles, experimental organisms were submitted to diurnal fluctuations of physico-chemical parameters by simulating tidal cycles. We hypothesized that rock pool natural fluctuating environment confers physiological advantage to organisms and communities when facing predicted ocean acidification and warming. As seasonal variations are likely to modify the response of species to ocean acidification and warming (Godbold & Solan, 2013; Baggini *et al.*, 2014), this hypothesis was tested in both winter and summer conditions.

Materials and methods

Rock pool description

The main species colonizing mid-intertidal rock pools at the Bloscon site in Roscoff, Brittany, France (48°43'28N 03°58'08W) were collected on 11 January 2016 (winter conditions) and 01 August 2016 (summer conditions). All collected species were present throughout the year in mid-intertidal rock pools. The range of natural seasonal and diurnal variations in physico-chemical parameters within mid-intertidal rock pools at the Bloscon site in Roscoff are provided in Legrand *et al.* (submitted, article n°5).

Biological material

Small fragments of the crustose coralline alga *Lithophyllum incrustans* Philippi, 1837 were removed from the substrate from a rock pool on the mid intertidal shore. Selected fragments were entirely pink and did not present any bleaching. The geniculate coralline alga *Ellisolandia elongata* Ellis and Solander, 1786, was also selected from rock pools and carefully removed from their substrate. Similarly, three fleshy algal species were sampled (the foliose green alga *Ulva* sp., the brown alga *Bifurcaria bifurcata* Ross, 1958, and the red alga *Chondrus crispus* Stackhouse, 1797), as well as the two gastropods *Patella ulyssiponensis* Gmelin, 1791 and *Gibbula pennanti* Philippi, 1846. Individuals of the same species were collected in the same rock pool when possible. After collection, all species were transported in seawater tanks to the Biological Station of Roscoff.

Experimental set-up

Two three-month long experimentations were conducted. The first experiment was performed from January to April 2016 in winter conditions and the second experiment from August to November 2016 in summer conditions. At each season, 12 g FW of *Ulva* sp. and *Bifurcaria bifurcata*, 8 g FW of *Chondrus crispus*, 4 g FW of *Ellisolandia elongata*, about 4 cm² of *Lithophyllum incrustans*, 2 individuals of *Patella ulyssiponensis* and 3 individuals of *Gibbula pennanti* were randomly assigned to 20 15-L aquaria. Algae have been fixed on glass marbles using nylon wire and epoxy resin to keep them in the bottom of aquaria. Organisms were acclimated to laboratory conditions over 7 days at *in situ* temperature (winter: 10.4°C; summer: 15.6°C) and pH (winter: 7.98; summer: 8.08). At the beginning of the experiment, pH was gradually decreased over 7 days by 0.05 units per day. The pH was regulated by

modifying pCO₂ through CO₂ bubbling (Gattuso & Lavigne, 2009). On the other hand, temperature was increased by 0.5°C per day. At each season, two pCO₂ conditions were tested, each with two temperature conditions. The following four treatments were obtained:

- 1) ambient pCO₂ and ambient temperature (control, A-pCO₂; T)
- 2) high pCO₂ and ambient temperature (H-pCO₂; T)
- 3) ambient pCO₂ and high temperature (A-pCO₂; T + 3°C)
- 4) high pCO₂ and high temperature (H-pCO₂; T + 3°C).

Ambient pH conditions (A-pCO₂) corresponded to *in situ* winter (7.98) and summer (8.08) mean pH_T (pH on the total scale) recorded at the Estacade site, in Roscoff, by SOMLIT (*Service d'Observation en Milieu Littoral* from 2010 to 2015). High pCO₂ (H-pCO₂) corresponded to the “business-as-usual” scenario predicted for the end of the century, with a pH decrease of -0.33 units (RCP 8.5; Gattuso *et al.*, 2015). Ambient temperature (T) corresponded to *in situ* winter (10.4°C) and summer (15.6°C) mean conditions recorded at the Estacade site by SOMLIT (from 2010 to 2015). High temperature (T + 3°C) was determined according to the “business-as-usual” scenario predicted for 2100, with an increase in temperature of 2.7°C (Gattuso *et al.*, 2015).

The pH and the temperature were adjusted in four 100 L header tanks, continuously supplied with filtered (5 µm) natural seawater pumped directly in front of the *Station Biologique de Roscoff*. The water flow rate was of 150 L h⁻¹ per tank. The temperature and the pH were controlled by an off-line feedback system (IKS Aquastar, Karlsbad, Germany) that activated or stopped heaters and solenoid valves, controlling temperature and CO₂ (Air Liquide, France) bubbling in the tanks, respectively. Each header tank supplied with seawater five 15-L aquaria. As natural rock pools are isolated from the sea at low tide, emersion/immersion cycles were simulated using pumps and timers over cycles of 6 h. Temperature and pH values were different between immersion and emersion (Figure A6-1).

During the immersion, aquaria were continuously supplied in seawater from header tanks using pumps, with a water flow rate of 15 L h⁻¹ per aquarium. Temperature was maintained constant (winter: 10.4 and 13.4; summer: 15.6 and 18.6, for ambient and predicted temperature, respectively) in aquaria with water baths. Seawater pH (pH_T, expressed on the total hydrogen ion concentration scale; Dickson *et al.*, 2007) and temperature were monitored every two days in the 20 aquaria, at different times of the day-time immersion. Seawater pH_T and temperature measurements were carried out using a pH probe combined with a

temperature sensor (PHC101, Hach Lange, IntelliCAL). The pH probe was calibrated using Tris/HCl and 2-aminopyridine/HCl buffers (Dickson *et al.*, 2007). The pH values of the off-line feedback system were adjusted from measurements of pH_T carried out during immersion in each aquarium (Table A6-1). Total alkalinity (A_T) was also monitored throughout experiments in each aquarium during the day-time immersion ($n = 30$). For A_T analyses, seawater samples (60 mL) were filtered through 0.7 μm Whatman GF/F filters and immediately poisoned with a mercuric chloride solution to prevent further biological activity (Dickson *et al.*, 2007). A_T was determined using open-cell titration on an automatic titrator (Titroline alpha, Schott SI Analytics, Mainz, Germany) according to the method developed by Dickson *et al.* (2007). A_T was calculated using a Gran function applied to pH values ranging from 3.5 to 3.0 (Dickson *et al.*, 2007) and corrected using standard reference material provided by the Andrew G. Dickson laboratory 125 (CRM Batch 111, accuracy of $\pm 6 \mu\text{mol kg}^{-1}$). Salinity was measured every 2 weeks with a conductivity probe (CDC401, Hach Lange, IntelliCAL, accuracy of 0.1) and remained constant during experiments (winter: 35.1 ± 0.1 ; summer: 35.3 ± 0.1). Irradiance during immersion was set to the mean *in situ* irradiance measured at the Station Biologique de Roscoff and corrected from an extinction coefficient of light in seawater at 3 m depth (mean marnage). Light intensities were 40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the winter and 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the summer. The light was provided by two or four 80 W fluorescent tubes (JBL Solar Ultra Marin Day, JBL Aquaria, Nelson, New Zealand) above the aquaria under a 10/14 h or 14/10 h light/dark photoperiod, for winter or summer conditions, respectively.

During the emersion, seawater supply to the aquaria was stopped by deactivating pumps. Therefore, the pH in each aquarium only varied according to the community metabolism. The temperature in aquaria was maintained to reflect mean *in situ* temperatures measured during night- (winter: 8.0°C; summer: 14.0°C) and day-time emersion (winter: 10.0°C; summer: 20.2°C) (Fig. A6-1; Legrand *et al.*, submitted) and predicted conditions for the end of the century (winter: night=11.0°C, day=13°C; summer: night=17.0°C, day=23.2°C). Similarly, irradiance during day-time emersion was set to the mean *in situ* irradiance previously measured above rock pools: 90 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the winter and 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the summer.

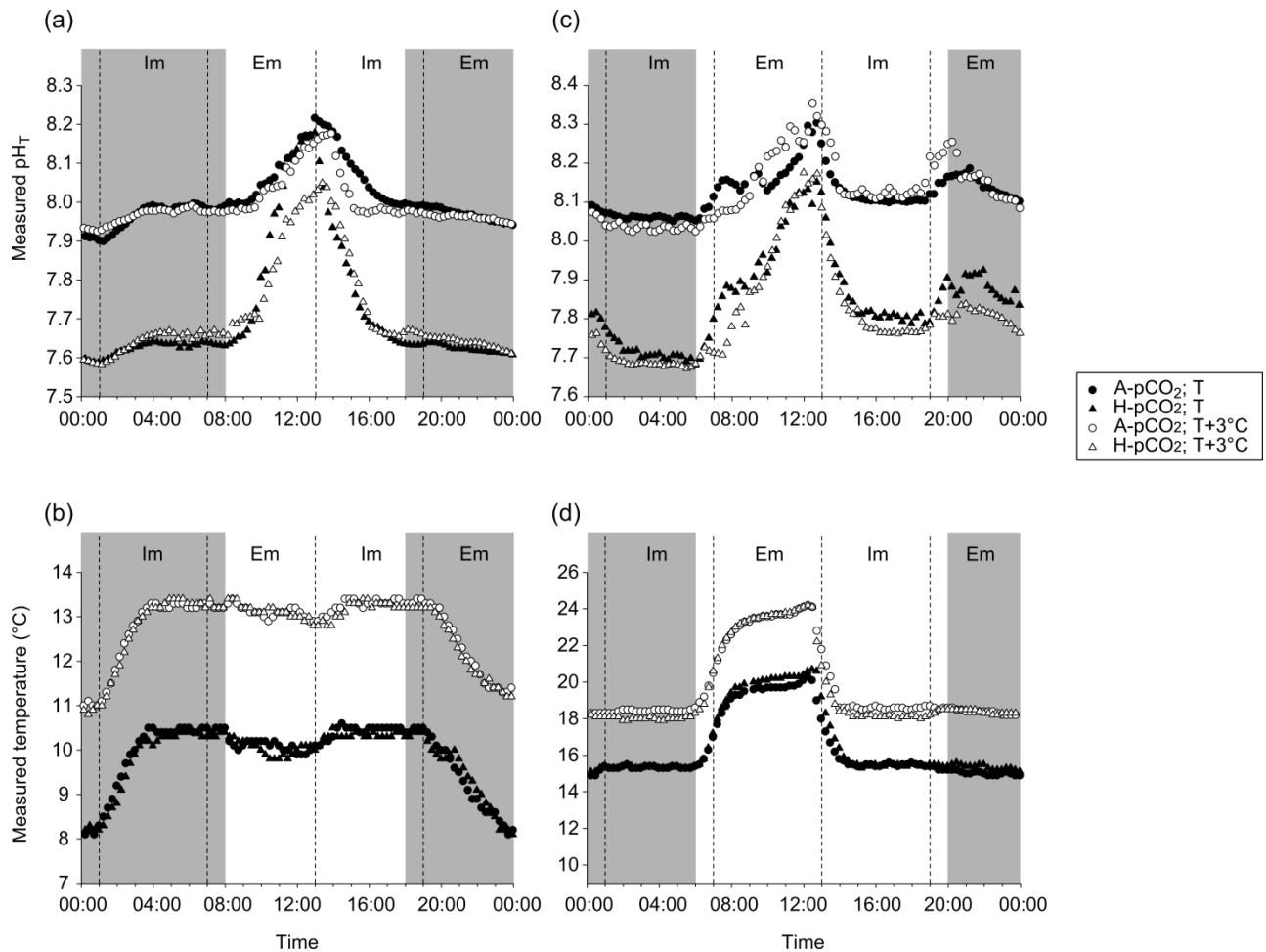


Figure A6-1. Diurnal variations of pH_T and temperature simulating winter (a and b) and summer (c and d) emersion (Em) / immersion (Im) cycles for each pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatment. Gray sections represent the night. For each treatment, expected conditions of pH_T and temperature for the different emersion/immersion phases are shown at the top of each graph. The pH_T was only regulated during immersion phases.

Table A6-1. Physical and chemical parameters (mean \pm SE) of seawater measured during the immersion phase in each experimental condition (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂; T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) in the winter and the summer. pH_T and temperature were monitored every two days in each aquarium. Total alkalinity values (A_T) are means (\pm SE) of 30 samples measured in each aquarium. The CO₂ partial pressure (pCO₂), dissolved inorganic carbon (DIC), and saturation states of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}) were calculated from pH_T, temperature, salinity, and mean A_T using CO2SYS.

Season	Treatment	pCO ₂ (μ atm)	pH _T	% saturation O ₂	Temperature (°C)	A _T (μ mol kg ⁻¹)	DIC (μ mol kg ⁻¹)	Ω_{Ar}	Ω_{Ca}
Winter	A-pCO ₂ ; T	501 (\pm 11)	7.96 (\pm 0.01)	110.1 (\pm 0.7)	10.1 (\pm 0.1)	2386 (\pm 2)	2225 (\pm 4)	1.88 (\pm 0.03)	2.95 (\pm 0.05)
	H-pCO ₂ ; T	1308 (\pm 25)	7.65 (\pm 0.01)	108.9 (\pm 2.2)	10.0 (\pm 0.1)	2373 (\pm 4)	2350 (\pm 4)	0.82 (\pm 0.01)	1.28 (\pm 0.02)
	A-pCO ₂ ; T+3°C	440 (\pm 13)	7.96 (\pm 0.01)	112.4 (\pm 0.6)	13.3 (\pm 0.1)	2381 (\pm 3)	2173 (\pm 5)	2.33 (\pm 0.05)	3.65 (\pm 0.08)
	H-pCO ₂ ; T+3°C	1179 (\pm 13)	7.65 (\pm 0.01)	110.2 (\pm 0.9)	13.3 (\pm 0.1)	2387 (\pm 2)	2333 (\pm 2)	1.04 (\pm 0.01)	1.62 (\pm 0.02)
Summer	A-pCO ₂ ; T	401 (\pm 4)	8.07 (\pm 0.01)	103.7 (\pm 0.7)	15.7 (\pm 0.1)	2443 (\pm 2)	2193 (\pm 3)	2.80 (\pm 0.02)	4.34 (\pm 0.03)
	H-pCO ₂ ; T	887 (\pm 20)	7.75 (\pm 0.01)	106.5 (\pm 1.0)	15.5 (\pm 0.1)	2437 (\pm 1)	2324 (\pm 5)	1.54 (\pm 0.03)	2.39 (\pm 0.05)
	A-pCO ₂ ; T+3°C	430 (\pm 5)	8.04 (\pm 0.01)	102.6 (\pm 0.6)	18.6 (\pm 0.1)	2439 (\pm 1)	2178 (\pm 2)	2.95 (\pm 0.02)	4.55 (\pm 0.03)
	H-pCO ₂ ; T+3°C	986 (\pm 12)	7.72 (\pm 0.01)	102.4 (\pm 0.8)	18.6 (\pm 0.1)	2435 (\pm 1)	2323 (\pm 2)	1.56 (\pm 0.02)	2.40 (\pm 0.03)

Metabolic measurements

At the end of the winter and the summer experimentations, metabolic measurements were conducted both on species in isolation and on whole assemblages. Incubations were performed in acrylic respirometry chambers (Engineering and Design Plastics Ltd, Cambridge, UK). The chamber volume depended on species size and was of 185 mL for *P. ulyssiponensis*, *G. pennanti*, *E. elongata*, *L. incrustans*, *C. crispus* and *B. bifurcata* and 600 mL for *Ulva* sp. and assemblages. Species were incubated with the seawater of each aquarium. During incubations, species were placed on a plastic grid above a stir bar in the chambers to ensure the seawater was well mixed. For the gastropods, respiration rates were measured under ambient irradiance. For each grazer species, individuals present in each aquarium were incubated together. For the calcareous algae *E. elongata*, *L. incrustans* and assemblages, net photosynthetic rates were measured under ambient irradiance, and respiration rates were measured in the dark. For light incubations, chambers were placed inside aquaria to control temperature. For dark incubations, chambers were placed in a plastic crate filled with aquaria seawater in an open circuit to keep the temperature constant. Incubation duration was adjusted to keep oxygen saturation above 80%. Incubations lasted approximately from 1 h for *P. ulyssiponensis* to 2 h for *L. incrustans*. For assemblages, the metabolism was measured from the incubations of all species together.

Oxygen concentrations were measured at the beginning and at the end of each incubation, using an optical fiber system (FIBOX 3, PreSens, Regensburg, Germany). Reactive spots were calibrated with 0% and 100% buffer solutions. The 0% buffer solution was prepared by dissolving 1 g of sodium sulfite (Na_2SO_3) in 100 mL of seawater. The 100% buffer solution was prepared by bubbling air into 100 mL of seawater using an air-pump for 20 min to obtain air-saturated seawater. Net primary production (NPP, $\mu\text{mol O}_2 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) or respiration (R, $\mu\text{mol O}_2 \text{ g DW}^{-1} \text{ h}^{-1}$) rates were calculated following Eq. 6:

$$\text{NPP or R} = \frac{\Delta\text{O}_2 \times V}{\Delta t \times \text{DW}} \quad (\text{Eq. 6})$$

where ΔO_2 is the difference between the initial and final oxygen concentrations ($\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$), V, the volume of the chamber (L), Δt , the incubation time (h), and DW, the dry weight of the

species incubated (g). The dry weight was obtained after 48 h at 60°C. For gastropods, the body was separated from the shell to consider the dry weight of the body only.

For the algae and the assemblages, gross primary production (GPP) was calculated following Eq. 7:

$$\text{GPP} = \text{NPP} - \text{R} \quad (\text{Eq. 7})$$

Control incubations containing only seawater were carried out to correct for oxygen fluxes due to any additional biological activity in seawater. Oxygen fluxes calculated in control chambers were subtracted from oxygen fluxes of chambers containing species.

Crustose coralline algae (CCA) bleaching measurement

At the end of each three-month long experiment, all incubated thalli of *L. incrustans* were photographed. The bleaching is characterized by the presence of white patches at the surface of *L. incrustans* thalli. The percentage of bleached surface was determined using Image J software version 1.46 (Rasband, 2016).

Chlorophyll a analysis

At the end of the experiments, thalli of all algae were collected in each aquarium and immediately frozen at -20°C pending analyses. Then samples were freeze-dried and crushed into a powder using a mortar, in the dark. An aliquot of 0.02-0.10 g of powder was precisely weighed and suspended in 10 mL of 90% acetone and stored in the dark at 4°C for 12 h. Samples were then centrifuged at 4000 rpm. The supernatant was collected and absorbance was measured at 630, 647, 664, and 691 nm. Chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations ($\mu\text{g g DW}^{-1}$) were calculated from Ritchie (2008).

Data analysis

To examine the importance of species interactions in the response of the community to predicted changes, the metabolism measured for assemblages was compared to the metabolism expected for assemblages if no interaction occurred between species. Expected metabolism was calculated from the sum of individual fluxes obtained from specific incubations. For each pCO₂ and temperature treatment, mean measured and expected

metabolic rates of assemblages (net and gross primary production and respiration rates) were compared using a t-test for each variable, after testing normality and variance homogeneity.

The influence of temperature and pCO₂ was tested on metabolic rates of grazers, coralline and fleshy algae and assemblages (measured and expected metabolic rates). Normality of the data and variance homogeneity were checked for all variables. When assumptions were respected, two-way ANOVA were performed, using temperature (two levels: ambient and elevated temperature) and pCO₂ (two levels: ambient and elevated pCO₂) as fixed orthogonal factors (n = 5). When assumptions were not respected, two-way non-parametric Scheirer-Ray-Hare tests were run. Statistical analyses were conducted separately for winter and summer experiments in order to keep a balanced design. Winter and summer conditions were then compared using a t-test for each variable, after testing normality and variance homogeneity. When 2-way ANOVAs showed significant results, post hoc tests (Tukey honest significant difference, HSD) were performed to compare the four treatments.

Results

Metabolic responses of grazers to acidification and warming

In *P. ulyssiponensis* and *G. pennanti*, higher R and E were recorded in the summer than in the winter (Table A6-2). No effect of elevated temperature and pCO₂ was observed on *P. ulyssiponensis* R (Figure A6-2; Table A6-3), while *G. pennanti* R was enhanced under elevated temperature in the winter only. Increased pCO₂ did not affect R regardless of the season (Figure A6-2; Table A6-3).

Metabolic responses of coralline algae to acidification and warming

E. elongata net and gross primary production (NPP and GPP, respectively), respiration (R) and chlorophyll *a* content were significantly higher in the winter than in the summer (Table A6-2). *E. elongata* NPP and GPP were positively affected by increased temperature and pCO₂ in winter conditions (Figure A6-3; Table A6-4). In the summer, an interactive effect of temperature and pCO₂ was detected on *E. elongata* GPP. When combined, increased temperature and pCO₂ enhanced *E. elongata* R in the winter. An interactive effect of increased temperature and pCO₂ was evidenced on chlorophyll *a* content in the summer only (Tables A6-4; A6-5).

No seasonal effect was detected on *L. incrustans* NPP, GPP and respiration, while chlorophyll *a* content was significantly higher in winter conditions (Table A6-2). *L. incrustans* bleaching was significantly higher in the summer (Wilcoxon rank sum test, $W = 328$, $p < 0.001$). Increased temperature had a positive effect on *L. incrustans* NPP in the winter (Figure A6-3; Table A6-4). Conversely, temperature did not affect the NPP in summer conditions. In the winter, the effect of increased pCO₂ and temperature on *L. incrustans* GPP was weakened when these factors were combined. An interactive effect of temperature and pCO₂ was observed on *L. incrustans* R in winter conditions, while no effect was detected in the summer. Chlorophyll *a* content was not affected by temperature and pCO₂ in the winter, while chlorophyll *a* content increased under elevated temperature in the summer (Tables A6-4; A6-5). *L. incrustans* bleaching was significantly higher under elevated temperature and pCO₂ in the winter (Figure A6-4; Table A6-4).

Table A6-2. Results of mean comparison tests between seasons for the metabolism and chlorophyll *a* content (for seaweeds) of the different species and the assemblages (n = 20). W: winter; S: summer. Statistical analyses were performed using Wilcoxon rank sum tests.

	Net production NPP			Gross production GPP			Respiration R			Chlorophyll <i>a</i>		
	W	p		W	p		W	p		W	p	
<i>P. ulyssiponensis</i>							50	<0.001	W < S			
<i>G. pennanti</i>							39	<0.001	W < S			
<i>E. elongata</i>	38	<0.001	W > S	27	<0.001	W > S	307	0.003	W > S	29	<0.001	W > S
<i>L. incrustans</i>	220	0.602		216	0.678		207	0.862		92	0.017	W > S
<i>C. crispus</i>	162	0.314		109	0.013	W > S	361	<0.001	W > S	11	<0.001	W > S
<i>Ulva</i> sp.	243	0.253		244	0.242		169	0.413		3	<0.001	W > S
<i>B. bifurcata</i>	78	<0.001	W > S	59	<0.001	W > S	305	0.004	W > S	29	<0.001	W > S
Assemblage measured fluxes	201	0.989		217	0.659		136	0.086				
Assemblage expected fluxes	206	0.883		250	0.183		105	0.010	W < S			

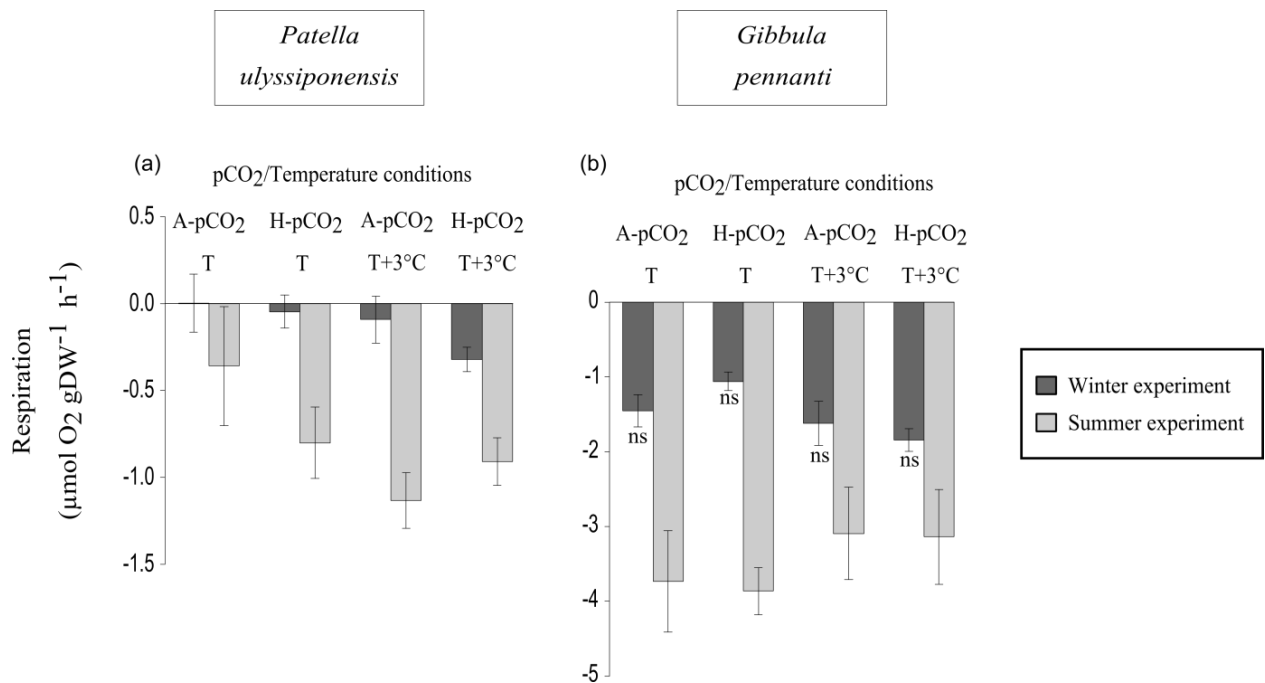


Figure A6-2. Respiration rates (mean ± SE, n = 5) of the grazers (a) *Patella ulyssiponensis* and (b) *Gibbula pennanti* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions. The species were maintained in assemblages for three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs. ns = not significant

Table A6-3. Results of the analysis of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on the respiration rates of *Patella ulyssiponensis* and *Gibbula pennanti* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA. Significant p-values are shown in bold ($\alpha = 0.05$). ↗: increase in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1

		Respiration	
		R	
<i>P. ulyssiponensis</i>	WINTER	F	p-value
	T	2.3	0.15
	pCO ₂	1.3	0.28
	T x pCO ₂	0.5	0.47
	SUMMER		
	T	3.8	0.068
	pCO ₂	0.2	0.63
T x pCO ₂	2.2	0.16	
<i>G. pennanti</i>	WINTER	F	p-value
	T	5.4	0.034 ↗
	pCO ₂	0.2	0.69
	T x pCO ₂	2.2	0.16
	SUMMER		
	T	1.3	0.27
	pCO ₂	0.0	0.88
T x pCO ₂	0.0	0.94	

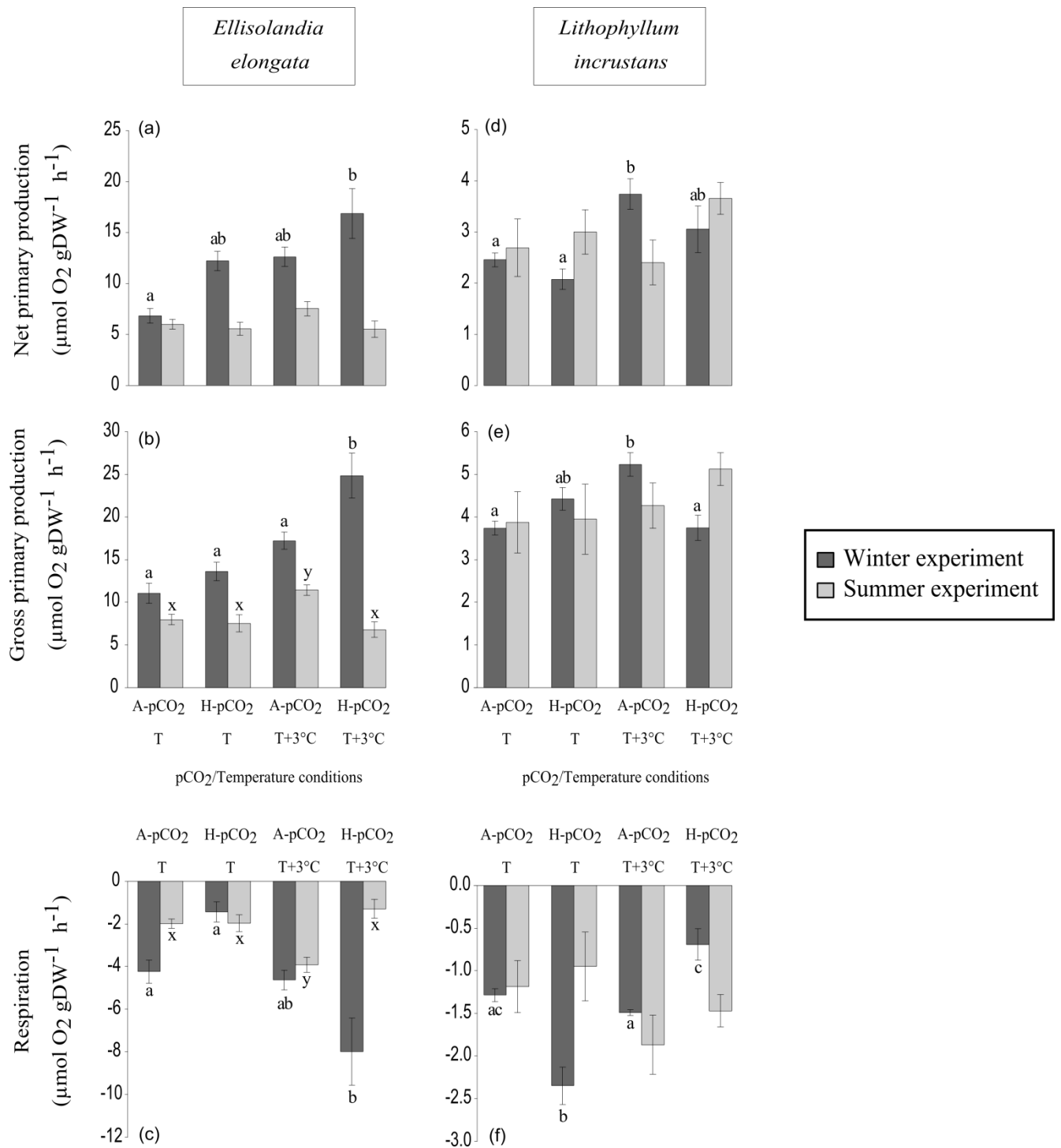


Figure A6-3. Net and gross primary production and respiration rates (mean ± SE, n = 5) of *Ellisolandia elongata* (a to c) and *Lithophyllum incrustans* (d to f) in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a, b and c) and summer (letters x and y) conditions. ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

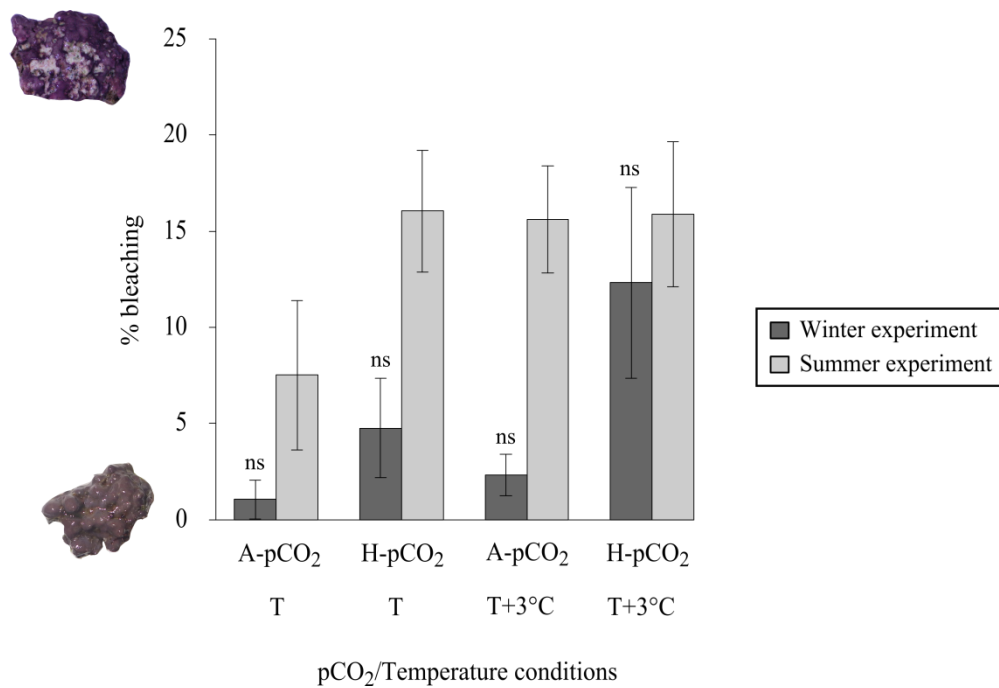


Figure A6-4. Percentage of bleaching (mean \pm SE, $n = 5$) in *Lithophyllum incrustans* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after the three-month experiments in winter (dark gray) and summer (light gray) experiments. Pictures represent a healthy thallus (below) and a bleached thallus. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs. ns = not significant

Table A6-4. Results of the analyses of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production and respiration rates and chlorophyll *a* content measured on *Ellisolandia elongata* and *Lithophyllum incrustans* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are shown in bold ($\alpha = 0.05$). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1

		Net production		Gross production		Respiration		Chlorophyll a		Bleaching	
		NPP		GPP		R					
		F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
<i>E. elongata</i>	WINTER										
	T	13.1	0.002 ↗	28.7	<0.001 ↗	7.8	0.005	1.0	0.332		
	pCO ₂	11.2	0.004 ↗	9.9	0.006 ↗	0.4	<i>0.545</i>	1.2	0.293		
	T x pCO ₂	0.2	0.698	2.4	0.141	5.1	0.023	0.7	0.400		
	SUMMER										
	T	1.2	0.284	2.8	0.111	3.0	0.104	4.8	0.046		
	pCO ₂	3.4	0.085	9.9	0.006	13.2	0.002	0.2	0.668		
T x pCO ₂	1.4	0.254	6.7	0.020	12.9	0.002	5.6	0.033			
<i>L. incrustans</i>	WINTER	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
	T	14.3	0.002 ↗	2.5	0.135	2.8	<i>0.096</i>	0.2	0.690	3.9	0.049 ↗
	pCO ₂	3.2	0.093	2.4	0.139	0.0	<i>0.940</i>	3.5	0.080	4.0	0.045 ↗
	T x pCO ₂	0.3	0.615	17.7	<0.001	14.3	<0.001	0.4	0.547	0.0	0.910
	SUMMER										
	T	0.2	0.689	1.5	0.236	3.5	0.078	6.4	0.026 ↗	1.3	0.265
	pCO ₂	3.1	0.098	0.5	0.476	1.0	0.335	1.6	0.231	1.6	0.219
T x pCO ₂	1.1	0.307	0.4	0.551	0.1	0.803	0.6	0.449	1.5	0.245	

Table A6-5. Chlorophyll *a* content (mean \pm SE, $n = 5$) of calcareous and fleshy algae in the different pCO₂ (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂) and temperature (T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) treatments, after being maintained three months in winter and summer conditions.

	Chlorophyll <i>a</i>			
	$\mu\text{g chlorophyll g DW}^{-1}$			
	A-pCO ₂ /T	H-pCO ₂ /T	A-pCO ₂ /T+3°C	H-pCO ₂ /T+3°C
<i>Ellisolandia elongata</i>				
Winter	51.2 (\pm 10.7)	68.2 (\pm 10.6)	50.0 (\pm 10.1)	52.0 (\pm 4.5)
Summer	28.3 (\pm 3.2)	33.3 (\pm 2.6)	28.9 (\pm 0.9)	21.7 (\pm 2.3)
<i>Lithophyllum incrustans</i>				
Winter	22.8 (\pm 2.8)	18.9 (\pm 3.6)	23.4 (\pm 3.6)	15.8 (\pm 1.7)
Summer	13.0 (\pm 1.1)	12.3 (\pm 3.0)	18.7 (\pm 1.3)	15.4 (\pm 1.5)
<i>Chondrus crispus</i>				
Winter	34.6 (\pm 6.1)	30.1 (\pm 4.8)	31.6 (\pm 3.9)	31.5 (\pm 2.2)
Summer	17.1 (\pm 1.6)	17.5 (\pm 4.8)	17.7 (\pm 2.3)	14.7 (\pm 1.7)
<i>Ulva sp.</i>				
Winter	133.8 (\pm 14.4)	152.9 (\pm 12.0)	123.1 (\pm 13.1)	127.9 (\pm 10.6)
Summer	41.9 (\pm 4.6)	44.0 (\pm 7.2)	77.7 (\pm 11.3)	58.4 (\pm 9.1)
<i>Bifurcaria bifurcata</i>				
Winter	218.9 (\pm 12.0)	210.9 (\pm 7.2)	213.3 (\pm 16.7)	205.6 (\pm 19.2)
Summer	129.7 (\pm 17.1)	146.7 (\pm 10.4)	159.0 (\pm 14.1)	168.4 (\pm 9.0)

Metabolic responses of fleshy algae to acidification and warming

C. crispus NPP was not affected by the season, while its GPP, R and chlorophyll *a* content were higher in the winter (Table A6-2). A significant interaction between temperature and pCO₂ was detected on *C. crispus* NPP regardless of the season and on *C. crispus* GPP in the winter (Figure A6-5; Table A6-6). On the other hand, pCO₂ increase enhanced *C. crispus* GPP in the summer. R in *C. crispus* increased under high pCO₂ in the winter and increased under elevated temperature in the summer. *C. crispus* chlorophyll *a* content did not vary with the temperature or pCO₂ (Tables A6-5; A6-6).

Ulva sp. NPP, GPP and R were not affected by the season, while chlorophyll *a* content was significantly higher in the winter (Table A6-2). NPP and GPP in *Ulva* sp. did not vary among temperature and pCO₂ conditions regardless of the season (Figure A6-5; Table A6-6). In winter conditions, an antagonistic effect of temperature and pCO₂ was observed on *Ulva* sp. R. After three months of summer condition, increased R was observed under elevated temperature, while increased pCO₂ significantly reduced R. Chlorophyll *a* content in *Ulva* sp. was higher under elevated temperature in the summer only (Tables A6-5; A6-6).

B. bifurcata NPP, GPP, R and chlorophyll *a* content were significantly higher in the winter (Table A6-2). No temperature effect was observed on *B. bifurcata* NPP in either season (Figure A6-5; Table A6-6). In winter conditions, *B. bifurcata* GPP was significantly reduced under elevated temperature, while no effect was detected in the summer. A decline in *B. bifurcata* R was evidenced under elevated temperature in the winter, while an increase was detected in the summer. No significant effect of temperature and pCO₂ was evidenced on chlorophyll *a* content in *B. bifurcata*, regardless of the season (Tables A6-2; A6-5; A6-6).

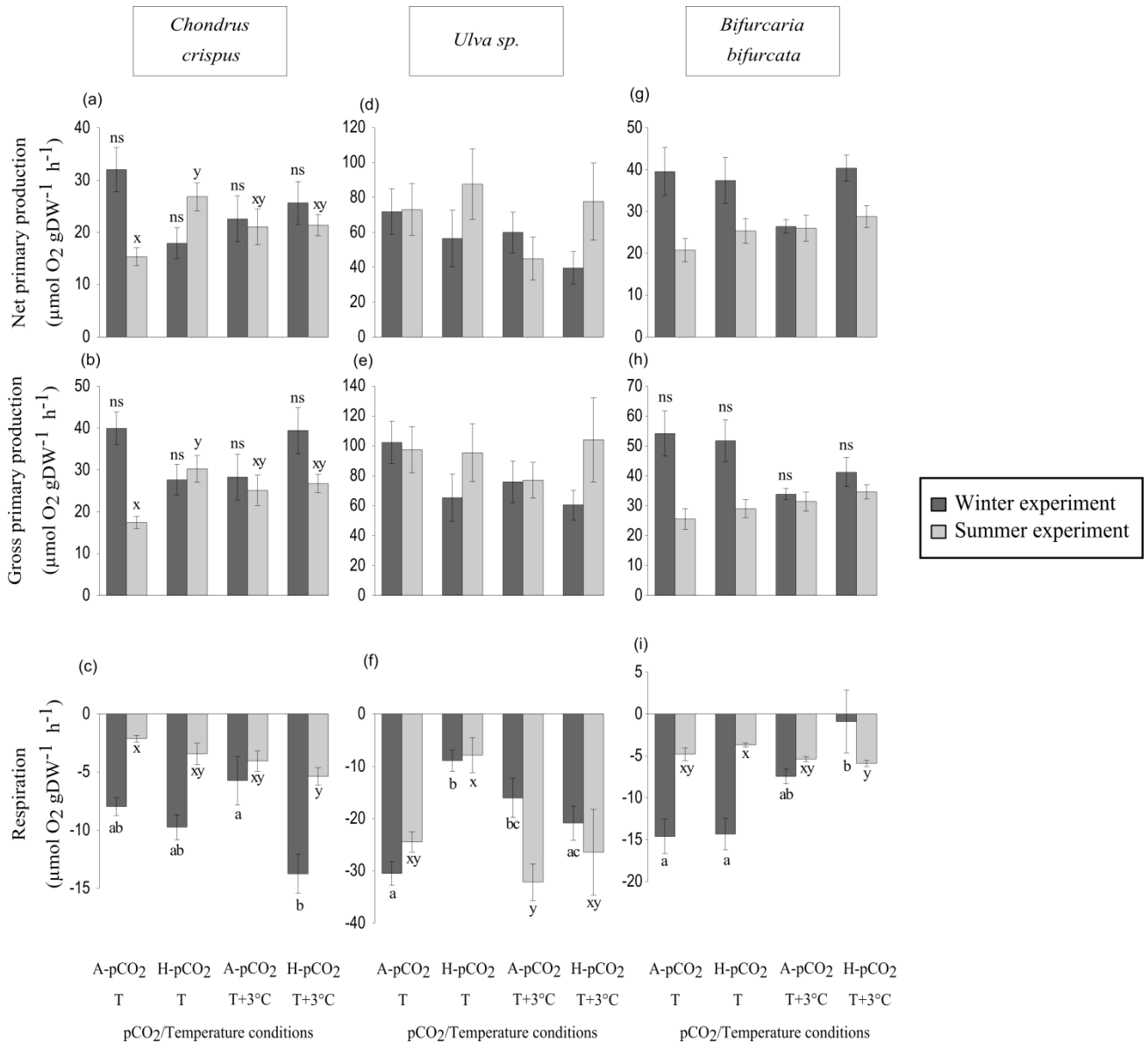


Figure A6-5. Net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE n = 5) of the fleshy algae *Chondrus crispus* (a,b,c, respectively), *Ulva sp.* (d,e,f) and *Bifurcaria bifurcata* (g,h,i) in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. Species were maintained during three months in winter (dark gray) and summer (light gray) conditions. Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a, b and c) and summer (letters x and y). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Table A6-6. Results of the analyses of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production, respiration and chlorophyll *a* content, measured on the fleshy algae *Chondrus crispus*, *Ulva* sp. and *Bifurcaria bifurcata* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are shown in bold ($\alpha = 0.05$). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1

		Net production NPP		Gross production GPP		Respiration R		Chlorophyll a	
		F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value
<i>C. crispus</i>	WINTER								
	T	0.0	0.834	0.0	0.992	0.4	0.561	0.0	0.852
	pCO ₂	1.9	0.182	0.0	0.899	10.8	0.005 ↗	0.3	0.619
	T x pCO ₂	4.7	0.045	6.1	0.025	4.4	0.053	0.2	0.631
	SUMMER								
	T	0.0	0.958	0.6	0.464	6.6	0.021 ↗	0.2	0.660
pCO ₂	5.4	0.033	6.8	0.019 ↗	3.0	0.100	0.3	0.585	
T x pCO ₂	4.9	0.043	4.1	0.060	0.0	0.994	0.5	0.490	
<i>Ulva</i> sp.	WINTER								
	T	1.3	0.276	1.3	0.270	0.2	0.674	2.4	0.141
	pCO ₂	1.9	0.183	3.6	0.074	8.3	0.011	1.1	0.308
	T x pCO ₂	0.0	0.848	0.6	0.447	20.5	<0.001	0.4	0.549
	SUMMER								
	T	1.1	0.301	0.1	0.768	4.5	0.034 ↗	11.0	0.004 ↗
pCO ₂	1.8	0.203	0.4	0.535	7.4	0.006 ↘	1.3	0.277	
T x pCO ₂	0.3	0.616	0.6	0.469	0.3	0.597	2.0	0.177	
<i>B. bifurcata</i>	WINTER								
	T	1.4	0.258	7.1	0.017 ↘	18.7	<0.001 ↘	0.2	0.703
	pCO ₂	1.8	0.193	0.2	0.675	2.1	0.170	0.3	0.581
	T x pCO ₂	3.4	0.083	0.7	0.411	1.7	0.207	0.0	0.993
	SUMMER								
	T	2.3	0.150	3.7	0.073	9.0	0.008 ↗	4.2	0.057
pCO ₂	1.6	0.220	1.3	0.276	0.4	0.522	1.1	0.303	
T x pCO ₂	0.1	0.759	0.0	0.979	3.1	0.096	0.1	0.765	

Metabolic responses of assemblages to acidification and warming

The NPP, GPP and R measured on assemblages were not affected by the season. Increased temperature and pCO₂ did not affect measured NPP of assemblages, while GPP increased under elevated temperature in the summer (Figure A6-6; Table A6-7). Measured R was significantly affected by the interaction between temperature and pCO₂ in the winter, while no effect was observed in the summer. Expected R of assemblages was higher in the summer, while no effect of season was detected on expected NPP and GPP (Table A6-2). Expected NPP and GPP did not differ among pCO₂ conditions regardless of the season, while R decreased under elevated temperature in the winter (Figure A6-6; Table A6-7).

Measured and expected R did not differ significantly regardless of the season and the treatment (Figure A6-6). In the winter, expected NPP was significantly higher than measured NPP for all treatments. No difference was observed between measured and expected GPP when elevated temperature and pCO₂ were combined in the winter. In the summer, expected GPP was higher than measured GPP under ambient treatment and elevated pCO₂ alone, while no difference was evidenced under elevated temperature alone and under combined high temperature and pCO₂.

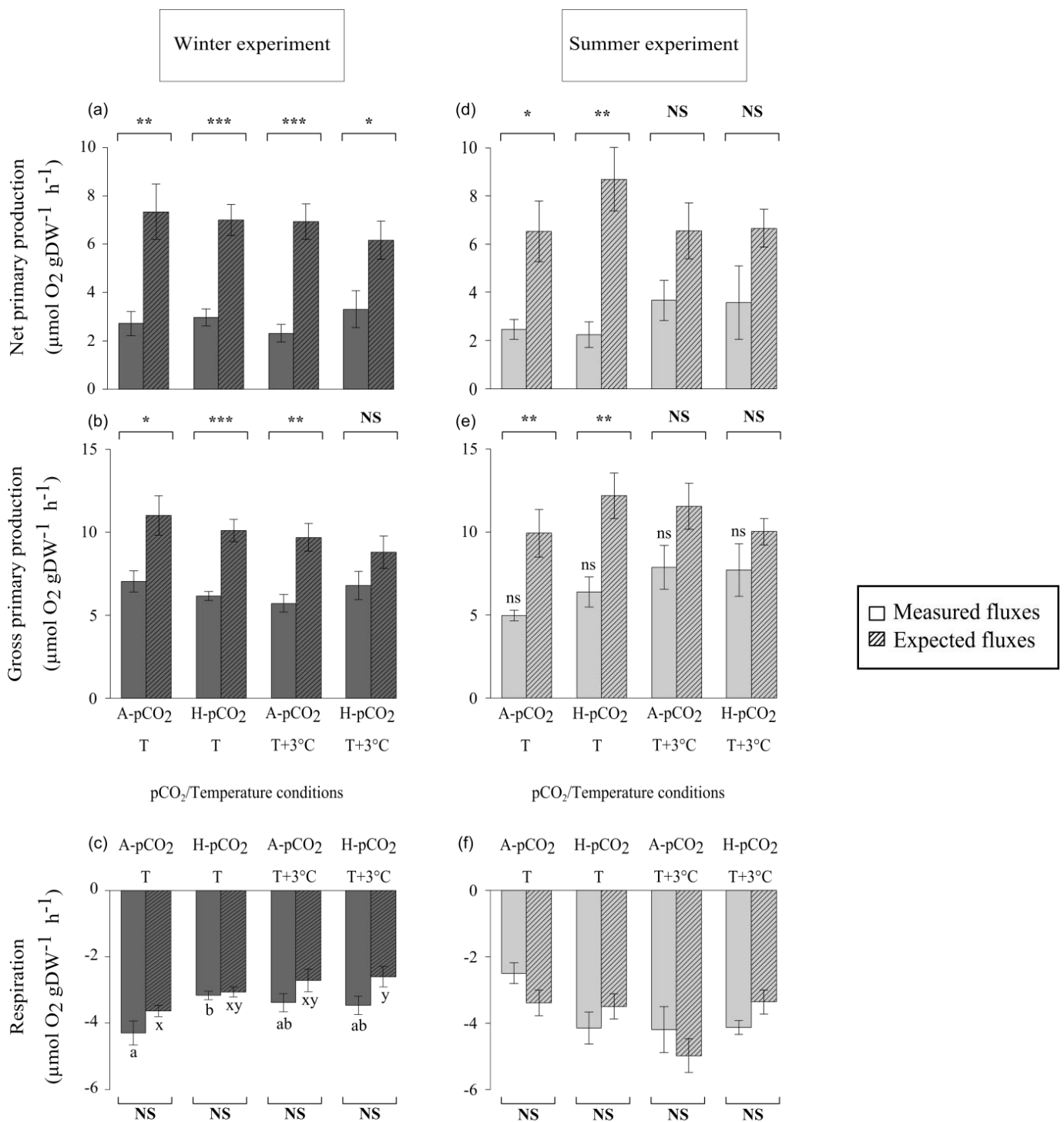


Figure A6-6. Measured (full color) and expected (hatched) net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE, $n = 5$) of assemblages in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. The assemblages were maintained during three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Asterisks represent significant differences between mean measured and expected metabolic rates of assemblages tested for each treatment (t-test): * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$ and NS = non-significant differences. Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in for measured (a and b) and (x and y) expected fluxes and ns, non-significant differences. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.

Table A6-7. Results of the analyses of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production and respiration rates, measured and expected metabolic rates for assemblages in the winter and the summer (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are presented in bold ($\alpha = 0.05$). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1

		Net production NPP		Gross production GPP		Respiration R	
		F	p-value	F	p-value	F	p-value
Measured fluxes	WINTER						
	T	0.0	0.976	0.3	0.590	1.5	0.240
	pCO ₂	1.3	0.268	0.0	0.951	4.9	0.041
	T x pCO ₂	0.6	0.461	3.1	0.099	6.4	0.022
	SUMMER						
	T	<i>1.1</i>	<i>0.290</i>	4.2	0.041 ↗	4.0	0.061
	pCO ₂	<i>1.0</i>	<i>0.326</i>	0.7	<i>0.406</i>	2.2	0.155
	T x pCO ₂	<i>0.2</i>	<i>0.650</i>	1.3	<i>0.257</i>	3.7	0.072
	Expected fluxes	WINTER					
T		0.5	0.472	2.0	0.180	7.4	0.015 ↘
pCO ₂		0.4	0.517	0.9	0.350	1.8	0.196
T x pCO ₂		0.1	0.801	0.0	0.988	0.8	0.379
SUMMER							
T		0.8	0.393	0.0	0.830	3.1	0.097
pCO ₂		1.0	0.338	0.1	0.772	3.4	0.086
T x pCO ₂		0.8	0.383	2.2	0.157	4.4	0.053

Discussion

Seasonal effect on rock pool assemblages

Rock pools are generally considered as productive systems due to the high macroalgal biomass and high photosynthetic rates of seaweeds (Article n°5; Morris & Taylor, 1983; Metaxas *et al.*, 1994; Björk *et al.*, 2004; Araujo *et al.*, 2006). In the present study, the season did not affect measured NPP and GPP of assemblages, which is consistent with the lack of response observed on expected NPP and GPP, obtained from the sum of individual fluxes. For most intertidal seaweeds, high light intensities in summer often greatly exceed their needs for photosynthesis, particularly during day-time emersion (Franklin & Forster, 1997). Therefore, the decline in GPP in *B. bifurcata*, *C. crispus* and *E. ellisolandia* in the summer may be partly explained by a decrease in chlorophyll *a* content, as several studies evidenced lower pigment content at the time of year when the light is more intense (Henley & Ramus, 1989; Algarra & Xavier Niell, 1990; Fillit, 1995). Hanelt *et al.* (2003) suggest that the reduction of pigment density under high irradiance is essential to reduce the risk of oxidative damage. Changes may also occur in other photosynthetic pigments (e.g. phycobiliproteins; Gao & Zheng, 2010) that were not analyzed in this study. Some researches evidenced that *C. crispus* and *E. elongata* are generally adapted to lower light intensities (López-Figueroa, 1992) and colonize under-canopy environments or deeper and sheltered rock pools (Legrand *et al.*, submitted; Korbee *et al.*, 2014; Egilsdottir *et al.*, 2016). Therefore, the three month long exposure to summer experimental conditions may have had deleterious consequences on the physiology of these species. Conversely, in *Ulva* sp. and *L. incrustans*, NPP and GPP remained unchanged, although a decline in chlorophyll *a* content was observed in the summer. Within natural rock pools, *L. incrustans* and *Ulva* sp. reach higher biomass upper on the shore and are likely to be able to withstand higher light intensities and temperature than other species (Kooistra *et al.*, 1989; Dethier, 1994; Axelsson *et al.*, 1995; Häder & Figueroa, 1997). As for photosynthesis, measured R of assemblages did not significantly differ between winter and summer conditions. Differences in R were also evidenced between species, following variations of photosynthesis. Therefore, differences in species primary production and respiration rates between winter and summer conditions may be explained by the inter-specific differences in stress tolerance such as light intensities or temperature (Olabarria *et al.*, 2013).

Assemblage measured and expected metabolism

Expected metabolism simulates the potential response of the assemblage in the absence of interaction between species. Most differences between measured and expected metabolism were observed on NPP and GPP, while no differences were detected on R. These results are consistent, given that species interact for access to light and nutrients during the day. Indeed, the presence of canopy species, such as *Ulva* sp. and *B. bifurcata*, may reduce incident light and thus the photosynthesis of understory species. Several studies evidenced the importance of canopy structure in the productivity of communities (Bruno *et al.*, 2005; Tait & Schiel, 2011). However, although the presence of canopy may have negative impact on assemblage productivity under low irradiances during immersion, its role is essential on rocky shores in protecting underlying species from the effects of high irradiances during emersion (Bulleri *et al.*, 2002a; Tait & Schiel, 2011). However, this study did not assess the metabolic response of species during the experimental emersion period. At night, species interactions are likely to be reduced, which is consistent with the lack of difference observed between measured and expected R.

The present results also evidenced that most differences between measured and expected GPP were observed under ambient conditions. However, when increased temperature and pCO₂ were combined, no significant difference was detected between measured and expected GPP, which suggests the importance of considering species interactions in order to have a better overview of the response of rock pool communities to climate change. Indeed, Falkenberg *et al.* (2015) provided evidence that species interactions may promote the resistance of assemblages to predicted acidification and warming.

Ocean acidification and warming effects on rock pool assemblages

Increased pCO₂ did not affect assemblage GPP regardless of the season, while elevated temperature increased GPP in the summer only. Assemblage GPP was mainly driven by the response of fleshy macroalgae to acidification and warming, although the three species examined in this study exhibited different responses to temperature and pCO₂ changes. The species-specific response of macroalgae to climate change has already been evidenced in several studies (Gao *et al.*, 1991; Beardall *et al.*, 1998; Middelboe & Hansen, 2007; Swanson & Fox, 2007; Kram *et al.*, 2016). Mechanisms governing the physiological response of marine macroalgae to increased pCO₂ remain poorly documented (Hurd *et al.*, 2009);

however, it is likely that their response to predicted changes will depend on the mechanisms used for inorganic carbon uptake (Cornwall *et al.*, 2017b). *Ulva* sp. was the most resilient fleshy alga under predicted conditions, given that GPP was not affected by increased temperature and pCO₂ regardless of the season. Several studies evidenced the ability of *Ulva* sp. to use different forms of inorganic carbon through presence of powerful carbon concentration mechanisms (CCM; Axelsson *et al.*, 1999; Björk *et al.*, 2004; Rautenberger *et al.*, 2015). This process is likely to provide a competitive advantage to *Ulva* sp., especially when CO₂ is limited (Axelsson *et al.*, 1995). Similarly, *B. bifurcata* exhibited weak changes in photosynthesis under predicted conditions, except for a decrease in GPP under elevated temperature in the winter. *C. crispus* GPP was more sensitive to changes in temperature and pCO₂ alone, although the combined effect of increased temperature and pCO₂ moderated the shifts induced by single factors. In the winter, a decline in assemblage R was evidenced under predicted temperature and pCO₂ conditions. Among seaweeds, R was more sensitive to increased temperature and pCO₂ than GPP, which suggests that the response in terms of photosynthesis is not always related to respiration. In their study, Olabarria *et al.* (2013) also highlighted that rock pool macroalgal photosynthesis and respiration were decoupled when temperature and pCO₂ increased.

Although coralline algae did not appear to strongly influence the response of assemblages to acidification and warming, their response is likely to be more important within natural rock pools, where their biomass can be much higher (Legrand *et al.*, submitted; Araujo *et al.*, 2006). As for fleshy algae, the photosynthetic and respiratory response of coralline algae to acidification and warming were specie-specific. Most significant changes were observed on *E. elongata* NPP and GPP, which responded positively to temperature and pCO₂ changes in the winter. In the winter, the increase in R under combined elevated temperature and pCO₂ may be related to the change in GPP, due to the increase in the supply of respiratory substrates from photosynthesis (Semesi *et al.*, 2009; Egilsdottir *et al.*, 2013). The positive effect of increased temperature on coralline photosynthesis has already been reported in several studies (Martin *et al.*, 2013), while pCO₂ effects on coralline photosynthetic rates are more contrasted (Hofmann & Bischof, 2014). Egilsdottir *et al.* (2013) evidenced that *E. elongata* photosynthesis was little affected by increased pCO₂, which contrasts with the present results. The photosynthetic response of coralline algae to ocean acidification depends on the mechanisms set up for inorganic carbon uptake (Cornwall *et al.*, 2017a), which may vary within the same species according to the season. In *E. elongata*, high affinity for

dissolved inorganic carbon is expected and may explain increased photosynthesis in the winter. Conversely, predicted changes did not affect *E. elongata* photosynthesis in the summer, except for a weak decline in GPP under combined temperature and pCO₂ increase. In their study, Vasquez-Elizondo & Enriquez (2016) suggested that differences in light intensity may considerably modify the response of coralline algae to acidification and warming. Therefore, lower light intensities in winter conditions appeared more favorable for *E. elongata* photosynthesis (Williamson *et al.*, 2014). In *L. incrustans*, weak changes in photosynthesis and respiration were detected under predicted ocean acidification and warming. Indeed, the increase in NPP and GPP observed under elevated temperature alone was reduced when this factor was combined with elevated pCO₂. Therefore, the differences in metabolism observed between *E. elongata* and *L. incrustans* may be explained by inter-specific differences in stress tolerance (Olabarria *et al.*, 2013).

In conclusion, the present results evidenced that rock pool assemblages appear relatively robust to changes in temperature and pCO₂, in terms of primary production. The photosynthetic response of rock pool assemblages is likely to be mainly governed by the response of fleshy macroalgal species, which are little affected by predicted changes. Responses of rock pool species to predicted changes are specie-specific and are likely to depend on the adaptation mechanisms they set up to cope with the natural physic-chemical variability of their habitat. For example, organisms colonizing rock pools higher on the shore experience greater variations (e.g. light, temperature, pH, oxygen) than rock pools lower on the shore (Legrand *et al.*, submitted; Morris & Taylor, 1983) and are likely to be more resistant to climate change. To test this hypothesis, we suggest that further experiments should be performed on rock pool assemblages, focusing on communities at different shore height and including metabolic measurement over complete tidal cycles (emersion and immersion conditions). Finally, although the season did not affect the primary production of assemblages, seasonal variations influence the magnitude and the direction of species response to climate change (Godbold & Solan, 2013; Baggini *et al.*, 2014). Therefore, seasonal variations are critical to consider when examining the impact of predicted changes on marine species and communities.

2. Importance de l'alternance des phases d'émersion et d'immersion dans la réponse des espèces de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans.

Introduction

Les cuvettes intertidales sont caractérisées par l'alternance de phases d'immersion et d'émersion. Les conditions physico-chimiques diffèrent fortement entre ces deux phases (Legrand *et al.*, soumis, article n°5 ; Morris & Taylor, 1983), influençant la physiologie des organismes présents dans les cuvettes (Häder & Figueroa, 1997 ; Larsson *et al.*, 1997). Lors de l'émersion de jour, la photosynthèse importante des macroalgues réduit de manière importante le CO₂ dissous dans l'eau des cuvettes. Par conséquent, le pH de l'eau de mer augmente, pouvant dépasser 10 unités lorsque les biomasses en macroalgues sont importantes (Legrand *et al.*, soumis ; Björk *et al.*, 2004). Les variations de pH ont une forte influence sur l'état de saturation des carbonates (Ω). Or, l'équilibre entre les différentes formes inorganiques du carbone est un élément déterminant pour le processus de calcification des organismes calcaires (Borowitzka & Larkum, 1987). La disponibilité en carbonates détermine en effet la capacité des organismes à produire leurs structures calcaires (coquille, thalle, carapace...) à travers la précipitation de CaCO₃ (Kleypas *et al.*, 2006 ; Raven & Hurd, 2012). Chez les algues calcaires, la relation entre la disponibilité en carbonates et les processus de calcification et de croissance est bien connue (Kuffner *et al.*, 2008). Par conséquent, l'objectif des travaux présentés ci-après est de comparer la réponse métabolique des algues corallinacées de cuvettes, *E. elongata* et *L. incrustans*, face à l'acidification et au réchauffement des océans lors des phases d'immersion et d'émersion. La réponse métabolique (photosynthèse, respiration et calcification) de thalles d'*E. elongata* et de *L. incrustans* a ainsi été comparée en conditions expérimentales d'immersion* et d'émersion à la fois en hiver et en été.

Matériels et méthodes

Au cours de l'expérimentation présentée dans l'article n°6, les cycles d'immersion et d'émersion ont été reconstitués en laboratoire respectivement par activation et coupure de pompes alimentant les aquariums en eau de mer. À la suite des trois mois d'expérimentation,

* Les données de production primaire et de respiration d'*E. elongata* et de *L. incrustans* pendant la phase d'immersion correspondent à celles déjà présentées dans l'article n°6.

des incubations en chambres respirométriques ont été réalisées à l'échelle spécifique sur les thalles des algues corallinacées *E. elongata* et *L. incrustans* (Figure 27A et 27B, respectivement), lors de la phase d'immersion de jour (Article n°6). En complément, ces mêmes thalles ont été incubés lors de l'émersion de jour, lorsque les aquariums n'étaient plus alimentés en eau de mer. Les variations physico-chimiques dépendaient ainsi du métabolisme des assemblages présents dans chaque aquarium. Les variations de température et de pH ayant eu lieu au cours de cette phase ont été présentées dans la figure A6-1 de l'article n°6. Pour chacune de ces deux phases, des mesures de photosynthèse et de respiration ont été réalisées selon le même protocole que celui présenté dans l'article n°6. Des mesures de calcification ont également été réalisées pour chacune des deux espèces, en conditions d'immersion et d'émersion.

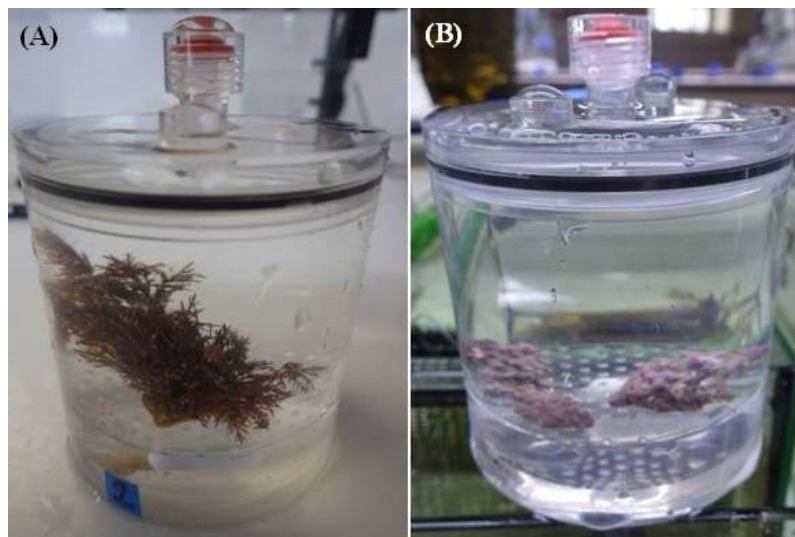


Figure 27. Chambres respirométriques contenant les algues corallinacées (A) *E. elongata* et (B) *L. incrustans*, incubées à l'échelle spécifique.

Pour cela, des échantillons d'eau de mer ont été prélevés dans chaque aquarium au début des incubations et dans les chambres respirométriques à la fin des incubations. 60 mL d'eau de mer ont été prélevés pour les mesures d' A_T et immédiatement empoisonnés avec une solution de chlorure mercurique. 45 mL d'eau de mer ont également été échantillonnés, afin de réaliser des mesures de concentration en ammonium (NH_4^+ ; Solorzano, 1969). Les taux de calcification nette à la lumière et à l'obscurité (G_l et G_d , respectivement, en $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ gDW}^{-1} \text{ h}^{-1}$, équation 9) ont été calculés selon la méthode de l'anomalie d'alcalinité (Smith & Key, 1975) et corrigés par les flux de NH_4^+ (Gazeau *et al.*, 2015).

$$G_l \text{ ou } G_d = \frac{(-\Delta A_T + \Delta \text{NH}_4^+) \times V}{2 \times \Delta t \times \text{PS}} \quad (\text{Eq. 9})$$

Où ΔA_T est la différence entre l'alcalinité initiale et finale ($\mu\text{eq L}^{-1}$), ΔNH_4^+ est la différence entre les concentrations initiale et finale en ammonium ($\mu\text{mol L}^{-1}$), V est le volume de la chambre (L), Δt le temps d'incubation (h), et PS le poids sec des algues incubées (g).

Les taux de photosynthèse et de calcification à la lumière ont été mesurés en conditions de lumière à l'immersion ($40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en hiver et $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en été) et à l'émersion ($90 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en hiver et $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en été). Les taux de respiration et de calcification à l'obscurité ont été mesurés à l'obscurité en plaçant les chambres dans des caisses en plastique remplies par l'eau de mer des aquariums en circuit ouvert, afin de garder la température constante (Figure 28).

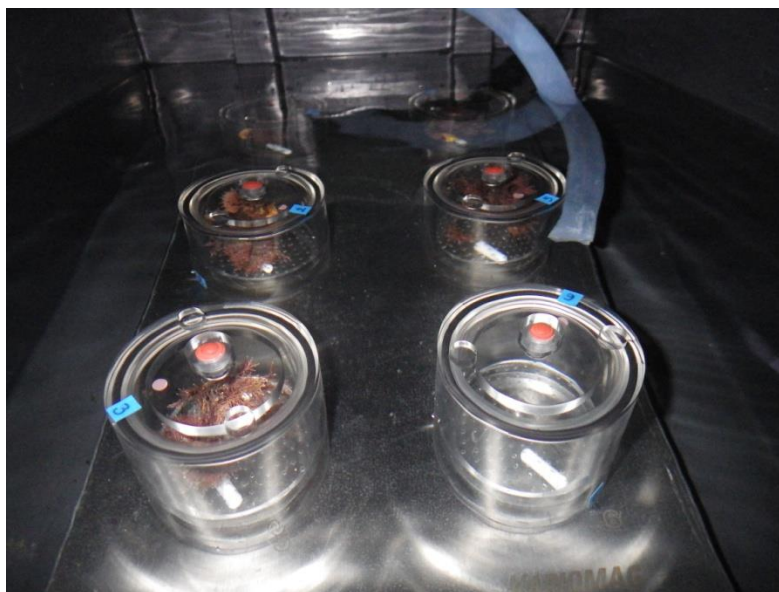


Figure 28. Photographie présentant l'incubation des thalles de l'algue corallinacée *E. elongata* à l'obscurité. L'eau de mer dans la caisse plastique provient des aquariums et circule en circuit ouvert afin de maintenir la température constante lors des incubations.

Résultats*Ellisolandia elongata*

En hiver comme en été, les taux de production primaire nette et brute d'*E. elongata* ainsi que les taux de calcification à la lumière sont significativement supérieurs lors de la phase d'émergence par rapport à la phase d'immersion (Tableau 2). La production primaire brute (PPB) d'*E. elongata* est positivement impactée par l'augmentation de la température et de la pCO₂ en hiver, en conditions d'immersion et d'émergence (Figure 29 ; Tableau 3). Aucun effet de l'acidification ni du réchauffement n'est cependant constaté sur la PPB en été. En hiver, un effet synergique de l'augmentation de la température et de la pCO₂ est observé sur la respiration (R) à l'immersion alors qu'un effet antagoniste est constaté à l'émergence. En été, R est affectée par l'interaction de la température et de la pCO₂ à l'immersion, alors qu'à l'émergence, l'augmentation de la pCO₂ diminue R. Le taux de calcification à la lumière (G_l) d'*E. elongata* est positivement impacté par les changements futurs en hiver, que ce soit en conditions d'immersion ou d'émergence. En été, l'augmentation de la température diminue G_l à l'immersion uniquement. À l'obscurité, de la dissolution nette est observée à l'immersion en hiver, alors que de la précipitation nette est constatée à l'émergence. En été, la calcification à l'obscurité (G_d) est négativement impactée par l'augmentation de la température et de la pCO₂ à l'immersion et positivement affectée par l'augmentation de la température à l'émergence.

Tableau 2. Résultats des tests de comparaison de moyenne (test *t*) réalisés entre les phases d’immersion (I) et d’émersion (E) pour les taux de production primaire nette et brute, de respiration et de calcification à la lumière et à l’obscurité de *E. elongata* et *L. incrustans* en conditions hivernale et estivale.

		Production primaire nette PPN			Production primaire brute PPB			Respiration R			Calcification à la lumière G _l		Calcification à l’obscurité G _d			
		t	p-value	I < E	t	p-value	I < E	t	p-value	I > E	t	p-value	I < E			
<i>Ellisolandia elongata</i>	HIVER	-4.8	< 0.001	I < E	-4.0	< 0.001	I < E	-0.7	0.49		-2.4	0.024	I < E	-2.9	0.006	I < E
	ETE	-2.9	0.006	I < E	-2.3	0.030	I < E	0.02	0.98		-4.0	< 0.001	I < E	-1.35	0.18	
<i>Lithophyllum incrustans</i>	HIVER	8.8	< 0.001	I > E	15.2	< 0.001	I > E	-6.8	< 0.001	I > E	1.6	0.11		-4.2	< 0.001	I < E
	ETE	-1.8	0.074		-2.1	0.042	I < E	1.6	0.11		-1.8	0.081		0.42	0.68	

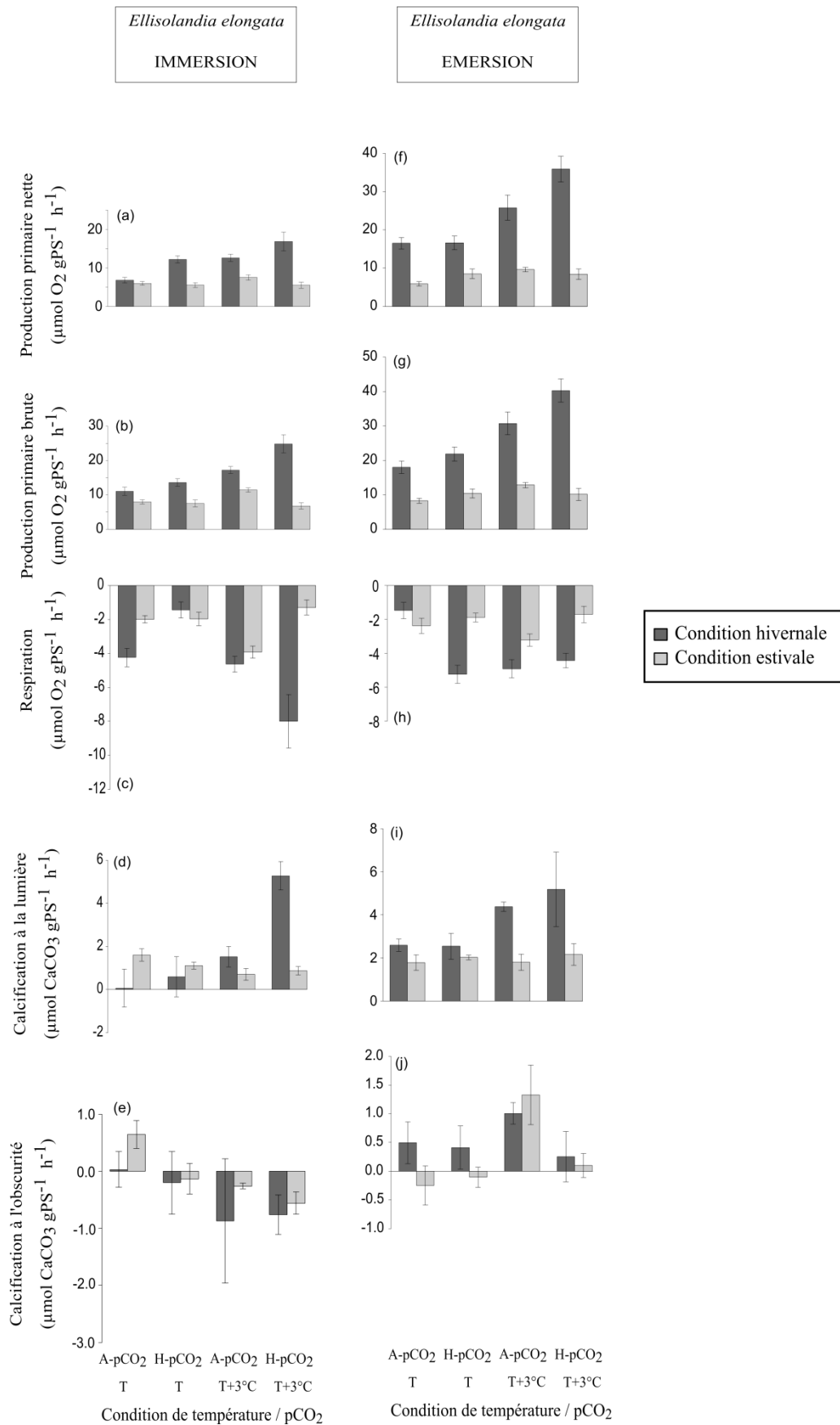


Figure 29. Taux de production primaire nette et brute, taux de respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes \pm erreur type ; $n = 5$) des thalles de *Ellisolandia elongata* incubés dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂, pCO₂ ambiante ; H-pCO₂, pCO₂ élevée) et de température (T, température ambiante ; T+3°C, température élevée) en période d'immersion (a-e) et d'émersion (f-j). Les thalles ont été maintenus en assemblages pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).

Tableau 3. Résultats des analyses de variance présentant les effets de la température (T) et de la pCO₂ sur les taux de production primaire nette et brute, de respiration et de calcification à la lumière et à l'obscurité de *E. elongata* en conditions hivernale et estivale d'immersion et d'émersion. Les analyses statistiques ont été réalisées à travers des ANOVAs à deux facteurs.

		Production primaire nette PPN		Production primaire brute PPB		Respiration R		Calcification à la lumière G _l		Calcification à l'obscurité G _d		
		F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	
<i>Ellisolandia elongata</i>	IMMERSION	HIVER										
		T	13.1	0.002 ↗	28.7	<0.001 ↗	7.8	0.005	16.4	<0.001	2.8	0.096
		pCO ₂	11.2	0.004 ↗	9.9	0.006 ↗	0.4	0.55	8.0	0.012	0.0	0.99
		T x pCO ₂	0.2	0.70	2.4	0.14	5.1	0.023	4.5	0.049	1.3	0.26
		ETE										
		T	1.2	0.28	2.8	0.11	3.0	0.10	6.0	0.026 ↘	10.2	0.006 ↘
	EMERSION	pCO ₂	3.4	0.085	9.9	0.006	13.2	0.002	0.5	0.49	6.6	0.021 ↘
		T x pCO ₂	1.4	0.25	6.7	0.020	12.9	0.002	2.0	0.18	1.3	0.27
		HIVER										
		T	11.6	<0.001 ↗	32.3	<0.001 ↗	6.9	0.018	5.9	0.016 ↗	0.2	0.63
		pCO ₂	0.8	0.36	6.0	0.027 ↗	10.8	0.005	0.2	0.65	1.4	0.26
		T x pCO ₂	0.6	0.45	1.1	0.31	18.1	<0.001	0.0	0.94	0.9	0.36
		ETE										
		T	3.2	0.092	3.1	0.098	0.7	0.43	0.0	0.83	3.9	0.049 ↗
pCO ₂	0.5	0.49	0.1	0.82	6.2	0.024 ↘	0.7	0.42	2.1	0.15		
T x pCO ₂	3.5	0.078	3.9	0.065	1.6	0.22	0.0	0.87	1.9	0.17		

Lithophyllum incrustans

En hiver, les taux de photosynthèse et de respiration de *L. incrustans* sont significativement inférieurs à l'émersion par rapport à l'immersion (Tableau 2). En été, en revanche, la production primaire brute est supérieure à l'émersion. À l'immersion, un effet antagoniste de l'augmentation de la température et de la $p\text{CO}_2$ est observé sur PPB et R de *L. incrustans* en hiver (Figure 30 ; Tableau 4). En condition d'émersion, PPB et R augmentent respectivement avec le réchauffement et l'acidification de l'eau de mer. Inversement, aucun changement de PPB et R n'est constaté en été, quelle que soit la condition d'immersion ou d'émersion. En hiver, G_1 est significativement impactée par l'interaction entre la température et la $p\text{CO}_2$ à l'immersion, alors qu'aucun effet n'est observé à l'émersion. En été, la diminution de G_1 constatée à l'immersion et à l'émersion a lieu respectivement avec l'augmentation de la température et de la $p\text{CO}_2$. Enfin, G_d augmente avec le réchauffement en hiver à l'immersion et diminue avec l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ à l'émersion. En été, une diminution de G_d a été constatée en conditions de $p\text{CO}_2$ élevée, à l'immersion uniquement.

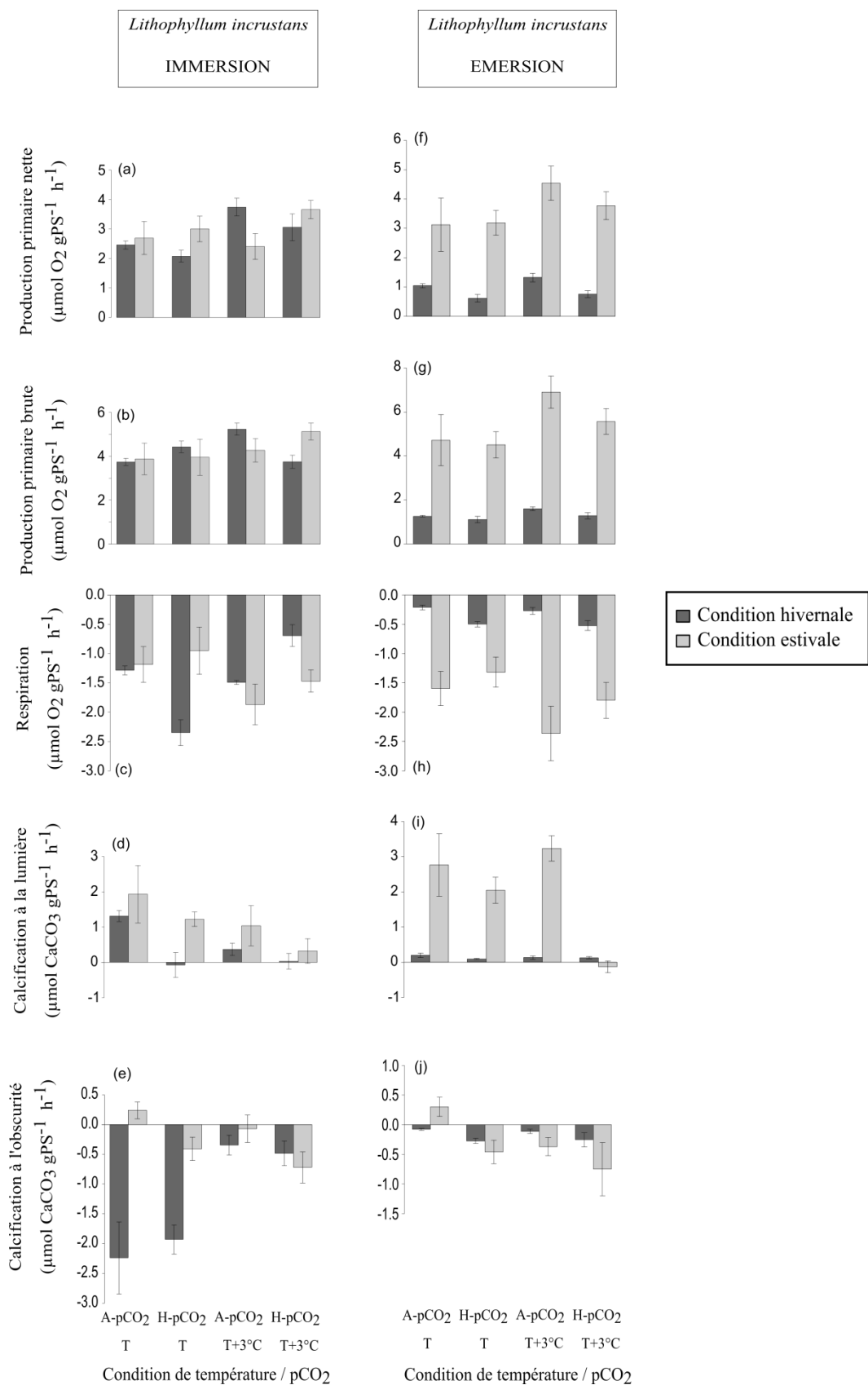


Figure 30. Taux de production primaire nette et brute, taux de respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes \pm erreur type ; $n = 5$) des thalles de *Lithophyllum incrustans* incubés dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂, pCO₂ ambiante ; H-pCO₂, pCO₂ élevée) et de température (T, température ambiante ; T+3°C, température élevée) en période d'immersion (a-e) et d'émersion (f-j). Les thalles ont été maintenus en assemblages pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).

Tableau 4. Résultats des analyses de variance présentant les effets de la température (T) et de la pCO₂ sur les productions primaires nette et brute, la respiration, la calcification à la lumière et à l’obscurité de *L. incrustans* en conditions hivernale et estivale d’immersion et d’émersion. Les analyses statistiques ont été réalisées à travers des ANOVAs à deux facteurs.

		Production primaire nette PPN		Production primaire brute PPB		Respiration R		Calcification à la lumière G _l		Calcification à l’obscurité G _d		
		F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	F	p-value	
<i>Lithophyllum incrustans</i>	IMMERSION	HIVER										
		T	14.3	0.002 ↗	2.5	0.13	2.8	0.096	3.1	0.096	14.3	<0.001 ↗
		pCO ₂	3.2	0.093	2.4	0.14	0.0	0.94	13.0	0.002	0.2	0.65
		T x pCO ₂	0.3	0.61	17.7	<0.001	14.3	<0.001	4.8	0.044	0.0	0.94
		ETE										
		T	0.2	0.69	1.5	0.24	3.5	0.078	3.9	0.049 ↘	2.1	0.16
	EMERSION	pCO ₂	3.1	0.098	0.5	0.48	1.0	0.33	0.2	0.65	9.4	0.007 ↘
		T x pCO ₂	1.1	0.31	0.4	0.55	0.1	0.80	0.1	0.71	0.0	1.0
		HIVER										
		T	3.3	0.089	5.0	0.040 ↗	0.5	0.50	0.4	0.55	0.0	0.94
		pCO ₂	17.8	<0.001 ↘	4.1	0.060	20.5	<0.001 ↗	0.7	0.41	5.9	0.016 ↘
		T x pCO ₂	0.3	0.57	0.6	0.47	0.1	0.78	1.5	0.23	1.1	0.29
ETE												
T	2.5	0.13	4.1	0.060	3.4	0.084	1.3	0.26	3.2	0.094		
pCO ₂	0.3	0.58	0.9	0.35	1.6	0.23	7.4	0.007 ↘	4.5	0.051		
T x pCO ₂	0.4	0.52	0.5	0.50	0.2	0.67	3.3	0.070	0.5	0.49		

Discussion

Différences métaboliques entre l'immersion et l'émergence

En hiver, le métabolisme d'*E. elongata* à l'émergence est supérieur à celui à l'immersion. En revanche, chez *L. incrustans*, les taux de photosynthèse, de respiration et de calcification à la lumière sont inférieurs à l'émergence. Le contraste entre la réponse métabolique de ces deux espèces pourrait être lié à des différences de physiologie en lien avec les variations d'intensité lumineuse entre l'immersion et l'émergence. En effet, différentes études suggèrent que lors de l'émergence, les macroalgues sont capables de moduler leur photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse aux différents moments de la journée (Hanelt, 1996 ; Hanelt *et al.*, 2003). Ainsi, les espèces adaptées à de faibles intensités lumineuses, comme *E. elongata*, optimiseraient leur photosynthèse en début et en fin de journée, alors que des espèces adaptées à des intensités lumineuses plus élevées, comme *L. incrustans*, présenteraient des taux photosynthétiques supérieurs en milieu de journée. Dans le cadre de cette étude, la phase d'émergence de jour avait lieu le matin (cf. figure A6-1 de l'article n°6). En hiver, le début des incubations a été réalisé une heure après le passage en condition de jour, pouvant expliquer les différences de réponses observées entre ces deux espèces. En condition estivale, le métabolisme d'*E. elongata* augmente à l'émergence, alors que seule la production primaire brute augmente chez et *L. incrustans*. Cependant, les variations d'intensité lumineuse reproduites à l'émergence lors des expérimentations restent limitées en comparaison de celles mesurées *in situ* (Article n°5). Par conséquent, les taux métaboliques mesurés à l'émergence lors des expérimentations sont susceptibles de différer fortement en conditions naturelles de lumière. Dans leur étude, (Williamson *et al.*, 2014) soulignent l'importance des processus de photo-acclimatation chez les algues corallinacées entre les saisons, notamment chez *E. elongata*. Ces algues qui seraient ainsi capables d'optimiser l'acquisition de lumière en période hivernale et de mettre en place des mécanismes de protection contre les fortes intensités lumineuses estivales (Williamson *et al.*, 2014).

Influence des conditions d'émergence dans la réponse des algues corallinacées face à l'acidification et au réchauffement des océans

En condition hivernale, la production primaire et la calcification à la lumière d'*E. elongata* était positivement impactée par les changements futurs, à la fois en conditions d'immersion et d'émergence. La relation reliant la production primaire à la calcification chez

les algues calcaires a été suggérée dans différentes études (Comeau *et al.*, 2012), y compris chez *E. elongata* (Egilsdottir *et al.*, 2013 ; 2016). Des travaux récents ont également permis de mettre en évidence l'importance pour les algues calcaires d'élever leur pH interne en réponse à l'acidification des océans (Cornwall *et al.*, 2017a). Chez *L. incrustans*, les effets négatifs de l'acidification et du réchauffement des océans sur PPB et G₁ à l'immersion en hiver, n'ont pas été observés à l'émersion. En hiver, les conditions d'émersion seraient ainsi bénéfiques à *L. incrustans* face aux changements environnementaux prévus pour la fin du siècle. En été en revanche, aucun effet de l'acidification ou du réchauffement n'a été observé sur la photosynthèse et la respiration de *L. incrustans*, que ce soit en condition d'immersion ou d'émersion. Seule une diminution de la calcification a été constatée en condition de température et de pCO₂ élevée, suggérant un déclin physiologique lié au stress induit par la combinaison de ces deux facteurs. En condition estivale les changements futurs affectaient négativement la calcification d'*E. elongata* à l'immersion, alors qu'aucun effet n'a été constaté à l'émersion. En condition d'émersion, la production primaire des assemblages diminue la concentration en CO₂ et augmente le pH de l'eau de mer dans les aquariums (cf. figure A6-1 de l'article n°6). Par conséquent, l'environnement physico-chimique est susceptible d'être plus favorable pour la calcification chez les algues calcaires lors de cette phase. Cependant, les résultats de calcification obtenus dans cette étude chez les algues calcaires doivent être considérés avec précaution. En effet, les algues calcaires incubées présentaient des biomasses faibles, aussi les variations d'alcalinité totale mesurées étaient parfois relativement faibles pour déterminer les flux et estimer avec précision les taux de calcification nette. De plus, bien que l'alternance des conditions d'immersion et d'émersion ait été reconstituée expérimentalement, l'amplitude des variations physico-chimiques ayant lieu dans les aquariums en condition d'émersion reste faible en comparaison des fluctuations observées naturellement dans les cuvettes (Legrand *et al.*, soumis ; Morris & Taylor, 1983). La production primaire au sein des cuvettes naturelles excédant largement celle des assemblages maintenus en aquarium, les différences entre les taux de calcification à l'immersion et à l'émersion sont susceptibles d'être bien plus importantes en milieu naturel.

En conclusion, la réponse des algues corallinacées *E. elongata* et *L. incrustans* face à l'acidification et au réchauffement des océans diffère entre les phases d'immersion et d'émersion. Ceci met en évidence l'importance de considérer la variabilité naturelle subie par les organismes marins dans leur réponse face au changement global, en particulier chez les organismes intertidaux. Les conditions d'émersion de jour fourniraient un environnement

physico-chimique favorable aux algues calcaires, bien que des réponses différentes soient observées entre l'hiver et l'été. De nuit, cependant, la respiration de la communauté, et la forte diminution du pH induite, est susceptible d'amplifier les effets négatifs du changement global sur les organismes colonisant les cuvettes. Considérer la physiologie des espèces sur des cycles complets d'immersion et d'émersion apparaît comme nécessaire afin d'appréhender la réponse des espèces intertidales face au changement global.

Chapitre 3 : Conclusion sur l'impact du changement global sur les communautés de cuvettes intertidales

1. Importance de la variabilité environnementale pour les communautés associées aux cuvettes intertidales

a. Variabilité actuelle au sein des cuvettes intertidales

Les résultats obtenus lors de notre étude (Article n°5) démontrent que la variabilité physico-chimique au sein des cuvettes intertidales est gouvernée par des interactions complexes entre les paramètres physiques (hauteur sur l'estran, profondeur des cuvettes, exposition à la lumière, température...), les processus chimiques (échanges gazeux entre l'eau de mer et l'atmosphère, interaction entre les paramètres chimiques...) et les facteurs biotiques (métabolisme des espèces, ombrage par la canopée...). La hauteur des cuvettes sur l'estran détermine la durée d'émersion et, par conséquent, la durée des échanges entre l'eau de mer des cuvettes et l'atmosphère. Lors de l'émersion, les plus fortes variations physico-chimiques sont ainsi observées dans les cuvettes les plus hautes, avec des différences de température pouvant atteindre près de 8°C entre la nuit et le jour en été et 19°C entre l'hiver et l'été. La profondeur des cuvettes est également un paramètre physique majeur influençant les variations physico-chimiques, de plus faibles fluctuations ayant été relevées dans les cuvettes plus profondes. Toutefois, une stratification (thermique, oxique, haline...) importante des cuvettes est susceptible d'avoir lieu et de fournir un ensemble de micro-habitats pour les espèces présentes (Morris & Taylor, 1983). Ce paramètre n'a cependant pas été considéré dans cette partie.

Au cours de la journée, les variations de la concentration en oxygène sont principalement gouvernées par la photosynthèse des macroalgues colonisant les cuvettes. Par conséquent, la forte diminution des concentrations en CO₂ lors de l'émersion diurne est à l'origine d'une augmentation du pH, ce dernier pouvant excéder 10 unités au printemps lorsque la productivité des macroalgues est maximale (Legrand *et al.*, soumis ; Björk *et al.*, 2004). L'état de saturation des carbonates augmente ainsi fortement, fournissant des conditions propices à la calcification chez les organismes édifiant des structures calcaires et notamment les algues corallinacées. De nuit, en revanche, la respiration de la communauté à l'émersion augmente la concentration en CO₂ dans les cuvettes, diminuant le pH jusqu'à des

valeurs pouvant atteindre 7,5 unités. La diminution de l'état de saturation des carbonates en dessous de 1 induit ainsi une dissolution nette des assemblages d'espèces calcaires, se traduisant par une augmentation de l'alcalinité totale dans les cuvettes. Malgré cela, les résultats suggèrent que l'augmentation des taux de dissolution lors de l'émersion de nuit serait largement compensée par d'importants taux de calcification lors de l'émersion de jour (El Haikali *et al.*, 2004).

b. Importance de la variabilité naturelle dans la réponse des espèces face au changement global

La variabilité environnementale joue ainsi un rôle majeur sur la structure et le fonctionnement des cuvettes intertidales, bien que son influence dépende de l'amplitude, de la durée et de l'échelle spatiale des changements environnementaux (Knoll *et al.*, 2007). Une variabilité physico-chimique importante au sein d'un habitat est susceptible de promouvoir la diversité génique, en sélectionnant une gamme de génotypes capables de résister aux conditions environnementales naturelles (Barry *et al.*, 2011). Ainsi, différentes études suggèrent que des organismes naturellement soumis à une forte variabilité environnementale ont une résistance supérieure face au stress induit par l'augmentation de la température et de la pCO₂. Bien que ce constat ait été établi pour divers taxa (coraux : Baker *et al.*, 2004 ; Comeau *et al.*, 2014 ; algues corallinacées : Egilsdottir *et al.*, 2013 ; Noisette *et al.*, 2013b ; macroalgues non calcaires : Padilla-Gamiño & Carpenter, 2007), la réponse de ces organismes issus d'environnements hypervariables face au changement climatique est susceptible d'être plus complexe, dépendant des habitats considérés (Cornwall *et al.*, 2013a). De plus, la plupart de ces études a été conduite à pH constant, n'incorporant pas les variations diurnes liées aux cycles d'émersion/immersion. Afin de prévoir la réponse des organismes marins face au changement climatique, il est donc nécessaire de connaître et de considérer les variations physico-chimiques locales auxquelles ces organismes sont actuellement soumis (Cornwall *et al.*, 2013a).

2. Réponse des assemblages issus de cuvettes intertidales face à l'acidification et au réchauffement des océans

a. Influence directe des changements futurs sur les espèces et les assemblages

Les changements diurnes et saisonniers de température et de pH dans les cuvettes excèdent ainsi largement ceux attendus pour la fin du siècle dans le cadre du changement global. Les résultats obtenus expérimentalement indiquent que les macroalgues non calcaires représentent la principale composante influençant les variations physico-chimiques au sein des assemblages, comme cela a été démontré au sein de cuvettes *in situ* (Legrand *et al.*, soumis ; Larsson *et al.*, 1997). Les mesures de production primaire réalisées sur les assemblages lors de la phase d'immersion indiquent peu de changements en lien avec l'augmentation de la température et de la pCO₂, en conditions hivernale comme estivale. Ce constat concorde avec les faibles changements de photosynthèse observés chez les algues non calcaires, *Ulva* sp. et *B. bifurcata*. Chez *C. crispus*, les changements de photosynthèse observés lorsque la température et la pCO₂ augmentent de manière isolée sont réduits lorsque ces deux facteurs sont combinés, soulignant l'importance des approches multifactorielles.

La réponse des algues corallinacées ne semble pas affecter de manière significative la réponse des assemblages expérimentaux face à l'acidification et au réchauffement des océans. Cependant, ceci est lié à la faible représentativité de ces algues dans les assemblages expérimentaux. En milieu naturel, la biomasse des algues corallinacées est très variable (Legrand *et al.*, soumis ; Metaxas *et al.*, 1994 ; Araujo *et al.*, 2006). Leur contribution à la réponse des assemblages de cuvettes face au changement global est donc susceptible de dépendre de leur biomasse dans chaque cuvette. À l'échelle spécifique, les changements de température et de lumière (photopériode et intensité lumineuse) entre l'hiver et l'été influent fortement sur la productivité d'*E. elongata* face à l'acidification et au réchauffement des océans (Godbold & Solan, 2013). Les changements sont, cependant, moins marqués chez *L. incrustans*, malgré une augmentation du blanchissement des thalles avec l'augmentation de la température et de la pCO₂ en hiver. Le contraste entre la réponse métabolique de *E. elongata* et celle de *L. incrustans* pourrait ainsi être lié à des différences interspécifiques dans leurs mécanismes d'acquisition du carbone inorganique dissous ainsi que dans leur physiologie en lien avec les variations d'intensité lumineuse. Ainsi, la photosynthèse d'*E. elongata* est positivement impactée par l'augmentation de la température et de la pCO₂ en hiver, alors que

peu d'effets sont constatés en été. Dans leur étude, Egilsdottir *et al.* (2013) suggèrent qu'*E. elongata* est relativement robuste face à l'acidification des océans, présentant peu de changements de photosynthèse et de calcification. Cette étude a, cependant, été réalisée en conditions expérimentales estivales uniquement ne permettant pas de considérer les différences de réponses constatées en hiver dans l'article n°6. La variabilité saisonnière représente donc un paramètre essentiel à considérer pour une vision plus représentative des changements physiologiques pouvant être induits par les conditions environnementales futures.

b. Importance de la canopée dans la réponse des assemblages au changement global

En milieu intertidal, les espèces formant une canopée sont essentielles, fournissant un habitat pour de nombreuses algues et invertébrés de sous-canopée (Bertness *et al.*, 1999 ; Lilley & Schiel, 2006). Bien qu'en conditions de faible intensité lumineuse, les algues de canopée soient susceptibles de réduire la production primaire par ombrage (Tait, 2014), un effet positif est attendu lorsque les intensités lumineuses sont élevées, protégeant les algues de sous-canopée de la photoinhibition (Bruno *et al.*, 2005 ; Tait & Schiel, 2011). Plusieurs études ont démontré que d'éventuels changements dans la structure et la complexité des assemblages de macroalgues formant la canopée affecteraient la performance des assemblages (Bruno *et al.*, 2005 ; Olabarria *et al.*, 2013) en modifiant l'accès à la lumière et aux ressources nutritives pour les algues de sous-canopée (Tait & Schiel, 2011).

Dans un contexte de changement climatique, les espèces de canopée sont susceptibles d'avoir un effet tampon de jour, diminuant les concentrations en CO₂ de par leur photosynthèse, fournissant un environnement physico-chimique plus favorable pour les espèces de sous-canopée, et notamment pour les espèces calcaires. L'acquisition rapide du CO₂ par la photosynthèse est également susceptible d'augmenter le pH au niveau de la couche limite des espèces calcaires, modérant les conséquences de l'acidification des océans (Hurd *et al.*, 2011 ; Cornwall *et al.*, 2013b ; Tait, 2014). Cet effet serait d'autant plus important lors de l'émersion, compte-tenu de l'absence d'hydrodynamisme (Cornwall *et al.*, 2013b) et de la forte photosynthèse des communautés de cuvettes. À l'inverse, la respiration des assemblages de nuit réduit la concentration en oxygène dans les cuvettes. La diminution du pH de la couche limite des espèces calcaires risque ainsi d'amplifier les conséquences de l'acidification des océans. Les effets seraient d'autant plus drastiques à l'émersion étant donné l'absence d'hydrodynamisme (Hurd *et al.*, 2011 ; Cornwall *et al.*, 2013b). Ces hypothèses soulèvent

l'importance de considérer la variabilité environnementale naturelle subie par les organismes lors des études portant sur l'impact du changement climatique. Compte-tenu du rôle majeur des algues corallinacées, *E. elongata* et *L. incrustans* (Edyvean & Ford, 1987 ; Ballesteros, 1988 ; El Haikali *et al.*, 2004), et plus généralement des communautés intertidales (Tagliarolo, 2012), dans le cycle du carbone, un intérêt tout particulier doit être porté sur réponse physiologique des assemblages sur des cycles complets d'immersion et d'émersion. Prendre en compte les interactions entre espèces (présence de brouteurs, d'algues de canopée...) est également essentiel afin d'appréhender de manière plus représentative la réponse des communautés intertidales face au changement global.

3. Limites expérimentales

Dans le cadre des études expérimentales réalisées dans cette partie, les assemblages étudiés étaient tous composés des algues de canopée *Ulva* sp. et *B. bifurcata*. Or, la structure des assemblages de canopée joue un rôle majeur dans la réponse des espèces de sous-canopée face à l'acidification et au réchauffement des océans (Olabarria *et al.*, 2013). Compte-tenu de la diversité des algues de canopée présentes au sein des cuvettes (par exemple *Fucus serratus*, *Ulva intestinalis*, *Sargassum muticum*... ; cf. article n°5) à différents niveaux de l'estran (et souvent au sein d'une même cuvette), extrapoler la réponse obtenue expérimentalement à l'ensemble des cuvettes intertidales est susceptible d'induire un biais majeur.

Un manque d'information persiste également en ce qui concerne les changements fonctionnels susceptibles d'avoir lieu avec l'acidification et le réchauffement des océans et notamment d'éventuelles modifications dans la structure trophique entre les herbivores et les macroalgues. L'étude de ces interactions permettrait de mieux appréhender les conséquences potentielles des changements environnementaux futurs sur les communautés de cuvettes intertidales. Bien que ces systèmes soient plus aisés à reconstituer en laboratoire que d'autres milieux (communautés sédimentaires, herbiers...), les expérimentations réalisées n'ont pas pu intégrer l'influence de la présence de prédateurs ni l'ensemble des variations physico-chimiques ayant lieu naturellement. Les assemblages étudiés étaient représentatifs de certaines cuvettes intertidales, mais pas de toutes (Legrand *et al.*, soumis), soulignant la complexité de généraliser la réponse des organismes de cuvettes intertidales face aux changements environnementaux futurs.

**DISCUSSION GENERALE ET
PERSPECTIVES**

Discussion générale

1. Réponse des communautés associées aux macroalgues face à l'acidification et au réchauffement des océans

Les communautés associées aux macroalgues possèdent un rôle essentiel dans les régions côtières du monde entier, servant d'habitat, de zone de reproduction et d'alimentation pour un grand nombre d'espèces (Mann, 1988 ; Bennett *et al.*, 2015). Les bancs de maërl, comme les cuvettes intertidales, sont le lieu d'un nombre important d'interactions entre espèces et présentent une forte contribution aux cycles biogéochimiques. De par les processus de photosynthèse, respiration et calcification, ces écosystèmes génèrent notamment d'importants flux de carbone et de carbonates (Martin *et al.*, 2007a ; Tagliarolo, 2012). Cependant, les communautés associées aux bancs de maërl et aux cuvettes intertidales sont soumises à de nombreuses pressions d'origine anthropique susceptibles d'altérer leur structure et leur fonctionnement. Parmi ces pressions, l'acidification et le réchauffement des océans sont considérés comme les deux principaux facteurs climatiques risquant d'affecter les communautés marines d'ici la fin du siècle.

a. Influence de la variabilité environnementale naturelle

Les bancs de maërl et les cuvettes intertidales sont naturellement soumis à des variations saisonnières de nombreux paramètres physico-chimiques, incluant des changements de photopériode et d'intensité lumineuse, de température et de pH. En plus de ces variations saisonnières, une hypervariabilité diurne des paramètres physico-chimiques a été mesurée dans les cuvettes intertidales. Ces fluctuations diurnes et saisonnières influent sur le métabolisme des espèces composant chacune de ces communautés.

Les résultats obtenus indiquent que l'augmentation de l'intensité lumineuse et de la température en conditions estivale stimulent la production et la calcification des assemblages expérimentaux de bancs de maërl. Ces variations saisonnières sont également à l'origine des changements de biomasse en épiphytes dans les assemblages. Ces observations sont en accord avec les observations réalisées *in situ* dans plusieurs études sur les bancs de maërl (Guillou *et al.*, 2002 ; Martin *et al.*, 2007a). Pour les assemblages de cuvettes, en revanche, aucune

augmentation de la production primaire des assemblages n'a été constatée en été. Cette absence de différence entre l'été et l'hiver a également été observée à l'échelle spécifique chez les espèces *Ulva* sp. et *L. incrustans*. Pour les algues *E. elongata*, *C. crispus* et *B. bifurcata*, la photosynthèse mesurée en condition estivale est même inférieure à celle mesurée en condition hivernale. En milieu intertidal, les fortes intensités lumineuses perçues en été excèdent souvent largement les besoins des algues pour leur photosynthèse, en particulier lors de l'émersion (Franklin & Forster, 1997). Cet excès impose aux algues la mise en place de mécanismes physiologiques permettant de limiter les dommages sur les systèmes photosynthétiques, tels que la photoinhibition (Hanelt, 1996) et la réduction de la concentration des pigments photosynthétiques (Henley & Ramus, 1989 ; Algarra & Xavier Niell, 1990 ; Fillit, 1995).

Dans un contexte d'acidification et de réchauffement des océans, la variabilité saisonnière influe différemment sur l'intensité et la direction des réponses des communautés de bancs de maërl et de cuvettes face au changement global. En effet, la production primaire de la communauté de banc de maërl est positivement impactée par l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ en été. En ce qui concerne les cuvettes intertidales, peu de changements de production primaire ont été constatés à l'échelle communautaire quelle que soit la saison. À l'échelle spécifique cependant, la réponse des algues corallinacées de cuvettes face au changement climatique est différente en conditions hivernale et estivale. Cette modification peut être expliquée par des capacités de photo-acclimatation différentes face aux changements saisonniers et diurnes (entre l'immersion et l'émersion) d'irradiance (Williamson *et al.*, 2014). En effet, à l'inverse de *L. incrustans*, les algues géniculées comme *E. elongata* sont considérées comme des « espèces d'ombre » (Kooistra *et al.*, 1989 ; Dethier, 1994 ; Häder *et al.*, 1997 ; 2003). Ces dernières bénéficieraient de plus faibles irradiances pour leur photosynthèse et leur croissance. Le meilleur état physiologique de ces algues en hiver leur permettrait ainsi de mieux s'acclimater aux changements de température et de $p\text{CO}_2$.

L'hydrodynamisme est également un élément majeur influençant la réponse des espèces face au changement global en modifiant l'épaisseur de la couche limite des organismes. À travers leur photosynthèse, les algues calcaires sont susceptibles d'augmenter le pH à leur surface, y compris en condition d'acidification, bien que cet effet bénéfique ne soit observé qu'en conditions de faible hydrodynamisme (Cornwall *et al.*, 2013b ; 2014). De nuit en revanche, la respiration des algues diminue le pH de la couche limite, amplifiant les

conséquences de l'acidification des océans. Les bancs de maërl étant caractérisés par des courants de surface généralement compris entre 10 cm.s^{-1} et 1 m.s^{-1} (Grall *et al.*, 2009), de nouvelles études semblent nécessaires afin de caractériser l'importance de la couche limite du maërl dans sa réponse à l'acidification et au réchauffement des océans. Au niveau des cuvettes intertidales, de fortes variations diurnes ont lieu en termes d'hydrodynamisme, passant d'un milieu très turbulent lors des transitions entre l'immersion et l'émersion à un hydrodynamisme très faible voire nul à l'émersion. Lors de l'émersion de jour, l'effet bénéfique de la hausse du pH des cuvettes sur les algues calcaires serait ainsi amplifié par l'augmentation de l'épaisseur de la couche limite. De nuit, en revanche, l'effet négatif de la diminution du pH risquerait d'être exacerbé. Le rôle de l'hydrodynamisme dans l'épaisseur de la couche limite des espèces calcaires de cuvettes et dans leur résistance face au changement global nécessite ainsi d'être caractérisé.

b. Conséquences de l'acidification et du réchauffement des océans sur les communautés associées aux macroalgues

Les résultats obtenus dans cette thèse mettent en évidence l'influence de l'acidification et du réchauffement sur la physiologie des espèces associées aux bancs de maërl et aux cuvettes intertidales. Cependant, la réponse des organismes est fortement influencée par les interactions biologiques. Ainsi, la compréhension de l'impact du changement climatique sur les interactions entre espèces est essentielle afin d'appréhender la capacité des écosystèmes à conserver leur structure et leur fonctionnement dans le futur.

- Interactions entre macroalgues calcaires et non calcaires

Les résultats obtenus dans cette thèse indiquent une altération de la structure des assemblages de banc de maërl en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans. En effet, l'augmentation de la disponibilité en CO_2 dissous est susceptible d'augmenter la biomasse et la production primaire des algues non calcaires, bien que les réponses observées soient propres à chaque espèce (Koch *et al.*, 2013). En parallèle du développement des algues non calcaires, l'abondance et la biomasse du maërl est susceptible de décliner avec l'augmentation de la pCO_2 . Bien que cette diminution soit modérée par l'augmentation de la température, la présence excédentaire d'algues épiphytes risque d'augmenter la pression de compétition subie par le maërl. Ceci, à travers une limitation en lumière et en nutriments le jour et une plus forte respiration communautaire la nuit, amplifiant les conséquences négatives de l'acidification des océans sur le maërl (Garrabou & Ballesteros, 2000 ;

Andersson *et al.*, 2009 ; Martin & Gattuso, 2009 ; Cornwall *et al.*, 2013a). De ce fait, le déclin des algues calcaires et la prolifération des algues non calcaires, avec les changements environnementaux futurs, suggèrent des conséquences écologiques majeures pour les bancs de maërl, comprenant une altération potentielle de la diversité associée ainsi que des flux biogéochimiques.

Au niveau des cuvettes intertidales, les interactions entre macroalgues calcaires et non calcaires sont différentes de celles observées sur les bancs de maërl. La présence d'espèces formant une canopée est essentielle au maintien des espèces de sous-canopée en milieu intertidal, notamment en réduisant les fortes irradiances perçues lors de l'émersion. Ces macroalgues de canopée modifient également l'environnement physico-chimique et fournissent un habitat pour de nombreuses espèces d'algues et d'invertébrés de sous-canopée (Bertness *et al.*, 1999 ; Lilley & Schiel, 2006). Dans un contexte de changement climatique, la photosynthèse des macroalgues de canopée (à l'immersion comme à l'émersion) permettrait de tamponner la diminution future du pH. De nuit, cependant, la diminution du pH liée à la respiration des assemblages agirait de manière synergique avec l'acidification des océans. Compte-tenu des fortes variations physico-chimiques induites, les organismes de sous-canopée sont susceptibles d'employer des processus leur permettant de résister à ces variations naturelles (Williamson *et al.*, 2017). Ces mécanismes intègrent notamment la capacité à réguler l'acquisition du carbone inorganique dissous et le pH intracellulaire (McConnaughey & Whelan, 1997 ; McCoy *et al.*, 2016 ; Cornwall *et al.*, 2017a,b) et présenteraient un intérêt essentiel dans la résistance de ces espèces face au changement climatique.

- *Interactions entre herbivores et macroalgues*

Au sein des écosystèmes marins, les herbivores possèdent une fonction majeure dans le contrôle de la production primaire ainsi que dans la résistance (Ghedini *et al.*, 2015) et la résilience (Anthony *et al.*, 2011) des communautés benthiques. Le maintien des populations de brouteurs et de leur rôle fonctionnel est donc essentiel dans un contexte de changement climatique. Les résultats obtenus expérimentalement sur les assemblages de bancs de maërl suggèrent des modifications importantes dans la structure trophique en lien avec l'augmentation de la température et de la pCO₂. Ces divergences, peuvent être associées à :

- un effet direct sur la physiologie des macroalgues et un changement dans la disponibilité des sources pour les brouteurs (Article n°1 ; Díez *et al.*, 2012 ; Short *et al.*, 2014),
- un impact sur la physiologie des brouteurs, altérant la répartition de l'énergie entre les différentes fonctions métaboliques (Articles n°1 et n°4 ; Wood *et al.*, 2008) (Garilli *et al.*, 2015),
- un changement dans la qualité nutritionnelle des sources (rapport C:N : Article n°3 ; Van Alstyne *et al.*, 2009 ; Ober & Thornber, 2017 ; composés de défense : Arnold *et al.*, 2012) altérant leur palatabilité pour les brouteurs (Poore *et al.*, 2016).

Les études réalisées dans cette thèse sur les assemblages de cuvettes intertidales ne permettent pas d'appréhender de manière précise les conséquences des changements futurs sur les interactions entre les herbivores et les macroalgues. Un déclin du métabolisme a cependant été mesuré chez *P. ulyssiponensis* et *G. pennanti* avec l'acidification et le réchauffement des océans (Annexe n°2). La physiologie des gastéropodes intertidaux est propre à chaque espèce, dépendant notamment de leur hauteur sur l'estran (Tagliarolo *et al.*, 2013). Ainsi, le déclin des taux de calcification et d'excrétion observé dans notre étude est, par conséquent, difficile à extrapoler à l'ensemble des cuvettes. En milieu intertidal, Underwood (1980) a démontré que le retrait des brouteurs en zone médiolittorale engendrait une colonisation immédiate par des macroalgues foliacées, changeant ainsi la composition des assemblages de macroalgues (Matthiessen *et al.*, 2007). Des changements dans la qualité nutritionnelle des macroalgues avec l'acidification et le réchauffement des océans pourraient également affecter la structure et le fonctionnement des assemblages de cuvettes. Ce paramètre a cependant été peu étudié en milieu intertidal (Gutow *et al.*, 2014).

c. Conséquences des changements futurs sur la diversité fonctionnelle

Au-delà de l'impact potentiel du changement climatique sur la biodiversité marine (Widdicombe & Spicer, 2008), un manque de connaissances persiste sur les conséquences qu'auront ces changements sur la diversité fonctionnelle associée (Hooper *et al.*, 2005). Le maintien de la diversité fonctionnelle joue un rôle majeur sur la résistance d'un écosystème face aux changements environnementaux (Schiel, 2006 ; Valencia-Gómez *et al.*, 2015). La redondance fonctionnelle correspond à un ensemble d'espèces (groupe fonctionnel) partageant un rôle similaire dans le fonctionnement de l'écosystème (Walker, 1992). D'un

point de vue écologique, plus un groupe fonctionnel est important – c'est-à-dire constitué d'un grand nombre d'espèces partageant la même fonction – moins la perte d'une espèce issue de ce groupe perturbera la stabilité de l'écosystème. Par exemple, les résultats obtenus sur les bancs de maërl mettent en évidence l'impact significatif des changements futurs sur l'oursin *P. miliaris*, à travers une diminution de son métabolisme et des flux de transferts en carbone. Dans l'hypothèse d'une diminution de l'abondance de cette espèce dans le futur et/ou de sa capacité à réguler la biomasse en épiphytes sur les bancs de maërl, les conséquences à l'échelle de l'écosystème pourraient être réduites si la fonction de broutage était effectuée par d'autres espèces. Sur les bancs de maërl de la rade de Brest, l'oursin *Paracentrotus lividus* présente également un rôle majeur dans la régulation des macroalgues (Guillou *et al.*, 2002). Bien que ce dernier soit capable de maintenir son équilibre acido-basique sur le court terme face à l'acidification des océans (Catarino *et al.*, 2012), les forts coûts métaboliques induits risqueraient d'affecter cette espèce sur un plus long terme. En cas de déclin des populations de *P. miliaris* et *P. lividus*, la régulation des épiphytes serait ainsi altérée, les gastéropodes *G. magus* et *J. exasperatus* possédant un régime alimentaire différent (cf. article n°3) et occupant donc probablement une niche trophique différente.

À l'inverse, la perte d'une espèce possédant un rôle fonctionnel qu'elle est la seule à posséder, risque d'avoir des répercussions majeures sur l'écosystème (Schiel, 2006). Par exemple, la diminution d'abondance de l'espèce ingénieure *L. corallioides*, attendue dans le futur, altérerait la fonction d'habitat qu'elle exerce, avec des conséquences drastiques pour la biodiversité associée si cette fonction n'est pas remplacée (Sunday *et al.*, 2016). C'est le cas également pour les cuvettes intertidales, dont l'altération de traits fonctionnels au sein des assemblages pourrait modifier les interactions entre facteurs physico-chimiques et biologiques et l'intérêt écologique qu'elles exercent.

2. Interactions avec d'autres perturbations d'origine anthropique

a. Les bancs de maërl

Outre l'acidification et le réchauffement des océans, les bancs de maërl sont exposés à diverses menaces d'origine anthropique dont l'interaction est susceptible d'agir de manière additive, synergique ou antagoniste (Crain *et al.*, 2008). Dans un premier temps, la forte biodiversité associée aux bancs de maërl en fait un lieu privilégié pour l'exploitation d'un grand nombre d'espèces possédant un fort intérêt économique (Grall & Hall-Spencer, 2003 ; Kamenos *et al.*, 2004a,b,c). L'activité de pêche intensive qui en résulte (par dragage et chalutage de fond) est à l'origine d'une altération de la complexité structurelle de l'habitat affectant le rôle écologique qu'il exerce. Au sein des bancs de maërl exploités en rade de Brest, la proportion de maërl mort dans les sédiments de surface peut atteindre 80 à 100 % (Hily *et al.*, 1992). Le maërl mort, d'origine peu affecté par le changement global compte-tenu de sa localisation plus profonde dans les sédiments, se retrouve alors exposé aux changements environnementaux en surface des bancs de maërl. Le stockage du carbone dans les sédiments serait ainsi affecté à travers une augmentation de la dissolution des carbonates induite par l'augmentation de la pCO₂ et de la bioérosion par la macrofaune benthique, modifiant également les flux de carbone à l'échelle des bancs de maërl.

D'autres changements locaux tels que l'eutrophisation, l'augmentation de la sédimentation et l'introduction de nouvelles espèces, risquent d'avoir des effets majeurs sur les bancs de maërl et d'augmenter leur vulnérabilité face au changement global (Grall & Glemarec, 1997 ; Riul *et al.*, 2008). Par exemple, au cours du XIX^{ème} et du XX^{ème} siècle, l'introduction et l'invasion du gastéropode *Crepidula fornicata* sur les côtes européennes a eu pour conséquences d'augmenter l'envasement des bancs de maërl et d'entrer en compétition pour l'espace avec de nombreuses espèces natives (Thouzeau *et al.*, 2000). À l'échelle globale, les conséquences des pressions anthropiques sur les bancs de maërl dépendent des régions considérées. Par exemple, le long des côtes du Brésil, les bancs de maërl sont affectés de manière directe par l'extraction de 96 000 à 120 000 tonnes de carbonates de calcium par an, ainsi que par les conséquences indirectes liées l'exploitation de gisements fossiles (Amado-Filho *et al.*, 2016).

b. Les cuvettes intertidales

Dans leur étude, Thompson *et al.* (2002) prédisent que l'introduction de nouvelles espèces risque d'augmenter dans les prochaines décennies, représentant l'une des plus grandes menaces pour les habitats intertidaux. Ce phénomène concernerait l'introduction de nouveaux pathogènes et/ou parasites, susceptibles de trouver de nouveaux hôtes (Sindermann, 1992 ; Harvell *et al.*, 1999 ; Burreson *et al.*, 2000) ainsi que de nouveaux compétiteurs et/ou prédateurs, pouvant causer des changements majeurs dans les communautés d'origine (Thompson *et al.*, 2002 ; Olabarria *et al.*, 2013). Par exemple, l'introduction et l'invasion de certaines espèces de macroalgues, comme l'algue brune *Sargassum muticum*, est susceptible de modifier la réponse des communautés de cuvettes face au changement climatique (Olabarria *et al.*, 2013). En effet, plusieurs études ont démontré que de potentiels changements dans la structure des assemblages de macroalgues formant la canopée affectaient la performance des assemblages (Bruno *et al.*, 2005 ; Olabarria *et al.*, 2013), modifiant l'accès à la lumière et aux ressources nutritives (Tait & Schiel, 2011).

L'acidification et le réchauffement des océans pourraient également interagir avec d'autres modifications environnementales, telles que l'augmentation de l'eutrophisation en milieu côtier et l'élévation du niveau des océans. Ce dernier facteur risque notamment d'induire des changements majeurs dans la distribution, l'abondance et la diversité des assemblages intertidaux (Jackson & McIlvenny, 2011), bien que ces conséquences soient difficilement généralisables à l'échelle globale (Thorner *et al.*, 2014).

3. Conséquences sur les « services écosystémiques »

Les nombreuses pressions anthropiques agissant sur les écosystèmes côtiers en font l'un des systèmes naturels les plus menacés à l'échelle globale (Lotze *et al.*, 2006 ; Halpern *et al.*, 2008). Le déclin des habitats côtiers affecte un certain nombre de « services écosystémiques » (Worm *et al.*, 2006), comme le nombre de pêcheries viables et les fonctions de nurserie des habitats (récifs coralliens, herbiers, bancs de maërl...) et de détoxification fournie par les suspensivores et par la végétation marine (Barbier *et al.*, 2011). Plus largement, les « services écosystémiques » se rapportent « aux bénéfices que la population humaine obtient des écosystèmes » (Millennium Ecosystem Assessment [MEA], 2005). D'un point de vue économique, ce terme regroupe principalement deux catégories différentes, les biens et les services (Figure 31 ; Barbier *et al.*, 2011).

✓ Les biens correspondent aux produits obtenus des écosystèmes. Concernant les bancs de maërl, les ressources exploitées telles que de nombreuses espèces de bivalves (pétoncles, coquilles Sainst-Jacques, praires... ; (Kamenos *et al.*, 2004a,b) et de poissons (morue) (Kamenos *et al.*, 2004c), représentent un intérêt économique majeur (Grall & Hall-Spencer, 2003). La dégradation de cet habitat, liée aux différentes pressions anthropiques auxquelles il est soumis, risque ainsi d'avoir des répercussions considérables sur le rôle fonctionnel qu'il exerce, affectant la biodiversité associée et réduisant la disponibilité de produits présentant un fort intérêt pour la population humaine. Les cuvettes intertidales représentent un milieu apportant peu de biens de manière directe. Cependant, une altération de leur fonctionnement et de leur rôle de zone de reproduction et de nurserie pourrait avoir des conséquences indirectes sur les biens apportés par d'autres écosystèmes aux alentours.

✓ Les services correspondent aux bénéfices indirects comme le tourisme ou certaines fonctions écologiques, telles que la purification de l'eau, la régulation climatique et le contrôle de l'érosion côtière. Par exemple, les bancs de maërl possèdent un intérêt pour différentes activités récréatives, en protégeant les plages (Grall & Hall-Spencer, 2003) et fournissant des sites de plongée sous-marine.

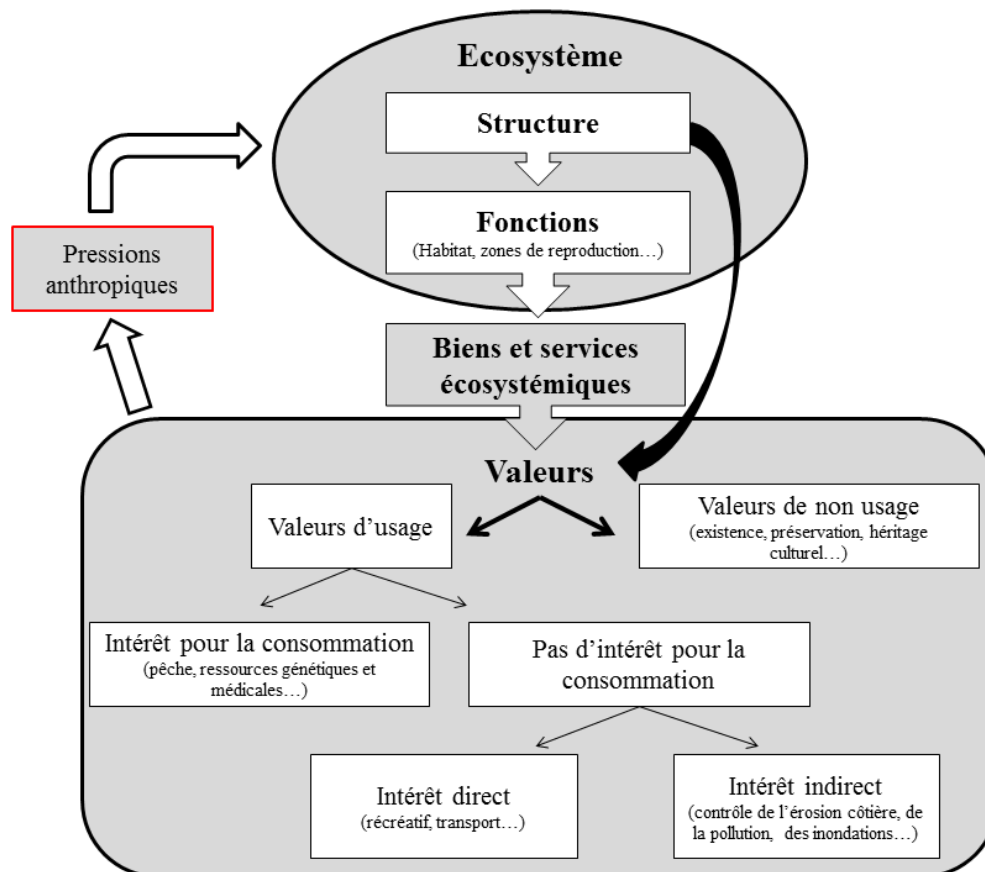


Figure 31. Evaluation économique générale des différents biens et services d'un écosystème en lien avec les perturbations anthropiques. Schéma modifié d'après Barbier *et al.* (2011).

4. Limites des approches expérimentales : l'importance des conditions environnementales et biologiques naturelles

L'approche expérimentale en mésocosmes représentent une méthode efficace pour caractériser les changements physiologiques et structurels attendus aux échelles spécifique et communautaire face à un nombre limité de perturbations environnementales (Hale *et al.*, 2011). Cependant, les résultats obtenus ne peuvent prétendre simuler de manière réelle les changements attendus pour la fin du siècle. En effet, les différentes études menées au cours de cette thèse ont mis en évidence l'importance des conditions environnementales naturelles subies par les organismes (saisons, variabilité physique et chimique...) sur la réponse des communautés face à l'acidification et au réchauffement des océans. De plus, les approches expérimentales ne permettent de considérer qu'un nombre restreint d'interactions spécifiques, réduisant la vision de l'impact du changement climatique futur sur les écosystèmes étudiés.

En complément des études expérimentales en laboratoires, les études réalisées *in situ* au niveau de zones d'émissions naturelles de CO₂ intègrent la variabilité naturelle des paramètres physiques et chimiques ainsi que la complexité des processus écosystémiques tels que la production, la compétition et la prédation (Hall-Spencer *et al.*, 2008). Cependant, une des limites de cette approche réside dans la variabilité temporelle des émissions de CO₂ volcanique et ainsi du pH. La libération de gaz toxiques peut également induire un biais dans l'interprétation de la réponse des organismes (Boatta *et al.*, 2013). De plus, ces études ne permettent pas de prendre en compte l'influence d'autres facteurs environnementaux, tels que la température ou la désoxygénation, susceptible d'interagir avec l'acidification des océans.

Afin d'améliorer la compréhension de l'impact futur de l'acidification des océans sur les communautés marines, les projets x-FOCE ("Free Ocean Carbon dioxide Enrichment Experiment") ont été développés. L'approche FOCE consiste à étudier la réponse de diverses espèces et communautés à partir d'expérimentations manipulant le pH *in situ* (Gattuso *et al.*, 2014). A ce jour, des projets FOCE ont été menés sur différents écosystèmes tels que des sédiments profonds (dpFOCE, Barry *et al.*, 2013), des sédiments polaires (antFOCE), un récif corallien (cpFOCE, Marker *et al.*, 2010), un herbier de Posidonies (eFOCE, Gattuso *et al.*, 2014) et un banc de sable côtier (swFOCE).

Perspectives

Ce travail de thèse a contribué à évaluer la réponse de communautés de banc de maërl et de cuvette intertidale face à l'acidification et au réchauffement des océans. Les expérimentations réalisées sur une durée de trois mois ne permettent cependant pas de prendre en compte les changements pouvant avoir lieu sur des périodes de temps plus longues. En effet, les différents travaux menés au cours de cette thèse ont porté sur des organismes récoltés en milieu naturel et directement soumis à différentes conditions expérimentales de pCO₂ et de température. Les projections émises reposent ainsi sur l'hypothèse que la réponse mesurée sur les organismes actuels s'appliquera aux organismes futurs. Considérer la réponse des organismes marins sur le long terme présente donc un fort intérêt compte-tenu des mécanismes potentiels d'acclimatation et d'adaptation pouvant intervenir.

La capacité d'adaptation du maërl risque d'être limitée face à l'acidification et au réchauffement des océans, notamment en raison de son temps de génération important (Martin & Hall-Spencer, 2016). Cependant, l'acclimatation des herbivores à plus long terme pourrait jouer un rôle majeur dans la restauration de leur capacité à réguler le développement des épiphytes du maërl. La plasticité trans-générationnelle correspond à l'héritage non génétique transmis des adultes à leur descendance lors de leur exposition à un stress environnemental (Byrne, 2011), tels que l'approvisionnement maternel en ressources nutritives ou les modifications épigénétiques influençant l'expression des gènes (Allen *et al.*, 2008 ; Marshall, 2008 ; Ross *et al.*, 2016). Cette transmission influence la réponse de la descendance face à cette même perturbation (Munday, 2014) et permet à des populations de se maintenir dans un contexte de stress persistant, jusqu'à l'apparition de mutations sélectionnant les individus les mieux adaptés (Sultan, 2007). L'importance de ce processus a été mise en évidence chez plusieurs espèces de mollusques et d'échinodermes, démontrant une sensibilité réduite des individus des générations suivantes face à l'acidification des océans (Ross *et al.*, 2016; Thomsen *et al.*, 2017). Ainsi, de nouvelles études pourraient permettre (1) de considérer l'importance de l'acclimatation trans-générationnelle dans la réponse d'herbivores face au changement climatique et (2) de comprendre comment les interactions entre les herbivores et les macroalgues (taux de consommation, d'assimilation...) sont susceptibles d'évoluer sur le long terme.

L'étude des interactions entre les herbivores et les macroalgues est donc essentielle à la compréhension de la réponse des communautés marines face au changement climatique. Au cours de cette thèse, il a été montré que la modification de la structure trophique de la communauté de banc de maërl, en lien avec l'acidification et le réchauffement des océans, pouvait résider dans l'altération de la qualité nutritionnelle des macroalgues. Cependant, un manque d'information persiste quant à l'influence des changements futurs sur la synthèse de composés de défense chez les macroalgues en réponse au broutage, et sur les conséquences de ces changements sur la physiologie des herbivores. De rares études ont permis de mettre en évidence l'influence du changement global sur la synthèse de composés phénoliques (Swanson & Fox, 2007 ; Arnold *et al.*, 2012) mais aucune n'a étudié directement les répercussions sur les herbivores. Ainsi, de nouveaux travaux pourraient permettre (1) de caractériser les différents types de composés de défense en conditions ambiantes et futures de température et de pCO₂, en présence et en l'absence de brouteurs et (2) de cibler certains de ces composés afin de quantifier leur présence dans chacune des conditions de température, de pCO₂ et de broutage. Des mesures physiologiques pourraient être effectuées en parallèle chez les brouteurs, afin de (3) comprendre l'importance de ces composés de défense dans leur capacité à réguler l'abondance des macroalgues.

Enfin, les résultats obtenus dans cette thèse indiquent qu'à l'inverse des communautés de bancs de maërl, celles associées aux cuvettes intertidales possèdent une forte résistance face à l'acidification et au réchauffement des océans. Cette résistance serait notamment liée à l'adaptation des espèces colonisant les cuvettes aux conditions physico-chimiques qu'elles subissent naturellement (Egilsdottir *et al.*, 2013 ; Tagliarolo *et al.*, 2013 ; Guenther & Martone, 2014 ; Williamson *et al.*, 2017). Cependant, en fonction de leur hauteur sur l'estran, les cuvettes présentent des variations physico-chimiques plus ou moins importantes, influençant les mécanismes de tolérance mis en place par les organismes (Tagliarolo *et al.* 2013). Dans un contexte de changement climatique, l'hypothèse ainsi émise serait que des individus colonisant des cuvettes plus hautes sur l'estran possèderaient une résistance accrue face au changement global par rapport à des organismes colonisant des cuvettes plus basses. À travers une approche expérimentale, l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans pourrait être évalué de manière inter- et intraspécifique sur des organismes récoltés à différents niveaux sur l'estran. Ceci afin de caractériser de manière plus précise l'importance de la variabilité physico-chimique naturelle dans la résistance des espèces et des communautés de cuvettes intertidales face au changement global.

*« Le débat est terminé. Il s'agit désormais de discuter
des solutions pour résoudre le problème. »*

Ban Ki-moon, décembre 2007

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

A

- Algarra, P. & Xavier Niell, F. (1990) Short-term pigment response of *Corallina elongata* Ellis et Solander to light intensity. *Aquatic Botany*, **36**, 127-138.
- Allen, R.M., Buckley, Yvonne M. & Marshall, Dustin J. (2008) Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: An adaptive maternal effect across life-history stages. *The American Naturalist*, **171**, 225-237.
- Alsterberg, C., Eklof, J.S., Gamfeldt, L., Havenhand, J.N. & Sundback, K. (2013) Consumers mediate the effects of experimental ocean acidification and warming on primary producers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 8603-8608.
- Altamirano, M., Flores-Moya, A. & Figueroa, F.L. (2000) Long-term effects of natural sunlight under various ultraviolet radiation conditions on growth and photosynthesis of intertidal *Ulva rigida* (Chlorophyceae) cultivated in situ. *Botanica Marina*, **43**, 119-126.
- Alyakrinskaya, I.O. (2004) Resistance to drying in aquatic mollusks. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, **31**, 299-309.
- Amado-Filho, G.M., Maneveldt, G.W., Pereira, G.H., Manso, R.C.C., Bahia, R.G., Barros-Barreto, M.B. & Guimaraes, S. (2010) Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed. *Ciencias Marinas*, **36**, 371-391.
- Amado-Filho, G.M., Bahia, R.G., Pereira-Filho, G.H. & Longo, L.L. (2016) South Atlantic rhodolith beds: latitudinal distribution, species composition, structure and ecosystem functions, threats and conservation status. *Rhodolith/Maërl beds: A global perspective* (eds R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson & J. Aguirre), pp. 299-317. Springer International Publishing, Cham.
- Amaral, V., Cabral, H.N. & Bishop, M.J. (2014) Prior exposure influences the behavioural avoidance by an intertidal gastropod, *Bembicium auratum*, of acidified waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **136**, 82-90.
- Aminot, A. & Kérouel, R. (2007) *Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines: méthodes en flux continu*. Ifremer, MEDD, Quae.

- Anderson, M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, **26**, 32-46.
- Andersson, A.J., Mackenzie, F.T. & Bates, N.R. (2008) Life on the margin: implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. *Marine Ecology Progress Series*, **373**, 265-273.
- Andersson, A.J., Kuffner, I.B., Mackenzie, F.T., Jokiel, P.L., Rodgers, K.S. & Tan, A. (2009) Net loss of CaCO₃ from a subtropical calcifying community due to seawater acidification: mesocosm-scale experimental evidence. *Biogeosciences*, **6**, 1811-1823.
- Andersson, A.J., Mackenzie, F.T. & Gattuso, J.P. (2011) Effects of ocean acidification on benthic processes, organisms and ecosystems. *Ocean acidification* (eds J.-P. Gattuso & L. Hansson), pp. 122-153. Oxford University Press, Oxford.
- Anthony, K.R.N., Kline, D.I., Diaz-Pulido, G., Dove, S. & Hoegh-Guldberg, O. (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 17442-17446.
- Anthony, K.R.N., Maynard, J.A., Diaz-Pulido, G., Mumby, P.J., Marshall, P.A., Cao, L. & Hoegh-Guldberg, O. (2011) Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, **17**, 1798-1808.
- Araujo, R., Sousa-Pinto, I., Barbara, I. & Quintino, V. (2006) Macroalgal communities of intertidal rock pools in the northwest coast of Portugal. *Acta Oecologica*, **30**, 192-202.
- Arnold, T., Mealey, C., Leahey, H., Miller, A.W., Hall-Spencer, J.M., Milazzo, M. & Maers, K. (2012) Ocean acidification and the loss of phenolic substances in marine plants. *Plos One*, **7**, 10.
- Asnaghi, V., Chiantore, M., Mangialajo, L., Gazeau, F., Francour, P., Alliouane, S. & Gattuso, J.P. (2013) Cascading effects of ocean acidification in a rocky subtidal community. *Plos One*, **8**, 9.
- Asnaghi, V., Mangialajo, L., Gattuso, J.-P., Francour, P., Privitera, D. & Chiantore, M. (2014) Effects of ocean acidification and diet on thickness and carbonate elemental composition of the test of juvenile sea urchins. *Marine Environmental Research*, **93**, 78-84.
- Auster, P.J., Estes, J.A. & Coleman, F.C. (2013) Species interactions in marine communities: the invisible fabric of nature. *Bulletin of Marine Science*, **89**, 3-9.

- Axelsson, L., Ryberg, H. & Beer, S. (1995) Two modes of bicarbonate utilization in the marine green macroalga *Ulva lactuca*. *Plant, Cell & Environment*, **18**, 439-445.
- Axelsson, L., Larsson, C. & Ryberg, H. (1999) Affinity, capacity and oxygen sensitivity of two different mechanisms for bicarbonate utilization in *Ulva lactuca* L. (Chlorophyta). *Plant, Cell & Environment*, **22**, 969-978.
- Azevedo, L.B., De Schryver, A.M., Hendriks, A.J. & Huijbregts, M.A.J. (2015) Calcifying species sensitivity distributions for ocean acidification. *Environmental Science & Technology*, **49**, 1495-1500.

B

- Baggini, C., Salomidi, M., Voutsinas, E., Bray, L., Krasakopoulou, E. & Hall-Spencer, J.M. (2014) Seasonality affects macroalgal community response to increases in pCO₂. *Plos One*, **9**, e106520.
- Baker, A.C., Starger, C.J., McClanahan, T.R. & Glynn, P.W. (2004) Coral reefs: corals' adaptive response to climate change. *Nature*, **430**, 741-741.
- Ballesteros, E. (1988) Composición y estructura de la comunidad infralitoral de *Corallina elongata* Ellis & Solander, 1786, de la Costa Brava (Mediterráneo occidental). *Investigación Pesquera*, **52**, 135-151.
- Ballesteros, E. (2006) Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* (eds R.N. Gibson, R.J.A. Atkinson & J.D.M. Gordon), pp. 123-195. Crc Press-Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Barbera, C., Bordehore, C., Borg, J.A., Glémarec, M., Grall, J., Hall-Spencer, J.M., de la Huz, C., Lanfranco, E., Lastra, M., Moore, P.G., Mora, J., Pita, M.E., Ramos-Esplá, A.A., Rizzo, M., Sánchez-Mata, A., Seva, A., Schembri, P.J. & Valle, C. (2003) Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, S65-S76.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C. & Silliman, B.R. (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, **81**, 169-193.
- Barry, J.P., Widdicombe, S. & Hall-Spencer, J.M. (2011) Effects of ocean acidification on marine biodiversity and ecosystem function. *Ocean acidification* (eds J.P. Gattuso & L. Hansson), pp. 192-209. Oxford University Press, New York, U.S.

- Barry, J.P., Buck, K.R., Lovera, C., Brewer, P.G., Seibel, B.A., Drazen, J.C., Tamburri, M.N., Whaling, P.J., Kuhnz, L. & Pane, E.F. (2013) The response of abyssal organisms to low pH conditions during a series of CO₂-release experiments simulating deep-sea carbon sequestration. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **92**, 249-260.
- Basuyaux, O. & Mathieu, M. (1999) Inorganic nitrogen and its effect on growth of the abalone *Haliotis tuberculata* Linnaeus and the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lamarck. *Aquaculture*, **174**, 95-107.
- Beardall, J., Beer, S. & Raven, J.A. (1998) Biodiversity of marine plants in an era of climate change: Some predictions based on physiological performance. *Botanica Marina*, **41**, 113-123.
- Beaufort, L., Probert, I., de Garidel-Thoron, T., Bendif, E.M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., Rost, B., Rickaby, R.E.M. & de Vargas, C. (2011) Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature*, **476**, 80-83.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F. & Cinelli, F. (2000) The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia*, **123**, 406-417.
- Bennett, S., Wernberg, T., Connell, S.D., Hobday, A.J., Johnson, C.R. & Poloczanska, E.S. (2015) The "Great Southern Reef": social, ecological and economic value of Australia's neglected kelp forests. *Marine and Freshwater Research*, **67**, 47-56.
- Bensoussan, N. & Gattuso, J.-P. (2007) Community primary production and calcification in a NW Mediterranean ecosystem dominated by calcareous macroalgae. *Marine Ecology-Progress Series*, **334**, 37-45.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R. & Ingraham, A.O. (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, **80**, 2711-2726.
- Bibby, R., Cleall-Harding, P., Rundle, S., Widdicombe, S. & Spicer, J. (2007) Ocean acidification disrupts induced defences in the intertidal gastropod *Littorina littorea*. *Biology Letters*, **3**, 699-701.
- Björk, M., Axelsson, L. & Beer, S. (2004) Why is *Ulva intestinalis* the only macroalga inhabiting isolated rockpools along the Swedish Atlantic coast? *Marine Ecology Progress Series*, **284**, 109-116.

- Blake, C. & Maggs, C.A. (2003) Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia*, **42**, 606-612.
- Boatta, F., D'Alessandro, W., Gagliano, A.L., Liotta, M., Milazzo, M., Rodolfo-Metalpa, R., Hall-Spencer, J.M. & Parello, F. (2013) Geochemical survey of Levante Bay, Vulcano Island (Italy), a natural laboratory for the study of ocean acidification. *Marine Pollution Bulletin*, **73**, 485-494.
- Bonaviri, C., Vega Fernandez, T., Fanelli, G., Badalamenti, F. & Gianguzza, P. (2011) Leading role of the sea urchin *Arbacia lixula* in maintaining the barren state in southwestern Mediterranean. *Marine Biology*, **158**, 2505-2513.
- Bopp, L., Legendre, L. & Monfray, P. (2002) La pompe à carbone va-t-elle se gripper? *La Recherche*, **355**, 48-50.
- Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J.C., Doney, S.C., Dunne, J.P., Gehlen, M., Halloran, P., Heinze, C., Ilyina, T., Seferian, R., Tjiputra, J. & Vichi, M. (2013) Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences*, **10**, 6225-6245.
- Bordeyne, F., Migné, A. & Davoult, D. (2015) Metabolic activity of intertidal *Fucus* spp. communities: evidence for high aerial carbon fluxes displaying seasonal variability. *Marine Biology*, **162**, 2119-2129.
- Borell, E.M., Steinke, M. & Fine, M. (2013) Direct and indirect effects of high pCO₂ on algal grazing by coral reef herbivores from the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Coral Reefs*, **32**, 937-947.
- Borowitzka, M.A. & Larkum, A.W.D. (1987) Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **6**, 1-45.
- Brett, M. & Müller-Navarra, D. (1997) The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology*, **38**, 483-499.
- Brockington, S. & Peck, L.S. (2001) Seasonality of respiration and ammonium excretion in the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. *Marine Ecology Progress Series*, **219**, 159-168.
- Bruno, J.F., Boyer, K.E., Duffy, J.E., Lee, S.C. & Kertesz, J.S. (2005) Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities. *Ecology Letters*, **8**, 1165-1174.

- Büdenbender, J., Riebesell, U. & Form, A. (2011) Calcification of the Arctic coralline red algae *Lithothamnion glaciale* in response to elevated CO₂. *Marine Ecology Progress Series*, **441**, 79-87.
- Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Acunto, S., Cinelli, F. & Hawkins, S.J. (2002a) The influence of canopy algae on vertical patterns of distribution of low-shore assemblages on rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **267**, 89-106.
- Bulleri, F., Bertocci, I. & Micheli, F. (2002b) Interplay of encrusting coralline algae and sea urchins in maintaining alternative habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **243**, 101-109.
- Burdett, H.L. (2013) DMSP dynamics in marine coralline algal habitats. Thèse de doctorat, University of Glasgow.
- Burreson, E.M., Stokes, N.A. & Friedman, C.S. (2000) Increased virulence in an introduced pathogen: *Haplosporidium nelsoni* (MSX) in the Eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Journal of Aquatic Animal Health*, **12**, 1-8.
- Busch, D.S., Harvey, C.J. & McElhany, P. (2013) Potential impacts of ocean acidification on the Puget Sound food web. *Ices Journal of Marine Science*, **70**, 823-833.
- Byrne, M. (2011) Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (eds R. Gibson, R. Atkinson, J. Gordon, I. Smith & D. Hughes), pp. 1-42. Taylor & Francis.

C

- Cabioch, J. (1969) Les fonds de Maerl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers De Biologie Marine*, **10**, 139-161.
- Cáceres-Puig, J.I., Abasolo-Pacheco, F., Mazón-Suastegui, J.M., Maeda-Martínez, A.N. & Saucedo, P.E. (2007) Effect of temperature on growth and survival of *Crassostrea corteziensis* spat during late-nursery culturing at the hatchery. *Aquaculture*, **272**, 417-422.
- Campbell, J.E., Craft, J.D., Muehllehner, N., Langdon, C. & Paul, V.J. (2014) Responses of calcifying algae (*Halimeda spp.*) to ocean acidification: implications for herbivores. *Marine Ecology Progress Series*, **514**, 43-56.

- Campbell, J.E. & Fourqurean, J.W. (2014) Ocean acidification outweighs nutrient effects in structuring seagrass epiphyte communities. *Journal of Ecology*, **102**, 730-737.
- Campbell, J.E., Fisch, J., Langdon, C. & Paul, V.J. (2016) Increased temperature mitigates the effects of ocean acidification in calcified green algae (*Halimeda* spp.). *Coral Reefs*, **35**, 357-368.
- Carabel, S., Godínez-Domínguez, E., Verísimo, P., Fernández, L. & Freire, J. (2006) An assessment of sample processing methods for stable isotope analyses of marine food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **336**, 254-261.
- Carpenter, R.C. (1986) Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs*, **56**, 345-363.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & Hodgson, J.R.C. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, **35**, 634-639.
- Carr, L.A. & Bruno, J.F. (2013) Warming increases the top-down effects and metabolism of a subtidal herbivore. *PeerJ*, **1**, e109.
- Catarino, A.I., Bauwens, M. & Dubois, P. (2012) Acid-base balance and metabolic response of the sea urchin *Paracentrotus lividus* to different seawater pH and temperatures. *Environmental Science and Pollution Research*, **19**, 2344-2353.
- Caut, S., Angulo, E. & Courchamp, F. (2009) Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 443-453.
- Cerda, O., Karsten, U., Rothausler, E., Tala, F. & Thiel, M. (2009) Compensatory growth of the kelp *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae, Laminariales) against grazing of *Peramphithoe femorata* (Amphipoda, Ampithoidae) in northern-central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **377**, 61-67.
- Chelazzi, G., Focardi, S. & Deneubourg, J.-L. (1988) Analysis of movement patterns and orientation mechanisms in intertidal chitons and gastropods. *Behavioral Adaptation to Intertidal Life* (eds G. Chelazzi & M. Vannini), pp. 173-184. Springer US, Boston, MA.
- Chrzanowski, T.H. & Grover, J.P. (2008) Element content of *Pseudomonas fluorescens* varies with growth rate and temperature: A replicated chemostat study addressing ecological stoichiometry. *Limnology and Oceanography*, **53**, 1242-1251.
- Ciais, P., Sabine, C., Bala, G., Bopp, L., Brovkin, V., Canadell, J., Chhabra, A., DeFries, R., Galloway, J. & Heimann, M. (2014) Carbon and other biogeochemical cycles. *Climate*

- change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, pp. 465-570. Cambridge University Press.
- Cloern, J.E. (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, pp. 223-253.
- Collén, J. & Davison, I.R. (1999) Reactive oxygen metabolism in intertidal *Fucus* spp. (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, **35**, 62-69.
- Comeau, S., Carpenter, R.C. & Edmunds, P.J. (2012) Coral reef calcifiers buffer their response to ocean acidification using both bicarbonate and carbonate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 20122374.
- Comeau, S., Edmunds, P.J., Spindel, N.B. & Carpenter, R.C. (2014) Diel pCO₂ oscillations modulate the response of the coral *Acropora hyacinthus* to ocean acidification. *Marine Ecology Progress Series*, **501**, 99-111.
- Connell, S.D. & Russell, B.D. (2010) The direct effects of increasing CO₂ and temperature on non-calcifying organisms: increasing the potential for phase shifts in kelp forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**, 1409-1415.
- Cook, C.M., Lanaras, T. & Colman, B. (1986) Evidence for bicarbonate transport in species of red and brown macrophytic marine-algae. *Journal of Experimental Botany*, **37**, 977-984.
- Cornwall, C.E., Hepburn, C.D., McGraw, C.M., Currie, K.I., Pilditch, C.A., Hunter, K.A., Boyd, P.W. & Hurd, C.L. (2013a) Diurnal fluctuations in seawater pH influence the response of a calcifying macroalga to ocean acidification. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**, 8.
- Cornwall, C.E., Hepburn, C.D., Pilditch, C.A. & Hurd, C.L. (2013b) Concentration boundary layers around complex assemblages of macroalgae: Implications for the effects of ocean acidification on understory coralline algae. *Limnology and Oceanography*, **58**, 121-130.
- Cornwall, C.E., Boyd, P.W., McGraw, C.M., Hepburn, C.D., Pilditch, C.A., Morris, J.N., Smith, A.M. & Hurd, C.L. (2014) Diffusion boundary layers ameliorate the negative effects of ocean acidification on the temperate coralline macroalga *Arthrocardia corymbosa*. *Plos One*, **9**, e97235.
- Cornwall, C.E., Comeau, S. & McCulloch, M.T. (2017a) Coralline algae elevate pH at the site of calcification under ocean acidification. *Global Change Biology*.

- Cornwall, C.E., Revill, A.T., Hall-Spencer, J.M., Milazzo, M., Raven, J.A. & Hurd, C.L. (2017b) Inorganic carbon physiology underpins macroalgal responses to elevated CO₂. *Scientific Reports*, **7**, 46297.
- Crain, C.M., Kroeker, K. & Halpern, B.S. (2008) Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, **11**, 1304-1315.
- Crawford, K., McDonald, R.A. & Bearhop, S. (2008) Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, **38**, 87-107.
- Crisp, D.J. (1984) Energy flow measurements. *Methods for the study of marine benthos* (eds N.A. Holme & A.D. McIntyre), pp. 197-279. Blackwell, Oxford.
- Critchley, A.T., Farnham, W.F., Yoshida, T. & Norton, T.A. (1990) A bibliography of the invasive alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Fucales; Sargassaceae). *Botanica Marina*, **33**, 551.

D

- D'Antonio, C. (1985) Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela latrinx* (Turner) C. Agardh: Negative effects on the host and food for herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **86**, 197-218.
- Dade, W.B., Jumars, P.A. & Penry, D.L. (1990) Supply-side optimization: maximizing absorptive rates. *Behavioural Mechanisms of Food Selection* (ed. R.N. Hughes), pp. 531-556. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Daniel, M. & Boyden, C. (1975) Diurnal variations in physico-chemical conditions within intertidal rockpools. *Field Studies*, **4**, 161-176.
- Davies, S.P. (1966) Physiological ecology of *Patella*. I. The effect of body size and temperature on metabolic rate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **46**, 647-658.
- De Grave, S. & Whitaker, A. (1999) A census of maerl beds in Irish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **9**, 303-311.
- de Kluijver, A., Yu, J.L., Houtekamer, M., Middelburg, J.J. & Liu, Z.W. (2012) Cyanobacteria as a carbon source for zooplankton in eutrophic Lake Taihu, China, measured by C-13 labeling and fatty acid biomarkers. *Limnology and Oceanography*, **57**, 1245-1254.

- de Kluijver, A., Soetaert, K., Czerny, J., Schulz, K.G., Boxhammer, T., Riebesell, U. & Middelburg, J.J. (2013) A ^{13}C labelling study on carbon fluxes in Arctic plankton communities under elevated CO_2 levels. *Biogeosciences*, **10**, 1425-1440.
- Del Monaco, C., Hay, M.E., Gartrell, P., Mumby, P.J. & Diaz-Pulido, G. (2017) Effects of ocean acidification on the potency of macroalgal allelopathy to a common coral. *Scientific Reports*, **7**, 41053.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- Denman, K.L., Brasseur, G., Chidthaisong, Ciais, A.P., Cox, P.M., Dickinson, R.E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P.L., Wofsy, S.C. & Zhang, X. (2007) Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (ed. S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Dethier, M.N. (1994) The ecology of intertidal algal crusts: Variation within a functional group. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **177**, 37-71.
- Dethier, M.N., Van Alstyne, K.L. & Duggins, D.O. (2001) Spatial patterns in macroalgal chemical defenses. *Marine Chemical Ecology* (eds J.B. McClintock & B.J. Baker), pp. 301-324. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Diaz-Pulido, G., Anthony, K.R.N., Kline, D.I., Dove, S. & Hoegh-Guldberg, O. (2012) Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. *Journal of Phycology*, **48**, 32-39.
- Diaz-Pulido, G., Nash, M.C., Anthony, K.R.N., Bender, D., Opdyke, B.N., Reyes-Nivia, C. & Troitzsch, U. (2014) Greenhouse conditions induce mineralogical changes and dolomite accumulation in coralline algae on tropical reefs. *Nature Communications*, **5**.
- Dickson, A.G. & Millero, F.J. (1987) A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Research*, **34**, 1733-1743.
- Dickson, A.G., Sabine, C.L. & Christian, J.R. (2007) Guide to best practices for ocean CO_2 measurements. *PICES special publication*, pp. 176. North Pacific Marine Science Organization, Sidney, British Columbia.

- Díez, I., Muguerza, N., Santolaria, A., Ganzedo, U. & Gorostiaga, J.M. (2012) Seaweed assemblage changes in the eastern Cantabrian Sea and their potential relationship to climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **99**, 108-120.
- Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A. & Kleypas, J.A. (2009) Ocean acidification: The other CO₂ problem. *Annual Review of Marine Science*, **1**, 169-192.
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J. & Talley, L.D. (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science, Vol 4* (eds C.A. Carlson & S.J. Giovannoni), pp. 11-37. Annual Reviews, Palo Alto.
- Duarte, C., Lopez, J., Benitez, S., Manriquez, P.H., Navarro, J.M., Bonta, C.C., Torres, R. & Quijón, P. (2015) Ocean acidification induces changes in algal palatability and herbivore feeding behavior and performance. *Oecologia*, **180**, 453-462.
- Duffy, J.E. & Hay, M.E. (1990) Seaweed adaptations to herbivory. *Bioscience*, **40**, 368-375.
- Dupont, S., Ortega-Martinez, O. & Thorndyke, M. (2010) Impact of near-future ocean acidification on echinoderms. *Ecotoxicology*, **19**, 449-462.
- Dutertre, M., Grall, J., Ehrhold, A. & Hamon, D. (2015) Environmental factors affecting maerl bed structure in Brittany (France). *European Journal of Phycology*, **50**, 371-383.

E

- Edenhofer, O., Pichs-Madruga, R., Sokona, Y., Kadner, S., Minx, J.C., Brunner, S., Agrawala, S., Baiocchi, G., Bashmakov, I.A., Blanco, G., Broome, J., Bruckner, T., Bustamante, M., Clarke, L., Conte Grand, M., Creutzig, F., Cruz-Núñez, X., Dhakal, S., Dubash, N.K., Eickemeier, P., Farahani, E., Fishedick, M., Fleurbaey, M., Gerlagh, R., Gómez-Echeverri, L., Gupta, S., Harnisch, J., Jiang, K., Jotzo, F., Kartha, S., Klasen, S., Kolstad, C., Krey, V., Kunreuther, H., Lucon, O., Masera, O., Mulugetta, Y., Norgaard, R.B., Patt, A., Ravindranath, N.H., Riahi, K., Roy, J., Sagar, A., Schaeffer, R., Schlömer, S., Seto, K.C., Seyboth, K., Sims, R., Smith, P., Somanathan, E., Stavins, R., von Stechow, C., Sterner, T., Sugiyama, T., Suh, S., Ürge-Vorsatz, D., Urama, K., Venable, A., Victor, D.G., Weber, E., Zhou, D., Zou, J. & Zwickel, T. (2014) Technical Summary. *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of*

- the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds O. Edenhofer, R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, E. Farahani, S. Kadner, K. Seyboth, A. Adler, I. Baum, S. Brunner, P. Eickemeier, & J.S. B. Kriemann, S. Schlömer, C. von Stechow, T. Zwickel and J.C. Minx). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Edyvean, R.G.J. & Ford, H. (1987) Growth rates of *Lithophyllum incrustans* (Corallinales, Rhodophyta) from South West Wales. *British Phycological Journal*, **22**, 139-146.
- Egilsdottir, H., Noisette, F., Noel, L.M.L.J., Olafsson, J. & Martin, S. (2013) Effects of pCO₂ on physiology and skeletal mineralogy in a tidal pool coralline alga *Corallina elongata*. *Marine Biology*, **160**, 2103-2112.
- Egilsdottir, H., Olafsson, J. & Martin, S. (2016) Photosynthesis and calcification in the articulated coralline alga *Ellisolandia elongata* (Corallinales, Rhodophyta) from intertidal rock pools. *European Journal of Phycology*, **51**, 59-70.
- Eklof, J.S., Alsterberg, C., Havenhand, J.N., Sundback, K., Wood, H.L. & Gamfeldt, L. (2012) Experimental climate change weakens the insurance effect of biodiversity. *Ecology Letters*, **15**, 864-872.
- El Haikali, B., Bensoussan, N., Romano, J.C. & Bousquet, V. (2004) Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina*, **68**, 45-56.
- Erez, J., Reynaud, S., Silverman, J., Schneider, K. & Allemand, D. (2011) Coral calcification under ocean acidification and global change. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition* (eds Z. Dubinsky & N. Stambler), pp. 151-176. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Eriksson, B.K., Rubach, A. & Hillebrand, H. (2006) Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. *Ecology*, **87**, 246-254.

F

- Falkenberg, L.J., Connell, S.D. & Russell, B.D. (2014) Herbivory mediates the expansion of an algal habitat under nutrient and CO₂ enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, **497**, 87-92.

- Falkenberg, L.J., Connell, S.D., Coffee, O.I., Ghedini, G. & Russell, B.D. (2015) Species interactions can maintain resistance of subtidal algal habitats to an increasingly modified world. *Global Ecology and Conservation*, **4**, 549-558.
- Feely, R.A., Doney, S.C. & Cooley, S.R. (2009) Ocean acidification: Present conditions and future changes in a high-CO₂ world. *Oceanography*, **22**, 36-47.
- Fernández, Á., Arenas, F., Trilla, A., Rodríguez, S., Rueda, L. & Martínez, B. (2015) Additive effects of emersion stressors on the ecophysiological performance of two intertidal seaweeds. *Marine Ecology Progress Series*, **536**, 135-147.
- Ferrari, M.C.O., McCormick, M.I., Munday, P.L., Meekan, M.G., Dixon, D.L., Lonnstedt, O. & Chivers, D.P. (2011) Putting prey and predator into the CO₂ equation - qualitative and quantitative effects of ocean acidification on predator-prey interactions. *Ecology Letters*, **14**, 1143-1148.
- Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Levy, A.N., Kissel, E.S., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R. & White, L.L. (2014) Chapter 1: Point of departure. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change*, pp. 169-194. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Fillit, M. (1995) Seasonal changes in the photosynthetic capacities and pigment content of *Ulva rigida* in a mediterranean coastal lagoon. *Botanica Marina*, **38**, 271-280.
- Findlay, H.S., Kendall, M.A., Spicer, J.I. & Widdicombe, S. (2010) Relative influences of ocean acidification and temperature on intertidal barnacle post-larvae at the northern edge of their geographic distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **86**, 675-682.
- Firth, L.B., Thompson, R.C., White, F.J., Schofield, M., Skov, M.W., Hoggart, S.P.G., Jackson, J., Knights, A.M. & Hawkins, S.J. (2013) The importance of water-retaining features for biodiversity on artificial intertidal coastal defence structures. *Diversity and Distributions*, **19**, 1275-1283.
- Firth, L.B., Schofield, M., White, F.J., Skov, M.W. & Hawkins, S.J. (2014) Biodiversity in intertidal rock pools: Informing engineering criteria for artificial habitat enhancement in the built environment. *Marine Environmental Research*, **102**, 122-130.

- Foster, M.S. (2001) Rhodoliths: Between rocks and soft places. *Journal of Phycology*, **37**, 659-667.
- Foster, M.S., McConnico, L.M., Lundsten, L., Wadsworth, T., Kimball, T., Brooks, L.B., Medina-Lopez, M., Riosmena-Rodriguez, R., Hernandez-Carmona, G., Vasquez-Elizondo, R.M., Johnson, S. & Steller, D.L. (2007) Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, **33**, 367-384.
- Franklin, L.A. & Forster, R.M. (1997) The changing irradiance environment: consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. *European Journal of Phycology*, **32**, 207-232.
- Fretter, V. & Graham, A. (1962) British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. pp. 755. Ray Society, London, United Kingdom.
- Frey, D.L. & Gagnon, P. (2015) Thermal and hydrodynamic environments mediate individual and aggregative feeding of a functionally important omnivore in reef communities. *Plos One*, **10**, e0118583.
- Frost, P.C., Xenopoulos, M.A. & Larson, J.H. (2004) The stoichiometry of dissolved organic carbon, nitrogen, and phosphorus release by a planktonic grazer, *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1802-1808.
- Fry, B. (2013) Alternative approaches for solving underdetermined isotope mixing problems. *Marine Ecology Progress Series*, **472**, 1-13.

G

- Ganning, B. & Wulff, F. (1970) Measurements of community metabolism in some Baltic brackish water rockpools by means of diel oxygen curves. *Oikos*, **21**, 292-298.
- Ganning, B. (1971) Studies on chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. *Ophelia*, **9**, 51-105.
- Gao, K.S., Aruga, Y., Asada, K., Ishihara, T., Akano, T. & Kiyohara, M. (1991) Enhanced growth of the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda high CO₂ concentrations. *Journal of Applied Phycology*, **3**, 355-362.
- Gao, K.S. & Zheng, Y.Q. (2010) Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, **16**, 2388-2398.

- Gao, K.S. & Campbell, D.A. (2014) Photophysiological responses of marine diatoms to elevated CO₂ and decreased pH: a review. *Functional Plant Biology*, **41**, 449-459.
- Garilli, V., Rodolfo-Metalpa, R., Scuderi, D., Brusca, L., Parrinello, D., Rastrick, S.P.S., Foggo, A., Twitchett, R.J., Hall-Spencer, J.M. & Milazzo, M. (2015) Physiological advantages of dwarfing in surviving extinctions in high-CO₂ oceans. *Nature Climate Change*, **5**, 678-682.
- Garrabou, J. & Ballesteros, E. (2000) Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, **35**, 1-10.
- Gattuso, J.P. & Lavigne, H. (2009) Technical Note: Approaches and software tools to investigate the impact of ocean acidification. *Biogeosciences*, **6**, 2121-2133.
- Gattuso, J.P., Kirkwood, W., Barry, J.P., Cox, E., Gazeau, F., Hansson, L., Hendriks, I., Kline, D.I., Mahacek, P., Martin, S., McElhany, P., Peltzer, E.T., Reeve, J., Roberts, D., Saderne, V., Tait, K., Widdicombe, S. & Brewer, P.G. (2014) Free-ocean CO₂ enrichment (FOCE) systems: present status and future developments. *Biogeosciences*, **11**, 4057-4075.
- Gattuso, J.P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R.P., Pörtner, H.O., Rogers, A.D., Baxter, J.M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Sumaila, U.R., Treyer, S. & Turley, C. (2015) Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, **349**, 1-10.
- Gaylord, B., Hill, T.M., Sanford, E., Lenz, E.A., Jacobs, L.A., Sato, K.N., Russell, A.D. & Hettinger, A. (2011) Functional impacts of ocean acidification in an ecologically critical foundation species. *Journal of Experimental Biology*, **214**, 2586-2594.
- Gaylord, B., Kroeker, K.J., Sunday, J.M., Anderson, K.M., Barry, J.P., Brown, N.E., Connell, S.D., Dupont, S., Fabricius, K.E., Hall-Spencer, J.M., Klinger, T., Milazzo, M., Munday, P.L., Russell, B.D., Sanford, E., Schreiber, S.J., Thiyagarajan, V., Vaughan, M.L.H., Widdicombe, S. & Harley, C.D.G. (2015) Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology*, **96**, 3-15.
- Gazeau, F., Parker, L.M., Comeau, S., Gattuso, J.P., O'Connor, W.A., Martin, S., Pörtner, H.O. & Ross, P.M. (2013) Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs. *Marine Biology*, **160**, 2207-2245.

- Gazeau, F., Urbini, L., Cox, T.E., Alliouane, S. & Gattuso, J.P. (2015) Comparison of the alkalinity and calcium anomaly techniques to estimate rates of net calcification. *Marine Ecology Progress Series*, **527**, 1-12.
- Ghedini, G., Russell, B.D. & Connell, S.D. (2015) Trophic compensation reinforces resistance: herbivory absorbs the increasing effects of multiple disturbances. *Ecology Letters*, **18**, 182-187.
- Giordano, M., Beardall, J. & Raven, J.A. (2005) CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Annual Review of Plant Biology*, **56**, 99-131.
- Godbold, J.A. & Calosi, P. (2013) Ocean acidification and climate change: advances in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **368**, 5.
- Godbold, J.A. & Solan, M. (2013) Long-term effects of warming and ocean acidification are modified by seasonal variation in species responses and environmental conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **368**, 20130186.
- Gómez, I., López-Figueroa, F., Ulloa, N., Morales, V., Lovengreen, C., Huovinen, P. & Hess, S. (2004) Patterns of photosynthesis in 18 species of intertidal macroalgae from southern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **270**, 103-116.
- Gooding, R.A., Harley, C.D.G. & Tang, E. (2009) Elevated water temperature and carbon dioxide concentration increase the growth of a keystone echinoderm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 9316-9321.
- Grall, J. & Glemarec, M. (1997) Biodiversity of baerl beds in Brittany: functional approach and anthropogenic impacts. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, **47**, 339-349.
- Grall, J. & Hall-Spencer, J.M. (2003) Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, S55-S64.
- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B. & Riera, P. (2006) Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **338**, 1-15.
- Grall, J., Guillaumont, B. & Bajjouk, T. (2009) Fiche de synthèse : habitat Maërl. (ed. REBENT/NATURA2000), pp. 1-9.

- Grosholz, E.D., Ruiz, G.M., Dean, C.A., Shirley, K.A., Maron, J.L. & Connors, P.G. (2000) The impacts of a nonindigenous marine predator in a California bay. *Ecology*, **81**, 1206–1224.
- Guenther, R.J. & Martone, P.T. (2014) Physiological performance of intertidal coralline algae during a simulated tidal cycle. *Journal of Phycology*, **50**, 310-321.
- Guillou, M., Grall, J. & Connan, S. (2002) Can low sea urchin densities control macroepiphytic biomass in a north-east Atlantic maerl bed ecosystem (Bay of Brest, Brittany, France)? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**, 867-876.
- Guinotte, J.M. & Fabry, V.J. (2008) Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1134**, 320-342.
- Gutow, L., Rahman, M.M., Bartl, K., Saborowski, R., Bartsch, I. & Wiencke, C. (2014) Ocean acidification affects growth but not nutritional quality of the seaweed *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae, Fucales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **453**, 84-90.
- 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**, 323-335.

H

- Häder, D.-P. & Figueroa, F.L. (1997) Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochemistry and Photobiology*, **66**, 1-14.
- Häder, D.P., Lebert, M., FloresMoya, A., Jimenez, C., Mercado, J., Salles, S., Aguilera, J. & Figueroa, F.L. (1997) Effects of solar radiation on the photosynthetic activity of the red alga *Corallina elongata* Ellis et Soland. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, **37**, 196-202.
- Häder, D.-P., Lebert, M. & Walter Helbling, E. (2003) Effects of solar radiation on the patagonian rhodophyte *Corallina officinatis* (L.). *Photosynthesis Research*, **78**, 119-132.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, **94**, 421-425.

- Hale, R., Calosi, P., McNeill, L., Mieszkowska, N. & Widdicombe, S. (2011) Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, **120**, 661-674.
- Hall-Spencer, J. (1998) Conservation issues relating to maerl beds as habitats for molluscs. *Journal of Conchology*, **Special Publication N°2**, 271-286.
- Hall-Spencer, J.M., Grall, J., Moore, P.G. & Atkinson, R.J.A. (2003) Bivalve fishing and maerl-bed conservation in France and the UK-retrospect and prospect. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems*, **13**, S33-S41.
- Hall-Spencer, J.M., Rodolfo-Metalpa, R., Martin, S., Ransome, E., Fine, M., Turner, S.M., Rowley, S.J., Tedesco, D. & Buia, M.C. (2008) Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature*, **454**, 96-99.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R. & Watson, R. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, **319**, 948-952.
- Hanelt, D. (1996) Photoinhibition of photosynthesis in marine macroalgae. *Scientia Marina*, **60**, 243-248.
- Hanelt, D., Wiencke, C. & Bischof, K. (2003) Photosynthesis in marine macroalgae. *Photosynthesis in Algae* (eds A.W.D. Larkum, S.E. Douglas & J.A. Raven), pp. 413-435. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Hansson, L.-A., Nicolle, A., Graneli, W., Hallgren, P., Kritzberg, E., Persson, A., Bjork, J., Nilsson, P.A. & Bronmark, C. (2012) Food-chain length alters community responses to global change in aquatic systems. *Nature Climate Change*, **3**, 228-233.
- Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L. & Williams, S.L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228-241.
- Harley, C.D.G., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A. & Graham, M.H. (2012) Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*, **48**, 1064-1078.
- Harvell, C.D., Kim, K., Burkholder, J.M., Colwell, R.R., Epstein, P.R., Grimes, D.J., Hofmann, E.E., Lipp, E.K., Osterhaus, A.D.M.E., Overstreet, R.M., Porter, J.W., Smith, G.W. & Vasta, G.R. (1999) Emerging marine diseases - Climate links and anthropogenic factors. *Science*, **285**, 1505-1510.

- Harvey, B.P., Gwynn-Jones, D. & Moore, P.J. (2013) Meta-analysis reveals complex marine biological responses to the interactive effects of ocean acidification and warming. *Ecology and Evolution*, **3**, 1016-1030.
- Hay, M.E., Kappel, Q.E. & Fenical, W. (1994) Synergisms in plant defenses against herbivores-interactions of chemistry, calcification, and plant-quality. *Ecology*, **75**, 1714-1726.
- Heflin, L.E., Gibbs, V.K., Powell, M.L., Makowsky, R., Lawrence, A.L. & Lawrence, J.M. (2012) Effect of diet quality on nutrient allocation to the test and Aristotle's lantern in the sea urchin *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816). *Journal of Shellfish Research*, **31**, 867-874.
- Heinze, C., Meyer, S., Goris, N., Anderson, L., Steinfeldt, R., Chang, N., Le Quéré, C. & Bakker, D.C.E. (2015) The ocean carbon sink: impacts, vulnerabilities, and challenges. *Earth System Dynamics*, **6**, 327-358.
- Henley, W.J. & Ramus, J. (1989) Optimization of pigment content and the limits of photoacclimation for *Ulva rotundata* (Chlorophyta). *Marine Biology*, **103**, 267-274.
- Henley, W.J., Levavasseur, G., Franklin, L.A., Osmond, C.B. & Ramus, J. (1991) Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta*, **184**, 235-243.
- Hennige, S., Roberts, J.M. & Williamson, P. (2014) Convention on Biological Diversity: An updated synthesis of the impacts of ocean acidification on marine biodiversity. pp. 99. Montreal, Canada.
- Hepburn, C.D., Pritchard, D.W., Cornwall, C.E., McLeod, R.J., Beardall, J., Raven, J.A. & Hurd, C.L. (2011) Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. *Global Change Biology*, **17**, 2488-2497.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.H. & Heip, C.H.R. (2000) Stable isotopes' as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, **204**, 79-92.
- Hernandez-Kantun, J.J., Hall-Spencer, J.M., Grall, J., Adey, W., Rindi, F., Maggs, C.A., Bárbara, I. & Peña, V. (2016) North Atlantic Rhodolith Beds. *Rhodolith/Maërl beds: a global perspective* (eds R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson & J. Aguirre), pp. 265-279. Springer International Publishing, Cham.

- Hily, C., Potin, P. & Floch, J.Y. (1992) Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Marine Ecology Progress Series*, **85**, 115-130.
- Hoffman, J.R., Hansen, L.J. & Klinger, T. (2003) Interactions between UV radiation and temperature limit inferences from single-factor experiments. *Journal of Phycology*, **39**, 268-272.
- Hofmann, G.E., Barry, J.P., Edmunds, P.J., Gates, R.D., Hutchins, D.A., Klinger, T. & Sewell, M.A. (2010) The effect of ocean acidification on calcifying organisms in marine ecosystems: An organism-to-ecosystem perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41 (eds D.J. Futuyma, H.B. Shafer & D. Simberloff), pp. 127-147. Annual Reviews, Palo Alto.
- Hofmann, L.C., Straub, S. & Bischof, K. (2012a) Competition between calcifying and noncalcifying temperate marine macroalgae under elevated CO₂ levels. *Marine Ecology Progress Series*, **464**, 89-105.
- Hofmann, L.C., Yildiz, G., Hanelt, D. & Bischof, K. (2012b) Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.), to future CO₂ levels. *Marine Biology*, **159**, 783-792.
- Hofmann, L.C. & Bischof, K. (2014) Ocean acidification effects on calcifying macroalgae. *Aquatic Biology*, **22**, 261-279.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
- Howard, R.K. & Supplement, C. (1982) Impact of feeding activities of epibenthic amphipods on surface-fouling of eelgrass leaves. *Aquatic Botany*, **14**, 91-97.
- Huggett, J. & Griffiths, C.L. (1986) Some relationships between elevation, physicochemical variables and biota of intertidal rock pools. *Marine Ecology Progress Series*, **29**, 189-197.
- Hurd, C.L., Hepburn, C.D., Currie, K.I., Raven, J.A. & Hunter, K.A. (2009) Testing the effects of ocean acidification on algal metabolism: considerations for experimental designs. *Journal of Phycology*, **45**, 1236-1251.
- Hurd, C.L., Cornwall, C.E., Currie, K., Hepburn, C.D., McGraw, C.M., Hunter, K.A. & Boyd, P.W. (2011) Metabolically induced pH fluctuations by some coastal calcifiers exceed

projected 22nd century ocean acidification: a mechanism for differential susceptibility? *Global Change Biology*, **17**, 3254-3262.

I

Innes, A.J. & Houlihan, D.F. (1985) Aquatic and aerial oxygen consumption of cool temperate gastropods: A comparison with some mediterranean species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **82**, 105-109.

Irvine, L.M. & Chamberlain, Y.M. (1994) *Seaweeds of the British Isles*. The Natural History Museum, London.

J

Jackson, A.C. & McIlvenny, J. (2011) Coastal squeeze on rocky shores in northern Scotland and some possible ecological impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 314-321.

Jaschinski, S., Brepohl, D.C. & Sommer, U. (2011) Seasonal variation in carbon sources of mesograzers and small predators in an eelgrass community: stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, **431**, 69-82.

Jellison, B.M., Ninokawa, A.T., Hill, T.M., Sanford, E. & Gaylord, B. (2016) Ocean acidification alters the response of intertidal snails to a key sea star predator. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **283**, 20160890.

Ji, Y., Xu, Z., Zou, D. & Gao, K. (2016) Ecophysiological responses of marine macroalgae to climate change factors. *Journal of Applied Phycology*, **28**, 2953–2967.

Johnson, M.D. & Carpenter, R.C. (2012) Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **434**, 94-101.

Jokiel, P.L., Rodgers, K.S., Kuffner, I.B., Andersson, A.J., Cox, E.F. & Mackenzie, F.T. (2008) Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, **27**, 473-483.

K

- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J.M. (2004a) Maerl grounds provide both refuge and high growth potential for juvenile queen scallops (*Aequipecten opercularis* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **313**, 241-254.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J.M. (2004b) Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, **274**, 183-189.
- Kamenos, N.A., Moore, P.G. & Hall-Spencer, J.M. (2004c) Small-scale distribution of juvenile gadoids in shallow inshore waters; what role does maerl play? *Ices Journal of Marine Science*, **61**, 422-429.
- Kamp, A. & Witte, U. (2005) Processing of ¹³C-labelled phytoplankton in a fine-grained sandy-shelf sediment (North Sea): Relative importance of different macrofauna species. *Marine Ecology Progress Series*, **297**, 61-70.
- Kanaya, G., Takagi, S., Nobata, E. & Kikuchi, E. (2007) Spatial dietary shift of macrozoobenthos in a brackish lagoon revealed by carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Marine Ecology Progress Series*, **345**, 117-127.
- Keats, D.W., Knight, M.A. & Poeschel, C.M. (1997) Antifouling effects of epithallial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Corallinales) on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **213**, 281-293.
- Keeling, C.D., Bacastow, R.B., Bainbridge, A.E., Ekdahl, C.A., Guenther, P.R., Waterman, L.S. & Chin, J.F.S. (1976) Atmospheric carbon dioxide variations at Mauna Loa Observatory, Hawaii. *Tellus*, **28**, 538-551.
- Kendrick, G.A. (1991) Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: Effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **147**, 47-63.
- Kleypas, J.A., Buddemeier, R.W., Archer, D., Gattuso, J.P., Langdon, C. & Opdyke, B.N. (1999) Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, **284**, 118-120.
- Kleypas, J.A., Feely, R.A., Fabry, V.J., Langdon, C., Sabine, C.L. & Robbins, L.L. (2006) Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: a guide for future research. *Report of a workshop held, April 18-20, 2005*, , pp. 88. NSF, NOAA, and the US Geological Survey, St. Petersburg, FL, USA.

- Knoll, A.H., Bambach, R.K., Payne, J.L., Pruss, S. & Fischer, W.W. (2007) Paleophysiology and end-Permian mass extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, **256**, 295-313.
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C. & Zhang, X.H. (2013) Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Global Change Biology*, **19**, 103-132.
- Kooistra, W.H.C.F., Joosten, A.M.T. & van den Hoek, C. (1989) Zonation patterns in intertidal pools and their possible causes: a multivariate approach. *Botanica Marina*, **32**, 9-26.
- Korbee, N., Navarro, N.P., Garcia-Sanchez, M., Celis-Pla, P.S.M., Quintano, E., Copertino, M.S., Pedersen, A., Mariath, R., Mangaiyarkarasi, N., Perez-Ruzafa, A., Figueroa, F.L. & Martinez, B. (2014) A novel in situ system to evaluate the effect of high CO₂ on photosynthesis and biochemistry of seaweeds. *Aquatic Biology*, **22**, 245-259.
- Kordas, R.L., Harley, C.D.G. & O'Connor, M.I. (2011) Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 218-226.
- Kram, S.L., Price, N.N., Donham, E.M., Johnson, M.D., Kelly, E.L.A., Hamilton, S.L. & Smith, J.E. (2016) Variable responses of temperate calcified and fleshy macroalgae to elevated pCO₂ and warming. *Ices Journal of Marine Science*, **73**, 693-703.
- Kroeker, K.J., Micheli, F. & Gambi, M.C. (2012) Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions. *Nature Climate Change*, **3**, 156-159.
- Kroeker, K.J., Kordas, R.L., Crim, R., Hendriks, I.E., Ramajo, L., Singh, G.S., Duarte, C.M. & Gattuso, J.P. (2013) Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, **19**, 1884-1896.
- Kroeker, K.J., Sanford, E., Jellison, B.M. & Gaylord, B. (2014) Predicting the effects of ocean acidification on predator-prey interactions: A conceptual framework based on coastal molluscs. *The Biological Bulletin*, **226**, 211-222.
- Kübler, J.E. & Dudgeon, S.R. (2015) Predicting effects of ocean acidification and warming on algae lacking carbon concentrating mechanisms. *Plos One*, **10**, e0132806.
- Kuffner, I.B., Andersson, A.J., Jokiel, P.L., Rodgers, K.S. & Mackenzie, F.T. (2008) Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, **1**, 114-117.

L

- Laffoley, D. & Baxter, J. (2016) Explaining ocean warming: causes, scale, effects and consequences. *Full report IUCN*, pp. 458. Gland, Switzerland.
- Lamberti, G.A. & Moore, J.W. (1984) Aquatic insects as primary consumers. *The Ecology of Aquatic Insects* (ed. V.H.R.a.D.M. Rosenberg), pp. 164-195. Praeger, New York.
- Larsson, C., Axelsson, L., Ryberg, H. & Beer, S. (1997) Photosynthetic carbon utilization by *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) from a Swedish rockpool. *European Journal of Phycology*, **32**, 49-54.
- Lawrence, J.M. (2013) *Sea Urchins: Biology and Ecology, 3rd Edition*. Elsevier Academic Press Inc, San Diego, California, USA.
- Le Quéré, C., Moriarty, R., Andrew, R.M., Canadell, J.G., Sitch, S., Korsbakken, J.I., Friedlingstein, P., Peters, G.P., Andres, R.J., Boden, T.A., Houghton, R.A., House, J.I., Keeling, R.F., Tans, P., Arneeth, A., Bakker, D.C.E., Barbero, L., Bopp, L., Chang, J., Chevallier, F., Chini, L.P., Ciais, P., Fader, M., Feely, R.A., Gkritzalis, T., Harris, I., Hauck, J., Ilyina, T., Jain, A.K., Kato, E., Kitidis, V., Klein Goldewijk, K., Koven, C., Landschützer, P., Lauvset, S.K., Lefèvre, N., Lenton, A., Lima, I.D., Metzl, N., Millero, F., Munro, D.R., Murata, A., Nabel, J.E.M.S., Nakaoka, S., Nojiri, Y., O'Brien, K., Olsen, A., Ono, T., Pérez, F.F., Pfeil, B., Pierrot, D., Poulter, B., Rehder, G., Rödenbeck, C., Saito, S., Schuster, U., Schwinger, J., Séférian, R., Steinhoff, T., Stocker, B.D., Sutton, A.J., Takahashi, T., Tilbrook, B., van der Laan-Luijkx, I.T., van der Werf, G.R., van Heuven, S., Vandemark, D., Viovy, N., Wiltshire, A., Zaehle, S. & Zeng, N. (2015) Global Carbon Budget 2015. *Earth Syst. Sci. Data*, **7**, 349-396.
- Leroy, F., Comtet, T., Brante, A., Leroux, C. & Riera, P. (2012a) Can encapsulated embryos of *Crepidula fornicata* (L.) use extracapsular dissolved organic matter? An experimental study with a ^{13}C -enriched amino acid *Journal of Molluscan Studies*, **78**, 100-104.
- Leroy, F., Riera, P., Jeanthon, C., Edmond, F., Leroux, C. & Comtet, T. (2012b) Importance of bacterivory and preferential selection toward diatoms in larvae of *Crepidula fornicata* (L.) assessed by a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling approach. *Journal of Sea Research*, **70**, 23-31.

- Lewis, E. & Wallace, D.W.R. (1998) Program developed for CO₂ system calculations. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy
- Lilley, S.A. & Schiel, D.R. (2006) Community effects following the deletion of a habitat-forming alga from rocky marine shores. *Oecologia*, **148**, 672-681.
- Little, C. & Kitching, J.A. (1996) *The biology of rocky shores*. Oxford University Press, USA.
- Littler, M.M., Littler, D.S., Blair, S.M. & Norris, J.N. (1985) Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Sciences*, **227**, 57-59.
- Littler, M.M., Littler, D.S. & Taylor, P.R. (1995) Selective herbivore increases biomass of its prey: A chiton-coralline reef-building association. *Ecology*, **76**, 1666-1681.
- López-Figueroa, F. (1992) Diurnal variation in pigment content in *Porphyra laciniata* and *Chondrus crispus* and its relation to the diurnal changes of underwater light quality and quantity. *Marine Ecology*, **13**, 285-305.
- Lord, J.P., Barry, J.P. & Graves, D. (2017) Impact of climate change on direct and indirect species interactions. *Marine Ecology Progress Series*, **571**, 1-11.
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H. & Jackson, J.B.C. (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, **312**, 1806-1809.
- Lubchenco, J. & Gaines, S.D. (1981) A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 405-437.
- Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.-M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H. & Kawamura, K. (2008) High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000 - 800,000 years before present. *Nature*, **453**, 379-382.

M

- Mabeau, S. & Kloareg, B. (1987) Isolation and analysis of the cell walls of brown algae: *Fucus spiralis*, *F. ceranoides*, *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *Bifurcaria bifurcata* and *Laminaria digitata*. *Journal of Experimental Botany*, **38**, 1573-1580.
- Maberly, S.C., Raven, J.A. & Johnston, A.M. (1992) Discrimination between ¹²C and ¹³C by marine plants. *Oecologia*, **91**, 481-492.
- Malzahn, A.M. & Boersma, M. (2012) Effects of poor food quality on copepod growth are dose dependent and non-reversible. *Oikos*, **121**, 1408-1416.

- Mann, K.H. (1988) Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography*, **33**, 910-930.
- Marker, M., Kline, D., Kirkwood, W., Headley, K., Brewer, P., Peltzer, E., Miard, T., Chai, A., James, M. & Schneider, K. (2010) The coral proto-free ocean carbon enrichment system (CP-FOCE): Engineering and development. *Oceans 2010 IEEE*, pp. 1-10. IEEE, Sydney.
- Marshall, D.J. (2008) Transgenerational plasticity in the sea: Context-dependant maternal effects across the life history. *Ecology*, **89**, 418-427.
- Martin, S., Castets, M.D. & Clavier, J. (2006a) Primary production, respiration and calcification of the temperate free-living coralline alga *Lithothamnion corallioides*. *Aquatic Botany*, **85**, 121-128.
- Martin, S., Thouzeau, G., Chauvaud, L., Jean, F., Guerin, L. & Clavier, J. (2006b) Respiration, calcification, and excretion of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata* L.: Implications for carbon, carbonate, and nitrogen fluxes in affected areas. *Limnology and Oceanography*, **51**, 1996-2007.
- Martin, S., Clavier, J., Chauvaud, L. & Thouzeau, G. (2007a) Community metabolism in temperate maerl beds. I. Carbon and carbonate fluxes. *Marine Ecology Progress Series*, **335**, 19-29.
- Martin, S., Clavier, J., Chauvaud, L. & Thouzeau, G. (2007b) Community metabolism in temperate maerl beds. II. Nutrient fluxes. *Marine Ecology Progress Series*, **335**, 31-41.
- Martin, S. & Gattuso, J.P. (2009) Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, **15**, 2089-2100.
- Martin, S., Cohu, S., Vignot, C., Zimmerman, G. & Gattuso, J.P. (2013) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecology and Evolution*, **3**, 676-693.
- Martin, S. & Hall-Spencer, J.M. (2016) Effects of ocean warming and acidification on rhodolith/maerl beds. *Rhodolith/maerl beds: a global perspective* (eds R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson & J. Aguirre), pp. 55-85. Springer International Publishing, Cham.
- Martínez, B., Arenas, F., Rubal, M., Burgués, S., Esteban, R., García-Plazaola, I., Figueroa, F.L., Pereira, R., Saldaña, L., Sousa-Pinto, I., Trilla, A. & Viejo, R.M. (2012) Physical

- factors driving intertidal macroalgae distribution: physiological stress of a dominant furoid at its southern limit. *Oecologia*, **170**, 341-353.
- Martins, G.M., Hawkins, S.J., Thompson, R.C. & Jenkins, S.R. (2007) Community structure and functioning in intertidal rock pools: effects of pool size and shore height at different successional stages. *Marine Ecology Progress Series*, **329**, 43-55.
- Matthiessen, B., Gamfeldt, L., Jonsson, P.R. & Hillebrand, H. (2007) Effects of grazer richness and composition on algal biomass in a closed and open marine system. *Ecology*, **88**, 178-187.
- Maugendre, L., Gattuso, J.P., Louis, J., de Kluijver, A., Marro, S., Soetaert, K. & Gazeau, F. (2014) Effect of ocean warming and acidification on a plankton community in the NW Mediterranean Sea. *Ices Journal of Marine Science*, **72**, 1744-1755.
- McConnaughey, T.A. & Whelan, J.F. (1997) Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Science Reviews*, **42**, 95-117.
- McCoy, S.J. & Kamenos, N.A. (2015) Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology*, **51**, 6-24.
- McCoy, S.J., Pfister, C.A., Olack, G. & Colman, A.S. (2016) Diurnal and tidal patterns of carbon uptake and calcification in geniculate inter-tidal coralline algae. *Marine Ecology*, **37**, 553-564.
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C. & McGrath, C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, **102**, 378-390.
- McKechnie, A.E. (2004) Stable isotopes : powerful new tools for animal ecologists. *South African Journal of Science*, **100**, 131-134.
- Meager, J.J., Williamson, I. & King, C.R. (2005) Factors affecting the distribution, abundance and diversity of fishes of small, soft-substrata tidal pools within Moreton Bay, Australia. *Hydrobiologia*, **537**, 71-80.
- Mehrbach, C., Culberso, Ch, Hawley, J.E. & Pytkowic, R.M. (1973) Measurement of apparent dissociation-constants of carbonic-acid in seawater at atmospheric-pressure. *Limnology & Oceanography*, **18**, 897-907.
- Melatunan, S., Calosi, P., Rundle, S.D., Moody, A.J. & Widdicombe, S. (2011) Exposure to elevated temperature and pCO₂ reduces respiration rate and energy status in the periwinkle *Littorina littorea*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **84**, 583-594.

- Melzner, F., Gutowska, M.A., Langenbuch, M., Dupont, S., Lucassen, M., Thorndyke, M.C., Bleich, M. & Portner, H.O. (2009) Physiological basis for high CO₂ tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? *Biogeosciences*, **6**, 2313-2331.
- Mertens, N.L., Russell, B.D. & Connell, S.D. (2015) Escaping herbivory: Ocean warming as a refuge for primary producers where consumer metabolism and consumption cannot pursue. *Oecologia*, **179**, 1223-1229.
- Metaxas, A. & Scheibling, R.E. (1993) Community structure and organization of tidepools. *Marine Ecology Progress Series*, **98**, 187-198.
- Metaxas, A., Hunt, H.L. & Scheibling, R.E. (1994) Spatial and temporal variability of macrobenthic communities in tidepools on a rocky shore in Nova-Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, **105**, 89-103.
- Middelboe, A.L. & Hansen, P.J. (2007) High pH in shallow-water macroalgal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **338**, 107-117.
- Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T. & Heip, C.H.R. (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³C-labeling study. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1224-1234.
- Middelburg, J.J. (2014) Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*, **11**, 2357-2371.
- Miles, H., Widdicombe, S., Spicer, J.I. & Hall-Spencer, J. (2007) Effects of anthropogenic seawater acidification on acid-base balance in the sea urchin *Psammechinus miliaris*. *Marine Pollution Bulletin*, **54**, 89-96.
- Millennium Ecosystem Assessment [MEA] (2005) Coastal systems. *Ecosystems and human well-being: current state and trends*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Minagawa, M. & Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, **48**, 1135-1140.
- Moens, T., Luyten, C., Middelburg, J.J., Herman, P.M.J. & Vincx, M. (2002) Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, **234**, 127-137.
- Morris, S. & Taylor, A.C. (1983) Diurnal and seasonal variation in physicochemical conditions within intertidal rock pools. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **17**, 339-355.

- Morse, J.W., Andersson, A.J. & Mackenzie, F.T. (2006) Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric pCO₂ and "ocean acidification": Role of high Mg-calcites. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, **70**, 5814-5830.
- Munday, P.L. (2014) Transgenerational acclimation of fishes to climate change and ocean acidification. *F1000Prime Reports*, **6**, 99.

N

- Navarro, J.M., Torres, R., Acuña, K., Duarte, C., Manriquez, P.H., Lardies, M., Lagos, N.A., Vargas, C. & Aguilera, V. (2013) Impact of medium-term exposure to elevated pCO₂ levels on the physiological energetics of the mussel *Mytilus chilensis*. *Chemosphere*, **90**, 1242-1248.
- Nelson, W.A. (2009) Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Marine and Freshwater Research*, **60**, 787-801.
- Nguyen, K.D.T., Morley, S.A., Lai, C.-H., Clark, M.S., Tan, K.S., Bates, A.E. & Peck, L.S. (2011) Upper temperature limits of tropical marine ectotherms: global warming implications. *Plos One*, **6**, e29340.
- Niehoff, B., Schmithusen, T., Knuppel, N., Daase, M., Czerny, J. & Boxhammer, T. (2013) Mesozooplankton community development at elevated CO₂ concentrations: Results from a mesocosm experiment in an Arctic fjord. *Biogeosciences*, **10**, 1391-1406.
- Noisette, F., Duong, G., Six, C., Davoult, D. & Martin, S. (2013a) Effects of elevated pCO₂ on the metabolism of a temperate rhodolith *Lithothamnion corallioides* grown under different temperatures. *Journal of Phycology*, **49**, 746-757.
- Noisette, F., Egilsdottir, H., Davoult, D. & Martin, S. (2013b) Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **448**, 179-187.
- Noisette, F., Richard, J., Le Fur, I., Peck, L.S., Davoult, D. & Martin, S. (2014) Metabolic responses to temperature stress under elevated pCO₂ in *Crepidula fornicata*. *Journal of Molluscan Studies*, **81**, 238-246.
- Noisette, F., Bordeyne, F., Davoult, D. & Martin, S. (2016) Assessing the physiological responses of the gastropod *Crepidula fornicata* to predicted ocean acidification and warming. *Limnology and Oceanography*, **61**, 430-444.

Norderhaug, K.M., Nygaard, K. & Fredriksen, S. (2006) Importance of phlorotannin content and C:N ratio of *Laminaria hyperborea* in determining its palatability as food for consumers. *Marine Biology Research*, **2**, 367-371.

Norton, T.A. (1977) The growth and development of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **26**, 41-53.



O'Connor, M.I. (2009) Warming strengthens an herbivore-plant interaction. *Ecology*, **90**, 388-398.

O'Connor, M.I., Gilbert, B. & Brown, C.J. (2011) Theoretical predictions for how temperature affects the dynamics of interacting herbivores and plants. *The American Naturalist*, **178**, 626-638.

O'Leary, J.K. & McClanahan, T.R. (2010) Trophic cascades result in large-scale coralline algae loss through differential grazer effects. *Ecology*, **91**, 3584-3597.

Ober, G.T. & Thornber, C.S. (2017) Divergent responses in growth and nutritional quality of coastal macroalgae to the combination of increased of pCO₂ and nutrients. *Marine Environmental Research*. En cours de publication.

Olabarria, C., Arenas, F., Viejo, R.M., Gestoso, I., Vaz-Pinto, F., Incera, M., Rubal, M., Cacabelos, E., Veiga, P. & Sobrino, C. (2013) Response of macroalgal assemblages from rockpools to climate change: effects of persistent increase in temperature and CO₂. *Oikos*, **122**, 1065-1079.

Ordoñez, A., Doropoulos, C. & Diaz-Pulido, G. (2014) Effects of ocean acidification on population dynamics and community structure of crustose coralline algae. *The Biological Bulletin*, **226**, 255-268.

Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.F., Yamanaka, Y. & Yool, A. (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681-686.

OSPAR (2006) Case reports for the initial list of threatened species and/or declining species and habitats in the OSPAR region. (ed. O. Commission), pp. 150.

Otero-Villanueva, M.d.M., Kelly, M.S. & Burnell, G. (2004) How diet influences energy partitioning in the regular echinoid *Psammechinus miliaris*; constructing an energy budget. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **304**, 159-181.

P

Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 483-488.

Padilla-Gamiño, J.L. & Carpenter, R.C. (2007) Seasonal acclimatization of *Asparagopsis taxiformis* (Rhodophyta) from different biogeographic regions. *Limnology and Oceanography*, **52**, 833-842.

Paine, R.T. (1994) Marine rocky shores and community Ecology: An experimentalist's perspective. pp.152. Ecology Institute, Luhe, Germany.

Pajusalu, L., Martin, G. & Põllumäe, A. (2013) Results of laboratory and field experiments of the direct effect of increasing CO₂ on net primary production of macroalgal species in brackish-water ecosystems. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, **62**, 148-154.

Pansch, C., Schaub, I., Havenhand, J. & Wahl, M. (2014) Habitat traits and food availability determine the response of marine invertebrates to ocean acidification. *Global Change Biology*, **20**, 265-277.

Pardo, C., Lopez, L., Peña, V., Hernández-Kantún, J., Le Gall, L., Bárbara, I. & Barreiro, R. (2014) A multilocus species delimitation reveals a striking number of species of coralline algae forming maerl in the OSPAR maritime area. *Plos One*, **9**, e104073.

Parker, L.M., Ross, P.M., O'Connor, W.A., Pörtner, H.-O., Scanes, E. & Wright, J.M. (2013) Predicting the response of molluscs to the impact of ocean acidification. *Biology*, **2**, 651-692.

Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A.L. (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos One*, **5**, e9672.

Pascal, P.Y., Dupuy, C., Mallet, C., Richard, P. & Niquil, N. (2008) Bacterivory by benthic organisms in sediment: Quantification using ¹⁵N-enriched bacteria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **355**, 18-26.

Paul, V.J. & Van Alstyne, K.L. (1992) Activation of chemical defenses in the tropical green algae *Halimeda* spp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **160**, 191-203.

- Peduzzi, P. (1987) Dietary preferences and carbon absorption by two grazing gastropods, *Gibbula umbilicaris* (Linné) and *Jujubinus striatus* (Linné). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **8**, 359-370.
- Peña, V. & Barbara, I. (2010) Seasonal patterns in the maerl community of shallow European Atlantic beds and their use as a baseline for monitoring studies. *European Journal of Phycology*, **45**, 327-342.
- Peña, V., Barreiro, R., Hall-Spencer, J.M. & Grall, J. (2013) *Lithophyllum* spp. form unusual maerl beds in the North East Atlantic: the case study of *L. fasciculatum* (Lamarck) Foslie, 1898, in Brittany. *An aod - les cahiers naturalistes de l'Observatoire marin*, **2**, 11-21.
- Peña, V., Bárbara, I., Grall, J., Maggs, C.A. & Hall-Spencer, J.M. (2014a) The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Marine Biodiversity*, **44**, 533-551.
- Peña, V., Hernández-Kantún, J.J., Grall, J., Pardo, C., López, L., Bárbara, I., Gall, L.L. & Barreiro, R. (2014b) Detection of gametophytes in the maerl-forming species *Phymatolithon calcareum* (Melobesioideae, Corallinales) assessed by DNA barcoding. *Cryptogamie, Algologie*, **35**, 15-25.
- Persson, J., Fink, P., Goto, A., Hood, J.M., Jonas, J. & Kato, S. (2010) To be or not to be what you eat: regulation of stoichiometric homeostasis among autotrophs and heterotrophs. *Oikos*, **119**, 741-751.
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X. & Ward, E.J. (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, **92**, 823-835.
- Phillips, N.W. (1984) Compensatory intake can be consistent with an optimal foraging model. *The American Naturalist*, **123**, 867-872.
- Pinnegar, J.K. & Polunin, N.V.C. (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*, **13**, 225-231.
- Poore, A.G.B., Graba-Landry, A., Favret, M., Brennan, H.S., Byrne, M. & Dworjanyn, S.A. (2013) Direct and indirect effects of ocean acidification and warming on a marine plant-herbivore interaction. *Oecologia*, **173**, 1113-1124.
- Poore, A.G.B., Graham, S.E., Byrne, M. & Dworjanyn, S.A. (2016) Effects of ocean warming and lowered pH on algal growth and palatability to a grazing gastropod. *Marine Biology*, **163**, 1-11.

- 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**, 705-718.
- Pörtner, H.O. (2008) Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view. *Marine Ecology Progress Series*, **373**, 203-217.
- Porzio, L., Buia, M.C. & Hall-Spencer, J.M. (2011) Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **400**, 278-287.
- Potin, P., Floch, J.Y., Augris, C. & Cabioch, J. (1990) Annual growth rate of the calcareous red alga *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the bay of Brest, France. *Hydrobiologia*, **204**, 263-267.
- Prado, P., Heck, K.L. & Cebrian, J. (2014) Moderate stoichiometric homeostasis in the sea urchin *Lytechinus variegatus*: effects of diet and growth on C:N:P ratios. *Marine Biology*, **161**, 2869-2883.
- Preisser, E.L., Bolnick, D.I. & Benard, M.E. (2005) Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, **86**, 501-509.

Q

- Queirós, A.M., Fernandes, J.A., Faulwetter, S., Nunes, J., Rastrick, S.P.S., Mieszkowska, N., Artioli, Y., Yool, A., Calosi, P., Arvanitidis, C., Findlay, H.S., Barange, M., Cheung, W.W.L. & Widdicombe, S. (2015) Scaling up experimental ocean acidification and warming research: from individuals to the ecosystem. *Global Change Biology*, **21**, 130-143.
- Qui Minet Z.N., Delaunay C., Grall J., Six C., Cariou T., Bohner O., Legrand E., Davoult D., Martin S. The role of local changes on maerl and associated non-calcareous epiphytic algae in the Bay of Brest. En préparation.

R

- Ragazzola, F., Foster, L.C., Form, A., Anderson, P.S.L., Hansteen, T.H. & Fietzke, J. (2012) Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Global Change Biology*, **18**, 2804-2812.

- Rahman, M.A. & Halfar, J. (2014) First evidence of chitin in calcified coralline algae: new insights into the calcification process of *Clathromorphum compactum*. *Scientific Reports*, **4**, 6162.
- Railsback, S.F. & Harvey, B.C. (2013) Trait-mediated trophic interactions: is foraging theory keeping up? *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 119-125.
- Rall, B.C., Vucic-Pestic, O., Ehnes, R.B., Emmerson, M. & Brose, U. (2010) Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology*, **16**, 2145-2157.
- Ramajo, L., Perez-Leon, E., Hendriks, I.E., Marba, N., Krause-Jensen, D., Sejr, M.K., Blicher, M.E., Lagos, N.A., Olsen, Y.S. & Duarte, C.M. (2016) Food supply confers calcifiers resistance to ocean acidification. *Scientific Reports*, **6**, 6.
- Rasband, W.S. (2016) ImageJ version 1.46r. imagej.nih.gov/ij/, 1997-2016. (ed. U.S.N.I.O. Health). Bethesda, Maryland, USA.
- Rau, G.H., Mearns, A.J., Young, D.R., Olson, R.J., Schafer, H.A. & Kaplan, I.R. (1983) Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, **64**, 1314-1318.
- Rautenberger, R., Fernández, P.A., Strittmatter, M., Heesch, S., Cornwall, C.E., Hurd, C.L. & Roleda, M.Y. (2015) Saturating light and not increased carbon dioxide under ocean acidification drives photosynthesis and growth in *Ulva rigida* (Chlorophyta). *Ecology and Evolution*, **5**, 874-888.
- Raven, J.A. & Hurd, C.L. (2012) Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynthesis Research*, **113**, 105-125.
- Reid, P.C., Fischer, A.C., Lewis-Brown, E., Meredith, M.P., Sparrow, M., Andersson, A.J., Antia, A., Bates, N.R., Bathmann, U., Beaugrand, G., Brix, H., Dye, S., Edwards, M., Furevik, T., Gangstø, R., Hátún, H., Hopcroft, R.R., Kendall, M., Kasten, S., Keeling, R., Le Quéré, C., Mackenzie, F.T., Malin, G., Mauritzen, C., Ólafsson, J., Paull, C., Rignot, E., Shimada, K., Vogt, M., Wallace, C., Wang, Z. & Washington, R. (2009) Chapter 1: Impacts of the oceans on climate change. *Advances in Marine Biology*, **56**, 1-150.
- Reise, K., Gollasch, S. & Wolff, W.J. (1998) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **52**, 219-234.

- Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G., Kline, D., Ove Hoegh, G. & Dove, S. (2013) Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global Change Biology*, **19**, 1919-1929.
- Reyes-Nivia, C., Diaz-Pulido, G. & Dove, S. (2014) Relative roles of endolithic algae and carbonate chemistry variability in the skeletal dissolution of crustose coralline algae. *Biogeosciences*, **11**, 4615-4626.
- Reynaud, S., Leclercq, N., Romaine-Lioud, S., Ferrier-Pages, C., Jaubert, J. & Gattuso, J.P. (2003) Interacting effects of CO₂ partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleractinian coral. *Global Change Biology*, **9**, 1660-1668.
- Ricevuto, E., Vizzini, S. & Gambi, M.C. (2015) Ocean acidification effects on stable isotope signatures and trophic interactions of polychaete consumers and organic matter sources at a CO₂ shallow vent system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **468**, 105-117.
- 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.
- Riebesell, U., Fabry, V.J., Hansson, L. & Gattuso, J.-P. (2010) Guide to best practices for ocean acidification research and data reporting. pp. 260. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Riebesell, U. & Gattuso, J.P. (2015) Lessons learned from ocean acidification research. *Nature Climate Change*, **5**, 12-14.
- Riera, P., Noel, L., Leroux, C., Legrand, E. & Martin, S. (2016) Effect of elevated pCO₂ on biofilm - herbivore trophic interactions: preliminary investigation through a stable isotope experiment. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, **66**, 245-249.
- Ries, J.B., Cohen, A.L. & McCorkle, D.C. (2009) Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, **37**, 1131-1134.
- Riosmena-Rodriguez, R., Nelson, W. & Aguirre, J. (2016) Rhodolith/maërl beds: a global perspective. pp. 368. Springer International Publishing, Switzerland.
- Ritchie, R.J. (2008) Universal chlorophyll equations for estimating chlorophylls *a*, *b*, *c*, and *d* and total chlorophylls in natural assemblages of photosynthetic organisms using acetone, methanol, or ethanol solvents. *Photosynthetica*, **46**, 115-126.
- Riul, P., Targino, C.H., Farias, J.D.N., Visscher, P.T. & Horta, P.A. (2008) Decrease in *Lithothamnion* sp. (Rhodophyta) primary production due to the deposition of a thin

- sediment layer. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **88**, 17-19.
- Rodolfo-Metalpa, R., Martin, S., Ferrier-Pages, C. & Gattuso, J.P. (2010) Response of the temperate coral *Cladocora caespitosa* to mid- and long-term exposure to pCO₂ and temperature levels projected for the year 2100 AD. *Biogeosciences*, **7**, 289-300.
- Ross, P.M., Parker, L. & Byrne, M. (2016) Transgenerational responses of molluscs and echinoderms to changing ocean conditions. *Ices Journal of Marine Science*, **73**, 537-549.
- Rossoll, D., Bermudez, R., Hauss, H., Schulz, K.G., Riebesell, U., Sommer, U. & Winder, M. (2012) Ocean acidification-induced food quality deterioration constrains trophic transfer. *Plos One*, **7**, 6.
- Ruangchuay, R., Dahamat, S., Chirapat, A. & Notoya, M. (2012) Effects of culture conditions on the growth and reproduction of gut weed, *Ulva intestinalis* Linnaeus (Ulvales, Chlorophyta). *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, **34**, 501-507.
- Rubilar, T., Epherra, L., Deias-Spreng, J., Díaz De Vivar, M.E., Avaro, M., Lawrence, A.L. & Lawrence, J.M. (2016) Ingestion, absorption and assimilation efficiencies, and production in the sea urchin *Arbacia dufresnii* fed a formulated feed. *Journal of Shellfish Research*, **35**, 1083-1093.
- Russell, B.D., Thompson, J.A.I., Falkenberg, L.J. & Connell, S.D. (2009) Synergistic effects of climate change and local stressors: CO₂ and nutrient-driven change in subtidal rocky habitats. *Global Change Biology*, **15**, 2153-2162.
- Russell, B.D., Connell, S.D., Findlay, H.S., Tait, K., Widdicombe, S. & Mieszkowska, N. (2013) Ocean acidification and rising temperatures may increase biofilm primary productivity but decrease grazer consumption. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **368**, 20120438.

S

- Sampaio, E., Rodil, I.F., Vaz-Pinto, F., Fernández, A. & Arenas, F. (2017) Interaction strength between different grazers and macroalgae mediated by ocean acidification over warming gradients. *Marine Environmental Research*, **125**, 25-33.
- Sanford, E. (1999) Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, **283**, 2095-2097.

- Sanford, E., Gaylord, B., Hettinger, A., Lenz, E.A., Meyer, K. & Hill, T.M. (2014) Ocean acidification increases the vulnerability of native oysters to predation by invasive snails. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**.
- Schiel, D.R. (2006) Rivets or bolts? When single species count in the function of temperate rocky reef communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **338**, 233-252.
- Semesi, I.S., Kangwe, J. & Bjork, M. (2009) Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon sp* (Rhodophyta). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **84**, 337-341.
- Shirayama, Y. & Thornton, H. (2005) Effect of increased atmospheric CO₂ on shallow water marine benthos. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, **110**, 7.
- Short, J., Kendrick, G.A., Falter, J. & McCulloch, M.T. (2014) Interactions between filamentous turf algae and coralline algae are modified under ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **456**, 70-77.
- Short, J.A., Pedersen, O. & Kendrick, G.A. (2015) Turf algal epiphytes metabolically induce local pH increase, with implications for underlying coralline algae under ocean acidification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **164**, 463-470.
- Silliman, B.R. & Zieman, J.C. (2001) Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. *Ecology*, **82**, 2830-2845.
- Sindermann, C.J. (1992) Disease risks associated with importation of non-indigenous marine animals. *Marine Fisheries Review*, **53**, 1-10.
- Smith, S.J., Edmonds, J., Hartin, C.A., Mundra, A. & Calvin, K. (2015) Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature Clim. Change*, **5**, 333-336.
- Smith, S.V. & Key, G.S. (1975) Carbon-dioxide and metabolism in marine environments. *Limnology & Oceanography*, **20**, 493-495.
- Solorzano, L. (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology & Oceanography*, **14**, 799-801.
- Sommer, U., Paul, C. & Moustaka-Gouni, M. (2015) Warming and ocean acidification effects on phytoplankton - From species shifts to size shifts within species in a mesocosm experiment. *Plos One*, **10**, e0125239.
- Sousa, W.P., Schroeter, S.C. & Gaines, S.D. (1981) Latitudinal variation in intertidal algal community structure: the influence of grazing and vegetative propagation. *Oecologia*, **48**, 297-307.

- Staehr, P.A. & Wernberg, T. (2009) Physiological responses of *Ecklonia radiata* (Laminariales) to a latitudinal gradient in ocean temperature. *Journal of Phycology*, **45**, 91-99.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T.L., Plattner, G.K. & Doney, S.C. (2009) Imminent ocean acidification in the Arctic projected with the NCAR global coupled carbon cycle-climate model. *Biogeosciences*, **6**, 515-533.
- Steller, D.L., Hernandez-Ayon, J.M., Riosmena-Rodriguez, R. & Cabello-Pasini, A. (2007) Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, **33**, 441-456.
- Steneck, R.S. (1982) A limpet-coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. *Ecology*, **63**, 507-522.
- Steneck, R.S. (1983) Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology*, **9**, 44-61.
- Steneck, R.S. (2013) Sea urchins as drivers of shallow benthic marine community structure. *Developments in aquaculture and fisheries science. Sea urchins: Biology and ecology* (ed. J.M. Lawrence), pp. 195-212. Elsevier.
- Stroud, J.T., Bush, M.R., Ladd, M.C., Nowicki, R.J., Shantz, A.A. & Sweatman, J. (2015) Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution*, **5**, 4757-4765.
- Sudatti, D.B., Fujii, M.T., Rodrigues, S.V., Turra, A. & Pereira, R.C. (2011) Effects of abiotic factors on growth and chemical defenses in cultivated clones of *Laurencia dendroidea* J. Agardh (Ceramiales, Rhodophyta). *Marine Biology*, **158**, 1439-1446.
- Sultan, S.E. (2007) Development in context: the timely emergence of eco-devo. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 575-582.
- Sunday, J.M., Fabricius, K.E., Kroeker, K.J., Anderson, K.M., Brown, N.E., Barry, J.P., Connell, S.D., Dupont, S., Gaylord, B., Hall-Spencer, J.M., Klinger, T., Milazzo, M., Munday, P.L., Russell, B.D., Sanford, E., Thiyagarajan, V., Vaughan, M.L.H., Widdicombe, S. & Harley, C.D.G. (2016) Ocean acidification can mediate biodiversity shifts by changing biogenic habitat. *Nature Climate Change*, **advance online publication**.
- Swanson, A.K. & Fox, C.H. (2007) Altered kelp (Laminariales) phlorotannins and growth under elevated carbon dioxide and ultraviolet-B treatments can influence associated intertidal food webs. *Global Change Biology*, **13**, 1696-1709.

T

- Tagliarolo, M. (2012) Metabolic adaptation of intertidal organisms: Implication on local biodiversity in a climate change contest. Thèse de doctorat, Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Tagliarolo, M., Clavier, J., Chauvaud, L. & Grall, J. (2013) Carbon emission associated with respiration and calcification of nine gastropod species from the intertidal rocky shore of Western Europe. *Marine Biology*, **160**, 2891-2901.
- Tait, L.W. & Schiel, D.R. (2011) Dynamics of productivity in naturally structured macroalgal assemblages: Importance of canopy structure on light-use efficiency. *Marine Ecology Progress Series*, **421**, 97-107.
- Tait, L.W. (2014) Impacts of natural and manipulated variations in temperature, pH and light on photosynthetic parameters of coralline-kelp assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **454**, 1-8.
- Talmage, S.C. & Gobler, C.J. (2010) Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 17246-17251.
- Taucher, J., Haunost, M., Boxhammer, T., Bach, L.T., Algueró-Muñiz, M. & Riebesell, U. (2017) Influence of ocean acidification on plankton community structure during a winter-to-summer succession: An imaging approach indicates that copepods can benefit from elevated CO₂ via indirect food web effects. *Plos One*, **12**, e0169737.
- Teagle, H., Hawkins, S.J., Moore, P.J. & Smale, D.A. (2017) The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **492**, 81-98.
- Thomas, C.W., Crear, B.J. & Hart, P.R. (2000) The effect of temperature on survival, growth, feeding and metabolic activity of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture*, **185**, 73-84.
- Thomas, E.A. & Tregunna, E.B. (1968) Bicarbonate ion assimilation in photosynthesis by *Sargassum muticum*. *Canadian Journal of Botany*, **46**, 411-415.
- Thompson, R.C., Crowe, T.P. & Hawkins, S.J. (2002) Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation*, **29**, 168-191.

- Thomsen, J., Casties, I., Pansch, C., Kortzinger, A. & Melzner, F. (2013) Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: laboratory and field experiments. *Global Change Biology*, **19**, 1017-1027.
- Thomsen, J., Stapp, L.S., Haynert, K., Schade, H., Danelli, M., Lannig, G., Wegner, K.M. & Melzner, F. (2017) Naturally acidified habitat selects for ocean acidification-tolerant mussels. *Science Advances*, **3**, e1602411.
- Thorner, J., Kumar, L. & Smith, S.D.A. (2014) Impacts of climate-change-driven sea level rise on intertidal rocky reef habitats will be variable and site specific. *Plos One*, **9**, e86130.
- Thouzeau, G., Chauvaud, L., Grall, J. & Guérin, L. (2000) Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, **323**, 815-825.
- Tomanek, L. & Helmuth, B. (2002) Physiological ecology of rocky intertidal organisms: A synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 771-775.
- Truchot, J.P. & Duhamel-Jouve, A. (1980) Oxygen and carbon-dioxyde in the marine intertidal environment - Diurnal and tidal changes in rockpools. *Respiration Physiology*, **39**, 241-254.
- Truchot, J.P. (1990) Respiratory and ionic regulation in invertebrates exposed to both water and air. *Annual Review of Physiology*, **52**, 61-74.
- Trussell, G.C., Ewanchuk, P.J. & Bertness, M.D. (2003) Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: Predator risk cues alter prey feeding rates. *Ecology*, **84**, 629-640.

U

- Underwood, A.J. (1980) The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of inter-tidal macroalgae. *Oecologia*, **46**, 201-213.
- Underwood, A.J. & Jernakoff, P. (1984) The effects of tidal height, wave-exposure, seasonality and rock-pools on grazing and the distribution of intertidal macroalgae in New-South-Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **75**, 71-96.
- Uthicke, S., Liddy, M., Nguyen, H.D. & Byrne, M. (2014) Interactive effects of near-future temperature increase and ocean acidification on physiology and gonad development in adult Pacific sea urchin, *Echinometra* sp. A. *Coral Reefs*, **33**, 831-845.

V

- Valencia-Gómez, E., Maestre, F.T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L., Tamme, R., Börger, L., García-Gómez, M. & Gross, N. (2015) Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *The New phytologist*, **206**, 660-671.
- Van Alstyne, K.L., Pelletreau, K.N. & Kirby, A. (2009) Nutritional preferences override chemical defenses in determining food choice by a generalist herbivore, *Littorina sitkana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **379**, 85-91.
- Vasquez-Elizondo, R.M. & Enriquez, S. (2016) Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature than reduced pH. *Scientific Reports*, **6**, 19030.
- Viejo, R.M. (1997) The effects of colonization by *Sargassum muticum* on tidepool macroalgal assemblages. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**, 325-340.
- Villas Bôas, A.B. & Figueiredo, M.A.d.O. (2004) Are anti-fouling effects in coralline algae species specific? *Brazilian Journal of Oceanography*, **52**, 11-18.

W

- Wai, T.-C. & Williams, G.A. (2005) The relative importance of herbivore-induced effects on productivity of crustose coralline algae: Sea urchin grazing and nitrogen excretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **324**, 141-156.
- Walker, B.H. (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**, 18-23.
- Ward, E.J., Semmens, B.X. & Schindler, D.E. (2010) Including source uncertainty and prior information in the analysis of stable isotope mixing models. *Environmental Science & Technology*, **44**, 4645-4650.
- Wegeberg, S. & Poeschel, C.M. (2002) Epithallial and initial cell fine structure in species of *Lithothamnion* and *Phymatolithon* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia*, **41**, 228-244.
- Weinberger, F., Rohde, S., Oschmann, Y., Shahnaz, L., Dobretsov, S. & Wahl, M. (2011) Effects of limitation stress and of disruptive stress on induced antigrazing defense in the bladder wrack *Fucus vesiculosus*. *Marine Ecology Progress Series*, **427**, 83-94.
- Whiteley, N.M. (2011) Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification. *Marine Ecology Progress Series*, **430**, 257-271.

- Widdicombe, S. & Spicer, J.I. (2008) Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **366**, 187-197.
- Widdows, J. & Brinsley, M. (2002) Impact of biotic and abiotic processes on sediment dynamics and the consequences to the structure and functioning of the intertidal zone. *Journal of Sea Research*, **48**, 143-156.
- Williamson, C.J., Brodie, J., Goss, B., Yallop, M., Lee, S. & Perkins, R. (2014) *Corallina* and *Ellisolandia* (Corallinales, Rhodophyta) photophysiology over daylight tidal emersion: interactions with irradiance, temperature and carbonate chemistry. *Marine Biology*, **161**, 2051-2068.
- Williamson, C.J., Perkins, R., Voller, M., Yallop, M.L. & Brodie, J. (2017) The regulation of coralline algal physiology, an *in situ* study of *Corallina officinalis* (Corallinales, Rhodophyta). *Biogeosciences*, **14**, 4485-4498.
- Willows, R.I. (1992) Optimal digestive investment: a model for filter feeders experiencing variable diets. *Limnology and Oceanography*, **37**, 829-847.
- Wittmann, A.C. & Portner, H.O. (2013) Sensitivities of extant animal taxa to ocean acidification. *Nature Climate Change*, **3**, 995-1001.
- Wood, H.L., Spicer, J.I. & Widdicombe, S. (2008) Ocean acidification may increase calcification rates, but at a cost. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 1767-1773.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J. & Watson, R. (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, **314**, 787-790.

Y

- Yang, Y., Hansson, L. & Gattuso, J.P. (2016) Data compilation on the biological response to ocean acidification: an update. *Earth System Science Data*, **8**, 79-87.

Z

- Zander, C.D., Nieder, J. & Martin, K. (1999) Vertical distribution patterns. *Intertidal Fishes*, pp. 26-53. Academic Press, San Diego.

- Zarnetske, P.L., Skelly, D.K. & Urban, M.C. (2012) Biotic multipliers of climate change. *Science*, **336**, 1516-1518.
- Zou, D., Gao, K., Xia, J., Xu, Z., Zhang, X. & Liu, S. (2007) Responses of dark respiration in the light to desiccation and temperature in the intertidal macroalga, *Ulva lactuca* (Chlorophyta) during emersion. *Phycologia*, **46**, 363-370.
- Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C. & Brown, J.H. (2012) A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1840-1846.

Table des illustrations

Figure 1. Représentation schématique des perturbations dans le cycle du carbone causées par les activités anthropiques entre les années 2005 et 2014. Schéma modifié d'après Le Quéré <i>et al.</i> , 2015.	2
Figure 2. Schéma illustrant les pompes biologique et des carbonates ainsi que la pompe de solubilité du carbone dans l'océan. Modifié d'après Bopp <i>et al.</i> (2002).....	3
Figure 3. Schéma de la chimie des carbonates dans l'eau de mer.	5
Figure 4. Evolution de la température de surface moyenne des océans (°C) depuis les années 1870 (ligne noire) et modèles de prédiction pour 2100 basés sur les différents scénarios RCP émis par le GIEC. L'évolution de la température est présentée par rapport à la période 1990-1999. L'ombrage indique l'écart type inter-modèle. Modifié d'après Bopp <i>et al.</i> (2013).	7
Figure 5. Cartes présentant les changements de la température océaniques de surface (°C) attendus au cours du XXI ^{ème} siècle d'après les scénarios favorable (RCP 2.6) et pessimiste (RCP 8.5) émis par le GIEC par rapport aux valeurs de 1990-1999. Modifié d'après Gattuso <i>et al.</i> (2015).	8
Figure 6. Schéma du processus d'acidification des océans.....	9
Figure 7. Evolution du pH de surface moyen des océans depuis les années 1870 (ligne noire) et modèles de prédiction pour 2100 basés sur les différents scénarios RCP émis par le GIEC. L'évolution du pH est présentée par rapport à la période 1990-1999. Modifié d'après Bopp <i>et al.</i> (2013).	10
Figure 8. Cartes présentant les changements de pH des océans de surface (pH sur l'échelle totale) attendus au cours du XXI ^{ème} siècle d'après les scénarios favorable (RCP 2.6) et pessimiste (RCP 8.5) émis par le GIEC par rapport aux valeurs de 1990-1999. Modifié d'après Gattuso <i>et al.</i> (2015).	10
Figure 9. Résumé de l'impact de l'acidification des océans sur les principaux taxons. Modifié d'après Kroeker <i>et al.</i> (2013) et Hennige <i>et al.</i> (2014).....	12
Figure 10. Distribution des bancs de maërl à l'échelle mondiale. Issu de (Burdett, 2013).	25
Figure 11. Photographies de différents bancs de maërl de l'Atlantique Nord. (a) <i>Lithophyllum incrustans</i> (rose pâle) et <i>Phymatolithon calcareum</i> (rose/rouge), Irlande. (b) <i>Lithothamnion glaciale</i> , provenant d'un trait de drague, Irlande. (c) <i>Mesophyllum sphaericum</i> , Espagne. (d) Mélange de <i>L. glaciale</i> et <i>L. tophiforme</i> , Canada. Photographies issues de (Riosmena-Rodriguez <i>et al.</i> , 2016).	26
Figure 12. Variations saisonnières de température et de pH (échelle totale) mesurées tous les mois entre janvier 2015 et février 2016 sur trois bancs de maërl de la rade de Brest. S1 :	

bassin Nord ; S2 : banc du Roz ; S3 : bassin Sud de la rade de Brest. Les données sont issues de Qui Minet *et al.*, en préparation.29

Figure 13. Photographies présentant les espèces initialement présentes dans les aquariums : (A) des brins vivants et (B) mort de *Lithothamnion corallioides*, (C) l'oursin *Psammechinus miliaris* et les gastéropodes (D) *Gibbula magus* et (E) *Jujubinus exasperatus*. Au cours des trois mois d'expérimentation, des algues non calcaires épiphytes du maërl se sont développées dans les aquariums, notamment les espèces *Solieria chordalis* et *Rhodymenia ardissoni*.32

Figure 14. Photographie (A) et schéma (B) du dispositif expérimental. Deux pCO₂ ont été testées (A-pCO₂, condition actuelle et H-pCO₂, pCO₂ élevée) et croisées avec deux conditions de températures (T, condition actuelle et T + 3°C, température élevée). 5 aquariums ont été utilisés par condition de pCO₂/température. La température au sein des aquariums a été maintenue constante à l'aide de bains-marie.32

Figure 15. (A) Chambre respirométrique contenant l'ensemble des espèces et des individus présents dans chaque assemblage reconstitué en aquarium. (B) Système comprenant la fibre optique, permettant de mesurer la concentration en oxygène dans les chambres respirométriques tout en les gardant fermées. (C) Pour cela, la fibre optique est placée sur des spots disposés à l'intérieur des chambres. Le signal lumineux émis par la fibre est réfléchi par le spot dans une longueur d'onde qui dépend de la concentration en oxygène dans la chambre. L'angle de phase ainsi obtenu renseigne sur la différence de signal émis et réfléchi, permettant de déterminer la concentration en oxygène.33

Article n°1

Figure A1-1. Respiration, net calcification and excretion rates (mean ± SE, n = 5) of the grazers *P. miliaris* (a to c), *G. magus* (d to f) and respiration of *J. exasperatus* (g) in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions. The species were maintained in assemblages for three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a and b) and summer (letters x and y). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs48

Figure A1-2. Net and gross primary production, respiration, light and dark calcification rates (mean ± SE, n = 5) of living (a to e) and dead thalli (f to j) of *L. corallioides* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Letters indicate significant differences between the four treatments in winter (a, b, c) and summer (x, y, z) conditions (Tukey HSD test). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs.....51

- Figure A1-3.** Summer net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE, n = 5) of the two main epiphytic fleshy algae *Rhodymenia ardissoni* (a to c) and *Solieria chordalis* (d to f), in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. Letters indicate significant differences between the four treatments in summer (x, y) conditions (Tukey HSD test). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected54
- Figure A1-4.** Biomass of epiphytic fleshy algae (mean \pm SE, n = 5) obtained in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after the three-month experiments in winter (dark gray) and summer (light gray) experiments. Letters indicate significant differences between the four treatments (x, y in the summer; Tukey HSD test). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs55
- Figure A1-5.** Net and gross primary production (a and b, respectively), respiration (c) and light and dark calcification rates (d and e, respectively) rates (mean \pm SE, n = 5) of assemblages in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. The assemblages were maintained during three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Letters indicate significant differences between the four treatments in winter (a, b, c) and summer (x, y, z) conditions (Tukey HSD test). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs57

Article n°2

- Figure 16.** Photographie d'un aquarium présentant les brins de *L. corallioides* maintenus en présence (premier plan) et en absence de brouteurs (second plan). Une grille de séparation permettait d'éviter l'influence directe du broutage sur les brins de maërl maintenus sans brouteur.....67
- Figure 17.** Taux de production primaire nette et brute, respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes \pm erreur type ; n = 5) des thalles vivants de *Lithothamnion corallioides* maintenus en présence (gris foncé) et en absence de brouteurs (blanc) dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂ = pCO₂ ambiante ; H-pCO₂ = pCO₂ élevée) et de température (T = température ambiante ; T+3°C = température élevée). Les assemblages ont été maintenus pendant trois mois en conditions hivernale (a à e) et estivale (f à j).69
- Figure 18.** Photographie au microscope électronique à balayage (MEB, 3760x) illustrant la calcification des parois cellulaires chez l'espèce de maërl *L. corallioides*.73

Article n°3

- Figure A3-1.** $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources (white triangle, mean \pm SE) and consumers maintained three months in the winter conditions at different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions.....85
- Figure A3-2.** $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ of potential food sources (white triangle, mean \pm SE) and consumers maintained three months in the summer conditions at different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions.....86
- Figure A3-3.** Mean values (\pm SE) of C:N ratios of fleshy algal sources in the different pCO₂ and temperature conditions in the winter (a) and the summer (b).....88
- Figure A3-4.** Contribution of seaweed sources in the winter based on isotopic mixing model output for *G. magus* (n = 10), *J. exasperatus* (n = 10) and *P. miliaris* (n = 10), in the different conditions of pCO₂/temperature. The boxplots represent probability densities for credibility intervals of 95% (lighter boxes), 75%, and 50% (darker boxes)90
- Figure A3-5.** Contribution of seaweed sources in the summer based on isotopic mixing model output for *G. magus* (n = 10), *J. exasperatus* (n = 10) and *P. miliaris* (n = 10), in the different conditions of pCO₂/temperature. The boxplots represent probability densities for credibility intervals of 95% (lighter boxes), 75%, and 50% (darker boxes)91
- Figure 19.** Schéma des dispositifs expérimentaux utilisés pour (A) l'enrichissement des thalles de *Solieria chordalis* en ¹³C et en ¹⁵N et (B) le maintien des oursins *Psammechinus miliaris* pendant un mois en condition de température estivale moyenne en rade de Brest (17°C) en condition de température élevée (20°C).97

Article n°4

- Figure A4-1.** Variations of $\delta^{13}\text{C}$ (a) and $\delta^{15}\text{N}$ (b; mean \pm SE) in *P. miliaris* maintained 6, 15 and 30 days at 17°C (black dots) and 20°C (white dots) and supplied with labeled (full lines) and non-labeled (dotted lines) *S. chordalis* (n = 4)106
- Figure A4-2.** Variations of ¹³C (a) and ¹⁵N (b) uptake (*I*¹³C and *I*¹⁵N, respectively; mean \pm SE) in *P. miliaris* maintained 6, 15 and 30 days at 17°C (black dots) and 20°C (white dots) and supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)107
- Figure 20.** Réponse attendue des macroalgues face à l'acidification des océans en fonction des mécanismes de concentration du carbone (CCM) employés. Les CCM influent sur la physiologie des macroalgues en réponse à l'augmentation du CO₂ dans l'eau de mer. CID :

carbone inorganique dissous ; ↓ = diminution ; ↑ = augmentation. Modifié d'après Cornwall <i>et al.</i> (2017b).....	112
Figure 21. Modèle conceptuel présentant l'effet du changement climatique sur les relations entre proies et prédateurs. Les flèches à l'intérieur des compartiments symbolisent les changements potentiellement induits entre les mécanismes de défense/ prédation, la croissance et la reproduction. Modifié d'après Kroeker <i>et al.</i> , 2014.....	116
Figure 22. Schéma représentant les différents gradients de stress physique, chimique et biologique auxquels sont soumis les organismes intertidaux entre le haut et le bas de l'estran.	124
Figure 23. Estran rocheux sur le site du Blocon à Roscoff, où a été réalisé le suivi des paramètres physiques et chimiques présenté dans l'article n°5.....	126
Figure 24. (A) Photographie d'une des cuvettes intertidales étudiées lors des suivis journalier et saisonnier et (B) exemple de communauté observée au sein des cuvettes, comprenant notamment des algues brunes (<i>Fucus serratus</i> , <i>Fs</i> , et <i>Bifurcaria bifurcata</i> , <i>Bb</i>), des algues vertes (<i>Ulva intestinalis</i> , <i>Ui</i>), des algues corallinacées (<i>Lithophyllum incrustans</i> , <i>Li</i>) et des herbivores (<i>Patella ulyssiponensis</i> , <i>Pu</i>).....	126

Article n°5

Figure A5-1. Seasonal variations in physico-chemical parameters within 5 rock pools monitored every two weeks during spring tides from January 2015 to March 2016. Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated using the CO2SYS software. The near shore seawater parameters (dot line) were obtained from the SOMLIT station located in the Estacade site in Roscoff (Brittany, France)	135
Figure A5-2. Seasonal variations in nutrient concentrations within 5 rock pools monitored once a month during spring tides from January 2015 to March 2016. The near shore seawater parameters (dot line) were obtained from the SOMLIT station located in the Estacade site in Roscoff (Brittany, France)	136
Figure A5-3. Representation of (a) the correlation circle between physico-chemical variables measured within each rock pool (black arrows), the physical characteristics of rock pools (gray arrows; SH: shore height) and the two principal components and (b) contribution of the space-time measurements to the two principal components.....	137
Figure A5-4. Summer diurnal variations in physico-chemical parameters within 3 rock pools monitored every hours during emersion in September 2015. The near shore seawater parameters were measured at the beginning and at the end of the emersion. Ω_{Ar} and Ω_{Ca} were calculated using the CO2SYS software. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide	140
Figure A5-5. Winter diurnal variations in physico-chemical parameters within 3 rock pools monitored every hours during emersion in March 2016. The near shore seawater parameters were measured at the beginning and at the end of the emersion. Ω_{Ar} and Ω_{Ca}	

were calculated using the CO2SYS software. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide 141

Figure A5-6. Seasonal variations in light intensity measured at noon in air at the Station Biologique de Roscoff from January 2016 to April 2016 (dot line). Black dots represent the mean irradiance measured in air during day-time emersion for each seasonal measurement..... 145

Figure A5-7. Winter and summer diurnal variations in light measured in air in the Bloscon site in March 2016 and September 2015 respectively. The gray section represents the period during which all the rock pools were covered by the tide. Irradiance during immersion was estimated using extinction coefficient of light in seawater 145

Figure 25. Photographies présentant (A) une chambre d'incubation contenant les différentes espèces composant les assemblages et (B) un agrandissement montrant une bille en verre sur laquelle était fixé un thalle de l'algue rouge *Chondrus crispus*. 153

Figure 26. Photographies présentant (A) le système expérimental comportant les deux bains-marie (premier et second plans) et (B) les aquariums contenant les assemblages composés par des algues calcaires et non calcaires ainsi que des herbivores. 153

Article n°6

Figure A6-1. Diurnal variations of pH_T and temperature simulating winter (a and b) and summer (c and d) emersion (Em) / immersion (Im) cycles for each pCO_2 (A- pCO_2 = Ambient pCO_2 ; H- pCO_2 = High- pCO_2) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatment. Gray sections represent the night. For each treatment, expected conditions of pH_T and temperature for the different emersion/immersion phases are shown at the top of each graph. The pH_T was only regulated during immersion phases 162

Figure A6-2. Respiration rates (mean \pm SE, n = 5) of the grazers (a) *Patella ulyssiponensis* and (b) *Gibbula pennanti* in the different pCO_2 (A- pCO_2 = Ambient pCO_2 ; H- pCO_2 = High- pCO_2) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) conditions. The species were maintained in assemblages for three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO_2 was detected using 2-way ANOVAs. ns = not significant..... 169

Figure A6-3. Net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE, n = 5) of *Ellisolandia elongata* (a to c) and *Lithophyllum incrustans* (d to f) in the different pCO_2 (A- pCO_2 = Ambient pCO_2 ; H- pCO_2 = High- pCO_2) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a, b and c) and summer (letters x and y) conditions. ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO_2 was detected using 2-way ANOVAs 170

Figure A6-4. Percentage of bleaching (mean \pm SE, n = 5) in *Lithophyllum incrustans* in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments, after the three-month experiments in winter (dark gray) and summer (light gray) experiments. Pictures represent a healthy thallus (below) and a bleached thallus. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs. ns = not significant 171

Figure A6-5. Net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE n = 5) of the fleshy algae *Chondrus crispus* (a,b,c, respectively), *Ulva* sp. (d,e,f) and *Bifurcaria bifurcata* (g,h,i) in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. Species were maintained during three months in winter (dark gray) and summer (light gray) conditions. Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in the winter (letters a, b and c) and summer (letters x and y). ns = not significant. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs 175

Figure A6-6. Measured (full color) and expected (hatched) net and gross primary production and respiration rates (mean \pm SE, n = 5) of assemblages in the different pCO₂ (A-pCO₂ = Ambient pCO₂; H-pCO₂ = High-pCO₂) and temperature (T = Ambient temperature; T+3°C = High temperature) treatments. The assemblages were maintained during three months in winter (dark gray) and summer conditions (light gray). Asterisks represent significant differences between mean measured and expected metabolic rates of assemblages tested for each treatment (t-test): * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001 and NS = non-significant differences. Different letters show significant differences (Tukey HSD test) between the four treatments in for measured (a and b) and (x and y) expected fluxes and ns, non-significant differences. Tukey tests were performed when a significant effect of temperature or pCO₂ was detected using 2-way ANOVAs..... 178

Figure 27. Chambres respirométriques contenant les algues corallinacées (A) *E. elongata* et (B) *L. incrustans*, incubées à l'échelle spécifique. 185

Figure 28. Photographie présentant l'incubation des thalles de l'algue corallinacée *E. elongata* à l'obscurité. L'eau de mer dans la caisse plastique provient des aquariums et circule en circuit ouvert afin de maintenir la température constante lors des incubations..... 186

Figure 29. Taux de production primaire nette et brute, taux de respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes \pm erreur type ; n = 5) des thalles de *Ellisolandia elongata* incubés dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂, pCO₂ ambiante ; H-pCO₂, pCO₂ élevée) et de température (T, température ambiante ; T+3°C, température élevée) en

période d'immersion (a-e) et d'émersion (f-j). Les thalles ont été maintenus en assemblages pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).189

Figure 30. Taux de production primaire nette et brute, taux de respiration et taux de calcification à la lumière et à l'obscurité (moyennes \pm erreur type ; n = 5) des thalles de *Lithophyllum incrustans* incubés dans différentes conditions de pCO₂ (A-pCO₂, pCO₂ ambiante ; H-pCO₂, pCO₂ élevée) et de température (T, température ambiante ; T+3°C, température élevée) en période d'immersion (a-e) et d'émersion (f-j). Les thalles ont été maintenus en assemblages pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).192

Figure 31. Evaluation économique générale des différents biens et services d'un écosystème en lien avec les perturbations anthropiques. Schéma modifié d'après Barbier *et al.* (2011).214

in the summer (n = 5). Statistical analyses were performed using a two-way crossed Scheirer-Ray-Hare test. Significant p-values are presented in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 1.....55

Table A1-8. Results the analysis of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production, respiration and light and dark calcification rates, measured on assemblages (n = 5). Significant p-values are presented in bold ($\alpha = 0.05$). Degrees of freedom = 158

Article n°2

Tableau 2. Résultats des analyses de variance présentant les effets du broutage, de la température (T) et de la pCO₂ sur les productions primaires nette et brute, la respiration, la calcification à la lumière et à l’obscurité de *L. corallioides* en conditions hivernale et estivale. Les analyses statistiques ont été réalisées à travers des ANOVAs à trois facteurs.....70

Article n°3

Table A3-1. Analysis of variance (ANOVA) results for the effect of temperature and pCO₂ on sources and grazers $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ at the end of the three-month long experiments. Degree of freedom = 1. \nearrow = ¹³C or ¹⁵N increase; \searrow = ¹³C or ¹⁵N decrease. “NA” stands for non-applicable due to lack of sufficient replicates for statistical analyses87

Article n°4

Table A4-1. Results of Scheirer-Ray-Hare tests to assess the effect of temperature (17°C and 20°C) and time (day 6, 15 and 30) and their combined effect on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in *P. miliaris*, supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)106

Table A4-2. Results of Scheirer-Ray-Hare tests on the effect of temperature (17°C and 20°C) and time (day 6, 15 and 30) and their combined effect on ¹³C and ¹⁵N uptake (*I*¹³C and *I*¹⁵N, respectively) in *P. miliaris*, supplied with labeled *S. chordalis* (n = 4)107

Article n°5

Table A5-1. Physical characterization of the five rock pools monitored for seasonal variations at the Bloscon site in Roscoff (Brittany, France). Mean emersion duration was calculated from the water height obtained from the “Service Hydrographique et Océanique de la Marine (SHOM)”. Surface area is the surface of water measured at low tide from pictures. Min and max emersion duration were determined over January 2015 to March 2016.....130

Table A5-3. Results of PERMANOVA's post-hoc pairwise tests performed on the physico-chemical parameters obtained from the seasonal monitoring of the five rock pools (n = 29) ...136

Table A5-3. Winter and summer biomasses (in grams of ash-free dry weight) of the dominant coralline and fleshy algae present in the five rock pools monitored for seasonal variations at the Bloscon site in Roscoff (Brittany, France)142

Article n°6

Table A6-1. Physical and chemical parameters (mean ± SE) of seawater measured during the immersion phase in each experimental condition (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂; T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) in the winter and the summer. pH_T and temperature were monitored every two days in each aquarium. Total alkalinity values (A_T) are means (± SE) of 30 samples measured in each aquarium. The CO₂ partial pressure (pCO₂), dissolved inorganic carbon (DIC), and saturation states of seawater with respect to aragonite (Ω_{Ar}) and calcite (Ω_{Ca}) were calculated from pH_T, temperature, salinity, and mean A_T using CO2SYS163

Table A6-2. Results of mean comparison tests between seasons for the metabolism and chlorophyll *a* content (for seaweeds) of the different species and the assemblages (n = 20). W: winter; S: summer. Statistical analyses were performed using Wilcoxon rank sum tests.....168

Table A6-3. Results of the analysis of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on the respiration rates of *Patella ulyssiponensis* and *Gibbula pennanti* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA. Significant p-values are shown in bold (α = 0.05). ↗: increase in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1169

Table A6-4. Results of the analyses of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production and respiration rates and chlorophyll *a* content measured on *Ellisolandia elongata* and *Lithophyllum incrustans* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are shown in bold (α = 0.05). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1172

Table A6-5. Chlorophyll *a* content (mean ± SE, n = 5) of calcareous and fleshy algae in the different pCO₂ (A-pCO₂ = ambient pCO₂; H-pCO₂ = high pCO₂) and temperature (T = ambient temperature; T+3°C = high temperature) treatments, after being maintained three months in winter and summer conditions.....173

Table A6-6. Results of the analyses of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production, respiration and chlorophyll *a* content, measured on the fleshy algae *Chondrus crispus*, *Ulva* sp. and *Bifurcaria bifurcata* (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are shown in bold (α

= 0.05). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1176

Table A6-7. Results of the *analyses* of variance testing the effects of temperature (T) and pCO₂ on net and gross primary production and respiration rates, measured and expected metabolic rates for assemblages in the winter and the summer (n = 5). Statistical analyses were performed using 2-way crossed ANOVA and Scheirer-Ray-Hare test (in italic) when test assumptions were not respected. Significant p-values are presented in bold (α = 0.05). ↗ and ↘: increase and decrease, respectively, in metabolic rates with increased temperature or pCO₂; Degree of freedom = 1179

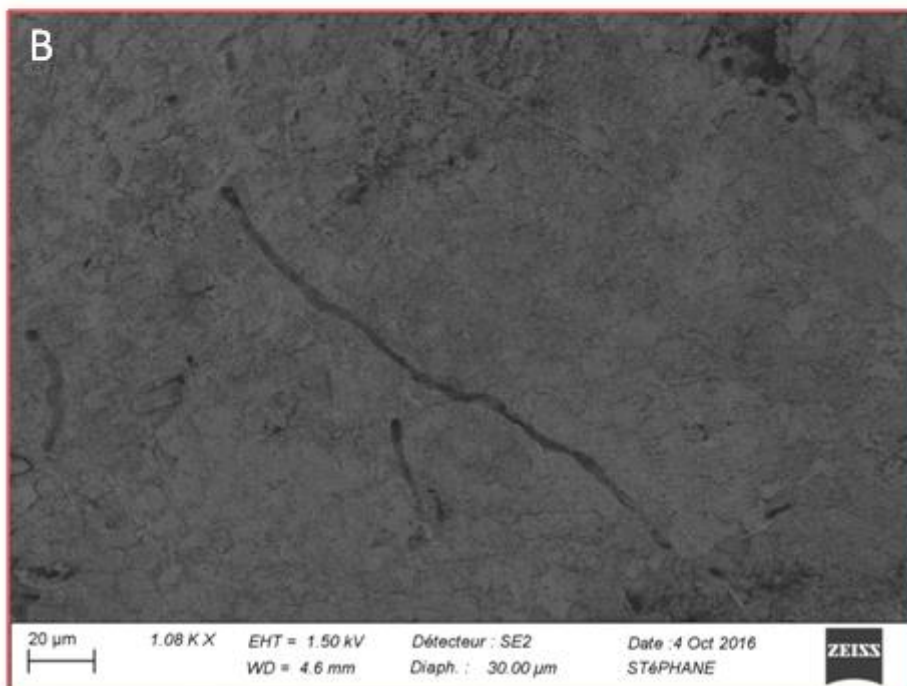
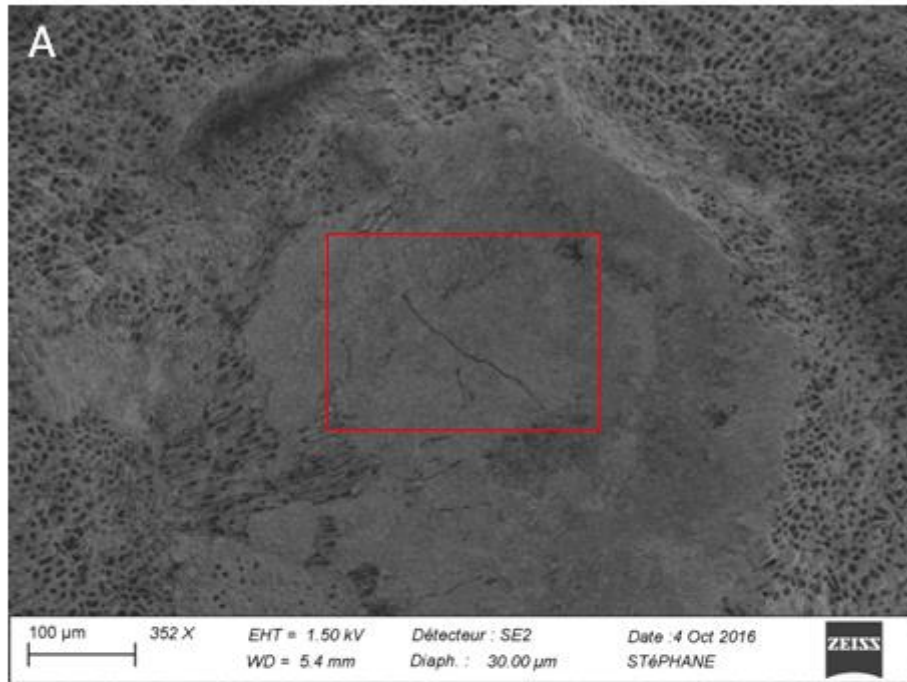
Tableau 2. Résultats des tests de comparaison de moyenne (test *t*) réalisés entre les phases d’immersion (I) et d’émersion (E) pour les taux de production primaire nette et brute, de respiration et de calcification à la lumière et à l’obscurité de *E. elongata* et *L. incrustans* en conditions hivernale et estivale.....188

Tableau 3. Résultats des analyses de variance présentant les effets de la température (T) et de la pCO₂ sur les taux de production primaire nette et brute, de respiration et de calcification à la lumière et à l’obscurité de *E. elongata* en conditions hivernale et estivale d’immersion et d’émersion. Les analyses statistiques ont été réalisées à travers des ANOVAs à deux facteurs.....190

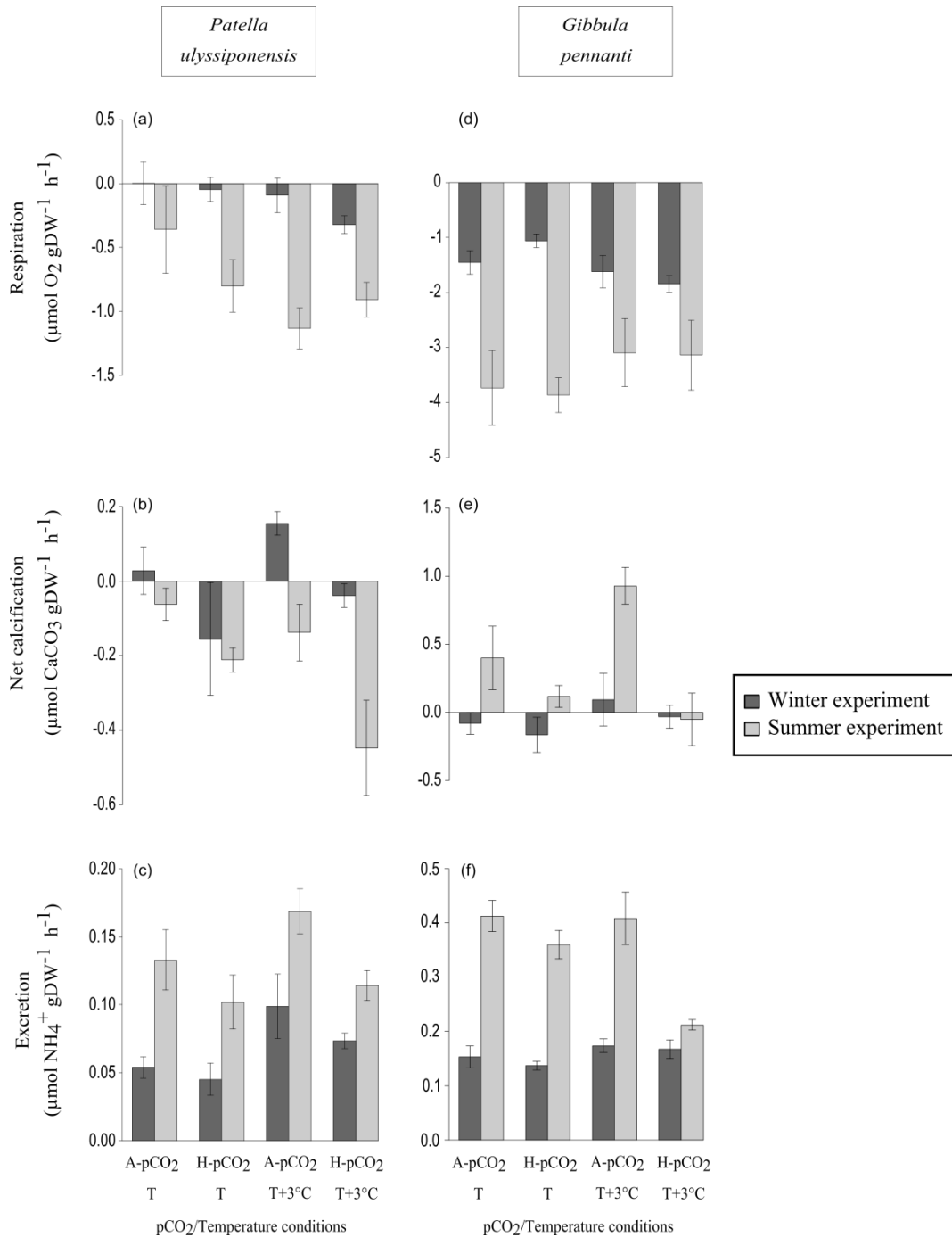
ANNEXES

Annexes

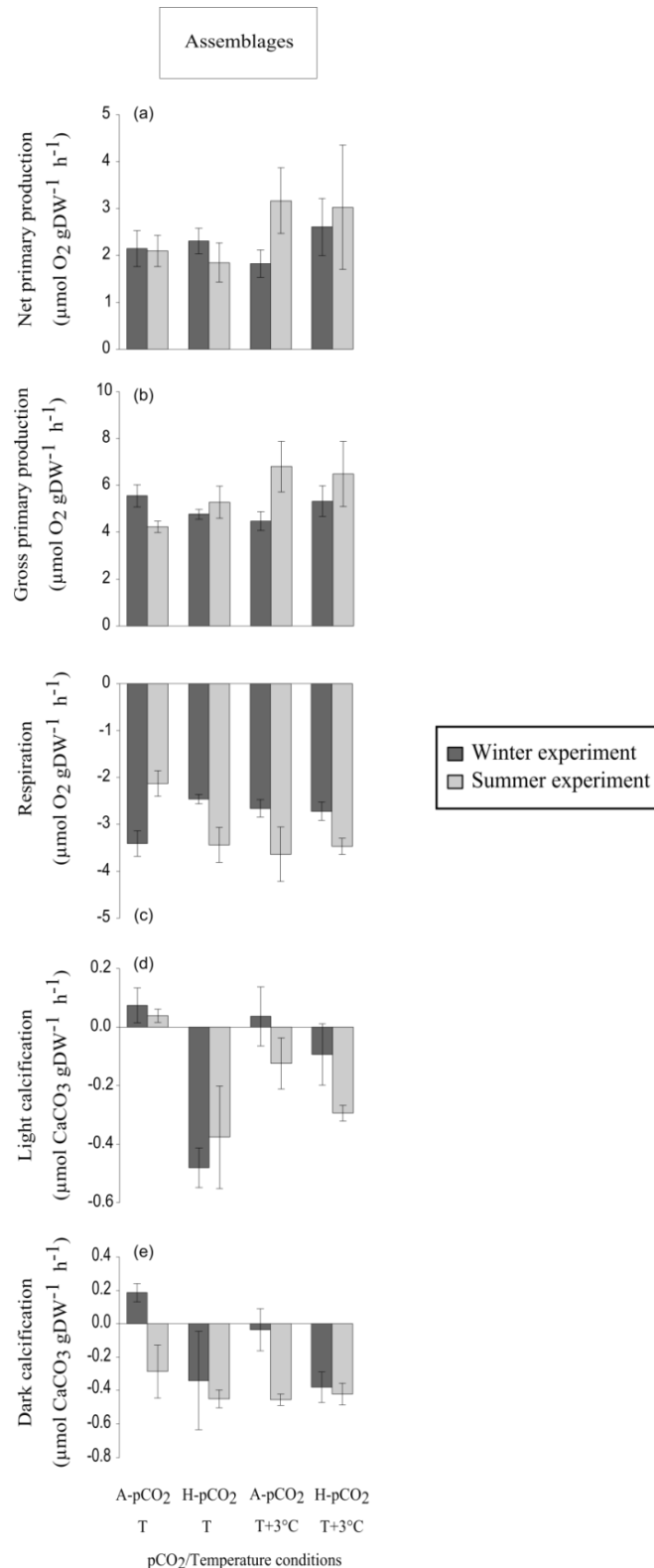
Annexe 1. Photographie au microscope électronique à balayage illustrant la présence potentielle de microorganismes endolithes au sein de thalles morts de l'espèce de maërl *L. corallioides*.



Annexe 2. Taux de respiration, de calcification nette et d'excretion (moyenne \pm erreur-type) des gastéropodes *Patella ulyssiponensis* (a, b et c, respectivement) et *Gibbula pennanti* (d, e et f, respectivement) dans les différents traitements de pCO₂ (A-pCO₂ = pCO₂ ambiante ; H-pCO₂ = pCO₂ élevée) et de température (T = température ambiante; T+3°C = température élevée). Les espèces ont été maintenues en assemblages pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).



Annexe 3. Taux de productions primaires nette et brute (a et b, respectivement), de respiration (c) et de calcification à la lumière et à l'obscurité (d et e, respectivement ; moyenne \pm erreur-type, n = 5) mesurés pour les assemblages dans les différents traitements de pCO₂ (A-pCO₂ = pCO₂ ambiante ; H-pCO₂ = pCO₂ élevée) et de température (T = température ambiante; T+3°C = température élevée). Les assemblages ont été maintenues pendant trois mois en conditions hivernale (gris foncé) et estivale (gris clair).



Annexe 4. Liste des publications et des communications scientifiques**Publications**

Legrand E., Riera P., Bohner O., Coudret J., Schlicklin F., Derrien M., Martin S. Impact of ocean acidification and warming on the productivity of a rock pool community (**En préparation**).

Legrand E., Martin S., Leroux C., Riera P. Ocean acidification and warming induce shifts in trophic interactions in a maerl bed community (**En préparation**).

Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. Impact of grazing on the response of coralline algae to ocean acidification and warming (**En préparation**).

Legrand E., Riera P., Pouliquen L., Bohner O., Cariou T., Martin S. Ecological characterization of intertidal rock pools: seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters (**Soumis dans *Regional Studies in Marine Science***).

Legrand E., Martin S., Leroux C., Riera P. Effect of temperature on an alga-grazer trophic interaction: a dual stable isotope (^{13}C , ^{15}N) labeling experiment (**Soumis dans *Marine Ecology***).

Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. Species interactions can shift the response of a maerl bed community to ocean acidification and warming (**En révision dans *Biogeosciences***).

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

Riera, P., Noel, L., Leroux, C., Legrand, E. & Martin, S. (2016) Effect of elevated pCO_2 on biofilm - herbivore trophic interactions: preliminary investigation through a stable isotope experiment. *Vie Et Milieu-Life and Environment*, 66, 245-249.

Noisette, F., Comtet, T., Legrand, E., Bordeyne, F., Davoult, D. & Martin, S. (2014) Does encapsulation protect embryos from the effects of ocean acidification? The example of *Crepidula fornicata*. *Plos One*, 9, e93021.

Communications

- Legrand E., Riera P., Bohner O., Coudret J., Schlicklin F., Derrien M., Martin S. (Oct. 2017) Impact de l'acidification et du réchauffement des océans sur deux algues corallinacées issues de cuvettes intertidales. Colloque annuel de la Société Phycologique de France, Roscoff, France. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. (Mar. 2017) Impact of ocean acidification and warming on the structure and the functioning of a maerl bed community, Université Libre de Bruxelles, Belgique. **Séminaire**
- Legrand E., Riera P., Martin S. (Déc. 2016) Impact of ocean acidification and warming on food webs, 8^{ème} Journée des Jeunes Chercheurs, Roscoff, France. **Présentation MT180s.**
- Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. (Nov. 2016) Impact of ocean acidification and warming on grazer-algae interactions: an experimental approach, IDEALG General Assembly, Lorient, France. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. (Fév. 2016) Impact of ocean acidification and warming on the diversity and the functioning of a maerl bed community, Mares Conference, Olhão, Portugal. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Lutier M., Coudret J., Grall J., Martin S. (Nov. 2015) Impact of ocean acidification and warming on the diversity and the functioning of a maerl bed community, IDEALG General Assembly, Roscoff, France. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Marsac R., Grall J., Martin S. (Sept. 2015) Impact of ocean acidification and warming on the diversity and the functioning of a North Eastern Atlantic maerl bed community, Journées phycologiques de France, Vannes, France. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Marsac R., Grall J., Martin S. (Juil. 2015) Impact of ocean acidification and warming on the diversity and the functioning of a North Eastern Atlantic maerl bed community, V international Rhodolith Workshop, San José, Costa Rica. **Communication**
- Legrand E., Riera P., Martin S. (Déc. 2014) Impact of ocean acidification and warming on diversity and functioning of macroalgal communities, 6^{ème} Journée des Jeunes Chercheurs, Roscoff, France. **Poster**
- Legrand E., Riera P., Martin S. (Nov. 2014) Impact of ocean acidification and warming on diversity and functioning of macroalgal communities, Colloque annuel de la Société Phycologique de France, Paris, France. **Poster**

Impacts de l'acidification et du réchauffement des océans sur la diversité et le rôle fonctionnel des communautés associées aux macroalgues

Résumé

L'acidification et le réchauffement des océans prévus pour la fin du siècle sont susceptibles d'avoir des conséquences drastiques sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins. Un manque de connaissance persiste cependant quant à l'impact des changements futurs sur la réponse des communautés marines. Cette thèse a pour objectif de fournir de nouveaux éléments de compréhension de l'impact de l'acidification et du réchauffement des océans à l'échelle communautaire, en considérant un écosystème aux propriétés physico-chimiques hypervariables, les cuvettes intertidales, et un écosystème plus stable, les bancs de maërl. Des assemblages expérimentaux ont été reconstitués en laboratoire à partir des principales espèces de macroalgues calcaires et non calcaires et de brouteurs, composant ces deux écosystèmes. Ces assemblages ont été soumis à des conditions actuelles et futures de température et de $p\text{CO}_2$. L'acidification et le réchauffement des océans sont à l'origine d'une altération de la structure et de fonctionnement des assemblages de banc de maërl, à travers une augmentation de la productivité des macroalgues non calcaires et un déclin des taux de calcification du maërl. De plus, la physiologie des brouteurs est négativement impactée par les changements futurs, altérant la structure trophique des assemblages. L'acidification et le réchauffement des océans n'ont en revanche pas d'effet sur la productivité des assemblages de cuvettes. L'environnement hypervariable conférerait ainsi une résistance accrue aux communautés de cuvettes intertidales face aux changements futurs, en comparaison de communautés issues d'environnements plus stables, comme les bancs de maërl.

Mots clés : CO_2 ; température ; bancs de maërl ; cuvettes intertidales ; communauté ; interactions spécifiques

Impact of ocean acidification and warming on the diversity and the functioning of macroalgal communities

Abstract

Predicted ocean acidification and warming for the end of the century may have drastic consequences on the structure and functioning of marine ecosystems. However, a lack of knowledge persists on the impact of future changes on the response of marine communities. This thesis aims to provide new understanding of the impact of ocean acidification and warming at the community level. For this, two ecosystems have been considered: rockpools, characterized by high physico-chemical variations, and maerl beds, with smaller variations. In the laboratory, artificial assemblages were created from the main calcareous and fleshy macroalgal and grazer species present in these two ecosystems. Created assemblages have been subjected to ambient and future temperature and $p\text{CO}_2$ conditions. Ocean acidification and warming altered the structure and functioning of maerl bed assemblages, through an increase in the productivity of non-calcareous macroalgae and a decline in maerl calcification rates. The physiology of grazers is negatively impacted by future changes, which altered assemblages' trophic structure. On the other hand, ocean acidification and warming had no effect on the productivity of rockpool assemblages. The highly variable environment may thus increase the resistance of rockpool communities to future changes, compared to communities from more stable environments, such as maerl beds.

Keywords: CO_2 , temperature, maerl beds, rockpools, community, species interactions