

Proposition de sujet de thèse 2026

(A remplir par les équipes d'accueil et à retourner à Isabelle HAMMAD :

hammad@cerege.fr

*à renseigner obligatoirement pour la validation du sujet, (1) : A remplir lors de la campagne d'attribution des allocations, à l'issue de la session de juin des Masters

Sujet de doctorat proposé * : Rôle fonctionnel des diatomées dans la production primaire, la fixation d'azote et la pompe biologique dans la Gyre Sub-Tropicale de l'Océan Indien – projet EXPAND.

Encadrant(s), nom, prénom, adresse mail * : LEBLANC Karine, karine.leblanc@univ-amu.fr (50%), BENAVIDES MAR, mar.benavides@noc.ac.uk

Laboratoire * : MIO UMR 7294 Marseille

Tableau récapitulatif du sujet

Candidat(e)(1)	
Nom - Prénom :	
Date de naissance :	
Licence (origine, années, mention) :	
Mention et classement au Master 1 année (Xème sur Y)	
Mention et classement au S3 du Master 2 (Xème sur Y)	
Mention et classement au S4 du Master 2 (Xème sur Y)	
Mention et classement au M2 (année) (Xème sur Y)	
MASTER (nom, université)	
Sujet de doctorat proposé*	
Encadrants (2 max, indiquer si HDR ou pas)*	LEBLANC - HDR 2023, DR2 2025 BENAVIDES - HDR 2022
Laboratoire*	MIO/CNRS NOC- Southampton, MIO/IRD
Programme finançant la recherche (indiqué si obtenu ou envisagé) (1)	ERC-Consolidator Grant EXPAND obtenu (PI M. Benavides), ANR DOMINOS (PI Leblanc, passe la phase II, LEFE/CYBER à soumettre)

Sujet de doctorat proposé*

Intitulé* : **Rôle fonctionnel des diatomées dans la production primaire, la fixation d'azote et la pompe biologique dans la Gyre Sub-Tropicale de l'Océan Indien – projet EXPAND.**

Contexte scientifique

Les océans subtropicaux, bien que souvent considérés comme des "déserts" en raison de leur faible concentration en nutriments, jouent un rôle majeur dans la régulation du climat et la production primaire marine. Environ 30 % de la surface océanique mondiale est occupée par ces zones oligotrophes, qui contribuent pourtant à près de 90 % de la fixation de carbone photosynthétique dans l'environnement marin (Karl et al., 2012). Dans ces régions, la **diazotrophie** — la réduction biologique du diazote atmosphérique (N₂) en ammonium — est un processus clé pour soutenir la productivité et l'export de carbone. Ce mécanisme, principalement attribué aux cyanobactéries filamenteuses comme *Trichodesmium* ou les unicellulaires comme *Crocospaera*, est également réalisé par des bactéries hétérotrophes non cyanobactériennes (NCDs, *Non-Cyanobacterial Diazotrophs*), dont le rôle a été largement sous-estimé jusqu'à récemment (Delmont et al., 2022).

Parmi les organismes impliqués dans ces processus, les **diatomées** — des microalgues eucaryotes silicifiées — occupent une place particulière. Bien qu'elles ne représentent souvent que 5 % de la biomasse phytoplanctonique dans les gyres oligotrophes, leur contribution à la production primaire peut atteindre 20 %, tandis que leur rôle dans l'export de carbone organique vers les profondeurs peut dépasser 30 % (Brzezinski & Nelson, 1995 ; Kemp & Villareal, 2018). Cette contribution disproportionnée s'explique en partie par leur capacité à former des **associations symbiotiques avec des diazotrophes** (DDAs, *Diatom-Diazotroph Associations*), qui leur permettent d'accéder à une source d'azote biodisponible en échange de carbone issu de la photosynthèse. Ces symbioses, dont la connaissance a longtemps été limitée aux diatomées centriques associées à des cyanobactéries diazotrophes (ex. *Rhizosolenia-Richelia*), incluent désormais des associations impliquant des **diatomées pennées et des NCDs** (Schvarcz et al., 2022 ; Tschitschko et al., 2024). Ces découvertes récentes remettent en question les estimations actuelles de la fixation d'azote dans les océans et soulignent l'urgence de mieux caractériser ces interactions, en particulier dans des régions sous-échantillonnées comme la **Gyre Sub-Tropicale de l'Océan Indien (IOSG)**.

La gyre de l'océan Indien (Indian Ocean Subtropical Gyre, IOSG) est une zone critique pour comprendre les incertitudes liées à la disponibilité future de l'azote et à la productivité biologique marine (Tagliabue et al., 2021). Les modèles climatiques actuels montrent des divergences majeures dans leurs projections de production primaire pour 2100, en partie en raison d'une représentation incomplète des flux de fixation d'azote (Bopp et al., 2022). Par exemple, le modèle IPSL-CM6 prédit une augmentation de 75 % de la fixation d'azote dans l'IOSG, tandis que des versions antérieures simulent une baisse, soulignant le besoin criant de données de fixation d'azote pour affiner ces paramètres.

Dans ce contexte, le projet **DOMINOS** (ANR, PI : Karine Leblanc), en synergie avec le programme **EXPAND** (ERC-CoG, PI : Mar Benavides), vise à combler ces lacunes en étudiant les DDAs dans l'IOSG. Le **WP1 du projet DOMINOS**, sur lequel cette thèse se concentre, a pour objectif d'identifier la diversité des DDAs, de quantifier leur contribution à la fixation d'azote, et d'évaluer leur rôle dans la production primaire et l'export de carbone dans l'IOSG. Ces questions sont essentielles pour améliorer les prédictions des modèles biogéochimiques et comprendre comment les DDAs pourraient influencer la résilience des écosystèmes océaniques face au changement climatique.

Objectifs scientifiques de la thèse

Cette thèse s'articule autour de **trois objectifs principaux**, alignés sur les questions centrales du WP1 du projet DOMINOS et en forte interaction avec l'ERC EXPAND :

1. Caractériser la diversité et la distribution des diatomées et des DDAs dans l'IOSG

L'IOSG est l'une des régions les moins étudiées en termes de fixation d'azote, avec seulement ~1 % des données mondiales disponibles (Chowdhury et al., 2023). Pourtant, les analyses des données *Tara Oceans* suggèrent une abondance significative de DDAs dans cette zone (Delmont et al., 2022). L'objectif sera donc :

- **d'identifier et quantifier** les espèces de diatomées (centriques et pennées) et leurs partenaires diazotrophes (cyanobactéries et NCDs) à partir d'échantillons collectés lors des campagnes EXPAND (décembre 2026 et avril 2027, soit été et hiver austral).

- **d'établir un atlas saisonnier** de la diversité des DDAs, en combinant des approches de **microscopie optique, épifluorescence, confocale et électronique** pour une caractérisation morphologique et structurale fine.

- **d'évaluer la biomasse et l'abondance relative** des diatomées par rapport aux autres groupes phytoplanctoniques, et identifier la contribution relative des DDAs.

2. Quantifier les flux de fixation d'azote par les DDAs à l'échelle cellulaire

La fixation d'azote par les DDAs est mal contrainte, en particulier pour les associations impliquant des NCDs. Les rares études disponibles montrent des taux variables, parfois supérieurs à ceux des cyanobactéries libres (Tschitschko et al., 2024 ; Penthalil et al., 2025). Cette thèse proposera :

- **Des mesures in situ des taux de fixation d'azote** par cellule, en utilisant la technique **CARD-FISH couplée au NanoSIMS** (en collaboration avec l'Institut IOW, Allemagne). Cette approche permettra de distinguer les contributions relatives des cyano-DDAs et des NCD-DDAs.

- **Une comparaison saisonnière** des flux de fixation d'azote entre les deux campagnes (été et hiver austral), pour évaluer l'impact des conditions environnementales (stratification, disponibilité en nutriments) sur l'activité des DDAs.

- **Une estimation de la contribution des DDAs** à la fixation d'azote totale dans l'IOSG, en intégrant les données de flux globaux de fixation de N_2 mesurés en parallèle.

3. Évaluer le rôle des diatomées et des DDAs dans la production primaire et la pompe biologique

Les diatomées, grâce à leur frustule siliceux, sont des acteurs majeurs de l'export de carbone vers les profondeurs. Leur association avec des diazotrophes pourrait amplifier ce rôle en leur fournissant un avantage compétitif dans les eaux pauvres en azote. Cette thèse cherchera à :

- **Estimer la contribution des diatomées** (libres et en symbioses) à la production primaire dans l'IOSG, en croisant des données de microscopie, de biomasse (silice biogénique), et de flux de carbone.

- **Intégrer les données de flux de carbone, de silice et de diversité** obtenus à partir de la ligne de piège immergée pendant un an (jusqu'en décembre 2027) dans une analyse globale pour évaluer l'impact des DDAs sur la pompe biologique dans l'IOSG.

Approche originale et impact attendu

Cette thèse se distingue par :

- **Une expérience de terrain avec embarquement** à la mer couplée à des analyses en laboratoire.
- **Une approche multi-échelles**, combinant des observations in situ (campagnes océanographiques), des analyses cellulaires (microscopie avancée, NanoSIMS), et des mesures biogéochimiques (flux d'azote et de carbone).

- **Un focus sur les NCD-DDAs**, des associations récemment découvertes et encore jamais étudiées dans l'IOSG.

- **Une intégration directe dans un consortium international** (DOMINOS/EXPAND, co-tutelle avec le NOC, Royaume Uni, collaboration avec l'IOW, Allemagne), offrant un accès à des données environnementales complètes (physico-chimie, communauté planctonique) et à des expertises complémentaires (génomique, modélisation).

Les résultats attendus auront un **impact scientifique majeur** :

- **Réduction des incertitudes** sur la fixation d'azote dans les modèles climatiques, en fournissant des données empiriques inédites sur les DDAs dans l'IOSG.
- **Amélioration de la paramétrisation** des flux de carbone et d'azote dans les gyres subtropicaux, en particulier pour les diatomées et leurs symbioses.
- **Création de ressources ouvertes** (bases de données d'images, atlas taxonomique, jeux de données de flux) pour la communauté scientifique.

En outre, cette thèse contribuera à former un·e jeune chercheur·e à l'interface entre **océanographie biologique, biogéochimie, et écologie microbienne**, avec des compétences transférables en analyse de données, microscopie avancée, et travail de terrain. Les résultats seront valorisés sous forme d'**articles scientifiques** (visant des revues comme *Limnology and Oceanography*, *ISME Journal*, ou *Global Biogeochemical Cycles*) et de **présentations dans des conférences internationales** (ex. ASLO, EGU, OSM).

Co-encadrement

Le co-encadrement entre 2 laboratoires (MIO, Marseille et NOC, Southampton, Royaume Uni) sera essentiel pour la réalisation du projet. [Karine Leblanc](#) (MIO) est spécialiste des diatomées et du cycle biogéochimique du silicium, avec une expérience forte de terrain notamment dans les milieux oligotrophes et une connaissance fine du rôle de la diversité dans la pompe biologique. [Mar Benavides](#) (NOC) est une spécialiste de la diazotrophie et du cycle biogéochimique de l'azote, et apporte des compétences sur les techniques de marquage moléculaire (hydridation FISH-NanoSIMS) et de mesures de flux de fixation d'azote à l'échelle cellulaire. Les deux co-encadrantes ont déjà publié ensemble en 2022 (Benavides, M. *et al.* Sinking Trichodesmium fixes nitrogen in the dark ocean. *The ISME journal* **16**, 2398-2405, 2022).

Détail du Programme finançant la recherche* :

L'essentiel du projet repose sur la participation aux campagnes EXPAND, financées par l'ERC-Consolidator Grant obtenue par Mar Benavides et qui auront lieu dans la première année de la thèse. La majorité des mesures et analyses et toute la logistique des campagnes pourront être couvertes par cette ERC. Le reste sera soutenu par une ANR en cours de soumission (DOMINOS, 2^{ème} phase, PI Karine Leblanc) et qui permettra de financer plus spécifiquement la partie mesure de flux de N₂ à l'échelle cellulaire des DDAs (manip CARD-FISH/NanoSIMS et séjour en Allemagne). Deux projets LEFE-CYBER et EC2CO seront également déposés à l'automne 2026 pour couvrir l'ensemble des besoins de la thèse en cas d'échec à l'ANR. L'ensemble des équipements scientifiques nécessaires à la réalisation des expériences est disponible au MIO, au NOC, ou en collaboration avec les partenaires du consortium (IOW).

Bibliographie

- Bopp, L. et al.** Diazotrophy as a key driver of the response of marine net primary productivity to climate change. *Biogeosciences Discussions* **2021**, 1-31 (2021).
- Brzezinski, M. A. & Nelson, D. M.** The annual silica cycle in the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **42**, 1215-1237, doi:10.1016/0967-0637(95)93592-3 (1995).
- Chowdhury, S. et al.** Diazotrophy in the Indian Ocean: Current understanding and future perspectives. *Limnology and Oceanography Letters* **8**, 707-722, doi:10.1002/lol2.10343 (2023).

Delmont, T. O. et al. Heterotrophic bacterial diazotrophs are more abundant than their cyanobacterial counterparts in metagenomes covering most of the sunlit ocean. *The ISME journal* **16**, 927-936, doi:10.1038/s41396-021-01135-1 (2022).

Karl, D. M., Church, M. J., Dore, J. E., Letelier, R. M. & Mahaffey, C. Predictable and efficient carbon sequestration in the North Pacific Ocean supported by symbiotic nitrogen fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 1842-1849, doi:10.1073/pnas.1120312109 (2012).

Panthalil, B., Vogts, A., Benavides, M., Harke, M. J., Hassenrück, C., Subramaniam, A., Montoya, J. P. Novel pennate diatom symbionts support high N₂ fixation rates. *ISME*, (2025).

Schvarcz, C. R. et al. Overlooked and widespread pennate diatom-diazotroph symbioses in the sea. *Nat Commun* **13**, 799, doi:10.1038/s41467-022-28065-6 (2022).

Tagliabue, A. et al. Persistent uncertainties in ocean net primary production climate change projections at regional scales raise challenges for assessing impacts on ecosystem services. *Frontiers in Climate* **3**, 738224 (2021).

Tschitschko, B. et al. Rhizobia-diatom symbiosis fixes missing nitrogen in the ocean. *Nature* **630**, 899-904, doi:10.1038/s41586-024-07495-w (2024).

Kemp, A. E. & Villareal, T. A. The case of the diatoms and the muddled mandalas: Time to recognize diatom adaptations to stratified waters. *Prog Oceanogr* **167**, 138-149 (2018).

Profil recherché

Issu.e d'un Master en Sciences de la mer, le/la candidate devra montrer un intérêt marqué pour la biogéochimie, la diversité du plancton marin, et les techniques de microscopie. Des pré-requis en océanographie générale, en biogéochimie et en taxonomie sont recommandés mais pas obligatoires.

Détails sur le site de l'Ecole Doctorale 251 <https://ecole-doctorale-251.univ-amu.fr/>

Directeur(s) de thèse proposé(s)*

(limiter au plus à deux personnes principales, dont au moins une titulaire de l'HDR)

Directeur HDR proposé*

Nom - Prénom : LEBLANC Karine

Corps : DR2 CNRS

Adresse mail : karine.leblanc@univ-amu.fr

Laboratoire (i.e. formation contractualisée de rattachement, éventuellement équipe au sein de cette formation) : MIO UMR 7294

Choix de cinq publications récentes (souligner éventuellement les étudiants dirigés co-signataires (*)) :

1. **Leblanc, K.,** Queguiner, B., Diaz, F., Cornet, V., Michel-Rodriguez, M., Durrieu de Madron, X., Bowler, C., Malviya, S., Thyssen, M., Gregori, G., Rembauville, M., Grosso, O., Poulain, J., de Vargas, C., Pujo-Pay, M., Conan, P., 2018. Nanoplanktonic diatoms are globally overlooked but play a role in spring blooms and carbon export. *Nat Commun* **9**, 953.
2. **Leblanc, K.,** Lafond, A., Cornet, V., Legras, J., Barbara, M., Quéguiner, B., 2021. Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: Insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. *J Marine Syst* **222**, 103609.
3. Hallegraeff, G.M., **Leblanc, K.,** 2023. New observations on the Antarctic *Asteromphalus darwini*/*hookeri* diatom species-complex (Asterolampraceae). *Polar Biology*, 1-14.
4. Godbillot*, C., Marchant, R., Beaufort, L., **Leblanc, K.,** Gally, Y., Le, T.D.Q., Chevalier, C., de Garidel-Thoron, T., 2024. A New Method for the Detection of Siliceous Microfossils on Sediment Microscope Slides Using Convolutional Neural Networks. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **129**.

5. Berthelot, H., Zukowska, J., Henry, N., Noel, C., Thyssen, M., **Leblanc**, K., Planquette, H., Maguer, J.F., Pepperkok, R., de Vargas, C., Cassar, N., 2025. Nitrogen concentration shapes the size structure and the functional diversity of phytoplankton communities in the southern Indian Ocean. ISME Commun 5, ycaf195.

Thèses encadrées ou co-encadrées au cours des quatre dernières années*

Dernière thèse encadrée soutenue en janvier 2021 (Augustin Lafond, bourse ED)

Nom :

Intitulé :

Type d'allocation :

Date de début de l'allocation de doctorat :

Date de soutenance (si la thèse est soutenue) :

Programme finançant la recherche :

Situation actuelle du docteur (si la thèse est soutenue) :

Pourcentage de participation du directeur à l'encadrement en cas de co-direction :

Autre directeur proposé (éventuellement)*

Nom - Prénom : Benavides Mar

Corps : CRHC IRD (disponibilité jusqu'à 2029), Senior Research Scientist National Oceanography Centre (UK)

Adresse mail : mar.benavides@noc.ac.uk

Laboratoire (i.e. formation contractualisée de rattachement, éventuellement équipe au sein de cette formation) : MIO (disponibilité), National Oceanography Centre (UK)

Choix de cinq publications récentes (souligner éventuellement les étudiants dirigés co-signataires) :

Thèses encadrées ou co-encadrées au cours des quatre dernières années*

Nom : **COËT Arthur**

Intitulé : Dynamics and architecture of diazotroph particle colonization

Type d'allocation : CENTURI

Date de début de l'allocation de doctorat : Octobre 2022

Date de soutenance (si la thèse est soutenue) : 18 mars 2026

Programme finançant la recherche : Amidex, CENTURI

Situation actuelle du docteur (si la thèse est soutenue) : soutenance 18 mars, postdoc engagée au Max Planck Institute for Marine Microbiology (Allemagne)

Pourcentage de participation du directeur à l'encadrement en cas de co-direction : 50%

Nom : **CHOWDHURY Subhadeep**

Intitulé : Dinitrogen fixation in the Indian Ocean: an inter-basin and seasonal comparison

Type d'allocation : Campus France

Date de début de l'allocation de doctorat : janvier 2021

Date de soutenance (si la thèse est soutenue) : 24 juin 2024

Programme finançant la recherche : CEFIPRA, Pure Ocean

Situation actuelle du docteur (si la thèse est soutenue) : postdoc Boston University, États Unis

Pourcentage de participation du directeur à l'encadrement en cas de co-direction : **80%**

Nom : **FILELLA Alba**

Intitulé : Diazotroph interactions with dissolved organic matter: metabolic plasticity in the current and future ocean

Type d'allocation : IRD/financement PARIBAS
Date de début de l'allocation de doctorat : juin 2020
Date de soutenance (si la thèse est soutenue) : 1 décembre 2023
Programme finançant la recherche : BNP-Paribas
Situation actuelle du docteur (si la thèse est soutenue) : postdoc University of Arizona, États Unis
Pourcentage de participation du directeur à l'encadrement en cas de co-direction : **80%**

Nom : **BAÑOS Isabel**

Intitulé : The impact of climate change stressors on microbial respiration and community structure: ocean acidification and artificial upwelling

Type d'allocation : Ministère de Science et Innovation d'Espagne

Date de début de l'allocation de doctorat : septembre 2020

Date de soutenance (si la thèse est soutenue) : juin 2024

Programme finançant la recherche : Ministère Recherche Espagne

Situation actuelle du docteur (si la thèse est soutenue) : Research assistant Spanish Institute of Oceanography

Pourcentage de participation du directeur à l'encadrement en cas de co-direction : **20%**