

## Chapitre V. Écosystèmes marins

**Philippe Gros (Ifremer)**

La dynamique de l'océan est aujourd'hui contrainte par des pressions d'origine anthropique qui entraînent des modifications rapides des propriétés physiques, chimiques et biologiques des écosystèmes. Le risque de bouleversements écologiques dus à l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre s'accroît, comme le confirment de nombreux travaux scientifiques récents (Reid *et al.*, 2009, Doney, 2010, Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Pour comprendre les effets présents et futurs du changement climatique sur la biodiversité marine, il est essentiel d'approfondir la connaissance des interactions qu'entretient la vie dans l'océan avec la dynamique de son environnement physico-chimique.

### 1. Éléments de contexte et enjeux

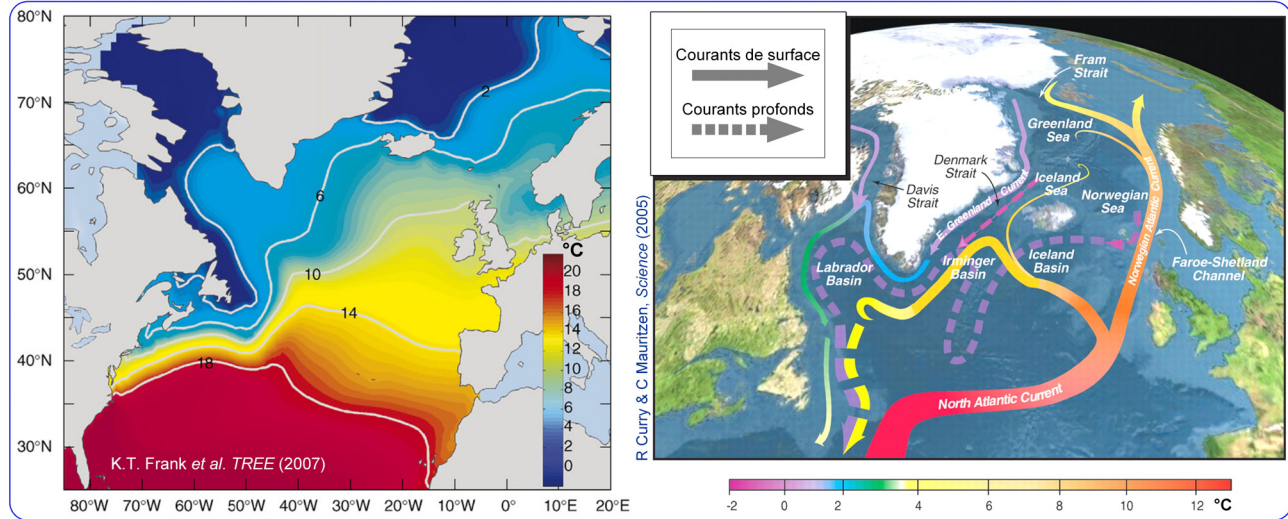
#### 1.1. L'environnement maritime de la France métropolitaine

Les écosystèmes marins européens sont sous l'influence de la circulation des masses d'eau de l'Atlantique nord. La figure 26 (page suivante) montre qu'il existe un écart thermique moyen de l'ordre de 10°C entre des côtes situées à la même latitude, celles de France (Atlantique-Manche-mer du Nord) et celles de Terre-Neuve. Ce contraste est dû à une composante-clé de la circulation océanique mondiale, la cellule méridienne de retournement (*Atlantic Meridional Overturning Circulation* –AMOC). Elle consiste en un flux d'eaux chaudes superficielles dirigé vers le Nord (principalement le courant nord-atlantique qui longe le plateau continental européen), échangé avec un flux d'eaux profondes refroidies dirigé vers le Sud (figure 26). Les grands courants représentés à la figure 26 sont une image très simplifiée d'une dynamique complexe, en réalité caractérisée par la propagation d'une série de tourbillons et par une forte variabilité intra- et interannuelle du transport de masse et de chaleur (Church, 2007, Cunningham *et al.*, 2007, Kanzow *et al.*, 2007, Lozier, 2010).

La Méditerranée est la plus grande des mers enclavées de notre planète (3680 × 700 km, profondeur moyenne 1500 m). La quasi-totalité des flux d'eau échangés avec l'océan transite par le détroit de Gibraltar, large de 14 km, profond d'environ 300m. L'eau méditerranéenne plus froide et plus salée (donc plus dense) sort en profondeur, tandis que l'eau atlantique (plus chaude et moins salée) pénètre en surface. Plusieurs processus météo-hydrodynamiques, non détaillés ici, vont transformer l'eau atlantique en eaux méditerranéennes profondes. Il en résulte qu'aux profondeurs supérieures à 250 mètres, la température des eaux de la Méditerranée ne descend pas au dessous de 12 à 13°C. Par ailleurs, la topographie divise la Méditerranée en deux bassins (occidental et oriental) séparés par des hauts fonds situés entre la Sicile et la Tunisie. On s'intéressera désormais à la Méditerranée occidentale.

D'après la synthèse de MacPherson (2002) englobant plus de 6600 espèces d'invertébrés et de poissons, la richesse spécifique de l'océan Atlantique augmente globalement des pôles vers l'équateur. De même, entre les latitudes 42°N et 51°N qui encadrent les côtes de la France métropolitaine, la richesse spécifique des poissons est environ une fois et demie plus grande du côté est que du côté ouest de l'Atlantique nord. Des informations complémentaires figurent dans le récent bilan du programme international *Census of Marine Life* (CoML, 2000-2010), dont l'objectif est de décrire la diversité du vivant dans l'océan mondial, d'évaluer sa distribution et d'estimer l'abondance des espèces marines (O'Dor *et al.*, 2010). Dans 25 grandes régions

d'implémentation du CoML, le nombre total des espèces d'eucaryotes a été estimé (Costello *et al.*, 2010). Cet indicateur de richesse spécifique est proche de 12 300 espèces dans l'Atlantique nord-est européen (Narayanaswamy *et al.*, 2010), et de 16 800 espèces en Méditerranée, Coll *et al.*, 2010).

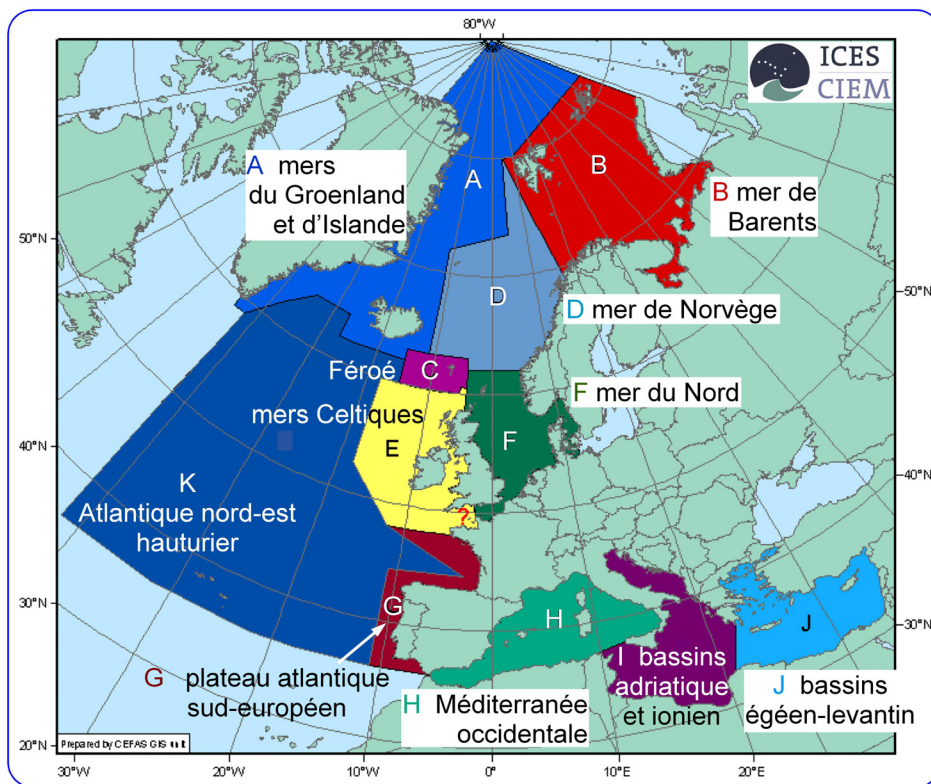


**Figure 26.** Dynamique océanique responsable du contraste thermique entre les rives occidentale et orientale de l'Atlantique nord. À gauche, température moyenne de la couche d'eau 0-200 m (échelle de couleur et label des isothermes en °C). À droite, topographie des bassins subpolaires et des mers nordiques, et représentation schématique de la circulation des masses d'eau superficielles (flèches continues) et profondes (flèches pointillées). La couleur des flèches donne une indication approchée de la température des masses d'eau, cf. échelle en °C sous la carte (Curry & Mauritzen, 2005, Frank *et al.*, 2007).

La représentation des éco-régions (cf. encadré) met en évidence **l'ampleur du domaine maritime de l'Union européenne** et des États qui, avec elle, coopèrent étroitement à sa gestion –notamment la Norvège et les pays riverains de la Méditerranée. En France métropolitaine, les enjeux attachés à l'impact du changement climatique sur la biodiversité marine peuvent être mesurés à l'aune de la richesse créée par les usages des services écosystémiques marins (*sensu* Millenium Ecosystem Assessment, 2005), sans omettre que l'analyse économique ne révèle que partiellement la valeur de ces services. Globalement, **l'économie maritime française a produit 28 milliards € de valeur ajoutée (VA) en 2007, et fourni plus de 480 000 emplois** (Kalaydjian *et al.*, 2010). Le tourisme littoral est le premier poste de l'économie maritime française avec 40% de la VA (11 milliards €) et 50% des emplois (240 000), devant le transport maritime (26% de la VA) et quatre secteurs qui contribuent chacun à 8% de la VA : construction navale, parapétrolier offshore, secteur public (recherche, protection de l'environnement, police, marine nationale), filières pêche-aquaculture-industrie de transformation. Les effets de toutes ces activités se conjuguent avec ceux du changement climatique et exercent sur la biodiversité des pressions de nature variée (European Environmental Agency, 2007). Les usages sont en retour impactés par les changements des écosystèmes dont ils exploitent les services, et ce d'autant plus qu'ils dépendent directement des ressources vivantes marines (pêche et aquaculture) ou de « l'état de santé » des écosystèmes (tourisme littoral). L'adaptation de ces secteurs aux conditions qui règneront demain dans l'océan est donc cruciale, conditionnellement au maintien de leur viabilité (écologique et socio-économique) dans le contexte globalement déterminé par les autres facteurs du changement planétaire.

## Les éco-régions marines européennes

Les grandes entités biogéographiques de l'océan mondial ont été reconnues et décrites au cours du XIX<sup>e</sup> et surtout du XX<sup>e</sup> siècle (cf. références citées par Spalding *et al.*, 2007). Parmi les classifications les plus connues figurent les vastes biomes et provinces océaniques de Longhurst (1998), et aussi la partition en grands écosystèmes marins (*Large Marine Ecosystems*, LMEs, cf. <http://www.lme.noaa.gov/>) des régions périphériques de l'océan mondial (Sherman, 1994, Sherman *et al.*, 2005, 2009). On retiendra ici la classification établie en 2004 par le CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer, ICES en anglais), en réponse à la demande de la Commission européenne « *d'identifier des régions marines pour la mise en œuvre de l'approche écosystémique* ». Plusieurs critères océanographiques (hydrodynamique et topographie, régime thermique, stratification) et biogéographiques (composition faunistique des communautés, production primaire, interactions avec les bassins versants) ont permis de définir 11 éco-régions –13 en incluant la Baltique et la mer Noire– en Atlantique nord-est et en Méditerranée (carte *infra*, d'après ICES, 2004). Les eaux marines de la France métropolitaine appartiennent pour l'essentiel aux éco-régions E (mers Celtiques), F (mer du Nord), G (plateau continental atlantique sud-européen) et H (Méditerranée occidentale). Comparée aux façades maritimes occidentales de la France ouvertes sur un bassin océanique, la façade méditerranéenne est ouverte sur « un océan en miniature » où s'exercent de fortes interactions entre changements climatiques et anthropisation des bassins versants (Lejeusne *et al.*, 2010).

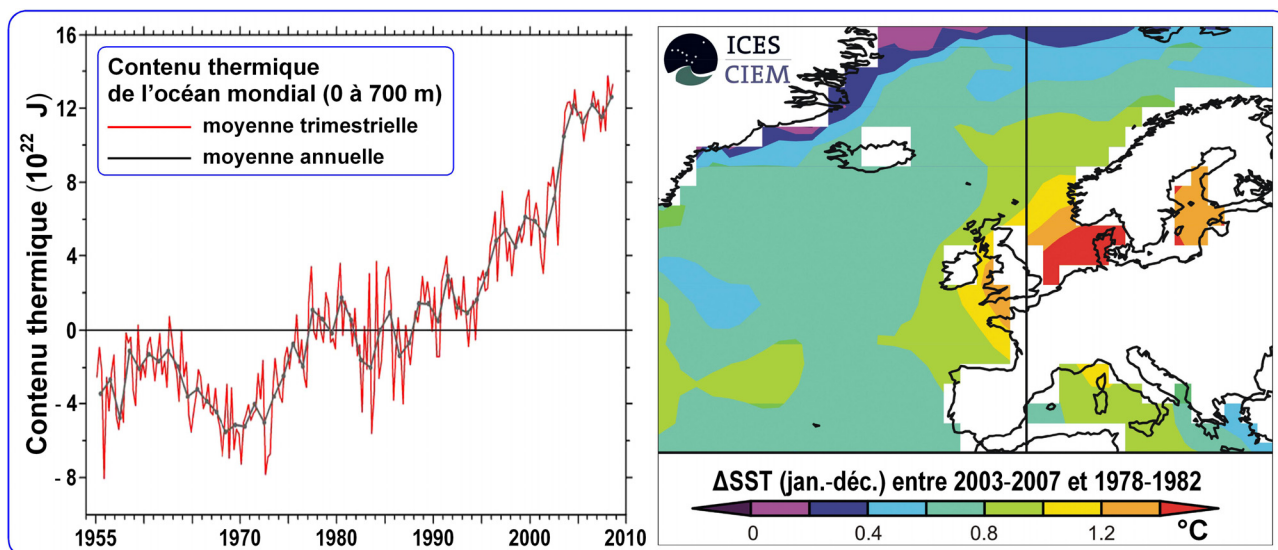


**La délimitation des éco-régions marines européennes répond à l'objectif opérationnel d'implémenter la directive-cadre « stratégie pour le milieu marin » (J.O. L164, 2008), pilier environnemental de la politique maritime intégrée de l'Union européenne.** Conformément l'ambition de restaurer le « bon état écologique » des eaux marines européennes d'ici à 2020, un bilan de l'état de chaque éco-région et de ses ressources est régulièrement publié (ICES 2008a,b,c pour les éco-régions E, F et G).

## 1.2. Changements de l'environnement océanique

En juin 2010, la température moyenne à la surface de la planète fut la plus chaude enregistrée pour ce mois depuis 131 ans, excédant de 0,68°C la moyenne (15,5°C) des mois de juin du XX<sup>e</sup> siècle (NOAA-NCDC Global analysis report<sup>1</sup>). Le réchauffement n'entraîne pas seulement l'élévation du niveau de la mer (par dilatation thermique et afflux d'eau dessalée dû à la fonte des calottes glaciaires et des glaciers, cf. Cazenave & Llovel, 2010, Nicholls & Cazenave, 2010), ou encore l'intensification des phénomènes météorologiques extrêmes (Knutson *et al.*, 2010), mais il a aussi pour effet de **renforcer la stratification des eaux de surface de l'océan (moins denses parce que réchauffées, elles se mélangent moins avec les eaux plus profondes, phénomène qui tend à réduire les flux verticaux de composés dissous ou particuliers)**. Il s'ensuit une diminution de l'apport de nutriments dans la couche de surface, qui limite la production primaire et favorise l'expansion de déserts océaniques (Polovina *et al.*, 2008). De plus, la concentration en oxygène des eaux marines tend à diminuer (Keeling *et al.*, 2010), pouvant aggraver jusqu'à l'anoxie les effets de l'eutrophisation des eaux côtières ("dead zones", Diaz & Rosenberg, 2008). Concernant l'environnement marin de l'Atlantique nord-est, plusieurs documents traitant des caractéristiques régionales du changement climatique et de ses effets ont été publiés par la Commission OSPAR, cf. par exemple Christophersen *et al.* (2009), et <http://www.ospar.org/>.

### 1.2.1. Le réchauffement des eaux marines



**Figure 27.** À gauche. Séries temporelles (1955-2008) du contenu thermique de la couche 0-700 m de l'océan mondial (Levitus *et al.*, 2009). Variations globales annuelle (ligne noire) et saisonnière (ligne rouge), exprimées en écarts à la quantité de chaleur moyenne de la période de référence 1955-2006 (une unité de l'axe des ordonnées correspond à  $10^{22}$  Joules, c'est-à-dire à 2,4 milliards de milliards de kilocalories). À droite, cartographie de la différence entre les valeurs moyennes de la température des eaux de surface (Sea Surface Temperature, SST) des périodes 2003-2007 et 1978-1982 de l'Atlantique nord-est (Tasker, 2008).

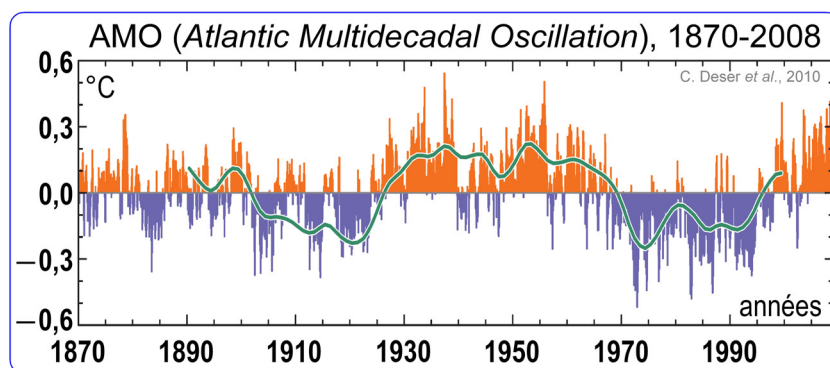
La température moyenne à la surface du globe a crû au rythme d'environ 0,2°C par décennie au cours des 30 dernières années (Hansen *et al.*, 2006). L'océan mondial a absorbé la plus grande part de cet apport d'énergie. Il a stocké **plus de 90% de l'augmentation de la quantité de chaleur reçue par la planète**

<sup>1</sup> <http://www.ncdc.noaa.gov/sotc/?report=global&year=2010&month=6> ; accès juillet 2010.

pendant la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle (Bindoff *et al.*, 2007), soit une contribution au bilan thermique du système Terre très supérieure à celles de ses autres composantes (continents, atmosphère, calottes glaciaires et banquise). Levitus *et al.* (2009) estiment que l'augmentation du contenu thermique de la couche 0-700 m de l'océan mondial (figure 27) a entraîné une élévation de la température moyenne des eaux superficielles de 0,17°C depuis 40 ans. La tendance est inégalement répartie dans l'espace, **c'est en Atlantique nord que le réchauffement est maximum (0,4°C), spécialement en mer du Nord dans les eaux européennes** (figure 27). Il a été moindre dans le golfe de Gascogne et à l'ouest de la péninsule ibérique à cause de l'influence de l'*upwelling* (Michel *et al.*, 2009).

En Méditerranée occidentale, la position moyenne (1985-2006) des isothermes de surface du mois de février, comparée à leur position moyenne séculaire, s'est déplacée vers le Nord. C'est par exemple le cas de l'isotherme 15°C entre la Sicile et la Tunisie, à la frontière avec le bassin oriental (Coll *et al.*, 2010). L'ensemble de la colonne d'eau de la Méditerranée occidentale se réchauffe (Bethoux & Gentili, 1999, Lejeune *et al.*, 2010). Depuis 1900, la température croît aux taux moyens de 0,0038 et 0,00047 °C/an dans les couches superficielle et profonde respectivement (Vargas-Yáñez *et al.*, 2010).

Les hétérogénéités de la répartition du réchauffement influencent fortement la circulation des masses d'eau, entraînent des modifications à grande échelle des écosystèmes marins –entre autres des changements de leur régime dynamique (Andersen *et al.*, 2008)–, et font apparaître des synchronisations entre ces basculements (Stenseth *et al.*, 2003, Alheit & Bakun, 2010). La variabilité multi-échelle de l'océan impacte profondément de nombreux processus écologiques, et se propage jusqu'aux patrons spatio-temporels de l'abondance des espèces et des populations.



**Figure 28.** Variabilité à long terme (AMO, oscillation pluri-décennale atlantique) de la température des eaux de surface de l'Atlantique entre l'équateur et 70°N. L'indice AMO décrit les fluctuations temporelles des anomalies de SST (Sea Surface Temperature). Les barres rouges et bleues indiquent les valeurs mensuelles (ordonnées, °C) de l'indice AMO pendant la période 1870-2008. Chaque barre représente, pour le mois et l'année considérés, la moyenne en Atlantique nord de l'anomalie mensuelle de SST, à laquelle est retranchée la moyenne mensuelle globale de l'anomalie de SST (Deser *et al.*, 2010). La ligne continue représente la composante endogène de l'AMO, estimée par Ting *et al.* (2009).

En Atlantique nord, la variabilité à court terme des anomalies de la température des eaux superficielles (SST, *Sea Surface Temperature*) est classiquement liée à la NAO (*North Atlantic Oscillation*– voir la définition au chapitre I). De nombreux travaux ont illustré la variété des réponses des organismes marins à l'alternance des états hivernaux de la NAO (par exemple Planque & Fromentin, 1996, Fromentin & Planque, 1996, Ottersen *et al.*, 2001, Greene *et al.*, 2003, Stige *et al.*, 2006, mais voir aussi les remarques de Kimmel & Hameed, 2008), y compris en Méditerranée (par exemple Molinero *et al.*, 2005).

À la différence de la NAO qui est un forçage atmosphérique (par conséquent de dynamique rapide), l'AMO (*Atlantic Multidecadal Oscillation*, oscillation pluri-décennale atlantique) désigne la lente variation de la température des eaux superficielles (SST) en Atlantique nord. La figure 28 montre l'alternance d'anomalies froides (1900-1925, 1970-1990) et chaudes (1930-1960, et de 2000 à nos jours), exprimées relativement aux anomalies moyennes de la température des eaux superficielles de l'océan mondial. L'AMO inclut une composante due aux forçages exogènes anthropogéniques (émissions de gaz à effet de serre et d'aérosols) et naturels (volcanisme, activité solaire), et une composante endogène propre à la dynamique de l'Atlantique nord (Deser *et al.*, 2010). Ting *et al.* (2009) ont calculé la composante endogène (figure 28, ligne continue) dont l'évolution récente suggère que l'AMO serait entrée dans une phase de réchauffement à la fin du XX<sup>e</sup> siècle.

### 1.2.2. L'acidification, « miroir chimique » du réchauffement de l'océan

**Les eaux marines superficielles sont légèrement alcalines, leur pH moyen est aujourd'hui proche de 8,1. On appelle « acidification de l'océan » la diminution de ce pH moyen d'environ 0,1 unités depuis 1800, due à l'absorption par l'océan de 25 à 30% du CO<sub>2</sub> émis par les activités humaines.** À la fin de l'ère pré-industrielle, la pression partielle atmosphérique p(CO<sub>2</sub>) était de 280 parties par million (ppm), elle est désormais proche de 390 ppm (Sabine *et al.*, 2004), entraînant la diminution du pH des eaux océaniques superficielles au taux de 0,017 à 0,020 unités par décennie. Le devenir du CO<sub>2</sub> absorbé par les eaux superficielles dépend de plusieurs processus non-linéaires en interaction. Outre le mélange et le transport hydrodynamiques, les gradients verticaux de la concentration en carbone inorganique dissous<sup>2</sup> sont régis par deux mécanismes, la pompe de solubilité et la pompe biologique. La première résulte de l'augmentation de la solubilité du CO<sub>2</sub> quand la température décroît, conjuguée à la plongée d'eaux de surface refroidies –et à la formation d'eaux profondes– sous les hautes latitudes. La pompe biologique englobe deux flux dirigés de la couche euphotique vers l'océan profond (Denman *et al.*, 2007), d'une part le transport de la matière organique photo-synthétisée, et d'autre part la chute des particules carbonatées produites par le « plancton calcifié », par exemple les Coccolithophoridés (microalgues) et les Ptéropodes (petits mollusques pélagiques).

**La compréhension des réponses de la biodiversité marine à l'acidification est encore rudimentaire.** Les premiers travaux ont porté sur les organismes calcifiés (uni- et pluricellulaires), qui précipitent le CaCO<sub>3</sub> en calcite ou en aragonite. Une majorité de résultats provient d'études *in vitro* conduites selon des protocoles variés, et aussi de travaux qui ont testé l'effet de concentrations en CO<sub>2</sub> très supérieures à celles prévues par les scénarios les plus pessimistes du GIEC, au surplus sans reproduire la progressivité de l'acidification de l'océan. L'intérêt accru pour le sujet est attesté par la publication de récentes synthèses (rapport de la *Royal Society*, 2005, du CIEM, Fernand & Brewer eds., 2008, du Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique, 2009, de l'*European Science Foundation*, 2009) et sections spéciales de revues (*Journal of Geophysical Research*, Orr *et al.*, 2005, *Marine Ecology Progress Series*, Vézina & Hoegh-Guldberg, 2008, *Biogeosciences*, Riebesell *et al.*, 2008, Gattuso *et al.*, 2008, *Oceanography*, Kappel, 2009). C'est aussi une orientation générale de plusieurs programmes de recherche (par exemple le projet intégré du 7<sup>ème</sup> PCRD EPOCA (*European project on ocean acidification*)). Une synthèse de l'état des connaissances (EPOCA-OCB-UK OARP, 2010) est téléchargeable à l'adresse <http://www.epoca-project.eu/>.

<sup>2</sup> dans les conditions actuelles, environ 90% d'ions bicarbonate HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 9% d'ions carbonate CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> et 1% de CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>.

## 2. Éco-régions marines de France métropolitaine

Après avoir résumé comment les variations climatiques ont modifié les caractères physico-chimiques des habitats marins en Atlantique nord-est et en Méditerranée, on se focalisera désormais sur les observations réalisées depuis plusieurs décennies dans les éco-régions marines de France métropolitaine, pour dresser un bilan macroscopique de la connaissance des impacts principalement attribués au climat sur la biodiversité marine. Celle-ci sera appréhendée à différents niveaux d'organisation : modifications de la biogéographie des populations (organismes planctoniques, poissons), réponses écophysiologicals, phénologiques et génétiques, perturbations des relations interspécifiques au sein des communautés, changement d'état des écosystèmes. Ensuite seront exposées quelques projections gouvernées par les changements à venir de la dynamique de l'océan, de la température de l'eau et aussi de son pH. L'accent sera mis sur les conséquences vraisemblables d'un renforcement de la stratification des eaux de surface, notamment sur l'évolution quantitative et qualitative de la production primaire planctonique. La capacité de différents types d'organismes à maintenir leurs performances physiologiques dans les futurs environnements sera aussi mentionnée. Soulignons (i) qu'une distinction sera faite entre l'éco-région Méditerranée occidentale et les éco-régions atlantiques dont la France métropolitaine est riveraine. (ii) L'impact spécifiquement attribuable au changement climatique –difficile à identifier dans les systèmes littoraux– sera illustré par des exemples provenant des habitats des plateaux continentaux (c'est-à-dire l'ensemble de la mer du Nord et de la Manche, les plateaux Celtique, du golfe de Gascogne, du golfe du Lion) et au-delà. (iii) Les progrès de la connaissance des effets du changement climatique sur la composante génétique de la biodiversité marine s'accroissent, spécialement grâce à l'accroissement de la puissance analytique des outils de la métagénomique et de la génomique des populations. (iv) Le monde des virus est en dehors du champ de cette étude, et aussi dans une large mesure celui des bactéries.

### 2.1. Impacts constatés

Concernant la biodiversité marine de l'éco-région Méditerranée occidentale –et plus généralement de l'ensemble de la Méditerranée– Coll et 37 co-auteurs ont en 2010 publié une synthèse dans laquelle ils citent 435 références bibliographiques, dont 47 (en majorité récentes) spécifiquement consacrées à l'observation et aux impacts futurs du changement climatique (y compris la dizaine d'articles qui abordent ce sujet sous l'angle de l'expansion des espèces lessepsiennes, c'est-à-dire entrées par la canal de Suez). Ce ratio est en cohérence avec le **classement établi par un panel d'experts qui a hiérarchisé les menaces qui pèsent sur la biodiversité marine en Méditerranée : (i) dégradation –voire perte– des habitats, (ii) exploitation des ressources halieutiques, (iii) pollution, (iv) changement climatique, (v) eutrophisation, (vi) espèces envahissantes** (Coll *et al.*, 2010). De même, dans un rapport publié en 2008, le PNUE (Programme des Nations Unies pour l'environnement) mentionne une cinquantaine de publications sur le sujet de l'impact du changement climatique sur la biodiversité marine méditerranéenne (PNUE-PAM-CAR/ASP 2008).

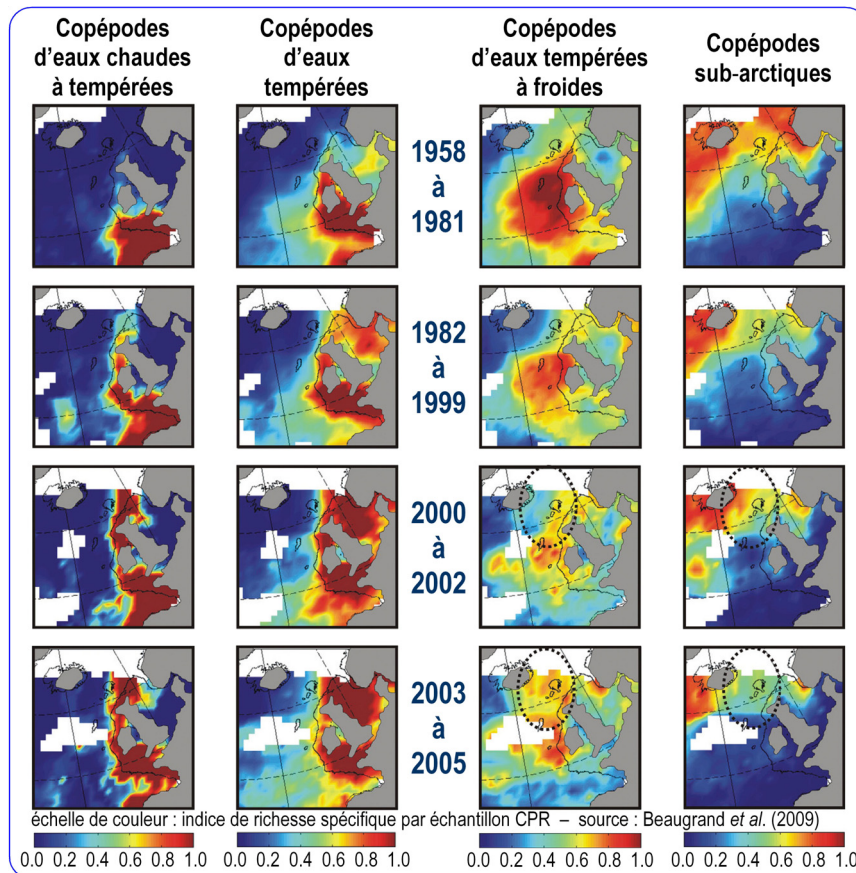
#### 2.1.1. Espèces, populations et communautés

- ***Déplacement des limites des aires de distribution géographique***

Dans les eaux européennes, il est *a priori* attendu que le réchauffement entraîne un déplacement vers le Nord et/ou en profondeur des populations, avec des variations d'abondance plus marquées à proximité de la « limite froide » ou de la « limite chaude » de leur aire de répartition. Cette hypothèse a été confortée par une

méta-analyse (Tasker 2008) des conséquences écologiques des changements de la température des eaux superficielles des régions de la zone maritime de la Convention OSPAR (travail réalisé suivant une méthode d'attribution conjointe proche de celle de Rosenzweig *et al.*, 2008).

**L'essentiel des séries temporelles pluridécennales d'observation du plancton provient du *Continuous Plankton Recorder* (CPR, cf. Hays *et al.*, 2005, Edwards *et al.*, 2009, 2010). L'analyse de ces séries a produit d'importants résultats, parmi lesquels (i) la remarquable évolution (1948-1995) de l'indice couleur du phytoplancton, *proxy* de la concentration en chlorophylle (Reid *et al.*, 1998), (ii) le rapide déplacement vers le nord (10° de latitude entre 1960 et 1999) des limites biogéographiques d'espèces de Copépodes calanoïdes affines d'eaux chaudes à tempérées en Atlantique nord-est (Beaugrand *et al.*, 2002, 2009, cf. figure 29), (iii) l'augmentation (1958-2002) de l'indice couleur du phytoplancton et de l'abondance des dinoflagellés, *vs.* la diminution de celle des diatomées, en cohérence avec l'hypothèse que la stratification des eaux de surface favorise plutôt ceux-ci que celles-là (Leterme *et al.*, 2005), (iv) la variabilité à long terme (4 décennies) des efflorescences phytoplanctoniques à caractère toxique (*harmful algal blooms*, HABs) en Atlantique nord-est et en mer du Nord (Edwards *et al.*, 2006), (v) les covariations (1958-2003) entre phytoplancton et régime hydrodynamique en mer du Nord (Leterme *et al.*, 2008).**

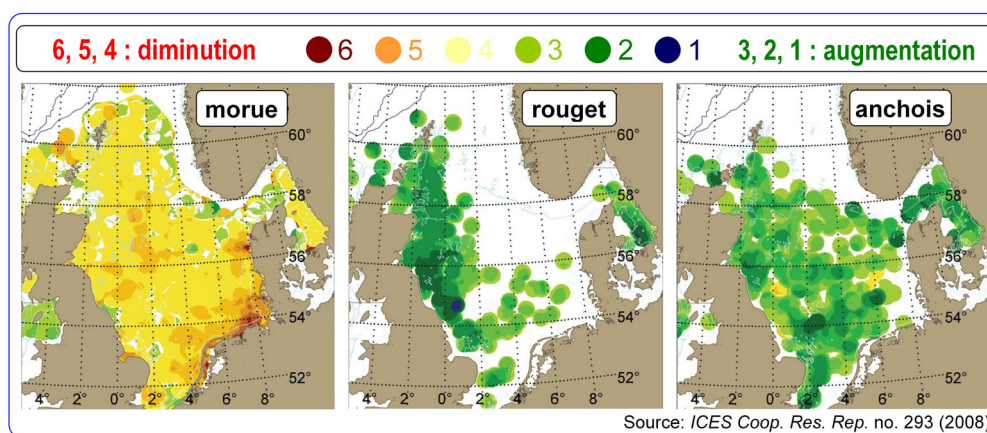


**Figure 29.** Changement en 48 ans de la répartition en Atlantique nord-est (échelle de couleur) de quatre groupes de Copépodes (les pays riverains de la mer du Nord, de la Manche, des mers celtiques et du golfe de Gascogne apparaissent en gris sur les cartes). Deux colonnes de gauche, groupe des espèces d'eaux chaudes à tempérées, et groupe des espèces tempérées, qui progressent vers le Nord d'environ 10° de latitude. Durant la même période, l'aire occupée par les espèces d'eaux tempérées à froides et les espèces subarctiques s'est rétrécie (deux colonnes de droite). Beaugrand *et al.* (2009b), mise à jour des résultats de Beaugrand *et al.* (2002a, b) et de Beaugrand (2005, 2009a).

Chez les poissons, le groupe taxinomique pour lequel on dispose de la plus grande quantité de données dans les eaux européennes, l'analyse des variations phénologiques (Genner *et al.* 2010), ou de répartition et d'abondance des populations a significativement progressé au cours de la décennie écoulée (voir entre autres Perry *et al.*, 2005, Dulvy *et al.*, 2008, Sundby & Nakken, 2008).



La figure 30 illustre les changements qui se sont produits en plus de 30 ans chez trois espèces présentes en mer du Nord (la morue atlantique *Gadus morhua*, espèce boréale en limite sud de répartition autour des Îles Britanniques et à l'ouest de la Bretagne, le rouget *Mullus surmuletus*, espèce lusitanienne d'eaux côtières, dont l'aire de répartition s'étend de la Norvège au nord-ouest de l'Afrique en englobant la Méditerranée et la mer Noire, et l'anchois *Engraulis encrasicolus*, espèce pélagique d'affinités subtropicales). On note l'augmentation de l'abondance de l'anchois et du rouget dans la partie septentrionale de leur aire de répartition et la diminution de celle de la morue dans la partie méridionale de son aire de répartition.



**Figure 30.** Mer du Nord. Différences locales d'abondance de trois espèces de poisson entre les périodes 1977-1989 et 2000-2005, cartographiées à l'aide de 6 catégories représentées par des taches de couleur. Les couleurs chaudes (jaune à rouge) indiquent les zones où l'abondance a diminué, les couleurs froides (bleu à vert) les zones où l'abondance a augmenté. Les couleurs foncées (catégories 1 et 6) indiquent la position des plus forts changements. D'après Tasker, 2008.

Des phénomènes de même nature sont décrits entre 43,5°N et 48°N dans le golfe de Gascogne (par exemple Quéro *et al.*, 1998, Poulard & Blanchard, 2005 ; Blanchard & Vandermeirsch, 2005), où Hermant *et al.* (2010) ont analysé les différences entre réponses au réchauffement de 20 espèces de poissons plats (période 1987-2006). La distribution des 6 espèces en expansion dans le golfe (dont l'arnoglosse impérial, la sole-perdrix et le céteau) s'étend en moyenne de 8°N à 46°N, celle des 5 espèces qui déclinent (limande, plie et flet notamment) entre 47°N et 58°N. Le déclin de la plie et de la limande n'est pas dû à un déplacement des poissons vers le Nord, mais à la détérioration des conditions de leur développement dans le golfe.

Ces résultats concordent avec ceux des nombreux travaux qui ont mis en évidence de multiples (aux plans des processus et des échelles) relations entre les fluctuations des populations de poisson et les facteurs climatiques (entre autres Cushing, 1982, Lehodey *et al.*, 1997, Klyashtorin, 1998, Finney *et al.*, 2002, Chavez *et al.*, 2003, Lehodey, 2004, Ravier & Fromentin, 2004). À l'évidence, **ces tendances dont le déterminisme est pluricausal ne peuvent pas être attribuées exclusivement au changement climatique, notamment quand la pression exercée par la pêche constitue un facteur confondant.** L'exemple type est celui de la morue atlantique, dont les prises commerciales ont diminué dans quasiment l'ensemble de son aire de répartition au cours des dernières décennies. En mer du Nord, le déclin 1980-2000 de la morue (fig. 30) résulte des effets conjugués de la surexploitation par la pêche et des modifications de l'écosystème dues au changement climatique (séries à long terme 1958-2007, Beaugrand & Kirby, 2010). Il doit être souligné qu'établir de telles conclusions requiert des séries de données pluridécennales d'abondance des espèces. Ainsi observe-t-on *a contrario* qu'en mer du Nord et dans les mers Celtiques ter Hofstede *et al.* (2010) ne

détection pas l'impact de la pêche, sauf à l'ouest de l'Écosse, parce qu'ils n'analysent que le changement en une décennie (1997-2008) de la richesse spécifique des poissons, et qu'au surplus cet indicateur comptabilise de la même manière l'arrivée d'espèces lusitaniennes en expansion et la présence d'espèces boréales en forte régression (Blanchard *et al.*, 2005, Henderson, 2007).

**En Méditerranée, une originalité de l'impact du réchauffement sur la biodiversité marine est due à la proportion relativement élevée d'espèces endémiques d'une part, et d'autre part à l'arrivée d'espèces allochtones au rythme d'une introduction toutes les 4 ou 5 semaines dans les années récentes** (Streftaris *et al.*, 2005). En se limitant aux 664 espèces connues de poissons (dont près de 80 sont endémiques), 127 espèces allochtones se sont établies en Méditerranée depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle, 65 étant arrivées par le canal de Suez (et 62 par le détroit de Gibraltar). Citons parmi d'autres la sériole guinéenne, le pingre brésilien, d'origine atlantique, et le poisson-lapin, l'exocet voilier africain, lessepsiens. On observe que le flux d'immigration d'espèces lessepsiennes (originaires de la mer Rouge et de l'Indo-Pacifique) augmente avec le réchauffement, de même que diminue la latitude moyenne de l'aire de répartition des espèces d'origine atlantique. Alors qu'en Méditerranée la répartition des espèces endémiques est demeurée stable, celle de la plupart des espèces allochtones s'est étendue vers le Nord d'en moyenne 300 km depuis les années 1980. Il s'ensuit que l'aire de recouvrement spatial des deux catégories d'espèces s'est accrue de près de 25% en 20 ans (Ben Rais Lasram & Mouillot, 2009). Ces tendances laissent présager que **le réchauffement de la Méditerranée devrait continuer à attirer des espèces d'affinités « chaudes », entraînant une profonde recomposition des assemblages ichthyologiques.**

### ● **Écophysiologie**

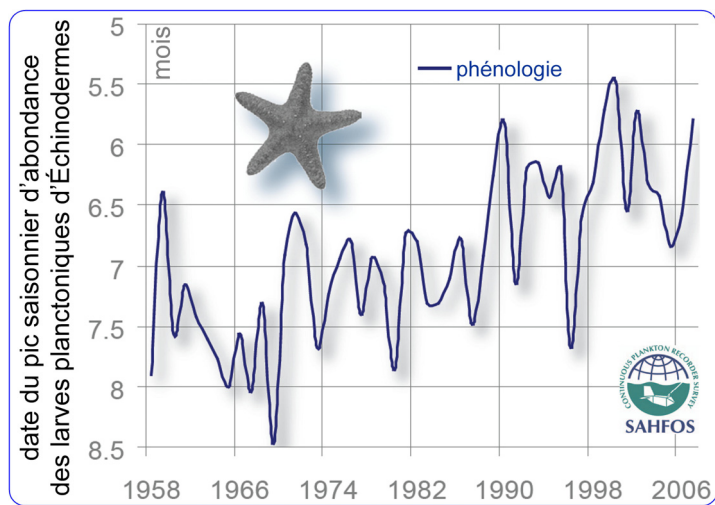
**L'étude de la physiologie des organismes marins (ectothermes tels que poissons, crustacés, mollusques) permet de comprendre les effets du changement climatique sur les populations proches de la « limite chaude » de l'aire de répartition de l'espèce à laquelle elles appartiennent. Les mécanismes mis en évidence sont de nature variée, depuis le remplacement par des populations d'espèces congénériques thermophiles, jusqu'à l'acclimatation ou l'adaptation locale.** Parmi les conclusions qui émergent de la synthèse d'observations et d'études expérimentales (Somero, 2010), retenons que la comparaison entre espèces d'un même genre, et dont les habitats sont distribués suivant un gradient de température, montre que les plus thermophiles d'entre elles sont aussi les plus menacées par le réchauffement –qui rapproche leur environnement thermique du seuil maximum de température qu'elles peuvent tolérer (le dépassement de ce seuil entraîne en général l'arrêt de la fonction cardiaque). Le modèle conceptuel de Kassahn *et al.* (2009) présente une vision d'ensemble des mécanismes de la réponse au stress aux différents niveaux d'organisation biologique (voir aussi Pörtner, 2010). Parallèlement, **on accède à de nouvelles informations de nature éco-éthologique grâce au spectaculaire développement des marques-archives électroniques.** Ainsi une ambitieuse opération de marquage individuel de la morue *Gadus morhua* dans 8 régions de l'Atlantique nord-est (dont la mer du Nord) a-t-elle permis de mesurer dans la durée<sup>3</sup> les conditions thermiques vécues *in situ* par les poissons, ainsi que leurs taux de croissance (Righton *et al.*, 2010). La morue apparaît bien adaptée à une assez large gamme de températures (plus étroite pendant la reproduction), conclusion cohérente avec de récents résultats (cf. § 2.1.2), et aussi avec les données archéologiques qui attestent la pêche de l'espèce dans les eaux danoises pendant l'Âge de la pierre (7000-3900 av. J.-C.), c'est-à-dire à une époque où elles étaient plus chaudes d'environ 2°C (Enghoff *et al.*, 2007).

---

<sup>3</sup> 902 morues marquées ont été recapturées, dont 384 après plus de 90 jours de liberté (moyenne : 251 jours, écart-type : 172 jours). 16 millions de couples (température, profondeur) ont été enregistrés.

## ● Phénologie

L'analyse des séries à long terme (1958-2002) de 66 taxons du plancton de la mer du Nord (Edwards & Richardson, 2004) a révélé les patrons de changement phénologique de 5 groupes fonctionnels (diatomées, dinoflagellés, copépodes, holozooplankton autre que copépodes, méroplancton) répartis dans trois niveaux trophiques (producteurs primaires, secondaires et tertiaires). La figure 31 illustre le phénomène chez les larves planctoniques d'échinodermes (oursins, étoiles de mer). Comparé à la moyenne à long terme, le pic d'abondance de ces larves apparaît 4 à 5 semaines plus tôt pendant la décennie 1990 (sauf en 1997), en étroite corrélation avec l'augmentation de la température des eaux superficielles au centre de la mer du Nord.



**Figure 31.** Exemple de changement en près d'un demi-siècle (1959-2007) de la phénologie du plancton en mer du Nord centrale (55-58°N). L'axe des ordonnées englobe une période de trois mois et demi (du 01.05 au 15.08 de haut en bas). Le maximum d'abondance des larves d'échinodermes (oursins, étoiles de mer) tend à apparaître de plus en plus précocement dans la communauté planctonique (Edwards et al., 2009).

Plus généralement, l'étude d'Edwards & Richardson (*op. cit.*) montre que **l'ensemble de la communauté planctonique répond au changement climatique, mais les réactions varient considérablement selon les groupes fonctionnels et les niveaux trophiques**. Les organismes dont la physiologie de la reproduction et du développement dépend étroitement de la température tendent à « avancer » leur cycle saisonnier (de près de 40 jours pour les stades planctoniques des échinodermes, figure 31). En majorité, les dinoflagellés sont en avance (de plus de 3 semaines pour les genres *Ceratium*, *Protoperidium* et *Dinophysis*). Quant aux diatomées, plus dépendantes de l'énergie lumineuse (intensité et photopériode), elles conservent en moyenne –mais avec une forte variabilité– les dates d'apparition du *bloom* printanier (début du cycle annuel de production pélagique) et du *bloom* automnal. Ces résultats ont été récemment intégrés dans une méta-analyse de l'ensemble des changements phénologiques observés de 1976 à 2005 dans les écosystèmes marins, dulcicoles et terrestres<sup>4</sup> du Royaume Uni (Thackeray *et al.*, 2010), période pendant laquelle les trois milieux ont connu la même tendance au réchauffement. Chez les trois groupes fonctionnels considérés (producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires), les événements biologiques saisonniers ont en moyenne avancé d'une douzaine de jours en 30 ans, tendance commune aux trois types de milieux, mais assortie d'une forte variabilité entre groupes taxinomiques. Parmi les résultats de Thackeray *et al.* (*op. cit.*), il convient de retenir qu'aussi bien en domaine marin que continental, l'avancée est moindre chez les consommateurs secondaires que chez les producteurs et consommateurs primaires, soulignant que tous les types d'écosystèmes sont confrontés au **risque de désynchronisation des interactions biologiques**.

<sup>4</sup> 726 taxons, 25 532 taux de changement phénologique.

## 2.1.2. Signatures moléculaires et génétiques de l'adaptation

Grâce aux progrès des approches moléculaire et génétique, l'identification de la structure des populations marines éclaire désormais plusieurs aspects de leur dynamique spatio-temporelle. Par delà le *DNA barcoding* aujourd'hui réalisé pour environ 10% des 230 000 espèces connues de métazoaires marins –il en resterait un million à découvrir (Bucklin *et al.*, 2011)–, quelques espèces seulement ont été l'objet de substantiels travaux depuis trois à quatre décennies. La morue atlantique *G. morhua* fait à cet égard figure d'espèce canonique. Les marqueurs moléculaires ont entre autres permis de préciser ses migrations (y compris le *natal homing*, retour aux lieux de naissance) et sa dispersion larvaire, éléments-clés de la connectivité de ses populations (Hauser & Carvalho, 2008). Utilisés conjointement avec les marques-archives électroniques et l'analyse des pièces calcifiées, comme la microchimie des otolithes (Fromentin *et al.*, 2009), ces méthodes sont d'autant plus prometteuses qu'elles progressent de concert avec la modélisation à haute résolution de la dynamique de l'océan.

Au sein des populations d'une même espèce, la connaissance des mécanismes d'acclimatation (polymorphisme génétique et sélection des phénotypes dans différents habitats) et –à plus long terme– d'adaptation (différences génétiquement fixées de traits tels que la thermotolérance) doit être approfondie, car la future séparation entre gagnants et perdants dépendra en grande partie de ces processus (Somero, 2010). **Des variations adaptatives des propriétés structurales et fonctionnelles des protéines ont été mises en évidence.** Par exemple, Andersen *et al.* (2009) ont montré qu'en Atlantique nord-est la distribution allélique du polymorphisme de l'hémoglobine de la morue *G. morhua* répond à la variété des conditions de température et d'oxygénation de son habitat (le polymorphisme du gène  $\beta_1$  influe sur la capacité de liaison de l'hémoglobine avec l'oxygène). Au sein d'un même genre, Dong & Somero (2009) ont établi qu'il existe chez deux patelles du genre *Lottia* (distribuées suivant un gradient de température) une différence de stabilité thermique entre deux orthologues d'une enzyme déshydrogénase.

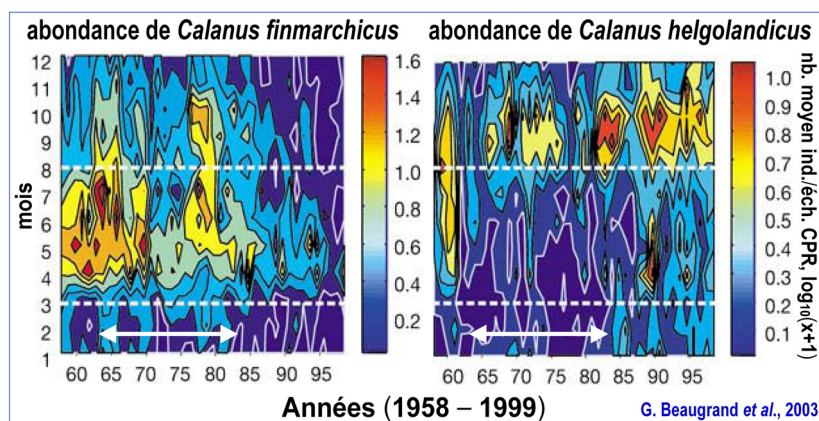
Au-delà de l'analyse gène par gène, la métagénomique (ou génomique environnementale) vise à identifier la variabilité des génomes des communautés vivantes naturelles, spécialement pour comprendre la signification fonctionnelle de la biodiversité intra- et interspécifique. Appliquée aux microbes marins, la métagénomique renseigne sur des gènes qui, par exemple, contrôlent des fonctions-clés des producteurs primaires (telles que métabolisme du carbone et de l'azote), déterminantes pour la dynamique biogéochimique de l'océan (cf. entre autres Bowler *et al.*, 2010, Coleman & Chisholm, 2010). **L'identification des gènes de l'adaptation fait appel aux nouveaux outils de la génomique des populations** (Stapley *et al.*, 2010, Gilbert & Dupont, 2011). Bradbury *et al.* (2010) ont ainsi montré, en mettant en évidence la variation clinale d'une quarantaine de locus associés à la pression de sélection du gradient de température des eaux orientales et occidentales de l'Atlantique nord, que la morue *G. morhua* est localement adaptée aux régimes thermiques des différents habitats dans son aire de répartition géographique.

## 2.1.3. Fonctionnement des écosystèmes

La phénologie du phytoplancton joue un rôle essentiel dans l'écosystème marin. À l'aide d'une méta-analyse des séries temporelles (1958-2002) des trois premiers niveaux trophiques de la communauté pélagique des eaux atlantiques européennes, Richardson & Schoeman (2004) ont conclu au contrôle *bottom-up* du phytoplancton sur les copépodes herbivores, et des seconds sur le zooplancton carnivore. Plus récemment, la synchronisation par le phytoplancton du cycle reproductif de la crevette nordique *Pandalus borealis*, répartie de 40°N à 80°N en Atlantique, a été mise en évidence par Koeller *et al.* (2009). Alors que la durée du

développement des œufs de *P. borealis* varie de 6 à 10 mois en fonction de la température aux profondeurs auxquelles vivent les crevettes adultes (200 à 500 m), ces œufs éclosent en moyenne quelques jours avant le maximum du *bloom* phytoplanctonique. Pour Koeller *et al.* (*op. cit.*), la coïncidence de l'éclosion avec l'apparition de conditions favorables au développement larvaire de *P. borealis* résulte de l'évolution de l'espèce qui s'est adaptée aux dynamiques régionales de ses habitats.

**Il est difficile d'inférer les désynchronisations qui résulteront de la variété des réponses des organismes d'une même communauté au changement climatique.** La figure 32 (Beaugrand *et al.*, 2003) montre un exemple classique de perturbation des réseaux trophiques. Il s'agit du *mismatch* (Cushing, 1990) entre un prédateur (la larve de morue) et une proie (un Copépode calanoïde) en mer du Nord. L'analyse des changements de la communauté planctonique (période 1958-1999, données du CPR) révèle qu'à la période 1964-1983 –dite « explosion des gadidés » en mer du Nord– ont succédé des conditions environnementales défavorables. Les proies des larves de morue se sont raréfiées (diminution de la taille des Copépodes calanoïdes à partir du début des années 1980, remplacement de *Calanus finmarchicus* par *C. helgolandicus*, apparition des *Calanus* en fin d'automne plutôt qu'au printemps, figure 32). L'augmentation de la mortalité des stades larvaires et juvéniles, et aussi la surexploitation, ont conjointement entraîné l'effondrement du stock de morue de mer du Nord. Depuis une décennie, malgré la tendance décroissante de la mortalité due à la pêche, ce stock ne s'est pas reconstitué (Mieszkowska *et al.*, 2009), et sa biomasse est en 2010 inférieure au cinquième de ce qu'elle était en 1970<sup>5</sup>.



**Figure 32.** *Calanus helgolandicus* remplace *C. finmarchicus* en mer du Nord. Variabilité mensuelle et à long terme (1958-1999) du nombre moyen d'individus de chaque espèce (échelle de couleurs) par échantillon CPR. Lignes horizontales (pointillées) : mois de mars à août, les larves et juvéniles de morue se nourrissent de *Calanus*. Double flèche blanche : années de l'explosion des gadidés en mer du Nord (Beaugrand *et al.*, 2003).

Plusieurs effets –directs ou indirects– de la variabilité du climat sur la biodiversité, la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins sont désormais reconnus. À l'ensemble des réponses (physiologiques, écologiques, etc.) propres à chaque espèce correspond un potentiel de recomposition des communautés, processus à même de perturber les interactions biologiques, par exemple trophiques (Lindley & Kirby, 2010). Ce phénomène s'est produit dans plusieurs écosystèmes marins, entraînant un soudain changement de leur état (la soudaineté est relative à la durée de génération des prédateurs supérieurs atteints par l'événement). Les auteurs anglo-saxons le nomment *ecosystem shift* (ou *ecosystem regime shift*). **Un exemple bien étayé par l'analyse de séries temporelles de plusieurs descripteurs biologiques et par l'identification de modifications conjointes de l'environnement météo-océanique est le changement d'état de l'écosystème en mer du Nord dans les années 1980** (Beaugrand, 2004, Beaugrand *et al.*, 2008, Llope *et al.*, 2009). Dans le sud de la mer du Nord par exemple, Schlüter *et al.* (2010) ont établi que la relation prédateur-proie entre deux espèces du plancton gélatineux (*Beroe gracilis*, prédateur, et *Pleurobrachia pilleus*, proie) a changé depuis 1987, suite aux modifications de leur phénologie.

<sup>5</sup> <http://www.ices.dk/advice/icesadvice.asp> ; ICES advice 2010, Book 6, North Sea, Cod in Subarea IV, Division VIIId and IIIa.

De Young *et al.* (2004) proposent une définition pragmatique : le changement d'état est une profonde restructuration de l'écosystème, qui persiste pendant une durée suffisante pour qu'un nouvel état de quasi-équilibre dynamique soit observable. Le moteur de ce basculement est extérieur à la composante biologique de l'écosystème. Il est en général de nature physique (couplage océan-atmosphère), et il peut être combiné aux pressions d'origine anthropique (comme une surexploitation par la pêche). Les phénomènes sous-jacents demeurent cependant mal connus, et les changements de régime ont pour la plupart été identifiés plusieurs années après s'être produits. À cet égard, Beaugrand *et al.* (2008) avancent l'hypothèse suivante : le déplacement des isothermes de surface 9-10°C, concomitant du réchauffement de l'Atlantique nord, serait l'indicateur d'un seuil dont le franchissement pourrait entraîner d'importants changements écologiques.

## 2.2. Impacts attendus

### *Futurs changements physico-chimiques des eaux marines*

La moyenne annuelle de la température en Europe augmentera vraisemblablement plus que la moyenne mondiale, avec un réchauffement plus sensible l'hiver en Europe du Nord (et l'été en Méditerranée, Somot *et al.*, 2008). **Une part des incertitudes est liée à l'évolution de la convection et de la circulation thermohaline en Atlantique nord** (*Atlantic Meridional Overturning Circulation*, AMOC), à laquelle le Nord-Ouest de l'Europe doit la relative douceur de son climat (Christensen *et al.*, 2007). Les prévisions demeurent cependant très difficiles, notamment à cause de la dynamique complexe et de la très forte variabilité naturelle de l'AMOC (Cunningham *et al.*, 2007), et aussi parce que les modèles négligent en général le flux d'eau résultant la fonte de la calotte groenlandaise.

Dans tous les scénarios envisagés par le GIEC, la pression partielle du CO<sub>2</sub> atmosphérique continuera de croître, et elle atteindrait 700 ppm (scénario A1B) à plus de 900 ppm (scénario A1FI) d'ici à 2100. Si les émissions se poursuivaient au taux actuel, le pH moyen des eaux marines superficielles atteindrait 7,7 d'ici à la fin du XXI<sup>e</sup> siècle (la concentration en ions H<sup>+</sup> serait multipliée par 2,5). L'analyse isotopique de foraminifères fossiles révèle que la future baisse du pH serait trois fois plus grande que les perturbations enregistrées pendant les cycles glaciaire-interglaciaire des deux derniers millions d'années, et qu'elle se produirait en un temps beaucoup plus court (Pelejero *et al.*, 2010). Au fur et à mesure que le pH décroît, la concentration en ions carbonate CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> diminue (on dit que le degré de saturation de l'eau de mer en carbonates  $\Omega$  diminue). Aujourd'hui, les eaux océaniques superficielles sont sursaturées en carbonates ( $\Omega > 1$ ), conditions qui favorisent la précipitation du CaCO<sub>3</sub> en différentes structures cristallines (dont la solubilité augmente quand la pression croît et quand la température diminue : calcite, aragonite et calcite magnésienne, dans l'ordre croissant de solubilité). **L'acidification entraînera la remontée de « l'horizon de saturation des carbonates » (la profondeur à laquelle  $\Omega = 1$ , et au dessous de laquelle l'eau de mer devient corrosive pour le CaCO<sub>3</sub>). Dans les prochaines décennies, L'horizon de saturation de l'aragonite atteindra la surface de l'océan** (Orr *et al.*, 2005 ; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007 ; Martin *et al.*, 2008).

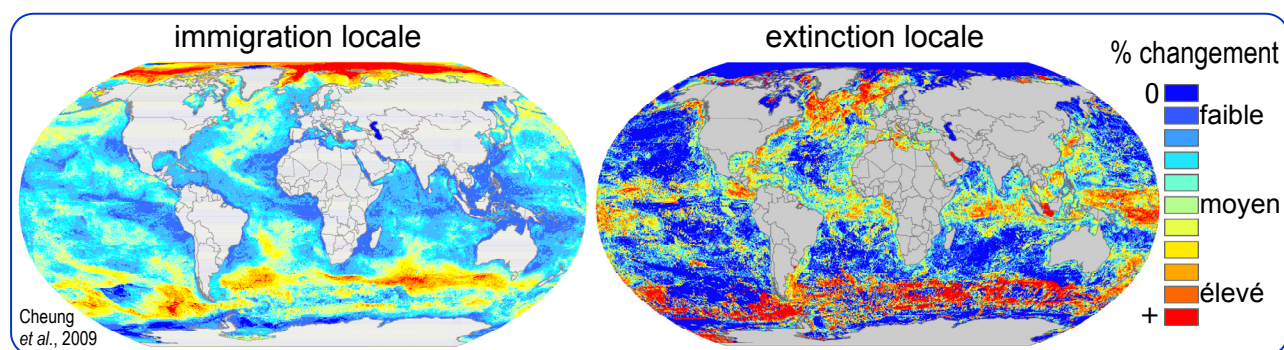
Plusieurs rétroactions contribuent à la complexité de la dynamique couplée du réchauffement et de l'acidification de l'océan mondial (Riebesell *et al.*, 2009). Elles découlent de processus physico-chimiques (exemples ci-dessous), en général associés à des processus biologiques (exemples plus loin). À cet égard, il convient d'insister sur le fait que les progrès de la compréhension des effets du changement climatique sur la composante écologique de la biodiversité dépendent étroitement de l'amélioration de la connaissance des couplages entre processus physiques et biologiques, en particulier ceux associés à la dynamique méso-échelle de l'océan.

Le réchauffement superficiel de l’océan rétroagit sur la pression partielle du CO<sub>2</sub> atmosphérique en affaiblissant la pompe de solubilité car l’élévation de température diminue la solubilité du CO<sub>2</sub>, mais surtout parce que le réchauffement aux hautes latitudes de l’hémisphère nord pourrait ralentir la cellule méridienne de retournement (*Atlantic MOC*). D’ici à la fin du XXI<sup>e</sup> siècle, la quantité de carbone piégé par l’océan serait alors réduite de plusieurs dizaines de gigatonnes, estimation par ailleurs entachée par les incertitudes afférentes au rôle de puits de carbone de l’océan Austral. De plus, l’augmentation de la pression partielle du CO<sub>2</sub> atmosphérique diminue la concentration en ions carbonate CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> dans les eaux de surface. L’effet rétroactif est un moindre « pouvoir tampon » de l’océan vis-à-vis de l’excès de CO<sub>2</sub>. **À la fin du XXI<sup>e</sup> siècle, la capacité moyenne de l’eau de mer à piéger le CO<sub>2</sub> atmosphérique pourrait être inférieure au tiers de ce qu’elle était en 1750.**

## 2.2.1. Espèces, populations et communautés

### ● *Changements d’abondance et de distribution*

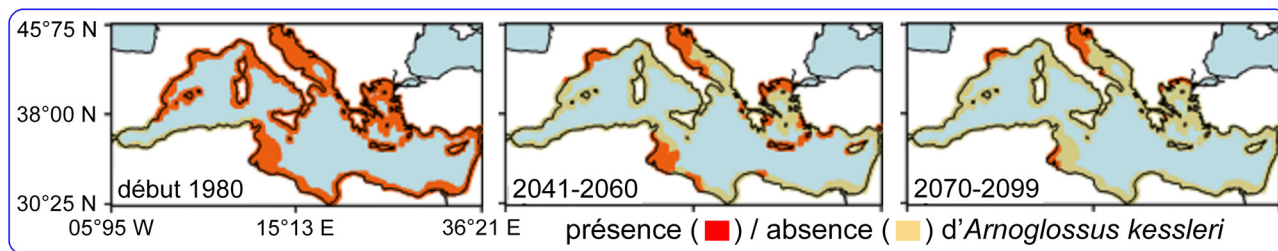
À l’échelle de l’océan mondial, Cheung *et al.* (2008a,b, 2009) ont esquissé une projection des effets du changement climatique sur l’organisation spatiale de la richesse spécifique de 1066 espèces de poissons et invertébrés marins. Les auteurs identifient les régions océaniques potentiellement les plus impactées à l’horizon 2050 en calculant la fréquence moyenne des événements locaux d’immigration et d’extinction pendant la période 2040-2060, et en la rapportant à la richesse spécifique moyenne de la période 2001-2005 (changements exprimés en %, figure 33). Les conditions de milieu modélisées déterminent les taux de croissance des populations des 1066 espèces. Les projections intègrent ainsi la dynamique des populations dans des modèles d’enveloppes bioclimatiques pour différents scénarios d’émission de gaz à effet de serre (ici le scénario A1B). Il s’agit d’une approche simplificatrice car, en l’état actuel, les modèles d’enveloppes bioclimatiques ne prennent pas en compte les interactions biologiques (prédateur-proie, par exemple).



**Figure 33.** Projection quantitative à l’horizon 2050 de l’impact structurel global du changement climatique sur la biodiversité marine. Les changements de fréquence des phénomènes d’immigration locale (une espèce apparaît dans une région où elle n’était auparavant pas observée) et d’extinction locale (une espèce disparaît d’une région donnée, mais subsiste ailleurs) sont cartographiés pour 836 espèces de poissons et 230 espèces d’invertébrés marins. L’échelle de couleur indique le pourcentage de changement par maille du modèle (à gauche par exemple, de la fréquence moyenne de l’immigration locale pendant la période 2040-2060, rapportée à la richesse spécifique de la période 2001-2005). Les catégories faible-moyen-élevé correspondent à (0-15%), (60-90%), (280-400%) pour l’immigration locale, et à (0-0,05%), (2,5-3,5%), (8-12%) pour l’extinction locale. Le taux de turn-over local (bilan immigration vs. extinction par maille), non représenté ici, est en général dominé par l’immigration. (Cheung *et al.*, 2009).

**Les maxima prévus de la fréquence de l’immigration locale se situent sous les hautes latitudes de l’Arctique (> 60°N) et de l’océan Austral (40°S-60°S).** Les extinctions locales seraient plus fréquentes en zone tropicale, dans l’océan Austral, dans l’Atlantique nord, le Pacifique nord-est et dans les mers semi-fermées (Méditerranée –cf. Bianchi, 2007–, mer rouge, golfe Persique). Globalement, l’immigration locale moyenne (resp. l’extinction) simulée à l’horizon 2040-2060 représente 55% (resp. 3%) de la richesse spécifique moyenne de la période 2001-2005. L’estimation médiane du déplacement vers les pôles des 209 espèces pélagiques (environ 600 km en 50 ans, scénario A1B) est trois fois plus élevée que celle des 857 espèces démersales (vitesse de ces déplacements latitudinaux cartographiée à la fig. 4 de Pereira *et al.*, 2010).

Globalement, ces projections sont incertaines, fondées sur des hypothèses et approximations qui, pour être relaxées, nécessiteront d’approfondir la connaissance de la répartition actuelle des espèces, de leurs affinités pour les différents types d’habitat, de leur plasticité phénotypique et/ou potentiel d’évolution génétique, de la structure et de la dynamique spatiales des populations, de la réponse des communautés aux effets synergiques du climat et des pressions anthropiques. Conditionnellement à ces fortes limitations, et compte tenu du fait que les 1066 espèces considérées *supra* ont représenté 70% du volume déclaré des prises mondiales de la pêche en 2000-2004, Cheung *et al.* (2010) ont esquissé des projections à l’horizon 2055 de la redistribution géographique des zones de capture potentiellement les plus riches. À l’échelle de l’Atlantique nord, Lenoir *et al.* (2011) ont appliqué un modèle probabiliste de niche écologique à 8 espèces de poissons exploités pour estimer les variations de leurs habitats potentiels entre les décennies 1960 et 2090. La superficie de celui de l’anchois augmenterait, mais elle diminuerait chez des espèces subarctiques comme le lieu noir ou l’églefin.



**Figure 34.** Distribution observée (à gauche) de la fausse limande de Kessler (*A. kessleri*), poisson endémique de la Méditerranée. Au milieu et à droite : rétrécissement et fragmentation au cours du XXI<sup>e</sup> siècle de l’habitat potentiel de l’espèce, délimité d’après des conditions de température simulées (Ben Rais Lasram *et al.*, 2010).

À l’échelle de la Méditerranée, Ben Rais Lasram *et al.* (2010) ont simulé les changements de la température des eaux superficielles (SST) pour cartographier l’évolution jusqu’à la fin du XXI<sup>e</sup> siècle des habitats potentiels de 75 espèces endémiques de poissons, en quasi-totalité côtières (la cartographie est donc limitée au plateau continental, cf. figure 34). Dans le scénario A2 du GIEC, la SST en 2070-2099 aura en moyenne augmenté de 3,1°C en Méditerranée. Les seules « enclaves fraîches » seront alors le golfe du Lion et le nord de l’Adriatique, avec une SST moyenne de 18°C. À titre d’exemple, la figure 34 illustre la disparition progressive de 90% des habitats favorables à la fausse limande de Kessler (*Arnoglossus kessleri*), aujourd’hui répandue dans l’ensemble du bassin, sauf en mer d’Alboran. L’habitat de 50 espèces de poissons endémiques sera réduit à la fin du siècle, plus fragmenté pour 23 d’entre elles, et 14 autres disparaîtront vraisemblablement. L’habitat potentiel devrait s’étendre pour seulement 25 des 75 espèces considérées, par exemple pour la sole égyptienne qui pourrait occuper tout le pourtour méditerranéen à la fin du siècle. **Globalement, les assemblages des poissons endémiques de la Méditerranée seront alors complètement différents de ceux des années 1980.**



Au plan des usages de la biodiversité marine, l'intérêt accordé aux changements futurs de la répartition géographique des poissons tient à ce que nombre d'entre eux sont exploités par la pêche. Selon les déclarations officielles (inférieures d'environ 30% à la réalité), les pêches maritimes mondiales ont en 2008 débarqué 67 millions de tonnes (Mt) de poissons, 7 Mt de mollusques (dont 4Mt de calmars) et 5 Mt de crustacés (FAO, 2010). Les prises déclarées de l'Union européenne (UE-27) ont atteint 5,1 Mt (pêchées à 80% en Atlantique nord-est et en Méditerranée). Les 460 000 tonnes déclarées par les armements français proviennent principalement des eaux européennes. En volume, l'UE-27 est le 3<sup>ème</sup> pêcheur mondial (1<sup>er</sup> RP Chine, 2<sup>ème</sup> Pérou), enjeu qui a conduit le CIEM à établir un bilan de la connaissance des effets présents et à venir du changement climatique sur les ressources halieutiques de l'Atlantique nord-est (Rijnsdorp *et al.*, 2010). Les principaux facteurs (agissant en synergie) devant être considérés sont d'ordre physico-chimique (température, pH), comportemental (capacités migratoires), démographique (croissance, mortalité, structure et dynamique spatiales), écosystémique (productivité, interactions biotiques, habitats) et anthropique (exploitation par la pêche et autres pressions). De nombreux travaux attestent l'amplification par la pêche des effets du changement climatique.

### 2.2.2. Adaptation génétique

Pour inférer les modifications du génome en réponse aux changements environnementaux, il peut être utile d'observer son évolution au fur et à mesure de la colonisation de nouveaux milieux par une espèce envahissante. Concernant par exemple l'huître creuse *Crassostrea gigas*, originaire du Japon et introduite en Europe dans les années 1970, des résultats préliminaires ont été récemment exposés sur ce sujet par Rohfritsch *et al.* (2010). L'espèce est aujourd'hui répandue de la Méditerranée jusqu'à la latitude 60°N en Scandinavie, et la question de son adaptation locale a été soulevée. L'analyse de plusieurs centaines de locus polymorphes<sup>6</sup> ('*genome scan*') a conduit à distinguer deux groupes qui se séparent au niveau du Danemark, le plus septentrional pouvant résulter d'une dérive génétique. Ces premiers résultats font actuellement l'objet d'analyses complémentaires (Rohfritsch *et al.*, *op. cit.*).

### 2.2.3. Fonctionnement des écosystèmes

**Prévoir les réponses possibles de la biodiversité marine aux changements de son environnement physico-chimique demeure un véritable défi scientifique.** En se limitant aux impacts du changement climatique sur la biodiversité marine, et abstraction faite de la rétroaction de celle-ci sur celui-là, il est en effet nécessaire de prendre en compte les principaux facteurs simultanément à l'œuvre dans le monde réel, c'est-à-dire intégrer les synergies entre dynamique des eaux superficielles, accroissement de température et de concentration en CO<sub>2</sub>, diminution de concentration en O<sub>2</sub>, sans oublier les interactions avec les autres pressions anthropiques.

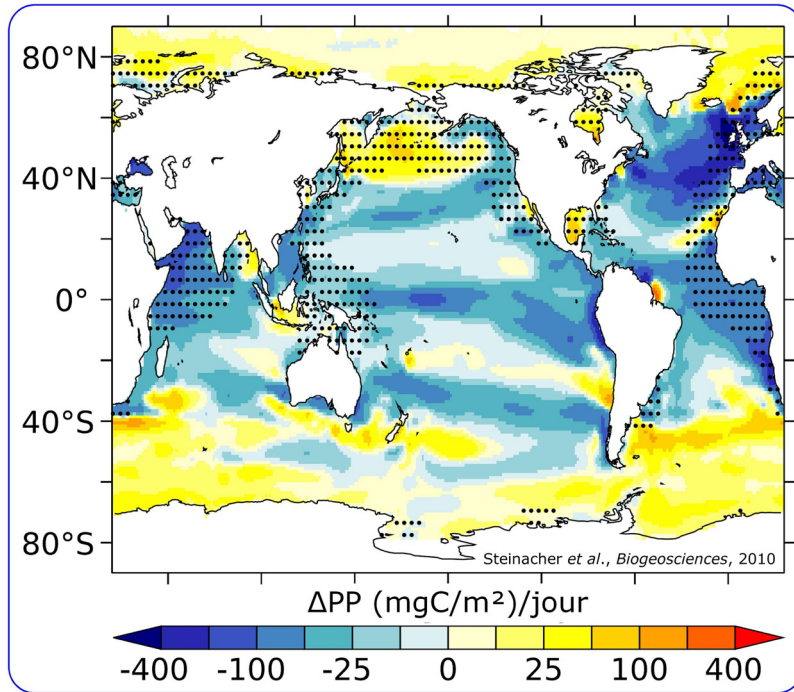
#### ● *Les producteurs primaires phytoplanctoniques*

Le phytoplancton marin, « moteur » de la pompe biologique, est **un ensemble diversifié d'organismes responsable d'environ la moitié de la production primaire de la biosphère, et source de 99% de la matière organique utilisée dans les réseaux trophiques marins.** De nombreuses micro-algues compensent par des mécanismes complexes de concentration du CO<sub>2</sub> la faible affinité de la RubisCO<sup>7</sup> pour ce substrat

<sup>6</sup> locus polymorphe : position sur le chromosome de formes allèles d'un même gène.

<sup>7</sup> ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygénase, première enzyme de carboxylation dans le processus de photosynthèse.

(Reinfelder, 2011). Par conséquent l'impact direct d'un accroissement de la concentration en CO<sub>2</sub> sur la photosynthèse des diatomées marines serait vraisemblablement limité, voire favoriserait la productivité des cyanobactéries fixatrices d'azote (comme celles du genre *Trichodesmium*). Parmi le petit nombre d'espèces de coccolithophoridés étudiées, certaines pourraient parfois bénéficier d'un accroissement du CO<sub>2</sub> atmosphérique (Rost *et al.*, 2008), mais les réponses observées apparaissent globalement incohérentes (Ridgwell *et al.*, 2009).



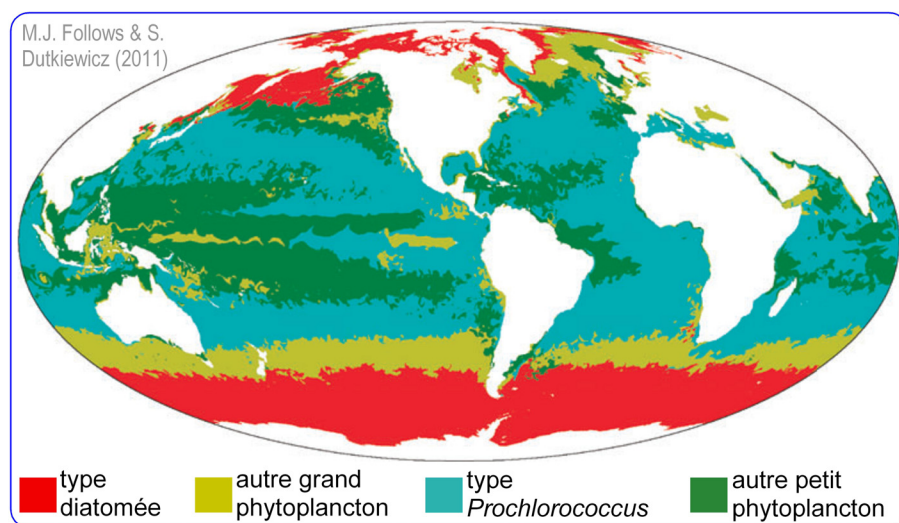
**Figure 35.** Projection (scénario A2) des changements de la production primaire phytoplanctonique à la fin du XXI<sup>e</sup> siècle. Échelle de couleur : différence entre les moyennes décennales 2090-2099 et 1860-1869 de la production primaire journalière intégrée sur la verticale ( $\Delta PP$  en mg de carbone par m<sup>2</sup> et par jour).

La carte combine les résultats de 4 modèles de circulation couplée océan-atmosphère incluant la simulation du cycle du carbone. Les zones où la capacité des modèles à reproduire les observations est faible sont repérées par des points noirs (Steinacher *et al.*, 2010).

La pompe biologique subira de nombreuses rétroactions, dont l'effet résultant est aujourd'hui très difficile à inférer. **Des températures de surface en moyenne plus élevées soumettront le phytoplancton aux effets antagonistes du réchauffement (une stratification thermique renforcée tend à le confiner dans les eaux superficielles où il bénéficie d'un maximum d'énergie lumineuse, mais elle tend aussi, en diminuant le mélange vertical, à réduire l'apport de nutriments).** La réponse varierait suivant les provinces biogéographiques, entraînant une possible diminution (resp. augmentation) de productivité sous les tropiques et les moyennes (resp. hautes) latitudes (Doney, 2006). Sans perdre de vue les incertitudes attachées à l'estimation par satellite de la concentration en chlorophylle (Dierssen, 2010), rappelons que Behrenfeld *et al.* (2006) ont analysé une décennie (1997-2006) d'enregistrements synoptiques de la couleur de 74% de la surface de l'océan (satellite SeaWiFS), et établi une relation inverse entre la variation de la production primaire nette et celle de la température de surface. Ce résultat converge avec les récentes simulations (figure 35) de Steinacher *et al.* (2010), qui suggèrent que **la production primaire phytoplanctonique diminuerait globalement de 2% à 20% entre l'ère préindustrielle et la fin du XXI<sup>e</sup> siècle.** De plus, l'augmentation de la part recyclée de la production réduirait le flux de matière organique particulaire exportée vers les réseaux trophiques.

### ● *Par-delà les changements quantitatifs*

Dans les eaux superficielles plus chaudes et plus stratifiées de l’océan, la diminution de l’apport de sels nutritifs pourrait entraîner une recomposition de la communauté phytoplanctonique. Il s’établirait une dominance sur les diatomées d’organismes unicellulaires de petite taille (flagellés, cyanobactéries), le microzooplancton se développerait, et le nombre de niveaux trophiques augmenterait. La faible efficacité de transfert entre ces derniers, combinée à l’accroissement des pertes par respiration dues au réchauffement, diminuerait le flux de matière organique disponible pour les niveaux supérieurs (par exemple les poissons prédateurs). *In fine*, l’écosystème pélagique basculerait vers un état alternatif. Il serait moins productif, notamment en ressources vivantes exploitées pour la consommation humaine (poissons, mollusques, crustacés), et exporterait moins de matière organique vers le domaine abyssal, entraînant des modifications des peuplements benthiques profonds (Smith *et al.*, 2008). Il a aussi été suggéré que les synergies entre changement climatique, pressions anthropiques –comme la surexploitation des poissons planctonophages (hareng, sprat, sardine, etc.)– et rétroactions dans les réseaux trophiques, **pourraient favoriser le remplacement des prédateurs supérieurs par des méduses**, non seulement en domaine hauturier mais aussi dans les zones côtières eutrophisées (Richardson *et al.*, 2009).



**Figure 36.** Biogéographie émergente de la dynamique simulée de 78 types physiologiquement distincts de phytoplancton dans un modèle à haute résolution de la circulation océanique.

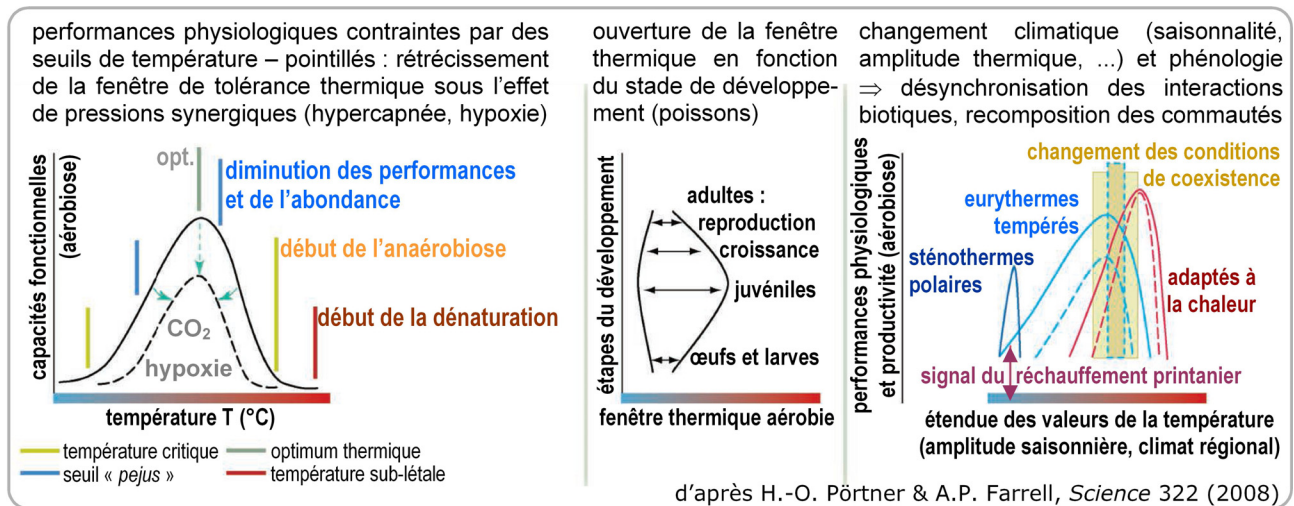
Dominance annuelle moyenne (en biomasse) de 4 groupes fonctionnels du phytoplancton, chacun composé de plusieurs types d’affinités différentes pour la température, la lumière et les nutriments.

(Follows & Dutkiewicz, 2011)

Dans les prochaines années, ces projections bénéficieront des **avancées de la modélisation combinée des processus écologiques et biogéochimiques, couplée à la modélisation de la circulation océanique** (figure 36). L’objectif est d’explorer la complexité et la biodiversité fonctionnelle des microbes planctoniques marins (en majorité autotrophes) tout en s’appuyant sur les résultats de la métagénomique. Une synthèse de la démarche est exposée par Follows & Dutkiewicz (2011), qui présentent des résultats d’une **nouvelle génération de modèles « diversité-orientés »**. Ces modèles simulent l’auto-organisation –dans divers environnements– de grands ensembles d’espèces auxquelles sont aléatoirement attribués des traits fonctionnels distincts. La simulation de la sélection de ces traits dans le milieu océanique produit une répartition globale de types d’organismes dominants, cohérente avec la biogéographie connue des grands groupes fonctionnels du phytoplancton (figure 36).

● **Effets des changements de température, de pH et de concentration en oxygène sur la physiologie des poissons et invertébrés marins**

La sensibilité de la biocalcification à l’acidification de l’océan a été l’objet de nombreux travaux chez les poissons et invertébrés marins (Doney *et al.*, 2009). Les fonctions de la calcification sont variées, entre autres stabiliser l’architecture corporelle, protéger contre les prédateurs ou encore –chez les coraux– construire des récifs et des habitats. Le degré de saturation de l’eau de mer en carbonates  $\Omega$  est habituellement présenté comme le facteur qui conditionne le taux de calcification, mais la biominéralisation s’effectue rarement au contact de l’eau de mer. Différents épithéliums (par exemple de la branchie, de l’intestin) séparent l’eau de mer du liquide corporel extracellulaire (par exemple le sang, l’hémolymphe) qui irrigue les cellules de l’organisme. Les ionocytes<sup>8</sup> épithéliaux abritent un dispositif d’échanges d’ions qui régule l’effet des variations du pH sur l’équilibre acide-base du liquide extracellulaire, et qui maintient – entre certaines limites, figure 37– un milieu favorable à la biominéralisation.



**Figure 37.** *Modèle conceptuel des effets synergiques des contraintes exercées sur les performances physiologiques des poissons et invertébrés marins. À gauche, fenêtre de tolérance thermique d’un animal aquatique, centrée sur l’optimum des performances fonctionnelles en conditions aérobies (optimum déterminé par l’efficacité avec laquelle les tissus de l’organisme sont approvisionnés en oxygène). L’animal vit dans un intervalle de température limité par un ensemble de seuils de viabilité de processus moléculaires, cellulaires et systémiques. Différents seuils sont franchis sous l’effet du changement climatique, entraînant la dégradation des performances de croissance, de reproduction, etc. Au delà de la température critique commence la survie en anaérobiose (utilisée par les invertébrés des habitats intertidaux soumis à des conditions très variables). Courbe pointillée : les effets conjugués de l’augmentation de p(CO<sub>2</sub>) et de l’hypoxie diminuent les performances et rétrécissent la largeur de la fenêtre. Au centre : ouverture de la fenêtre au cours du développement ontogénique. À droite : schéma théorique de fenêtres d’organismes de thermotolérances différentes, et dont les aires de répartition géographique se recouvrent en partie. Le réchauffement modifie la phénologie. Le changement des conditions de coexistence au sein de l’écosystème est accentué par l’acidification et l’hypoxie, qui rétrécissent les fenêtres (pointillés). Source : Pörtner & Farrell (2008).*

<sup>8</sup> les ionocytes, par exemple ceux de l’épithélium branchial des poissons, sont des cellules spécialisées qui, par divers mécanismes d’échanges avec le milieu ambiant (cf. Perry & Gilmour, 2006), contribuent à la stabilité de la composition chimique des liquides corporels extracellulaires (tels que le sang).

Alors que les épithéliums régulateurs du pH du liquide extracellulaire des poissons et des invertébrés marins réagissent à l'acidification de façon globalement semblable, les organismes possèdent des sensibilités très différentes. **La sensibilité au CO<sub>2</sub> est plus forte chez les invertébrés les moins évolués (oursins, coraux, mollusques bivalves, etc.),** non parce que ces organismes sont calcifiés, mais parce qu'ils sont sessiles, hypométaboliques, et qu'ils ne contrôlent que faiblement leur pH extracellulaire. **Les phénotypes de métabolisme élevé (poissons les plus évolués, mollusques céphalopodes tels que les calmars, nombreuses espèces de crabes) sont au contraire peu sensibles,** car ils disposent d'efficaces mécanismes de transport d'oxygène et de CO<sub>2</sub> pour soutenir leur locomotion active. À cet égard, **la méconnaissance de la tolérance à l'excès de CO<sub>2</sub> des stades précoces du développement (gamètes, œufs, larves) de nombreux ectothermes marins est aujourd'hui un sujet de forte préoccupation.** (Pörtner, 2008, Melzner *et al.*, 2009 ; Talmage & Gobler, 2009, 2010). Globalement, les différences de *fitness* entre espèces compétitrices pourraient entraîner de profondes modifications des composantes de la biodiversité, jusqu'à une restructuration des écosystèmes marins (figure 37). Les conséquences de ces futurs changements sont aujourd'hui inconnues.

## Messages-clés

En Atlantique nord, la dynamique des échanges de masse et de chaleur entre les régions subarctiques et les zones tempérées et subtropicales détermine le climat des éco-régions marines de la France métropolitaine. On commence à appréhender la complexité et la très forte variabilité de la cellule méridienne de retournement nord-atlantique (transformation sous les hautes latitudes du flux sud-nord d'eaux chaudes superficielles en un flux nord-sud d'eaux profondes refroidies), qui interagit aujourd'hui avec deux grands phénomènes : la régression de la banquise arctique, et l'accélération de la fonte de la calotte glaciaire groenlandaise.

Dans la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle, l'océan mondial a stocké plus de 90% de l'augmentation de chaleur reçue par la Terre, entraînant le réchauffement global des eaux marines superficielles. Ce réchauffement est maximum en Atlantique nord. Au cours des trois dernières décennies, la température moyenne des eaux superficielles des éco-régions marines de la France métropolitaine a augmenté de plus de 1°C.

L'analyse des séries d'observations pluridécennales (phyto- et zooplancton, divers invertébrés, poissons) a révélé des changements principalement attribuables à la variabilité climatique : déplacement vers le Nord et/ou en profondeur de la limite de l'aire de répartition de nombreuses espèces, décalages phénologiques (événements en moyenne plus précoces) entraînant des désynchronisations (*mismatch* trophique, par exemple), adaptations locales. Le climat agit en synergie avec les multiples pressions, notamment anthropiques, exercées sur la biodiversité marine. Dans les années 1980, ces impacts conjugués ont entraîné un changement d'état de l'écosystème en mer du Nord.

L'océan a absorbé le tiers du CO<sub>2</sub> émis depuis deux siècles, et dans tous les scénarios du GIEC la pression partielle du CO<sub>2</sub> atmosphérique augmentera jusqu'en 2100. Le pH des des eaux océaniques superficielles, aujourd'hui proche de 8,1, pourrait alors atteindre 7,7 et la disponibilité en ions carbonates pour les organismes constructeurs de structures calcifiées sera réduite. Le réchauffement des eaux océaniques superficielles sera globalement plus fort sous les hautes latitudes de l'hémisphère nord, avec des incertitudes liées à l'évolution de la cellule méridienne de retournement nord-atlantique. L'ensemble de ces phénomènes affaiblira la capacité de l'océan à piéger le CO<sub>2</sub> atmosphérique.

Au cours du XXI<sup>e</sup> siècle, la production primaire phytoplanctonique augmenterait sous les hautes latitudes, décroîtrait sous les tropiques et les moyennes latitudes, et globalement diminuerait. L'écosystème pélagique pourrait basculer vers un état alternatif, moins exportateur de matière organique et favorable au remplacement des prédateurs supérieurs des réseaux trophiques par des méduses (au détriment des espèces traditionnellement exploitées par la pêche).

Les capacités d'adaptation, les traits physiologiques, etc., entraîneront des écarts de *fitness* entre les espèces dans les futurs habitats marins. L'état des connaissances permet d'inférer que les communautés seront recomposées, mais aucunement de prévoir leur composition.

## Axes de progrès

Orientation générale : étudier la biocomplexité engendrée par les différentiels adaptatifs et évolutifs des effets du changement climatique sur des communautés de multiples organismes en interaction, plus ou moins spécialisés, dont les durées de génération s'étendent de l'heure à plusieurs décennies. Produire des scénarios régionaux d'évolution de la biodiversité marine intégrant l'ensemble des pressions qui se combinent au changement climatique, y compris les usages des services écosystémiques marins – dont on identifiera les conditions de viabilité et de profitabilité socio-économique.

Maintenir et développer les grandes infrastructures pour l'observation de la dynamique des habitats et des communautés marines : navires et engins (mesures *in situ*, ROVs, AUVs, gliders, sonars et sondeurs multifaisceaux, etc.), satellites (couleur/biogéochimie, flux de CO<sub>2</sub> en surface, température et salinité de surface, champs de courants et de vagues), flotteurs autonomes et mouillages instrumentés, observatoires de fond de mers.

Maintenir et développer les réseaux d'observation à long terme, à l'échelle de l'Atlantique nord (p. ex. CPR pour le plancton) et des eaux côtières (p. ex. en France, réseau phytoplancton de l'Ifremer, réseau benthique, réseau SOMLIT des stations marines). À l'échelle des eaux européennes (jusqu'à la limite des 200 milles), mutualiser les capacités et standardiser les méthodes pour la mise en œuvre de la directive-cadre « stratégie pour le milieu marin » (objectif 2020 : « bon état écologique »). Structurer les systèmes d'information et d'accès aux données afférentes aux composantes (génétique, spécifique, écosystémique) de la biodiversité marine, ainsi qu'aux usages des services écosystémiques marins et aux mesures et politiques de gestion de ces usages.

Poursuivre la modélisation à haute résolution de la dynamique de l'océan, et régionaliser les modèles couplés océan-atmosphère pour la prévision des effets du changement climatique. Mettre en œuvre des stratégies de modélisation complémentaires associant biogéochimie, physique, biologie (modèles de réseaux trophiques '*end to end*', modèles « diversité-centrés »), et développer les méthodes de caractérisation individuelle de l'éco-éthologie des organismes (marques-archives électroniques, microchimie des otolithes, marquage génétique) et de leurs fonctionnalités (métagénomique).

Adosser la démarche expérimentale aux grandes infrastructures de recherche (mésocosmes, plateformes de séquençage et de génotypage) dans les domaines de l'écophysiologie des ectothermes marins à tous les stades de leur développement ontogénique (comprendre la résistance au stress créé par le réchauffement, l'acidification et l'hypoxie), et dans celui de la génomique des populations (progresser dans l'élucidation des mécanismes de l'adaptation).

<b>Écosystèmes Marins</b>					
	Impacts constatés			Impacts attendus	
	Ce qui change	Ampleur du changement	Attribuable au climat ?	À court terme	À long terme
<b>Changements aux niveaux des espèces, des populations et des communautés ...</b>	Limites de l'aire de répartition	Plancton, poissons : déplacements qui peuvent dépasser la centaine de km	<u>Le changement climatique interagit avec les pressions anthropiques</u> : rejets et pollutions divers, exploitation des ressources (minières, halieutiques), transfert d'espèces (eaux de ballast, aquaculture), urbanisation des zones littorales et des estuaires, etc.	Poursuite du phénomène d'immigration / extinction locales	Les provinces biogéographiques sont modifiées
	Abondance et richesse spécifique	Ampleur régionale, liée aux déplacements des limites biogéographiques		Abondance fonction de la productivité. Hautes latitudes : la diversité croît	Eaux de surface : moindre voire sous-saturation en CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> ; effets globaux inconnus
	Phénologie	Événements en moyenne avancés ; variabilité intra- et inter-groupes fonctionnels		Désynchronisation de nombreuses interactions biologiques	Les communautés sont recomposées
	Éco-physiologie	Effet de la température bien caractérisé chez plusieurs types d'ectothermes marins		État de stress pour les phénotypes les moins adaptés à chaleur et déficit d'oxygène	idem, plus impact de l'acidification ; quelles espèces s'adaptent ?
<b>... des gènes</b>	Adaptation	Génomique des populations : révèle l'adaptation locale	Attribution à des clines thermiques	Différentiels adaptatifs interspécifiques inconnus	Gagnants et perdants inconnus
<b>... et au niveau écosystémique</b>	Production primaire pélagique	Changements relatifs d'abondance (eg, diatomées et dinoflagellés) dans les communautés	Interaction avec l'eutrophisation en zone côtière et mers épicontinentales	Hautes latitudes : croît ; tropiques et moyennes latitudes : décroît. Diminue globalement	Production primaire nette plus faible ; effets sur les communautés hétérotrophes ?
	Interactions biologiques	Désynchronisations trophiques ( <i>mismatch</i> ) ; cas de changement d'état d'écosystèmes	Changements météo-océaniques et pressions anthropiques	Risque de basculement : des réseaux trophiques moins énergétiques, un système moins productif	Fortement modifiées. Quels prédateurs, quels parasites, etc., dans les futurs habitats ?

*Remerciements* : à Olivier Le Pape (Agrocampus Ouest), à Jean-Pierre Gattuso (CNRS, Observatoire océanologique de Villefranche s/mer) et à Jean-Pierre Féral (CNRS, Station marine d'Endoume).

### 3. Bibliographie

- Alheit, J., & A. Bakun (2010). Population synchronies within and between ocean basins: apparent teleconnections and implications as to physical-biological linkage mechanisms, *J. Mar. Syst.* 79(3-4): 267-285.
- Andersen, Ø., O.F. Wetten, M.C. De Rosa, C. Andre, C.C. Alinovi, M. Colafranceschi, O. Brix, & A. Colosimo (2009). Haemoglobin polymorphisms affect the oxygen-binding properties in Atlantic cod populations, *Proc. R. Soc. B* 276: 833-841.
- Andersen, T., J. Carstensen, E. Hernández-García & C.M. Duarte (2008). Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification, *Trends in Ecology and Evolution* 24(1): 49-57.
- Beaugrand G., F. Ibañez, J.A. Lindley, & P.C. Reid (2002a). Diversity of calanoid copepods in the North Atlantic and adjacent seas: species associations and biogeography, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232: 179-195.
- Beaugrand, G., P.C. Reid, F. Ibañez, J.A Lindley & M. Edwards (2002b). Reorganization of North Atlantic marine Copepod biodiversity and climate, *Science* 296: 1692-1694.
- Beaugrand, G., K.M. Brander, J.A. Lindley, S. Souissi & P.C. Reid (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea, *Nature* 426: 661-664.
- Beaugrand, G. (2004). The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences, *Prog. Oceanogr.* 60: 245-262.
- Beaugrand, G. (2005). Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators, *ICES J. mar. Sci.* 62: 333-338.
- Beaugrand, G., M. Edwards, K. Brander, C. Luczak & F. Ibañez (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic, *Ecology Letters* 11: 1157-1168.
- Beaugrand, G. (2009a). Decadal changes in climate. and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas, *Deep Sea Res. II* 56(8-10): 656-673.
- Beaugrand, G., C. Luczak & M. Edwards (2009b). Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean, *Global Change Biology* 15(7): 1790-1803.
- Beaugrand, G., & R.R. Kirby (2010). Climate, plankton and cod, *Global Change Biology* 16(4): 1268-1280.
- Behrenfeld, M.J., R.T. O'Malley, D.A. Siegel, C.R. McClain, J.L. Sarmiento, G.C. Feldman, A.J. Milligan, P.G. Falkowski, R. M. Letelier, & E.S. Boss (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity, *Nature* 444: 752-755.
- Ben Rais Lasram, F., & D. Mouillot (2009). Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna, *Biological Invasions* 11(3): 697-711.
- Ben Rais Lasram, F., F. Guilhaumon, C. Albouy, S. Somot, W. Thuiller, & D. Mouillot (2010). The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change, *Global Change Biology* 16(12): 3233-3245.
- Bethoux, J.P., & B. Gentili (1999). Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate changes, *J. Mar. Syst.* 20(1-4): 33-47.
- Bianchi, C.N. (2007). Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea, *Hydrobiologia* 580:7-21.
- Bindoff, N.L., J. Willebrand, V. Artale, A. Cazenave, J. Gregory, S. Gulev, K. Hanawa, C. Le Quéré, S. Levitus, Y. Nojiri, C.K. Shum, L.D. Talley & A. Unnikrishnan (2007). *Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level*. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.



- Blanchard, F., & F. Vandermeersch (2005). Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973-2002), *C. R. Biologies* 328: 505-509.
- Blanchard, J.L., N.K. Dulvy, S. Jennings, R. Ellis, J.K. Pinnegar, A. Tidd, & L.T. Kell (2005). Do climate and fishing influence size-based indicators of Celtic Sea fish community structure?, *ICES J. Mar. Sci.* 62(3): 405-411.
- Bowler C., A. Vardi, & A.E. Allen (2010). Oceanographic and biogeochemical insights from Diatom genomes, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2: 333-365.
- Bradbury, I.R., S. Hubert, B. Higgins, T. Borza, S. Bowman, I.G. Paterson, P.V.R. Snelgrove, C.J. Morris, R.S. Gregory, D.C. Hardie, J.A. Hutchings, D.E. Ruzzante, C.T. Taggart, & P. Bentzen (2010). Parallel adaptive evolution of Atlantic cod on both sides of the Atlantic Ocean in response to temperature, *Proc. R. Soc. B* 277: 3725-3734.
- Bucklin, A., D. Steinke, & L. Blanco-Bercial (2011). DNA barcoding of marine metazoa, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 3: 471–508.
- Cazenave, A., & W. Llovel (2010). Contemporary sea level rise, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2: 145-173.
- Chavez, F.P., Ryan, J., Llunch-Cota, S.E. & M. Niquen C. (2003). From Anchovies to Sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean, *Science* 299: 217-221.
- Cheung, W.W.L., C. Close, V. Lam, R. Watson & D. Pauly (2008a). Application of macroecological theory to predict effects on climate change on global fisheries potential, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 365: 187-197.
- Cheung, W.W.L., V.W.Y. Lam, & D. Pauly, Eds. (2008b). *Modelling present and climate-shifted distribution of marine fishes and invertebrates*, University of British Columbia, Fisheries Centre Research Reports 16(3): 72 p.
- Cheung, W.W.L., V.W.Y. Lam, J.L. Sarmiento, K. Kearney, R. Watson, & D. Pauly (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios, *Fish and Fisheries* 10(3): 235-251.
- Cheung, W.W.L., V.W.Y. Lam, J.L. Sarmiento, K. Kearney, R. Watson, D Zeller, & D. Pauly (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change, *Global Change Biology* 16(1): 24-35.
- Christensen, J.H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R.K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C.G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr & P. Whetton (2007). *Regional Climate Projections*. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Christophersen, Ø., R. Mathisen, H. Niesing & A. Weiss (2009). *Assessment of climate change mitigation and adaptation*, OSPAR Commission Rep., Monitoring and assessment Series, 40 pp.
- Church, J.A. (2007). A change in circulation?, *Science* 317: 908-909.
- Coleman, M.L., & S.W. Chisholm (2010). Ecosystem-specific selection pressures revealed through comparative population genomics, *PNAS* 107 (43): 18634-18639.
- Coll M., C. Piroddi, J. Steenbeek, K. Kaschner, F. Ben Rais Lasram, J. Aguzzi, E. Ballesteros, C.N. Bianchi, J. Corbera, T. Dailianis, R. Danovaro, M. Estrada, C. Froglia, B.S. Galil, J.M. Gasol, R. Gertwagen, J. Gil, F. Guilhaumon, K. Kesner-Reyes, M.-S. Kitsos, A. Koukouras, N. Lampadariou, E. Laxamana, C.M. López-Fé de la Cuadra, H.K. Lotze, D. Martin, D. Mouillot, D. Oro, S. Raicevich, J. Rius-Barile, J.I. Saiz-Salinas, C. San Vicente, S. Somot, J. Templado, X. Turon, D. Vafidis, R. Villanueva, & E. Voultsiadou (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats, *PLoS ONE* 5(8): e11842.
- Costello M.J., M. Coll, R. Danovaro, P. Halpin, H. Ojaveer, & P. Miloslavich (2010). A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges, *PLoS ONE* 5(8): e12110.

Cunningham, S.A., T. Kanzow, D. Rayner, M.O. Baringer, W.E. Johns, J. Marotzke, H.R. Longworth, E.M. Grant, J.J.-M. Hirschi, L.M. Beal, C.S. Meinen, & H.L. Bryden (2007). Temporal variability of the Atlantic Meridional Overturning Circulation at 26.5°N, *Science* 317: 935-938.

Curry, R., & C. Mauritzen (2005). Dilution of the Northern North Atlantic Ocean in recent decades, *Science* 308: 1772-1774.

Cushing, D.H. (1982). *Climate and Fisheries*, Academic Press, London, 373 pp.

Cushing, D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations –an update of the match mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 249-293.

de Young, B., R. Harris, J. Alheit, G. Beaugrand, N. Mantua & L. Shannon (2004). Detecting regime shifts in the ocean: data considerations, *Prog. Oceanogr.* 60: 143-164.

Denman, K.L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P.M. Cox, R.E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S. Ramachandran, P.L. da Silva Dias, S.C. Wofsy and X. Zhang (2007). *Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry*. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Deser, C., M.A. Alexander, S.-P. Xie, & A.S. Phillips, (2010). Sea surface temperature variability: patterns and mechanisms, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2: 115-143.

Diaz, R.J., & R. Rosenberg (2008). Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems, *Science* 321: 926-929.

Dierssen, H.M. (2010). Perspectives on empirical approaches for ocean remote sensing of chlorophyll in a changing climate, *PNAS* 107 (40): 17073-17078.

Doney, S.C. (2006). Plankton in a warmer world, *Nature* 444: 695-696.

Doney, S.C. (2010). The growing human footprint on coastal and open-ocean biogeochemistry, *Science* 328: 1512-1516.

Doney, S.C., V.J. Fabry, R.A. Feely & J.A. Kleypas (2009). Ocean acidification: the other CO<sub>2</sub> problem, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1: 169-192.

Dong, Y., & G.N. Somero (2009). Temperature adaptation of cytosolic malate dehydrogenases of limpets (genus *Lottia*): differences in stability and function due to minor changes in sequence correlate with biogeographic and vertical distributions, *J. Exp. Biol.* 212 (2): 169-177.

Dulvy, N.K., S.I. Rogers, S. Jennings, V. Stelzenmüller, S.R. Dye, & H.R. Skjoldal (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas, *J. Applied Ecology* 45(4): 1029-1039.

Edwards, M., & A. Richardson (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch, *Nature* 430: 881-884.

Edwards, M., D.G. Johns, S.C. Leterme, E. Svendsen & A.J. Richardson (2006). Regional climate change and harmful algal blooms in the northeast Atlantic, *Limnol. Oceanogr.* 51(2): 820–829.

Edwards, M., G. Beaugrand, A.W.G. John, D.G. Johns, P. Licandro, A. McQuatters-Gollop, & P.C. Reid (2009). *Ecological Status Report: results from the CPR survey 2007/2008*, SAHFOS Tech. Rep. 6: 1-12. <http://www.sahfos.ac.uk/research.aspx>

Edwards, M., G. Beaugrand, G.C. Hays, J. Koslow, & A.J. Richardson (2010). Multi-decadal oceanic ecological datasets and their application in marine policy and management, *Trends in Ecology and Evolution* 25(10): 602-610.

Enghoff, I.B., B.R. MacKenzie, & E.E. Nielsen (2007). The Danish fish fauna during the warm Atlantic period (ca. 7000–3900 BC): Forerunner of future changes? *Fisheries Research* 87: 167–180.

- EPOCA-OCB-UK OARP (2010), FAQs about ocean acidification, <http://www.epoca-project.eu/index.php/what-is-ocean-acidification/faq.html>
- European Environmental Agency (2007). *Europe's environment – The fourth assessment*, 452 p. [http://reports.eea.europa.eu/state\\_of\\_environment\\_report\\_2007\\_1/en](http://reports.eea.europa.eu/state_of_environment_report_2007_1/en)
- European Science Foundation (2009). *Impacts of Ocean Acidification*, Science Policy Briefing 37, 12 p. <http://www.esf.org/nc/publications/science-policy-briefings.html>
- FAO (2010). Yearbooks of Fishery Statistics – Summary tables. Capture production 2008. <ftp://ftp.fao.org/fi/stat/summary/default.htm>
- Fernand, L., & P. Brewer (Eds.), 2008. *Changes in surface CO<sub>2</sub> and ocean pH in ICES shelf sea ecosystems*, ICES Cooperative Research Report No 290, 35 pp.
- Finney B.P., I. Gregory-Eaves, M.S.V. Douglas & J.P. Smol (2002). Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2,200 years, *Nature* 416: 729-733.
- Follows, M.J., & S. Dutkiewicz (2011). Modeling diverse communities of marine microbes, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 3: 427-451.
- Frank, K.T., B. Petrie, & N.L. Shackell (2007). The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems, *Trends in Ecology and Evolution* 22(5): 236-242.
- Fromentin, J.-M., & B. Planque, (1996). *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. II. Role of the North Atlantic Oscillation on *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 111-118.
- Fromentin, J.-M., B. Ernande, R. Fablet, & H. de Pontual (2009). Importance and future of individual markers for the ecosystem approach to fisheries, *Aquat. Living Resour.* 22: 395-408.
- Gattuso, J.-P., J. Orr, S. Pantoja, H.-O. Pörtner, U. Riebesell, & T. Trull, Eds. (2008). The ocean in the high-CO<sub>2</sub> world II, [http://www.biogeosciences.net/special\\_issue44.html](http://www.biogeosciences.net/special_issue44.html)
- Genner, M.J., N.C. Halliday, S.D. Simpson, A.J. Southward, S.J. Hawkins, & D.W. Sims (2010). Temperature-driven phenological changes within a marine larval fish assemblage, *J. Plankton Res.* 32(5): 699-708.
- Gilbert, J.A., & C.L. Dupont (2011). Microbial metagenomics: Beyond the genome, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 3: 347-371.
- Greene, C.H., A.J. Pershing, A. Conversi, B. Planque, C. Hannah, D. Sameoto, E. Head, P.C. Smith, P.C. Reid, J. Jossi, D. Mountain, M.C. Benfield, P.H. Wiebe, & E. Durbin (2003). Trans-Atlantic responses of *Calanus finmarchicus* populations to basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillation, *Prog. Oceanogr.* 58: 301–312.
- Gregory, J.M., K. W. Dixon, R. J. Stouffer, A. J. Weaver, E. Driesschaert, M. Eby, T. Fichetfet, H. Hasumi, A. Hu, J. H. Jungclaus, I. V. Kamenkovich, A. Levermann, M. Montoya, S. Murakami, S. Nawrath, A. Oka, A. P. Sokolov, & R. B. Thorpe (2005). A model intercomparison of changes in the Atlantic thermohaline circulation in response to increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Geophys. Res. Lett.* 32, L12703.
- Gruber, N. (2009). Fickle trends in the ocean, *Nature* 458: 155-156.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D.W. Lea, & M. Medina-Elizade (2006). Global temperature change, *PNAS* 103 (39): 14288-14293.
- Hauser, L., & G.R. Carvalho (2008). Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts, *Fish and Fisheries* 9: 333-362
- Hays, G.C., A.J. Richardson & C. Robinson (2005). Climate change and marine plankton, *Trends in Ecology and Evolution* 20(6): 337-344.
- Henderson, P.A. (2007). Discrete and continuous change in the fish community of the Bristol Channel in response to climate change, *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 87 (02): 589-598.

- Hermant, M., J. Lobry, S. Bonhommeau, J.-C. Poulard, & O. Le Pape (2010). Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France), *J. Sea Res.* 64: 45–53.
- Hoegh-Guldberg, O., & J. F. Bruno (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems, *Science* 328: 1523-1528.
- Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi, M.E. Hatziohos (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification, *Science* 318: 1737-1742.
- Hurrell, J.W., & C. Deser (2010). North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation, *J. Mar. Syst.* 79(3-4): 231-244.
- ICES (2004). ICES response to EC request for information and advice about appropriate ecoregions for the implementation of an ecosystem approach in European waters, 27 pp.  
[http://www.ices.dk/committe/acfm/comwork/report/2005/ace\\_advice/ICES Eco-regions advice to EC 2004.pdf](http://www.ices.dk/committe/acfm/comwork/report/2005/ace_advice/ICES_Eco-regions_advice_to_EC_2004.pdf)
- ICES (2008a). *Report of the ICES Advisory Committee 2008*. ICES Advice, 2008. Book 5, Celtic Sea and West of Scotland, 267 pp., <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES (2008b). *Report of the ICES Advisory Committee 2008*. ICES Advice, 2008. Book 6, North Sea, 326 pp., <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- ICES (2008c). *Report of the ICES Advisory Committee, 2008*. ICES Advice, 2008. Book 7, Bay of Biscay and Western Iberian Seas, 122 pp., <http://www.ices.dk/products/icesadvice.asp>
- J.O. L 164 (2008). Directive 2008/56/CE du Parlement européen et du Conseil du 17 juin 2008, établissant un cadre d'action communautaire dans le domaine de la politique pour le milieu marin (directive-cadre « stratégie pour le milieu marin »), pp. 0019-0040.  
<http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=OJ:L:2008:164:0019:01:FR:HTML>
- Kalaydjian, R., F. Daurès, S. Girard, S. van Iseghem, H. Levrel, & R. Mongruel (2010). *Données économiques maritimes françaises 2009*, Versailles, France : Quae éd., 144 pp.  
[http://www.ifremer.fr/institut/les\\_produits\\_et\\_services/editions/economie\\_maritime](http://www.ifremer.fr/institut/les_produits_et_services/editions/economie_maritime)
- Kanzow, T., S.A. Cunningham, D. Rayner, J.J.-M. Hirschi, W.E. Johns, M.O. Baringer, H.L. Bryden, L.M. Beal, C.S. Meinen, & J. Marotzke (2007). Observed flow compensation associated with the MOC at 26.5°N in the Atlantic, *Science* 317: 938-941.
- Kappel, E. (Ed.), 2009. Special Issue “The future of ocean biogeochemistry in a high-CO<sub>2</sub> world”, *Oceanography* 22 (4): 16-201.
- Kassahn, K.S., R.H. Crozier, H.-O. Pörtner, & M.J. Caley (2009). Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organisation, *Biol. Rev.* 84 (2): 277–292.
- Keeling, R.F., A. Körtzinger, & N. Gruber (2010). Ocean deoxygenation in a warming world, *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2: 199-229.
- Kimmel, D.G., & S. Hameed (2008). Update on the relationship between the North Atlantic Oscillation and *Calanus finmarchicus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 366: 111-117.
- Klyashtorin, L.B. (1998). Long-term climate change and main commercial fish production in the Atlantic and Pacific, *Fisheries Research* 37: 115-125 (1998).
- Knutson, T.R., J.L. McBride, J. Chan, K. Emanuel, G. Holland, C. Landsea, I. Held, J.P. Kossin, A. K. Srivastava & M. Sug (2010). Tropical cyclones and climate change, *Nature Geoscience* 3, 157-163.
- Koeller, P., C. Fuentes-Yaco, T. Platt, S. Sathyendranath, A. Richards, P. Ouellet, D. Orr, U. Skúladóttir, K. Wieland, L. Savard, & M. Aschan (2009). Basin-scale coherence in phenology of shrimps and phytoplankton in the North Atlantic Ocean, *Science* 324: 791-793.

Lehodey, P., Climate and fisheries: an insight from the Central Pacific Ocean, pp. 137-146 in: *Marine Ecosystems and Climate Variation. The North Atlantic. A comparative perspective*. N.C. Stenseth, G. Ottersen, J.W. Hurrell & A. Belgrano eds., Oxford University Press, 252 p. (2004).

Lehodey, P., M. Bertignac, J. Hampton, A. Lewis & J. Picaut (1997). El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific, *Nature* 389: 715-718.

Lejeusne, C., P. Chevaldonné, C. Pergent-Martini, C.F. Boudouresque, T. Pérez (2010). Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea, *Trends in Ecology and Evolution* 25(4): 250-260.

Lenoir, S., G. Beaugrand, & E. Lecuyer (2011). Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean, *Global Change Biology* 17(1): 115-129.

Leterme, S.C., M. Edwards, L. Seuront, M.J. Attrill, P.C. Reid & A.W.G. John (2005). Decadal basin-scale changes in diatoms, dinoflagellates and phytoplankton colour across the North Atlantic, *Limnol. Oceanogr.* 50(4): 1244-1253.

Leterme, S.C., R.D. Pingree, M.D. Skogen, L. Seuront, P.C. Reid, & M.J. Attrill (2008). Decadal fluctuations in North Atlantic water inflow in the North Sea between 1958-2003: impacts on temperature and phytoplankton populations, *Oceanologia* 50(1): 59-72.

Levitus, S., J. I. Antonov, T. P. Boyer, R. A. Locarnini, H. E. Garcia, & A. V. Mishonov (2009). Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems, *Geophys. Res. Lett.*, 36, L07608. [http://www.nodc.noaa.gov/OC5/3M\\_HEAT\\_CONTENT/](http://www.nodc.noaa.gov/OC5/3M_HEAT_CONTENT/)

Lindley, J.A., & R.R. Kirby (2010). Climate-induced changes in the North Sea Decapoda over the last 60 years, *Climate Research* 42(3): 257-264.

Llope, M., K.-S. Chan, L. Ciannelli, P. C. Reid, L. C. Stige, & N. C. Stenseth (2009). Effects of environmental conditions on the seasonal distribution of phytoplankton biomass in the North Sea, *Limnol. Oceanogr.* 54(2): 512-524.

Longhurst, A.R. (1998). *Ecological Geography of the Sea*, San Diego Academic Press. (2nd ed.: 2006).

Lozier, M.S. (2010). Deconstructing the conveyor belt, *Science* 328: 1507-1511.

Macpherson, E. (2002). Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean, *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1715-1720.

Marshall, J., Y. Kushnir, D. Battisti, P.Chang, A. Czaja, R. Dickson, J. Hurrell, M. McCartney, R. Saravanan & M. Visbeck (2001). North Atlantic climate variability: phenomena, impacts and mechanisms, *Int. J. Climatol.* 21: 1863-1898.

Martin, S., F. Gazeau, J. Orr, & J.-P. Gattuso (2008). L'acidification des océans et ses conséquences. *Lettre pigb-pmrc France* 21 : 5-16.

Meehl, G.A., T.F. Stocker, W.D. Collins, P. Friedlingstein, A.T. Gaye, J.M. Gregory, A. Kitoh, R. Knutti, J.M. Murphy, A. Noda, S.C.B. Raper, I.G. Watterson, A.J. Weaver & Z.-C. Zhao (2007). Global Climate Projections. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Melzner, F., M.A. Gutowska, M. Langenbuch, S. Dupont, M. Lucassen, M.C. Thorndyke, M. Bleich & H.-O. Pörtner (2009). Physiological basis for high CO<sub>2</sub> tolerance in marine ectothermic animals: pre-adaptation through lifestyle and ontogeny? *Biogeosciences* 6: 2313–2331.

Michel, S., F. Vandermeersch & P. Lorance (2009). Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years, *Aquat. Living Resour.* 22: 447-461.

Mieszkowska, N., M.J. Genner, S.J. Hawkins & D.W. Sims (2009). Effects of climate change and commercial fishing on Atlantic cod *Gadus morhua*, *Adv. Mar. Biol.* 56: 213-273.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: General Synthesis*. Island Press, Washington, DC, 137 pp., <http://www.millenniumassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>
- Molinero, J.C., F. Ibañez, S. Souissi, M. Chifflet & P. Nival (2005). Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing, *Oecologia* 145: 640-649.
- Narayanaswamy B.E., P.E. Renaud, G.C.A. Duineveld, J. Berge, M.S.S. Lavaleye, H. Reiss, & T. Brattegard (2010). Biodiversity trends along the western european margin. *PLoS ONE* 5(12): e14295.
- Nicholls, R.J., & A. Cazenave (2010). Sea-level rise and its impact on coastal zones, *Science* 328: 1517-1520.
- O'Dor R., P. Miloslavich, & K. Yarincik (2010). Marine biodiversity and biogeography – regional comparisons of global issues, an introduction, *PLoS ONE* 5(8): e11871.
- Orr J.C., V.J. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S.C. Doney, R.A. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, R.M. Key, K. Lindsay, E. Maier-Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, R.G. Najjar, G.-K. Plattner, K.B. Rodgers, C.L. Sabine, J.L. Sarmiento, R. Schlitzer, R.D. Slater, I.J. Totterdell, M.-F. Weirig, Y. Yamanaka & A. Yool (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms, *Nature* 437: 681-686.
- Orr, J. C., S. Pantofila, & H.-O. Pörtner (2005). Introduction to special section: The ocean in a high- CO<sub>2</sub> world, *J. Geophys. Res.* 110, C09S01, [http://www.agu.org/journals/ss/HIGH\\_CO2/](http://www.agu.org/journals/ss/HIGH_CO2/)
- Ottersen, G., B. Planque, A. Belgrano, E. Post, P.C. Reid & N.C. Stenseth (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation, *Oecologia* 128: 1-14.
- Palacios S.L., & R.C. Zimmerman (2007). Response of eelgrass *Zostera marina* to CO<sub>2</sub> enrichment: possible impacts of climate change and potential for remediation of coastal habitats, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344:1-13.
- Pelejero, C., E. Calvo & O. Hoegh-Guldberg (2010). Paleo-perspectives on ocean acidification, *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 332-344.
- Pereira, H.M., P.W. Leadley, V. Proença, R. Alkemade, J.P.W. Scharlemann, J.F. Fernandez-Manjarrés, M.B. Araújo, P. Balvanera, R. Biggs, W.W.L. Cheung, L. Chini, H.D. Cooper, E.L. Gilman, S. Guénette, G.C. Hurtt, H.P. Huntington, G.M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R.J. Scholes, U.R. Sumaila, & M. Walpole (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century, *Science* 330: 1496-1501.
- Perry, A.L., P.J. Low, J.R. Ellis & J.D. Reynolds (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes, *Science* 308: 1912-1915.
- Perry, S.F., & K.M. Gilmour (2006). Acid-base balance and CO<sub>2</sub> excretion in fish: Unanswered questions and emerging models, *Resp. Physiol. Neurobiol.* 154: 199–215.
- Planque B. & J.M. Fromentin, (1996). Calanus and environment in the eastern North Atlantic. I. Spatial and temporal patterns of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*134: 101-109.
- PNUE-PAM-CAR/ASP (2008). *Impacts des changements climatiques sur la biodiversité en mer Méditerranée*. Par T. Pérez, CAR/ASP Edit., Tunis : 1-62. <http://www.rac-spa.org/dl/Perez%202008.pdf>
- Polovina, J.J., E.A. Howell, & M. Abecassis (2008). Ocean's least productive waters are expanding, *Geophys. Res. Lett.*, 35, L03618. <http://www.melanie-abecassis.eu/recherche.html>
- Pörtner, H.-O. & A.P. Farrell (2008). Physiology and climate change, *Science* 322: 690-692.
- Pörtner, H.-O. (2008). Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373: 203-217.
- Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems, *J. Exp. Biol.* 213: 881-893.
- Poulard, J-C., & F. Blanchard (2005). The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1436-1443.

- Quéro J.C., M.H. Du Buit & J.J. Vayne (1998). Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanol. Acta* 21(2): 345-351.
- Ravier, C. & J-M. Fromentin (2004). Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? *Fish. Oceanogr.* 13(3): 145-160.
- Reid P.C., M. Edwards, H.G. Hunt & A.J. Warner (1998). Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* 391: 546.
- Reid, P.C., A.C. Fischer, E. Lewis-Brown, M.P. Meredith, M. Sparrow, A.J. Andersson, A. Antia, N.R. Bates, U. Bathmann, G. Beaugrand, H. Brix, S. Dye, M. Edwards, T. Furevik, R. Gangstø, H. Hátún, R.R. Hopcroft, M. Kendall, S. Kasten, R. Keeling, C. Le Quéré, F.T. Mackenzie, G. Malin, C. Mauritzen, J. Ólafsson, C. Paull, E. Rignot, K. Shimada, M. Vogt, C. Wallace, Z. Wang, & R. Washington (2009). Impacts of the oceans on climate change, *Advances in Marine Biology* 56: 1-150.
- Reinfelder, J.R. (2011). Carbon concentrating mechanisms in eukaryotic marine phytoplankton, *Annual Review of Marine Science* 3: 291-315.
- Richardson, A.J., & D.S. Schoeman (2004). Climate impact on plankton ecosystems in the Northeast Atlantic, *Science* 305: 1609-1612.
- Richardson, A.J., A. Bakun, G.C. Hays, & M.J. Gibbons (2009). The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future, *Trends in Ecology & Evolution* 24: 312-322.
- Ridgwell, A., D. N. Schmidt, C. Turley, C. Brownlee, M. T. Maldonado, P. Tortell, & J. R. Young (2009). From laboratory manipulations to Earth system models: scaling calcification impacts of ocean acidification, *Biogeosciences* 6: 2611-2623.
- Riebesell, U., A. Körtzinger & A. Oschlies (2009). Sensitivities of marine carbon fluxes to ocean changes, *PNAS* 106(49): 20602-20609.
- Riebesell, U., R. Bellerby, H.-P. Grossart, & F. Thingstad, Eds. (2008). PeECE: Pelagic Ecosystem CO<sub>2</sub> Enrichment Studies, [http://www.biogeosciences.net/special\\_issue38.html](http://www.biogeosciences.net/special_issue38.html)
- Righton D.A., K.H. Andersen, F. Neat, V. Thorsteinsson, P. Steingrund, H. Svedäng, K. Michalsen, H.H. Hinrichsen, V. Bendall, S. Neuenfeldt, P. Wright, P. Jonsson, G. Huse, J. van der Kooij, H. Mosegaard, K. Hüsey, & J. Metcalfe (2010). Thermal niche of Atlantic cod *Gadus morhua*: limits, tolerance and optima, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 420:1-13.
- Rijnsdorp, A.D., M.A. Peck, G.H. Engelhard, C. Möllmann & J.K. Pinnegar, (Eds), 2010. *Resolving climate impacts on fish stocks*, ICES Cooperative Research Report No. 301, 371 pp. <http://www.ices.dk/products/cooperative.asp>
- Rohfritsch, A., N. Bierne, P. Boudry, A. Huvet, S. Heurtebise, F. Cornette, & S. Lapègue (2010). Genomics of invasiveness of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in the context of its geographic expansion in northern Europe, *ICES CM 2010/K:02.*, <http://www.ices.dk/iceswork/asc/2010/themesessions.asp>
- Rosenzweig, C., D. Karoly, M. Vicarelli, P. Neofotis, Q. Wu, G. Casassa, A. Menzel, T.L. Root, N. Estrella, B. Seguin, P. Tryjanowski, C. Liu, S. Rawlins & A. Imeson (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change, *Nature* 453: 353-357.
- Rost B., I. Zondervan & D. Wolf-Gladrow (2008). Sensitivity of phytoplankton to future changes in ocean carbonate chemistry: current knowledge, contradictions and research directions, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373: 227-237.
- Sabine C.L., R.A. Feely, N. Gruber, R.M. Key, K. Lee, J.L. Bullister, R. Wanninkhof, C.S. Wong, D.W.R. Wallace, B. Tilbrook, F.J. Millero, T.-H. Peng, A. Kozyr, T. Ono & A.F. Rios (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO<sub>2</sub>, *Science* 305: 367-371.
- Schlüter, M.H., A. Merico, M. Reginatto, M. Boersma, K.H. Wiltshire, & W. Greve (2010). Phenological shifts of three interacting zooplankton groups in relation to climate change, *Global Change Biology* 16(11): 3144-3153.

- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2009). *Scientific Synthesis of the Impacts of Ocean Acidification on Marine Biodiversity*. Montreal, Technical Series No. 46, 61 pp.
- Sherman K. (1994). Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: an ecological perspective, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 277-301.
- Sherman K., M. Sissenwine, V. Christensen, A. Duda, G. Hempel, C. Ibe, S. Levin, D. Lluch-Belda, G. Matishov, J. McGlade, M. O'Toole, S. Seitzinger, R. Serra, H.R. Skjoldal, Q. Tang, J. Thulin, V. Vandeweerdt, & K. Zwanenburg (2005). A global movement toward an ecosystem approach to management of marine resources, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 300: 275-279.
- Sherman, K., I.M. Belkin, K.D. Friedland, J. O'Reilly, & K. Hyde (2009). Accelerated warming and emergent trends in fisheries biomass yields of the world's large marine ecosystems, *AMBIO* 38(4): 215-224.
- Smith C.R., F.C. De Leo, A.F. Bernardino, A.K. Sweetman, & P. Martinez Arbizu (2008). Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change, *Trends in Ecology & Evolution* 23: 518-528.
- Somero, G.N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers', *J. Exp. Biol.* 213: 912-920.
- Somot, S., F. Sevault, M. Déqué, & M. Crépon (2008). 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model, *Global and Planetary Change* 63: 112-126.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia & J. Robertson (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas, *BioScience* 57(7): 573-583.
- Stapley, J., J. Reger, P.G.D. Feulner, C. Smadja, J. Galindo, R. Ekblom, C. Bennison, A.D. Ball, A.P. Beckerman, & J. Slate (2010). Adaptation genomics: the next generation, *Trends in Ecology and Evolution* 25(12): 705-712.
- Steinacher, M., F. Joos, T.L. Frölicher, L. Bopp, P. Cadule, V. Cocco, S.C. Doney, M. Gehlen, K. Lindsay, J.K. Moore, B. Schneider, & J. Segsneider (2010). Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis, *Biogeosciences* 7(3): 979-1005.
- Stenseth, N.C., G. Ottersen, J.W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K.S. Chan, N.G. Yoccoz & B. Ådlandsvik (2003). Studying climate effects through the use of climatic indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond, *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 2087-2096.
- Stige, L.C., G. Ottersen, K. Brander, K.-S. Chan, & N.C. Stenseth (2006). Cod and climate: effect of the North Atlantic Oscillation on recruitment in the North Atlantic, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 325: 227-241.
- Streftaris N., A. Zenetos, & E. Papathanassiou (2005). Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 43:419-453.
- Sundby, S. & O. Nakken (2008). Spatial shifts in spawning habitats of Arcto-Norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change, *ICES J. mar. Sci.* 65(6): 953-962.
- Talmage, S.C., & C.J. Gobler (2009). The effects of elevated carbon dioxide concentrations on the metamorphosis, size, and survival of larval hard clams (*Mercenaria mercenaria*), bay scallops (*Argopecten irradians*), and Eastern oysters (*Crassostrea virginica*), *Limnol. Oceanogr.* 54(6): 2072-2080.
- Talmage, S.C., & C.J. Gobler (2010). Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish, *PNAS* 107 (40): 17246-17251.
- Tasker, M. L. (Ed.) 2008. *The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR Maritime Area*. ICES Cooperative Research Report No. 293. 45 pp.  
<http://www.ices.dk/products/cooperative.asp>
- ter Hofstede R., J.G. Hiddink, & A.D. Rijnsdorp (2010). Regional warming changes fish species richness in the eastern North Atlantic Ocean, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 414: 1-9.



The Royal Society (June 2005). *Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide*, Policy document 12/05, 58 pp. (<http://royalsociety.org/document.asp?tip=0&id=3249>)

Ting, M., Y. Kushnir, R. Seager, & C. Li (2009). Forced and internal twentieth-century SST trends in the North Atlantic, *Journal of Climate* 22 (6):1469-1481.

Thackeray, S.J., T.H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P.J. Bacon, J.R. Bell, M.S. Botham, T.M. Brereton, P.W. Bright, L. Carvalho, T. Clutton-Brock, A. Dawson, M. Edwards, J.M. Elliott, R. Harrington, D. Johns, I.D. Jones, J.T. Jones, D.I. Leech, D.B. Roy, W.A. Scott, M. Smith, R.J. Smithers, I.J. Winfield, & S. Wanless (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments, *Global Change Biology* 16(12): 3304-3313.

Vargas-Yáñez, M., F. Moya, M.C. García-Martínez, E. Tel, P. Zunino, F. Plaza, J. Salat, J. Pascual, J.L. López-Jurado, M. Serra (2010). Climate change in the Western Mediterranean Sea 1900-2008, *J. Mar. Syst.* 82(3): 171-176.

Vézina, A.F. & O. Hoegh-Guldberg (coord.), 2008. Theme section “Effects of ocean acidification on marine ecosystems”, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 373: 199-309.