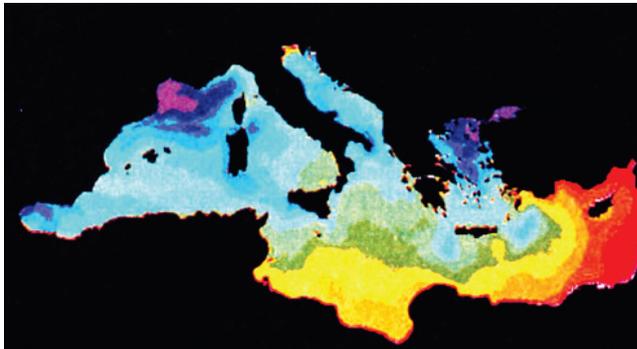


Programme des Nations Unies pour l'Environnement

PLAN D'ACTION POUR LA MEDITERRANEE

**Centre d'Activités Régionales
pour les Aires Spécialement Protégées**

**Impact des changements climatiques sur la biodiversité
en Mer Méditerranée**



Impact des changements climatiques sur la biodiversité en Mer Méditerranée

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	2
INTRODUCTION	3
LE CHANGEMENT GLOBAL EN MEDITERRANEE : UNE EVIDENCE !.....	4
Les premières indications en eaux profondes méditerranéennes.....	5
Des tendances très nettes en eaux côtières	5
Des anomalies thermiques de plus en plus fréquentes.....	7
D'autres facteurs liés au changement climatique qui auront des conséquences pour la gestion des aires côtières	9
CONSEQUENCES BIOLOGIQUES DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE EN MEDITERRANEE	11
Les signaux visibles d'une méridionalisation de la Méditerranée.....	11
Réchauffement de la Méditerranée et invasions biologiques	19
EVENEMENTS CLIMATIQUES EXTREMES ET EPIZOOTIES MARINES.....	23
Nécroses et mortalités massives	23
Emergence de pathogènes	29
Effets sur le métabolisme secondaire.....	31
Réponses à court et moyen terme des populations	32
EXEMPLES D'EFFETS SUR LE FONCTIONNEMENT DES ECOYSTEMES MARINS	35
CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	39
Le changement climatique et l'avenir de la biodiversité méditerranéenne	39
Des axes de recherche à poursuivre	42
Mesures d'adaptation envisageables et proposition d'actions.....	43
BIBLIOGRAPHIE.....	46
RESUME EXECUTIF.....	57

AVANT-PROPOS

Cette étude s'inscrit dans le cadre des réflexions, initiées par le Centre d'Activités Régionales pour les Aires Spécialement Protégées (CAR/ASP), sur la gestion durable de la mer, du littoral et des ressources marines, telle qu'inscrite dans la Stratégie Méditerranéenne pour le Développement Durable et dans les recommandations faites dans ce contexte par les Parties contractantes, lors de leur 14^{ème} réunion (Portoroz, 2005).

Elle vise à faire un état des lieux, de la problématique, à l'échelon régional et à fournir des informations scientifiques valides et actuelles. Elle constitue en outre un élément de réponse aux recommandations faites par les parties contractantes, lors de leur dernière réunion ordinaire (Almería, 15-18 Janvier 2008) et en particulier à la demande visant à établir un rapport sur la situation de la biodiversité en Méditerranée et sur l'impact du changement climatique observé.

Ce document constitue un bilan initial, qui méritera d'être régulièrement complété et mis à jour avec les informations recueillies au niveau des pays. Il se limite volontairement aux aspects qui concernent la biodiversité marine de Méditerranée dans la mesure où ce thème a encore été peu abordé par les autres organisations internationales et se veut donc complémentaire à leurs démarches. En outre, même si l'évolution des écosystèmes, en réponse aux impacts observés actuellement, est parfois envisagée, les réflexions restent limitées aux documents scientifiques accessibles au niveau international. Elles n'ont donc pas la prétention d'être exhaustives. Enfin les mesures d'adaptation ou de réduction des effets du réchauffement n'ont été dans ce premier bilan que très peu évoquées.

A. Gannoun
Directeur du CAR/ASP

C. Pergent-Martini
Directrice Scientifique

INTRODUCTION

L'analyse des résultats du dernier rapport du Groupe Intergouvernemental d'Etude du Climat (GIEC 2007 ; voir aussi le rapport GIEC 2002) a montré que le changement climatique a déjà une incidence perceptible sur la biodiversité mondiale et est de nature à affecter la durabilité des écosystèmes et des services qu'il assure aujourd'hui. Aussi, dans le contexte de la Stratégie Méditerranéenne pour le Développement Durable, visant à accorder une plus grande attention à la gestion durable de la mer, du littoral et des ressources marines, il apparaît souhaitable de dresser un bilan de l'impact, connu à ce jour, des changements climatiques sur la biodiversité marine de Méditerranée.

En outre, il est largement reconnu que ces changements vont se poursuivre voire s'intensifier, en dépit de la mise en œuvre d'importantes mesures visant à réduire les émissions de gaz à effet de serre. Il devient donc nécessaire d'identifier la façon dont nous pouvons aider la biodiversité, et les activités humaines qui en dépendent, à s'adapter. Il apparaît donc opportun dans le cadre de cette étude d'évaluer les mesures d'adaptation ou de réduction des effets du réchauffement qui pourraient être envisagées.

A ce jour, plusieurs programmes de recherche, récents ou en cours, apportent des informations nouvelles concernant l'impact des changements climatiques sur la biodiversité marine méditerranéenne, mais de nombreuses lacunes existent encore. Certaines aires géographiques du pourtour méditerranéen n'ont pas ou peu été étudiées et certains champs thématiques d'investigation sont encore totalement vierges. Au cours de ces quinze dernières années, plusieurs publications de synthèse ont déjà été rédigées par des auteurs français (Laubier 2001, 2003 ; Laubier *et al.* 2003) et italiens (Bianchi 1997, 2004, 2007, Bianchi & Morri, 1993, 2000 ; Occhipinti-Ambrogi 2007), mais de nombreuses données restent non publiées. En 2003, Garrabou *et al.* ont réalisé une synthèse concernant les effets du réchauffement en Méditerranée Nord Occidentale à partir de données publiées mais également non publiées ou encore de communications personnelles obtenues après enquête dans les stations marines européennes. La même approche a été employée pour la réalisation de ce rapport, inspirée des publications de synthèse existantes, et des données scientifiques rapportées les plus récentes. Au total, 135 références bibliographiques ont été utilisées, dont 75 % sont exclusivement méditerranéennes.

LE CHANGEMENT GLOBAL EN MEDITERRANEE : UNE EVIDENCE !

Le changement global, singulièrement le réchauffement climatique et l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes (e.g. El Niño), affecte les écosystèmes, terrestres comme marins (e.g. Barry *et al.* 1995 ; Southward *et al.* 1995 ; Petchey *et al.* 1999 ; Hughes 2000 ; Walther *et al.* 2002). Le changement climatique actuel est très nettement conditionné par le développement exponentiel des activités humaines et surpasse largement les frontières de la variabilité naturelle (Karl & Trenberth 2003).

Les effets potentiels du changement global agissent à différents niveaux d'organisation biologique, depuis des perturbations physiologiques d'individus jusqu'à des modifications d'une communauté et de son fonctionnement, et ce par des extinctions locales ou/et des extensions de certaines espèces (Hughes 2000 ; Parmesan & Yohe 2003 ; Root *et al.* 2003). Les prévisions concernant les conséquences du réchauffement sur la biodiversité dans son ensemble sont très préoccupantes. Sur la base d'un scénario modéré de changement climatique, une estimation récente, prenant en compte 20 % de la surface terrestre, prévoit une extinction de 15 à 37 % des espèces occupant cette surface d'ici 2050.

Les zones littorales doivent faire l'objet d'une particulière attention car elles abritent une diversité biologique élevée, des systèmes biologiques complexes, très productifs et ont un degré d'interaction élevé avec les populations humaines. Les effets potentiels des changements climatiques représentent des sources nouvelles de stress et justifient ainsi pleinement une préoccupation croissante pour la conservation des écosystèmes marins côtiers, voire leur restauration (Fig. 1).

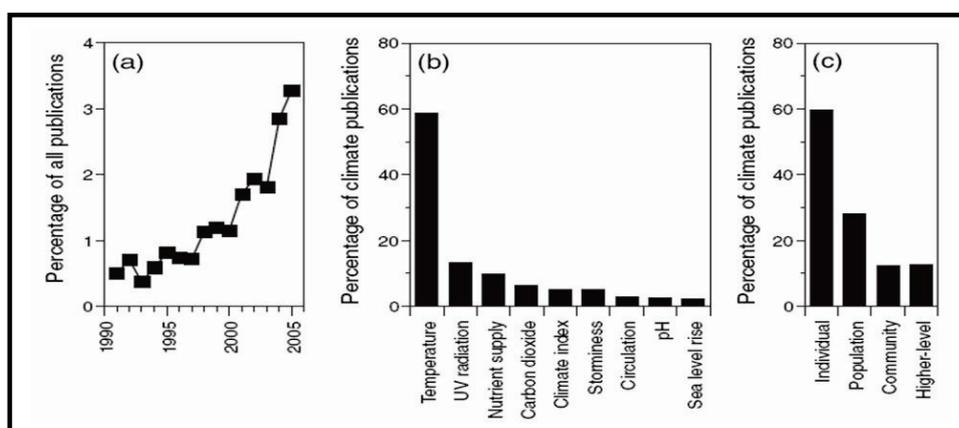


Figure 1 : a) évolution dans le temps du nombre de publications de biologie et écologie marine concernant le réchauffement climatique ; b) tendance concernant les variables abiotiques considérées; c) niveau d'organisation biologique considéré (Harley *et al.* 2006).

La Méditerranée ne représente que 0,82 % de la surface des océans mais abrite de 4 à 18 % de la biodiversité marine mondiale selon les groupes taxonomiques considérés (Bianchi & Morri 2000). Le pourtour méditerranéen apparaît être une des régions les plus sensibles au changement climatique (Parry 2000), et plusieurs évidences du réchauffement des eaux marines justifient pleinement un effort résolu de recherche pour évaluer les risques encourus par la biodiversité marine méditerranéenne.

Les premières indications en eaux profondes méditerranéennes

L'hypothèse d'un réchauffement actuel des eaux de la Méditerranée a été avancée pour la première fois, preuve à l'appui, par Béthoux *et al.* (1990) grâce à un jeu de données hydrologiques acquises entre 1959 et 1989 en Méditerranée Nord Occidentale. Ces auteurs ont montré l'existence d'un accroissement de la température des eaux profondes de 0,12°C en 30 ans, soit une élévation annuelle moyenne de 0,004°C. Cet échauffement des eaux profondes que l'on peut considérer minime, pourrait avoir une certaine influence sur la température des eaux côtières, selon les résultats de modélisation. Aucune valeur n'a cependant pu être avancée, étant donnée la très grande variabilité spatiale et temporelle de la température des eaux côtières par rapport à la stabilité extrême de celle des eaux profondes. Depuis 1990, l'accroissement de la température de ces dernières se poursuit de manière à peu près linéaire (Béthoux & Gentili 1999 ; Béthoux *et al.* 1999).

Dans le bassin méditerranéen oriental, il n'existe pas d'observation comparable. Toutefois, on a récemment constaté que des années exceptionnellement froides (1987, 1992-93) ou à précipitations très réduites (1989-90 et 1992-93) ont eu pour effet d'accroître la salinité (de 38,9 à 39,1) et par conséquent la densité (de 29,2 à plus de 29,3) des eaux profondes de Méditerranée Orientale ; parallèlement, une nouvelle zone de formation d'eaux froides profondes du bassin oriental est apparue en mer Egée (Lascaratos *et al.* 1999). Il a été avancé que cet accroissement de la salinité des eaux profondes méditerranéennes pourrait entraîner une augmentation du flux d'eau profonde sortant à Gibraltar et se dirigeant vers le Nord, avec dérivation d'une partie du Gulf Stream vers la mer du Labrador (Johnson 1997). Si l'on tient compte de la valeur du réchauffement en cours, cette hypothèse paraît heureusement très exagérée (Béthoux & Gentili 1999).

On ne dispose actuellement d'aucune information concernant l'effet direct de cette très faible hausse de la température sur les faunes profondes méditerranéennes. Il est vrai que les connaissances sur la dynamique des peuplements profonds benthiques de Méditerranée sont très réduites et largement insuffisantes pour mettre en évidence une variation même significative de la composition qualitative ou quantitative de ces peuplements.

Des tendances très nettes en eaux côtières

Jusqu'à une date très récente, on ignorait l'existence, pour les eaux côtières méditerranéennes, entre la surface et une centaine de mètres de profondeur, de longues séries de mesures hydrologiques. Francour *et al.* (1994) ont été les premiers à signaler une série exceptionnelle acquise par J. Pascual, un bénévole oeuvrant sur la côte catalane espagnole. Cette série a permis de montrer un réchauffement en Méditerranée Nord Occidentale dépassant largement ce qui avait été admis par Béthoux *et al.* (1998). Le réchauffement des eaux côtières de ce bassin est une certitude sur les 30 dernières années (1,4°C à 25 m, Salat & Pascual 2002 ; Romano 2003). A cette série sont venues s'ajouter

d'autres jeux de données contemporains réunis en Méditerranée Nord Occidentale le long des côtes de Provence (Série de SOMLIT-INSU de Villefranche-sur-mer intégrant la dimension verticale (0 à 80 m), série Marine Nationale Île du Levant, pour les eaux de surface uniquement). Ces trois séries ont été examinées en détail sur le plan de leur cohérence, de leur régularité et de leur représentativité saisonnière dans le cadre des programmes de l'Institut Français de la Biodiversité (Boury-Esnault *et al.* 2006) et de Agence Nationale de la Recherche MEDCHANGE (coord. J. Garrabou) toujours en cours. Elles confirment toutes la même tendance d'un réchauffement de l'ordre de 1°C au cours des 30 dernières années pour le littoral de Méditerranée Nord Occidentale (Fig. 2). A ces données déjà exceptionnelles s'ajoute la série historique du marégraphe de Marseille de 1884 à 1967 (Romano & Lugrezi 2007). Un certain nombre de défauts de mesure ont été identifiés par les auteurs, mais le fait que toutes ces données aient été acquises selon le même protocole pendant 83 ans autorisait leur comparaison au cours du temps. Cette comparaison fait apparaître une tendance au réchauffement de l'ordre de 0,7 - 0,8°C en 100 ans (Fig. 3), soit un rythme trois fois plus faible que celui constaté dans les séries précédemment citées qui avaient été initiées au début des années 70.

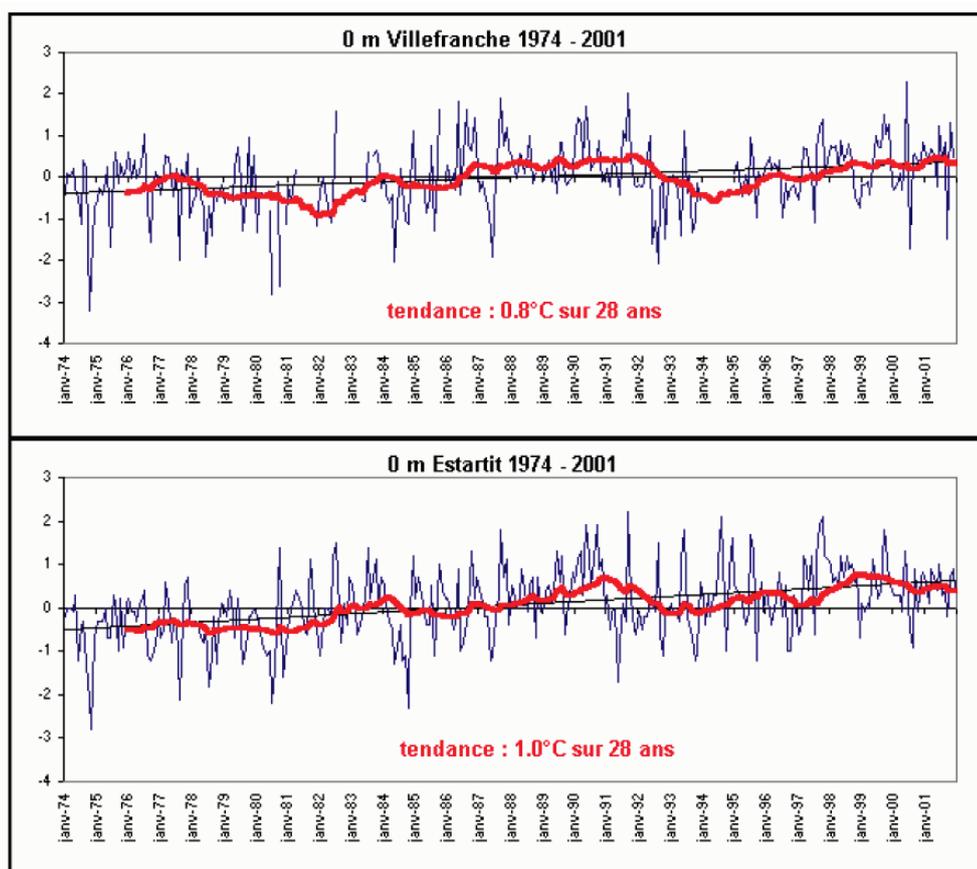


Figure 2 : Séries SOMLIT-INSU de Villefranche sur Mer et Série Pascual de l'Estartit. Présentation des écarts mensuels à la moyenne pluriannuelle (bleu), avec moyenne mobile (rouge) et estimation d'une tendance linéaire depuis 1974 (D'après Bensoussan & Romano, *in* Boury-Esnault *et al.* 2006).

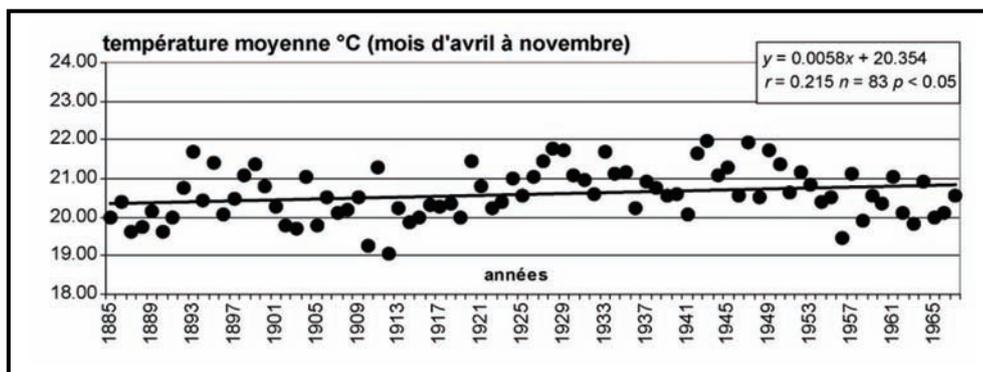


Figure 3 : Températures moyennes des années 1885 à 1967 (calculées sur les mois d'avril à novembre), avec droite de régression positive sur l'ensemble de la période (Romano & Lugrezi 2007).

Malheureusement, on ne possède pas encore de données comparables issues du Sud de la Méditerranée ou de la Méditerranée Orientale. On peut juste noter l'initiation en 1998 d'une série sur les côtes libanaises (Abboud-Abi *et al.* 2004) afin de comparer sur quelques années les dynamiques temporelles de deux extrêmes en Méditerranée (golfe du Lion et littoral libanais). A l'heure où se multiplient les observations des migrations vers le Nord d'espèces à affinités chaudes pouvant remplacer des espèces tempérées, et où le bassin oriental vit la colonisation de nombreux biotopes par des migrants « lessepsiens » venant de la mer Rouge par le canal de Suez, ce type d'étude comparative paraît malheureusement trop anecdotique.

Des anomalies thermiques de plus en plus fréquentes

De récentes études ont identifié une corrélation entre l'Oscillation Nord Atlantique (et en particulier les NAO* positifs) et la variabilité climatique de la Méditerranée Nord Occidentale (Molinero *et al.* 2005). En plus de la tendance au réchauffement avérée par les quelques séries temporelles exploitées, on assiste également à une tendance à l'augmentation des anomalies thermiques. Il s'agit d'hivers plus doux et d'étés à canicules (aériennes et sous-marines) aisément perceptibles par l'usager de base du milieu littoral, mais des événements également détectés grâce aux séries temporelles telles que celle de Villefranche sur mer (Fig. 4).

En Méditerranée, l'anomalie thermique la mieux documentée est celle ayant causé une mortalité massive d'invertébrés benthiques en Méditerranée (Cerrano *et al.* 2000 ; Pérez *et al.* 2000 ; Romano *et al.* 2000). Une analyse des données météorologiques de la région de Marseille au cours de l'été 1999, comparée à la moyenne d'une douzaine d'années antérieures (1988-1999) avait montré que l'été 1999 avait été caractérisé par une chute marquée de la fréquence relative des vents de secteur Nord Nord-Ouest (le mistral) entre

* L'indice de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO) relie l'intensité de la dépression d'Islande à celle de l'anticyclone des Açores. Ses fluctuations ont des conséquences directes sur le climat de l'Europe, en particulier l'Europe de l'Ouest.

juillet et octobre (13-27 % au lieu de 42 %) et d'une diminution de l'intensité des coups de vent (Romano *et al.* 2000). Par ailleurs, les périodes de calme avaient été particulièrement longues durant l'été 1999 (125-250 heures par mois en moyenne), l'ensemble de ces conditions engendrant des conditions de température dans la colonne d'eau alors jamais observées. Les enregistrements de température de l'eau de mer pratiqués en baie de Marseille entre la surface et une soixantaine de mètres de profondeur présentaient pour l'été 1999 la particularité d'une thermocline saisonnière n'approchant jamais la surface, mais au contraire plongeant progressivement jusqu'à une profondeur de 40 mètres. En même temps, la température de l'eau supra-thermoclinale s'élevait jusqu'à 23-24°C, et conservait cette valeur pendant environ deux mois (Fig. 5) (Romano *et al.* 2000). Des thermographes autonomes installés en différents points du littoral provençal (Pérez *et al.* 2000) ont confirmé pour la fin de l'été une température moyenne de 5 à 6 degrés supérieures à celles de 1998 et 2000 à la même période. Des conditions comparables ont été enregistrées en Ligurie, avec une thermocline plongeant dans ce cas jusqu'à 65 m (Cerrano *et al.* 2000). D'autres témoignages d'anomalie thermique ont été reçus cette année là de différents points de Méditerranée (Grèce et Tunisie) sans qu'ils n'aient été confirmés par des rapports scientifiques.

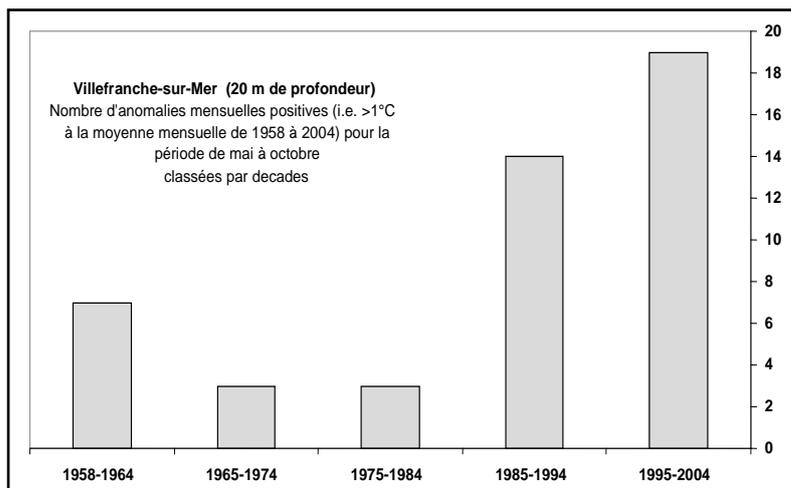


Figure 4 : Evolution du nombre d'anomalies thermiques repérées par décennie entre 1958 et 2004 sur le littoral de Provence (D'après Bensoussan & Romano, *in* Boury-Esnault *et al.* 2006).

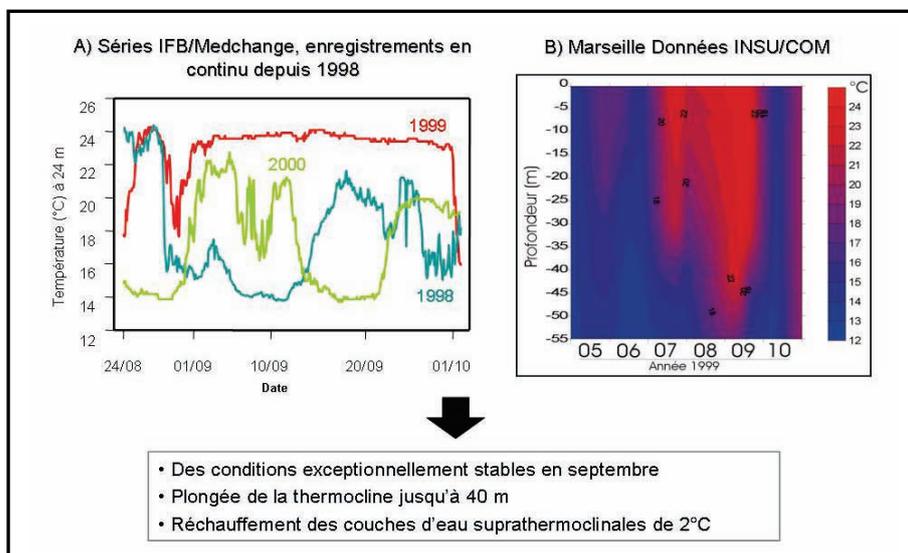


Figure 5 : Illustration de l'anomalie thermique observée en Provence à la fin de l'été 1999 (D'après Pérez *et al.* 2000, modifié).

Le seul témoignage écrit d'un phénomène comparable observé durant l'été 1999 dans le bassin Est de Méditerranée provient d'une chronique sur les pêcheurs d'éponges de Kalymnos publiée par un écrivain britannique (Warn 2000).

Depuis, un autre événement de grande ampleur a été enregistré en 2003. Dans ce cas, les enregistrements effectués en six points de Méditerranée occidentale (depuis les Iles Columbretes à Naples), comprenant parmi eux les séries à long terme précédemment mentionnées, indiquaient que l'été 2003 était le plus chaud des trente dernières années (Marullo & Guarracino 2003 ; Harmelin 2004 ; Sparnocchia *et al.* 2006). Les températures enregistrées en mer étaient très supérieures à celles de 1999, mais la masse d'eau chaude restait le plus souvent cantonnée à faible profondeur (20 premiers mètres).

La Méditerranée avait connu des phénomènes comparables avant 1999 et en a connu d'autres après 2003. Dans la grande majorité des cas, il s'agit d'événements très localisés n'ayant eu que peu ou pas d'effets sur les écosystèmes. Il n'empêche que l'on assiste à une augmentation de la fréquence de ces événements et, il est particulièrement préoccupant d'observer en si peu de temps des successions d'anomalies thermiques concernant des étendues géographiques de plus en plus vastes.

Ces événements et leurs conséquences écologiques ont démontré la nécessité urgente d'obtenir des jeux de données de température fiables, et ont motivé la mise en place d'un réseau d'enregistreurs automatisés de température (Programmes IFB et Medchange) dans des sites de référence pour la biodiversité marine du bassin Nord Occidental (*e.g.* Parc National de Port-Cros, Réserves de Scandola, Cerbères-Banyuls, Cap Creus). Il est évident que ce type d'instrumentation, facile à mettre en œuvre, peu onéreuse et suffisamment fiable pour permettre l'interprétation de phénomènes écologiques, devrait être étendue à des sites du Sud et de l'Est de la Méditerranée. Quelques sites de mer Adriatique (Croatie) sont déjà équipés (Bakran-Petricioli, comm. pers.)

D'autres facteurs liés au changement climatique qui auront des conséquences pour la gestion des aires côtières

Les changements probables de la plupart des autres variables climatiques restent très incertains à l'échelle locale, celle qui est bien évidemment la plus pertinente pour évaluer les éventuelles réponses des écosystèmes. Cependant, il y a tout de même consensus autour d'un certains nombres de variables qui ont déjà ou devraient à court terme occasionné des effets importants sur les écosystèmes littoraux (Nicholls & Hoozemans 1996).

La première d'entre elles est bien évidemment le niveau de la mer qui s'élève d'environ 1 mm par an (Fig. 6), une montée pourtant de faible amplitude mais menaçant déjà les écosystèmes emblématiques de Camargue ou du Delta du Nil par exemple. L'intensité des précipitations, engendrant inondations et apports terrigènes massifs en milieu côtier est aussi un facteur dont les effets sur la biodiversité aquatique (et marine) ont parfois été mesurés. Enfin, on se pose la question d'autres variables, dont on ne connaît pas encore bien la direction ou l'intensité du changement. Il s'agit par exemple des modifications des courants, de la direction et de la hauteur des vagues, de la fréquence des tempêtes dont on peut parfois mesurer très localement les effets sur le milieu côtier.

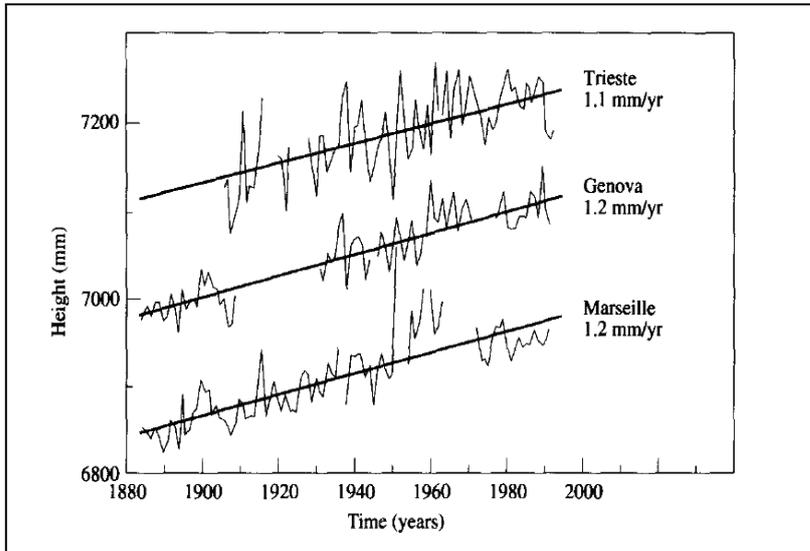


Figure 6 : Trois séries de données de Méditerranée occidentale démontrant l'élévation du niveau de la mer. Données disponibles au « Service permanent pour le niveau moyen de la mer (<http://www.nbi.ac.uk/psmsl/> Nicholls & Hoozcmans 1996).

CONSEQUENCES BIOLOGIQUES DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE EN MEDITERRANEE

L'augmentation de la température du milieu de vie, au-delà d'une limite de tolérance variable selon les espèces, entraîne l'apparition d'un stress physiologique, d'autant plus prononcé que la durée d'exposition à cette température est longue et que les espèces considérées sont déjà plus proches de leur limite supérieure de thermotolérance. Ces stress, s'ils se produisent de manière régulière, peuvent conduire, soit à des changements de la répartition géographique, soit à des modifications du cycle de vie et des adaptations *in situ* aux nouvelles conditions, soit enfin, chez les formes sessiles ou à mobilité réduite, à d'importantes mortalités accompagnées d'épizooties et de substitution des espèces touchées par des formes méridionales mieux armées (Harvell *et al.* 1999, 2002 ; Hughes 2000). Ces modifications retentissent bien entendu sur la biodiversité, et peuvent modifier sensiblement l'aspect des paysages sous-marins.

Les signaux visibles d'une méridionalisation de la Méditerranée

En l'absence totale de longues séries de mesures de température des eaux de surface lorsqu'ils ont entrepris leur analyse, Francour *et al.* (1994) ont choisi de faire appel, pour répondre à la question d'une éventuelle augmentation de la température des eaux côtières, à des indicateurs biologiques du réchauffement choisis parmi les végétaux et les animaux, c'est-à-dire à des espèces dont les préférences vis-à-vis de la température étaient bien connues (espèces thermophiles, espèces psychrophiles) (Fig. 7).

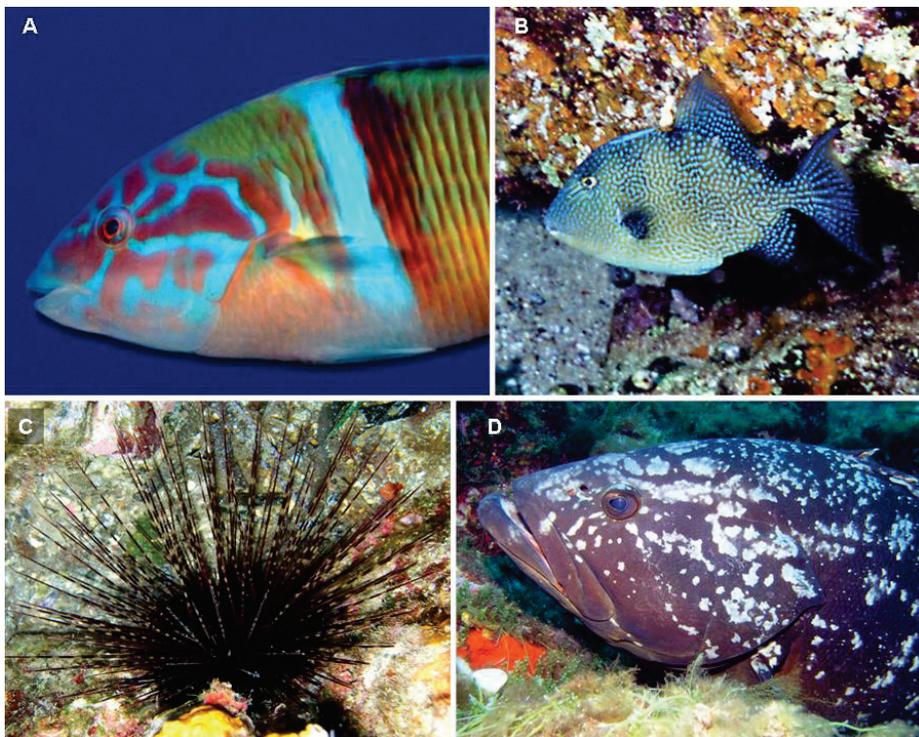


Figure 7 : Des espèces indicatrices de la méridionalisation de la Méditerranée Nord Occidentale ! A) la girelle paon *Thalassoma pavo*; B) le baliste *Balistes carolinensis*; C) l'oursin diadème *Centrostephanus longispinus*; D) le mérrou brun *Epinephelus marginatus*. Photos (A) R. Graille, (B) J.G. Harmelin, and (C, D) T. Pérez.

Dans cette étude, ces auteurs ont considéré trois zones géographiques ayant fait l'objet d'observations régulières depuis plusieurs décennies : le parc national de Port-Cros, sur les côtes du Var, la réserve naturelle de Scandola, sur la côte occidentale de Corse, et le golfe du Lion. Parmi les macrophytes, ils relèvent en Corse la progression entre 1989 et 1992 de deux espèces de faible profondeur, *Dasycladus vermicularis* et *Digena simplex*, toutes deux absentes des parties les plus froides de la Méditerranée, en particulier du golfe du Lion. A l'inverse, deux autres espèces d'affinité septentrionale et présentes jusqu'aux îles britanniques, *Halopitys incurvus* et *Halopteris scoparia* (= *Stypocaulon scoparium*), régressent significativement pendant la même période (Francour *et al.* 1994). S'agissant des invertébrés, ces auteurs signalent notamment le cas des Échinodermes. L'échinide *Arbacia lixula*, considéré comme une espèce thermophile, a vu sa densité multipliée par plus de 10 entre 1983 et 1992 à Scandola, réserve naturelle interdite de pêche située sur la côte occidentale de Corse. *Centrostephanus longispinus*, une autre espèce thermophile d'échinide, longtemps considérée comme rare en Méditerranée Nord Occidentale, est devenue abondante à Port-Cros et dans d'autres localités du littoral provençal. Enfin, l'astérie *Ophidiaster ophidianus*, autre espèce thermophile, a été trouvée pour la première fois dans la réserve de Scandola en 1990. Chez les poissons, les exemples sont encore plus nombreux. Le Labridé *Thalassoma pavo*, abondant en Méditerranée Orientale, était considéré comme rare, voire exceptionnel, en Méditerranée Nord Occidentale. Son arrivée à Scandola remonte à 1988. Depuis lors, sa densité a été multipliée par 10, et des juvéniles ont été observés pour la première fois en mars 1991. Dans le golfe du Lion, la partie la plus froide de la Méditerranée occidentale, l'espèce a été observée pour la première fois en 1990. Aujourd'hui, on considère que son aire de répartition pourrait avoir progressé de 1000 km. Parmi les espèces exploitées, certaines d'entre elles, rares auparavant, sont devenues plus abondantes, pendant que d'autres apparaissent dans les pêches faites en Méditerranée Nord Occidentale. Le Sparidé *Diplodus cervinus cervinus* était inconnu jusqu'en 1980 ; les adultes et les juvéniles de cette espèce y sont aujourd'hui communs. *Pomadasys incisus* est capturé de plus en plus fréquemment depuis 1987. Le barracuda *Sphyraena viridensis* est abondant dans les trois régions étudiées, et fait son apparition sur les étals des poissonniers (Fig. 8). Le baliste *Balistes carolinensis* est devenu très commun depuis 1980 (comme sur les côtes atlantiques françaises où il est fréquent au large de la Bretagne). Dans le même temps que Francour *et al.*, Bianchi & Morri (1993) donnaient aussi une liste de 20 espèces « du Sud » observées pour la première fois en Ligurie. On y retrouve à peu près toutes les espèces mentionnées par Francour *et al.* (1994), mais dans ce cas les auteurs discutent déjà de la pertinence de certaines d'entre elles comme vrais indicateurs du réchauffement de la Méditerranée (Bianchi & Morri 1993 ; Astraldi *et al.* 1995).

Des espèces emblématiques de Méditerranée bénéficient de la tendance au réchauffement. Le cas du mérrou brun *Epinephelus marginatus* est un des meilleurs exemples. Ce poisson qui a été longtemps la cible privilégiée des pêcheurs sous-marins était devenu très rare sur les côtes de Méditerranée Nord Occidentale dans les années 70. Par ailleurs, les rares

individus observés étant de grande taille (et majoritairement mâles), on supposait que ces derniers étaient nés et avaient grandi dans les eaux plus chaudes du Sud de la Méditerranée. A la fin des années 1980, quelques mérous bruns de taille moyenne (30 à 40 cm) ont commencé à faire leur réapparition, peut-être en provenance d'Afrique du Nord et progressivement, la proportion de mâles et de femelles des populations de mérou brun le long des côtes de Provence a retrouvé un équilibre permettant, ou laissant espérer la reproduction. Le réchauffement des eaux pourrait avoir facilité le développement des oeufs et des juvéniles. Au début des années 90, des mérous de très petite taille ont été observés en Provence, puis les comportements de reproduction ont été observés sur les côtes catalanes espagnoles (Zabala *et al.* 1997a et b). Aujourd'hui, les comportements de reproduction sont fréquemment observés dans toutes les aires marines protégées de Méditerranée Nord Occidentale. Bénéficiant en France d'une protection vis-à-vis de la chasse sous-marine depuis 1993, puis de la pêche à l'hameçon, les effectifs de mérous bruns sont en constante augmentation à l'intérieur et hors des aires marines protégées, et des individus de très petites tailles sont régulièrement observés, indiquant avec quasi certitude la reproduction de cette espèce en Méditerranée Nord Occidentale (Observations Groupe d'Etude du Mérou ; Harmelin & Robert 2001 ; Bodilis *et al.* 2003).

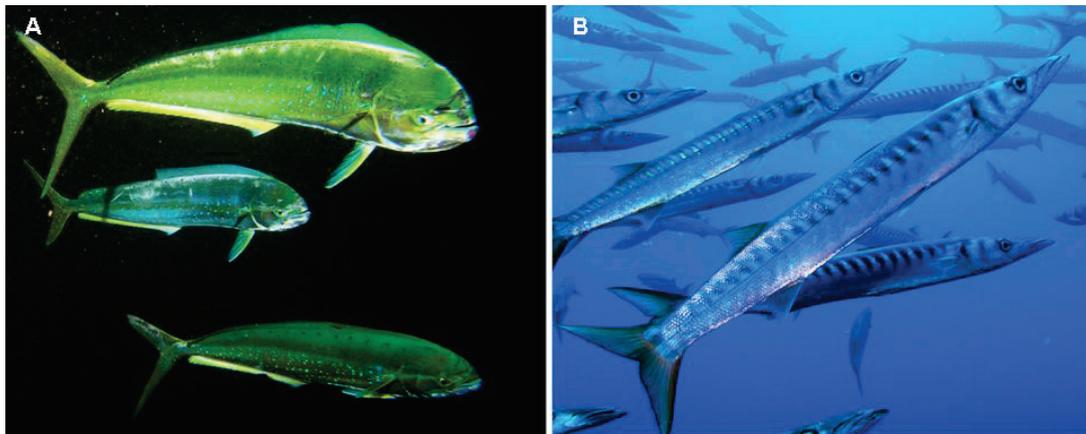


Figure 8 : Poissons d'origine méridionale (voire même tropicale (A) ayant fait leur apparition sur les étals des poissonniers de Méditerranée nord occidentale ; A) *Coryphaena hippurus* ; B) *Sphyraena viridensis*. Photos T. Pérez.

Pour ces espèces très mobiles, les modifications à court terme des peuplements ichthyologiques reflètent en temps quasi réel, en tout cas à l'échelle d'une génération, des changements dans les conditions hydrologiques (Garrabou *et al.* 2003). Selon Stephens *et al.* (1988), la température est la variable explicative la plus importante des modifications de répartition géographique. Sur les côtes françaises, la progression des formes méridionales en direction du Nord a suivi le modèle habituel : dans un premier temps, immigration d'un petit nombre d'animaux adultes, premier signe de changement des conditions physico-chimiques, puis, dans un second temps, la reproduction a lieu sur place

et des juvéniles sont observés (cas de la girelle *T. pavo* ou du barracuda *S. viridensis*). En 2003, à la suite de l'enquête réalisée par Garrabou *et al.*, on montrait l'arrivée ou l'augmentation de l'abondance d'espèces thermophiles en Méditerranée Nord Occidentale (Fig. 9) et/ou la disparition ou la réduction d'abondance d'espèces « froides ». Au total, on notait 46 changements significatifs de distribution, dont plus de 50 % concernaient des poissons et plus 2/3 des espèces très mobiles (Garrabou *et al.* 2003). Ces informations étaient obtenues à partir d'une revue de la littérature en incluant des rapports techniques ainsi que par des informations fournies par différents laboratoires marins de Méditerranée. Pour la plupart, il s'agissait d'espèces faciles à identifier (poissons, macro invertébrés et macrophytes) ce qui permettait de garantir la fiabilité des informations. Aujourd'hui, ces informations viennent même d'usagers « non professionnels » du milieu marins, tels que les pêcheurs à la ligne ou plongeurs. Parmi les jolies rencontres d'aujourd'hui, la coryphène *Coryphena hippurus* (Fig. 8), essentiellement tropicale ou sub-tropicale, était extrêmement rare dans le Nord du bassin, alors qu'elle pouvait faire l'objet de pêches spécialisées dans le Sud (Tunisie, Libye). Elle est aujourd'hui prise assez fréquemment par les pêcheurs de Méditerranée Nord Occidentale et se retrouve sur les étals des poissonniers.

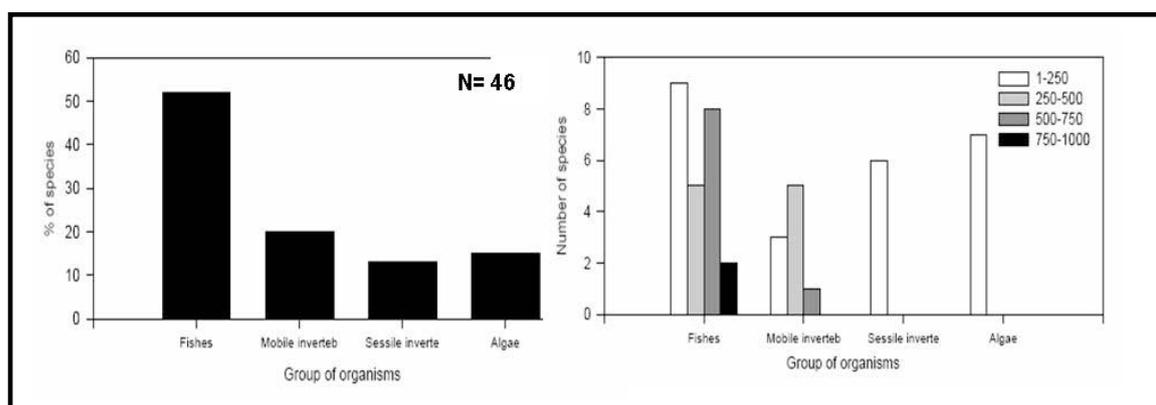


Figure 9 : Bilan des mouvements d'espèces méridionales vers le bassin nord occidental de Méditerranée, échelle spatiale (en Kms) des expansions vers le nord (Boury-Esnault *et al.* 2006).

Très récemment, Sabates *et al.* (2006) ont démontré chiffres à l'appui comment le réchauffement du bassin occidental pouvait favoriser une pêcherie. Ce travail a porté sur l'analyse de données spatio-temporelles (4 zones le long de la côte espagnole ; 50 années) sur l'abondance et la distribution de la sardinelle, *Sardinella aurita*, en relation avec les variations de température. Dans un premier temps, ils ont établi une relation positive entre les prises de sardinelles et les anomalies thermiques aériennes (Fig. 10). Les auteurs ont également montré une relation entre le lent réchauffement des eaux le long de la côte espagnole, la progression vers le Nord de cette espèce, et un très bon succès de reproduction.

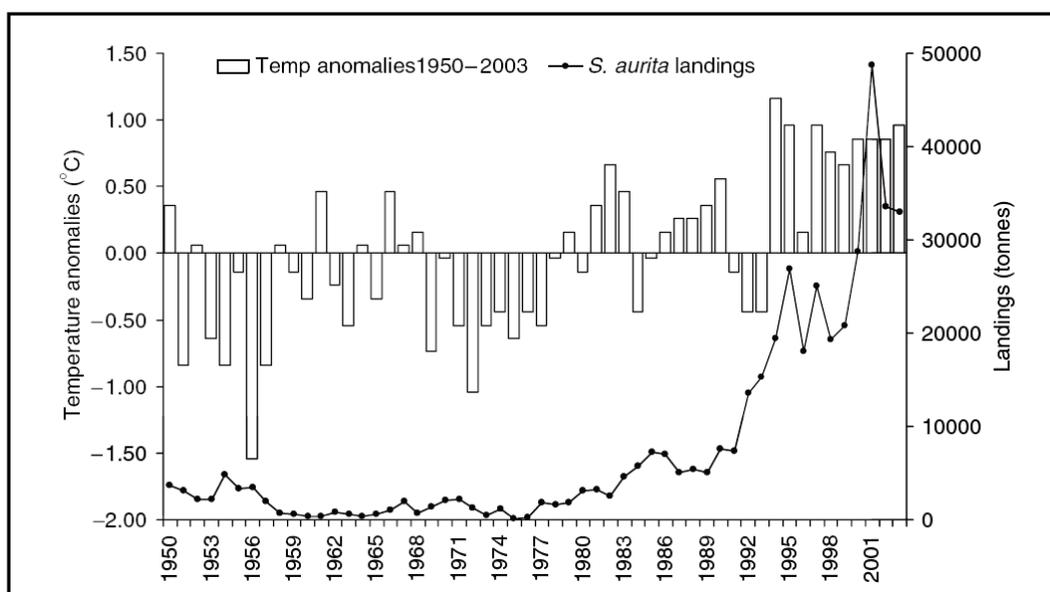


Figure 10 : Relation entre les prises annuelles de sardinelles en Méditerranée occidentale et les anomalies thermiques aériennes entre 1950 et 2003 (Sabates *et al.* 2006).

Le résultat le plus spectaculaire est dans l'explication de la variabilité des prises annuelles de sardinelles par la température moyenne de l'eau de surface du mois d'avril de l'année précédente (Fig. 11), offrant ainsi la perspective d'une prédiction de la qualité de la pêche une année à l'avance.

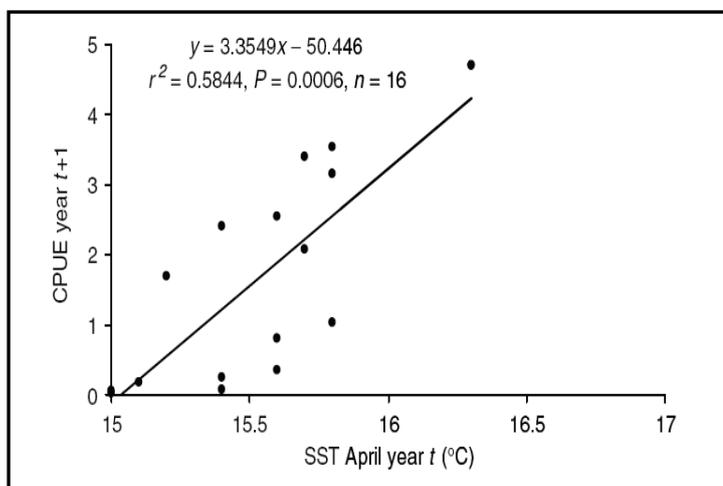


Figure 11: Relation linéaire entre les températures moyennes de la surface de la mer (SST) en Avril (année t) et les prises de sardinelles par unité d'effort l'année suivante (année t+1) (Sabates *et al.* 2006).

Malheureusement, de telles conséquences « positives » du réchauffement pour les pêcheries, peuvent être d'une certaine manière compensées par des disparitions de formes septentrionales. Par exemple le sprat *Sprattus sprattus*, qui abondait dans le golfe du Lion, est devenu très rare, quoiqu'il ne fût pas particulièrement recherché par les pêcheurs professionnels (Francour *et al.* 1994). L'Adriatique connue pour ses stocks de petits pélagiques a également connu un déclin important des stocks de sprat entre 1992 et 1996 (Bombace 2001). Dans les années 80, en période de NAO positifs, ce sont les stocks d'anchois qui ont considérablement déclinés, passant d'un pic de biomasse de 640000

tonnes en 1978 à environ 16000 tonnes en 1987. D'après Bombace, l'effondrement de cette pêche ne peut pas être lié à la surpêche, mais plutôt à des modifications du réseau trophique, et surtout à des conditions hydroclimatiques (Salat 1996) qui ont pu affecter les taux de survie des œufs et larves d'anchois.

Dans certains cas, les effets sur les pêcheries peuvent résulter de modifications dans le cycle de vie. Ce phénomène concerne en particulier des espèces qui migraient en automne vers leurs habitats hivernaux et qui restent aujourd'hui plus longtemps dans le Nord et dans le centre du bassin méditerranéen (Bombace 2001). C'est le cas par exemple de la Sériole, *Seriola dumerlii*, dont les quartiers d'hiver sont normalement dans le Sud de la Méditerranée, avec une migration vers le Nord durant l'été. Aujourd'hui, il arrive de plus en plus fréquemment que ce grand pélagique reste jusqu'à l'hiver dans le bassin Nord. De la même manière le thon *Thunnus thynnus*, un migrant venant d'Atlantique, reste aujourd'hui de plus en plus longtemps dans le Nord et le centre de la Mer Adriatique, s'offrant ainsi aux pêcheries locales sur de plus longues périodes (Bombace 2001).

Certains biotopes confinés sont également le théâtre de substitution d'espèces. Les communautés de grottes sous-marines, avec leurs espèces endémiques et spécialisées, sont particulièrement menacées, car elles sont naturellement fragmentées et plus sensibles aux perturbations. L'exemple le mieux documenté concerne deux crustacés mysidacés inféodés aux grottes sous-marines obscures de Méditerranée, et appartenant toutes deux au genre *Hemimysis* (Chevaldonné & Lejeusne 2003). Dans la région de Marseille, *Hemimysis speluncola*, décrite en 1963, a longtemps été l'espèce dominante, voire unique, dans les grottes obscures où elle formait de gigantesques essaims jusqu'à la fin des années 1990. Le suivi précis des populations de mysidacés a permis d'observer la rapide disparition de *H. speluncola* entre 1997 et 1999, et l'installation dans la niche écologique rendue vacante d'*H. margalefi* (Fig. 12). L'exploration de nombreuses grottes de la région marseillaise entre 1999 et 2002 a montré que toutes, sauf une, étaient alors exclusivement habitées par *H. margalefi*. L'unique exception est une grotte située près de La Ciotat, la grotte dite des 3PP, qui présente des caractéristiques géomorphologiques singulières permettant un piégeage d'eau froide durant toute l'année dans le fond de la grotte. À l'échelle de la Méditerranée, la répartition géographique de *H. speluncola* confirme qu'il s'agit d'une espèce d'affinité froide, alors que *H. margalefi* a été décrite des Baléares et retrouvée à Malte. A Marseille, le phénomène de substitution des deux espèces s'est produit entre janvier 1997 et mai 1998, ces deux dates encadrant la première grande anomalie estivale observée dans la région de Marseille au cours de l'été 1997. Une mortalité massive, mais non totale, de *H. speluncola* serait intervenue au cours de cet événement ; puis, deux ans plus tard, l'anomalie de septembre 1999 (Pérez *et al.* 2000 ; Romano *et al.* 2000), plus intense et de plus longue durée, aurait achevé l'extinction des populations résiduelles d'*H. speluncola*, à l'exception bien entendu des habitants de la grotte des 3PP (Chevaldonné & Lejeusne, 2003). Une expérimentation écophysiological a montré que la température létale différait de 3°C entre les deux espèces (Fig. 12), permettant ainsi de confirmer l'hypothèse

d'un remplacement d'espèce déclenché par le réchauffement de la Méditerranée Nord Occidentale (Chevaldonné & Lejeusne 2003).

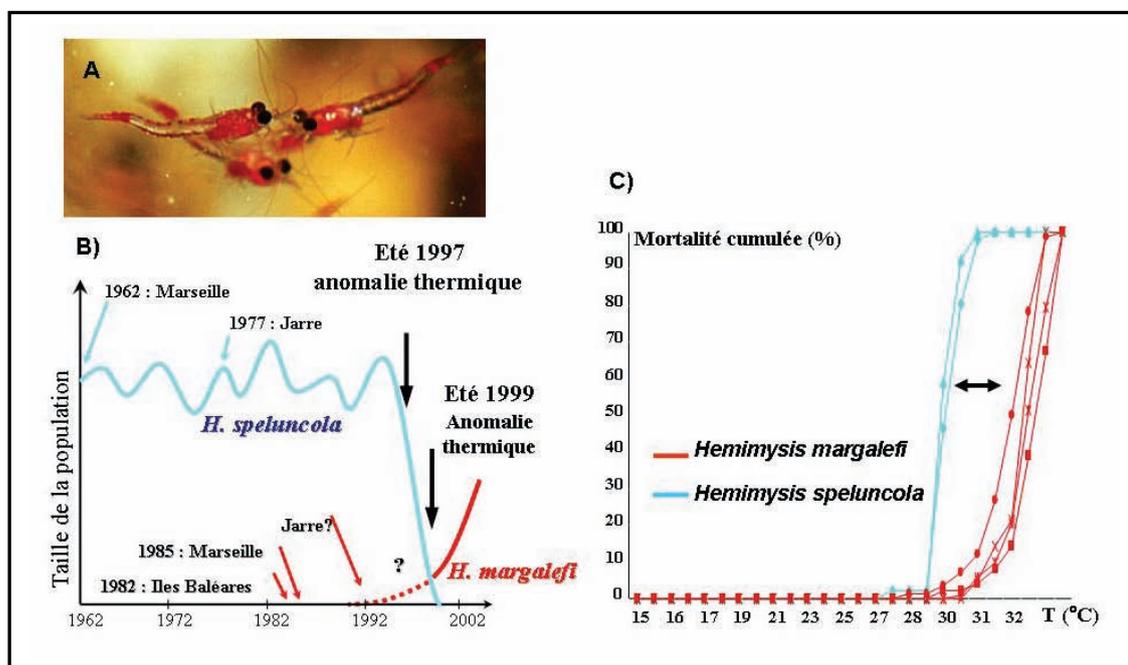


Figure 12 : A) *Hemimysis margalefi*, l'espèce devenue dominante dans la plupart des grottes obscures de Méditerranée, après les extinctions locales d'*H. speluncola*. Cette dernière n'est plus présente que dans les grottes à eau froide. B) Illustration des fluctuations de population dans les grottes de Marseille en relation avec les anomalies thermiques de la fin des années 90. C) Expériences de thermotolérance comparée (D'après Chevaldonné & Lejeusne 2003 modifié). Photo R. Graille.

Les conditions environnementales qu'on y trouve font que les peuplements des grottes sous-marines partagent de nombreux éléments faunistiques avec les écosystèmes profonds de Méditerranée, au point qu'on les considère souvent comme des mésocosmes des grands fonds (pour une revue voir par ex. Harmelin & Vacelet 1997). On y trouve en particulier quelques raretés biologiques, comme les éponges *Asbestopluma hypogea* et *Oopsacas minuta*, qui sont des sténothermes strictes. Bien que les gradients environnementaux soient très marqués dans cet habitat, on peut craindre qu'un réchauffement même « tamponné » occasionne des dommages irréversibles pour des espèces dont les signalisations se comptent parfois sur les doigts d'une main.

Tout les changements présentés ci-dessus concernent essentiellement la Méditerranée occidentale, et le plus souvent la partie Nord de ce bassin. Ces changements floristiques et faunistiques ne peuvent être expliqués par des modifications dans les techniques d'échantillonnage, pas plus que par des mécanismes écologiques locaux (compétition intra- et inter-spécifiques, variations du recrutement, épizooties) ; en effet, de telles hypothèses sont incompatibles avec la tendance à long terme de progression vers le Nord.

Les informations issues des autres bassins sont beaucoup plus rares.

On peut supposer que la Mer Adriatique, qui présente un gradient très marqué de température du Sud (chaud) vers le Nord (froid), connaît le même type de changement que la Méditerranée Nord Occidentale. Durant les quinze dernières années, un certain nombre de poissons ont été nouvellement signalés en Adriatique (Lipej & Dulcic 2001). Les nouvelles signalisations sont majoritairement des espèces thermophiles, pour la plupart également signalées en Méditerranée Nord Occidentale. Parmi les 417 espèces de poissons recensées par Lipej et Dulcic, on trouve aussi quelques espèces lessepsiennes.

Dans la liste d'espèces considérées comme indicateurs d'un réchauffement de la Méditerranée de Bianchi et Morri (1993), Grubelic *et al.* (2004) se sont particulièrement intéressés au statut du corail *Astroides calycularis* (Fig. 13) en Adriatique. Cette espèce emblématique de la Méditerranée Sud occidentale, Mer d'Alboran et Détroit de Gibraltar est reconnue pour être plutôt thermophile, mais avec une gamme de thermotolérance relativement étroite. Malgré ce statut d'espèce thermophile, Bianchi et Morri (1994) considéraient avec prudence la pertinence de ce corail longévif comme indicateur, car il n'est pas possible de dater l'arrivée de l'espèce dans une nouvelle zone à partir uniquement de l'observation d'une colonie. Néanmoins, à partir de la signalisation de trois nouvelles colonies entre 1990 et 2001, et de quelques observations anciennes, Grubelic *et al.* notaient que l'occurrence de *A. calycularis* en Adriatique était corrélée avec les montées en température des eaux de surface, avançant même une hypothétique relation avec l'index NAO. Il est vrai qu'en positionnant les différentes observations de cette espèce sur un enregistrement des températures aériennes en Adriatique de 1840 à 2000, on constate que toutes les observations du « corail orange » coïncident avec les périodes les plus chaudes (Fig. 13).

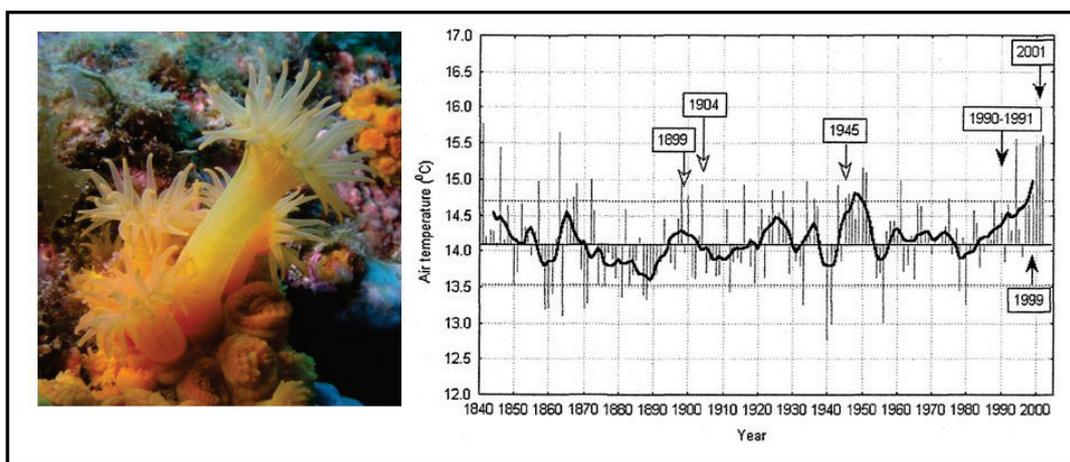


Figure 13 : Le corail orange *Astroides calycularis* essentiellement distribuée dans le Sud du bassin occidental de Méditerranée et connue pour être une espèce thermophile. Sur une courbe représentant les moyennes annuelles de la température aérienne de la région Adriatique (Trieste) sont pointées les différentes signalisations du corail (Grubelic *et al.* 2004). Photo : T. Pérez

Simple coïncidence ou relation établie ? Les conclusions de Grubelic étaient sans doute un peu rapides, mais pour Ocaña (2005), la réponse d'*A. calycularis* au réchauffement n'aurait rien de surprenant compte tenu de l'histoire de cette espèce dans l'ancienne Téthys et son apparenté au genre Indo-Pacifique *Tubastrea*. En 2007, ce même auteur rapporte l'entrée en Méditerranée par le détroit de Gibraltar de l'antipathaire *Antipathella wollastoni*, une espèce typique de la faune des îles Macaronésiennes et avec des affinités tropicales clairement établies, et discute cette fois encore, de l'influence potentielle des fluctuations climatiques.

On ne dispose pas d'informations aussi précises dans le cas du bassin méditerranéen oriental, dont on admet volontiers que la flore et la faune sont en cours de « tropicalisation », par suite de l'introduction en permanence d'espèces en provenance de l'océan Indien empruntant le canal de Suez, soit activement, soit fixées sur la coque de navires ou transportées dans les eaux de ballast. La progression des migrants lessepsiens vers l'Ouest et le Nord du bassin oriental est indéniable.

Réchauffement de la Méditerranée et invasions biologiques

Les invasions biologiques sont souvent considérées comme une composante du changement global (cf. définition de l'Institut Français de la Biodiversité), puisqu'elles affectent la biodiversité et sont souvent reliées aux changements climatiques et autres perturbations environnementales (Bianchi 1997 ; Occhipinti-Ambrogi & Savini 2003). La Méditerranée Orientale est susceptible de nombreuses invasions biologiques par des espèces exotiques à cause de sa position entre Atlantique et Mer Rouge, un trafic maritime intense, et des lagunes et des baies qui abritent des quantités de fermes aquacoles. Cependant, la plus grande proportion d'invasions résulte de l'ouverture du Canal de Suez en 1869, qui a permis l'entrée en Méditerranée d'espèces de Mer Rouge et de l'Indo-Pacifique (Galil & Zenetos 2002). C'est ainsi que les macrophytes, les invertébrés et les poissons exotiques sont aujourd'hui communs dans les habitats de Méditerranée Orientale. Même si la tendance à l'augmentation des cas d'introduction en Méditerranée semble peu vraisemblablement liée au réchauffement climatique (Verlaque & Boudouresque 2004), il est fort probable que la progression des espèces lessepsiennes (comme celles provenant de l'Atlantique sub-tropical) soit favorisée par l'élévation de température des eaux marines (Occhipinti-Ambrogi 2007). Par exemple, Galil (2007) explique que la soudaine croissance des populations de poissons lézards *Saurida undosquamis*, et du rouget indo-pacifique *Upeneus moluccensis* est la conséquence d'une élévation de température de 1 à 1,5°C durant les mois d'hiver de 1955. Selon Galil et Zenetos (2002), le processus de colonisation de la Méditerranée Orientale par des espèces lessepsiennes, et leur expansion vers l'Ouest s'est considérablement accéléré ces 15 dernières années sous l'effet du réchauffement. Ceci étant, en l'absence de suivis systématiques, et de séries d'enregistrements de température dans ce bassin, ces témoignages peuvent être considérés trop subjectifs.

Il existe des cas d'introduction, plus discrets, mais non moins préoccupants pour la biodiversité méditerranéenne et activités humaines dépendantes. La modification des communautés phytoplanctoniques en Atlantique est assez bien documentée, avec par exemple, au moins 16 espèces exotiques devenues communes au cours du dernier siècle, parmi lesquelles des espèces particulièrement thermophiles installées jusqu'en Mer du Nord (Elbrächter 1999 ; Nehring 1998). Ceci étant, très peu de choses sont connues sur les changements affectant le phytoplancton en Méditerranée. Les dinophytes planctoniques ont fait l'objet d'une attention particulière dans la mesure où de nombreuses espèces produisent des biotoxines susceptibles de causer des syndromes paralytiques ou PSP*. Gómez a apporté deux exemples concrets de progression de dinophytes exotiques en Méditerranée septentrionale. En 1999, Gómez enregistrait la progression en Méditerranée du dinophyte exotique *Gymnodinium catenatum*. Cette espèce toxique, jusqu'à lors confinée en Mer d'Alboran, était observée pour la première fois en Algérie en septembre, puis portée par les courants le long de la rive Sud de la Méditerranée, elle finissait par atteindre le bassin Nord par les côtes italiennes (Gómez 2003). Cette espèce exotique habituée aux eaux eutrophes, mais bénéficiant de grandes capacités d'adaptation trophique, est même apparue dominante en sub-surface dans certains secteurs à faible salinité. Son extension géographique n'est pas seulement problématique à cause de sa toxicité, mais sa présence a été associée à de récents changements de la structure des chaînes trophiques pélagiques méditerranéennes. S'il existe un lien avec le changement climatique, il est sûrement indirect, et d'après l'auteur, sa progression est plus certainement due aux modifications des teneurs en nutriments qu'au réchauffement des eaux de surface. Avec un autre cas d'introduction de dinophytes, le même auteur est beaucoup moins hésitant à propos du lien avec le réchauffement en Méditerranée (Gómez & Claustre 2003). Dans ce cas encore, il s'agit de deux espèces thermophiles d'un genre originaire de l'Océan Indien, *Asterodinium* (*A. gracile* et *A. libanum*) signalées pour la première fois en Mer Ligure et en Mer Tyrrhénienne au moment de l'anomalie thermique de 1999, et que les auteurs proposent même comme bioindicateurs du réchauffement de la Méditerranée Nord Occidentale (Gómez & Claustre 2003).

Parmi les phénomènes écologiques de plus en plus fréquemment signalés, il faut également signaler les cas des proliférations d'agrégats mucilagineux régulièrement rapportés en Mer Tyrrhénienne et en Adriatique depuis une vingtaine d'année. L'origine de ces phénomènes est différente en fonction des bassins considérés. Dans les eaux eutrophes d'Adriatique, ces mucilages sont produits par des blooms phytoplanctoniques, principalement de diatomées et dinophytes, provoqués par des variations brutales du débit du Pô et des teneurs en nutriments (pour une revue voir par exemple Degobbi *et al.* 2000). En Mer Tyrrhénienne, plus oligotrophe, c'est la prolifération d'un contingent d'algues filamenteuses (principalement *Nematochryopsis marina*, *Chrysonephos lewisii* et *Acinetospora crinita*)

* *Paralytic Shellfish Poisoning*

capables de se développer en profondeur (sous la thermocline) qui est rapportée dans la majorité des cas, le facteur déclenchant restant le plus souvent énigmatique. Quelle qu'en soit l'origine, en s'accumulant sur le fond, ces mucilages exercent des effets dommageables sur les peuplements benthiques (Fig. 14).

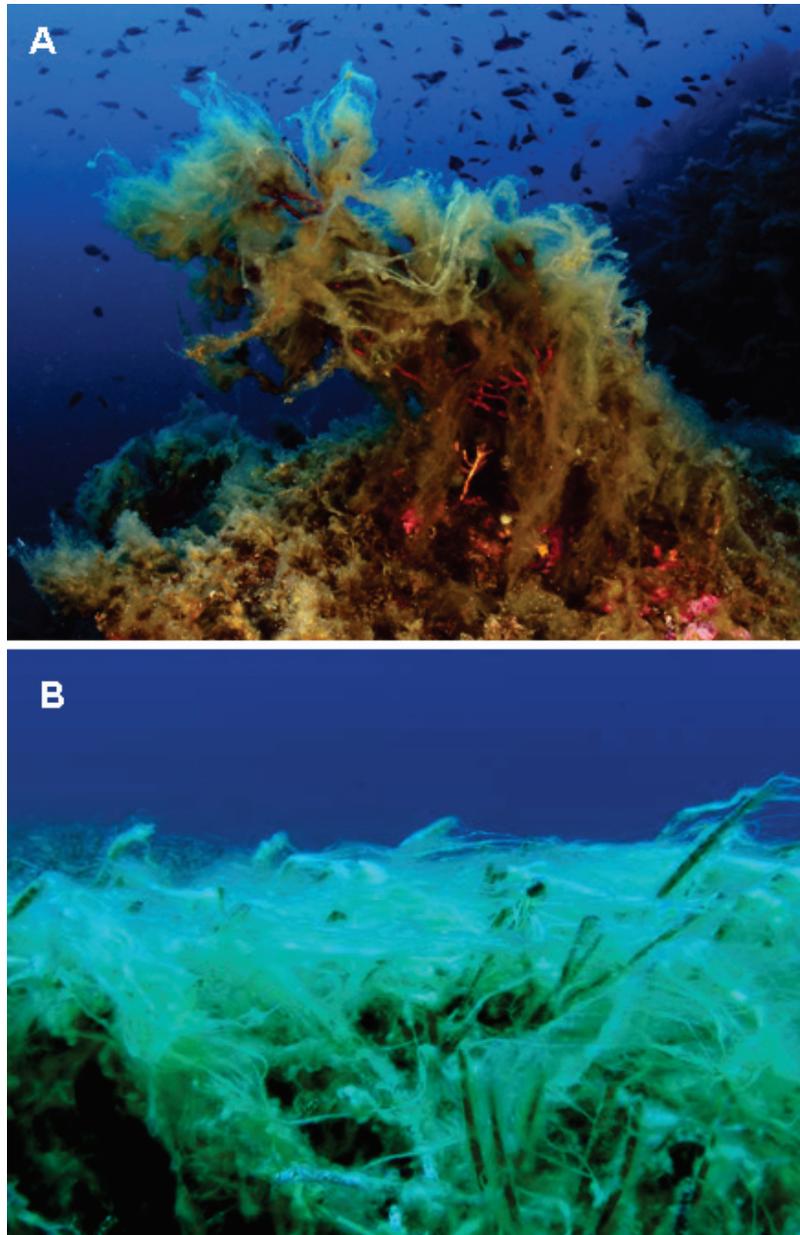


Figure 14 : Proliférations d'algues filamenteuses sur les fonds de Méditerranée nord occidentale. Ici deux événements observés dans les eaux du Parc National de Port-Cros en 2003 (A) et en 2007 (B). Les mucilages recouvraient notamment la faune érigée des tombants coralligène (A) et les herbiers de posidonies (B). Photo A : R. Graille ; B : T. Pérez.

Dans les communautés de substrats meubles, ces phénomènes peuvent causer des conditions d'anoxie causant la suffocation de la faune érigée (voir par ex. Rinaldi *et al.* 1995), et dans les communautés de substrats durs, l'accumulation de mucilages peut être responsable de blanchissement, de nécroses ou même de mortalités massives d'organismes

sessiles tels qu'éponges, scléactiniaires ou encore gorgonaires (voir par ex. Giuliani *et al* 2005). Récemment, Schiaparelli *et al.* (2007) ont émis pour la première fois l'hypothèse d'une corrélation entre ces proliférations et une anomalie climatique. Dans cette étude, les auteurs présentent un bloom d'une ampleur exceptionnelle survenu durant la canicule estivale de 2003, largement reconnue pour être l'événement le plus chaud des 500 dernières années (Luterbacher *et al.* 2004). Le développement maximal des mucilages décrits par Schiaparelli *et al.* (2007) et les premières manifestations des effets sur les organismes benthiques ont été enregistrés pendant la canicule, à un moment où même la température de l'eau dans les quinze premiers mètres était nettement supérieure à la moyenne saisonnière (environ 27°C). Cependant, il faut aussi noter qu'au démarrage de l'événement, la température dans la colonne d'eau était de très peu supérieure à la moyenne saisonnière, ce qui ne permet de conclure définitivement sur le facteur ayant déclenché la prolifération d'algues filamenteuses. Par ailleurs, on sait également qu'une anomalie thermique peut « apparemment à elle seule » également engendrer des effets catastrophiques sur les organismes benthiques.

EVENEMENTS CLIMATIQUES EXTREMES ET EPIZOOTIES MARINES

Nécroses et mortalités massives

Les événements climatiques extrêmes peuvent être vécus comme des stress aigus perturbant le fonctionnement normal d'un système biologique. Chaque espèce présente un intervalle "naturel" de tolérance thermique et répond aux variations de température par des ajustements comportementaux, physiologiques, biochimiques et moléculaires. Les stress physiologiques conduisant à des maladies et des mortalités massives apparaissent lorsque les seuils de tolérance sont dépassés et que la fuite vers des conditions de vie plus tolérables n'est pas possible. Les espèces sessiles sont donc particulièrement concernées par ces phénomènes, qui, bien entendu, retentissent sur la biodiversité, et lorsque les victimes sont des formes érigées, peuvent modifier l'aspect des paysages sous-marins.

Le stress thermique est aujourd'hui largement reconnu comme le principal facteur de déclenchement de maladies en Mer, avec une tendance apparente à l'augmentation de la fréquence de ces événements (Peters 1993 ; Harvell *et al.* 1999, 2002). En Méditerranée, un grand nombre d'épisodes de maladies et/ou mortalités massives a été rapporté ces 30 dernières années, et particulièrement durant cette dernière décennie dans le bassin Nord Occidental (Fig. 15).

Les groupes affectés sont majoritairement les spongiaires et les cnidaires, puis les bryozoaires, les mollusques et les tuniciers (Tableau I). Parmi les espèces les plus fréquemment affectées, on trouve une forte proportion d'endémiques de Méditerranée, quelques espèces à haute valeur commerciale (*Corallium rubrum*, *Spongia* spp. et *Hippospongia communis*), et des clés de voûte des écosystèmes qui peuvent dans certains cas structurer les paysages (Gorgonaires) (Fig. 16).

Il y a plus de trente ans que Weinberg (1975) a attribué à une température trop élevée (plus de 24°C au-dessus de la thermocline au cours de l'été 1973) la mortalité de la gorgone blanche, *Eunicella singularis*, à Banyuls sur mer. Par la suite, les années 80 ont connu la première épizootie à l'échelle de la Méditerranée, dévastant les stocks d'éponges commerciales pour plusieurs années (Vacelet 1990, 1991, 1994 ; Ben Mustapha & Vacelet 1991 ; Gaino *et al.* 1992). D'après les pêcheurs, les premières manifestations de cette maladie sont survenues en 1986 à l'occasion d'un été particulièrement sec et chaud, mais l'épizootie a perduré pendant plusieurs années. L'incidence et la virulence de cette maladie sont apparues assez bien reliées au réchauffement, dans la mesure où les éponges ont été beaucoup moins affectées dans les parties les plus froides de Méditerranée et en dessous de 40 m de profondeur (Vacelet 1990; Vacelet 1994). Cette explication a été également invoquée, parmi d'autres causes possibles, pour expliquer un épisode de mortalité importante (entre 33 et 41 % des colonies, selon les sites prospectés) de la grande gorgone *Paramuricea clavata* intervenu antérieurement à l'été 1992 dans le parc national de Port-Cros (Harmelin & Marinopoulos 1994). Ces auteurs font dès cette époque l'hypothèse d'une vulnérabilité accrue de cette gorgone avec la température, à côté de nombreuses autres causes naturelles ou induites par l'homme. Ces différents cas de mortalité préfiguraient d'autres événements de plus grande ampleur qui allaient survenir à la fin des années 90, puis se répétaient pendant les années 2000.

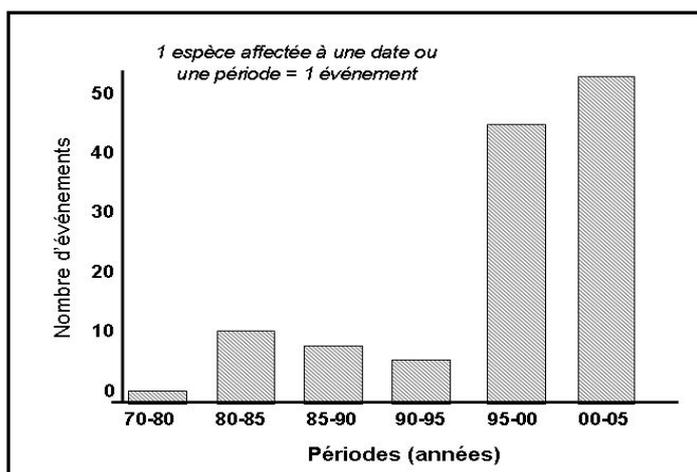


Figure 15 : Tendance à l'augmentation de la fréquence des cas de maladie et mortalité massive. A de rares exceptions près, ces événements ont tous coïncidé avec période de réchauffement anormal des masses d'eau (Boury-Esnault *et al.* 2006).

Tableau I : Invertébrés fixés dont les cas de maladies et mortalités massives ont fait l'objet de rapports scientifiques ces 30 dernières années (« < » événements avant 1999 et « > » après 2003).

	<	1999	2003	>
Spongiaires				
<i>Agelas oroides</i>			X	x
<i>Aplysina cavernicola</i>		x		
<i>Cacospongia mollior</i>		X	x	
<i>Cacospongia scalaris</i>	X	X	x	
<i>Clathrina clathrus</i>		x		
<i>Crambe crambe</i>			x	
<i>Hippospongia communis</i>	X	X	x	
<i>Ircinia dendroides</i>	x	X	x	
<i>Ircinia oros</i>	x	X	X	
<i>Ircinia variabilis</i>	x	X	X	x
<i>Petrosia ficiformis</i>			x	x
<i>Sarcotragus muscarum</i>	x	X		
<i>Spongia officinalis</i>	X	X	X	x
Cnidaires				
<i>Balanophyllia italica</i>			x	
<i>Cladocora caespitosa</i>		X	x	x
<i>Corallium rubrum</i>	X	X	X	x
<i>Eunicella cavolinii</i>	x	X	X	x
<i>Eunicella singularis</i>	X	X	X	x
<i>Eunicella verrucosa</i>		x	x	
<i>Leptogorgia sarmentosa</i>		x	x	
<i>Oculina patagonica</i>	x	x		
<i>Paramuricea clavata</i>	X	X	X	x
<i>Parazoanthus axinellae</i>			x	x
Bryozoaires				
<i>Adeonella calvati</i>		x		
<i>Myriapora truncata</i>		X	x	
<i>Pentapora fascialis</i>		X	x	
<i>Reteporella spp.</i>			x	
<i>Turbicellepora avicularis</i>		x		
Mollusques bivalves				
<i>Arca spp.</i>		X	x	
<i>Lima lima</i>		X	x	
<i>Lithophaga lithophaga</i>			x	
<i>Neopycnodonte cochlear</i>		X		
<i>Ostrea edulis</i>			x	
<i>Spondylus gaederopus</i>	X		x	
Tuniciers				
<i>Halocynthia papillosa</i>		x		
<i>Microcosmus sp.</i>		X		
<i>Pyura dura</i>		X		

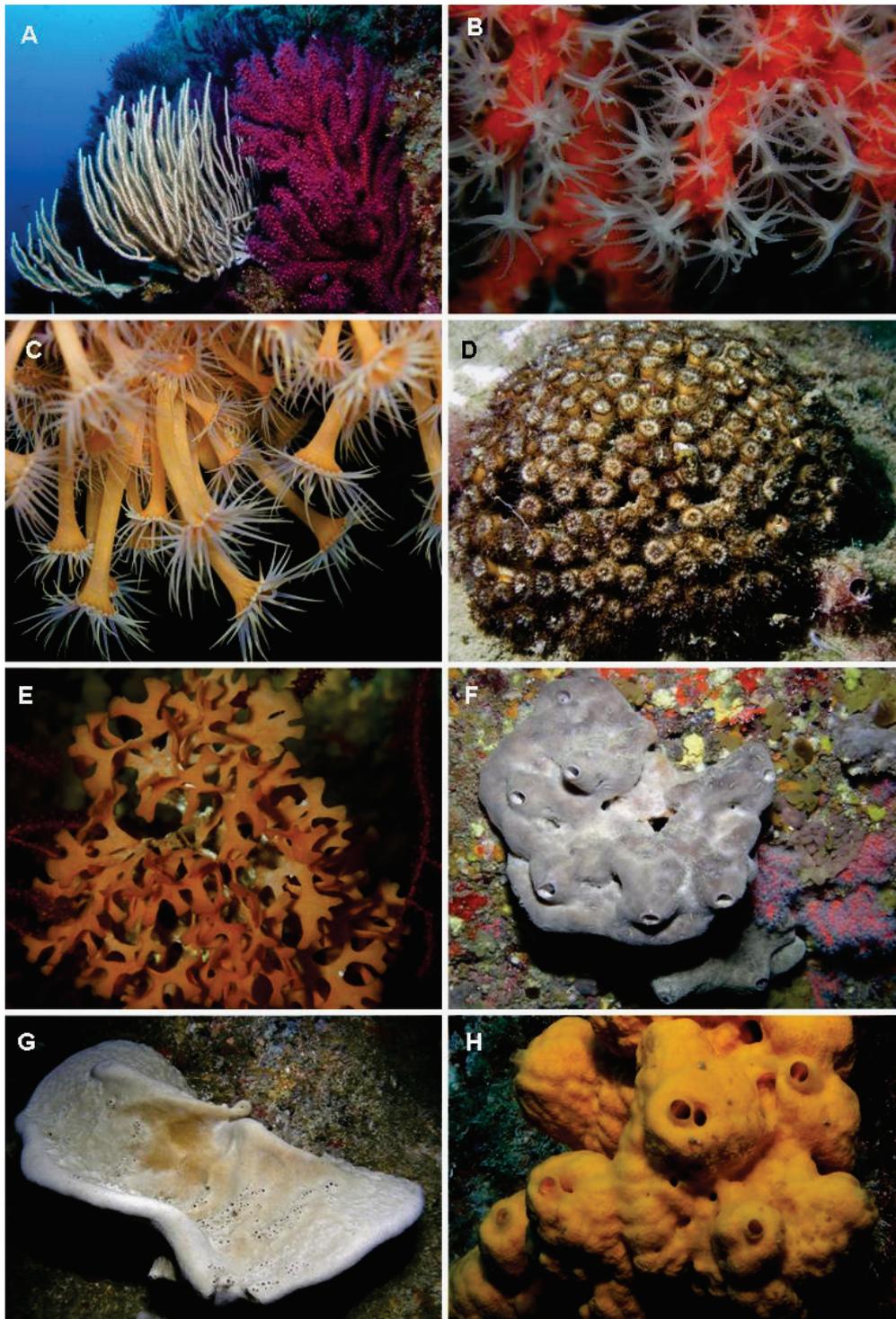


Figure 16 : Invertébrés benthiques affectés par les répétitions d'anomalies climatiques en Méditerranée. A) Les gorgones *Eunicella singularis* (à gauche) et *Paramuricea clavata* (droite) ; B) le corail rouge *Corallium rubrum* ; C) le zoanthaire *Parazoanthus axinellae* ; D) le sclérectiniaire *Cladocora caespitosa* ; E) le bryzoaire *Pentapora fascialis* ; F et G) les éponges commerciales *Spongia officinalis* et *S. agaricina* ; H) *Agelas oroides*. Photos T. Pérez.

Les événements de mortalité les mieux documentés sont ceux des étés 1999 et 2003. Ces deux événements ont affecté au moins une trentaine d'espèces d'invertébrés de substrats durs sur plusieurs centaines de kilomètres linéaires côtiers entre France et Italie, et quelques localités en Espagne (Cerrano *et al.* 2000; Pérez *et al.* 2000; Rodolfo-Metalpa *et al.* 2000; Garrabou *et al.* 2001 ; Coma *et al.* 2004 ; Cerrano *et al.* 2005 ; Linares *et al.* 2005 ; Cerrano *et al.* 2006; Coma *et al.* 2006; et données non publiées) à la suite d'anomalies thermiques positives. Les organismes principalement concernés sont les mêmes en 1999 et en 2003. Les spongiaires, dont les éponges de toilette, et les gorgonaires, dont le corail rouge, sont les groupes taxonomiques les plus impactés. Des scléactiniaires ont été également victimes de blanchissements répétés (Rodolfo-Metalpa *et al.* 2000 ; 2005). Le zoanthaire *Parazoanthus axinellae*, plusieurs espèces de bryozoaires, de mollusques et d'ascidies font aussi partis des victimes (Fig. 17).

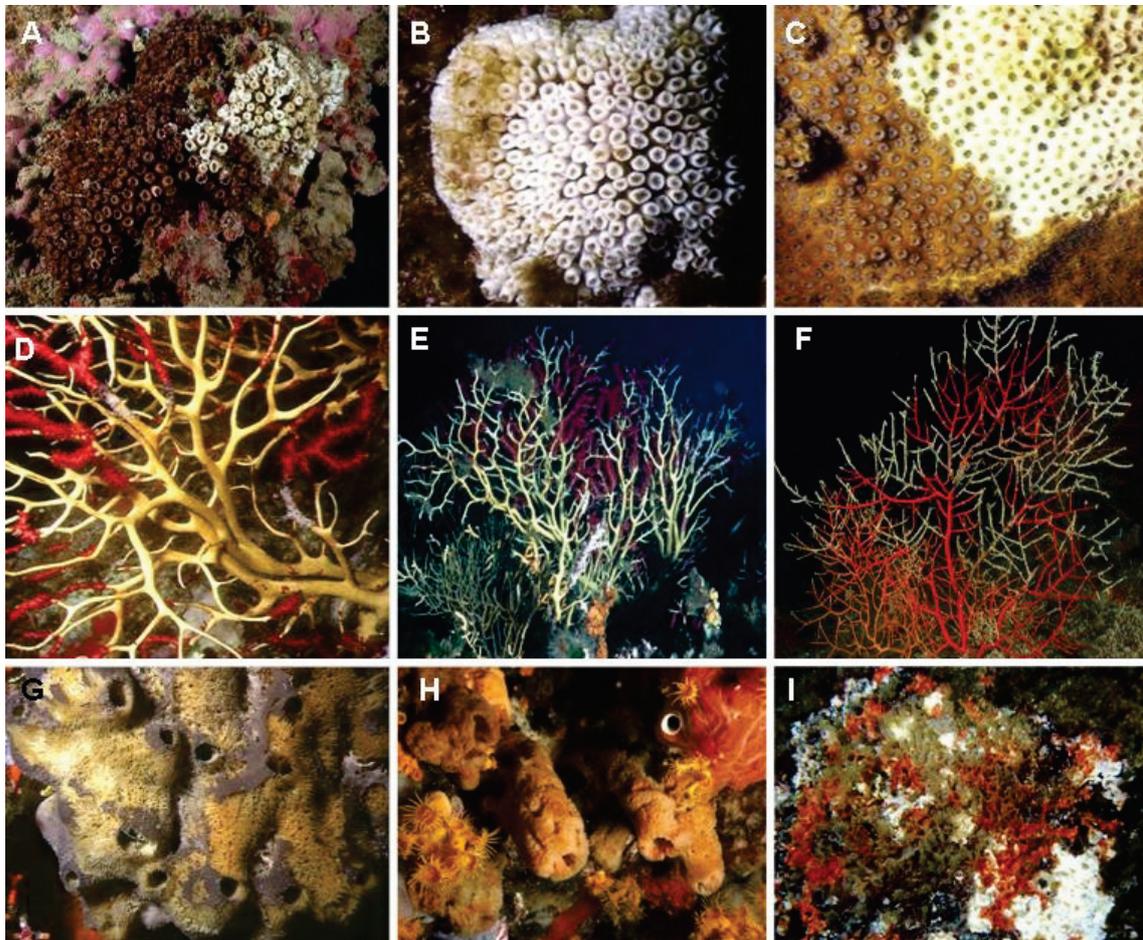


Figure 17 : Manifestation des maladies et mortalités : Blanchissement partiel (A, C) et total (B) des scléactiniaires *Cladocora caespitosa* (A,B) et *Oculina patagonica* ; Nécroses des gorgonaires *Paramuricea clavata* dans les premières heures (D) et quelques semaines après le déclenchement de la maladie (E), *Leptogorgia sarmentosa* (F) ; Nécrose de l'éponge de toilette *Spongia officinalis* (G), squelette des éponges *Agelas oroides* (H) et *Crambe crambe* (I). Photos A,F : R. Graille ; B, D, E, G, I : J.G Harmelin ; C, H : T. Pérez.

L'examen des différentes hypothèses émises pour expliquer ces mortalités catastrophiques sur une zone très étendue a permis d'éliminer rapidement l'hypothèse d'une pollution accidentelle ou d'un agent pathogène unique. En effet, aucune preuve d'une série d'épizooties synchrones affectant une trentaine d'espèces, appartenant à des embranchements différents, n'avait pu être apportée jusqu'à lors. En revanche, l'analyse des données météorologiques et les enregistrements de température de l'eau de mer pratiqués en Provence permettaient dans les deux cas de caractériser des anomalies thermiques exceptionnelles (Fig. 5 ; Pérez *et al.* 2000 ; Romano *et al.* 2000 ; Boury-Esnault *et al.* 2006). On observait cependant une grande variabilité de l'incidence et de la virulence du phénomène en fonction des sites, des aires géographiques et de la profondeur. Dans les deux cas, il a été montré une bonne corrélation entre les taux de mortalité et la durée d'exposition au stress thermique (Pérez 2001 ; Bonhomme *et al.* 2003 ; Boury-Esnault *et al.* 2006 ; Bianchimani 2006). La température intervient donc par la conjugaison de sa valeur élevée et de la durée d'exposition des organismes. Ces deux caractéristiques doivent être prises en compte. Si l'on compare ces deux derniers événements de mortalité survenus en Méditerranée Nord Occidentale, il est particulièrement préoccupant de constater que le dernier a frappé plusieurs nouvelles espèces et s'est étendu à de nouvelles aires géographiques (Corse et Espagne notamment). Par ailleurs, l'événement de 1999 suivait déjà une mortalité de gorgones et de quelques éponges observée en 1997 dans la région provençale (observations non publiées).

Assez peu d'informations ont été publiées en dehors du bassin Nord Occidental. Sur les côtes tunisiennes, Ben Mustapha et El Abed (2000) ont rapporté des cas de mortalités massives de gorgones du genre *Eunicella* et d'éponges au cours de l'été 1999, reliés ici encore à une anomalie thermique et la plongée de la thermocline jusqu'à plus de 60 mètres de profondeur comme les facteurs déclenchant de cet événement. La gorgone blanche *E. singularis* est apparue l'espèce la plus sévèrement affectée dans la région du Cap Bon et de Tabarka, les éponges étant vraisemblablement moins affectées. Néanmoins, comme dans le Nord de la Méditerranée, il a été observé une très grande variabilité de l'impact de cet événement, avec des peuplements denses de gorgonaires totalement indemnes parfois très proches de stations affectées (Ben Mustapha & El Abed 2000). En 2003, seules des mortalités de spongiaires (essentiellement Dictyoceratidae) ont été constatées dans le Sud de la Tunisie, un phénomène qui d'ailleurs a persisté jusqu'en 2006 mais de manière plus modérée (Ben Mustapha comm. pers.). En Mer Egée, aucune information scientifique n'a été publiée, malgré de nombreux témoignages de pêcheurs d'éponge et de scientifiques locaux (Castritsi-Catharios, comm. pers.), et quelques lignes dans l'ouvrage de Warn (2000) sur la pêche des éponges à Kalymnos, qui pourtant semblaient indiquer un événement très virulent.

Depuis ces deux événements de grande ampleur, des « répliques », souvent très localisées, ont été observées chaque année, à l'exception de 2004, en Méditerranée Nord Occidentale. A chaque fois, les organismes affectés sont les mêmes. La répétition de ces événements entraîne des changements paysagers importants (Fig. 18) et pourrait donc entraîner des modifications importantes de la biodiversité telle que nous la connaissons aujourd'hui, ce

qui ne sera pas sans effet sur les activités économiques dépendantes (pêche et tourisme notamment). Le bassin oriental de Méditerranée où le régime thermique est beaucoup plus élevé nous donne une image de ce que pourraient devenir à terme les fonds du littoral Nord occidental. En effet, dans les parties les plus chaudes de Méditerranée, les espèces sensibles au réchauffement sont généralement absentes ou distribuées dans des eaux plus fraîches en profondeur. Ces événements de mortalités massives devraient donc aussi contribuer au processus de méridionalisation de la Méditerranée, avec les migrations d'espèces thermophiles et notamment la progression des lessepsiennes.

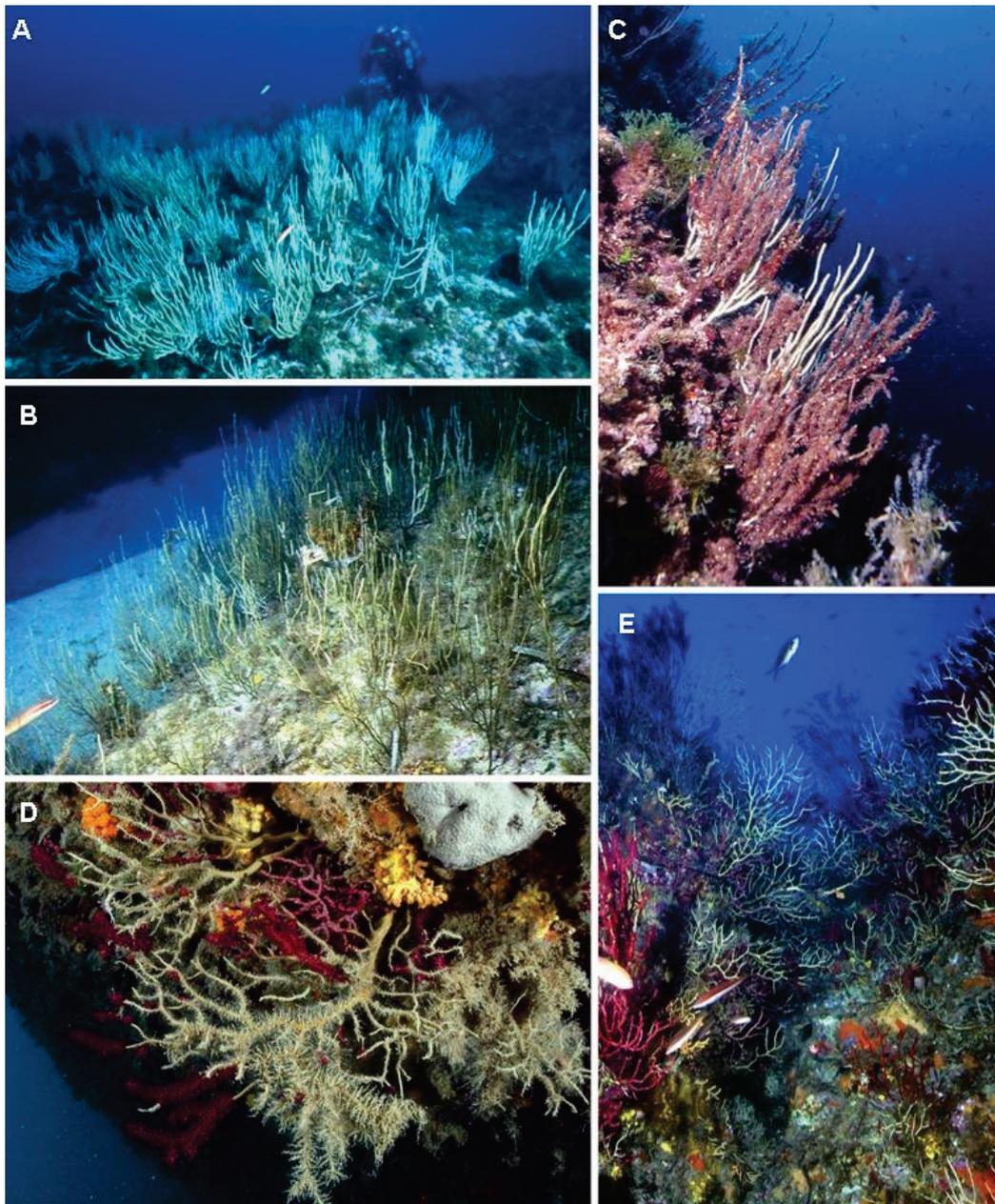


Figure 18 : Impact des mortalités massives de gorgonaires sur les paysages. A) Peuplement d'*Eunicella singularis* avant (A) et tout de suite après (B) la mortalité massive de 1999. Plusieurs mois après, les squelettes dénudés des gorgones sont colonisés par des espèces opportunistes d'algues, hydrozoaires et bryozoaires (C). La communauté du coralligène peut être dominée par la grande gorgone *Paramuricea clavata*. Impact des mortalités sur la physionomie de cette communauté en paroi (D) ou en plateau (E). Photos A, B, C, E : J.G Harmelin; D : R. Graille.

Emergence de pathogènes

Malgré le nombre croissant de maladies et mortalités massives rapportées en mer, très peu de choses sont connues sur les agents infectieux pouvant agir dans les écosystèmes tempérés. Le principal problème réside dans l'effort nécessaire pour vérifier le postulat de Koch* et déterminer à coup sûr l'agent infectieux responsable. C'est ainsi que les maladies affectant des espèces exploitées font souvent l'objet d'une attention particulière permettant d'identifier les agents causatifs dans 70 % des cas (Harvell *et al.* 1999). Dans les cas des espèces marines non exploitées, à peine 30 % des maladies observées font l'objet d'un effort de recherche suffisant pour aboutir à l'identification des pathogènes. Même dans les très étudiés écosystèmes tropicaux, où l'on connaît également une recrudescence des cas de maladies des coraux, on est loin d'avoir identifié la majorité des agents causatifs. On connaît tout de même l'impact d'un certain nombre de bactéries, champignons sur des scléactiniaires et des gorgonaires de l'Indo Pacifique et des Caraïbes (pour une revue voir Nagelkerken *et al.* 1997 ; Harvell *et al.* 2002 ; Rosenberg & Bein-Haim 2002).

En Méditerranée, à la suite de la maladie des éponges des années 80, une enquête mandatée par la FAO a été conduite pour évaluer l'incidence et la virulence du phénomène, et pour identifier les causes potentielles (Vacelet 1994). Au-delà du contexte de réchauffement signalé tout autour de la Méditerranée, plusieurs études concordantes ont montré que cette maladie était très probablement d'origine infectieuse. L'agent pathogène responsable, identifié grâce à des études en microscopie électronique, était une bactérie qui s'attaquait au squelette de spongine des éponges commerciales, le rendant friable et ainsi impropre à sa commercialisation (Gaino & Pronzato 1989 ; Vacelet *et al.* 1994). A l'issue de ce travail, Vacelet *et al.* (1994) ont supposé que la virulence de ce pathogène pouvait être déclenchée par un choc thermique. Dans le cas de la mortalité des éponges observée en 1999, il n'a pas été observé d'attaque bactérienne du squelette (Vacelet & Pérez, observations non publiées).

Cette explication a été également avancée, puis prouvée en appliquant le postulat de Koch, dans les cas de blanchissement du corail *Oculina patagonica* en Méditerranée Orientale (Kushmaro *et al.* 1996 ; Kushmaro *et al.* 1998). En effet après avoir identifié l'agent infectieux, *Vibrio shiloi*, responsable du blanchissement d'*O. patagonica*, Kushmaro *et al.* ont montré expérimentalement qu'un réchauffement augmentait significativement la virulence du pathogène. Le ver de feu *Hermodice carunculata* serait le réservoir et le vecteur de l'agent pathogène (Sussman *et al.* 2003). Dans les cas du blanchissement d'autres scléactiniaires méditerranéens survenus par la suite (Rodolfo-Metalpa *et al.* 2000 ; 2005), il n'a pas été possible de vérifier l'hypothèse de l'école israélienne.

Dans le cas de la mortalité des gorgones de 1999, le rôle potentiel de micro-organismes pathogènes a été évoqué à plusieurs reprises (Cerrano *et al.* 2000 ; Martin *et al.* 2002 ; Sidri comm. pers.). Cerrano *et al.* (2000) ont notamment observé une prolifération de

* Isoler le pathogène de l'organisme malade, le cultiver, l'utiliser pour infecter des organismes sains, déclencher la maladie chez ces derniers et isoler le pathogène de l'organisme nouvellement affecté.

Protozoaires Ciliés autour des polypes de gorgonaires (*P. clavata* et *L. sarmentosa*), mais il s'agissait très vraisemblablement de micro-organismes saprophytes plutôt que de vrais agents pathogènes ayant causé la nécrose des colonies. Martin *et al.* (2002) se sont eux concentrés sur la recherche de *Vibrio* dans deux espèces de gorgonaires. Ils ont isolé 11 souches bactériennes parmi lesquelles cinq *Vibrio* semblaient provoquer la nécrose des tissus à partir de 23°C. Cependant, les souches isolées n'appartenant pas à des taxons pathogéniques, les auteurs ont émis l'hypothèse qu'il s'agissait de souches opportunistes, répondant comme beaucoup d'autres *Vibrio* aux variations des conditions environnementales, et capables d'accélérer la nécrose des gorgones en cas de réchauffement (Martin *et al.* 2002).

Entre 2000 et 2003, des signes de maladie chez *Parazoanthus axinellae* ont régulièrement été observés en période estivale (Cerrano *et al.* 2006). Après trois années de suivis, les auteurs ont montré des successions de micro-organismes proliférant sur les polypes de zoanthaires affectés : dans un premier temps, la couverture des polypes par une population dense de cyanobactéries au début de l'été. Les polypes sont alors contractés. Apparaissent par la suite au milieu du mois d'août des développements de champignons, pendant que les polypes affectés dégénèrent rapidement (Cerrano *et al.* 2006). La plupart des champignons observés appartiennent ici encore à des genres de saprophytes opportunistes, dont certains sont connus pour également intervenir dans des maladies de plantes ou humaines immunodéficientes.

Après la mortalité massive de l'été 2003, plusieurs souches bactériennes ont été isolées de colonies affectées de *Paramuricea clavata*, puis mises en culture afin d'évaluer leur rôle comme agents pathogènes potentiels grâce à une série d'expériences en aquarium (Fig. 19 ; Bally & Garrabou 2007).

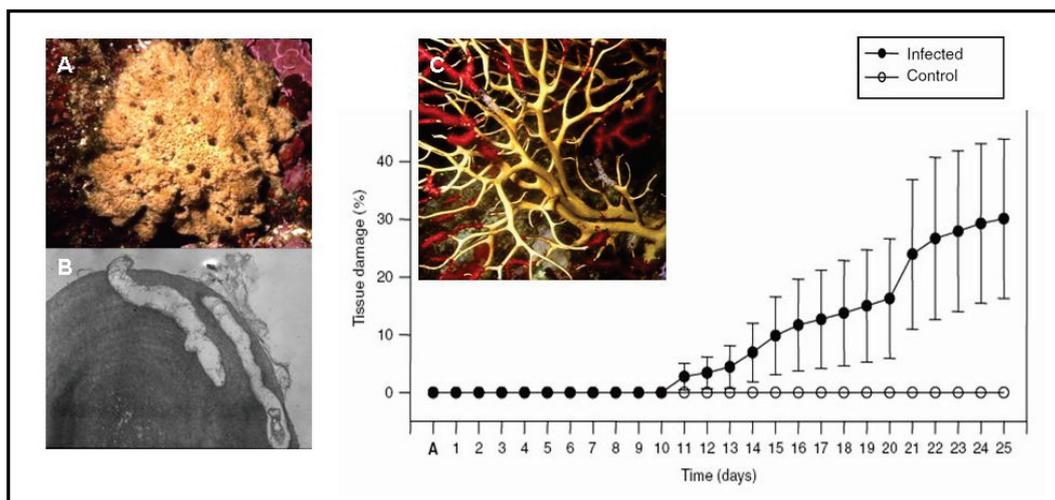


Figure 19 : Maladies infectieuses provoquées par des épisodes de réchauffement. A) Squelette de spongine de *Spongia officinalis* rendu friable par l'attaque de bactéries. B) Bactéries « forant » une fibre de spongine (extrait de Vacelet *et al.* 1994). C) Expérience en aquarium de contamination de *Paramuricea clavata* par *Vibrio coralliilyticus*. Le graphe montre l'évolution du pourcentage (moyen et erreur type) de nécroses sur les colonies dans l'aquarium à 24°C contenant le *vibrio* par rapport à au contrôle maintenu à 16°C. Même en présence du *vibrio*, les gorgones maintenues à 16°C n'ont subi aucune nécrose (données non montrées) (Bally & Garrabou 2007). Photo A : T. Pérez ; B : J. Vacelet ; C : J.G. Harmelin.

Parmi les souches isolées, quatre causent des nécroses de gorgones lorsque la température est élevée. A 16°C, les bactéries ne provoquent aucune lésion, mais à 22°C, on observe déjà un nombre important de colonies affectées par les bactéries. Cependant, plus la température est élevée, moins la différence entre les taux de mortalité des aquariums témoins et contaminés est importante. Parmi ces quatre souches, Bally et Garrabou ont identifié *Vibrio coralliilyticus*, la souche dominante dans les isolats de colonies malades, et pour laquelle ils ont vérifié le postulat de Koch. Cette espèce était déjà connue pour un être un pathogène thermo dépendant de coraux tropicaux de l'Indo-Pacifique. C'est a priori la première fois qu'il est montré qu'un pathogène de scléactiniaire tropical peut affecter un octocoralliaire d'une mer tempérée (Bally & Garrabou 2007). Cette espèce est également connue pour affecter des poissons, des crustacés et des larves de mollusques, ce qui montre la possibilité d'un large spectre d'action. Ces auteurs émettent l'hypothèse que son introduction et sa progression en Méditerranée peuvent être favorisées par le réchauffement climatique. Les autres souches isolées appartenaient également à des genres bactériens renfermant des pathogènes d'organismes marins.

Ce mécanisme impliquant le possible rôle d'un pathogène thermo dépendant, favorisé par le réchauffement de la Méditerranée, a été encore évoqué pour expliquer des taux de mortalité croissant pour l'étoile de mer *Astropecten jonstoni* le long des côtes de Sardaigne (Stahli *et al.* 2008). Dans ce cas encore, les auteurs révèlent la présence de bactéries du genre *Vibrio* dans les individus dont la maladie aurait été provoquée par une montée en température jusqu'à 25°C.

Les invertébrés marins, et notamment les éponges, gorgones et coraux, sont connus pour produire des métabolites secondaires, des substances aux activités anti-microbiennes, qui servent de défenses chimiques à ces organismes. Une atteinte du métabolisme secondaire à la suite d'un stress thermique peut ainsi favoriser l'action d'agents pathogènes. On sait par exemple que l'activité anti-fongique de la gorgone caraïbe *Gorgonia ventalina*, une espèce régulièrement affectée par des maladies infectieuses, est significativement réduite en cas de stress thermique, les montées en température favorisant au contraire le développement du pathogène *Aspergillus sydowii* (Kim *et al.* 2000 ; Alker *et al.* 2001).

Effets sur le métabolisme secondaire

A la suite des événements de 1999 et 2003, des recherches ont été entreprises pour étudier les effets des anomalies thermiques sur divers indicateurs de résistance au stress (Travaux de Pérez, en cours). Pour l'instant, ces travaux ont été conduits sur l'éponge *Spongia officinalis* pour laquelle, on avait détecté une surexpression de protéines de choc thermique (HSP) pendant l'événement de 1999 (Pérez 2001). Ces protéines chaperonnes jouent un rôle majeur dans la réponse de la cellule à une grande variété de stress et sont particulièrement importantes pour la récupération et la survie des organismes.

Durant l'anomalie thermique de 2003, ces biomarqueurs ont été étudiés parallèlement à un suivi de la production de défenses chimiques (Sarrazin & Pérez 2006 ; Thomas *et al.* 2007 et données non publiées). En effet, on pouvait supposer que le stress engendré par le choc

thermique, nécessitant une dépense d'énergie pour le maintien de l'homéostasie, et notamment la surexpression d'HSP, aurait des conséquences sur des métabolismes plus « accessoires » tels que le dit « secondaire » à l'origine des défenses chimiques. Ce type de relation avait été montré avec une autre espèce d'éponge à la suite d'une contamination par des métaux lourds (Agell *et al.* 2001). L'analyse comparée de l'expression des deux marqueurs dans le contexte de l'anomalie thermique de 2003 a confirmé cette hypothèse, montrant une diminution de la production de défenses chimiques en même temps que la sur-expression des protéines chaperonnes HSP 70 chez l'éponge *S. officinalis* (Sarrazin & Pérez 2006). Ces défenses étant réduites, la « porte » est alors entrouverte pour toute sorte de pathogènes. Par la suite, les techniques de chimie des produits naturels marins ont été appliquées pour déterminer les métabolites secondaires dont l'expression avait été inhibée. Cinq molécules majoritaires ont été détectées, parmi lesquelles, deux voient leur production inhibée en condition de stress. Il s'agit de terpénoïdes connus pour leur activité anti proliférative et anti bactérienne (Cimino *et al.* 1971 ; Gonzalez *et al.* 1982 ; Garrido *et al.* 1997). Ce type d'approche est maintenant envisagé pour d'autres espèces affectées par les événements de 1999 et 2003 (Programme ANR ECIMAR, en cours), de manière à vérifier si ce type d'effets pourrait faciliter le développement de maladies infectieuses.

Réponses à court et moyen terme des populations

Alors que certaines des espèces affectées par les événements de mortalité massive sont considérées comme des éléments essentiels du patrimoine naturel méditerranéen, les connaissances sur leur dynamique et donc sur leur capacité de récupération sont paradoxalement très récentes. Les espèces affectées sont souvent considérées longévives, à dynamique relativement lente (taux de croissance faible, effort de reproduction limité), et en l'absence le plus souvent de données de génétique des populations, leur capacité de dispersion est supposée limitée. Ces données sont essentielles pour évaluer la résilience des peuplements face aux fortes perturbations, et donc indispensables pour la mise en place de mesures de gestion et de conservation de la biodiversité, permettant ainsi de préserver les écosystèmes sensibles au réchauffement climatique (Palumbi 2001).

Après la maladie des éponges des années 80, près de quinze années ont été nécessaires pour que l'activité de pêche des îles grecques commence à récupérer, avant de subir à nouveau les effets de la mortalité de 1999 (Warn 2000). Dans les eaux du Parc National de Port-Cros, certaines populations de *S. officinalis* ont connu un recrutement important à la suite de la mortalité de 1999, alors que d'autres espèces commerciales (*S. agaricina* et *Hippospongia communis*) semblent avoir totalement disparu (Pérez *et al.* 2004). A Port-Cros, la mortalité de 2003 a majoritairement affecté les jeunes éponges, nées après 1999, mais cet événement a été également suivi d'un recrutement important permettant de maintenir la densité de population de certains sites (Pérez *et al.* 2004 et données non publiées). Ceci n'est pas surprenant dans la mesure où cette espèce semble se reproduire tout au long de l'année, avec deux pics de reproduction par an, et un effort de reproduction pouvant atteindre 20 % de la biomasse des éponges mères (Pérez *et al.* 2006a).

La gorgone *Paramuricea clavata* est un autre exemple d'espèce très sensible au réchauffement dont l'acquisition de connaissance sur sa dynamique a été en grande partie motivée par les récentes mortalités massives. Cette espèce a fait l'objet d'études de dynamique des populations « post-mortalité de 1999 » en France, en Italie et en Espagne. En Espagne, la thèse de C. Linares incluant des travaux sur la reproduction, les taux de mortalité, de survie et de croissance permettent aujourd'hui d'envisager pour la première fois un modèle de dynamique des populations (Linares 2006 ; Linares *et al.* 2008). Seul ce type de travail totalement abouti permettra, à terme, d'élaborer des prédictions sur les populations de cette gorgone selon différents scénarios de réchauffement climatique et combinaisons d'effet avec d'autres facteurs de perturbation.

En attendant, les séries d'observation lancées en Méditerranée Nord Occidentale après 1999 (ou parfois peu avant) permettent d'apporter quelques indications sur les capacités de récupération de cette espèce. Selon les paramètres suivis par les différents auteurs, les conséquences à moyen terme des événements de mortalité sont appréciées de différentes manières. Globalement, plusieurs années après la mortalité massive de 1999, la taille moyenne des colonies de *P. clavata* a significativement diminué dans les populations étudiées, et ce, quelque soit la région considérée (Bonhomme *et al.* 2003 ; Cerrano *et al.* 2005 ; Linares *et al.* 2005 ; Bianchimani 2006 ; Boury-Esnault *et al.* 2006). En Provence, ces mortalités occasionnent également une diminution significative de la densité de population (Bonhomme *et al.* 2003 ; Linares *et al.* 2005 ; Bianchimani 2006), qui en Italie aurait été compensée par un recrutement important de nouvelles colonies (Cerrano *et al.* 2005). Avec le temps, une récupération est visible dans les populations affectées grâce à une diminution progressive des taux de nécrose des colonies. Cette récupération serait le résultat d'une certaine capacité de régénération des colonies affectées (Cerrano *et al.* 2005) et surtout de la cassure des branches nécrosées sous le poids de la colonisation par des espèces du fouling (Pérez *et al.* 2000 ; Bianchimani 2006). Ce dernier effet, dit « à retardement » (Linares *et al.* 2005), et la disparition des colonies mortes expliquent la diminution très importante de la biomasse au sein des populations de gorgone (Bonhomme *et al.* 2003 ; Linares *et al.* 2005 ; Bianchimani 2006). Ce dernier paramètre, qui intègre les données de la structure démographique et de la densité de population, montre que, plusieurs années après la mortalité de 1999, les populations n'ont toujours pas récupéré leur état initial (Bianchimani 2006). A Port-Cros par exemple, la succession d'événements de mortalité a causé une diminution de la biomasse de 45 % entre 1992 et 2004 (Harmelin & Garrabou 2005). Pire encore, parmi les populations les moins profondes de Ligurie, certaines ont été totalement dévastées après l'événement de mortalité de 2003, ne laissant que quelques rares colonies indemnes là où il y avait des populations denses de *P. clavata*. La perception des effets à moyen terme de ces mortalités est donc très variable, du constat très pessimiste qui envisage une extinction de cette espèce au cours des trente prochaines années (Linares 2006) à une apparente récupération des conditions initiales à la faveur d'un recrutement important dans d'autres populations (Cerrano *et al.* 2005). Cette dernière observation est d'autant plus surprenante que la mortalité de 1999 semble avoir altéré plus sévèrement l'appareil reproducteur des colonies femelles que celui des males, conduisant

ainsi à une modification importante du sex-ratio au sein des populations (Cerrano *et al.* 2005 ; Linares *et al.* 2008).

D'une manière générale, des informations majeures manquent encore avant que l'on puisse évaluer précisément la résilience des populations d'invertébrés affectées par les événements climatiques extrêmes : (i) une bonne connaissance des cycles de vie, des efforts reproducteurs, des succès de reproduction et de recrutement des larves, la contribution de la reproduction asexuée et de la régénération dans le maintien des populations ; (ii) une bonne caractérisation de la structuration génétique des populations permettant d'évaluer les flux de gènes entre elles et les capacités de dispersion des propagules ; (iii) des outils permettant d'apprécier les possibilités d'adaptation au stress généré par le changement global en Méditerranée, qu'il s'agisse d'ajustements physiologiques (plasticité phénotypique) ou de processus micro évolutifs. Ces différentes questions sont actuellement au cœur de différents programmes de recherche.

EXEMPLES D'EFFETS SUR LE FONCTIONNEMENT DES ECOYSTEMES MARINS

Les conséquences attendues des changements de biodiversité occasionnés par les déplacements ou les disparitions de certaines espèces sont des modifications du fonctionnement des écosystèmes marins. Dans ce cas encore, des observations à long terme permettant d'apprécier les variations naturelles de la composition des communautés et les liens avec les fluctuations climatiques à différentes échelles sont essentielles pour prédire les effets des changements climatiques sur les ressources naturelles.

Les communautés planctoniques, et particulièrement les assemblages de copépodes, jouent un rôle majeur dans les flux de matière et d'énergie au sein des écosystèmes pélagiques, offrant une pompe biologique de carbone vers le profond, et exerçant une forte influence sur les recrutements de poissons. Ces mêmes communautés planctoniques peuvent subir le contrôle puissant des « gélatineux » (méduses au sens large, Siphonophores et Ctenophores), parmi lesquels on trouve d'importants prédateurs de copépodes, d'œufs et de larves de poissons. Il est ainsi capital d'évaluer l'influence du climat sur le cycle de vie de ce type d'organismes à très courte durée de vie, dont les stocks sont renouvelés chaque année, et dont les modifications peuvent engendrer des conséquences importantes pour le fonctionnement des écosystèmes. L'équipe de Molinero (2005a et b) a ainsi identifié une série de réactions en chaîne liées aux oscillations Nord Atlantique (NAO). Dans un premier temps, une étude de phénologie conduite sur 27 années a montré que la période d'apparition des pics d'abondance de deux espèces de copépodes, *Centropages typicus* et *Temora stylifera*, était bien corrélée avec l'indice NAO (Fig. 20 ; Molinero *et al.* 2005a).

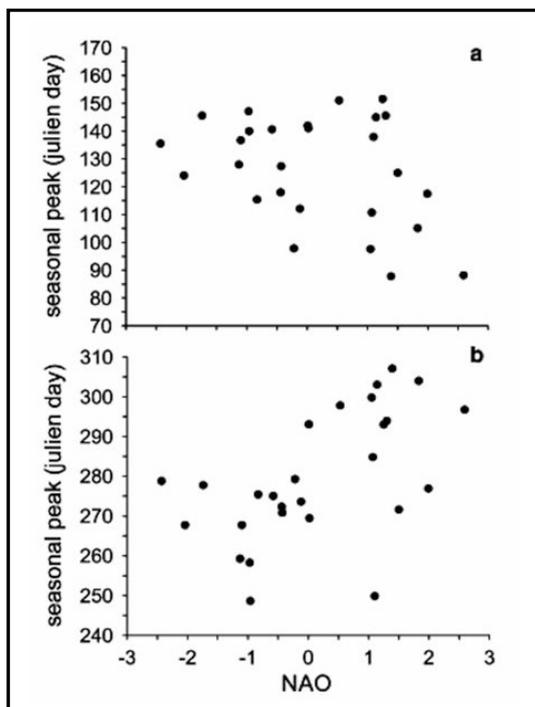


Figure 20 :

Relation entre la variabilité interannuelle des pics saisonniers d'abondance de deux espèces de copépodes en relation avec le NAO. Les tendances pour les deux espèces sont inverses :

a) *Centropages typicus* ($r = -0,58$; $p < 0,01$) ;

b) *Temora stylifera* ($r = 0,53$; $p < 0,01$).

Extrait de Molinero *et al.* 2005a.

Les réponses des deux espèces étudiées sont opposées. Les NAO positifs sont favorables à *C. typicus*, et défavorables à *T. stylifera* dont le pic d'abondance est retardé et diminué d'un facteur 2. Les effets exactement inverses sont observés les années à NAO plus faibles. Selon les auteurs, ces différences de réactivité face aux fluctuations climatiques sont expliquées par plusieurs facteurs. Dans le contexte actuel de changement global en Méditerranée (réchauffement, modification des teneurs en nutriments), on assiste depuis deux décennies à des changements importants au sein des communautés phytoplanctoniques, avec une diminution de la représentation des espèces « siliceuses » (diatomées) au bénéfice d'espèces « non siliceuses » dont des dinophytes (Béthoux *et al.* 2002 ; Goffart *et al.* 2002). Ainsi, les deux espèces de copépodes étudiées ont un régime alimentaire qui change au cours du cycle de vie, mais des préférences globalement différentes. En l'occurrence, l'augmentation de la représentation des dinophytes dans le phytoplancton en période de NAO positif profiterait à *C. typicus*. Pour cette espèce, les anomalies thermiques positives pourraient aussi agir au niveau de la reproduction, notamment en raccourcissant la période de développement embryonnaire, permettant ainsi un développement dans la colonne d'eau plus précoce que celui de sa congénère *T. stylifera* (Molinero *et al.* 2005a). Les mêmes auteurs ont également montré un changement important dans la dynamique des relations entre copépodes et plancton gélatineux durant les années 80 en Mer Ligure (Molinero *et al.* 2005b). Les successions d'anomalies thermiques, de conditions de sécheresse et ainsi de relative stabilité des masses d'eau, survenues au milieu des années 80 auraient grandement favorisé les blooms de méduses, augmentant ainsi la prédation sur les copépodes. Cet ensemble de résultats montre la complexité des effets du forçage climatique sur les interactions entre deux groupes trophiques différents. Même si ces études devraient être étendues à d'autres groupes fonctionnels pour obtenir une meilleure connaissance des mécanismes qui conduisent à la modification du fonctionnement des écosystèmes pélagiques, elles ont permis pour la première fois d'attirer l'attention sur des compartiments biologiques qui sont les principales sources de petits poissons pélagiques (anchois, sardines, etc.) dont les stocks ont été également modifiés au cours des dernières décennies (cf. sections précédentes). Une bonne évaluation des conséquences à moyen et long terme du réchauffement global sur les ressources naturelles méditerranéennes passe donc par un plus grand nombre d'études des effets du climat sur les interactions interspécifiques et des études comparées des réseaux trophiques de différentes aires géographiques.

La forte productivité des écosystèmes marins côtiers est due en partie aux apports de nutriments et de matière organique d'origine terrestre par les fleuves. En Europe, le débit des fleuves est fortement lié aux variations de NAO, une diminution de l'indice entraînant une augmentation des pluies sur les pays du Sud, et du débit des grands fleuves comme le Rhône par exemple. Avec la succession de NAO positifs des années 80, le débit du Rhône a progressivement augmenté et une des conséquences observées a été une augmentation des prises de soles communes dans le Golfe du Lion (Salen-Picard *et al.* 2002). Au cours des 30 dernières années, les prises ont fluctué parallèlement au débit du Rhône, mais avec

un décalage de 5 ans (Fig. 21). Ce phénomène a été expliqué par l'augmentation, après les crues, des peuplements de polychètes qui sont les proies principales des soles (Salen-Picard *et al.* 2002). Des suivis à long terme des peuplements benthiques ont effectivement montré que la densité de population et la biomasse des polychètes fluctuaient parallèlement au débit du fleuve. Ces fluctuations se manifestent avec différents décalages dans le temps (de quelques mois à 3 ans) selon le cycle de vie et l'alimentation des espèces. Les espèces opportunistes à courte durée de vie présentent des pics de densité et de biomasse de courte durée quelques mois seulement après les crues, tandis que la densité des espèces à plus longue durée de vie augmente pendant plusieurs années, et est maximale 2 à 3 ans après les crues (Salen-Picard *et al.* 2002). La crue centennale de 1994, que les auteurs ont eu l'opportunité d'étudier, s'est traduite par une augmentation de plus de 3 fois de la quantité de polychètes au large du Rhône. Cette augmentation s'est maintenue pendant près de 4 ans grâce à la succession des pics des différentes espèces. Les fluctuations du débit des fleuves, liées au climat, ont ainsi des répercussions dans le milieu marin pendant plusieurs années. Par la suite, ces suivis à long terme ont été complétés par une étude de l'alimentation des principales espèces de poissons plats du secteur, en analysant leur composition en isotope stable du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). Ce travail a permis de comprendre comment la matière organique d'origine terrestre est intégrée dans les réseaux trophiques côtiers et favorise particulièrement le cycle de vie de la sole en cas d'apports massifs en période de crue (Darnaude *et al.* 2004).

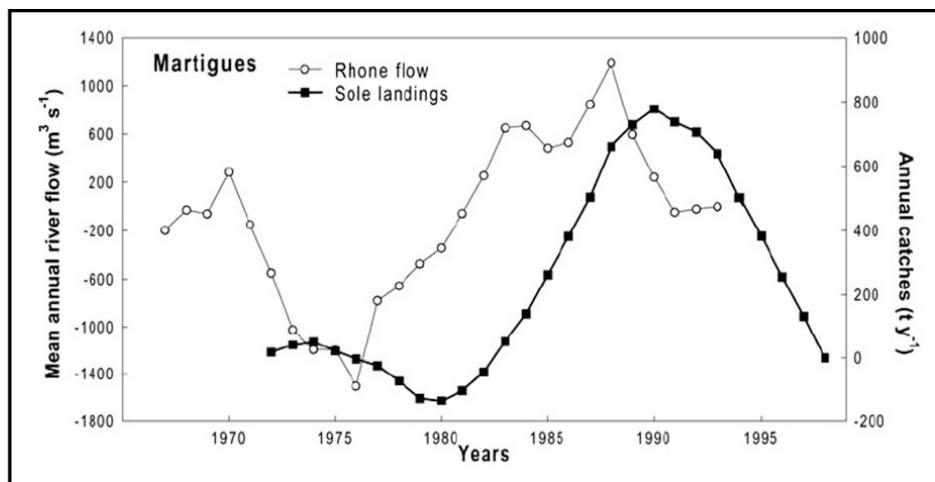


Figure 21 : Fluctuations du débit moyen annuel du Rhône et des débarquements annuels de sole commune à Martigues (Golfe du Lion). La corrélation maximale est observée avec un délai de 5 ans (Salen *et al.* 2002).

Les conséquences en milieu profond sont beaucoup plus rarement étudiées. Danovaro *et al.* (2001) ont passé en revue les effets des récentes modifications des caractéristiques physico-chimiques des eaux profondes de Méditerranée Orientale provoquées par le changement climatique. Ces modifications, qualifiées par Béthoux *et al.* (1999) « d'événement transitoire », ont occasionné une accumulation de matière organique sur les sédiments profonds, altérant les cycles du carbone et de l'azote, et exerçant des effets

négatifs sur les communautés bactériennes profondes et la faune benthique (Fig. 22). A l'origine, il y a dans ce cas encore la modification des assemblages phytoplanctoniques (mesurée par le rapport diatomée : dinophytes) et une augmentation globale de la production primaire favorisant les flux verticaux de phytodétritus et de carbone organique vers les sédiments profonds. Ces phénomènes observés en Méditerranée Orientale sont opposés à ceux décrits à la suite des épisodes El Niño durant lesquels les exportations de matière depuis la zone euphotique sont réduites (Danovaro *et al.* 2001). La faune benthique la plus sensible à ces changements est la méiofaune, et particulièrement les nématodes souvent considérés comme de bons bioindicateurs environnementaux (Bongers & Ferris 1999). Cette méiofaune devrait profiter de l'accumulation de matière organique, or, il n'en est rien, en 10 années, elle a au contraire diminué significativement en densité et en biomasse (Danovaro *et al.* 2001). Deux hypothèses pourraient expliquer ce phénomène : (i) le léger rafraîchissement des eaux profondes de Méditerranée Orientale pendant deux années (Lascaratos *et al.* 1999) qui aurait affecté le potentiel reproductif des nématodes ; (ii) la diminution de la biomasse et de l'activité bactérienne résultant en une réduction de sources appropriées de nourriture. L'ensemble de ces résultats va globalement à l'encontre de ce qu'on pourrait attendre de la modification des caractéristiques physico-chimiques des eaux profondes en relation avec le changement global. La Méditerranée Orientale pourrait être un cas particulier, ce qui n'empêche pas Danovaro et coll. de la proposer comme modèle permettant d'apprécier les conséquences de l'instabilité croissante des circulations océaniques. En tout état de cause, un apport majeur du travail de ces auteurs est la démonstration que les écosystèmes profonds peuvent également répondre très rapidement à la variabilité climatique.

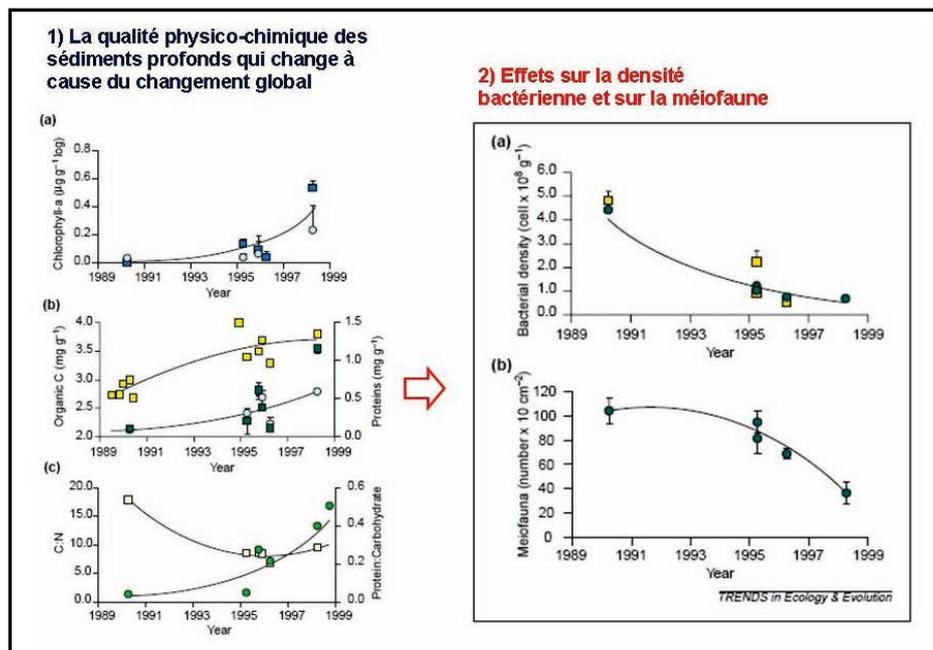


Figure 22 : A gauche, modification entre 1989 et 1999 des facteurs affectant la qualité de la matière organique sédimentaire ; a) chlorophylle a ; b) carbone organique et protéines, c) rapports C:N et protéines : sucres. A droite, densité bactérienne et méiofaune dans les sédiments de la Mer de Crète. Deux stations ont été suivies à # 900 et 1500 m (carrés et ronds) (Danovaro *et al.* 2001).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le changement climatique et l'avenir de la biodiversité méditerranéenne

Les changements climatiques opèrent en Méditerranée, cela est incontestable ! L'émergence récente de séries d'enregistrements de température à long terme a permis de démontrer pour la Méditerranée Nord Occidentale une tendance au réchauffement de l'ordre de 1°C en 30 ans et une augmentation de la fréquence des événements extrêmes. Au cours des dernières décennies, plusieurs événements de grande ampleur ont été à l'origine d'une succession d'événements écologiques majeurs. Au milieu des années 80, la succession des périodes à NAO positifs a coïncidé avec la progression significative vers le Nord d'un contingent d'espèces méridionales, avec l'explosion démographique des gélatineux rompant un certain équilibre au sein des communautés planctoniques, et avec le déclenchement d'une maladie affectant les peuplements de spongiaires du pourtour méditerranéen. La fin des années 90 et le début des années 2000 ont été également marqués par une succession d'anomalies thermiques positives, qui ont causé des mortalités massives avec des extinctions locales de population, ou encore des proliférations d'espèces nuisibles (dinophytes et algues filamenteuses).

On est donc entrain d'assister à un bouleversement de la géographie du climat en Méditerranée, conditionnant des déplacements dans l'espace des espèces leur permettant de se maintenir dans des conditions environnementales propices à leur croissance et leur reproduction. La grande majorité des exemples de déplacement présentés dans ce document peuvent paraître comme des effets biologiques plutôt sympathiques, stimulant certaines pêcheries (*e.g.* sardinelle) ou des activités de loisir (*e.g.* plongée sous-marine). C'est le cas par exemple des arrivées d'espèces méridionales dans les parties septentrionales de Méditerranée, alors que les départs sont beaucoup plus rarement soulignés. Mais quelles seront les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes de ces déplacements ? Quel va être l'impact des arrivées de nouveaux grands prédateurs, tels que Barracudas et Coryphènes, dans les écosystèmes littoraux du bassin septentrional ? Est-ce que les développements de nouvelles espèces constituent un réel bénéfice pour les sociétés humaines, et compensent-ils les départs (certes plus discrets) d'autres espèces ? Ces questions se posent également pour le bassin oriental et pour le Sud, encore qu'il est déjà bien connu que certains poissons de Mer Rouge occupent une place importante dans les pêcheries locales depuis les modifications importantes des écosystèmes provoquées par l'ouverture du Canal de Suez.

Pour les espèces à mobilité réduite, les conséquences des changements climatiques sont beaucoup plus souvent présentées comme des catastrophes écologiques qui pourraient conduire à des extinctions locales d'espèces et donc à une érosion de la biodiversité méditerranéenne. A l'échelle planétaire, un exercice de modélisation a été réalisé pour tenter d'estimer l'ampleur de l'érosion de la biodiversité d'ici à 2050, en prenant en compte le déplacement des zones climatiques, évidemment très critique pour les espèces à faibles capacités de dispersion, et la réduction de la surface des habitats en fonction de

l'expansion des milieux modifiés par l'homme (Thomas *et al.* 2004). Dans ce contexte, le changement climatique constituerait la première cause d'extinction, entraînant la disparition de 18 à 35 % des espèces selon les scénarios climatiques retenus. Cette étude ne prenait en compte qu'un échantillon de régions qui couvrait 20 % de la surface du globe. Alors qu'elle abrite de 4 à 18 % de la biodiversité marine mondiale selon les groupes taxonomiques considérés, la Méditerranée ne faisait pas partie de la zone étudiée, mais les rares modélisations existantes, prenant en compte les effets combinés des changements climatiques et des activités humaines, sont également pessimistes (*e.g.* Linares 2006).

On se pose la question également des effets combinés des changements climatiques avec d'autres sources de perturbation de la biodiversité. La réduction et la fragmentation des surfaces habitables par les espèces compte tenu de l'extension des surfaces urbanisées se posent comme une contrainte importante pour la biodiversité marine. Les invasions biologiques et la progression des espèces exotiques favorisées par le réchauffement peuvent également constituer un facteur de stress supplémentaire pour des espèces déjà fragilisées par les fluctuations climatiques. Plusieurs cas de maladies infectieuses, impliquant parfois des pathogènes déjà connus d'aires tropicales, sont maintenant bien décrits en Méditerranée. En l'absence de données de référence, il est difficile de dire si l'on assiste à une réelle émergence de pathogènes, ou si la tendance à l'augmentation des descriptions d'épizooties marines résulte d'un intérêt croissant pour les études épidémiologiques. Pour Ward & Lafferty (2004), qui ont développé une approche permettant d'évaluer la prédiction d'une augmentation des cas de maladies infectieuses en milieu marin en l'appliquant à neuf groupes d'organismes, il n'existe pas une tendance unique. Sur les trente dernières années, ces auteurs détectent une tendance d'augmentation des cas de maladies infectieuses chez les coraux, les mollusques, les oursins, les tortues et les mammifères marins, alors qu'il n'y a pas de tendance particulière pour les macrophytes, les décapodes et les chondrichthyens, et que les maladies se font plus rares chez les poissons osseux. Pour les auteurs, cela montre que l'augmentation des cas de maladies n'est pas uniquement le résultat d'un plus grand effort des scientifiques. Par ailleurs, certains aspects du changement global, tel que le réchauffement ou la pollution, qui sont supposés accroître la sensibilité aux infections de victimes potentielles, peuvent également impacter les pathogènes plus que leurs cibles (Ward & Lafferty 2004). Formuler des recommandations de gestion des ressources naturelles demande une bonne connaissance de la dynamique des maladies. La tendance à l'augmentation des épizooties dans certains groupes rend d'autant plus urgentes ces recherches, qu'il existe peu de solutions opérationnelles pour atténuer les effets des maladies en milieu marin.

Les espèces les plus « plastiques » ajusteront leur métabolisme pour compenser les stress vécus, et/ou modifieront leur phénologie en avançant ou en retardant tel ou tel événement du cycle de vie pour prévenir des effets sur leur fitness. Assez peu d'études éco physiologiques ont été conduites sur les espèces méditerranéennes affectées par le changement climatique. Les plus récents travaux concernent des espèces récemment affectées par les anomalies thermiques positives de la fin des années 90, telles que des

gorgonaires (Gemini 2006 ; Torrents *et al.* 2008), des scléactiniaires (Rodolfo-Metalpa *et al.* 2006), des spongiaires (Pérez *et al.* 2006 ; Sarrazin & Pérez 2006 ; Thomas *et al.* 2007) ou encore des crustacés (Lejeusne *et al.* 2006). Une nouvelle approche offrant la perspective d'une meilleure visibilité des mécanismes de l'adaptation au sein des écosystèmes marins est en train d'émerger à travers la fusion de l'écophysiologie et de la macro-écologie (Osovitz & Hofmann 2007). Cette nouvelle approche pluridisciplinaire, appelée macro-physiologie marine, examine les fonctions métaboliques des organismes marins à travers de grandes échelles spatiales et temporelles, apportant ainsi des éléments pertinents pour expliquer, par exemple, les distributions biogéographiques. Des renseignements physiologiques à grande échelle permettraient ainsi de vérifier la valeur du principe selon lequel les espèces seraient plus abondantes / plus performantes au centre de leur aire de distribution et déclineraient en allant vers leurs limites de répartition (Sagarin *et al.* 2006). Par extension, la macro-physiologie permettrait d'améliorer notre connaissance de phénomènes complexes à grande échelle, tels que les invasions biologiques ou les réponses au changement climatique, et apporterait des arguments pour dessiner les contours d'aires marines protégées. De telles approches sont encore balbutiantes en Méditerranée. Elles visent notamment à caractériser les cycles de vie et de reproduction d'un certain nombre d'espèces benthiques à travers la Méditerranée (ex. programme UE Phenomed) ou à acquérir les niveaux de base d'expression de marqueurs physiologiques impliqués dans la résistance au stress causé par le changement climatique (ex. programmes ANR Medchange et Ecimar).

Par ailleurs de récentes études ont montré que le changement climatique pouvait également conduire à des modifications génétiques de populations animales (pour une revue voir Bradshaw & Holzapfel 2006). En mer, si les effets des stress et l'adaptation sont relativement bien connus au niveau écologique, il n'en est pas du tout de même pour les mécanismes de l'adaptation au niveau génétique. Or ce dernier aspect est capital car ce sont les bases génétiques de l'adaptation qui confèrent le plus grand pouvoir adaptatif à une population face à des stress environnementaux. Aussi, distinguer les effets des différentes forces évolutives (migration, sélection naturelle, dérive génétique) est de première importance afin de comprendre et éventuellement prédire les réponses adaptatives des organismes et populations aux stress environnementaux.

Avant d'aborder le volet concernant les recommandations et les mesures d'adaptation, il convient de rappeler que certaines conséquences des changements climatiques seront irréversibles, et que, dans certains de ces cas, il n'existe donc pas d'adaptation possible. C'est là un risque important tout particulièrement pour les activités qui dépendent de la biodiversité marine (pêche, aquaculture, activités récréatives). Certains écosystèmes sont souvent déjà fragilisés par les pollutions, la fragmentation des habitats, les invasions biologiques, et peuvent ainsi présenter une très grande sensibilité à un changement du climat, et des capacités d'adaptation amoindries. Ceci est tout particulièrement vrai en zone

littorale dans les pays en voie de développement des rives Sud et Orientale de la Méditerranée.

Des axes de recherche à poursuivre

Les axes de recherche proposés ci-dessous découlent directement des connaissances actuelles des effets biologiques des changements climatiques en Méditerranée. Parmi les propositions d'action, on énoncera par la suite des voies de recherche encore inexplorées en Méditerranée.

- Acquérir des séries d'enregistrement de température et autres paramètres physico-chimiques en relation avec le changement global dans toute la Méditerranée. Aujourd'hui, seule la Méditerranée Nord Occidentale est bien suivie, il convient de mettre en place des stratégies équivalentes en Adriatique, dans le Sud et dans l'Est de la Méditerranée.
- Grâce aux jeux de données disponibles, développer des modèles de prédiction du réchauffement des eaux de la Méditerranée et de modification de la circulation générale.
- Créer une base de données géo référencées sur la distribution des espèces sensibles aux changements climatiques en Méditerranée. Mettre au point des méthodes de suivi des limites de répartition et des modèles de prédiction des risques d'extinction en Méditerranée.
- Développer des programmes de recherche sur les cycles de vie, de reproduction et la dynamique et génétique des populations sensibles. Acquérir ces données de base dans différentes aires géographiques et évaluer les effets d'un changement de régime thermique sur la phénologie. Développer un système d'information phénologique pour la gestion et l'étude des changements climatiques en Méditerranée. Seul ce type d'approche permettra d'apprécier les capacités d'adaptation des espèces menacées par les changements climatiques.
- Etudier les différentes réponses adaptatives mises en œuvre par les organismes et les populations des milieux littoraux devant faire face à des perturbations de grande ampleur telles que les changements climatiques et une pression croissante des activités humaines et des invasions biologiques. Evaluer les effets combinés de différentes sources de perturbation. Etudier les effets de la sélection naturelle au niveau physiologique. Evaluer le rôle de la diversité génétique dans la réponse adaptative des organismes et son maintien face aux changements climatiques et aux sources de perturbations. Développer des approches de macro physiologie, permettant d'acquérir les niveaux de base d'expression de marqueurs physiologiques impliqués dans la résistance au stress. Mettre au point des indicateurs biologiques d'effets précoces des stress permettant d'expliquer les mécanismes conduisant aux changements de biodiversité.

- Multiplier les études sur les effets des changements climatiques sur le fonctionnement des écosystèmes. Quelles conséquences des mouvements d'espèces sur les interactions spécifiques : relations proies prédateurs ? relations hôtes parasites ? compétitions pour l'espace, compétition pour la ressource ? Quelles conséquences des mortalités massives d'invertébrés benthiques suspensivores sur le fonctionnement des communautés, sur le couplage benthos-pelagos ?

Mesures d'adaptation envisageables et proposition d'actions

Le but des mesures d'adaptation est de limiter les aspects négatifs des impacts en réduisant la vulnérabilité des écosystèmes, et de tirer parti au mieux des aspects positifs ou opportunités. Les stratégies d'adaptations doivent avoir pour objectif d'augmenter la flexibilité par gestion des écosystèmes vulnérables, favoriser les capacités d'adaptation inhérentes aux espèces et écosystèmes, et enfin réduire les pressions environnementales et sociales qui pourraient accroître la vulnérabilité à la variabilité climatique (Hulme 2005).

Face à l'évolution de l'environnement, les options d'adaptation possibles méritent une réflexion stratégique approfondie, prenant notamment en compte les conséquences indirectes et à long terme des différentes attitudes possibles. Aussi, on ne propose ici que quelques pistes qui devront être explorées par un groupe élargi de spécialistes dans le domaine.

- Réduire l'incertitude en élargissant le socle de connaissances : la première des recommandations consiste bien évidemment à mettre tout en œuvre pour approfondir la connaissance scientifique et explorer de nouvelles voies de recherche. La connaissance des impacts potentiels des changements climatiques sur les espèces ou les communautés est cruciale avant toute tentative de stratégie de gestion adaptée. Bien que l'essentiel de la connaissance rapportée dans ce document concerne les effets du stress thermique, il faut garder en mémoire que la température n'est pas la seule variable à être modifiée sous l'effet du changement global. Selon les régions, il faut aussi considérer les modifications des régimes de précipitations pouvant occasionner des crues de rivières et grands fleuves, la montée du niveau de la mer, les radiations solaires, les modifications des courants, les changements d'équilibres biogéochimiques, etc.
- Une généralisation des études épidémiologiques est nécessaire pour déterminer les facteurs de déclenchement et de propagation des agents pathogènes. Un grand enjeu consiste également à évaluer les sensibilités relatives des différentes communautés marines méditerranéennes.
- Le développement de modèles prédictifs : Il existe toujours un doute sur la réponse des espèces et des écosystèmes à un scénario climatique donné. Les modèles corrélatifs pourraient apporter de bonnes indications sur les effets des changements climatiques sur l'abondance et la distribution des espèces. Par contre, les modèles

incorporant des aspects des traits d'histoire de vie, des compétitions intra et inter spécifiques, ou des relations proies-prédateurs, apporteraient une bien meilleure connaissance des processus. Les modèles sont particulièrement sensibles aux incertitudes inhérentes aux prédictions climatiques, à la complexité des interactions spécifiques et à la difficulté de paramétrer les fonctions de dispersion. Ainsi, il n'est pas question d'utiliser sans précaution des modélisations résultant d'outils prédictifs qui n'auraient pas été validées par des données réelles relevées sur le terrain.

- Une amélioration de la visibilité des problèmes de conservation de la biodiversité marine méditerranéenne dans le contexte de changement climatique. Cela nécessite un regroupement des forces en présence en Méditerranée pour construire des programmes fédérateurs. Il est nécessaire de mieux communiquer, et de dresser un inventaire des spécialistes dans le domaine et des programmes et actions au niveau national ou régional.
- Développer des indicateurs économiques permettant de mesurer les conséquences des modifications de biodiversité pour les activités humaines dépendantes ?
- Une aide aux pays en voie de développement est nécessaire pour permettre l'évaluation de leur vulnérabilité, à travers le recueil de données sur le changement climatique (politique d'observation) et leur traduction éventuelle sous forme de modélisation.
- Vers une bonne ingénierie écologique ! Alors que les impacts des changements climatiques peuvent être sévères, ils sont souvent exacerbés par des pratiques « courantes » de gestion du milieu marin, telles que les constructions de digues de protection contre les vagues ou encore les régulations des crues. Dans la plupart des cas, les adaptations aux variabilités climatiques mises en place et conduisant au maintien de certains intérêts économiques, vont à l'encontre d'options de conservation de la biodiversité (pour une revue voir Hulme 2005). Les changements climatiques augmentent les risques d'effondrement des stocks de poissons et peuvent affecter dans certains cas les pêcheries. Dans ce cas, il est donc nécessaire d'adapter l'effort de pêche. Les changements climatiques peuvent également affecter la qualité des habitats et ainsi menacer les espèces présentant des capacités de dispersion limitées. Pour ce type d'espèces, des opérations de transplantation bien planifiées pourraient s'avérer être de meilleures options, qu'une gestion visant à améliorer la connectivité entre populations. Malheureusement, en mer, les essais de transplantation d'espèces affectées par les changements climatiques sont très rares. L'approche de Linares (2006), couplant étude expérimentale et application d'un modèle de viabilité, a permis de tester la pertinence de transplants de gorgonaires et de montrer que cette approche pouvait servir d'outil de gestion et de restauration des populations sévèrement affectées par les anomalies thermiques.

- Des principes généraux : Contrôler la variabilité climatique est une mission impossible. Par contre, l'élimination d'autres sources de perturbations pourrait diminuer la vulnérabilité des espèces et des écosystèmes. En agissant sur les introductions, on peut tenter de contrôler l'arrivée de compétiteurs pour l'espace et la ressource, de nouveaux pathogènes ou de parasites. En agissant sur les émissions de polluants, on évite les effets synergiques avec le stress thermique. En limitant la fragmentation des habitats, on facilite la dispersion en maintenant la connectivité entre populations. Par ailleurs, il est aussi possible d'augmenter la connectivité en mettant en place des corridors d'habitats. Cette approche est a priori très attrayante, mais sa valeur est souvent très « espèce dépendante » et peut ne pas être toujours appropriée. Ainsi, le plan de gestion ne doit pas nécessairement se concentrer sur des corridors de « nature sauvage » au détriment d'une gestion appropriée d'aires marines protégées de plus grande taille.
- Initier une action intégrée à l'échelle de la Méditerranée. A ce jour, les travaux conduits sur l'impact des changements climatiques sur la biodiversité côtière sont le fruit d'initiatives nationales ou de collaborations d'un petit nombre de pays européens.

Il est aujourd'hui reconnu que les effets des changements climatiques se feront sentir à tous les niveaux : santé humaine, santé animale, ressources en eau, ressources biologiques, qualité de l'environnement et activités économiques (agriculture, industrie, transport, assurances, etc.) (Parry 2000). Dans toute la Méditerranée, les changements climatiques auront une incidence particulière sur la demande, l'offre et la qualité futures des ressources en eau et modifieront la fréquence, la répartition spatiale et l'intensité des sécheresses et des inondations. En conséquence, ces effets des changements climatiques sont très largement prioritaires, et c'est ainsi qu'ils font l'objet des premières mesures d'adaptation. Néanmoins, les zones côtières de toute la planète, déjà soumises à de multiples contraintes, concentrent aujourd'hui 60 % des populations humaines sur une bande de 60 km de large. Les eaux marines littorales sont le siège de 14 à 30 % de la production primaire océanique, et accueille 90 % des captures de pêche. La Méditerranée n'échappe pas à cette règle générale, bien au contraire, et les effets des changements climatiques, auxquels cette région est particulièrement sensible, représentent de nouvelles menaces sur la biodiversité littorale. Aussi, la gestion intégrée de la zone côtière doit être un souci constant si l'on veut arriver tout à la fois à une régulation des usages, à la préservation de l'environnement littoral et à l'assurance d'un développement durable de ce territoire très convoité. Au terme de cette étude, il est nécessaire de rappeler que les changements climatiques et leurs effets sont des processus irrémédiables. A long terme, l'enjeu majeur ne sera probablement que de réussir à prédire le devenir de la biodiversité méditerranéenne, la future composition des pêcheries, des paysages sous-marins, et d'adapter nos usages en conséquence !

BIBLIOGRAPHIE

- Abboud-Abi Saab M., Romano J.C., Bensoussan N., Fakhri M., 2004 - Suivis temporels comparés de la structure thermique d'eaux côtières libanaises (Batroun) et françaises (Marseille) entre juin 1999 et octobre 2002. *Comptes Rendus Geoscience* 336 : 1379-1390.
- Agell G., Uriz M.J., Cebrian E., Marti R., 2001 - Does stress protein induction by copper modify natural toxicity in sponges? *Environmental Toxicology and Chemistry* 20 : 2588-2593.
- Alker A.P., Smith G.W., Kim K., 2001 - Characterization of *Aspergillus sydowii* (Thom et Church), a fungal pathogen of Caribbean sea fan corals. *Hydrobiologia* 460 : 105-111.
- Astraldi M., Bianchi C.M., Gasparini G.P., Morri C., 1995 - Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution : a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean). *Oceanologica Acta* 18 (2) : 139-149.
- Bally M., Garrabou J., 2007 - Thermodependant bacterial pathogens and mass mortalities in temperate benthic communities: a new case of emerging disease linked to climate change. *Global Change Biology* 13 : 2078-2088.
- Barry J.P., Baxter C.H., Sagarin R.D., Gilman S.E., 1995 - Climate-related long-term faunal changes in California rocky intertidal community. *Science* 267 : 672-675.
- Ben Mustapha K., El Abed A. 2000. - Données nouvelles sur des éléments du macro benthos de Tunisie. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 36 : 358.
- Ben Mustapha K., Vacelet J., 1991 - Etat actuel des fonds spongifères de Tunisie. In Boudouresque C.F. et al. (ed.), *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. GIS Posidonie, France : 43-46
- Béthoux J.P., Gentili B., 1999 - Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate change. *Journal of Marine Systems* 20: 33-47.
- Béthoux J.P., Gentili B., Morin P., Nicolas E., Pierre C., Ruiz-Pino D., 1999 - The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Progress in Oceanography* 44 : 131-146.
- Béthoux J.P., Gentili B., Raunet J., Tailliez D., 1990 - Warming trend in the western Mediterranean deep water. *Nature* 347 : 660-662.
- Béthoux J.-P., Gentili B., Tailliez D., 1998 - Warming and freshwater budget change in the Mediterranean since the 1940s, their possible relation to the greenhouse effect. *Geophysical-Research-Letters* 25 : 1023-1026.

- Béthoux J.P., Morin P., Ruiz-Pino D. 2002. Temporal trends in nutrient ratios: chemical evidence of Mediterranean ecosystem changes driven by human activity. *Deep-Sea Research II* 49 : 2007-2016.
- Bianchi C.N. 1997. - Climate change and biological response in the marine benthos. *In : Atti 128 Congresso Associaz. Italiana Oceanol. Limnol. (18-21 settembre 1996, Isola di Volcano), Piccazzo M. ed. : 3-20.*
- Bianchi C.N., 2004 - Biodiversity issues for the next coming tropical Mediterranean Sea. *Biologia Marina Mediterranea* 11 : 4.
- Bianchi C.N., 2007 - Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 580 : 7-21.
- Bianchi C.N., Morri C., 1993 - Range extension of warm-water species in the northernMediterranean evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newsletter* 5 : 156-159.
- Bianchi C.N., Morri C., 2000 - Marine biodiversity of the Mediterranean sea: situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin* 40 (5): 367-376.
- Bianchimani O., 2006 - Mortalités massives d'invertébrés marins longévives: impact et récupération des populations de gorgones rouges *Paramuricea clavata* en Méditerranée Nord Occidentale. Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, 37 pp.
- Bodilis P., Ganteaume A., Francour P., 2003 - Recruitment of the dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) in the north-western Mediterranean Sea. *Cybium* 27 (2) : 123-129.
- Bombace G., 2001 - Influence of climatic changes on stocks, fishes and marine ecosystems in the Mediterranean Sea. *Archo. Oceanogr. Limnol.* 22 : 67-72.
- Bongers T., Ferris H., 1999 - Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 14 : 224-228.
- Bonhomme D., Garrabou J., Pérez T., Sartoretto S., Harmelin J.G., 2003 - Impact and recovery from a mass mortality event of the gorgonian *Paramuricea clavata* on the French Mediterranean coasts. *Geophysical Research Abstracts* 5 : 10676.
- Boury-Esnault N., Aurelle D., Bensoussan N., Chevaldonné P., Garrabou J., HarmelinJG, Laubier L., Ledoux J.B., Lejeusne C., Marschal C., Pérez T., Romano J.C., Torrents O., Vacelet J. 2006. - Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée Nord Occidentale. *Institut Français de la Biodiversité, Rapport final*, 39 pp.
- Bradshaw W.E., Holzapfel C.M., 2006 - Evolutionary response to rapid climate change. *Science* 312 : 1477-1478.

- Cerrano C., Arillo A., Azzini F., Calcinai B., Castellano L., Muti C., Valisano L., Zega G., Bavestrello G., 2005 - Gorgonian population recovery after a mass mortality event. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15 : 147-157.
- Cerrano C., Bavestrello G., Bianchi C.N., Cattaneo-Vietti R., Bava S., Morganti C., Morri C., Picco P., Sara G., Schiaparelli S., Siccardi A., Sponga F., 2000 - A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (NW Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters* 3 : 284-293.
- Cerrano C., Totti C., Sponga F., Bavestrello G., 2006 - Summer disease in *Parazoanthus axinellae* (Schmidt, 1862) (Cnidaria, Zoanthidea). *Italian Journal of Zoology* 73 (4) : 355-361.
- Chevaldonné P., Lejeusne C., 2003 - Regional warming-induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letters* 6 : 371-379.
- Cimino G., De Stefano S., Minale L., Fattorusso E., 1971 - Furospongins-1, a new C-21 furanoterpene from sponges *Spongia officinalis* and *Hippospongia communis*. *Tetrahedron* 27 : 4673-4679.
- Coma R., Linares C., Ribes C., Diaz D., Garrabou J., Ballesteros E., 2006 - Consequences of a mass mortality in populations of *Eunicella singularis* (Cnidaria: Octocorallia) in Menorca (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 327 : 51-60.
- Coma R., Pola E., Ribes M., Zabala M., 2004 - Long term assessment of the patterns of mortality of a temperate octocoral in protected and unprotected areas: a contribution to conservation and management needs. *Ecological Applications* 14 : 1466-1478.
- Danovaro R., Dell'Anno A., Fabiano M., Pusceddu A., Tselepidis A., 2001 - Deep-sea ecosystem response to climate changes: the eastern Mediterranean case study. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (9) : 505-510.
- Darnaude A.M., Salen-Picard C., Polunin N.V.C., Harmelin-Vivien M.L., 2004 - Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138 : 325-332.
- Degobbi D., Precali R., Ivancic I., Smolaka N., Fuks D., Kveder S., 2000 - Long-term changes in the northern Adriatic ecosystem related to anthropogenic eutrophication. *International Journal of Environment and Pollution* 13 : 1-6.
- Elbrächter M., 1999 - Exotic flagellates of coastal North Sea waters. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 5 : 235-242.
- Francour P., Boudouresque C.F., Harmelin-Vivien M., Harmelin J.-G., Quignard J.-P., 1994 - Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin* 28 : 523-526.
- Gaino E., Pronzato R., 1989 - Ultrastructural evidence of bacterial damage to *Spongia officinalis* fibres (Porifera, Demospongiae). *Diseases of Aquatic Organisms* 6 : 67-74.

- Gaino E., Pronzato R., Corriero G., Buffa P., 1992 - Mortality of commercial sponges: incidence in two Mediterranean areas. *Bollettino di Zoologia* 59 : 79-85.
- Galil B., 2007 - Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin* 55 : 314-322.
- Galil B., Zenetos A., 2002 - A sea change: exotics in the eastern Mediterranean Sea. *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* : 325-336.
- Garrabou J., Pérez T., Chevaldonné P., Bensoussan N., Torrents O., Lejeusne C., Romano J.C., Vacelet J., Boury-Esnault N., Harmelin-Vivien M., Verlaque M., Boudouresque C.F., Zibrowius H., Harmelin J.G., 2003 - Is the global change a real threat for the conservation of the NW Mediterranean marine biodiversity? *Geophysical Research Abstracts* 5 : 10522.
- Garrabou J., Pérez T., Sartoretto S., Harmelin J.G., 2001 - Mass mortality event in red coral (*Corallium rubrum*, Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) population in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 217 : 263-272.
- Garrido L., Zubia E., Ortega M.J., Salva J., 1997 - New furanoterpenoids from the sponge *Spongia officinalis*. *Journal of Natural Products* 60 : 794-797.
- Gemini M., 2006 - Effets d'une hyperthermie induite sur deux gorgones de Méditerranée: *Eunicella singularis* et *Eunicella cavolinii*. Conséquences de la symbiose dans la résistance au stress thermique. Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR 112 INRA-Université de Nice Sophia Antipolis, 42 pp.
- GIEC, 2002. Les changements climatiques et la biodiversité. Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat, 75 pp.
- GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques : conséquences, adaptation et vulnérabilité. Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat, 24 pp.
- Giuliani S., Lamberti C.V., Sonni C., Pellegrini D., 2005 - Mucilage impact on gorgonians in the Tyrrhenian sea. *The Science of the Total Environment* 353 : 340-349.
- Goffart A., Hecq J.H., Legendren L., 2002 - Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean) over the last two decades: a response to the changing climate. *Marine Ecology Progress Series* 235 : 387-399.
- Gomez F., 2003 - The toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*: an invader in the Mediterranean Sea. *Acta Botanica Croatia* 62 : 65-72.
- Gomez F., Claustre H., 2003 - The genus *Asterodinium* (Dinophyceae) as possible biological indicator of warming in the western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 83 : 173-174.

- Gonzalez A.G., Darias V., Estevez E., 1982 - Contribution to the biological study of *Spongia officinalis*. *Il Farmaco* 37 : 179-183.
- Grubelic I., Antolic B., Despalatovic M., Grbec B., Beg Paklar G., 2004 - Effect of climatic fluctuations on the distribution of warm-water coral *Astroides calycularis* in the Adriatic Sea: new records and review. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 84 : 599-602.
- Harley C.D.G., Hughes A.R., Hultgren K.M., Miner B.G., Sorte C.J.B., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanek L., Williams S.L., 2006 - The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9 : 228-241.
- Harmelin J.G., 2004 - Environnement thermique du benthos côtier de l'Ile de Port-Cros (parc national, France, Méditerranée Nord-occidentale) et implications biogéographiques. *Scientific Reports of Port-Cros national Park* 20 : 173-194.
- Harmelin J.G., Garrabou J., 2005 - Suivi d'une population de *Paramuricea clavata* (Risso, 1826) (Cnidaria, Octocorallia, Gorgonanea) dans le parc national de Port-Cros (Méditerranée, France): comparaison des états 1992 et 2004 sur le site de la Galère. *Scientific Reports of Port-Cros national Park* 21 : 175-191.
- Harmelin J.G., Marinopoulos J., 1994 - Population structure and partial mortality of the gorgonian *Paramuricea clavata* (Risso) in the north-western Mediterranean (France, Port-Cros Island). *Marine Life* 4 (1) : 5-13.
- Harmelin J.G., Robert P., 2001 - Evolution récente de la population du mérrou brun (*Epinephelus marginatus*) dans le Parc National de Port-Cros (France, Méditerranée). *Scientific Reports of Port-Cros national Park* 18 : 149-161.
- Harmelin J.G., Vacelet J., 1997 - Clues to deep-sea biodiversity in a nearshore cave. *Vie et Milieu* 47 (4) : 351-354.
- Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D.M.E., Overstreet R.M., Porter J.W., Smith G.W., Vasta G.R., 1999 - Emerging marine diseases - Climate links and anthropogenic factors. *Science* 285 : 1505-1510.
- Harvell C.D., Mitchell C.E., Ward J.R., Altizer S., Dobson A.P., Otsfeld R.S., Samuel M.D., 2002 - Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296 : 2158-2162.
- Hughes L., 2000 - Biological consequences of global warming : is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15 : 56-61.
- Hulme P.E., 2005 - Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? *Journal of Applied Ecology* 42 : 784-794.
- Johnson R.G., 1997 - Ice Age initiation by an ocean-atmospheric circulation change in the Labrador Sea. *Earth and Planetary Science Letters* 148 : 367-379.

- Karl T.R., Trenberth K.E., 2003 - Modern global climate change. *Science* 302 : 1719-1723.
- Kim K., Kim P.D., Alker A.P., Harvell C.D., 2000 - Chemical resistance of gorgonian corals against fungal infections. *Marine Biology* 137 (3) : 393-401.
- Kushmaro A., Loya Y., Fine M., Rosenberg E., 1996 - Bacterial infection and coral bleaching. *Nature* 380 : 396.
- Kushmaro A., Rosenberg E., Fine M., Haim Y.B., Loya Y., 1998 - Effect of temperature on bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio* AK-1. *Marine Ecology Progress Series* 171 : 131-137.
- Lascaratos A., Roether W., Nittis K., Klein B., 1999 - Recent changes in deep water formation and spreading in the eastern Mediterranean Sea: a review. *Progress in Oceanography* 44 : 5-36.
- Laubier L., 2001 - Climatic changes and trends and marine invertebrates: a need for relevant observing networks and experimental ecophysiology. *Atti Associazione Italiana Oceanologia Limnologia* 14 : 15-24.
- Laubier L., 2003 - Changement et vulnérabilité des peuplements marins côtiers. *Comptes Rendus Geoscience* 335 : 561-568.
- Laubier L., Pérez T., Lejeusne C., Garrabou J., Chevaldonné P., Vacelet J., Boury-Esnault N., Harmelin J.G., 2003 - La Méditerranée se réchauffe-t-elle? Is the Mediterranean warming up? *Marine Life* 13 (1-2) : 71-81.
- Lejeusne C., Pérez T., Sarrazin V., Chevaldonné P., 2006 - Baseline expression of Heat Shock Proteins (HSP) closely related to natural temperature fluctuations in a thermotolerant Mediterranean marine invertebrate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63 : 2028-2037.
- Linares C., 2006 - Population ecology and conservation of a long-lived marine species: the red gorgonian *Paramuricea clavata*. Thesis, Universitat de Barcelona, Facultat de Biologia-Department d'Ecologia, 210 pp.
- Linares C., Coma R., Diaz D., Zabala M., Hereu B., Dantart L., 2005 - Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 305 : 127-137.
- Linares C., Coma R., Zabala M., 2008 - Effects of a mass mortality event on gorgonian reproduction. *Coral Reefs* 27 : 27-34.
- Lipej L., Dulcic J., 2001 - Factors affecting the diversity of the Adriatic ichthyofauna. *Ann. An. Istrske Mediter. Stud. (Hist. Nat.)* 11 (1) : 18.
- Luterbacher J., Dietrich D., Xoplaki E., Grosjean M., Wanner H., 2004 - European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science* 303 : 1499-1503.

- Martin Y., Bonnefont J.L., Chancerelle L., 2002 - Gorgonians mass mortality during the 1999 late summer in French Mediterranean coastal waters: the bacterial hypothesis. *Water Research* 36 : 779-782.
- Marullo S., Guarracino M., 2003 - L'anomalia termica del 2003 nel Mar Mediterraneo osservata da satellite. *Energia, Ambiente et Innovazione* 6 : 48-53.
- Molinero J.C., Ibanez F., Nival P., 2005a - North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnology and Oceanography* 50 (4) : 1213-1220.
- Molinero J.C., Ibanez F., Souissi S., Chifflet M., Nival P., 2005b - Phenological changes in the Northwestern Mediterranean copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* linked to climate forcing. *Oecologia* 145 : 640-649.
- Nagelkerken I., Buchan K., Smith G.W., Bonair K., Bush P., Garzon-Ferreira J., Botero L., Gayle P., Harvell C.D.et-al, 1997 - Widespread disease in Caribbean sea fans: 2. Patterns of infection and tissue loss. *Marine Ecology Progress Series* 160 : 255-263.
- Nehring S., 1998 - Establishment of thermophilic phytoplankton species in the North Sea: biological indicators of climatic changes? *ICES Journal of Marine Science* 55 : 818-823.
- Nicholls R.J., Hoozcmans F.M.J., 1996 - The Mediterranean: vulnerability to coastal implications to climate change. *Ocean and Coastal Management* 31 : 105-132.
- Ocana O. 2005. - Biología y divulgación para la conservación y mejor de gestión de la especie *Astroides calycularis* y sus habitats en los litorales de Ceuta y Melilla. *Informe científico realizado para el Ministerio de Medioambiente*, 71 pp.
- Occhipinti-Ambrogi A., 2007 - Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin* 55 : 342-352.
- Occhipinti-Ambrogi A., Savini D., 2003 - Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 46 : 542-551.
- Osovitz C.J., Hofmann G.E., 2007 - Marine macrophysiology: studying physiological variation across large spatial scales in marine systems. *Comparative Biochemistry and Physiology, A* 147 : 821-827.
- Palumbi S., 2001 - The ecology of marine protected areas. *Marine Community Ecology* : 509-530.
- Parmesan C., Yohe G., 2003 - A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 398 : 421.
- Parry M.L. (ed), 2000 - *Assesment of potential effects and adaptations for climate change in Europe: the Europe ACACIA project*. Jackson Environment Institute, University of East Anglia, Norwich, 320 pp.

- Pérez T., 2001 - Qualité de l'environnement marin littoral : étude des spongiaires pour la bioévaluation des peuplements de substrats durs. Thesis, Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, 229 pp.
- Pérez T., Ereskovsky A., Correia S., Bézac C., Boury-Esnault N., Vacelet J. 2006a. - Life cycle and reproductive effort of the Mediterranean commercial sponge *Spongia officinalis*. 7th international sponge symposium, *Biodiversity Innovation Sustainability*: 86.
- Pérez T., Garrabou J., Sartoretto S., Harmelin J.G., Francour P., Vacelet J., 2000 - Mass mortality of marine invertebrates: an unprecedented event in the Northwestern Mediterranean. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série III* 323 : 853-865.
- Pérez T., Graille R., Boury-Esnault N., Vacelet J. 2004. - Suivi des populations de *Spongia officinalis* du Parc National de Port-Cros. *Parc National de Port-Cros*, 25pp.
- Pérez T., Lejeusne C., Aurelle D., Bensoussan N., Boury-Esnault N., Chevaldonné P., Garrabou J., Harmelin J.G., Laubier L., Ledoux J.B., Marschal C., Romano J.C., Torrents O., Vacelet J. 2006b. - Evaluation des modifications de la biodiversité marine sous l'influence du changement global en Méditerranée Nord-occidentale. *Colloque IFB-GICC, Réponses adaptatives au changement global: résultats et prospective*, pp. 58-65.
- Petchey O.L., McPhearson T., Casey T.M., Morin P.J., 1999 - Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402 : 69-72.
- Peters E.C., 1993 - Disease of other invertebrate phyla: Porifera, Cnidaria, Ctenophora, Annelida, Echinodermata. In Couch J.A., Fournie J.W. (ed.), *Pathobiology of Marine and Estuarine Organisms*. CRC Press, Boca Raton: 393-449
- Rinaldi A., Vollenweider R.A., Montanari G., Ferrari C.R., 1995 - Mucilages in Italian seas: the Adriatic and Tyrrhenian Seas, 1988-1991. *The Science of the Total Environment* 165 : 165-183.
- Rodolfo-Metalpa R., Bianchi C.N., Peirano A., 2000 - Coral mortality in NW Mediterranean. *Coral Reefs* 19 : 24.
- Rodolfo-Metalpa R., Bianchi C.N., Peirano A., Morri C., 2005 - Tissue necrosis and mortality of the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Italian Journal of Zoology* 72 : 271-276.
- Rodolfo-Metalpa R., Richard C., Allemand D., Ferrier-Pages C., 2006 - Growth and photosynthesis of two Mediterranean corals, *Cladocora caespitosa* and *Oculina patagonica*, under normal and elevated temperatures. *The Journal of Experimental Biology* 209: 4546-4556

- Romano J.C. 2003. - Le réchauffement des eaux côtières en Méditerranée Nord Occidentale : une certitude sur les 30 dernières années. The warming trend of the NW Mediterranean coastal waters: an evidence over the last 30 years. International Geosphere Biosphere Programme (IGBP) and World Climate Research Programme (WCRP). *Lettre PIGB-PMRC-France* 15 : 50-55.
- Romano J.C., Bensoussan N., Younes W.A.N., Arlhac D., 2000 - Anomalies thermiques dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 323 : 415-427.
- Romano J.C., Lugrezi M.C., 2007 - Série du marégraphe de Marseille: mesures de températures de surface de la mer de 1885 à 1967. *Comptes Rendus Geoscience* 339 : 57-64.
- Root T.L., Price J.T., Kimberly R.H., Schneider S.H., Rosenzweig C.J., Pounds J.A., 2003 - Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421 : 57-60.
- Rosenberg E., Ben-Haim Y., 2002 - Microbial diseases of corals and global warming. *Environmental Microbiology* 4 : 318-326.
- Sabates A., Martin P., Lloret J., Raya V., 2006 - Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Global Change Biology* 12 : 2209-2219.
- Sagarin R.D., Gaines S.D., Gaylord B., 2006 - Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (9) : 524-530.
- Salat J., 1996 - Review of hydrographic environmental factors that may influence anchovy habitats in northwestern Mediterranean. *Scientia marina* 60 (suppl.2) : 21-32.
- Salat J., Pascual J. 2002. - The oceanographic and meteorological station at L'Estartit (NW Mediterranean). *CIESM Workshop: Tracking long-term hydrological change in Mediterranean Sea*, Series n°16 : 31-34.
- Salen-Picard C., Darnaude A., Arlhac D., Harmelin-Vivien M.L., 2002 - Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133: 380-388.
- Sarrazin V., Pérez T. 2006. - Sponge chemical defenses in stress conditions: the case study of the last disease outbreak observed in the NW Mediterranean. *Congrès "1906-2006: one century of marine research in Europe", European Federation of Marine Science and Technology Societies et Union des Océanographes de France, Institut Océanographique de Paris, 13-15 Septembre 2006.*
- Schiaparelli S., Castellano M., Povero P., Sartoni G., Cattaneo-Vietti R., 2007 - A benthic mucilage event in North-Western Mediterranean Sea and its possible relationships with the summer 2003 European heatwave: short term effects on littoral rocky assemblages. *Marine Ecology* 28 : 341-353.

- Southward A.J., Hawkins S., Burrows M.T., 1995 - Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of thermic Biology* 20 : 127-155.
- Sparnocchia S., Schiano M.E., Berger J., Del Rio C.M., 2006 - The anomalous warming of summer 2003 in the surface layer of the Central Ligurian Sea (Western Mediterranean). *Ann. Geophys.* 24 : 443-452.
- Stahli A., Schaerer R., Hoelzle K., Ribi G., 2008 - Temperature induced disease in the starfish *Astropecten jonstoni*. *JMBA2 - Biodiversity Records* : 1-5.
- Stephens J.S., Hose J.H., Love M.S., 1988 - Fish assemblages as indicators of environmental changes in nearshore environments. In Soule D.F., Keppel G.S. (ed.), *Marine Organisms as Indicators*. Springer, New-York : 91-103
- Sussman M., Loya Y., Fine M., Rosenberg E., 2003 - The marine fireworn *Hermodice carunculata* is as winter reservoir and spring-summer vector for the coral-bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Environmental Microbiology* 5 (4) : 250-255.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Ferreira de Siqueira M., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E., 2004 - Extinction risk from climate change. *Nature* 427 : 145-148.
- Thomas O.P., Sarrazin V., Ivanisevic J., Amade P., Pérez T. 2007. - Sponge chemical defenses in stress conditions: the case of the last disease outbreak observed in the NW Mediterranean. *5th European Conference on Marine Natural Products, Ischia, Italy*.
- Torrents O., Tambutté E., Caminiti N., Garrabou J., 2008 - Upper thermal threshold of shallow vs deep populations of the precious Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (L.): assessing the potential effects of warming in the NW Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357 : 7-19.
- Vacelet J. 1990. - Report of a mission in Tunisia, Syria, Cyprus, Greece and Turkey, 26 September-4 October and 25 October-12 November 1989 in the context of the programme Fight against the epidemic decimating sponges in the Mediterranean. *Document FAO* : 14 pp.
- Vacelet J. 1991 - Statut des éponges commerciales en Méditerranée. In Boudouresque C.F. (ed.), *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*. GIS Posidonie, France : 35-42
- Vacelet J. 1994. - The struggle against the epidemic which is decimating Mediterranean sponges. *FAO, rapport technique*, 39 pp.
- Vacelet J., Gaino E., Gallissian M.-F., Vacelet E. 1994. Bacterial attack of spongin skeleton during the 1986-1990 Mediterranean sponge disease. in R.W.M.van Soest, T.M.G.van Kempen, J.C. Braekman, eds. *Sponges in time and space; Biology, Chemistry, Paleontology* : 355-362.

- Verlaque M., Boudouresque C.F. 2004. - Invasions biologiques marines et changement global. *Deuxièmes Journées de l'Institut Français de la Biodiversité*, Marseille, 25-28 mai 2004, section 4 : 74-75.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., 2002 - Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416 : 389-395.
- Ward J.R., Lafferty K.D., 2004 - The elusive baseline of marine disease: are diseases in ocean ecosystems increasing? *PLOS Biology* 2 (4) : 542-547.
- Warn F., 2000 - *Bitter Sea: the real story of greek sponge diving*. Guardian Angel Press, 128 pp.
- Weinberg S., 1975 - Ecologie des octocoralliaires communs du substrat dur dans la région de Banyuls-sur-mer. *Bijdragen tot de Dierkunde* 45 (1) : 50-70.
- Zabala M., Garcia-Rubies A., Louisy P., Sala E., 1997a - Spawning behaviour of the mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Scientia marina* 61 (1) : 65-77.
- Zabala M., Louisy P., Garcia-Rubies A., Gracia V., 1997b - Socio-behavioural context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Marine Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Scientia marina* 61 (1) : 79-98.

RESUME EXECUTIF

Le changement global, singulièrement le réchauffement climatique et l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes, affecte les écosystèmes terrestres comme marins. Les changements climatiques actuels sont très nettement conditionnés par le développement exponentiel des activités humaines et surpassent largement les frontières de la variabilité naturelle. Les effets potentiels du changement global agissent à différents niveaux d'organisation biologique, depuis des perturbations physiologiques d'individus jusqu'à des modifications d'une communauté et de son fonctionnement, et ce, par des extinctions locales ou/et des extensions de certaines espèces. Toutes les prévisions concernant les conséquences du réchauffement sur la biodiversité dans son ensemble sont très préoccupantes. Sur la base d'un scénario modéré de changement climatique, on prévoit actuellement une extinction de 15 à 37 % des espèces occupant cette surface d'ici 2050. La Mer Méditerranée est une des régions sensibles aux changements climatiques et abrite de 4 à 18 % de la biodiversité marine mondiale selon les groupes taxonomiques considérés. Pourtant, à ce jour, aucune modélisation n'a tenté d'évaluer le devenir de la biodiversité méditerranéenne. A partir des publications scientifiques et des données validées disponibles, un inventaire, aussi complet que possible, de l'impact des changements climatiques sur la biodiversité marine en Mer Méditerranée a été dressé. A partir de ce bilan initial, il sera possible de discuter de différentes mesures d'adaptation afin de limiter les aspects négatifs des impacts en réduisant la vulnérabilité des écosystèmes, et de tirer parti au mieux des éventuels aspects positifs ou opportunités.

L'existence de séries d'enregistrements de température à long terme a permis de démontrer, pour la Méditerranée Nord Occidentale, une tendance au réchauffement de l'ordre de 1°C en 30 ans et une augmentation de la fréquence des événements extrêmes. Ce type de données faisant souvent défaut dans les autres parties de Méditerranée, il convient de mettre en place des stratégies adéquates de manière à développer des modèles de prédiction des changements des conditions environnementales (réchauffement, circulation, teneurs en nutriments).

Les migrations d'espèces méridionales, le plus souvent vers l'Ouest et le Nord, ont constitué les premières indications des effets biologiques du réchauffement en Méditerranée. Les rapports les plus nombreux sont pour la Méditerranée Nord Occidentale et l'Adriatique. On considère que les modifications à court terme des peuplements ichthyologiques reflètent en temps quasi réel, en tout cas à l'échelle d'une génération, des changements dans les conditions hydrologiques. En Méditerranée Nord Occidentale, l'inventaire le plus récent fait état de plusieurs dizaines d'espèces dont l'aire de répartition a significativement changé depuis les années 70. Parmi ces mouvements, on note l'arrivée de plusieurs espèces de poissons (sardinelles, barracudas, coryphènes) qui prennent peu à peu place dans les pêcheries régionales. Au-delà de ces effets positifs, on assiste également à l'effondrement des stocks de petits pélagiques (sprat, anchois) et/ou à des modifications du cycle de vie de certaines prises privilégiées (thons, sérioles). Les invasions biologiques sont souvent considérées comme une composante du changement global, puisqu'elles

affectent la biodiversité et apparaissent souvent reliées aux changements climatiques, en favorisant, notamment en Méditerranée Orientale, la progression d'espèces lessepsiennes. Par ailleurs, des récents cas d'introduction de dinophytes exotiques à biotoxines ou, de prolifération d'espèces produisant des mucilages, ont été également corrélés aux occurrences d'anomalies climatiques.

Les événements climatiques extrêmes sont vécus comme des stress aigus perturbant le fonctionnement normal d'un système biologique. Le stress thermique est aujourd'hui largement reconnu comme le principal facteur de déclenchement des maladies en mer, avec une tendance apparente à l'augmentation de la fréquence de ces événements en Méditerranée. Les espèces affectées par ces événements sont des éléments essentiels des paysages sous-marins, et majoritairement des spongiaires et des gorgonaires. Si les mortalités de gorgones étaient connues depuis les années 70, et celles d'éponges commerciales depuis le milieu des années 80, les deux événements qui ont marqué les esprits sont ceux de 1999 et 2003, tout deux survenus à la suite d'anomalies thermiques d'ampleur exceptionnelle. Le rôle primordial du réchauffement a été bien établi, mais différents modes d'action ont été évoqués. Il a été montré à plusieurs reprises que les anomalies thermiques pouvaient déclencher la virulence et/ou conditionner la propagation d'agents pathogènes (des *Vibrio* notamment) pour des spongiaires, des cnidaires ou encore des échinodermes. Par ailleurs, l'action d'agents pathogènes pourrait être facilitée par une inhibition des capacités de défenses des organismes subissant le stress thermique. Il apparaît ainsi nécessaire de développer des études épidémiologiques pour déterminer les facteurs de déclenchement et de propagation des agents pathogènes. D'une manière très générale, il serait intéressant de créer une base de données géo-référencées sur la distribution des espèces sensibles aux changements climatiques en Méditerranée, et de mettre au point des méthodes de suivi des limites de répartition, et des modèles de prédiction des risques d'extinction en Méditerranée. Des informations majeures manquent encore avant que l'on puisse évaluer précisément la résilience des populations d'invertébrés, affectées par les événements climatiques extrêmes :

- (i) une bonne connaissance des cycles de vie, des efforts reproducteurs, des succès de reproduction et de recrutement des larves, la contribution de la reproduction asexuée et de la régénération dans le maintien des populations ;
- (ii) une bonne caractérisation de la structuration génétique des populations permettant d'évaluer les flux de gènes entre elles et les capacités de dispersion des propagules ;
- (iii) des outils permettant d'apprécier les possibilités d'adaptation au stress généré par le changement global en Méditerranée, qu'il s'agisse d'ajustements physiologiques (plasticité phénotypique) ou de processus micro évolutifs.

Les conséquences attendues des changements de biodiversité occasionnés par les déplacements ou les disparitions de certaines espèces sont des modifications du fonctionnement des écosystèmes marins. Seules des observations à long terme permettent d'apprécier les variations naturelles de la composition des communautés et les liens avec les fluctuations climatiques à différentes échelles. Elles sont essentielles pour prédire les effets des changements climatiques sur les ressources naturelles. Par exemples, les anomalies thermiques du milieu des années 80 ont été à l'origine de modifications très importantes des communautés planctoniques à la base du réseau trophique de nombreuses espèces pélagiques. La productivité des écosystèmes marins peut être également conditionnée par les variations du débit des grands fleuves, lui-même sous l'influence de la variabilité climatique. C'est ainsi qu'il a été montré une série de réponses en chaîne après les crues du Rhône, causant des apports importants de matière organique terrigène en milieu côtier, favorisant les peuplements de polychètes, puis ceux de poissons plats. La démonstration a été faite aussi que les écosystèmes profonds pouvaient également répondre très rapidement à la variabilité climatique.

Face à l'évolution de l'environnement méditerranéen, les options d'adaptation possibles méritent une réflexion stratégique approfondie. A l'issue de cet inventaire, quelques pistes sont donc avancées :

- Elargir le socle de connaissances, et étudier les effets que peuvent occasionnés d'autres variables liées aux changements climatiques : modifications des régimes de précipitations, des courants, des équilibres biogéochimiques, etc.
- Développer des modèles prédictifs incorporant des aspects des traits d'histoire de vie des espèces sensibles, des compétitions intra et inter spécifiques, ou des relations proies-prédateurs.
- Améliorer la visibilité des problèmes de conservation de la biodiversité marine méditerranéenne dans le contexte de changement climatique.
- Développer des indicateurs économiques permettant de mesurer les conséquences des modifications de biodiversité pour les activités humaines dépendantes.
- Apporter de l'aide aux pays en voie de développement pour évaluer leur vulnérabilité, face aux changements climatiques.
- Développer une bonne ingénierie écologique.
- Réduire les autres sources de perturbations de la biodiversité marine, limiter la fragmentation des habitats, et faciliter la dispersion en maintenant la connectivité entre populations.
- Préserver grâce à la mise en réserve des systèmes reliques (pas ou peu impactés).