



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Geoscience 335 (2003) 561–568



Géophysique externe, climat et environnement (Climat)

Changement et vulnérabilité des peuplements marins côtiers

Lucien Laubier

Centre d'océanologie de Marseille, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

Reçu le 7 octobre 2002 ; accepté le 1^{er} avril 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

L'augmentation anthropique de l'effet de serre entraîne trois conséquences principales pour l'environnement marin littoral : l'accroissement de la surface marine, l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone de l'eau de mer, enfin l'élévation de la température de l'eau de mer. Les peuplements marins sont surtout sensibles à l'élévation de la température. Les organismes mobiles se déplacent, alors que les organismes fixés subissent des épisodes de mortalité plus ou moins graves. Les connaissances écophysiologiques actuelles sont insuffisantes pour anticiper ces événements. L'observation systématique des peuplements marins devient une nécessité, parallèlement au suivi des paramètres physico-chimiques et à leur histoire paléoclimatique. **Pour citer cet article : L. Laubier, C. R. Geoscience 335 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Change and vulnerability of coastal marine communities. The anthropogenic increase of greenhouse effect has three main consequences in the coastal marine environment: enlargement of sea surface, increase of sea water carbon dioxide content, lastly increase of seawater temperature. The marine communities are principally sensitive to temperature increase. Mobile organisms change their place, while attached organisms suffer more or less acute mortality events. Present ecophysiological knowledge is not sufficient to anticipate these events. Systematic monitoring of marine communities becomes a necessity, parallel to the monitoring of physicochemical parameters and their palaeoclimatic history. **To cite this article: L. Laubier, C. R. Geoscience 335 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : changements climatiques ; effet de serre ; peuplements marins côtiers ; vulnérabilité

Keywords : climate change; greenhouse effect; coastal marine communities; vulnerability

Abridged English version

This paper deals with the consequences of greenhouse effect on coastal marine communities. There are three main consequences, i.e. enlargement of sea sur-

face, increase of seawater carbon dioxide content, increase of seawater temperature. The other ones, such as direction and velocity of dominant winds, more frequent extreme meteorological events (heavy rains storms...) or modifications of the salinity of watertables in the vicinity of sea have to be studied only at a local scale. Among the three main consequences, the

Adresse e-mail : laubier@com.univ-mrs.fr (L. Laubier).

1631-0713/\$ – see front matter © 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/S1631-0713(03)00102-0

last two ones, and particularly temperature increase, induce important modifications.

Different examples of the vulnerability of coastal marine communities were studied and lead to the following concluding remarks.

In the case of tropical coral reefs, vertical growth is favoured by higher carbon dioxide content and increase of sea level, but nobody knows how much biocalcification will be disturbed by lowering of seawater pH and by the resulting new equilibrium carbonic acid/carbonates; moreover, the multiple causes of human origin that affect coral reefs risk to subsist. Likewise, predominantly vegetal ecosystems, as salt marshes or mangroves, at the sea/continent interface will suffer less damages from greenhouse effect than from littoral constructions or pollutions.

The halieutes have already emphasized the importance of climate on the fluctuations of exploited communities in a period when greenhouse effect of human origin was not perceptible. Marine ecologists begin to record qualitative and quantitative modifications in vegetal and animal communities. In fact, several combined phenomena intervene, such as increasing transports of marine fauna and flora from one continent to another through ballast-waters of ships, accidental or intentional introductions of species in another zone than their native one, with conditions favourable to their growth. The northward shift of the limit of distribution of numerous species is accompanied by a decay of some species with northern affinities.

Last, in the case of sessile species, the importance of extreme climatic events is testified by mortalities at a regional scale. The present-day available knowledge about tolerance of marine species to the different physicochemical factors is not sufficient to reasonably forecast the displacement of distribution areas.

Demographic previsions and development of human activities in the coastal environments (fishing, marine culture, aquatic and subaquatic tourism, etc.) lead to recommend the intensification of oceanographic research in these areas.

1. Introduction

Depuis la prise de conscience de l'intensification de l'effet de serre, la partie émergée des zones côtières a fait l'objet de très nombreuses études pro-

pectives : c'est la zone la plus densément peuplée et la plus intensément utilisée de la planète. Actuellement, 45% de la population mondiale vit sur une bande côtière de 140 km de profondeur; si les tendances démographiques actuelles se poursuivent, les deux tiers de la population mondiale vivront sur une bande côtière d'une centaine de kilomètres de profondeur d'ici 2030 [1]. Les risques de l'élévation du niveau de la mer sont importants et très divers dans certaines régions du monde, comme les plaines côtières, les grands deltas et les îles coralliennes basses. En revanche, à l'exception de l'activité de calcification des Scléactiniaires hermatypiques, constructeurs des récifs coralliens des régions tropicales, des phénomènes de blanchissement qui les affectent périodiquement, des modifications de l'aire de répartition de plusieurs espèces de poissons et d'invertébrés et de l'influence des variations historiques du climat sur l'activité des pêches maritimes, peu de travaux originaux ont été publiés sur l'environnement marin littoral et ses peuplements. Les observations sont encore très peu nombreuses; le plus souvent, elles ne couvrent pas de périodes de temps suffisantes pour interpréter les données disponibles. Enfin, d'importantes lacunes dans les connaissances sur l'écophysiologie des espèces marines limitent notre capacité de prédiction. Le présent article est consacré aux conséquences de l'effet de serre sur les peuplements marins côtiers.

Les principales conséquences de l'effet de serre sur les peuplements marins côtiers sont au nombre de trois : les modifications de la surface marine liées à l'élévation du niveau de la mer, l'augmentation de la teneur de l'eau de mer en dioxyde de carbone, enfin, l'accroissement de la température des eaux côtières. L'impact d'autres facteurs, comme la direction et la vitesse des vents dominants, la fréquence plus élevée des événements météorologiques extrêmes (tempêtes, pluies) ou les modifications de la salinité des nappes phréatiques proches de la mer, doit être analysé à l'échelle locale, au cas par cas.

2. Modifications de la surface marine

Depuis une vingtaine d'années, les prévisions de l'élévation du niveau moyen planétaire des océans ont été progressivement réduites de +3,50 à +0,50 m, avec une valeur centrale probable de 2,20 m en 1983,

à une fourchette plus étroite de +14 à +80 cm, avec une valeur centrale probable de 44 cm, dans la dernière prévision du Groupe intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC ou IPCC pour le sigle anglais) en 2001 [12]. L'impact de ce facteur sur les peuplements marins littoraux sera par conséquent assez réduit. Pour l'Europe, dont le linéaire de côtes totalise 103 000 km, en admettant une pente moyenne théorique de 0,5% pour 50% du linéaire (le reste étant réputé constitué de falaises) et un continent européen stable (ce qui est loin d'être le cas), la surface conquise par la mer serait en théorie de 5000 km². L'élévation du niveau de la mer sera surtout sensible dans les plaines basses, les estuaires, les deltas et les îles basses des régions de basse latitude ; en effet, dans les régions de haute latitude de l'hémisphère nord notamment, le soulèvement des continents est plus rapide que l'élévation planétaire du niveau de la mer.

Pour paradoxal que cela puisse paraître, l'élévation du niveau de la mer *per se* n'aura qu'une faible influence sur les peuplements marins : les surfaces susceptibles d'être submergées d'ici un demi-siècle par une lame d'eau d'une quarantaine de centimètres d'épaisseur sont le plus souvent en continuité géomorphologique directe avec les surfaces actuellement submergées. On peut donc prévoir l'installation, sur les fonds conquis sur la terre émergée, de peuplements végétaux et animaux identiques à ceux qui existent déjà, sous la réserve que ces nouveaux peuplements supporteront, comme les précédents, les modifications éventuelles de l'hydroclimat. L'avancée marine peut être amplifiée par certaines conditions locales ; c'est le cas des marais maritimes ou des lagunes. Une illustration d'origine différente de ces processus est fournie par les lagunes de la côte méditerranéenne égyptienne : l'équilibre entre apport de sédiment et érosion marine a été rompu depuis la mise en eau du barrage d'Assouan ; ce déficit sédimentaire permet à la mer de reconquérir d'importantes surfaces de lagunes après arasement du cordon littoral. Des événements météorologiques extrêmes (tempêtes conjuguées avec des basses pressions atmosphériques) interviennent dans la vitesse du processus.

L'évolution d'une lagune littorale face à l'élévation du niveau de la mer peut suivre deux modèles différents : le cordon littoral peut demeurer en place et être progressivement submergé, conduisant à la disparition de la lagune et de ses peuplements spécifiques ;

il peut aussi migrer vers la terre en roulant sur lui-même, ce qui préserve l'existence de la lagune [3]. Ces déplacements de sédiments se produisent au cours des périodes de fortes crues marines accompagnées de tempêtes. La datation d'anciens cordons littoraux submergés sous plusieurs dizaines de mètres au large de certaines côtes indique que de tels phénomènes se sont produits pendant la dernière transgression marine post-glaciaire.

Le cas des marais maritimes est différent : si la vitesse d'élévation du niveau marin est supérieure à la vitesse de la sédimentation verticale créée par la présence de végétaux, le marais est submergé, avec disparition rapide des plantes halophiles (halophytes). Les décapages auxquels ont été soumis certains marais maritimes des côtes nord de Bretagne après l'échouement du pétrolier *Amoco Cadiz* en mars 1978 ont abouti au même résultat ; les tentatives de réimplantation d'halophytes ont échoué dans ces zones devenues trop basses par rapport au niveau moyen et l'érosion marine s'est trouvée stimulée. En revanche, lorsque la vitesse de sédimentation verticale est égale ou supérieure à la variation du niveau de la mer, le marais peut s'étendre aux dépens de la mer. Les exemples ne manquent pas : dans la baie du Mont-Saint-Michel, malgré une élévation du niveau de la mer d'un peu plus de 1 mm/an, le dépôt de particules fines dans le fond de la baie entraîne un exhaussement moyen de 2 cm/an, d'où une progression du marais.

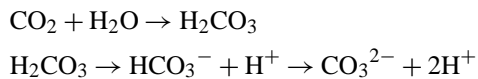
Les mangroves, qui occupent environ 170 000 km² dans le monde, ne devraient pas être sérieusement menacées. En effet, les apports de sédiments fins en milieu tropical (pluviométrie intense, altération chimique des roches) sont importants et les fonds s'exhausent à raison de 1 à 2 cm/an. Comme les marais maritimes, elles peuvent éventuellement reculer devant la montée des eaux, sans pour autant perdre de surface. Ce n'est que lorsque les apports de sédiments fins sont très faibles que le risque de disparition des mangroves est réel : c'est le cas des mangroves installées sur des atolls coralliens, où l'équilibre apport sédimentaire/érosion est déjà critique [11].

Enfin, il est opportun de rappeler que le plus grand risque auquel sont confrontés de nos jours ces écosystèmes à dominante végétale situés à l'interface continent/océan est la réduction des apports sédimentaires continentaux, indispensables au maintien de l'équi-

libre entre élévation du niveau de la mer et croissance verticale du substrat.

3. L'augmentation de la teneur en dioxyde de carbone

Les échanges gazeux à l'interface océan-atmosphère sont constants. Toute augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère entraîne immédiatement un changement de la concentration de ce gaz dans l'océan. L'acide carbonique qui se forme lors de la dissolution du CO₂ est dissocié en bicarbonate et en carbonate, avec libération de protons :



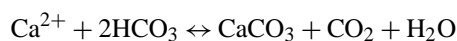
Les proportions relatives des différentes formes de carbone inorganique dissous (CID) dépendent du pH de l'eau de mer. Pour une eau de mer typique de pH = 8,2, les proportions des différents constituants sont les suivantes : 90% de HCO₃⁻, 9% de CO₃²⁻, 1% de CO₂ et moins de 0,001% de H₂CO₃, correspondant à une teneur totale en CID de 2000 µmol/l. On estime que la teneur en CO₂ dissous des eaux marines, si les émissions de CO₂ se poursuivent au rythme actuel, aura triplé d'ici un siècle, entraînant une baisse du pH de l'ordre de 0,4 unité et une baisse de la teneur en carbonate CO₃²⁻ de 50% par rapport à sa valeur actuelle, de l'ordre de 200 µmol/l [14].

Ces modifications de pH et de teneurs en dioxyde de carbone et en carbonate des eaux côtières affectent directement la fixation photosynthétique du carbone du phytoplancton et la formation de squelettes calcaires, en particulier chez les Coccolithophoridés, un groupe d'algues unicellulaires calcifiées particulièrement productif. Il a été démontré expérimentalement chez *Emiliana huxleyi* et *Gephyrocapsa oceanica*, dont les efflorescences couvrent d'importantes surfaces océaniques, une baisse sensible de la vitesse de calcification (de 10 × 10⁻¹³ et 28 × 10⁻¹³ mol C par cellule et par jour chez ces deux espèces, respectivement) pour un accroissement de la teneur en CO₂ atmosphérique de 270 à 750 ppm [15]. Cette modification de la calcification retentit probablement sur la physiologie des algues ; elle accroît en revanche la capacité de l'océan à stocker du CO₂ et a donc une rétro-

action négative sur l'augmentation de la teneur de ce gaz dans l'atmosphère.

Les récifs coralliens constituent la principale communauté responsable de la calcification biogène dans les eaux côtières. Ils sont apparus très tôt (il y a environ 600 millions d'années) ; des groupes zoologiques divers ont contribué à leur développement : algues à thalle calcifié, Cyanobactéries, éponges calcifiées (Archéocyathidés), Scléactiniaires, Bryozoaires, Brachiopodes, Mollusques bivalves et rudistes, etc.) [10]. Les récifs actuels se sont formés il y a environ 65 millions d'années. Ils sont limités à la ceinture intertropicale où ils occupent une surface de 617 000 km². Les Scléactiniaires hermatypiques qui les constituent possèdent dans leurs tissus des algues symbiotiques qui appartiennent toutes à un genre de Dinoflagellé, le genre *Symbiodinium*. Ces algues contribuent par la photosynthèse et leurs métabolites à l'alimentation des coraux.

Les récifs coralliens constituent un puits de carbone inorganique grâce à la calcification biogène et au dépôt de CaCO₃. On évalue la quantité annuelle produite entre 46 et 111 × 10⁶ tC/an, équivalant à 0,8 à 2% de la quantité de CO₂ libérée par les activités humaines dans l'atmosphère ; la valeur la plus faible correspond aux 255 000 km² de récifs de faible profondeur et à forte productivité, et la valeur la plus élevée à 617 000 km², soit la superficie totale des récifs coralliens. La réaction simplifiée suivante résume la calcification de gauche à droite et la dissolution des carbonates, de droite à gauche :



Les deux phénomènes se produisent, y compris dans les massifs de coraux vivants. Pour chaque mole de carbonate de calcium déposé, une mole de dioxyde de carbone est libérée. La capacité de tampon de l'eau de mer fait qu'en réalité 600 mmol seulement sont libérés dans l'atmosphère. Il a été démontré in vivo, sur le récif de Moorea (Polynésie française), que la calcification positive nette durant la nuit (243 mmol CaCO₃/m²/jour) engendre une augmentation locale de la pCO₂ de l'eau de mer ; cette augmentation n'est pas compensée durant la journée par l'accroissement de la photosynthèse des algues symbiotes, ces dernières assimilant le bicarbonate, transformé en CO₂ à l'intérieur de la cellule. Intégrée sur 24 h, la libération de CO₂ est de 1,5 à 2 mmol/m²/jour [5]. Des résultats

comparables ont été obtenus sur le récif barrière de Palau et l'atoll Majuro [7]. La baisse du pH de l'eau de mer entraînant une diminution de la saturation en carbonate de calcium de l'eau de mer est ainsi à l'origine d'une baisse de la vitesse de biocalcification des Scléroractiniaires, qui aurait diminué de près de 10% depuis la fin du XIX^e siècle et pourrait encore baisser de plus de 20% entre 1990 et 2100 [2,9].

Selon plusieurs estimations, la vitesse de croissance linéaire des Scléroractiniaires atteint 0,5 à 4 cm/an chez les formes massives (genre *Porites*), pour 5 à 20 cm/an chez les formes branchues (genre *Acropora*). La vitesse de croissance de l'ensemble d'un récif corallien est bien inférieure ; elle serait comprise entre 0,5 et 6–8 mm/an, ce qui est déjà considérable par rapport à l'élévation du niveau de la mer liée à l'effet de serre. Les récifs coralliens ont survécu à l'élévation du niveau de la mer depuis la dernière glaciation, grâce à leur vitesse de croissance verticale. Ils ont également connu, dans le passé, des périodes où la température de l'eau était plus faible ou plus élevée qu'actuellement. À l'échelle historique, on a déjà observé des modifications sensibles dans la composition des communautés récifales, mais il est impossible d'extrapoler les vitesses mesurées durant les derniers millénaires.

D'autres causes interviennent sur l'état des récifs coralliens : il s'agit de l'accroissement de la température des eaux de surface (cf. ci-dessous) et surtout des diverses actions anthropiques, qui mettent gravement en péril les récifs coralliens. Les récifs coralliens en bon état sont aujourd'hui limités aux atolls du Pacifique et d'autres régions lointaines. De nombreux récifs situés dans des zones densément peuplées subissent des pressions anthropiques considérables. Selon un bilan établi il y a une dizaine d'années, 10% d'entre eux sont considérés comme ayant dépassé le point de non-retour ; 30% sont dans un état critique et on s'attend à leur disparition au cours des 10 à 20 prochaines années ; 30% seraient menacés d'ici une quarantaine d'années ; 30% seulement des récifs actuels survivraient à la fin de ce siècle [17]. On peut craindre que seuls des formes à croissance rapide, résistantes aux températures élevées, parviennent à survivre en compétition avec des communautés algales, au prix d'une réduction drastique de la biodiversité qui caractérise les récifs coralliens en bon état ; ces derniers ne

survivraient que dans les régions insulaires éloignées, où l'impact anthropique est minimal.

4. L'accroissement de la température des eaux côtières

L'influence de la température sur la composition qualitative et quantitative des peuplements peut être mise en évidence, soit par les conséquences d'une tendance centenaire, soit par l'effet d'une anomalie temporaire. On dispose, dans le premier cas, de quelques données. Ainsi, l'élévation moyenne de la température des eaux de mer de surface dans l'Atlantique nord-est (golfe de Gascogne, Plymouth et Port Erin, en mer d'Irlande) depuis le début du 20^e siècle est d'environ 1 °C selon des séries de mesure centenaires. Cette élévation moyenne de la température de l'eau demeure inférieure à la variabilité interannuelle au cours de la même période. Néanmoins, elle s'est déjà traduite, sur les côtes anglaises, par une modification de la composition et de l'abondance des faunes littorales. Ainsi, sur les côtes écossaises, où la température moyenne annuelle des eaux côtières s'est élevée de 1 °C entre 1970 et 1998, des substitutions d'espèces ont déjà été observées, les formes septentrionales déclinant au profit de formes méridionales.

En Méditerranée, outre l'installation facilitée de migrants lessepsiens (tropicalisation de la Méditerranée orientale), on assiste, dans le Nord-Ouest de la Méditerranée, à l'apparition d'espèces d'eaux plus chaudes (par exemple la girelle paon *Thalassoma pavo*, le barracuda *Sphyraena viridensis*) ou de formes juvéniles d'espèces qui n'étaient connues qu'à l'état adulte, car elles ne s'y reproduisaient pas (par exemple le mérrou *Epinephelus marginatus*). À une échelle spatiale plus fine, l'extension géographique vers le nord de certaines espèces de poissons est illustrée par la dominance, sur les côtes provençales, de *Serranus scriba* par rapport à *S. cabrilla*, ou de *Symphodus ocellatus* par rapport à *S. cinereus* : il y a une vingtaine d'années, ces deux espèces, aujourd'hui dominantes, étaient très rares, alors qu'elles abondent en Corse ou à Ischia (M. Harmelin-Vivien, comm. pers.).

Dans l'Atlantique, deux espèces de poissons de la famille des Zéidés (*Zenopsis conchifer* et *Cyttopsis roseus*) ont progressé au cours des 30 dernières années

d'une quinzaine de degrés de latitude, depuis le Sud du Portugal jusqu'aux côtes de l'Irlande [13].

Dans l'océan mondial, on dispose de nombreux exemples de modifications à grande échelle de l'abondance des certaines espèces commerciales, évaluée à partir des captures. Certaines séries couvrent des périodes durant lesquelles l'intensification de l'effet de serre ne s'exerçait pas : même dans ce cas, il apparaît des variations importantes des captures, corrélées avec une variation climatique. Ainsi, on dispose historiquement de séries d'observations remontant au XVI^e siècle dans le cas de la sardine japonaise *Sardinops melanostictus* et de la sardine commune de l'Adriatique *Sardina pilchardus*. Le synchronisme entre les périodes de mauvaise et de bonne pêche indique qu'un mécanisme supra-régional commun contrôle ces variations. Depuis le début du XX^e siècle, cette corrélation s'est révélée également vraie dans le cas de la sardine de Californie *Sardinops caeruleus* et de la sardine commune *Sardina pilchardus*, dont les effondrements entre 1945 et 1980 sont corrélés avec l'Indice de circulation atmosphérique [4]. Les variations extrêmes des prises d'anchois du Pérou *Engraulis ringens* et de sardine *Sardinops sagax* entre 1953 et 1995 illustrent les impacts du phénomène El Niño sur ces deux populations.

Un exemple particulièrement démonstratif est celui de la morue islandaise, dont les captures ont été suivies sur une période de 300 ans, entre 1600 et 1900. Les captures annuelles ont été comparées avec la température moyenne annuelle des eaux de surface déduite de la couverture de glaces dérivantes autour de l'Islande : la courbe décrivant les débarquements de morue est étroitement corrélée avec les variations de la température de surface, qui suivent un cycle de 50–60 ans. Le déclin marqué des débarquements entre 1650 et 1700 correspond à une baisse de la température des eaux de surface. Pendant cette période, les débarquements sont tombés à 20 à 30 000 tonnes, alors qu'ils approchaient 600 000 tonnes entre 1930 et 1950 : ceci indique que la variation observée n'est pas un artefact induit par la pêche, mais une variation propre due à la taille du stock de morues [16].

Les changements de température n'agissent pas de la même manière sur les différentes espèces exploitées. Les mécanismes qui interviennent sont encore mal connus ; on sait cependant que les stades critiques (larves et alevins) sont particulièrement sensibles à des

variations, même faibles, de la température. Ces mécanismes seront donc stimulés par le changement global. Schématiquement, l'élévation de la température des eaux provoque un déplacement vers le nord des limites de répartition des espèces, ce qui a pour effet d'étendre leurs aires de répartition et d'accroître la diversité.

Dans le cas des événements catastrophiques conduisant à la mort d'une très grande partie des individus de populations fixées, donc particulièrement vulnérables (Scléactiniaires tropicaux, Spongiaires, Gorgoniaires méditerranéens), il est indispensable de tenir compte de l'histoire passée du milieu et de la tolérance écologique des espèces concernées pour établir des prévisions réalistes. Les recherches en écophysiologie devront être complétées par la mise en place d'observatoires permanents des populations et des peuplements marins.

Le phénomène de blanchissement qui affecte les Scléactiniaires récifaux est connu depuis une douzaine d'années : une élévation de la température des eaux de surface au-dessus de 28–29 °C, pendant une durée suffisante, provoque l'expulsion par les tissus des coraux des zooxanthelles symbiotiques (*Symbiodinium*) ; le squelette calcaire blanc est visible par transparence. Le plus souvent, ce blanchissement est suivi par la mort des Scléactiniaires, bien que la recolonisation ait été observée chez certains genres comme *Porites* [6]. L'hypothèse selon laquelle l'élévation de température pourrait induire l'activité d'un virus a été avancée récemment [18]. Une autre hypothèse intéressante a été récemment émise, concernant le rôle de refuges que les zones d'*upwellings* côtiers ou une légère augmentation de la profondeur pourraient jouer pour les Scléactiniaires vis-à-vis de l'élévation de la température de surface. On a calculé, dans le cas de la mer Rouge, que si la température de l'eau de la première dizaine de mètres atteignait une valeur insupportable par les Scléactiniaires, les récifs situés plus profondément représentent encore la moitié des surfaces récifales.

En Méditerranée nord-occidentale, un phénomène comparable a été mis en évidence au cours de l'été 1999, à la suite de mortalités catastrophiques affectant les peuplements fixés de Spongiaires, Anthozoaires, Bryozoaires, etc. L'été 1999 a été caractérisé par une moindre fréquence des coups de vent du nord. Le réchauffement des eaux de surface a pu se poursuivre

pendant plusieurs semaines, entraînant une descente en profondeur de la thermocline. De nombreuses espèces, exposées pendant plusieurs semaines à des températures de 23–24 °C, qui ne sont d'ailleurs pas exceptionnelles, n'ont pas survécu [8]. C'est le cas de la gorgone pourpre *Paramuricea clavata*, dont des millions d'individus sont morts sur le littoral liguro-provençal.

L'analyse de ces deux événements confirme que la température intervient par sa valeur absolue et par la durée de persistance de cette valeur. Pour les gorgones méditerranéennes, une température de 23–24 °C est sans doute supportable durant quelques jours, mais devient létale au-delà du mois. Les connaissances éco-physiologiques sont le plus souvent insuffisantes pour établir des prévisions satisfaisantes. Par ailleurs, les valeurs thermiques limites sont différentes entre Scléroractiniales tropicaux et invertébrés méditerranéens. Enfin, une bonne connaissance de l'histoire récente (depuis la dernière grande glaciation dans le cas de la Méditerranée) est essentielle pour interpréter ces phénomènes en terme de capacités adaptatives et d'évolution.

5. Discussion et conclusion

L'intensification de l'effet de serre a, sur les peuplements marins côtiers, des conséquences variées. Si l'élévation du niveau planétaire des océans n'affectera que peu ces peuplements, dont les surfaces seront accrues dans une proportion réduite, en revanche, les deux autres conséquences, c'est-à-dire l'accroissement du taux de dioxyde de carbone de l'atmosphère et l'élévation de la température des eaux de surface, engendrent des modifications plus importantes. Ces deux facteurs conjugués peuvent mettre en danger des écosystèmes particulièrement fragiles, comme les récifs coralliens tropicaux : certes, une teneur plus élevée en dioxyde de carbone et une élévation du niveau des mers favoriseront leur croissance verticale, mais la température plus élevée et la baisse de saturation en carbonate de calcium ont une action négative. De plus, les multiples causes d'origine anthropique qui affectent actuellement les récifs coralliens subsisteront, voire augmenteront. De la même manière, les écosystèmes à dominante végétale que constituent les marais salants et les mangroves situés à l'interface continent-

océan subiront moins d'atteintes du fait de l'effet de serre que du fait des grands aménagements et des pollutions littorales.

Les halieutes ont déjà mis en évidence l'importance du climat sur les fluctuations des populations exploitées, à une époque où l'effet de serre d'origine anthropique ne se faisait pas sentir. Les écologues marins commencent à enregistrer les modifications de composition qualitative et quantitative des peuplements animaux et végétaux. L'interprétation est compliquée par la superposition de plusieurs phénomènes : les transports accrus de faune et de flore marines d'un continent à un autre par les eaux de ballast des navires, les introductions accidentelles ou délibérées, permettent à de nombreuses espèces de trouver, dans une autre région que leur région d'origine, des conditions propices à leur développement. Le report vers le nord de la limite de répartition de nombreuses espèces s'accompagne du déclin des espèces à affinité septentrionale.

Enfin, dans le cas des espèces sessiles, l'importance des événements climatiques exceptionnels est attestée par des mortalités à l'échelle régionale. Les connaissances disponibles en matière de tolérance des espèces marines sont tout à fait insuffisantes pour prévoir raisonnablement les déplacements des aires de répartition. Notamment, il n'existe pas de plates-formes expérimentales sous-marines indispensables pour mesurer de manière précise ces limites de tolérance aux divers facteurs physico-chimiques.

Les prévisions démographiques et le développement des activités humaines dans les océans côtiers (pêche, élevage marin, tourisme aquatique et subaquatique, etc.) conduisent à renforcer les moyens de la recherche océanographique dans le domaine du côtier, ainsi que les activités d'observation physico-chimique et biologique indispensables.

Références

- [1] P. Beukenkamp (Ed.), Proceedings of the World Coast Conference 1993, Den Haag, Pays-Bas, 1993.
- [2] R.W. Buddemeier, J.-P. Gattuso, Mauvais air pour les récifs coralliens, *La Recherche* 334 (2000) 52–56.
- [3] R.W.G. Carter, Coastal Environments, Academic Press, London, 1988.
- [4] D.H. Cushing, Climate and Fisheries, Academic Press, London, 1982, 373 p.

- [5] J.-P. Gattuso, M. Pichon, B. Delesalle, M. Frankignoulle, Community metabolism and air-sea CO₂ fluxes in a coral reef ecosystem (Moorea, French Polynesia), *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 96 (1993) 259–267.
- [6] P.W. Glynn, Coral reef bleaching: ecological perspectives, *Coral Reefs* 12 (1993) 1–17.
- [7] H. Kawahata, A. Suzuki, K. Goto, Coral reef ecosystems as a source of atmospheric CO₂: evidence from pCO₂ measurements of surface waters, *Coral Reefs* 16 (1997) 261–266.
- [8] L. Laubier, Climatic changes and trends and marine invertebrates: a need for relevant observing networks and experimental ecophysiology, *Atti Associazione Italiana Oceanologia Limnologia* 14 (2001) 15–24.
- [9] N. Leclercq, J.-P. Gattuso, J. Jaubert, CO₂ partial pressure controls the calcification rate of a coral community, *Global Change Biology* 6 (2000) 329–334.
- [10] L.F. Montaggioni, Les récifs coralliens, 1^{re} partie, Le phénomène récifal : aspects géologiques, *Oceanis* 26 (2) (2002) 147–266.
- [11] R. Neuhaus, K.S. Dijkema, H.-D. Reinke, The impact of sea-level rise on coastal flora and fauna, in: J.L. Lozán, H. Graßl, P. Hupfer (Eds.), *Climate of the 21st century: changes and risks*, Wissenschaftliche Auswertungen & GEO, Hamburg, Allemagne, 2001, pp. 311–314.
- [12] R. Paskoff, L'élévation du niveau de la mer et les espaces côtiers, Institut Océanographique, Paris, 2001.
- [13] J.-C. Quéro, M.-H. Du Buit, J.-J. Vayne, Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen, *Oceanol. Acta* 21 (1998) 345–351.
- [14] U. Riebesell, Response of marine phytoplankton to carbon dioxide increase, in: J.L. Lozán, H. Graßl, P. Hupfer (Eds.), *Climate of the 21st century: changes and risks*, Wissenschaftliche Auswertungen & GEO, Hamburg, Allemagne, 2001, pp. 266–270.
- [15] U. Riebesell, I. Zondervan, B. Rost, P.T. Tortell, R.E. Zeebe, F.M.M. Morel, Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂, *Nature* 407 (6802) (2000) 364–367.
- [16] H. von Westernhagen, D. Schnack, The effect of climate on fish populations, in: J.L. Lozán, H. Graßl, P. Hupfer (Eds.), *Climate of the 21st century: changes and risks*, Wissenschaftliche Auswertungen & GEO, Hamburg, Allemagne, 2001, pp. 283–289.
- [17] C.R. Wilkinson, Coral reefs of the world are facing widespread devastation: can we prevent this through sustainable management practices?, in: *Proceedings 7th International Coral Reef Symposium*, Guam, Vol. 1, 1992, pp. 11–21.
- [18] W.H. Wilson, I. Francis, K. Ryan, S.K. Davy, Temperature induction of viruses in symbiotic dinoflagellates, *Aquat. Microb. Ecol.* 25 (2001) 99–102.