

Article

« Conséquences des changements climatiques en milieu océanique »

Grégory Beaugrand et Eric Goberville

[VertigO] *La revue électronique en sciences de l'environnement*, n° 8, 2010.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/045530ar>

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

CONSEQUENCES DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES EN MILIEU OCEANIQUE

Grégory Beaugrand¹ et Eric Goberville²

¹Centre National de la Recherche Scientifique, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences UMR LOG 8187, Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille 1, BP 80, 62930 Wimereux, France, Courriel : Gregory.Beaugrand@univ-lille1.fr,

²Université Bordeaux I – Laboratoire d'Océanographie Biologique UMR CNRS 5805, Rue du Pr Jolyet, 33120 Arcachon, France

Résumé : Le changement climatique a une influence grandissante sur l'ensemble des composantes du système terre. Cette contribution présente l'évolution des températures globales et montre que le changement climatique affecte les systèmes biologiques et écologiques de la planète, en particulier ceux de l'Océan Atlantique Nord et de ses mers adjacentes. Les changements biologiques attribués au changement climatique affectent le phytoplancton, le zooplancton, les poissons et modifient la dominance de nombreuses espèces ainsi que la structure, le fonctionnement et la diversité des écosystèmes. Les changements sont aussi perçus sur la biogéographie et la phénologie des espèces et ont impliqué, dans certaines régions, des changements écosystémiques abrupts appelés aussi changements de régime. Ces altérations reflètent un ajustement des systèmes biologiques et écologiques face au réchauffement des températures. Les mécanismes impliqués sont complexes, présentant des points de bifurcation et variant dans le temps et l'espace. La sensibilité des organismes vis-à-vis du réchauffement est forte et de faibles fluctuations des températures peuvent avoir des effets prononcés sur les systèmes biologiques et écologiques. Il est urgent de placer ces systèmes sous surveillance et de développer des indicateurs couplés à des outils statistico-mathématiques adaptés afin de détecter, mieux comprendre et anticiper les modifications des systèmes biologiques et écologiques face au changement climatique global.

Mots-Clés : réchauffement global, changement climatique, systèmes biologiques et écologiques, plancton, poissons, systèmes côtiers, acidification.

Abstract: Climate change is unambiguous and its effects are clearly detected in all functional units of the Earth System. This paper presents analyses of sea surface temperature and show that climate change is affecting both biological and ecological systems of the world and most specifically the North Atlantic and its adjacent seas. Changes are seen from phytoplankton to zooplankton to fish and are modifying the dominance of species and the structure, the diversity and the functioning of marine ecosystems. Changes also range from biogeographical to phenological shifts and have involved in some regions of the Atlantic abrupt ecosystem shifts also called regime shifts. These alterations reflect the response of ecosystems to a warmer temperature regime. Mechanisms are complex because they are nonlinear exhibiting tipping points and varying in space and time. Sensitivity of organisms to temperature changes is high, implicating that a small modification in the temperature regime can have sustained ecosystem effects. It is urgent to develop monitoring systems, indicators and both statistical and mathematical tools to detect, better understand and anticipate the alterations of both biological and ecological systems that may be triggered by global climate change.

Keywords: global warming, climate change, biological and ecological systems, plankton, fish, coastal systems, acidification.

Référence électronique

Grégory Beaugrand et Eric Goberville, 2010. «Conséquences des changements climatiques en milieu océanique », VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement, Hors-Série 8, [En ligne], URL : <http://vertigo.revues.org/10143>

Introduction

La pression exercée par l'homme est telle qu'elle a une influence prononcée et grandissante sur la planète depuis la révolution industrielle. Sur terre, la transformation, la fragmentation et la destruction des habitats sont responsables d'une érosion de la biodiversité mille fois

supérieure au taux naturel d'extinction (Pimm et al., 1995). Le changement est global, influençant tous les compartiments ou éléments fonctionnels de l'écosphère. Les océans du monde, représentant près de 71 % de la surface de la Terre, subissent les effets de la pollution, de l'eutrophisation et de la surexploitation de leurs ressources. La biodiversité marine que l'on croyait moins fragile, montre des signes d'érosion de plus en plus perceptibles.

L'environnement marin a une place importante dans la société humaine. Plus de 50 % de la population mondiale vit à moins de 60 km de la côte. L'environnement marin constitue la plus grande source de biodiversité sur la planète (Lasserre, 1994) et les différents biomes marins produisent 35 % de la production primaire globale (Constanza et al., 1997). De nombreuses activités humaines telles que la pêche, le tourisme, ou encore l'aquaculture dépendent de la biodiversité marine et de la bonne santé des mers et océans (Worm et al., 2006). L'invasion d'espèces exotiques est devenue la deuxième cause de perte de biodiversité. La Manche et la mer du Nord ne sont pas épargnées. L'introduction des deux crabes asiatiques *Hemigrapsus sanguineus* et *Hemigrapsus takanoi* menace le crabe vert *Carcinus maenas*, espèce autochtone des côtes européennes, qui pourrait être menacée dans les sites colonisés par les deux espèces si leur densité devient importante (Dauvin, 2009a ; Dauvin, 2009b).

L'atmosphère ne fait pas figure d'exception. Les activités humaines modifient sa composition chimique. Il est très probable, au sens communément admis par le groupe d'expert intergouvernemental sur l'évolution du climat (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007) que l'élévation globale des températures qui s'accélère depuis la fin des années 1970 soit le résultat de l'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre dans l'atmosphère tels que le dioxyde de carbone et le méthane. En sus des problèmes directs, reliés aux pollutions, à l'eutrophisation, à la surexploitation et à l'invasion d'espèces exotiques, l'augmentation de la concentration du dioxyde de carbone et de la température risque d'occasionner des modifications majeures de la biodiversité, de la structure et du fonctionnement des écosystèmes marins.

Le réchauffement climatique est détecté dans les nombreuses unités fonctionnelles du système Terre. C'est ainsi que la signature du réchauffement est identifiée dans l'océan, la cryosphère (c'est-à-dire la glace sous toutes ses formes incluant le pergélisol, un sol gelé depuis au moins

deux ans) et la biosphère terrestre et aquatique. Les températures globales se sont élevées de 0.76°C entre les périodes 1850-1899 et 2001-2005 (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007). Cette augmentation des températures a principalement concerné les océans, qui ont absorbé 84 % de la chaleur additionnée au système climatique pour une période couvrant les quatre dernières décennies (Barnett et al., 2005 ; Levitus et al., 2005 ; Levitus et al., 2001). Cette augmentation de la chaleur emmagasinée par l'océan a contribué par expansion thermique à hauteur de 25 % depuis les années 1950 (Antonov et al., 2005). Le réchauffement, projeté par les modèles de circulation générale océan-atmosphère, varie entre 1.1 (Scenario B1, introduction rapide de technologies efficaces et propres) et 6.4°C (Scenario A1FI, consommation intensive de carbone fossile) pour la fin de ce siècle (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007).

Les objectifs de cet article sont (1) de présenter succinctement les conséquences du réchauffement climatique pour l'hydrosphère océanique et (2) d'exposer les altérations occasionnées pour les systèmes biologiques marins d'une échelle spécifique à celle des écosystèmes.

Fluctuations à long-terme des températures de surface

Dans l'océan, les températures ont augmenté de 0.6°C entre les périodes 1900-1920 et les deux dernières décennies (Figure 1).

Le réchauffement n'a pas été progressif et a connu deux phases d'accélération durant la période 1920-1940 et depuis la fin des années 1970. Tous les systèmes océaniques n'ont pas été touchés avec la même intensité. Le réchauffement a en effet été plus important dans l'hémisphère Nord ($\Delta T = 0.62$ entre 1900-1920 et 1990-2007) que dans l'hémisphère Sud ($\Delta T = 0.59$ entre 1900-1920 et 1990-2007). L'augmentation des températures a commencé plus tôt dans l'hémisphère sud. Cependant, l'élévation des températures a été plus prononcée après le milieu des années 1990 (Beaugrand, 2009). Basant leurs analyses sur la période 1955-1998, Levitus et ses collègues (Levitus et al., 2005) ont estimé que le contenu en chaleur de l'océan a augmenté de 14.5×10^{22} J alors que Beltrami et collègues (Beltrami et al., 2002) ont calculé que la lithosphère continentale avait seulement gagné 0.91×10^{22} J durant la période 1950-2000. L'océan est donc l'unité fonctionnelle qui a connu la plus grande augmentation de contenu en chaleur. Levitus et al. (2001) ont estimé que

l'augmentation du contenu en chaleur de l'atmosphère était de l'ordre de 0.66×10^{22} J. Durant la période 1955-1996, une augmentation de 0.81×10^{22} J dans les glaciers continentaux a été observée. Durant la même période, des augmentations de 0.32×10^{22} J de la banquise Antarctique entre les années 1950 et 1970 et de 1.1×10^{22} J dans les glaciers de montagne pour la période 1961-1997 ont été enregistrés. La probabilité que le réchauffement constaté depuis la fin des années 1970 soit liée aux activités humaines est très importante (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007).

niveau de l'océan Indien (Figure 2). Dans l'océan Atlantique, le réchauffement a été particulièrement intense au dessus des régions du plateau continental telles que la mer du Nord. Un réchauffement des régions subpolaires n'a été que récemment détecté. Les estimations faites indiquent que le réchauffement a pénétré jusqu'à 700m de profondeur, en particulier dans certaines régions des hautes latitudes de l'océan Atlantique Nord, en raison de la convection profonde. Dans les océans Pacifique et Indien, le réchauffement est localisé principalement jusqu'à 100m de profondeur (Barnett et al., 2005).

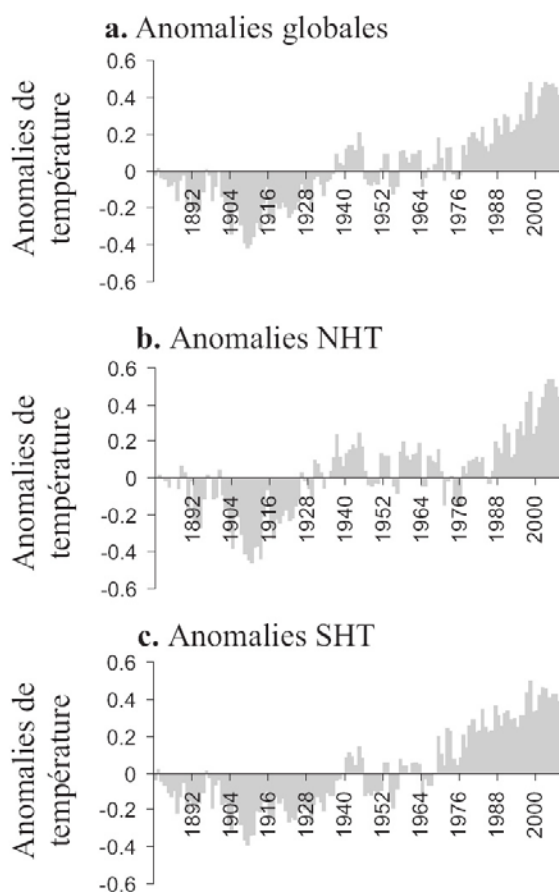


Figure 1. Changements à long-terme (1880-2007) des températures de surface aux échelles globales (a ; GT), de l'hémisphère Nord (b ; NHT) et de l'hémisphère Sud (c ; SHT). (Les données proviennent du 'National Climatic Data Center' (NCDC : <http://www.ncdc.noaa.gov/>).

Depuis les années 1960 dans l'hémisphère Nord, le réchauffement a été plus prononcé dans les régions tempérées et subtropicales de l'océan Atlantique, sur la côte est du Pacifique et dans une moindre proportion au

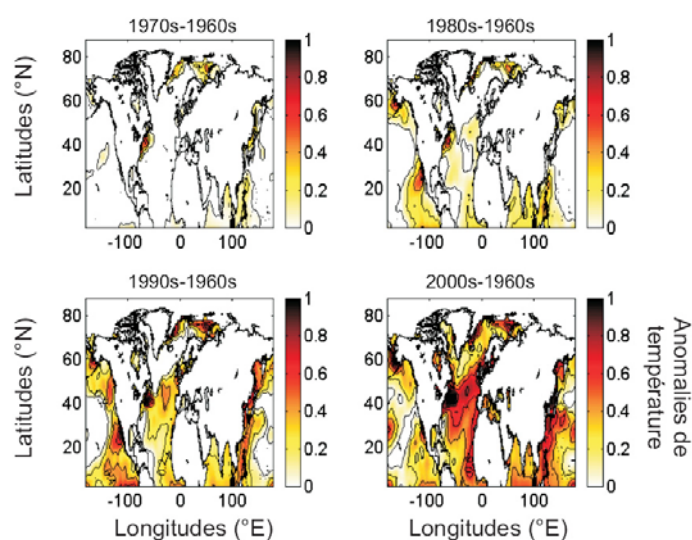


Figure 2. Régionalisation des changements des températures de surface dans l'hémisphère Nord. Les températures ont été moyennées par décennie (à l'exception de la période 2000-2006) et ont été soustraites par la moyenne des températures de surface pour la période 1960-1969. (Les données utilisées ici proviennent de la base de données ERSST.v2 (NOAA/OAR/ESRL PSD, Boulder, Colorado, USA, <http://www.cdc.noaa.gov/>). D'après Beaugrand (2009).)

Il est également important d'évoquer que le climat varie naturellement. L'oscillation australe dans l'Océan Pacifique sud tropicale, couplée aux phénomènes El Niño et La Niña, a des impacts très marqués dans les océans tropicaux. La pêche minotière fût par exemple fortement touchée par l'événement El Niño de 1998 puisque les prises d'anchois du Pérou passèrent de 9 à 1,7 million de tonnes à cause des réductions de la biomasse planctonique (Thomas-Bourgneuf et Mollo, 2009).

La sévérité des hivers en Europe est quant à elle influencée par l'Oscillation Nord Atlantique (NAO, de l'anglais 'North Atlantic Oscillation'). Cette oscillation atmosphérique est caractérisée par une différence de pression existant entre les basses pressions des régions subpolaires (généralement centrées sur l'Islande) et les hautes pressions des régions subtropicales (généralement centrées sur les Açores). Ce patron de variabilité atmosphérique est identifié pour chaque mois de l'année mais le phénomène est plus actif l'hiver (Hurrell et Dickson, 2004). Plus la différence de pression est forte (phase positive de la NAO), plus le flux d'Ouest est puissant apportant douceur et humidité en Europe, un froid renforcé en mer du Labrador et au sud du Groenland, ainsi qu'un temps plus humide le long de la côte est nord-américaine et autour du bassin méditerranéen. Lorsque la différence de pression est atténuée durant une période négative de la NAO, un patron inverse de variabilité est généralement observé. Le phénomène influence le plancton et certaines espèces de poissons commercialement exploitées. Cependant, son influence sur les espèces et écosystèmes n'est pas constante dans le temps ce qui rend difficile son utilisation à des fins de projection et d'anticipation (Beaugrand, 2003).

Les corrélations calculées entre l'indice NAO et les températures de surface entre les périodes 1953-1979 et 1980-2006 ont été assez constantes à l'exception de la diminution des corrélations positives observée dans les régions de latitudes moyennes situées à l'est de l'océan Atlantique (Figure 3). La figure montre un patron de variabilité spatiale avec la présence de trois pôles. Les corrélations sont négatives dans les régions subpolaires (pôle 1) et subtropicales (pôle 2) et positives dans les régions de latitudes moyennes de l'océan Atlantique (pôle 3). Des résultats bien différents sont observés lorsque les corrélations entre les anomalies de températures de l'Hémisphère Nord et les températures de surface sont calculées. En effet, les corrélations observées pour la période 1953-1979 se sont renforcées durant la période 1980-2006. Cette analyse suggère que l'effet du réchauffement global sur les températures régionales s'est accéléré récemment.

La variabilité climatique naturelle a de tout temps modifié les écosystèmes marins

Avant de mentionner les conséquences possibles du changement climatique global sur les écosystèmes, il est important de rappeler que le climat varie naturellement et à toutes les échelles de temps et que ses variations ont de tout temps influencé les écosystèmes marins (Alheit, 2009). Certains enregistrements historiques de populations de poissons témoignent de l'impact du forçage climatique sur les écosystèmes marins. Depuis des temps aussi éloignés que la période Viking, sur la côte ouest suédoise dans une région appelée le Bohuslän, la sévérité des hivers a été associée avec la présence en nombre considérable de harengs venus passer l'hiver. Neuf périodes de fortes abondances de harengs ont ainsi été identifiées entre le 12^{ème} et le milieu du 20^{ème} siècle. L'identification de ces périodes a été rendue possible du fait de leur impact sur l'économie locale. Jusqu'à 50,000 personnes venaient annuellement dans cette région pour y travailler. Ces périodes de prospérité (20-50 ans) alternaient avec des périodes d'absence (50-70 ans) du hareng où le Bohuslän redevenait une région pauvre. Il a été montré que les époques riches en hareng étaient caractérisées par des hivers rigoureux et que leurs fins coïncidaient avec l'arrivée d'hivers plus doux. D'autres stocks de poissons européens, tels que les sardines, montrent des variations qui semblent être synchrones avec celles observées au Bohuslän.

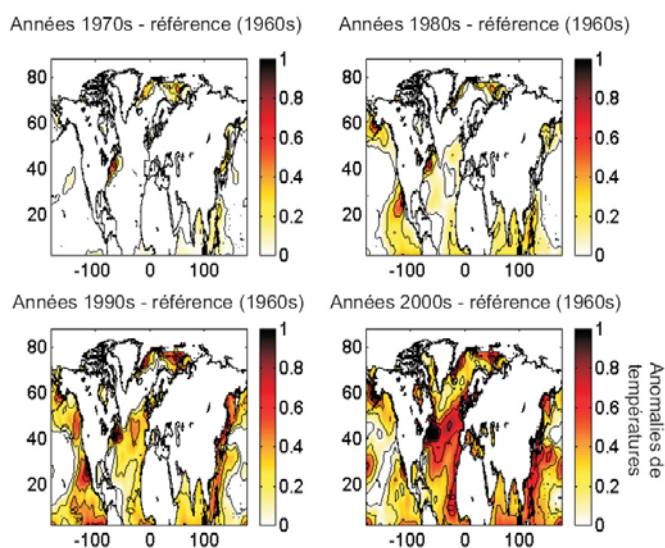


Figure 3. Changements spatiaux des corrélations entre les températures de surface et les anomalies de température de l'hémisphère Nord et entre les températures de surface et l'indice hivernal de l'oscillation Atlantique Nord pour deux périodes : 1953-1979 et 1980-2006. Les périodes comportent le même nombre d'années à des fins de comparaison. (L'indice utilisé est l'indice hivernal d'Hurrell (Hurrell et al., 2001). D'après Beaugrand (2009))

Nous avons vu plus haut que l'oscillation Atlantique Nord influençait fortement les conditions météo-océaniques. Un changement naturel de forçage atmosphérique peut provoquer des changements de grande magnitude, rapides et souvent inattendus. Ces modifications majeures de structure et de fonctionnement des écosystèmes portent le nom de changement de régime. Le Pacifique Nord a connu un tel phénomène au milieu de l'année 1977. En raison d'un changement des champs de pression atmosphérique associés avec l'Oscillation Pacifique Décennale (PDO pour Pacific Decadal Oscillation, un phénomène analogue à la NAO dans le Pacifique Nord), le régime des vents a changé et a provoqué des modifications de courantologie dans la région pacifique nord-est. Ce changement a modifié l'équilibre des écosystèmes, phénomène visible depuis le plancton végétal jusqu'aux poissons (Hare et Mantua, 2000). Autrefois dominée par la crevette rouge, l'exploitation des ressources s'est modifiée dans le milieu des années 1970 pour être dominée par la morue d'Alaska. Depuis, d'autres changements de régime ont été détectés dans d'autres régions du monde. Des modifications souvent faibles du forçage atmosphérique sont amplifiées par l'hydrologie régionale et la biologie. Le changement climatique global pourrait intensifier ce genre de phénomènes (Beaugrand et al., 2008).

Empruntes biologiques du réchauffement climatique

Attribuer les causes d'une modification de biodiversité ou de structure d'un écosystème aux changements climatiques n'est pas une tâche aisée à l'échelle locale. En effet, à cette échelle la variabilité physico-chimique locale associée à des phénomènes physiques tels que la marée, la turbulence ou la proximité d'un estuaire ou un delta, les contraintes de l'échantillonnage ou l'impact anthropique direct (pollution, eutrophisation) complexifient fortement le signal. Les études pratiquées à grande échelle distinguent plus nettement le signal climatique et leur développement a permis d'identifier les premières empruntes du changement climatique dans la biosphère.

Modifications biogéographiques

Une des premières conséquences attendues du changement climatique sur les organismes marins est le déplacement horizontal des espèces vers le Nord. Parmesan et collègues (Parmesan et Yohe, 2003) ont quantifié pour la première fois, à l'échelle de la planète, la

réponse des organismes vivants vis-à-vis du réchauffement climatique global. En utilisant des données basées sur l'abondance ou la présence de 1700 espèces appartenant à des écosystèmes à la fois terrestres et marins, cette étude montre que les espèces ont soit progressé vers les pôles, soit migré en altitude de 6.1 km par décennie. Les analyses suggèrent avec un niveau de confiance élevé (probabilité supérieure à 95 %) que le changement climatique global a commencé à affecter les systèmes biologiques de la planète. Cependant, ce taux moyen masque des disparités entre systèmes biologiques et espèces importantes. C'est ainsi que Beaugrand et collègues ont montré des migrations très rapides du zooplancton caractérisant les eaux chaudes dans le bassin ouest européen et le long des côtes européennes entre les latitudes correspondant au sud du golfe de Gascogne et à l'Islande (Beaugrand et al., 2009 ; Beaugrand et al., 2002) (Figure 4).

Un groupe d'espèces autrefois présent uniquement dans le golfe de Gascogne est maintenant identifié jusqu'à l'ouest des côtes norvégiennes. Les espèces indicatrices de masses d'eau plus froides ont quant à elle diminué. Les écosystèmes planctoniques n'ont pas été les seuls à subir de profondes modifications de leur biodiversité. De nombreuses études ont reporté l'apparition dans le golfe de Gascogne d'espèces de poissons tropicaux, leur migration progressive le long du talus continental européen (Quero et al., 1998) ainsi que la migration vers le nord d'espèces de poissons caractérisant les eaux plus chaudes en mer du Nord (Perry et al., 2005). Dans cette étude, les auteurs ont analysé les changements à long-terme de la répartition spatiale de 90 espèces de poissons en mer du Nord. Durant la période étudiée (1977 à 2001), cette mer s'est réchauffée d'à peine 1.05°C en moyenne. Pourtant sur les espèces de poissons ayant leur limite nord ou sud de répartition dans la mer du Nord (36 espèces), 15 espèces ont migré en réponse au réchauffement des eaux. La sole commune et la morue de l'Atlantique sont 2 exemples d'espèces ayant migrées. Le réchauffement des eaux de la mer du Nord va vraisemblablement continuer. Les climatologues prévoient une augmentation comprise entre 1 et 2.5°C d'ici 2050. Si de telles valeurs étaient atteintes, la sole et la morue disparaîtraient probablement de cette région avec toutes les conséquences économiques que cela pourrait impliquer.

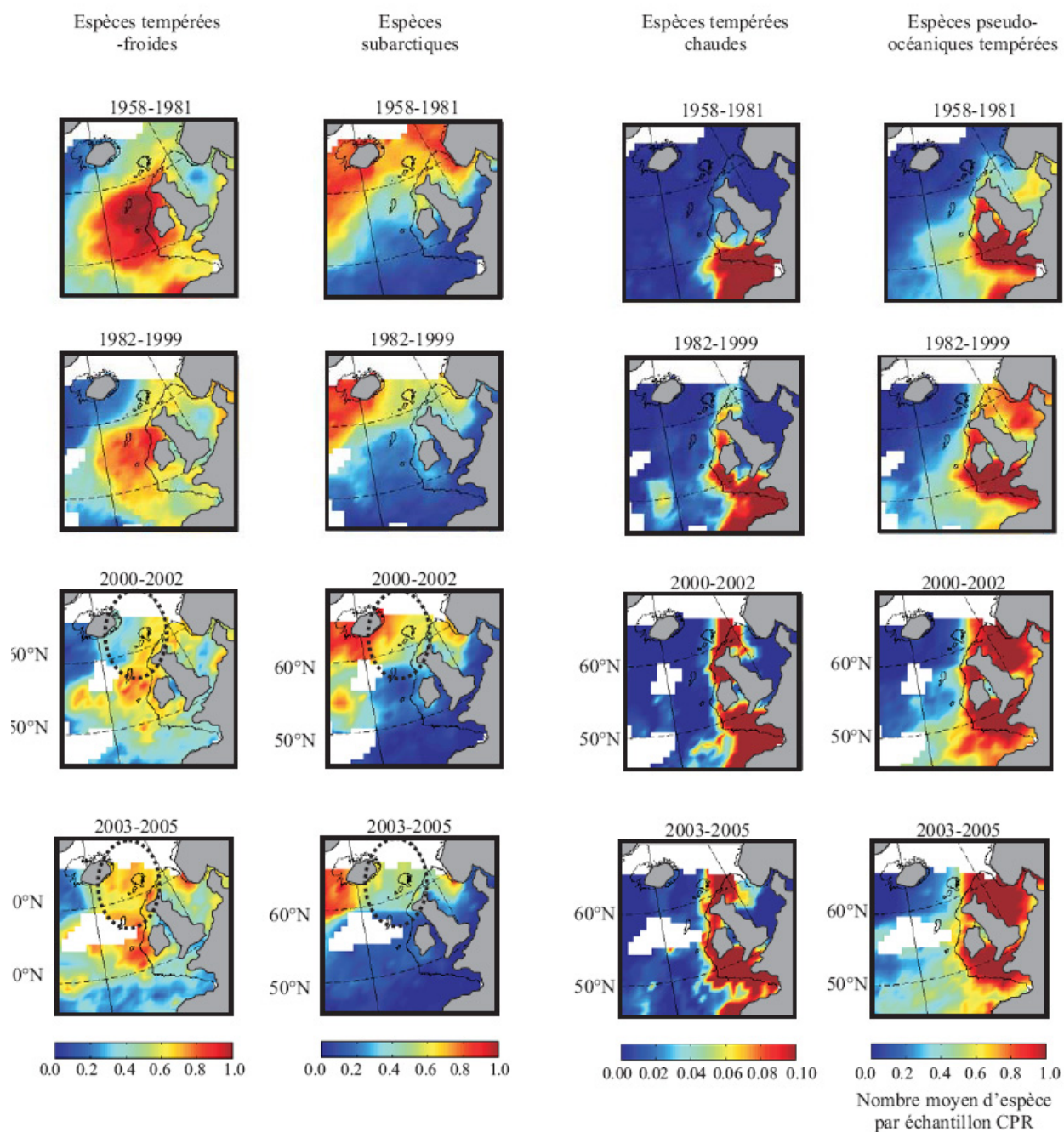


Figure 4. Changements à long-terme de la diversité (nombre d'espèces) de quatre assemblages de copépodes dans l'océan Atlantique Nord-Est pour la période 1958-2005. D'après Beaugrand et al. (2009).

Modifications phénologiques

Les études pratiquées sur le plancton marin de l'océan Atlantique Nord-Est et en particulier la mer du Nord ont montré d'importantes modifications de la phénologie des espèces, phénomène attribué au réchauffement des

températures (Edwards et Richardson, 2004). La phénologie est l'étude de l'évolution des rythmes naturels dans les écosystèmes. Ces changements ne sont pas constants parmi les groupes planctoniques étudiés. Par exemple, les diatomées marines (groupe phytoplanctonique important pour la survie des copépodes herbivores) n'ont que peu

modifié leur maximum annuel d'abondance. D'autres groupes, tels que les dinoflagellés et le méroplancton (phase larvaire pélagique de certains organismes benthiques tels que les crabes), ont vu leur maximum saisonnier progresser d'un mois entre 1958 et 2002. Beaucoup de diatomées forment des spores, lesquelles sont déposées dans les sédiments durant l'hiver. La germination de ces spores ou le développement des diatomées marines au printemps sont d'avantage contrôlé par des paramètres tels que la longueur du jour et l'intensité de la lumière. Par conséquent, le changement climatique n'affecte pas ces organismes. Par contre, les dinoflagellés et le méroplancton, qui dépendent d'avantage des caractéristiques physiques de la colonne d'eau (température et stratification) susceptibles d'être influencées par le changement climatique, seront plus sensibles. La spécificité de la réponse des groupes d'organismes, liée aux caractéristiques de leur cycle de vie, va provoquer des perturbations de la trophodynamique (relation trophique entre les groupes d'espèce) dans les écosystèmes marins.

Modifications de dominance

Les modifications de dominance des espèces ou de groupes d'espèces, à moyenne ou grande échelles, sont bien souvent associées aux changements biogéographiques et phénologiques (Beaugrand, 2009). Un synchronisme important a souvent été observé entre les changements de différents groupes trophiques (Kirby et Beaugrand, 2009). C'est ainsi que Beaugrand et collègues ont montré des changements concomitants entre les anomalies de températures de l'hémisphère Nord et les changements de dominance du phytoplancton, zooplancton et de certaines espèces de poissons à l'échelle de l'océan Atlantique Nord-Est (Figure 5).

Dans la mer du Nord, une espèce de copépode subarctique importante pour la survie des larves de morue et appelée *Calanus finmarchicus* a été progressivement remplacée par son espèce congénérique *C. helgolandicus*. Autrefois représentant 80 % du nombre total d'individus de *Calanus* en mer du Nord, *C. finmarchicus* n'en représente aujourd'hui plus que 20 % (Figure 6).

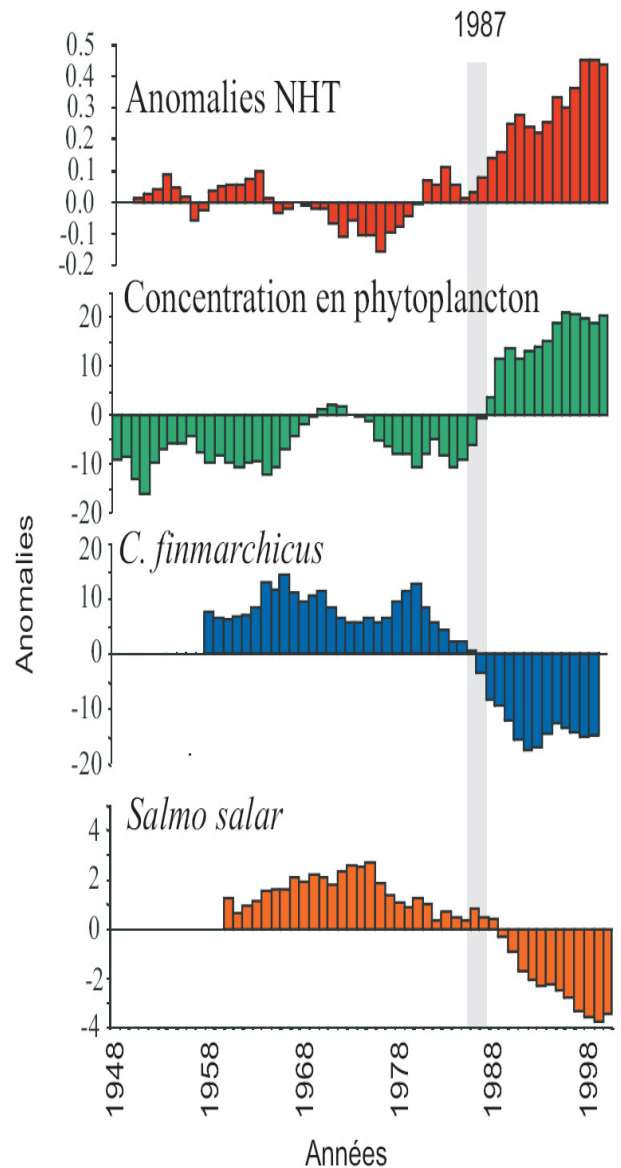


Figure 5. Changements à long-terme des anomalies de température dans l'hémisphère Nord (NHT, en rouge), les anomalies de la composition en phytoplancton (en vert), de l'abondance de *C. finmarchicus* (copépode subarctique, en bleu) et de la concentration en saumon adulte (en orange) pour une zone située autour des îles britanniques.

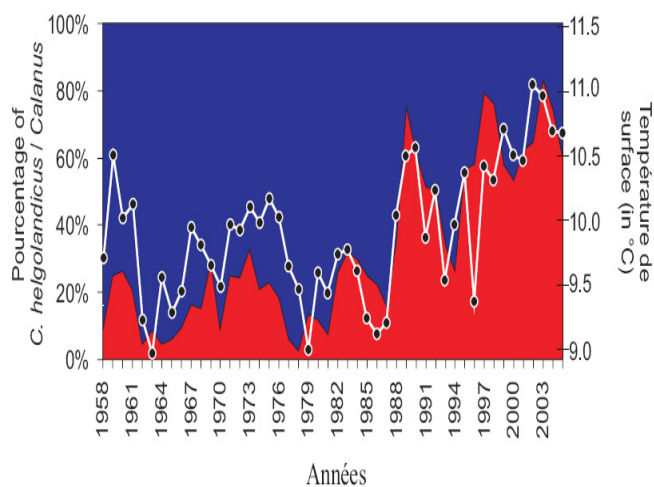


Figure 6. Changements à long-terme du pourcentage de *Calanus helgolandicus* (copépoïde tempéré) par rapport au genre *Calanus* (*C. helgolandicus* et *C. finmarchicus*) en mer du Nord. D'après Beaugrand (2009).

Ce changement de dominance a contribué à la diminution de la survie des larves de morue. Il permet d'expliquer en partie l'importante diminution de la biomasse des morues adultes observée en mer du Nord (Beaugrand et al., 2003). Les conséquences de l'élévation des températures pour les morues sont doubles. Les larves de morues ont augmenté leur métabolisme en raison de l'élévation des températures et par conséquent leur demande énergétique. Cependant, l'énergie disponible a diminué en raison de l'affaiblissement du nombre de proies lorsque les larves sont présentes dans la colonne d'eau. Le déséquilibre énergétique s'est donc accru réduisant la croissance et donc la survie des larves. Ce phénomène a été aggravé par la surexploitation. Le nombre d'œufs produit par les morues adultes a diminué, les individus étant moins nombreux et de tailles plus réduites à cause des effets de la pêche. Le changement climatique et son incidence sur les écosystèmes planctoniques de la mer du Nord a ainsi amoindri la survie des œufs et leur probabilité de donner une morue capable de se reproduire.

Impact du réchauffement des températures sur la biodiversité, les services et le cycle du carbone

Une voie prometteuse est de transposer le concept de niche écologique à des groupes d'espèces ou à la notion de biodiversité de certains groupes (Helaouët et Beaugrand, 2009 ; Lenoir et al., 2010). La niche écologique

au sens d'Hutchinson peut être définie comme étant le préférendum environnemental d'une espèce (Hutchinson, 1957). Récemment, Beaugrand et collègues (Beaugrand et al., 2009) ont caractérisé les régimes thermiques où se trouvent le plus de diversité (la diversité étant ici définie comme étant le nombre moyen d'espèces ou de genres par échantillon). C'est ainsi que les chercheurs ont montré qu'un réchauffement diminuerait la diversité des diatomées dans l'océan Atlantique Nord, un groupe phytoplanctonique important pour le cycle du carbone dans les régions de hautes latitudes. Par contre, elle augmentera la diversité des dinoflagellés et des copépodes. Certaines espèces de dinoflagellés, telles que *Alexandrium minutum* ou le genre *Gonyaulax*, peuvent être fortement toxiques. La diversité des copépodes augmentant, on pourrait penser que cela conférerait une résistance et une résilience plus forte vis-à-vis des fluctuations de l'environnement. Cependant, l'augmentation de diversité du plancton s'est accompagnée d'une réduction de la taille moyenne des copépodes. Plus d'une centaine d'espèces de ce groupe peuple cette partie de l'océan mondial, assurant le transfert entre les producteurs primaires (le plancton végétal) et les niveaux trophiques supérieurs. Cette diminution de taille moyenne indique une réduction potentielle de l'exportation de carbone depuis la surface jusqu'au fond des océans ainsi qu'une augmentation du métabolisme de l'écosystème (vitesse à laquelle le carbone biogénique circule dans la colonne d'eau). L'étude révèle également une relation inverse entre la diversité du zooplancton et la probabilité de présence des morues, suggérant que l'augmentation de la diversité du zooplancton et la diminution de sa taille se traduit par une réduction de la probabilité de présence de ce poisson subarctique, amplifiant l'effet de la surexploitation.

Les modèles biogéochimiques actuels prévoient un affaiblissement du puits de carbone dans l'océan Atlantique par l'action de la température sur la stratification de la colonne d'eau (Bopp et al., 2005 ; Sarmiento et al., 2004). La stratification accrue de l'océan de surface va probablement conduire à une réduction des concentrations en éléments nutritifs dans la couche de surface et par conséquent à une diminution de la productivité marine. Cette recherche suggère qu'en plus de ce phénomène, l'augmentation de la diversité, souvent associée à une diminution de la taille moyenne du plancton marin, accélérera le phénomène en changeant la composition du plancton et réduisant l'exportation du carbone dans les couches profondes. La quantification de cet effet reste cependant encore difficile.

L'étude de Beaugrand et collègues (Beaugrand et al., 2010) révèle qu'une augmentation de la biodiversité, souvent vue comme avantageuse en termes de résilience et de stabilité (Worm et al., 2006), peut au contraire altérer certaines fonctions bénéfiques telles que la régulation du dioxyde de carbone et l'exploitation des ressources marines. Cette augmentation, jamais constatée à une aussi grande échelle spatiale, est à interpréter comme étant une indication de l'altération des systèmes biologiques et des services qu'ils fournissent à l'homme face au changement climatique.

Les récifs coralliens

Le lien entre le changement climatique global et les récifs coralliens, encore considéré comme douteux par les spécialistes il y a une dizaine d'années, est aujourd'hui clair (Bellwood et al., 2004). Les prédictions indiquent des températures de surface qui dépasseront les conditions dans lesquelles les récifs coralliens ont évolué depuis 500,000 ans. L'élévation des températures affecte ces animaux déjà fragilisés par la surexploitation et la pollution. Des températures élevées provoquent le blanchissement de nombreuses espèces de coraux. Ce blanchissement est la conséquence de l'expulsion d'une micro-algue, appelée zooxanthelle (endosymbionte du genre *Symbiodinium*), indispensable au corail. Si le stress thermique persiste, le corail meurt. Un épisode de blanchissement du corail au Panama, Kenya, Arabie Saoudite et dans l'archipel indo-pacifique a été observé après un évènement El-Niño en 1997/1998, lequel a provoqué une hausse substantielle des températures. Cet évènement fût responsable de la mort de 16 % des coraux du monde. L'augmentation des températures, associée à l'augmentation de la fréquence des cyclones de 10 à 20 % d'ici 2070, risque d'engendrer une érosion massive de la biodiversité. Cependant, prévoir et quantifier la réponse de ces écosystèmes reste un défi scientifique. Il a été montré récemment que certaines espèces pourront s'adapter. Par conséquent, même si 60 % des récifs pourraient disparaître (et avec eux toute la biodiversité qui leur est associée), les récifs ne disparaîtront probablement pas complètement. Certaines espèces pourront s'associer avec des zooxanthelles plus thermophiles. Une étude menée par le Dr Andrew Baker (Wildlife Conservation Society, USA) a montré que la capacité des récifs coralliens à s'adapter au réchauffement des températures pourrait dépendre de leur association avec des zooxanthelles génétiquement plus résistantes aux températures élevées (Baker et al., 2004).

L'acidification des océans

L'augmentation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère influence plus directement les océans (Sabine et al., 2004). En effet, l'océan a absorbé presque la moitié (118 milliards de tonnes de carbone) des émissions de dioxyde de carbone depuis 1800, ce qui a provoqué une réduction de 0.1 unité de pH. Cette diminution du pH, qui peut paraître faible, représente une augmentation de 30 % de la concentration en ions hydrogène dans l'océan et ainsi une acidification substantielle. Si les émissions de dioxyde de carbone continuent au rythme actuel, l'acidification pourrait correspondre à une réduction du pH de 0.5 unité d'ici 2100, risquant d'entraver le processus de calcification de nombreux organismes marins tels que les coraux et certaines espèces planctoniques telles que foraminifères et mollusques ptéropodes (Orr et al., 2005). Peu d'études sur les effets d'une réduction du pH sur les organismes marins ont été réalisées à ce jour. Ce type de recherche est en train de se développer dans le cadre de programmes internationaux tels que EPOCA (European Project on Ocean Acidification). Les organismes constitués d'un type de carbonate de calcium dénommé aragonite (les coraux par exemple) sont plus sensibles à l'acidification que les organismes constitués de calcite (les foraminifères par exemple). Les coraux seront probablement les organismes les plus affectés mais des études plus approfondies sur le sujet restent nécessaires (Blackford, 2010).

Impacts sur les écosystèmes côtiers

Ne couvrant que 8 % de l'océan mondial mais offrant 85 % des ressources marines exploitées, les systèmes côtiers sont d'importantes plaques tournantes d'échanges de matières et d'énergie jouant un rôle capital dans les cycles biogéochimiques (Kremer et al., 2005). Cette position contraint ces milieux à une forte hétérogénéité spatio-temporelle des facteurs environnementaux. Les systèmes marins littoraux sont ainsi soumis à des forçages d'origine naturelle comme l'influence climatique (Harley et al., 2006) mais également à de fortes pressions humaines (Cloern, 2001). Le changement global, en particulier l'intensification d'origine anthropique de l'effet de serre, a pour conséquence des anomalies de température de plus en plus fréquentes et marquées sur ces milieux sensibles.

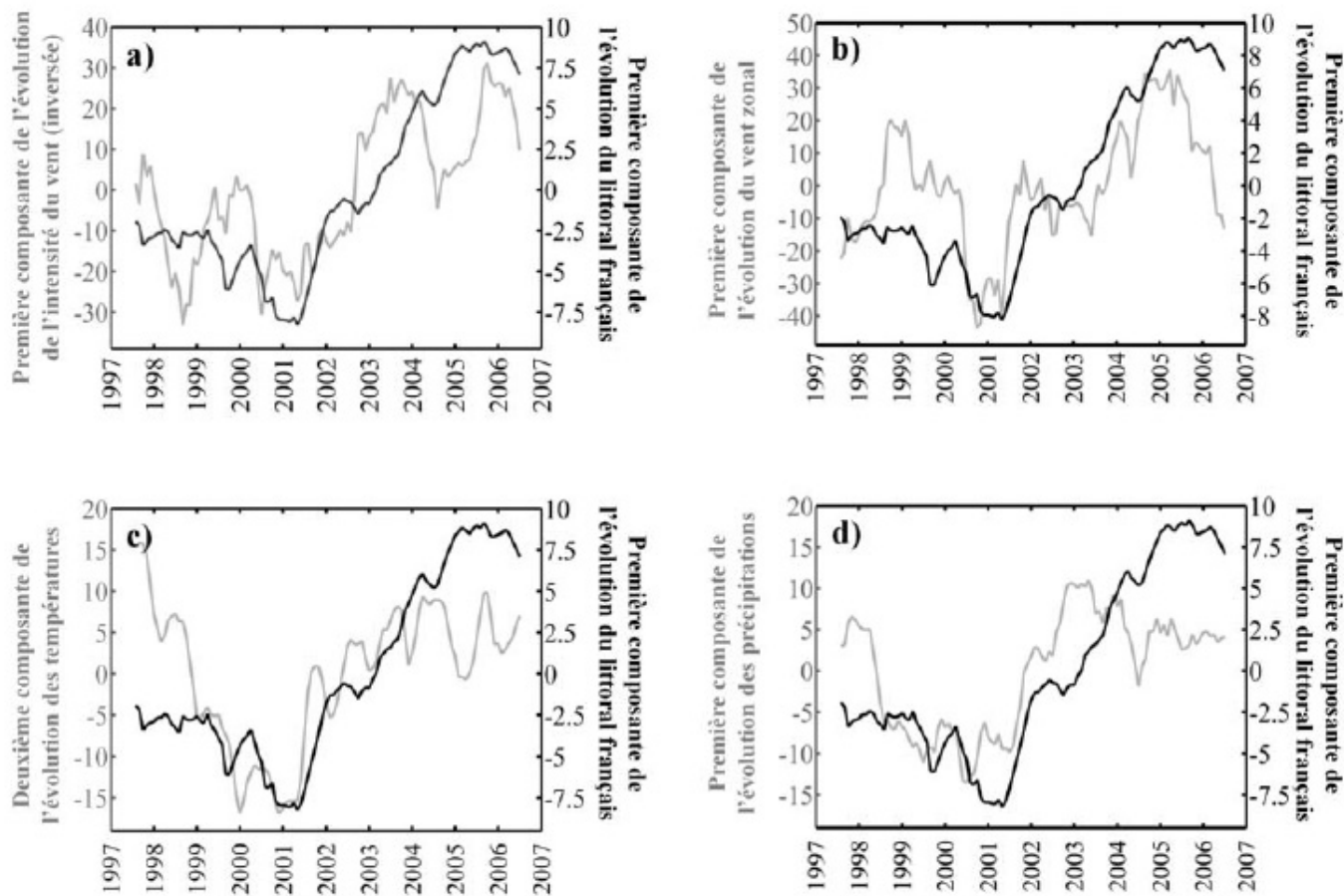


Figure 7. Corrélations entre la variabilité décennale du littoral français (en noir) et la variabilité décennale du climat (en gris) à l'échelle de l'ouest de l'Europe (de 41°N à 51°N et de 5°O à 8°E) en prenant en compte différentes variables climatiques : l'intensité du vent (a) et sa composante zonale (b), la température de surface de l'océan (c) et les précipitations moyennes (d) pour la période 1997-2007 (D'après Goberville et al., 2010).

De plus, il est avéré la température gouverne de part une influence indirecte de nombreux autres forçages climatiques, que ce soit l'augmentation du niveau de la mer (Pethick, 2001), la circulation atmosphérique et océanique (Harley et al., 2006 ; Scavia et al., 2002), ou encore les précipitations et les apports des rivières (Milliman et al., 2008). La récente tendance climatique, ne représentant qu'une faible part de l'amplitude des changements pour les siècles à venir, montre déjà des premières répercussions sur l'équilibre des systèmes et les différents compartiments : physiques, chimiques et biologiques (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007). Cette évidente accumulation des changements subis par les systèmes

côtiers a conduit les décisionnaires et les scientifiques à encourager le développement d'une démarche systématique d'observation des milieux littoraux. La fédération de ces efforts a notamment conduit à la mise en place du Service d'Observation en Milieu Littoral (SOMLIT) en 1995, labellisé par l'INSU (Institut National des Sciences de l'Univers) en 1996, et qui regroupe actuellement 7 Stations Marines.

Les données récoltées par ce programme d'observation ont permis à Goberville et ses collègues (2010) de mettre en évidence la fluctuation décennale des systèmes marins côtiers français et d'évaluer l'influence potentielle de la

variabilité climatique. Cette étude suggère une sensibilité importante de ces systèmes aux forçages climatiques aussi bien à l'échelle régionale par l'action concomitante des champs de pression, de l'intensité et de la direction des vents (figures 7a et b), des températures (figures 7c) et des précipitations (figure 7d), qu'à l'échelle globale (principalement les anomalies de températures) sur la variabilité des éléments physico-chimiques de la colonne d'eau.

En prenant en compte ces résultats, l'étude a notamment permis de mettre en évidence un lien positif, au niveau des systèmes Manche-Mer du Nord, entre la diminution des sels nutritifs, du matériel particulaire, une réduction des précipitations et une modification de la circulation atmosphérique. En plus de cet impact notable sur la physico-chimie du milieu, cette étude a également montré une dynamique commune entre la variabilité climatique et les concentrations en chlorophylle a, témoignant d'un risque de répercussion sur le compartiment biologique (composition de la biocénose et abondance des espèces). Cependant de nombreuses études montrent que le lien entre les différents forçages et la réponse de l'écosystème n'est pas linéaire (Breton et al., 2006 ; Labat et al., 2004 ; Myrsterud et al., 2001) et révèlent l'importance de la prise en compte des forçages à l'échelle locale (particularités morphologiques, hydrologiques et météorologiques ; Billen et Garnier, 2007). C'est pour ces raisons que les multiples et profondes altérations de ces systèmes, sensibles à un changement global de plus en plus prononcé (à la fois climatique et anthropique), rendent incontournables la mise en place d'outils d'observation, de surveillance et de management adaptés.

Comprendre et anticiper l'impact du climat sur les systèmes biologiques océaniques

Le changement climatique global est peut être l'impact anthropogénique le plus préoccupant actuellement, non seulement pour l'océan, mais aussi pour l'ensemble de la planète. Ces manifestations agiront directement par les effets de la température sur les organismes marins dont la température interne est pour la plupart contrôlée par le milieu environnant (ectothermie). Cependant, le changement climatique global influencera plus indirectement les écosystèmes marins par son incidence sur le climat et l'hydrologie régionale (oscillation atmosphérique et courants marins). Les réponses des organismes seront différentielles et des modifications

brutales et inattendues de l'équilibre des écosystèmes sont à craindre. Cependant, la complexité des réponses et des mécanismes en jeu rendent difficiles la quantification précise des changements et sans doute même la prédiction de certaines réponses. Les écosystèmes, déjà fragilisés par l'effet de la pollution, l'eutrophisation ou la surexploitation, seront probablement moins résistants et résilients que les autres. Malgré les incertitudes qui existent encore, notre niveau de connaissance est suffisant pour exhorter les politiques à diminuer les rejets des gaz à effet de serre dans l'atmosphère mais aussi à prendre en compte les autres conséquences des activités humaines qui vont à l'encontre du développement durable.

Un des défis scientifiques actuels est de pouvoir séparer la part de la variabilité liée aux processus naturels de celle liée aux activités humaines. Pour cela, il faut disposer d'états de référence rendant possible la quantification des influences anthropiques ou naturelles. La réalisation de tels états de référence se heurte à des problèmes conceptuels et méthodologiques. Un des obstacles majeurs à surmonter est l'impossibilité de déterminer un état de référence absolu car la signature des activités humaines sur la biodiversité marine remonte à des périodes bien antérieures à la mise en place de suivis du milieu marin. C'est la raison pour laquelle on ne peut que déterminer des états de référence relatifs ou opérationnels. Pour les déterminer, il est essentiel de pouvoir réunir à la fois chercheurs, gestionnaires, décideurs et entreprises (pêche) dès le départ dans le processus de recherche pour les rendre les plus pratiques, accessibles et utiles. Leur détermination permet de mieux évaluer, comprendre et prédire les changements de biodiversité. Cependant, elle nécessite l'utilisation d'outils statistiques et mathématiques nouveaux et encore actuellement peu accessibles, même dans le monde de la recherche.

Conclusion

La convention sur la diversité biologique adoptée à Rio de Janeiro en 1992 définit la biodiversité comme étant « la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes ». La biodiversité marine est importante et intègre à la fois les compartiments pélagiques et benthiques. Elle concerne de ce fait une grande variété

d'organismes (unicellulaires, protozoaires, métazoaires, invertébrés, vertébrés). Cependant, cette biodiversité subit un grand nombre de pressions anthropiques liées (i) à l'exploitation du milieu et de ses ressources (pêche, tourisme, aquaculture) (ii) à un impact direct de l'homme sur son milieu (eutrophisation et pollution locale, extraction de matériaux, introduction d'espèces par eaux de ballast). Si la biodiversité est naturellement résistante ou résiliente à la variabilité naturelle des événements hydro-météorologiques, l'effet des processus anthropiques est encore peu rapporté et étudié. Depuis la fin des années 1970 et la modification notable de certaines écorégions dans le monde, le changement climatique global apparaît comme un facteur supplémentaire impactant la biodiversité.

Bien que de nombreuses incertitudes subsistent et malgré parfois l'absence de mécanismes intermédiaires clairement identifiés entre la variabilité du climat et les systèmes biologiques, un faisceau d'éléments convergeant suggèrent que l'élévation récente des températures a commencé à influencer la biosphère marine. L'augmentation des températures globales a pourtant été relativement faible (0.8°C depuis le début du 20^{ème} siècle) par rapport à celle qui est prévue par le groupe d'expert intergouvernemental sur l'évolution du climat (entre 1.4°C et 5.8°C d'ici 2100 suivant les différents scénarios d'émission, d'évolution démographique et technologique). Cette amplification des systèmes biologiques aquatiques est préoccupante car, si l'augmentation plus substantielle des températures entre 1.4 et 5.8°C d'ici 2100 se confirme, des modifications inattendues et de grandes magnitudes ne sont pas à exclure. Elles pourront contribuer à accentuer l'érosion globale de la biodiversité, diminuer les services que la biosphère fournit à l'humanité au quotidien et avoir des conséquences socio-économiques importantes. Il est par conséquent essentiel de développer des moyens de suivi de ces systèmes biologiques, en conjonction avec des méthodes mathématiques de détection, de modélisation afin d'anticiper les changements. Ce sont les approches macro-écosystémiques et bioclimatologiques qui ont pour l'instant acquis les résultats les plus dénués d'ambiguïté. De telles approches doivent être encouragées mais pour cela il faut développer des systèmes d'observation à grandes échelles, comparables aux systèmes développés en météorologie.

Remerciements

Nous remercions le Pr Robert Drobenko pour avoir encouragé l'initiation de ce travail. Cette contribution a été en partie financée par le Centre National de la Recherche Scientifique.

Bibliographie :

- Alheit, J., 2009, Consequences of regime shifts for marine food webs. *International Journal of Earth System Sciences*, 98 : 261-268.
- Antonov, J.I., Levitus, S. and Boyer, T.P., 2005, Thermohaline sea level rise, 1955-2003. *Geophysical Research Letters*, 32 : L12602.
- Baker, A.C., Starger, C.J., McClanahan, T.R. and Glynn, P.W., 2004, Corals' adaptive response to climate change. *Nature*, 430 : 741.
- Barnett, T.P. et al., 2005, Penetration of human-induced warming into the world's oceans. *Science*, 309 : 284-287.
- Beaugrand, G., 2003, Long-term changes in copepod abundance and diversity in the north-east Atlantic in relation to fluctuations in the hydro-climatic environment. *Fisheries Oceanography*, 12 : 270-283.
- Beaugrand, G., 2009, Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Deep-Sea Research II*, 56 : 656-673.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S. and Reid, P.C., 2003, Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426 : 661-664.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. and Ibañez, F., 2008, Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters*, 11 : 1157-1168.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Legendre, L., 2010, Marine biodiversity, ecosystem functioning, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 : 10120-10124.
- Beaugrand, G., Luczak, C. and Edwards, M., 2009, Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, 15 : 1790-1803.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibañez, F., Lindley, J.A. and Edwards, M., 2002, Reorganisation of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296 : 1692-1694.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C. and Nystrom, M., 2004, Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429 : 827-833.
- Beltrami, H., Smerdon, J.E., Pollack, H.N. and Huang, S., 2002, Continental heat gain in the global climate system. *Geophysical Research Letters*, 29 : 8.1-8.3.
- Billen, G. and Garnier, J., 2007, River basin nutrient delivery to the coastal sea : Assessing its potential to sustain new production of non-siliceous algae. *Marine Chemistry*, 106 : 148-160.
- Blackford, J.C., 2010, Predicting the impacts of ocean acidification : challenges from an ecosystem perspective. *Journal of Marine Systems*, 81 : 12-18.
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S. and Gehlen, G., 2005, Response of diatoms distribution to global warming and potential implications : A global model study. *Geophysical Research Letters*, 32 : L19606, doi:10.1029/2005GL023653.
- Breton, E., Rousseau, V., Parent, J., Ozer, J. and Lancelot, C., 2006, Hydroclimatic modulation of diatom/Phaeocystis blooms in nutrient-enriched Belgian coastal waters (North Sea). *Limnology and Oceanography*, 51 : 1401-1409.

- Cloern, J.E., 2001, Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210 : 223-253.
- Constanza, R. et al., 1997, the value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387 : 253-260.
- Dauvin, J.C., 2009a, Asian Shore Crabs *Hemigrapsus* spp. (Crustacea : Brachyura : Grapsoidae) Continue Their Invasion around the Cotentin Peninsula, Normandy, France : Status of the *Hemigrapsus* Population in 2009. *Aquatic Invasions*, 4 : 605-611.
- Dauvin, J.C., 2009b, Records of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (Crustacea : Brachyura : Grapsoidae) in the Cotentin, Normandy, English Channel. *Aquatic Invasions*, 4 : 467-472.
- Edwards, M. and Richardson, A.J., 2004, Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430 : 881-884.
- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P. and the SOMLIT team, 2010, Climate-driven changes in coastal marine systems of Western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, 408 : 129 :148.
- Hare, S.R. and Mantua, N.J., 2000, Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography*, 47 : 103-145.
- Harley, C.D.G. et al., 2006, The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9 : 228-241.
- Helaouët, P. and Beaugrand, G., 2009, Physiology, ecological niches and species distribution. *Ecosystems*, 12 : 1235-1245.
- Hurrell, J.W. and Dickson, R.R., 2004, Climate variability over the North Atlantic. In : N.C. Stenseth, G. Ottersen, J.W. Hurrell and A. Belgrano (Editors), *Marine ecosystems and climate variation*. Oxford University Press, Chippenham, pp. 15-32.
- Hurrell, J.W., Yochanan, K. and Visbeck, M., 2001, The North Atlantic Oscillation. *Science*, 291 : 603-605.
- Hutchinson, G.E., 1957, Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology*, 22 : 415-427.
- Intergovernmental Panel on Climate Change, W.G.I., 2007, *Climate change 2007 : the physical science basis*. Cambridge University Press, Cambridge, 996 pp.
- Kirby, R.R. and Beaugrand, G., 2009, Trophic amplification of climate warming. *Proceedings of the Royal Society London B : Biological Sciences*, 276 : 3053-3062.
- Kremer, H.H. et al., 2005, *Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone, Science Plan and Implementation Strategy, Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone*.
- Labat, D., Goddérès, Y., Probst, J.L. and Guyot, J.L., 2004, Evidence for global runoff increase related to climate warming. *Advances in Water Resources*, 27 : 631-642.
- Lasserre, P., 1994, The role of biodiversity in marine ecosystems. In : O.T. Solbrig, H.M. van Emden and P.G.W.J. VAN Oordt (Editors), *Biodiversity and global change*. CAB INTERNATIONAL, Oxon, pp. 107-132.
- Lenoir, S., Beaugrand, G. and Lecuyer, E., 2010, Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*.
- Levitus, S., Antonov, J. and Boyer, T., 2005, Warming of the world ocean, 1955-2003. *Geophysical Research Letters*, 32 : L02604, doi : 10.1029/2004GLO21592.
- Levitus, S. et al., 2001, Anthropogenic warming of Earth's climate system. *Science*, 292 : 267-270.
- Milliman, J.D., Farnsworth, K.L., Jones, P.D., Xu, K.H. and Smith, L.C., 2008, Climatic and anthropogenic factors affecting river discharge to the global ocean, 1951–2000. *Global and Planetary Change*, 62 : 187–194.
- Mysterud, A., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G., Langvatn, R. and Steinhelm, G., 2001, Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and domestic herbivores. *Nature*, 410 : 1096-1099.
- Orr, J.C. et al., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437 : 681-686.
- Parmesan, C. and Yohe, G., 2003, A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421 : 37-42.
- Perry, A.I., Low, P.J., Ellis, J.R. and Reynolds, J.D., 2005, Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308 : 1912-1915.
- Pethick, J., 2001, Coastal management and sea-level rise. *Catena*, 42(2-4) : 307-322.
- Pimm, S.L., Russell, G.F., Gittleman, J.L. and Brooks, T.M., 1995, The future of biodiversity. *science*, 269 : 347-350.
- Quero, J.-C., Du Buit, M.-H. and Vayne, J.-J., 1998, Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanologica Acta*, 21 : 345-351.
- Sabine, C.L. et al., 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*, 305 : 367-371.
- Sarmiento, J.L. et al., 2004, Response of ocean ecosystems to climate warming. *Global Biogeochemical Cycles*, 18 : 1-23.
- Scavia, D., Field, J.C., Boesch, D.F., Buddemeier, R.W., Burkett, V., Cayan, D.R., Fogarty, M., Harwell, M., Howarth, R.W., Mason, C., Reed, D.J., Royer, T.C., Sallenger, A.H., Titus, J.G., 2002, *Climate Change Impacts on U.S. Coastal and Marine Ecosystems*. *Estuaries*, 25(2) : 149-164.
- Thomas-Bourgneuf, M. and Mollo, P., 2009, *L'enjeu plancton*. Charles Léopold Mayer, Paris, 272 pp.
- Worm, B. et al., 2006, Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314 : 787-790.