

La Méditerranée se réchauffe-t-elle ?

Is the Mediterranean warming up?

Lucien Laubier*, Thierry Pérez**/**, Christophe Lejeusne*, Joaquim Garrabou*, Pierre Chevaldonné*, Jean Vacelet*, Nicole Boury-Esnault*, Jean-Georges Harmelin*

* : Centre d'Océanologie de Marseille, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France - laubier@com.univ-mrs.fr

** : Centro de Estudios Avanzados de Blanes, Camí Santa Bàrbara, 17300 Blanes (Gerone), Espagne

Mots clés : *Mediterranean, climate change, warming up, deep waters, coastal fauna.*

Key-words: *Méditerranée, changement climatique, réchauffement, eaux profondes, faune littorale.*

RÉSUMÉ

Laubier L., T. Pérez, C. Lejeusne, J. Garrabou, P. Chevaldonné, J. Vacelet, N. Boury-Esnault, J.G. Harmelin – La Méditerranée se réchauffe-t-elle ? Mar. Life, 13 (1-2) : 71-81.

Depuis une quinzaine d'années, l'hypothèse selon laquelle les eaux de la Méditerranée seraient en cours de réchauffement a été étayée par une série d'observations physiques et écologiques. Chronologiquement, les premiers constats faits par les océanographes physiciens concernent les eaux profondes méditerranéennes ; quelques années plus tard, les écologues marins ont à leur tour relevé dans les peuplements de la zone littorale de Méditerranée occidentale des modifications suffisamment importantes pour que soit avancée l'hypothèse d'un réchauffement des eaux côtières ; cette hypothèse, initialement fondée sur des changements de la biodiversité, est désormais étayée par plusieurs observations physiques, notamment une série trentenaire de mesures à diverses profondeurs réalisée au large de la côte catalane espagnole et récemment publiée. Les approches écologiques sont rendues plus difficiles par les nombreuses introductions d'espèces végétales et animales, qui compliquent l'interprétation des données recueillies. En Méditerranée orientale, la présence de nombreuses espèces d'origine tropicale ayant pénétré en Méditerranée à travers le canal de Suez (d'où leur nom d'espèces "lessepsiennes") et progressant vers l'ouest conduit à une véritable "tropicalisation" du bassin oriental. L'histoire géologique récente de la Méditerranée depuis la dernière période de glaciation doit également être prise en compte. Les peuplements animaux de Méditerranée occidentale comprennent deux groupes d'espèces d'affinité écologique opposée vis-à-vis de la température des eaux : les unes ont des affinités méridionales, d'autres ont des affinités septentrionales. Alors que des espèces très mobiles comme des poissons bons nageurs parcourent rapidement de grandes distances, les formes animales fixées à l'état adulte, dont les stades larvaires de dispersion (les propagules) ont une courte durée de vie, progressent beaucoup plus lentement. Des phénomènes de mortalité massive d'organismes sessiles ont été observés depuis quelques années sur les fonds rocheux littoraux de Méditerranée nord-occidentale, ainsi que des substitutions d'espèces peu mobiles et inféodées à des biotopes particuliers. L'ensemble des résultats écologiques disponibles confirme l'hypothèse d'un réchauffement des eaux côtières de Méditerranée occidentale, probablement plus rapide aujourd'hui qu'il y a quelques décennies. Les connaissances très fragmentaires existant sur les gammes de tolérance à la température des espèces marines, notamment chez les invertébrés, ne permettent pas d'anticiper les conséquences à moyen et long terme de ce réchauffement. On observe également une grande variabilité dans les réactions de différentes populations d'une même espèce à ce phénomène. Cette variabilité a-t-elle une origine physique, liée par exemple à la circulation des eaux, ou faut-il admettre, ce qui paraît probable, qu'il existe de légères différences de sensibilité d'origine génétique au facteur thermique entre ces diverses populations ? La réponse passe par une analyse biochimique et expérimentale des mécanismes de thermotolérance de ces populations et de leur structure génétique.

ABSTRACT

Laubier L., T. Pérez, C. Lejeusne, J. Garrabou, P. Chevaldonné, J. Vacelet, N. Boury-Esnault, J.G. Harmelin – [Is Mediterranean warming up?] *Mar. Life*, **13** (1-2) : 71-81.

Over the past fifteen years or so, the hypothesis of a warming up of Mediterranean waters has been supported by a series of physical and ecological observations. Chronologically, the first evidence recorded by physical oceanographers concerned the deep Mediterranean waters; several years later, marine ecologists, in their turn, recognized sufficiently important alterations in coastal zone communities to support the hypothesis of a warming up of coastal waters. This hypothesis, initially based on changes in biodiversity, is now supported by several physical observations, notably by a thirty year series of measurements at different depths performed off the Catalanian coast. The ecological approach is made more complex by the large number of introduced species which makes difficult the interpretation of data. In the eastern Mediterranean, the occurrence of numerous tropical species entering the Mediterranean through the Suez canal ("lessepsian migrants") and advancing westward has led to a real "tropicalization" of the eastern basin. The geological history of the Mediterranean since the last glacial period has also to be taken in account. The animal communities of the western Mediterranean comprise two groups of species of opposed ecological affinities regarding water temperature: one group has southern affinities, the other has northern affinities. When highly mobile species such as fish are able to rapidly cover large distances, animal species of which the adults are sessile and pelagic larvae (propagules) have a short life span, move much more slowly. Mass mortality of large sessile organisms have also been recorded over the past few years on the coastal rocky substrates of the north-western Mediterranean, as well as substitutions of sedentary species living in particular biotopes. All ecological results now available confirm the hypothesis of a warming up of coastal waters of the western Mediterranean, probably more rapid today than a few decades ago. Our very poor knowledge of the range of tolerance of temperature increase of marine species, notably invertebrates, means that it would be difficult to predict the mid- and long-term consequences of this warming up. Also, a great spatial variability of individual responses has been observed for a given species. Is the origin of this variability linked with physical characteristics, such as small scale water mass movements, or is it due to differences in sensitivity based on slight genetic differences between various populations? The answer will come from biochemical and experimental ecophysiological investigations on the thermotolerance mechanisms of these populations in relation with their genetic structure.

LES EAUX PROFONDES MÉDITERRANÉENNES

La Méditerranée est un vaste bassin d'évaporation subdivisé par le seuil siculo-tunisien en deux ensembles, le bassin occidental et le bassin oriental. La circulation générale dans le bassin occidental est caractérisée par un flux d'eau atlantique de surface entrant en Méditerranée par le détroit de Gibraltar, sous lequel s'écoule en sens inverse un flux d'eau profonde méditerranéenne se déversant dans l'Atlantique. Les premières mesures directes de ces échanges remontent aux années 1970 (MEDOC Group, 1970) : le flux d'eau atlantique entrant a été évalué à $1,2 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, et le flux d'eau méditerranéenne sortant à $1,14 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, soit une différence, liée à l'intense évaporation de la Méditerranée, de $6 \cdot 10^4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Des évaluations plus récentes font état d'un flux d'eau provenant de l'Atlantique variant entre $1 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et $1,6 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, le flux d'eau méditerranéenne représentant 90% environ du flux d'eau

atlantique. Contrairement aux océans, les caractéristiques hydrologiques des eaux profondes de la Méditerranée demeurent constantes quelle que soit la profondeur, à partir de 250 mètres environ : dans le bassin occidental, ces eaux profondes ont une température de $12,78^\circ\text{C}$ et une salinité de près de 38,46.

On a longtemps attribué à un des pionniers de l'océanographie, le Comte L. F. Marsigli (Lacombe, 1990), la mise en évidence en Méditerranée d'une eau profonde isotherme à environ 13°C ; en fait, les mesures de Marsigli (1725), d'ailleurs fort peu nombreuses, ont été effectuées entre décembre et juin 1707, au large de l'archipel de Riou au sud du golfe de Marseille, à des profondeurs inférieures à 120 brasses (soit 219 mètres) et à l'aide d'un simple thermomètre de verre à index mobile, dont la nature du liquide n'est pas indiquée (probablement de l'alcool), dépourvu de seau de confinement de l'eau. Certaines des valeurs surprenantes relevées par Marsigli (par exemple 17°C à 1,5 brasses, 13°C à 100 brasses et 15°C à 120 brasses le 30 juin 1707) s'expliquent peut-être par des différences dans le temps

1 : À noter la valeur de 17°C relevée par Marsigli à moins de 3 mètres sous la surface le 30 juin 1707 (cette valeur est exceptionnelle pour la fin du mois de juin), par rapport aux valeurs rencontrées aujourd'hui à cette date ; cette mesure est probablement exacte, tout au plus légèrement surestimée par l'effet de la température plus élevée de l'atmosphère au moment de la lecture du thermomètre. Est-ce une conséquence des grands froids qu'évoquait une trentaine d'années auparavant la Marquise de Sévigné écrivant depuis la Bretagne à sa fille installée en son château de Grignan, proche d'Avignon, dans une lettre datée du 26 juin 1675 : "Il fait un froid horrible. Nous nous chauffons, et vous aussi, ce qui est une bien plus grande merveille" ?

passé à remonter le thermomètre ¹. Malheureusement, Marsigli fut interrompu dans ses observations du 30 juin 1707 par l'approche "d'un brigantin ennemi" ; au cours des manœuvres pour regagner rapidement la côte et s'y abriter, le thermomètre fut brisé et Marsigli n'eut apparemment plus l'occasion de mesurer la température de l'eau de mer... ni de valider l'hypothèse d'une égale température de la mer en toutes saisons, qu'il émet dans l'*Histoire physique de la mer* : "*il faudra donc, comme j'ai dit ci-dessus, achever cette expérience, et si la même température de 10 degrés 1/2 s'y maintient, comme elle a fait en hiver, et au printemps, il faudra nécessairement établir que la température de la mer est égale, en toutes les saisons, et qu'elle n'est pas sujette aux altérations, que l'on remarque en celle de notre air, dans les diverses saisons*".

L'hypothèse d'un réchauffement actuel des eaux de la Méditerranée a été avancée pour la première fois il y a une quinzaine d'années (Béthoux *et al.*, 1990). À partir des données hydrologiques acquises entre 1959 et 1989 en grande partie par les campagnes organisées en Méditerranée nord-occidentale par le laboratoire du professeur Henri Lacombe (MEDOC Group, 1970 ; Gascard, 1973), 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. Cette augmentation de température des eaux profondes n'entraîne pas inéluctablement une augmentation comparable de la température des eaux de surface : en effet, les eaux profondes méditerranéennes résultent du refroidissement et de l'évaporation des eaux de surface soumises localement au cours de l'hiver aux vents froids violents de secteur nord-nord-ouest (mistral dans la région considérée du bassin nord-occidental). L'homogénéisation verticale des caractéristiques de température et de salinité, donc de la densité, sur toute la colonne d'eau, depuis la surface jusqu'à plus de 2000 mètres de profondeur, sur quelques dizaines de kilomètres de diamètre, s'explique par des courants verticaux descendants d'origine convective dont la vitesse est de quelques cm.s⁻¹, soit quelques kilomètres par jour ! Les eaux profondes froides et denses ainsi formées s'écoulent ensuite dans l'océan Atlantique à travers le seuil de Gibraltar, jusqu'à un niveau d'équilibre de densité qui se situe autour de 1000 mètres de profondeur. Cet échauffement des eaux profondes, d'ailleurs minime, pourrait avoir une certaine influence sur la température des eaux côtières, selon les résultats de la 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. L'accroissement de la température de ces dernières, depuis 1990, se poursuit de manière à peu près linéaire à l'heure actuelle (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 des eaux profondes du bassin oriental est apparue en mer Égée (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 dérive d'une partie du Gulf Stream vers la mer du Labrador, ce qui pourrait avoir comme conséquence l'initiation d'un nouveau petit Âge glaciaire en Europe du nord (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 ou plus probablement l'absence d'effet de cette très faible hausse de la température sur les faunes profondes méditerranéennes. Il est vrai que nos 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.

LES EAUX MÉDITERRANÉENNES CÔTIÈRES

Les eaux méditerranéennes côtières sont caractérisées par une forte amplitude des variations saisonnières. En été, les eaux de surface, soumises au rayonnement solaire intense, s'échauffent ; en période de stabilité météorologique (absence de vent), cet échauffement est à l'origine de l'installation d'une thermocline, dont la profondeur, le gradient de température et la durée s'accroissent sensiblement de l'ouest vers l'est de la Méditerranée (Abboud-Abi Saab *et al.*, 2004). Sur les côtes du nord de la Méditerranée occidentale, les vents dominants de secteur nord-nord-ouest génèrent des upwellings côtiers, qui, en période estivale, provoquent la remontée jusqu'à une dizaine de mètres, voire la disparition temporaire, de la thermocline. Les variations de température qui en résultent sont fortes et brutales, pouvant atteindre plusieurs degrés Celsius en quelques heures.

En hiver, sous l'effet des vents dominants froids et secs provenant du continent, la température des eaux de surface peut approcher pendant quelques jours la valeur de 10°C. En même temps,

l'évaporation intense (cf. formation des eaux profondes) provoque un accroissement de la salinité et contribue ainsi à une augmentation de la densité, qui peut entraîner une plongée (cascading) des eaux de surface sur le plateau continental.

Jusqu'à une date récente, les scientifiques ignoraient l'existence, pour les eaux côtières méditerranéennes, entre la surface et une centaine de mètres de profondeur, de longues séries de mesures hydrologiques. Toutefois, Francour *et al.* (1994), sur la foi d'une communication personnelle de J. Pascual, avaient signalé qu'au cours des 20 dernières années, un accroissement significatif de la température avait été observé sur les côtes de Catalogne espagnole, face à Estartit : une élévation de 0,4°C de la température moyenne annuelle avait été constaté entre 1973 et 1987 à 80 mètres de profondeur. Ces mêmes auteurs rappelaient que l'hypothèse d'un accroissement de température des eaux côtières, fondée sur les résultats d'un modèle, avait été avancée par Béthoux *et al.* (1990).

Ces données sur la température des eaux côtières existent effectivement, et constituent probablement la meilleure base de connaissances sur l'évolution trentenaire des eaux côtières de Méditerranée nord-occidentale. Elles ont été publiées récemment, notamment dans le numéro 16 de la série des Ateliers (Workshops) organisés par la Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée (Pascual *et al.*, 1995 ; Salat, Pascual, 2002). Les mesures de température de l'eau ont été réalisées depuis 1974 au moins deux fois par mois, à 4 kilomètres au large d'Estartit (Catalogne espagnole) à proximité des îles Mèdes, à plusieurs profondeurs (0, 20, 50 et 80 mètres), avec un matériel certifié (thermomètre à renversement Richter & Wiese). Ces mesures mettent en évidence une élévation de la température de +1,24°C en 28 ans à 20 mètres et de +0,7°C à 80 mètres (Romano, 2003). D'autres séries, plus parcellaires et plus récentes, confirment cette tendance en d'autres points de la Méditerranée nord-occidentale. La comparaison avec une série de mesures de la température des eaux de surface du golfe de Marseille, malheureusement interrompue de 1984 à 1993, montre une forte similitude sur la tendance générale et l'ordre de succession des années "chaudes" et "froides" (Romano, 2003).

LES PREMIERS SOUPÇONS

S'il était prévisible que la très faible élévation de la température des eaux profondes de Méditerranée ne pouvait avoir d'impact significatif sur les communautés animales de cette zone bathymétrique, d'ailleurs très insuffisamment connues, il n'en allait pas de même dans les eaux côtières, où les premiers soupçons ont été émis il y a une trentaine

d'années. 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 modification 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 ; Garrabou *et al.*, 2003). Ces modifications retentissent bien entendu sur la biodiversité, et peuvent modifier sensiblement l'aspect des paysages sous-marins.

Il y a près de trente ans, dans la région de Banyuls-sur-Mer, 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 d'une espèce côtière de gorgone blanche, *Eunicella stricta*. 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 trois sites prospectés) de la grande gorgone rouge et jaune *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.

LES ESPÈCES INDICATRICES

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 sont bien connues (espèces thermophiles, espèces psychrophiles). 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 grandes algues, ils relèvent la fréquence accrue 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 ; à l'inverse, deux autres espèces d'affinité septentrionale et présentes jusqu'aux îles britanniques, *Halopithys incurvus* et *Halopteris scoparia*, présentent des pourcentages de présence en baisse sensible pendant la même période.

S'agissant des invertébrés, Francour *et al.* (1994) 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, en Corse ; *Centrostephanus longispinus*, une autre espèce thermophile d'échinide, longtemps considérée comme rare en Méditerranée nord-occidentale, est devenu abondante à Port-Cros (Francour, 1989). 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. L'espèce est aujourd'hui installée et comme hiver sur les côtes de Provence, et dans le golfe du Lion, la partie la plus froide de la Méditerranée occidentale, l'espèce est régulièrement observée depuis 1990.

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. Le mérout *Epinephelus marginatus* n'avait pratiquement plus été observé dans la zone entre 1962 et 1980² ; la présence d'individus de petite taille, indicatrice d'une reproduction sur place, est aujourd'hui fréquente. *Pomadasys incisus* est capturé de plus en plus fréquemment depuis 1987. Le barracuda *Sphyraena viridensis* est abondant dans les trois régions étudiées, et a fait son apparition sur les étals des poissonniers. La baliste *Balistes carolinensis* est devenue très commune depuis 1980 (de même que sur les côtes atlantiques françaises où elle est fréquente au large de la Bretagne), *Sardinella aurita* et *Pomatomus saltatrix* depuis 1991. La sole *Solea senegalensis* a été observée pour la première fois en 1986 ; elle est aujourd'hui pêchée régulièrement en Méditerranée nord-occidentale. Enfin, un Tetraodontidé circum-tropical, *Sphoeroides cutaneus*, a été pêché récemment dans le golfe du Lion ; l'espèce avait déjà été rencontrée dans le sud du bassin occi-

dental, sur les côtes algériennes. Il en va de même de certains nudibranches, dont *Chromodoris quadricolor*, espèce lessepsienne originaire de mer Rouge et de l'océan Indien, connue sur les côtes israéliennes et observée à Port-Cros et à Scandola en 1996 (Vicente, com. personnelle).

À l'inverse, une espèce septentrionale telle que le sprat *Sprattus sprattus*, qui abondait dans le golfe du Lion, est devenue très rare, quoiqu'elle ne soit pas particulièrement recherchée par les pêcheurs professionnels.

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. 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.

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. Francour *et al.* (1994) concluent à l'installation récente d'un grand nombre d'espèces thermophiles dans le nord du bassin méditerranéen occidental. Ils soulignent à juste titre que des changements comparables, voire à plus grande échelle, se sont également produits dans d'autres régions de l'océan mondial. C'est par exemple le cas, dans l'Atlantique nord-est, de deux espèces de Zéidés, *Zenopsis conchifer* et *Cyttopsis roseus*, qui ont progressé d'une latitude de moins de 40° Nord en 1965 à plus de 55° Nord, trente ans plus tard (Quéro *et al.*, 1998).

Ainsi, ces espèces très mobiles de poissons fournissent un signal d'un changement des conditions thermiques annuelles très fin, intégrant les variations saisonnières de température, ainsi que leurs valeurs extrêmes les plus basses dans le cas des espèces thermophiles, qui ne peuvent s'établir de manière permanente en dessous d'une certaine valeur minimale, et leurs valeurs extrêmes les plus hautes, dans le cas inverse des espèces psychrophiles, qui ne supportent pas des températures élevées. Certes, il reste à étalonner en termes de moyennes thermiques mensuelles, hebdomadaires, voire journalières, les réponses de ces espèces au réchauffement, ainsi que le délai nécessaire pour la conquête d'un nouveau territoire ou l'abandon

2 : On ne peut totalement exclure l'hypothèse qu'une partie au moins de ces jeunes animaux soit la conséquence du moratoire interdisant la pêche du mérout.

d'une zone où la température atteint régulièrement des valeurs insupportables. Car les conséquences d'un réchauffement peuvent être, d'une certaine manière, équilibrées : installation de formes nouvelles d'origine méridionale, disparition de formes septentrionales.

Des phénomènes comparables ont été observés en mer Ligure, dans laquelle sont présentes un certain nombre d'espèces méridionales d'invertébrés et de poissons (Bianchi, Morri, 1993). Paradoxalement, la présence en mer Ligure d'espèces d'eaux chaudes est liée à de faibles températures hivernales moyennes de l'atmosphère : en effet, en réponse au refroidissement hivernal de la mer Ligure, un flux saisonnier d'eau plus chaude provenant de la mer Tyrrhénienne s'établit et favorise la pénétration d'espèces méridionales en direction du nord-ouest, entraînées par le courant Tyrrhénien. Astraldi *et al.* (1995) avancent l'hypothèse de l'installation de pseudo-populations d'espèces méridionales, c'est-à-dire de populations formées d'adultes ayant immigré en mer Ligure, mais n'y rencontrant pas les conditions favorables à la reproduction. Ces auteurs observent que la situation est en train de changer, comme le prouvent les observations beaucoup plus fréquentes aujourd'hui d'espèces thermophiles en mer Ligure : les pseudo-populations stériles deviennent capables de se reproduire, à la faveur d'une faible élévation de la température des eaux côtières, constituant alors de véritables populations, selon le schéma décrit ci-dessus.

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, et certaines espèces ont déjà réussi à pénétrer dans le bassin occidental.

LES ORGANISMES SESSILES

Jusqu'à une date relativement récente, il n'existait pas de données précises sur les réactions des organismes vivants fixés en permanence à l'état adulte au terme d'une courte vie larvaire planctonique, ou même de formes inféodées à certains biotopes particuliers tels que les grottes sous-marines, à un réchauffement des eaux côtières méditerranéennes. Pour eux, contrairement aux formes très mobiles, il n'existe pas, à court terme et à l'échelle d'une génération, de possibilités d'adaptation à de nouvelles conditions physico-chimiques dépassant leurs limites de tolérance. De véritables catastrophes écologiques peuvent donc se produire.

Depuis quelques années, on dispose de plusieurs observations.

Les animaux sessiles ou peu mobiles

Chez les animaux sessiles ou peu mobiles, les observations faites au cours de l'été et de l'automne 1999, sur plus de 500 kilomètres de littoral méditerranéen nord-occidental, sur les côtes de Ligurie et de Provence, ont apporté des arguments nouveaux en faveur de l'hypothèse du réchauffement des eaux côtières méditerranéennes. Il s'agit d'un épisode de mortalité affectant une vingtaine d'espèces d'invertébrés fixés : Spongiaires (notamment les éponges commerciales), Cnidaires (gorgones, corail rouge, Scléractiniaires coloniaux), Bryozoaires, Mollusques Bivalves, Annélides Polychètes, etc. (Cerrano *et al.*, 2000 ; Pérez *et al.*, 2000 ; Garrabou *et al.*, 2001). Des événements ponctuels avaient déjà été observés depuis 1975, mais les sites touchés étaient de dimensions très réduites, alors que l'événement de l'été 1999 a pris d'emblée une extension zonale.

Sur les côtes de Provence, le phénomène s'est développé entre la mi-août et la mi-octobre. Les espèces les plus touchées ont été les Spongiaires et les Cnidaires. Parmi les Spongiaires, les éponges commerciales (*Spongia*, *Hippospongia*) ont été particulièrement touchées ; parmi les Cnidaires, les gorgones *Paramuricea clavata* et *Eunicella singularis* ont été les plus atteintes, avec des taux de mortalité pouvant atteindre 90% dans certains sites ; la gorgone jaune *Eunicella cavolinii* et le corail de bijouterie *Corallium rubrum* ont été moins touchés.

Sur la côte de Ligurie, depuis l'archipel toscan jusqu'à la frontière avec la France, les mêmes phénomènes ont été observés. Des relevés quantitatifs pratiqués entre l'île de Tino et le promontoire de Portofino indiquent que la proportion de gorgones touchées atteint 10 à 60% des populations, avec des densités variant entre 9 et 28 colonies par mètre carré. Sur plus de 3000 colonies de *P. clavata* étudiées en Provence (30 localités), 92% étaient affectées (Pérez *et al.*, 2002 ; Bonhomme *et al.*, 2003 ; Boury-Esnault *et al.*, 2003). L'extrapolation de ces résultats conduit à évaluer à des millions de gorgones le nombre de colonies détruites (Pérez *et al.*, 2000 ; Cerrano *et al.*, 2000 ; Laubier, 2001).

L'examen des différentes hypothèses émises pour expliquer une mortalité catastrophique de cette ampleur sur une zone aussi étendue a permis d'éliminer rapidement l'hypothèse d'une pollution accidentelle. D'autre part, aucune preuve d'une série d'épizooties synchrones affectant une vingtaine d'espèces, appartenant à des embranchements différents, n'a pu être apportée. Une hypothèse sur l'origine bactérienne de ces mortalités a été avancée (Martin *et al.*, 2002). En revanche, 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) a montré que l'été 1999 a été caractérisé par une chute mar-

quée de la fréquence relative des vents de secteur nord-nord-ouest-le mistral-entre juillet et octobre (13-27% au lieu de 42%). De plus, les coups de mistral ont eu une durée plus courte en 1999, la vitesse moyenne du vent étant à peu près semblable. Enfin, les périodes de calme sont particulièrement longues durant l'été 1999 (125-250 heures par mois en moyenne) (Romano *et al.*, 2000).

Les enregistrements de température de l'eau de mer pratiqués en baie de Marseille entre la surface et une soixantaine de mètres de profondeur présentent pour l'année 1999 une particularité directement liée à la faiblesse générale des vents de secteur nord-nord-ouest : la thermocline saisonnière n'approche jamais de la surface pendant tout l'été 1999, mais plonge progressivement jusqu'à une profondeur de 40 à 45 mètres. En même temps, la température de l'eau supra-thermoclinale s'élève jusqu'à 23-24°C, et conserve cette valeur pendant au moins deux mois.

Des thermographes autonomes installés fin août 1999 dans l'archipel de Port-Cros, à Marseille et à Carry-le-Rouet (Pérez *et al.*, 2000) ont enregistré, à une profondeur de 24 mètres, des températures moyennes de 23,3°C, 22°C et 23,1°C, avec un faible coefficient de variation (4-10% seulement). À Port-Cros, 72% des mesures faites toutes les 2 heures à 24 mètres de profondeur étaient égales ou supérieures à 23°C, du 21/8 au 28/9/1999, soit pendant plus de cinq semaines !

En mer Ligure, les relevés effectués par les plongeurs montrent que la température est demeurée entre 20 et 24°C sur toute la colonne d'eau, entre la surface et une quarantaine de mètres, durant le mois de septembre 1999 (Cerrano *et al.*, 2000). Plus intéressant encore du point de vue océanographique, une bouée météorologique mouillée à mi-distance entre Gênes et le nord de la Corse a enregistré une soudaine élévation de la température à 32 mètres de profondeur, de 17,5°C à 22°C, durant la dernière dizaine de jours de septembre 1999, ce qui démontre l'importance de la masse d'eau superficielle échauffée.

Cette valeur élevée de la température (élevée, mais non exceptionnelle), combinée avec une durée anormalement longue est l'explication à l'hécatombe qu'ont connu ces invertébrés sessiles. Les taux de mortalités des quatre principales espèces de gorgonaires affectées sont d'ailleurs d'autant plus élevés que la durée d'exposition à la masse d'eau chaude l'a été (Garrahou *et al.*, 2001 ; Pérez, 2001 ; Pérez *et al.*, 2002 ; Bonhomme *et al.*, 2003 ; Boury-Esnault *et al.*, 2003). La température intervient donc par la conjugaison de sa valeur et de la durée d'exposition des organismes. Ces deux caractéristiques doivent être prises en compte. Il est intéressant d'observer à ce sujet que le réchauffement des eaux de surface du Pacifique équatorial lors du phénomène El Niño de l'année 1998 avait eu des conséquences tout aussi

catastrophiques sur les peuplements de Scléactiniaires, entraînant l'expulsion des algues symbiotiques (phénomène de blanchissement, ou bleaching des Anglo-saxons) suivie, le plus souvent, de la mort des coraux. La cause : une exposition prolongée à une température proche de la limite létale des Scléactiniaires, 29,5 à 30,5°C pour ces derniers, contre 23 à 24°C pour les gorgones rouge et jaune de Méditerranée. Coïncidence ou pas, les deux derniers événements estivaux de Méditerranée sont survenus après des épisodes El Niño.

Nos connaissances sur les exigences écophysiologiques de ces organismes sessiles sont à peu près inexistantes, ce qui ne facilite pas l'interprétation des observations. Ainsi, on a relevé au cours de l'été 1999 dans la région de Banyuls-sur-Mer, proche de la frontière espagnole, des températures très proches de celles enregistrées dans la région de Marseille, et cela pendant une durée de plusieurs semaines. Or, aucune mortalité importante d'invertébrés sessiles n'a été constatée dans la région de Banyuls-sur-Mer. Pourquoi les mêmes conditions de température n'auraient-elles pas les mêmes conséquences, à l'est et à l'ouest du Rhône, pour les mêmes organismes ?

On peut suggérer une explication liée à l'histoire récente de la Méditerranée. Il y a à peine 20 000 ans, au cours de la dernière période glaciaire, les eaux de la Méditerranée devaient être de 7 à 8°C plus froides qu'aujourd'hui (Thiede, 1978). La plupart des invertébrés sessiles qui vivent actuellement en Méditerranée existaient déjà à cette époque (à l'exception, bien entendu, des espèces invasives, comme le Scléactinaire *Oculina patagonica* introduit en Méditerranée nord-occidentale il y a plus de trente ans par le commerce maritime). Ces invertébrés étaient donc adaptés à ces températures basses. À la fin de cette période, il y a 12 000 ans environ, ces espèces ont été soumises à un accroissement graduel de la température. Dans un premier temps, on peut penser qu'elles ont utilisé pour y faire face leurs tolérances thermiques naturelles. Rapidement, la température estivale à laquelle ces Invertébrés étaient exposés a atteint leur limite thermique supérieure et seuls les individus dont les limites thermiques avaient été modifiées vers le haut par l'évolution ont pu subsister et s'adapter aux nouvelles conditions thermiques.

Ceci n'explique cependant pas immédiatement les différences observées entre l'est et l'ouest du delta du Rhône. À titre d'hypothèse de travail, une explication peut être proposée dans le cas des espèces qui possèdent des larves planctoniques et dont les adultes vivent dans une gamme de profondeur de l'ordre d'une centaine de mètres, bien supérieure aux niveaux les plus bas atteints par la thermocline estivale. C'est le cas par exemple de la gorgone rouge et jaune, *Paramuricea clavata*. Schématiquement, on peut distinguer deux populations

locales (en admettant que les échanges de produits sexuels ou de larves entre les différents niveaux soient très limités et n'aboutissent pas à l'installation permanente d'adultes féconds, ce qui permet le maintien d'une hétérogénéité génétique suffisante) : l'une habite la couche supra-thermoclinale, et est donc exposée aux hausses de température estivale ; l'autre vit fixée dans la zone infra-thermoclinale et n'est jamais exposée aux températures estivales élevées (Laubier, 2002). Or, les larves planctoniques de Cnidaires (larve planula) ont des capacités de nage pratiquement nulles (elles ne disposent que d'un revêtement ciliaire qui leur permet de se tenir entre deux eaux, en se laissant entraîner passivement par les courants) ; on peut en déduire que la distance que peuvent parcourir ces larves est réduite, de l'ordre de quelques dizaines à quelques centaines de mètres. Cette caractéristique doit être rapprochée de la topographie sous-marine de la région marseillaise et de la région de Banyuls-sur-Mer.

Dans la région marseillaise, les fonds de 60 à 90 mètres, jusqu'à présent à l'abri de tout réchauffement estival et soumis à des températures variant fort peu, entre 13° et 15°C, sont en continuité directe avec les falaises sous-marines moins profondes, entre 50 mètres et la surface ; c'est en particulier le cas de l'archipel de Riou, au sud de la baie de Marseille. Il suffit donc pour une larve issue d'un adulte appartenant à la population "profonde" de parcourir quelques dizaines de mètres en vertical pour atteindre les fonds habités par la population de "surface" et s'y fixer. Cette ascension est favorisée par les petits *upwellings* côtiers générés par les vents de secteur nord-nord-ouest. Ce processus aboutit à introduire parmi les individus de la population de "surface" des animaux adultes particulièrement vulnérables à la température, dont un été tel que l'été 1999 viendra facilement à bout. Cette hypothèse a également le mérite d'expliquer la très forte variabilité du taux de mortalité constatée parmi les individus de la population de "surface" : elle pourrait tout simplement résulter d'une proportion variable selon les sites d'individus provenant de parents "profonds".

En revanche, dans le cas de la région de Banyuls-sur-Mer, le pied de la falaise littorale se situe généralement entre 40 et 50 mètres tout au plus. Vient ensuite un large plateau continental couvert de sédiments vaseux qui s'étend jusqu'à 150 mètres de profondeur. Cette bande sédimentaire dont la largeur peut atteindre une dizaine de kilomètres ne comporte pratiquement pas de substrats rocheux susceptibles de servir de zone de fixation pour des larves de Spongiaires ou de Cnidaires. Par conséquent, les planulas issues des populations de "surface", déjà adaptées aux fortes variations saisonnières supra-thermoclinales de la température (de 12° à 23°C au minimum), consti-

tuent l'essentiel du recrutement de cette zone ; les populations y seront donc beaucoup moins sensibles aux hausses estivales de température, même si ces hausses se poursuivent pendant une durée anormalement longue. Quant aux populations "profondes" de ces mêmes espèces dans la région de Banyuls-sur-Mer, elles se maintiennent en se reproduisant sur place et bénéficient encore de conditions thermiques supportables.

Il reste à tester cette hypothèse, ce qui pourrait se faire grâce aux progrès de la génétique moléculaire, sous réserve bien entendu que les adaptations à la température se traduisent dans le génome par des différences de structure pouvant être détectées. Une autre approche consisterait à déterminer expérimentalement les exigences thermiques de diverses populations de gorgones. Toutefois, de telles expériences demandent à être réalisées dans le milieu marin, à la profondeur à laquelle vivent les individus étudiés, si l'on veut éviter les biais habituellement introduits par une expérimentation en aquarium (qualité des particules nutritives apportées par l'eau, intensité et composition spectrale de l'éclairement, bruit et vibrations, etc.).

On sait enfin que l'embouchure du Rhône constitue, pour ces espèces de gorgones, une barrière infranchissable : il est donc également possible que les populations de *P. clavata* aient évolué de manière différente de part et d'autre de cette frontière.

De manière plus générale, les zones "profondes" à l'abri des incursions de la thermocline saisonnière, comme les zones d'*upwellings* permanents, constituent certainement pour des espèces d'affinité "froide" des zones refuge dans lesquelles elles trouvent les conditions écologiques qui leur sont favorables. Cette hypothèse a déjà été avancée, s'agissant des Scléactiniaires tropicaux hermatypiques ; la Méditerranée, avec sa thermocline estivale, constitue un cas d'école pour l'étude de ces phénomènes d'adaptation à la hausse de température induite par l'accroissement d'origine anthropique de l'effet de serre.

Certains biotopes confinés sont également le théâtre de substitution d'espèces. Un exemple particulièrement frappant vient d'être mis en évidence chez deux crustacés mysidacés inféodés aux grottes sous-marines obscures de Méditerranée, appartenant toutes deux au genre *Hemimysis* (Chevaldonné, Lejeusne, 2003a). Dans la région de Marseille, *Hemimysis spelunca*, décrite dès 1963 par M. Ledoyer, a longtemps été l'espèce dominante, voire unique, dans les grottes obscures jusqu'à la fin des années 1990. Une seconde espèce, *H. margalefi*, décrite seulement en 1986, y avait été également observée, en faibles effectifs. En 1998, un programme d'étude détaillée des populations de ces mysidacés a débuté, avec comme lieu d'étude principal une longue grotte de l'île de Jarre (archipel de

Riou). *H. spelunca* était connue pour y former de gigantesques essaims tout au long de l'année, sans interruption ; en revanche, *H. margalefi* n'y avait jamais été observée.

Or, entre janvier 1997 et mai 1998, l'essaim d'*H. spelunca* a disparu. Un échantillonnage du très faible peuplement résiduel révéla une dominance de *H. margalefi*, avec quelques rares *H. spelunca*. Quelques mois plus tard, cette dernière s'est faite de plus en plus rare, pour disparaître totalement en juin 1999. Elle n'a plus jamais été observée, malgré l'examen de milliers de spécimens récoltés depuis cette date.

L'étude des populations d'autres grottes de la région marseillaise entre 1999 et 2002 a montré que toutes, sauf une, sont désormais 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 de l'eau hivernale dense dans le fond de la grotte ; en été, l'eau du fond demeure à une température de 13° à 15°C, alors qu'elle peut atteindre 24°C à l'extérieur de la grotte. Dans cette grotte, subsiste une population de *H. spelunca*, qui pourrait bien être la dernière sur la côte méditerranéenne française, dans cette gamme de profondeur (10 à 30 mètres) soumise à la thermocline estivale.

À l'échelle de la Méditerranée, la répartition géographique de *H. spelunca* confirme qu'il s'agit d'une espèce d'affinité froide, alors que *H. margalefi* a été décrite des Baléares et retrouvée à Malte. Une expérimentation écophysiological a montré que la température létale pour 50% des individus de l'échantillon (LT50) différait de 3°C entre les deux espèces, *H. margalefi* tolérant une température de 32,6°C contre 29,6°C pour *H. spelunca*.

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. spelunca* serait intervenue au cours de cet événement ; puis, deux ans plus tard, l'anomalie de septembre 1999, plus intense et de plus longue durée, a achevé l'extinction des populations résiduelles d'*H. spelunca*, à l'exception bien entendu des habitants de la grotte des 3PP (Chevaldonné, Lejeune, 2003b).

Ainsi, dans la zone soumise à la thermocline estivale, l'accroissement d'origine anthropique de l'effet de serre est la cause de la disparition presque totale d'une espèce, la niche écologique rendue vacante étant occupée par une espèce d'affinité

méridionale, *H. margalefi*, s'opposant désormais par compétition interspécifique au retour de *H. spelunca* dans cette gamme de profondeur³.

CONCLUSION

Il est incontestable que le contenu thermique des eaux profondes méditerranéennes subit depuis une quarantaine d'années une évolution se traduisant par une hausse de température de l'ordre de 0,13°C, accompagnée d'une élévation de la salinité tout aussi significative, étant donné les volumes d'eau en jeu, de 0,04. L'homéothermie des eaux profondes méditerranéennes et la précision des mesures physiques justifient cette première conclusion. Toutefois, ceci n'implique pas nécessairement que ces changements aient pour seule origine l'accroissement de la teneur en gaz à effet de serre de l'atmosphère de notre planète, compte tenu notamment de la durée relativement faible des séries de données disponibles.

Dans les eaux côtières, la variabilité spatio-temporelle des paramètres hydrologiques n'a pas permis jusqu'à présent de disposer d'une série de mesures sur une durée suffisamment longue (quelques décennies) et d'une précision suffisante pour que l'on puisse affirmer sur la base de mesures physiques que les eaux côtières de Méditerranée se réchauffent.

Seuls, les indicateurs biologiques, qui intègrent sur le long terme les variations à courte et moyenne périodes, apportent actuellement des arguments probants à l'appui de cette hypothèse (Laubier et al., 2004).

Pour les espèces mobiles, l'apparition récente de nombreuses espèces de Crustacés, d'Echinodermes et de Poissons dans les eaux côtières de Méditerranée nord-occidentale démontre l'existence d'un réchauffement. Comme dans le cas précédent, ceci n'implique pas que ce réchauffement ait pour seule origine l'accroissement de la teneur en gaz à effet de serre. Par comparaison avec certains exemples étudiés dans l'Atlantique nord-est, où l'on dispose de longues séries de mesure de température, on peut estimer à une élévation de l'ordre de 0,5°C en moyenne annuelle l'importance du réchauffement des eaux depuis une cinquantaine d'années. Le cas des migrants lessepsiens est plus difficile à interpréter : le réchauffement de la Méditerranée a-t-il favorisé ou contribué à la progression de ces quelque 300 espèces végétales et animales depuis leur arrivée en Méditerranée, ou ne doit-on y voir que la conséquence de la dynamique de ces populations ?

Pour les espèces sessiles, végétales et animales, la température constitue un facteur critique. Les mortalités catastrophiques récemment enregistrées pour de nombreux invertébrés de substrat dur

3 : Il est probable que *H. spelunca*, comme d'autres espèces inféodées dans la gamme de profondeur accessible à la plongée en scaphandre autonome, subsiste à de plus grandes profondeurs, sans avoir à rechercher l'abri des cavités naturelles. Pour des raisons évidentes d'accès, cette question demeure aujourd'hui sans réponse.

confirment l'intérêt des analyses écologiques et éco-physiologiques dans une perspective évolutive. Les approches proposées ci-dessus sont directement inspirées des travaux des écologistes et des physiologistes végétaux terrestres, et le parallèle avec le blanchissement des Scléractiniaires tropicaux apparaît particulièrement frappant. Un autre exemple d'une substitution d'espèces dans un biotope confiné confirme le risque de disparition d'espèces dans la couche d'eau intéressée par la thermocline estivale.

S'il est donc essentiel de poursuivre et d'amplifier l'acquisition de données sur l'évolution du contenu thermique des eaux profondes méditerranéennes, il est tout aussi important d'un point de vue scientifique de développer des réseaux d'observation des peuplements littoraux et d'acquérir des informations fiables sur les gammes de tolérance des espèces végétales et animales au facteur thermique. Au plan des préoccupations sociétales, la zone littorale, tout particulièrement dans le cas de la Méditerranée, constitue un enjeu justifiant un effort de recherche coordonnée sur ces questions. C'est en effet dans la zone fréquentée par le tourisme subaquatique que se sont déroulés les événements catastrophiques de l'été 1999, confirmés, dans la partie la plus superficielle, par les observations faites à la suite de l'été 2003.

BIBLIOGRAPHIE

- Abboud-Abi Saab M., J.-C. Romano, N. Bensoussan, M. Fakhri, à paraître – Suivis temporels comparés de la structure thermique d'eaux côtières libanaises (Batroun) et françaises (Marseille) entre juin 1999 et octobre 2002. *C. r. Géosciences*, soumis.
- Astraldi M., C.N. Bianchi, G.P. Gasparini, C. Morri, 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.
- Béthoux J.P., B. Gentili, J. Raunet, D. Tailliez, 1990 – Warming trend in the Western Mediterranean deep water. *Nature (London)*, **347**: 660-662.
- Béthoux J.P., B. Gentili, 1999 – Functioning of the Mediterranean Sea: past and present changes related to freshwater input and climate changes. *J. mar. Syst.*, **19**: 33-47.
- Béthoux J.P., B. Gentili, P. Morin, E. Nicolas, C. Pierre, D. Ruiz-Pino, 1999 – The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for the climatic functioning of the North Atlantic. *Prog. Oceanogr.*, **44**: 131-146.
- Bianchi C.N., C. Morri, 1993 – Range extension of warm-water species in the northern Mediterranean: evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newsl.*, **5** (7): 156-159.
- Bonhomme D., J. Garrabou, T. Pérez, S. Sartoretto, J.G. Harmelin, 2003 – Impact and recovery from a mass mortality event of the gorgonian *Paramuricea clavata* populations on the French Mediterranean Coasts. *EGS-AGU-EUG joint assembly, Geophys. Res. Abstracts*, **5**: 10676.
- Boury-Esnault N., T. Pérez, J. Garrabou, D. Bonhomme, P. Chevaldonné, C. Lejeusne, C. Marschal, O. Torrents, J.G. Harmelin, J. Vacelet, H. Zibrowius, 2003 – Dynamique de la biodiversité marine : perturbations récentes des paysages sous-marins méditerranéens, signal d'un changement climatique ? In : *Biodiversité*. J. Weber (ed.), séminaire de l'Institut français de la Biodiversité, IFB, Paris, pp : 105-108.
- Cerrano C., G. Bavestrello, C.N. Bianchi, R. Cattanea-Vietti, S. Bava, C. Morganti, C. Morri, P. Picco, G. Sara, S. Schiaparelli, A. Siccardi, F. Sponga, 2000 – A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letts*, **3**: 284-293.
- Chevaldonné P., C. Lejeusne, 2003a – Regional warming induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letts*, **6**: 371-379.
- Chevaldonné P., C. Lejeusne, 2003b – Des crustacés cavernicoles victimes discrètes du changement climatique en Méditerranée ? *Lettre pigb-pmrc France*, **15** (juin 2003) : 56-59.
- Francour P., 1989 – L'oursin *Centrostephanus longispinus* en Méditerranée occidentale : résultats d'une enquête sur sa répartition et son écologie. *Vie Marine*, hors série n° **10** : 138-147.
- Francour P., C.F. Boudouresque, J.G. Harmelin, M.L. Harmelin-Vivien, J.P. Quignard, 1994 – Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.*, **28** (9): 523-526.
- Garrabou J., T. Pérez, S. Sartoretto, J.G. Harmelin, 2001 – Mass mortality event in red coral (*Corallium rubrum*, Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) population in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Mar. Ecol. – Prog. Ser.*, **217** : 263-272.
- Garrabou J., T. Pérez, P. Chevaldonné, N. Bensoussan, O. Torrents, C. Lejeusne, J.C. Romano, J. Vacelet, N. Boury-Esnault, M. Harmelin-Vivien, M. Verlaque, C.F. Boudouresque, H. Zibrowius, J.G. Harmelin, 2003 – Is Global change a real threat for conservation of the NW Mediterranean marine biodiversity? *EGS-AGU-EUG joint assembly, Geophys. Res. Abstracts*, **5**: 10522.
- Gascard J.C., 1973 – Vertical motions in a region of deep water formation. *Deep-Sea Res.*, **20**: 1011-1027.
- Harmelin J.G., J. Marinopoulos, 1994 – Population structure and partial mortality of the gorgonian *Paramuricea clavata* (Risso) in the north-western Mediterranean (France, Port-Cros Island). *Mar. Life*, **4** (1): 5-13.
- 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 Ecol. Evol.*, **15**: 56-61.
- Johnson R.G., 1997 – Ice Age initiation by an ocean-atmospheric circulation change in the Labrador Sea. *Earth planet. Sci. Letts*, **148**: 367-379.
- Lacombe H., 1990 – A model of the world ocean, water, salt, heat and wind in the Mediterranean. *Oceanus*, **33**: 26-36.

- Lascaratos A., W. Roether, K. Nittis, B. Klein, 1999 - Recent changes in deep water formation and spreading in the eastern Mediterranean Sea: a review. *Prog. Oceanogr.*, **44**: 5-36.
- Laubier L., 2001 - Climatic changes and trends and marine invertebrates: a need for relevant observing networks and experimental ecophysiology. *Atti Assoc. Ital. Oceanol. Limnol.*, **14**: 15-24.
- Laubier L., 2002 - L'énigmatique disparition des gorgones. *La Recherche, Spécial Mer*, **355**: 78-79.
- Laubier L., T. Pérez, C. Lejeune, J. Garrabou, P. Chevaldonné, J. Vacelet, N. Boury-Esnault, J.G. Harmelin, 2004 - Changement global et vulnérabilité des écosystèmes marins côtiers. Le cas de la Méditerranée nord-occidentale. In : *2èmes Journées de l'Institut Français de la Biodiversité*, Marseille, 26-28 mai 2004, sous presse.
- Martin Y., J.L. Bonnefont, L. Chancerelle, 2002 - Gorgonians mass mortality during the 1999 late summer in French Mediterranean coastal waters: the bacterial hypothesis. *Wat. Res.*, **36**: 779-783.
- MEDOC Group, 1970 - Observation of formation of deep water in the Mediterranean Sea. *Nature (London)*, **227**: 1037-1040.
- Pascual J., J. Salat, M. Palau, 1995 - Évolution de la température de la mer entre 1973 et 1994, près de la côte catalane. In : *La Méditerranée, variabilités climatiques, environnement et biodiversité*. Actes du colloque scientifique Okeanos 95, Montpellier, pp : 23-28.
- Pérez T., 2001 - *Qualité de l'Environnement marin littoral : Étude des spongiaires pour la bioévaluation des peuplements de substrats durs*. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, 229 pp.
- Pérez T., J. Garrabou, S. Sartoretto, J.G. Harmelin, P. Francour, J. Vacelet, 2000 - Mortalités massives d'Invertébrés marins : un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **323**: 853-865.
- Pérez T., J. Garrabou, D. Bonhomme, N. Bensoussan, N. Boury-Esnault, P. Chevaldonné, J.G. Harmelin, J.C. Romano, J. Vacelet, H. Zibrowius, 2002 - Dynamique de la biodiversité marine : Perturbations récentes des paysages sous-marins méditerranéens, signal d'un changement climatique ? In : *Actes des Journées de l'Institut français de la Biodiversité*, Tours, décembre 2002 (Résumé) pp : 80.
- Quéro J.C., M.H. Du Buit, J.J. Vayne, 1998 - Les observations de poissons tropicaux et le réchauffement des eaux dans l'Atlantique européen. *Oceanologica Acta*, **21** : 345-351.
- Romano J.C., 2003 - Le réchauffement des eaux côtières en Méditerranée nord-occidentale : une certitude sur les 30 dernières années. *Lettre pigb-pmrc France*, **15** (juin 2003) : 53.
- Romano J.C., N. Bensoussan, W.A.N. Younes, D. Arlhac, 2000 - Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés ? *C. r. Acad. Sci., Paris*, **323** : 415-427.
- Salat J., J. Pascual, 2002 - The oceanographic and meteorological station at L'Estartit (NW Mediterranean). In: *Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea*. CIESM Workshop Series n°16, pp: 29-32.
- Stephens J.S., J.H. Hose, M.S. Love, 1988 - Fish assemblages as indicators of environmental changes in nearshore environments. In : *Marine Organisms as Indicators*. D.F. Soule, G.S. Keppel (eds), Springer, New York, pp: 91-103.
- Thiede J., 1978 - A glacial Mediterranean. *Nature*, **276** (5689): 680-683.
- Weinberg S., 1975 - Écologie des octocoralliaires communs de substrat dur dans la région de Banyuls-sur-Mer. Essai d'une méthode. *Bijdr. Dierk.*, **45** (1) : 50-70.

Reçu en juin 2004 ; accepté en août 2004.
Received June 2004; accepted August 2004.