



Prospective

mer

UNE PROSPECTIVE DE L'INSTITUT ECOLOGIE ET ENVIRONNEMENT N°4 - MAI 2013



www.cnrs.fr



SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	P 3
<hr/>	
INTRODUCTION	P 5
<hr/>	
I - SYNTHÈSE PROSPECTIVE	P 9
<hr/>	
PREMIÈRE PARTIE : REVUE GÉNÉRALE	P 21
II - ÉTAT DES LIEUX	P 23
III - POSITIONNEMENT, FORCES, FAIBLESSES...	P 31
IV - INFRASTRUCTURES ET OUTILS	P 37
<hr/>	
DEUXIÈME PARTIE : PILIERS THÉMATIQUES	P 51
V - LES BIODIVERSITÉS ET LEURS DYNAMIQUES	P 53
VI - DIVERSITÉ ET DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES MARINS	P 85
VII - SOCIO-ÉCOSYSTÈMES EN DOMAINE MARIN	P 117
VIII - CONTEXTES REMARQUABLES	P 145
<hr/>	
LISTE DES PARTICIPANTS	P 175
<hr/>	





Prospective

mer

Coordination :
Bruno DAVID et Marc TROUSSELLIER



AVANT-PROPOS

Ce cahier de prospective mer a pour objectif de faire connaître les recherches réalisées sur l'environnement marin par les laboratoires de l'Institut écologie et environnement du CNRS. Ce document balaye l'ensemble des champs couverts par l'INEE dans le domaine des sciences de la mer. Il s'agit non seulement de dresser un état des lieux et une cartographie des forces et unités de recherches qui se consacrent de près ou de loin à cet environnement spécifique, mais également de dessiner les grandes questions que la recherche devra résoudre au cours des prochaines décennies.

En France, cette réflexion sur les sciences de la mer a débuté dans le cadre du Grenelle de la mer avec le comité opérationnel recherche et innovation qui a vu l'une de ses missions aboutir récemment avec la publication du Programme mer. Ce programme a été rédigé par le groupe mer de l'Alliance nationale de recherche pour l'environnement, AllEnvi. Cette réflexion a conduit trois instituts, l'INEE, l'INSU et l'INSB à proposer une contribution CNRS sur les sciences de la mer aux assises nationales de la recherche et de l'enseignement supérieur. Et la synthèse « mer » de l'INEE doit être comprise comme un focus détaillé autour des trois piliers de l'institut : la biodiversité, l'écologie et les interactions homme-milieu.

De par sa culture interdisciplinaire, la communauté INEE est particulièrement bien armée pour aborder des questions à la croisée des disciplines comme la transition terre-mer, les rétroactions du vivant vers l'océan ou la connectivité. La conjonction entre ce potentiel interdisciplinaire unique et l'émergence de nouveaux outils est une chance à saisir. L'arrivée et la généralisation, due aux baisses des coûts, des nouvelles technologies de séquençage, de générations de capteurs miniaturisés plus performants, d'engins autonomes d'exploration des fonds, y compris des plus éloignés, placent la recherche marine à l'aube d'une ère nouvelle. Il devient non seulement possible d'approfondir des champs particuliers, mais aussi de les interfacer dans des démarches intégratives, afin de dessiner une compréhension globale des interactions à l'œuvre dans cette partie de la biosphère .

Ce cahier est le résultat d'un travail largement collectif qui, au fil des chapitres et des étapes, a mobilisé des cercles de plus en plus larges de compétences. Le chapitre de prospective *sensu stricto* a été préparé en concertation avec le Conseil Scientifique de l'Institut (CSI) et débattu lors des journées d'Avignon. Enfin, tous les laboratoires INEE ont été mobilisés et ont répondu à l'enquête « Mer » qui a servi de base à l'état des lieux. L'envergure même de cette mobilisation fait de la publication du présent document une référence identifiant la communauté écologie et environnement comme un partenaire essentiel des sciences de la mer en France.

Françoise GAILL

Directrice de l'institut écologie et environnement du CNRS

Bruno DAVID

Chargé de mission de l'institut écologie et environnement du CNRS





INTRODUCTION

Pourquoi un exercice de réflexion et de prospective dédié à la mer à l'institut INEE ?

A priori, les sciences de la mer ne relèvent pas de champs disciplinaires qui seraient totalement originaux et exclusifs. Les concepts fondamentaux et cadres théoriques qui fondent les recherches en écologie, systématique, évolution et sciences de l'environnement sont les mêmes pour le domaine marin et le domaine continental. De surcroît, le cadre général (changement global, anthropisation) est assez similaire, les seules différences portant sur les objets concernés plus que sur leur nature profonde de gènes, d'espèces, d'écosystèmes ou d'anthrosystèmes. Pourquoi, alors, centrer une prospective sur le marin ? Un premier niveau de réponse, qu'il ne faut pas négliger, est que cette question se pose tout aussi bien pour les agrosystèmes, les forêts, les montagnes, les zones tropicales... qui bénéficient pourtant souvent de réflexions individualisées. La mer n'a pas à faire exception et doit aussi revendiquer sa spécificité.

- Certaines caractéristiques du milieu marin (relative isotropie tridimensionnelle, densité du milieu, pression osmotique, relativement faible contenu en oxygène, effet tampon des masses d'eau, volumes offerts à la vie...) imposent des modalités de fonctionnement ou de réactivité des écosystèmes marins bien différentes de celles rencontrées en domaine terrestre (par exemple la mobilité des espèces sous contrainte climatique est presque 10 fois plus rapide en mer qu'à terre). Ces caractéristiques peuvent conduire à des questionnements scientifiques adaptés, voire originaux, qui se retrouvent dans cette prospective.
- Des enjeux de société sont spécifiques ; l'usage des ressources marines, comme leur accès, est radicalement différent de celui des ressources continentales : capture d'espèces sauvages, consommation de prédateurs supérieurs, difficulté d'accès, caractère international de l'essentiel de l'océan mondial et, en France, statut de domaine public maritime pour la zone côtière.
- Il existe des approches particulières au domaine marin ; exploration comme expérimentation requièrent des moyens spécifiques (bateaux, sous-marins, capteurs, robots instrumentés étanches, plongée, aquariums...) qui contribuent à structurer la communauté scientifique concernée.
- La communauté scientifique « marine » est une réalité ; des laboratoires sont exclusivement marins, de nombreux journaux dédiés concentrent une large part des recherches menées, des colloques et conférences internationales marines sont organisés pour réunir cette communauté.
- Bien que le milieu marin soit complexe et riche, et qu'au delà de problématiques spécifiques il fournisse des cas d'étude exemplaires, il persiste parfois une mauvaise visibilité des sciences de la mer pour partie imputable à leur histoire. Il y a nécessité de mieux les faire appréhender et, dans cette démarche, de développer une originalité INEE.



D'une manière générale, les sciences de la mer sont arrivées à un tournant de leur histoire. En effet, les développements technologiques de ces dernières années rendent désormais possible une approche globale du système océan, intégrant à la fois les dernières performances des modèles de la physique et de la chimie de l'océan avec les multiples données biologiques fournies par les nouvelles technologies de séquençage (NTS) ou avec l'élaboration des scénarios d'évolution de la biodiversité. La frontière franchie par les NTS offre notamment de nouveaux champs d'investigation tant pour l'évolution biologique, la biogéographie, le fonctionnement des écosystèmes que pour les interfaces entre ces sciences et l'océanographie physique et chimique. Une approche holistique du système océan est désormais à notre portée car **les conditions d'une fécondation croisée de l'océanographie et de la biologie marine sont réunies**. Le succès de ce rapprochement se mesurera à l'aune des concepts nouveaux qui en découleront. On peut faire le pari de ce succès si les communautés s'y engagent vraiment et surtout si les soutiens d'une interdisciplinarité effective sont au rendez-vous.

Sous un autre angle, les pressions anthropiques croissantes exercées sur le système océan, tant par l'occupation intensive plus ou moins régulée des littoraux que par l'exploitation des ressources, y compris dans des secteurs auparavant préservés comme les

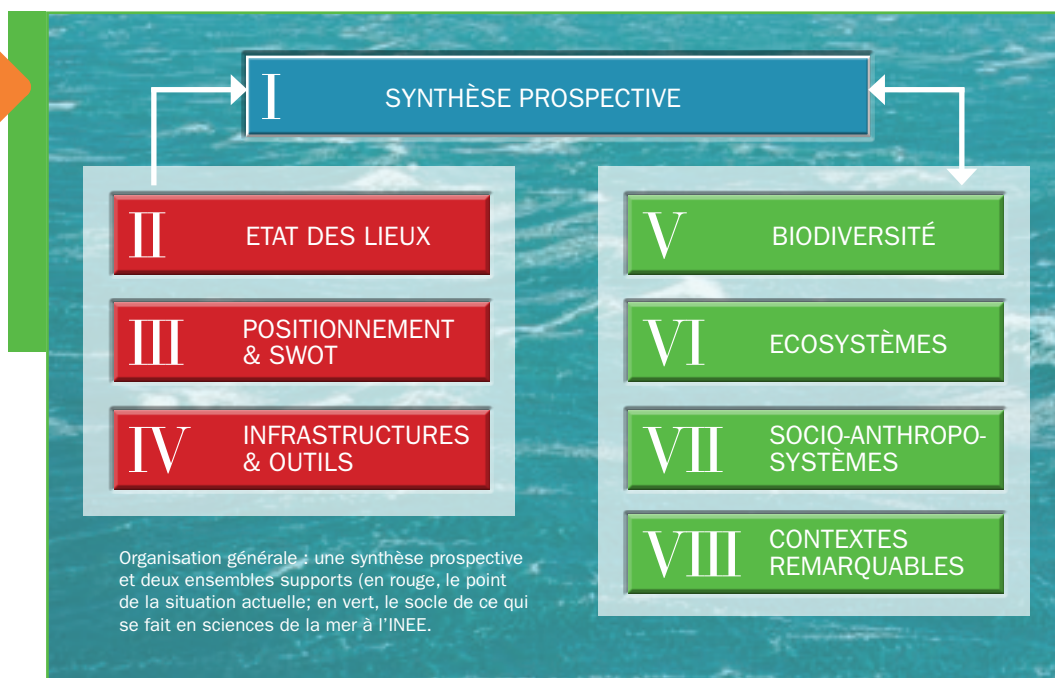
zones profondes ou polaires posent la question des recherches scientifiques nécessaires à un usage raisonné de l'océan mondial. Ceci concerne aussi bien la pêche, l'aquaculture, l'extraction des ressources minérales ou pétrolières, les installations en mer comme les plateformes ou les parcs éoliens offshore, etc, autant d'éléments qui se retrouvent dans la notion de *croissance bleue*.

Aussi bien par sa production que par les surfaces couvertes, l'océan représente des réserves pour l'avenir de l'humanité et il faut dès à présent être prêts scientifiquement à exploiter ce potentiel de la manière la plus intelligente possible.

De manière plus spécifique, certains paradigmes fondateurs tels celui d'un milieu ouvert à connectivité sans limite ont été remis en cause, ouvrant de nouvelles voies de recherches sur le fonctionnement des écosystèmes marins, notamment côtiers. En relation avec la question de la connectivité, on considèrerait que les bouquets d'espèces («flocks»: groupes monophylétiques d'espèces à fort endémisme, dominant l'habitat, écologiquement et morphologiquement diverses) étaient rares en domaine marin. Cette affirmation est en train d'être battue en brèche, notamment grâce aux recherches de génétique qui amènent la découverte de nombreux cas d'espèces cryptiques qui modifient notre vision de la biodiversité marine, de son évolution, de sa biogéographie, de ses relations aux environnements, etc.



Clef de lecture

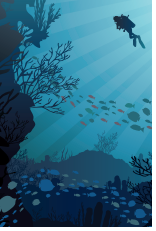


Ce document « sciences de la mer à l'INEE » est construit autour de plusieurs éléments dont les plus importants sont : l'enquête « Mer », l'analyse de la production bibliographique des unités INEE, l'atelier « Mer » du colloque d'Avignon, la réflexion de diverses équipes, ainsi que l'examen de nombreux textes ou documents. Il affiche plusieurs ambitions.

- La première est de faire émerger des points de prospective à développer prioritairement dans les années qui viennent. Ces points, discutés à Avignon, cherchent à **structurer, organiser, animer**, voire susciter **des approches transversales** qui transgressent les limites des disciplines traditionnelles et qui dépassent le cadre des objets habituels. Ils font l'objet du premier chapitre ci-dessous.
- La deuxième est de fournir une description factuelle de la place d'INEE en sciences de la mer: forces en présence, moyens et infrastructures disponibles, positionnement dans le paysage national et international, faiblesses, opportunités... (chapitres II à IV).
- La troisième, qui est la plus importante, est de restituer l'état de l'art des sciences de la mer à INEE, véritable cartographie de la science pratiquée (chapitres V à VIII), afin

d'en dégager des clés de lecture pour une vision à long terme. **Quelles sciences de la mer à l'institut INEE ?**

Les chapitres V, VI et VII constituent le socle des sciences de la mer à l'INEE. Ils précisent le cadre scientifique des recherches conduites à l'institut et ils correspondent à trois piliers thématiques couvrant trois champs d'intégration d'ampleur croissante. Le premier est centré sur la biodiversité marine, le second élargit la question à toutes les composantes écosystémiques, le troisième intègre en plus les dimensions anthropiques, suscitant ainsi des ouvertures vers d'autres champs disciplinaires. Ces chapitres répondent à un principe de complémentarité : l'intégration entre le vivant et son environnement, puis avec les interactions humaines. L'objectif est de délimiter le contour des sciences de la mer à l'INEE et de l'affirmer dans le paysage national. Pour autant, ils permettent aussi de compléter la synthèse prospective (chapitre I), nécessairement plus ciblée, en mettant en exergue de nombreuses interrogations, souvent plus larges. Ils sont complétés par un quatrième chapitre (VIII), à vocation plus transversale, qui présente quelques contextes remarquables méritant une attention particulière.





SYNTHÈSE PROSPECTIVE

Coordinateurs : Bruno David et Marc Troussellier

Contributeurs : Jean-Pierre Féral - Guillaume Lecointre - David Mouillot - Nathalie Niquil - Eric Thiebaut - Frédérique Viard - Les participants de l'atelier « mer » d'Avignon 2012

La richesse des compétences présentes dans les unités de l'INEE travaillant sur le domaine marin a conduit à identifier une grande diversité de problématiques et de pistes de recherche ayant trait aux écosystèmes marins, à leur connaissance et à leur devenir. Le présent chapitre a pour objectif de dégager quelques axes prospectifs synthétiques pour une vision à moyen terme (de l'ordre de 5 ans), qui pourra être prolongée si besoin est. D'autres aspects prospectifs importants les complètent; ils sont présentés de manière plus détaillée au fil des piliers thématiques des sciences de la mer à l'INEE (chapitres V à VIII ci-dessous); ces derniers s'inscrivent a priori sur un temps plus long (10 ans), mais ils ont vocation à être revisités régulièrement (tous les deux ou trois ans) pour toujours s'ajuster aux avancées nouvelles.

Ce chapitre condense des informations issues de plusieurs sources : les travaux menés par le groupe de réflexion « Mer » au cours de l'année 2012, les discussions qui ont eu lieu au sein de l'atelier « Mer » lors du colloque de prospective INEE en Avignon et les contributions du CSI de l'INEE. Les priorités exposées ici sont des indications résumées, elles ne prétendent pas être exhaustives et sont volontairement hétérogènes. Ainsi, soit ces axes mettent en avant des transversalités entre communautés et approches, soit ils sont centrés sur un objet d'intérêt. Les trois premiers sont ceux mis en exergue lors des discussions d'Avignon¹; les autres s'appuient sur les autres sources.

Trois axes prioritaires :

- Axe 1 - L'intégration terre-mer
- Axe 2 - Rétroactions du vivant vers l'océan
- Axe 3 - La connectivité

Les deux premiers de ces axes de recherche sont typiquement marins ; les questions relatives à la connectivité prennent une résonance particulière dans le milieu marin et ont également fait l'objet d'une discussion approfondie.

Autres axes

D'autres sujets d'intérêt sont aussi évoqués, qu'ils soient spécifiquement marins ou que, plus thématiques, ils intéressent également des environnements continentaux. La liste, nécessairement limitée dans le cadre de ce chapitre dont l'objectif est de mettre en avant un nombre réduit de priorités, est complétée dans les autres chapitres qui prennent en compte toute la diversité des thématiques abordées à l'institut.

1 - Se reporter au Cahier de prospective des rencontres d'Avignon (atelier La Mer) pour plus de détails.

I.1

L'intégration Terre-Mer

La compréhension d'un grand nombre de crises environnementales, la prédiction du devenir des systèmes marins côtiers, la préservation de la biodiversité et des services rendus passent par une meilleure compréhension du fonctionnement du continuum terre-mer² et de ses interfaces. Les très grands enjeux de différentes natures qui sont associés à ces écosystèmes d'interface sont reconnus, mais les connaissances en sont encore fragmentaires et ne sont pas toujours en mesure de fournir des aides satisfaisantes pour assurer leur durabilité en regard des pressions anthropiques subies et à venir (voir aussi les chapitres VII et VIII).

En termes d'organisation de la science, il s'agit d'encourager l'interdisciplinarité et d'accroître les interfaces avec les différents acteurs et usagers (société *sensu lato* qui est en attente de plus en plus pressante de réponses scientifiques). Au sein de l'INEE, ce sont l'ensemble des piliers de compétences (écologie, évolution, interactions hommes-milieux) qui peuvent contribuer à cette organisation.

La transition terre-mer est aussi un champ scientifique où l'un des objectifs de l'INEE « rapprocher les connaissances de l'action » prend une résonance particulière car la question de l'exploitation des ressources et le poids grandissant de l'aquaculture côtière dans la production de protéines, mais aussi celle de la production d'énergie impliquent le développement de recherches en amont et en aval des procédés utilisés.

Plus spécifiquement, une attention particulière pourra être apportée aux items qui suivent.

- Les spécificités biologiques et les capacités adaptatives des organismes, des populations et des communautés qui vivent aux interfaces : quels en sont les mécanismes et les limites ?
- Les réponses des composantes des systèmes écologiques à la multiplicité et l'ampleur des pressions d'origine locale et globale : comment l'écologie expérimentale peut-elle contribuer à déconvoluer *versus*

reconstituer ces pressions multiples pour en comprendre les effets ?

- Les conséquences de l'artificialisation (ports, aménagements littoraux, éoliennes offshore...) et des mesures de conservation ou de protection : comment évaluer les effets positifs comme négatifs de ces deux processus pour les articuler au mieux ?
- Les rôles de l'hétérogénéité, de la variabilité, de la complexité des environnements littoraux dans les capacités de résistance et de résilience des systèmes biologiques et socio-écologiques et de leurs composantes : quels sont les processus à l'œuvre et les modèles conceptuels/numériques sous-jacents ?
- L'identification et l'étude des propriétés des systèmes fragiles (e.g. îles) et des systèmes plus résilients (e.g. lagunes) : quels indicateurs pertinents proposer ?
- Qualifier et surtout quantifier les interactions et rétroactions entre les systèmes continentaux, côtiers et hauturiers : quelles sont les échelles pertinentes et les modèles associés à développer en priorité ?

2 - Le domaine spatial considéré s'étend de la partie inférieure des bassins versants (grand fleuves) et les rivières côtières jusqu'à la zone d'influence directe des milieux terrestres en mer (e.g. ruissellements, aérosols), parfois matérialisée par le rebord du plateau continental.

L.2

Rétroactions du vivant vers l'océan

Les interactions et rétroactions biosphère – géosphère ont été reconnues dans leurs grands principes depuis fort longtemps. Néanmoins, le développement de moyens techniques plus performants (notamment capteurs) permet, depuis quelques années, de replacer le biologique au centre de la question des interactions entre le vivant et l'océan dans ses dimensions physico-chimiques, en reconnaissant qu'il impacte de façon très significative de nombreux processus et globalement conditionne les capacités tampon de l'océan tant vis-à-vis des pressions locales (e.g. eutrophisation) que globales (e.g. fixation du CO_2).

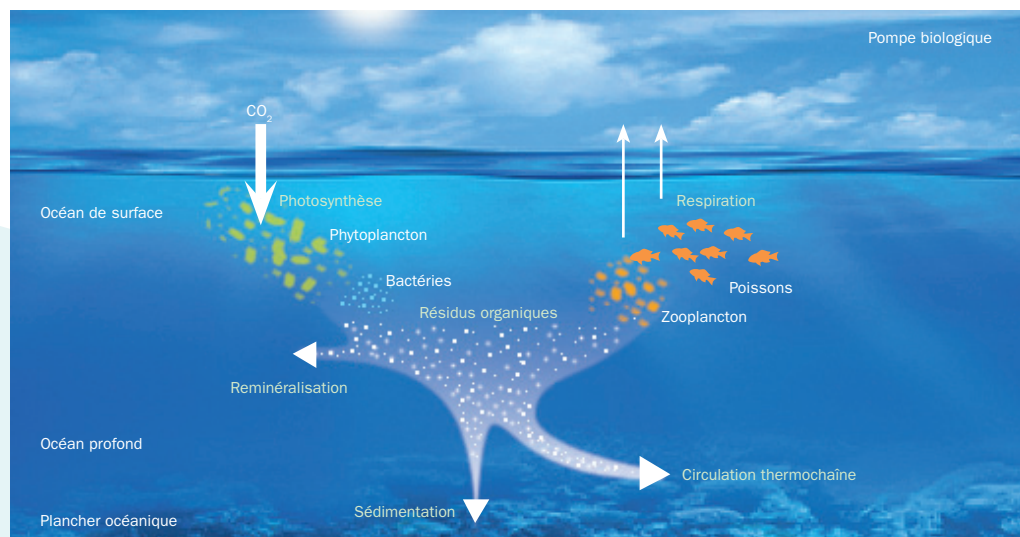
La pluridisciplinarité est aussi à la base des avancées attendues dans la compréhension de ces interactions. Les biologistes *sensu lato* doivent s'associer plus particulièrement aux géologues et géochimistes dès lors que l'on considère le rôle des interfaces benthiques et pélagiques, aux atmosphériciens et hydrodynamiciens pour comprendre les mécanismes d'échanges entre atmosphère et océan, ou aux biogéochimistes pour comprendre le fonctionnement des cycles de la matière.

Parmi les questions scientifiques plus générales associées à la question des rétroactions, celle de la maîtrise des transferts d'échelle est centrale : comment passer du satellite et du global/régional à des échelles locales et comment passer de l'expérimental à échelle très réduite (e.g. microfluidique, approches « single cell biology ») au terrain et aux assemblages complexes que forment les communautés et les écosystèmes ou métaécosystèmes ? Il

s'agit aussi de pouvoir articuler dynamique du vivant et dynamique de l'environnement dans des modèles intégratifs.

Des questions plus spécifiques doivent faire l'objet d'investigations soutenues :

- Quels effets induits de l'évolution de la composition et de la structure des communautés (e.g. sur les cycles biogéochimiques) ? On pourra par exemple considérer ici les macro-organismes calcifiants et le cycle du carbone. Parmi les questions centrales: quelles sont les rétroactions majeures sur la pompe biologique à carbone induites par des modifications de la biodiversité planctonique, elles mêmes provoquées par le réchauffement, l'acidification, la stratification ou l'oligotrophisation de l'océan ? Comment élargir cette approche de la question à d'autres organismes qui peuplent également de vastes étendues, notamment le benthos côtier, en particulier les organismes contribuant à édifier des habitats (e.g. herbiers, coralligène, mangroves...) ?
- Quelle est l'importance de la chimiosynthèse dans les cycles du carbone, de l'azote et d'autre processus de régulations majeurs des écosystèmes, comme lors de phénomène d'anoxie et d'eutrophisation. Quels sont les traits de l'évolution et du fonctionnement des communautés qui dépendent de ce mode de fixation du carbone ? Quel rôle jouent les écosystèmes profonds chimiosynthétiques sur la biogéochimie de l'océan et les écosystèmes pélagiques ?



L.3

La connectivité

La connectivité cristallise des questionnements scientifiques à la confluence entre sciences fondamentales (e.g. paradoxe de l'adaptation dans des environnements diffusifs ou encore des réponses biologiques anisotropes dans un milieu isotrope) et sciences appliquées (e.g. schéma de mises en réserves et de protection des écosystèmes). Les questions de connectivité touchent également des aspects sociaux (e.g. partage de pratiques) comme économiques (e.g. transport maritime). De ce fait, le terme de connectivité utilisé dans différents contextes disciplinaires avec des sens divers mérite d'être clarifié pour éviter des incompréhensions entre les acteurs des différents domaines scientifiques qui utilisent ce terme. Pour dépasser les limites méthodologiques et conceptuelles propres à chacune des disciplines scientifiques, il sera nécessaire de soutenir des réseaux d'acteurs, par exemple par des programmes scientifiques dédiés (e.g. PEPS, ANR).

De façon globale, les flux de gènes, d'individus et d'espèces qui définissent les échanges entre habitats et milieux se réalisent à différentes échelles spatiales et temporelles et ils ne peuvent être pleinement compris et pris en compte que par un couplage des modèles physiques et biologiques, mais aussi par d'autres approches transdisciplinaires, par exemple des méthodes qui utilisent la signature biogéochimique des organismes pour identifier leur lieu d'origine. Les efforts initiés dans ce domaine associant les compétences des équipes de l'INEE et des autres instituts/organismes devront être poursuivis. La plupart des recherches en macroécologie et notamment celles visant à anticiper les modifications de répartition des espèces sont dépendantes des progrès réalisés dans la compréhension et la prise en compte des mécanismes de connectivité y compris sur le temps court.

Concernant les processus biologiques, plusieurs questions se posent que ce soit en termes disciplinaires ou interdisciplinaires ou encore au titre d'organismes ou d'écosystèmes peu étudiés sous l'angle de la connectivité.

- Le concept de connectivité en milieu marin prend des éclairages spécifiques selon les

champs disciplinaires qui s'y intéressent (écologie, évolution, sciences sociales). Peut-on et comment réaliser une intégration disciplinaire autour de la connectivité ? Quels seraient les chantiers « idéaux » pour réaliser ces couplages ?

- Quelle utilisation des concepts de la biologie évolutive, et notamment de la génétique et de la génomique, privilégier pour cerner les questions de connectivité dans tous les compartiments de la biodiversité marine du nano au méga- et du pélagos au benthos ? Auparavant cette question de connectivité concernait surtout des espèces mobiles d'assez grande taille (notamment approchées par des techniques de Capture-Marquage-Recapture). La banalisation des outils génétiques et génomiques permet désormais une ouverture à toutes les espèces marines, y compris celles composant les communautés de microorganismes, et à toutes les questions liées à la connectivité.

- Comment intégrer les connaissances obtenues dans le domaine de l'écophysiologie (e.g. variation des traits d'histoire de vie en fonction des conditions du milieu) dans les modèles de dispersion, en particulier ceux intégrant les paramètres physiques (hydrologiques) ?

- Comment mieux articuler les études fondamentales de la connectivité, appuyées sur des approches de biologie moléculaire et de génétique des populations, avec les problématiques de conservation (liens avec les aires marines protégées - AMP -, la trame bleue, les invasions biologiques, etc.), par exemple pour aller vers une génétique de la conservation en milieu marin ?

- Dans certains écosystèmes, comme ceux des grandes profondeurs, les questions de connectivité se posent avec une acuité particulière avec d'une part un environnement globalement stable et vaste, mais à très faible densité de peuplement et d'autre part avec des situations à forte instabilité temporelle et spatiale pour les communautés associées aux suintements hydrothermaux, aux carcasses de grands cétacés, aux bois coulés... Dans d'autres

écosystèmes marins aux interfaces avec le continent, ce sont notamment les questions de l'impact plus ou moins simultané des aménagements et de l'artificialisation

des littoraux, de l'exploitation des ressources ou de l'accroissement du trafic maritime sur les flux d'espèces qui doivent être analysés.

I.4

Autres items d'intérêts

Les interactions

Elles sont à la base de la quasi totalité des équilibres et sont de tous ordres: biologique-biologique, sociologique-sociologique, environnementale-environnementale, comme mixtes. Abordées au niveau strictement biologique les interactions ouvrent sur les questions de productivité, de réseaux trophiques, de symbioses, de relations hôtes pathogènes, etc., autant de sujets dont la connaissance en domaine marin est encore trop fragmentaire, notamment à l'échelle des micro-organismes dont on commence seulement à percevoir la richesse et donc la complexité (notamment grâce aux premiers résultats de l'expédition TARA). En général ces questions ouvrent naturellement sur les interactions organismes-environnement, les adaptations ou asso-

ciations d'organismes reflétant généralement une réponse optimisée aux facteurs de stress ou ressources disponibles. Mais les interactions doivent aussi être déclinées dans d'autres domaines (e.g. conflits d'usages pour l'accès aux ressources) et surtout entre domaines: interactions entre milieu et biodiversité, entre usages anthropiques et biodiversité, etc. C'est avec ce type d'approche, intégrant écologie, biologie de l'évolution, sciences humaines et sociales, qualifiée d'écologie globale, que l'INEE apporte toute son originalité. L'identification de nouveaux Sites d'Etude en Ecologie Globale (SEEG), outil interdisciplinaire de l'institut, pourra être envisagée pour répondre à des questionnements propres à des systèmes marins ou littoraux.

Changement global et adaptations du monde marin

Le siècle dernier a vu s'accélérer des changements environnementaux sans précédents, notamment en relation avec l'accroissement de la démographie et des activités humaines (artificialisation des milieux, introductions d'espèces, pêche, changement climatique, etc.). Ils modifient en profondeur l'ensemble du système mer dans ses composantes biotiques et abiotiques comme sociologiques ou économiques. Ceci pose la question de l'adaptation à différents niveaux d'intégration : organismes, espèces, systèmes écologiques et systèmes anthropiques à des échelles de temps pertinentes. Des progrès

importants sont ainsi attendus dans le domaine de la dynamique des génomes, des études des mécanismes de l'adaptation et de la physiologie des organismes qui sont des champs de connaissance fondamentaux à approfondir pour élaborer des scénarios pertinents. Quelles réponses et à quel rythme ? Comment apprécier et analyser la complexité de pressions anthropiques croisées, s'additionnant ou se contrariant ? Comment déconvoluer des signaux d'origines diverses ? Comment se structurent des circuits d'inter-relations entre systèmes naturels et anthropiques ? Quelle est leur dynamique ?

La dynamique évolutive et la structure des génomes

Les 10 dernières années ont témoigné d'une accélération sans précédent de connaissances sur la structure et la diversité des génomes marins dans le cadre de programmes Nationaux et Européens (e.g. Marine Genomics Europe, Oceanomics) qu'il convient de pérenniser et pour laquelle une démocratisation des outils est encore nécessaire. Ces premiers résultats offrent des outils pour mieux décrire la diversité (e.g. meta-barcoding) et pour abor-

der de nouvelles questions de recherche ou aborder différemment des questions encore mal élucidées dans le domaine marin. Il s'agit par exemple de la définition d'écotypes, de l'analyse des mécanismes d'isolement reproducteur ou encore de la relation phénotype-génotype. Ces recherches ouvrent également la voie vers une meilleure intégration des mécanismes épigénétiques dans les recherches éco-évolutives.

Modéliser pour scénariser et prévoir ?

Ce triptyque est désormais au centre de nombreuses approches que ce soit pour des systèmes à dominante naturelle et des questions fondamentales d'écologie, de phylogéographie ou d'écorégionalisation, comme pour des systèmes à dominante anthropique et des questions d'impacts, de gestion des territoires... Les obstacles à surmonter sont du même ordre : quelles approches développer ? Comment intégrer le vivant et les processus biologiques dans les modèles globaux avec l'objectif d'accroître la fiabilité des scénarios proposés ? Ces scénarios dessinent des futurs possibles, ce ne sont pas des prévisions strictes, mais leur amélioration doit permettre de les inscrire dans une logique de type : « si telle option X est prise alors la situation évoluera vers l'état

Z ». Comment calibrer, transmettre et rendre acceptable l'incertitude qui les accompagne ? Les demandes qui émanent de la société via diverses instances européennes (e.g. *Marine knowledge 2020*), nationales (e.g. celles du MEDDE), locales, institutionnelles comme citoyennes sont de plus en plus nombreuses, tout spécialement lorsqu'il s'agit d'entrevoir des évolutions à venir. Les scientifiques sont confrontés à une situation paradoxale : d'un côté des questions pressantes, en attente de réponses de plus en plus précises, de l'autre des systèmes hautement complexes requérant l'acquisition de connaissances fondamentales qui font largement défaut (e.g. dispersion larvaire pour de nombreuses espèces) et des analyses lourdes, souvent longues.

Les îles

Les objets insulaires ont depuis longtemps attiré l'attention des scientifiques de nombreuses disciplines. En effet, ils se prêtent à de nombreux questionnements tant sur le plan de l'évolution, de l'écologie, de la biogéographie, que des sciences de l'environnement ou des sciences humaines et sociales (voir chapitre VIII). La France possède un patri-

moine insulaire de tout premier plan qui offre la possibilité d'analyses multiples, y compris comparatives; plusieurs initiatives récentes pilotées par l'institut (e.g. îles Eparses) ou auxquelles l'institut a été étroitement associé (e.g. Marquises) témoignent de l'implication de nos équipes qui doit absolument pouvoir se poursuivre.



Les ports

Ils condensent dans un espace relativement réduit, souvent bien circonscrit, de nombreuses questions qui touchent à tous les champs scientifiques de l'INEE : espèces introduites, modifications des habitats, interactions biotique-abiotique, anthropisation intensive, etc. (voir chapitre

VIII). A ce titre, ce sont des objets exemplaires qui pourraient faire l'objet d'une attention particulière par exemple sous la forme d'appels à projets exploratoires (PEPS) ou dans le cadre d'outils existants comme les Zones Ateliers (ZA) ou les Observatoires Homme-Milieus (OHM).

Les transitions d'échelles

Toutes les sciences pratiquées dans le cadre de l'institut INEE supposent de savoir basculer entre différentes échelles tout en maintenant une cohérence d'approche. En soi cette question est très vaste et elle n'est ni neuve, ni spécifique à la mer. Néanmoins, dans le monde marin où les interconnexions sont facilitées par la densité du milieu, comment se font les transitions d'échelle ? C'est à dire comment une

somme d'effets locaux parvient à un impact global ? Comment identifier des patrons macro-écologiques qui signaleraient des systèmes perturbés à large échelle ? Quels mécanismes sont impliqués dans de telles transitions scalaires en domaine marin ? On aborde ici de plain-pied la problématique des effets de seuil. A noter que ceci suppose de disposer de séries temporelles bien documentées.

Les indicateurs

Dans le contexte de la mise en place de directives internationales, notamment européennes (type DCE, DCSMM), de la montée en puissance de questionnements de la société civile et des collectivités sur l'état écologique, la restauration et l'ingénierie écologique associée, l'appréciation des compensations, les services écosystémiques... la nécessité de disposer d'indicateurs est cruciale. Il faut impérativement que ces indicateurs soient for-

gés sur des bases scientifiques robustes et il est nécessaire et urgent d'avoir une recherche amont, expérimentale autant que théorique, qui fournisse ces bases. La validation de ces indicateurs passe *pro parte* par la mise en place d'expérimentations de grande ampleur en utilisant les installations pérennes des laboratoires marins, des mésocosmes ou encore des aménagements que représentent les parcs nationaux, réserves, AMP, etc.

I.5

Entre généricité et spécificités

En ce qui concerne les axes prioritaires moins spécifiquement marins évoqués ci-dessus (e.g. transferts d'échelle, réponses aux changements globaux, scénariser), il convient de souligner qu'il existe des spécificités à la fois dans les forçages que subissent les systèmes marins et dans leurs réponses aux changements globaux. Ainsi le déplacement des organismes marins par des voies naturelles ou artificielles (e.g. eaux de ballast) est plus facile qu'en milieu terrestre ce qui peut conduire à une homogénéisation biologique plus forte et plus rapide, y compris à très grande échelle spatiale. Les réponses des écosystèmes marins à l'accroissement des pressions anthropiques, comme celle des flux de nutriments, présentent des spécificités : développement de zones anoxiques ou développement massif de microorganismes pouvant produire des composés toxiques pour

les espèces précédemment installées, et parfois aussi pour l'Homme. L'acidification des océans est également une réponse spécifique à l'accroissement de la pression partielle en CO_2 dont on connaît encore très mal les conséquences sur le vivant. Une des pressions les plus spécifiques que subissent les écosystèmes marins est l'exploitation des ressources qui a concerné et concerne encore aujourd'hui des stocks d'organismes sauvages et qui sont pour beaucoup des prédateurs supérieurs. Enfin, le statut juridique des eaux marines (eaux internationales, domaine public maritime,...) n'a pas d'équivalent continental et constitue un cadre particulièrement délicat pour assurer une durabilité des services écosystémiques, ce d'autant plus que l'exploitation des ressources en haute mer s'accélère et ne va aller qu'en s'accélégrant (énergie, minerais).



Les besoins et les moyens requis

Inventaires

De nombreuses thématiques portées au sein des laboratoires de l'INEE reposent sur la réalisation d'inventaires. Comment ? Pour quoi faire ? Par exemple, inventorier la biodiversité sous tous ses aspects (génétique, spécifique ou fonctionnelle) est une vieille question qui se pose à nouveau de manière aiguë et totalement renouvelée à la lumière de deux changements récents.

- La prise de conscience que, dans la classique distinction entre *known*, *unknown* et *unknowable*, la part estimée de l'inconnu est beaucoup plus vaste qu'envisagée, notamment dans le domaine des micro-organismes.
- Le développement accéléré des moyens d'investigation. Dans ce double cadre, la proportion du *unknown* s'accroît au fur et à mesure que, les techniques se développant, elles nous révèlent la diversité et la complexité de la vie marine, d'autant que s'y ajoute une érosion de l'expertise taxo-

nomique dans les laboratoires. Paradoxalement, plus on découvre de nouvelles entités génétiques, spécifiques ou fonctionnelles, plus on réalise que nos connaissances sont lacunaires.

La caractérisation moléculaire de la biodiversité marine est une voie privilégiée pour échapper à différents écueils méthodologiques d'estimation de la diversité du vivant à toutes les échelles. Cette caractérisation nécessite le maintien de moyens d'observation et d'accès aux écosystèmes marins (voir ci-dessous) et l'amélioration des infrastructures qui gèrent les référentiels de noms (les collections), la réorganisation des métiers et des infrastructures de séquençage massif face aux nouvelles technologies, en particulier en termes de capacités de calcul, et le soutien pérenne de la taxonomie et de l'anatomie qui donnent sens aux séquences produites (voir ci-dessous le paragraphe consacré à l'archivage).

Suivis/observations

Devant l'obligation de répondre aux recommandations et directives internationales (type DCE, DCSMM), devant la montée en puissance de questionnements de la société civile et des collectivités sur l'état écologique, la restauration et l'ingénierie écologique associée, l'appréciation des compensations, les services écosystémiques et devant l'importance que prennent les séries d'observations pour répondre à des enjeux de recherche fondamentale, comment mettre en place des moyens opérationnels permettant aussi bien des observations à court terme, mais haute fréquence, que des suivis à long terme et comment apprécier l'efficacité des actions entreprises (suivis) ? Dans ces suivis, la place du « biologique » reste encore très limitée. Il est urgent que se mettent en place des observatoires de la diversité marine en s'appuyant notamment sur des protocoles dédiés aux observations éco-évolutives et pouvant en outre bénéficier de nouveaux outils omiques (e.g. méta-barcoding et méta-génomique envi-

ronnementale) en étroite relation avec les stratégies expérimentales en écologie. Plus généralement, la question de l'archivage des données actuelles et anciennes et de leur valorisation doit être traitée sans délais et il faut se donner les moyens de surmonter la contradiction entre une politique de projets à court terme, et le besoin d'études à long terme. Comment assurer la continuité des observations sur la durée ? Cette question est particulièrement criante pour les situations qui évoluent lentement, mais avec des fluctuations haute fréquence importantes; seules des séries longues permettent alors de dégager la tendance sous-jacente du bruit.

L'archivage

La question de l'archivage est double. Elle concerne tout autant l'archivage *in silico* de bases de données de tous ordres (habitats, taxons, actions anthropiques, impacts, indicateurs de vulnérabilité...) que l'archivage physique de spécimens sous différentes formes (types, tissus, ADN). Ce second aspect est souvent peu débattu en regard de l'archivage numérique des données mais est tout aussi important dans le cadre des études à base d'inventaire, de suivi ou rétrospectives où ces spécimens et échantillons servent de référence. Une difficulté attendue est celle des espaces dédiés au stockage, car la place est comptée et les besoins de stockage sont augmentés et diversifiés par des exigences nouvelles en termes de nombre et formes de spécimens à conserver. Contrairement à une première idée assez répandue, une collection n'est pas remplaçable : il ne suffit pas de retourner sur le terrain pour ramener ce qui a été perdu. Une collection est aussi un référentiel de temps : tel échantillon

a été trouvé à *tel endroit à tel moment*. Et puis la variabilité des populations, des espèces, des habitats... est telle qu'on ne recapture jamais deux fois la « même » chose. Contrairement à une deuxième idée reçue, une collection ne doit pas être vue comme statique et improductive, une collection a une vie propre : il faut l'entretenir, l'incrémenter, organiser sa gestion. Ces activités demandent un certain degré d'expertise dans le champ des objets conservés et la description de ces archivages doit faire l'objet du même soin que celui apporté à la genèse des métadonnées. Contrairement à une troisième idée reçue, spécifique à la biodiversité, l'identification moléculaire des organismes ne sauvera pas d'une perte de connaissance liée à l'absence de systématiciens (même si des efforts de mise en commun internationale des compétences est un palliatif). Pour qu'un nom attaché à une séquence d'ADN ait une valeur, il faut que ce nom soit lui-même attaché à un spécimen-type validé par un taxonomiste.

Le développement des laboratoires marins

Bien que représentant une communauté très significative au sein de l'INEE, les unités marines doivent gagner en visibilité tout en développant les synergies nécessaires avec les autres instituts ou organismes. Ces collaborations sont une réalité vécue et revendiquée par la très grande majorité des équipes travaillant sur des

questions environnementales, mais qui ressentent sans les comprendre les rivalités pouvant exister entre organismes et/ou instituts. Des solutions devront être proposées et testées (e.g. programmes inter-organismes) pour optimiser, du « bas en haut » de l'échelle, les collaborations sur un mode gagnant-gagnant.

Structurellement, si des unités INEE se trouvent souvent rattachées à des observatoires marins, l'institut n'est la tutelle principale que d'un seul d'entre eux. Pour autant, les stations marines, quelles que soient leurs tutelles, souvent multiples, sont les grands équipements nécessaires à la recherche en écologie marine telle que souhaite la développer l'INEE. La question se pose alors de la création de nouvelles infrastructures dans ce paysage, mais il est évident que des outils mieux adaptés aux problématiques en écologie marine doivent être mis en place, sous la responsabilité de l'INEE ou en partenariat avec d'autres instituts à l'instar de ce que propose EMBRC-France.

Les moyens à la mer

Au même titre que pour les communautés scientifiques des autres organismes, les équipes marines de l'INEE ont besoin de pouvoir disposer de moyens (personnels et équipements) d'accès aux écosystèmes marins (plongée scientifique, navires côtiers et hauturiers) et aux développements technologiques associés (e.g. ROV, AUV, capteurs, enregistreurs...). Les flottes océanographiques françaises hauturières et côtières devraient être davantage sollicitées pour des campagnes pluridisciplinaires de façon à apporter des données simultanées sur les différentes composantes des systèmes

et sur leur fonctionnement, mais aussi à continuer de favoriser le développement de thématiques d'interface entre disciplines.

Compte tenu des pressions croissantes sur les systèmes littoraux et côtiers, il est essentiel que la recherche en écologie bénéficie d'un accès élargi à ces moyens, indépendamment des missions purement océanographiques de la flotte côtière. La création de l'UMS Flotte Océanographique Française à laquelle l'INEE participe (comité de direction) aux côtés de l'Ifremer, de l'INSU et de l'IPEV devrait favoriser cette évolution.

Moyens expérimentaux

La question du développement des moyens expérimentaux est récurrente. Les besoins existent à différentes échelles, du nano- au macrocosme, jusqu'aux sites d'expérimentation en écologie qui permettent de centraliser sur un ensemble d'écosystèmes interconnectés des approches expérimentales. La plupart des infrastructures expérimentales en écologie benthique restent à développer, de même que les dispositifs entièrement régulés de type ECOTRON. Des équipements lourds permettant d'instrumenter des sites naturels, en zone littorale à l'interface terre-mer autant qu'en milieu profond sont plus que jamais indispensables pour étudier la réponse d'écosystèmes modèles aux perturbations. Dans le cadre des

Stations d'Ecologie Expérimentale de l'institut, des équipements permettant de traiter de questions relatives aux écosystèmes marins sont à développer. Les moyens les plus coûteux devront être partagés (INEE, INSU, INSB, etc.) et être attractifs pour la communauté nationale et internationale.

A côté de l'avantage de développer des liens interdisciplinaires et de faire croître la notoriété de ces équipements marins grâce à leur positionnement dans d'autres domaines que l'écologie et l'environnement, une situation de collaboration serait un bon moyen pour les laboratoires hébergeant ces équipements de rejoindre des réseaux internationaux de type « centre de ressources » (Marine Biological Resource Centre).

Personnels

Des personnels dédiés (observation, suivi et inventaires) sont indispensables. Ces tâches impliquent le maintien de professionnels détenant des capacités d'études sur le terrain ainsi que dans le domaine de l'expertise taxonomique. Elles impliquent aussi le soutien actif du CNRS à de grandes infrastructures comme les collections d'histoire naturelle et les stations marines, dont plusieurs demeurent ou sont en passe de devenir orphelines d'experts en dépit de leur qualité internationale. Une solution

ambitieuse serait de mettre en place, à l'instar de ce qui existe dans le domaine des sciences de l'univers avec le corps des astronomes et physiciens, un corps spécialement affecté aux questions de suivi de la biodiversité et des écosystèmes tant terrestres que marins.





Prospective

immer

An underwater scene illustration. The background is a gradient of blue with diagonal light rays. On the left, there are dark silhouettes of coral and seaweed. In the upper right, a diver is swimming. The bottom of the image shows a seabed with various coral and a school of fish. A solid red vertical bar is on the far left.

Le

partie

Revue

générale



II

ETAT DES LIEUX



*Coordinateurs : Bruno David et Marc Troussellier
Contributeurs : les laboratoires rattachés à l'INEE*

Cet état des lieux a pour objectif de cerner le paysage des sciences de la mer telles qu'elles se pratiquent dans les laboratoires rattachés à l'INEE. Il expose des données quantifiées (les narrations scientifiques seront développées dans les chapitres V et suivants) et comporte deux parties principales, la première renseigne sur les forces en présence (nombre d'unités concernées, effectifs, nombre de publications, projets d'ANR), la seconde fait état du contenu des recherches conduites dans le domaine (déclarations des laboratoires, analyse du contenu des publications).

Les éléments qui suivent s'appuient :

- **sur les résultats de l'enquête « Mer » diligentée auprès de l'ensemble des laboratoires INEE ;**
- **sur la base de données bibliographiques remontées des laboratoires pour les années 2008 à 2010 ;**
- **sur l'analyse des financements octroyés au sein d'INEE sur des appels à projet internes ;**
- **sur le dépouillement de divers appels d'offre ANR entre 2005 et 2011 ;**
- **sur des données complémentaires tirées de diverses sources (Europe, commission flotte...).**



Station biologique de Roscoff

II.1

Quelques données chiffrées

II.1.1 Structures et effectifs

Un total de 77 unités accueillant du personnel (UMR, UPR, URA, FRE, ERL, USR) et ayant l'INEE comme institut principal de rattachement ont été interrogées. Le retour de l'enquête « Mer » indique que 47 d'entre-elles abritent au moins un chercheur ou enseignant-chercheur qui travaille en domaine marin ce qui représente 61% des unités. En termes de personnels impliqués, les unités déclarent **479 chercheurs ou enseignants-chercheurs travaillant effectivement dans le domaine marin**¹, soit 21,5% du potentiel global d'INEE qui est de 2233 chercheurs et enseignants-chercheurs (figure II.1).

Ces données (la mise en regard de 61% de unités avec 21,5% des effectifs) attestent d'une certaine dispersion du potentiel marin de l'INEE d'autant que sur les 47 unités accueillant au moins un chercheur ou enseignant-chercheur travaillant en domaine marin, 12 ont des effectifs « mer » supérieurs à 10 personnes et, parmi elles, seules 7 dépassent 20 personnes dédiées « mer » (voir carte de la figure II.2 ci-après). Sur cette base, on peut distinguer trois types de laboratoires où se pratiquent des sciences de la mer à INEE.

- Dans les 7 grosses unités 74% à 100% des chercheurs travaillent sur la mer. En nombre de personnes, elles pèsent pour presque les deux tiers du potentiel marin global de l'institut.
- A l'opposé, les 35 structures les moins peuplées sur le plan marin (qui déclarent moins de 10 personnes « mer ») ne pèsent que pour un quart (25%) du potentiel marin d'INEE car, bien que nombreuses, ce sont des unités où le marin très minoritaire, reste peu visible (e.g. l'ISEM).
- Les 5 laboratoires intermédiaires pèsent pour 13% du potentiel INEE dans le domaine. Ce sont soit des unités importantes avec une seule équipe marine (e.g. IMBE à Marseille), soit de plus petites unités très, voire exclusivement « marines » (e.g. LECOB à Banyuls).

Au total, les laboratoires d'INEE impliqués en domaine marin sont distribués sur tout le territoire toutefois, **les 7 grosses unités et les 5 laboratoires intermédiaires qui peuvent être considérés comme les laboratoires « marins » d'INEE sont surtout présents sur les façades maritimes métropolitaines, ainsi qu'en outre-mer (Pacifique).**

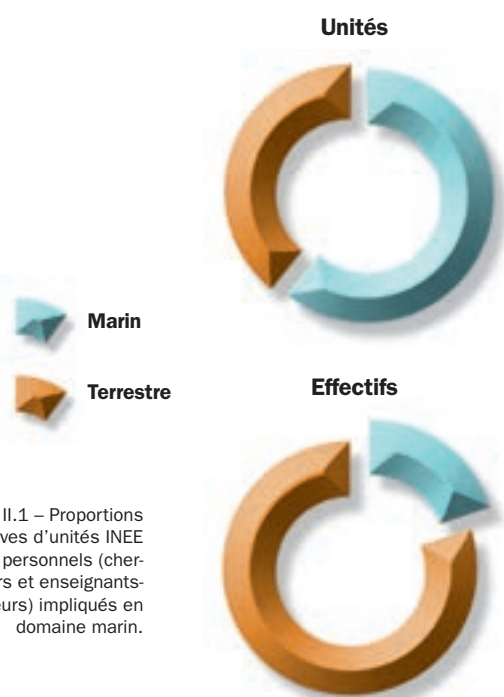


Figure II.1 – Proportions respectives d'unités INEE et de personnels (chercheurs et enseignants-chercheurs) impliqués en domaine marin.

En résumé, les trois-quarts du potentiel marin d'INEE sont regroupés dans 12 structures qui affichent des axes marins bien identifiés et forts. Néanmoins, cette image de concentration est incomplète car l'autre quart de ce potentiel est dispersé dans 35 structures qui correspondent à un large panel d'unités diverses où se pratique certes peu de marin, mais qui, ensemble, forment une trame qui maille le territoire.



Les unités marines de l'INEE les plus importantes (en vert sur la carte) sont majoritairement sur la façade Manche – Atlantique et à Paris. Ce déséquilibre est largement compensé par les cinq unités d'effectifs intermédiaires (en orange sur la carte) dont trois sont sur la façade méditerranéenne. Outre-mer, l'implantation « marine » de l'INEE est forte à Tahiti (CRIOBE) et une nouvelle unité est en cours de création à La Réunion.

Figure II.2 - Les unités INEE impliquées dans le domaine marin (seules les plus importantes sont nommées).

II.1.2 Bibliométrie quantitative (interne à l'INEE)

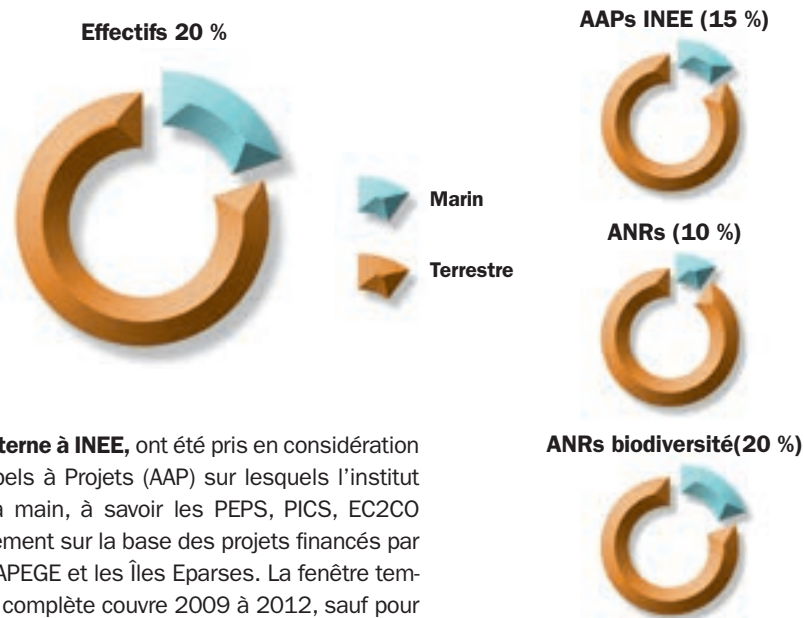
La base de départ est un ensemble de 8605 publications issues des laboratoires INEE pour la période 2008-2010 (enquête réalisée en 2011 auprès des directeurs d'unité) et qui sont référencées par le Web of Science (WoS). Soixante cinq unités (UMR, UPR, FRE et URA) étaient concernées par cette seconde enquête bibliométrique.

La part de publications concernant les sciences de la mer représente 1789 références, soit

20,7% des publications d'INEE. Au sein de l'institut, on enregistre donc une **conformité quasi exacte entre les effectifs impliqués dans le marin (479 / 21,5%) et leur contribution quantitative à la production scientifique (1789 / 20,7%)**. La qualité des publications du seul domaine marin est identique à celle de l'ensemble d'INEE ; appréciée à l'aune des facteurs d'impact, la médiane des IF du marin s'établit à 2,2 alors que celle d'INEE est à 2,3.

II.1.3 Éléments de comparaison : internes et externes

Figure II.3 - Mise en regard des effectifs et des projets financés dans le cadre des AAP internes à INEE (208 projets sur la période 2008-2011) et de l'ANR (échantillon de 396 projets sur la période 2005 à 2011).



- **En interne à INEE**, ont été pris en considération les Appels à Projets (AAP) sur lesquels l'institut avait la main, à savoir les PEPS, PICS, EC2CO (uniquement sur la base des projets financés par INEE), APEGE et les Îles Eparses. La fenêtre temporelle complète couvre 2009 à 2012, sauf pour les AAP les plus récents. Au total, 208 projets ont été passés en revue. Globalement, le taux de projets marins est de 15% avec un net déficit pour les PEPS (3%) et, comme attendu, un score élevé pour les Îles Eparses (48%). D'une manière générale,

l'appui INEE à des projets marins reste un peu en deçà de ce que représentent les sciences de la mer dans l'institut (figure II.3).

- **ANR** - L'ensemble des projets retenus dans le cadre des divers appels d'offre de l'ANR dans le domaine des sciences agronomiques et écologiques depuis plusieurs années constitue un référentiel intéressant pour apprécier la place des sciences de la mer (pour les aspects biologiques et écologiques) dans le financement de la recherche en France. **Sur un total de 396 projets passés en revue**, qui constituent un échantillon suffisamment large pour être représentatif de la distribution des financements, **42 relèvent du domaine marin, soit 10,6%**. Ce pourcentage est plus faible pour les AO « blanc » et « jeunes

chercheurs » (8%) que pour les AO ciblés (12%). Le pourcentage de marin le plus important est enregistré pour les AO plus ou moins explicitement dévolus à la biodiversité (19%). Néanmoins, l'équilibre terre-mer des équipes impliquées dans les réponses à l'ANR est déplacé vers le continent dans la mesure où, en dehors du CNRS, sont également concernées les nombreuses équipes de l'INRA de l'IRSTEA, du CIRAD... dont la plupart ont une vocation terrestre exclusive. Ce déplacement de l'équilibre par rapport à celui qui existe au sein d'INEE explique le ratio encore plus faible des projets marins au niveau national.

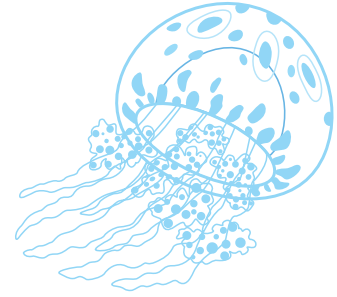
- **Europe** - On retrouve presque exactement le même chiffre que celui de l'ANR à l'échelle des projets européens². Le domaine marin représente 10,3% des projets financés par le FP7 sur le thème « environnement » (période 2007-2010). On observe, comme pour l'ANR, une nette progression

lorsque l'on ne considère que le sous-ensemble de projets traitant de biodiversité. Néanmoins, la progression est plus forte pour le FP7 (le marin atteint alors 34,9%) que pour l'ANR. Les pourcentages restent les mêmes si seuls les projets FP7 français sont pris en compte.

Au niveau national (ANR), comme au niveau européen (FP7), les sciences de la mer sont assez faiblement représentées au sein des champs disciplinaires qui relèvent de l'environnement (elles pèsent pour environ 10% du domaine). Il y a sans doute ici une marge de progression à exploiter, par exemple en s'appuyant sur le groupe « Mer » d'AllEnvi.

II.2

Contenu scientifique



II.2.1 Enquête “mer” : déclaration des unités

L'enquête lancée en 2011 s'est achevée en 2012 ; les réponses des 47 unités ayant déclaré travailler peu ou prou en « marin » ont été analysées.

- **Domaines couverts** – Sans surprise, l'effort porte plus sur le côtier que sur l'hauturier ou le profond : 96% des unités déclarant travailler en « marin » s'intéressent au côtier ; respectivement 40% et 32% pour l'hauturier et le profond³. Le pélagos est un peu plus abordé que le benthos (68% et 53%).
- **Echelles spatiales** – Corrélativement à l'intérêt porté au côtier, l'échelle locale est traitée dans 87% des unités alors que le régional et le global recueillent des parts assez semblables de 68% et 62%.
- **Mode d'approche** – La quasi totalité des équipes (94%) déclare pratiquer une approche fondée sur l'observation ou l'exploration. Elles ne sont plus que 70% et 64% à pratiquer une approche expérimentale ou modélisatrice.
- **Thématiques abordées** – Tout champs confondus, la *biodiversité* réalise le meilleur score (94% des unités) ; viennent ensuite le

changement climatique et l'*anthropisation* (64% chacun). Dans le champ de la biodiversité, les différentes approches recueillent des pourcentages similaires, d'environ 50% pour l'*évolution*, l'*écophysiologie* et la *systématique* à 60% pour les *interactions entre espèces* et *écologie/macroécologie*. Dans le champ de l'anthropisation, les retours sont plus contrastés, de 19% pour l'aquaculture à 45% pour la pêche ; ils sont également nettement plus faibles puisque, quelle que soit la thématique, ce sont toujours moins de la moitié des équipes qui sont concernées (tableau).

En résumé sur ce groupe de questions, l'investissement des équipes INEE est le plus lourd à l'échelle locale, en domaine côtier (tous les laboratoires y travaillent), à partir d'approches d'observation ou d'exploration (donc avec un ancrage terrain fort). Les questions abordées sont prioritairement écologiques au sens large, intégrant macroécologie, interactions entre organismes, réseaux trophiques et dans une moindre mesure anthropisation (pêche, contaminants). Le portrait robot d'une unité « mer » d'INEE pourrait donc se résumer ainsi : biodiversité côtière à l'échelle locale avec un ancrage terrain fort.

BIODIVERSITE	Systématique	Evolution	Interactions entre org.	Ecologie Macroécologie	Ecophysiologie	Réseaux trophiques
Scores	24	25	29	29	23	27
Pourcentages ³	51%	53%	62%	62%	49%	57%

ANTHROPISATION	Pêche	Aquaculture	Contaminants	Urbanisation	Autre
Scores	21	9	19	14	19
Pourcentages ³	45%	19%	40%	30%	40%

3 - Les pourcentages donnés dans ce paragraphe font systématiquement référence aux 47 unités ayant déclaré travailler, ne serait-ce que partiellement, en marin. Comme chacune peut simultanément s'intéresser à plusieurs domaines, taxons... il est normal que les totaux puissent dépasser 100%.

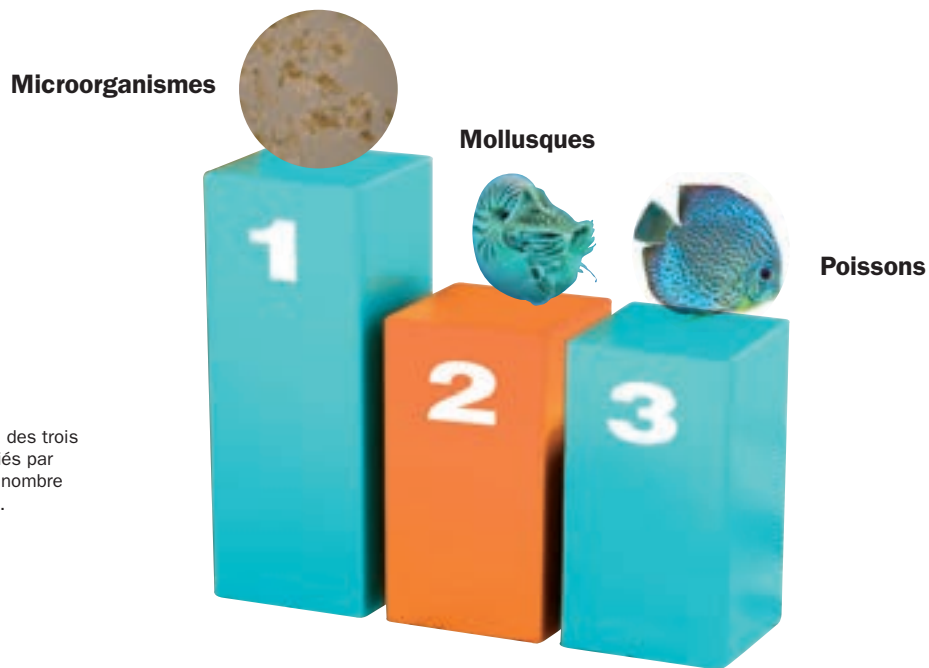


Figure II.4 –
Le « podium » des trois
groupes étudiés par
le plus grand nombre
d'unités INEE.

- **Zones géographiques** – Les recherches se concentrent, évidemment, là où la France a des territoires, métropolitains comme ultra-marins. L'Atlantique est l'océan le plus étudié (37 équipes), suivi par le Pacifique (31 équipes), la Méditerranée - Mer Noire (30 équipes), l'océan Indien (24 équipes) et les mers polaires (10 équipes en Arctique et 15 en Antarctique). Sur la base de la liste des 46 régions proposées dans l'enquête⁴, il apparaît que **chaque unité travaille en moyenne sur 6 régions**. Le gradient va de 1 à 23 ; les unités les plus dispersées géographiquement sont celles où le nombre de personnes « mer » est le plus important, mais la corrélation globale reste faible ($r = 0,51$) car elle ne s'applique pas aux unités les moins impliquées en sciences de la mer et qui sont les plus nombreuses. Il est intéressant de souligner qu'en dehors des zones attendues, l'investissement des unités INEE est notable dans le Pacifique Nord (19 équipes) - c'est à dire du même ordre que dans le Pacifique Sud (21 équipes) - et que l'Océan Indien est bien représenté surtout si on le prolonge par le secteur austral.

- **Groupes taxonomiques** – Le podium (figure II.4) est occupé par les microorganismes (27 équipes), les mollusques et les poissons (19 équipes chacun). Suivent les arthropodes (16

équipes), puis les annélides (13), les oiseaux (11), les cnidaires et les échinodermes (10), les spongiaires (9) ; les mammifères (8), les macrophytes et les reptiles ferment la marche. Certains clades sont en déserrance faute de compétences. On retrouve ici le « handicap taxinomique » qui touche toute la communauté internationale en dépit des alertes lancées depuis plus de 20 ans. **En moyenne, les unités travaillent sur 3,5 grands taxons** sur les 12 qui étaient proposés dans l'enquête. Néanmoins, ces chiffres ne fournissent que des indications générales et il faudrait une enquête précisant les nombres de chercheurs impliqués pour véritablement quantifier l'effort fait sur chaque clade.

Plus globalement, le pélagos est un peu plus souvent abordé que le benthos (respectivement dans 32 et 25 unités « marines »).

Sur le plan géographique, les équipes INEE sont très présentes sur toutes les mers de France métropolitaine et d'outre-mer. Au sein de chaque unité, la dispersion spatiale reste assez élevée (en moyenne 6 régions), mais de manière hétérogène selon les océans ; l'Atlantique et le Pacifique Sud étant les zones où la dispersion est la plus forte.

Sur le plan taxonomique, on observe une concentration de l'effort sur quelques groupes (microorganismes, mollusques, poissons).

4 - Pour les besoins de l'enquête, les océans ont été subdivisés en grands secteurs (e.g. Atlantique NE), eux-mêmes subdivisés en régions (e.g. Manche).

II.2.2 Analyse de la bibliographie des unités

L'analyse ci-dessous porte sur le contenu des articles publiés par les unités INEE dans le domaine des sciences de la mer. Elle s'appuie sur le corpus des 1789 références identifiées comme « marines » dans la base de données bibliographique générale d'INEE. Le contenu de ces 1789 références a été exploré à partir d'interrogations portant simultanément sur le titre, le résumé et les mots-clés de chaque référence. Afin de comparer les domaines d'intérêt déclarés par les unités avec la réalité de leur production scientifique, les réponses à l'enquête « Mer » fournies par les directeurs d'unité (DU) ont été mises en parallèle avec les résultats des requêtes sur le corpus bibliographique chaque fois que cela était possible.



Figure II.5 – Nombre de publications 2008-2010 (référéncées au WoS) des unités INEE ayant pour objet d'étude le domaine marin dans les principaux océans.

• **Pour les grands domaines géographiques**, on trouve des chiffres qui reflètent presque exactement le classement issu de l'enquête diligentée auprès des unités dans le domaine sciences de la mer. La corrélation entre ce qui est déclaré (enquête) et ce qui est réalisé (publications) est très forte.

OCEAN	Nb publications (base biblio)	Nb unités (enquête DU)
Atlantique	339	37
Méditerranée	284	30
Indien	171	24
Pacifique	274	31
Austral ⁵	115	15

• **Pour les domaines couverts et les ensembles écologiques**, on retrouve une bonne corrélation entre publications et déclaration des unités (pour les items soumis à l'enquête). On constate le poids très fort du côtier, mais il convient aussi de souligner l'importance du polaire qui est en quasi équilibre avec le domaine tropical: une caractéristique remarquable qui signale une des forces de l'INEE. La même remarque vaut pour le domaine insulaire.

Domaine	Nb publications (base biblio)	Nb unités (enquête DU)
Côtier ⁶	555	45
Hauturier ⁷	203	19
Profond ⁸	108	15
Tropical	187	
Polaire ⁹	165	
Îles (insularité)	302	

Ensemble écologique	Nb publications (base biblio)	Nb unités (enquête DU)
Pélagos	245	32
Benthos	165	25

5 - Austral - antarctic - southern ocean

6 - Coastal - littoral - estuar - lagoon - mangrove - coral - seagrass

7 - Offshore - open ocean - open sea

8 - Abyssal - bathya - deep sea

9 - Arctic - polar - austral - antarctic - southern ocean

• **Détail du domaine littoral et côtier** – On constate que les estuaires ou deltas, les zones récifales, et les lagunes ou lagons sont les milieux qui regroupent le plus grand nombre de publications; à l’opposé, les mangroves et les herbiers restent peu étudiés.

	Nb publications
Estuaires-deltas	221
Récifs coralliens	166
Lagunes-lagons	134
Mangroves	25
Herbiers	24

• **Champs thématiques abordés**

Thématiques fondamentales	Nb publications
(Bio)diversité	341 (107)
Ecologie	334
Changement climatique	298
Relations trophiques	277
(Bio)géographie	223 (79)
Taxonomie / Systématique	145
(Eco)physiologie	117 (10)

Le changement climatique qui est affiché comme un point d’intérêt pour 30 unités « mer » d’INEE (64%) rassemble 298 publications. Néanmoins, bien qu’importante, cette valeur n’est pas aussi élevée que ce que les résultats de l’enquête auraient pu laisser supposer, l’interprétation la plus vraisemblable étant que cet intérêt se marque de manière diffuse dans les publications, sans utilisation de termes faisant explicitement référence au climat.

Phénomènes anthropiques	Nb publications
Aquaculture / Pêche	124
Management	119
Urbanisation	74
Contaminations	58
Perturbations	50
Conservation / AMP	40

Quant au **type de pression anthropique étudié**, on peut aussi souligner la faiblesse des publications dans le domaine, certes relativement appliqué, de la conservation alors que ceux de l’aquaculture et de la pêche sont bien soutenus.

A travers l’analyse de la bibliographie d’INEE, se dessine le profil des recherches en sciences de la mer de l’institut, à savoir un accent mis sur : le domaine côtier et littoral (avec une place importante faite aux estuaires, lagunes, deltas et récifs coralliens), les îles et une couverture spatiale large. Ce sont donc les systèmes marins côtiers les plus vulnérables et leurs composantes qui font le plus l’objet des recherches des équipes. Sans surprise, dans les champs disciplinaires fondamentaux se retrouvent la biodiversité, l’écologie et le changement climatique. Le cadre plus spécifique des relations Homme – milieux est bien couvert, notamment à travers les problématiques de la pêche et de l’aquaculture.



POSITIONNEMENT, FORCES, FAIBLESSES...

Coordinateurs : Bruno David et Marc Troussellier

Contributeurs : Jean-Pierre Féral - Guillaume Lecointre - David Mouillot - Nathalie Niquil - Eric Thiebaut - Frédérique Viard



L'INEE dans le paysage des sciences de la mer

III.1.1 Positionnement dans le paysage français

L'INEE est identifié comme porteur d'approches originales qui croisent des champs différents, mais complémentaires, pour traiter de questions d'évolution, d'écologie, de sociologie, d'économie, etc. Ainsi situé au carrefour de disciplines, l'INEE est un institut encore jeune qui doit contribuer à rendre plus visibles certaines communautés et, au premier rang, celles qui sont centrées sur des objets comme les sciences de la mer. **Des solutions originales doivent pouvoir être trouvées pour réussir à préserver la richesse des interfaces fondatrices de l'institut tout en œuvrant à l'identification d'un véritable « domaine marin » à l'INEE.**

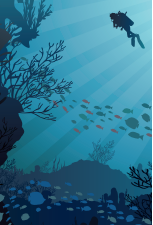
Dans le domaine de l'environnement, le principe d'un continuum entre recherche amont et recherche aval est de plus en plus courant et les UMR sont un lieu privilégié pour exercer la complémentarité de ces missions. Cette complémentarité devrait continuer d'être encouragée par delà les « prérogatives » des organismes ; de nombreuses équipes associent d'ailleurs plusieurs instituts du CNRS (e.g. INEE et INSU), ou plusieurs organismes (e.g. Ifremer, MNHN...). Les UMR sont en effet le meilleur contexte pour s'approprier rapidement des questions finalisées concernant

des enjeux environnementaux et pour transférer des connaissances amont comme autant d'éléments de réponse ou pour argumenter des choix. De plus, bien que structures non pérennes, la durée de vie des UMR est supérieure à celle des programmes, ce qui permet de développer une culture de la complémentarité des missions.

Par ailleurs, le paysage national a sensiblement évolué ces dernières années. Ainsi, le Programme Investissements d'Avenir (PIA) a validé un ensemble très complet de projets d'envergure en sciences de la Mer. Les équipes INEE ont contribué à plusieurs projets lauréats des deux vagues du PIA et elles en pilotent certains.

- LABEX Corail
- Bioressources Oceanomics
- LABEX DRIIHM
- Bioressources Idealg
- LABEX Mer
- Infrastructure EMBRC-Fr
- LABEX OT-Med
- IEED Greenstar

Au sein même de l'institut, le rôle structurant des Dispositifs de Partenariat en Ecologie et Environnement (**DIPEE**) s'affirme. Les DIPEE consacrent des lieux de compétences et d'excellence en sciences de l'environnement; sur les 12 DIPEE mis en place, trois concernent



très directement les sciences de la mer (Brest, La Rochelle et Marseille) et plusieurs autres intègrent des équipes marines importantes (e.g. ceux de Montpellier ou du PRES Sorbonne Université du MNHN et de l'UPMC). Parmi les autres

outils structurants de l'institut, plusieurs Zones Ateliers (ZA) et Observatoires Hommes Milieux (OHM) sont dévolus au marin. Le domaine marin apparaît ainsi bien positionné dans les priorités territoriales de l'institut.

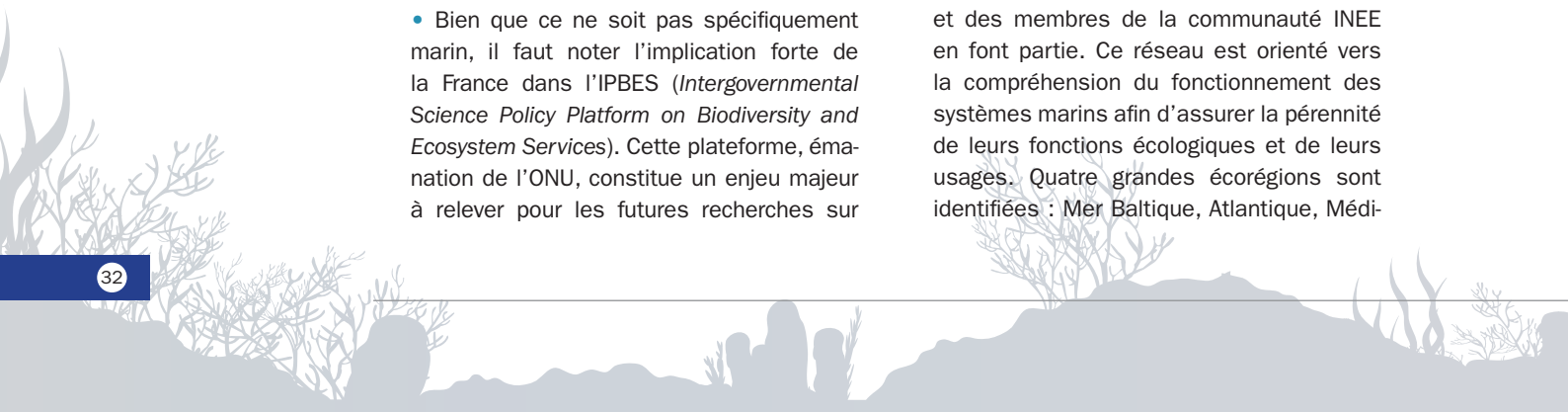
1.1.2 L'influence des équipes INEE au niveau international et européen

La population de l'institut INEE est très active au niveau national, européen et, dans une moindre mesure, international. La transition Europe (où l'institut est très présent) – international, où les équipes INEE ne sont pas toujours représentées à haut niveau (responsabilité de programmes, comités de pilotage), doit néanmoins être encouragée afin de promouvoir l'émergence de leaders permettant une implication plus permanente.

- Dans le concert des très grandes initiatives internationales, comme le Census of Marine Life, les équipes de l'institut ont participé au comité de pilotage général et elles sont représentées dans l'opération à vocation plus ciblée CmarZ (Census for Marine Zooplankton) pour le zooplancton. Elles ont été très actives dans le CoML-Europe (*Census of Marine Life Europe*) ainsi que dans le CAML (*Census of Antarctic Marine Life*) à l'occasion de l'Année Polaire Internationale, mais absentes d'autres comme CReefs (*Census of Coral Reef Ecosystems*) sur les récifs coralliens.
- Des membres d'INEE ont été et sont toujours très actifs dans le programme InterRidge, y compris au niveau du comité de pilotage international.
- INEE dispose d'un représentant dans le *World Register of Marine Species database* (WoRMS).
- Dans les deux conférences mondiales sur la biodiversité marine (Valence 2008 et Aberdeen 2011), les chercheurs français ont été sollicités, invités et présents dans les comités scientifiques.
- Bien que ce ne soit pas spécifiquement marin, il faut noter l'implication forte de la France dans l'IPBES (*Intergovernmental Science Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*). Cette plateforme, émanation de l'ONU, constitue un enjeu majeur à relever pour les futures recherches sur

la biodiversité marine, notamment dans le cadre de leur relation avec la société civile. Développer cette expertise constitue un véritable défi scientifique qui permettra de mieux structurer et positionner la recherche marine nationale autour de l'enjeu international que constitue le développement de scénarios prédictifs pour les écosystèmes marins et la mise en œuvre de l'approche écosystémique.

- A l'échelle européenne, l'institut est bien représenté dans le pilotage de l'initiative de programmation conjointe JPI Ocean (*Strategic Advisory Board*). Par ailleurs, la station de Roscoff en est un des 11 partenaires du projet MarineBiotech, Era-Net en cours de construction dans le domaine des biotechnologies marines. L'INEE est aussi partenaire du programme DEVOTES qui est basé sur la mise en œuvre de la DCSMM (directive cadre européenne : stratégie pour le milieu marin), dont l'institut est en charge d'un descripteurs.
- Un projet « FP7 coordination and support action », EuroMarine, regroupe les partenaires des anciens réseaux Marbef, MarineGenomics et Eur-oceans dans lesquels plusieurs représentants d'INEE étaient présents, y compris dans les comités de pilotage. L'institut continue d'être représenté au sein de l'équipe de coordination de ce nouveau réseau et au niveau de l'animation du WP « *Marine Research Strategy* ».
- Le nouvel Era-Net Seasera est relayé par l'ANR. Sa gouvernance est mise en place et des membres de la communauté INEE en font partie. Ce réseau est orienté vers la compréhension du fonctionnement des systèmes marins afin d'assurer la pérennité de leurs fonctions écologiques et de leurs usages. Quatre grandes écorégions sont identifiées : Mer Baltique, Atlantique, Médi-



terranée - Mer Noire, et l'Europe dans son ensemble. Plusieurs UMR sont partenaires et un des projets méditerranéens est coordonné par une UMR INEE (CIGESMED).

- Dans un passé récent, le programme du 6^{ème} PCRD *European Distributed Institute of*

Taxonomy (EDIT) a été mis en place à l'initiative d'un laboratoire rattaché à l'INEE. Ce consortium est un réseau de grands établissements (type muséums) dans le domaine de l'expertise taxinomique, y compris pour le domaine marin.



III.2

Les forces et faiblesses de l'INEE en sciences de la mer

III.2.1 Forces

- Des laboratoires marins bien identifiés. L'institut peut s'appuyer sur plusieurs stations marines déployées sur les différentes façades métropolitaines et également en outre-mer (Polynésie). Elles sont garantes d'une structuration forte de la communauté par les moyens d'accès et elles participent également à la structuration à l'échelle européenne (réseau MARS+).
- Une bonne représentation du domaine marin dans des dispositifs structurants propres à l'INEE (DIPEE, OHM, ZA).
- Un positionnement en pointe dans plusieurs domaines phares comme la génomique marine (réussite exemplaire), le polaire (légitimité scientifique internationale), le profond (implication internationale et savoir-faire), ou sur des outils en émergence comme les capteurs.
- Un positionnement original sur des interfaces interdisciplinaires vastes associant les sciences humaines et sociales avec les sciences naturalistes. Cette approche intégrée est particulièrement nette sur des secteurs cibles comme les littoraux et zones côtières,

les îles, les récifs coralliens. Elle fait de l'interface terre-mer, un objet d'étude central en écologie globale.

- En appui au point précédent: des compétences diversifiées et bien préparées à des approches pluridisciplinaires (unités comme LIENS, ECOSYM, LEMAR, IMBE ou BOREA, stations marines).
- Une contribution forte de l'institut ou de ses équipes à de grandes expéditions comme TARA-Océan ou Madang 2012.
- Une présence réelle des laboratoires INEE dans les groupes thématiques des pôles mer Bretagne et PACA.
- Le choix de l'INEE par le MEDDE pour développer le descripteur D4 (réseaux trophiques) de la DCSMM et pour co-piloter l'analyse sur les ressources minérales profondes.
- Un réel succès des sciences de la mer aux deux vagues du Programme Investissement d'Avenir (Labex, Infrastructures, Bioressources), même si ce n'est pas le fait des seules équipes de l'institut INEE.

III.2.2 Faiblesses

- Du fait de sa relative jeunesse, l'INEE n'est pas encore suffisamment reconnu comme un institut porteur en sciences de la mer.
- Pas d'autonomie suffisante en terme de logistique à la mer (héritage de l'histoire), même si l'institut est représenté dans les comités flotte, etc. Corrélativement, la majorité des stations marines ne sont pas pilotées par INEE, à l'exception notable de Roscoff.
- Peu de développement d'infrastructures marines et d'outils propres à l'institut. Il existe un retard à combler dans la mise en place d'infrastructures expérimentales de grande ampleur de type mésocosmes ou écotrons marins. Bien que des dispositifs existent (Medimeer ou les

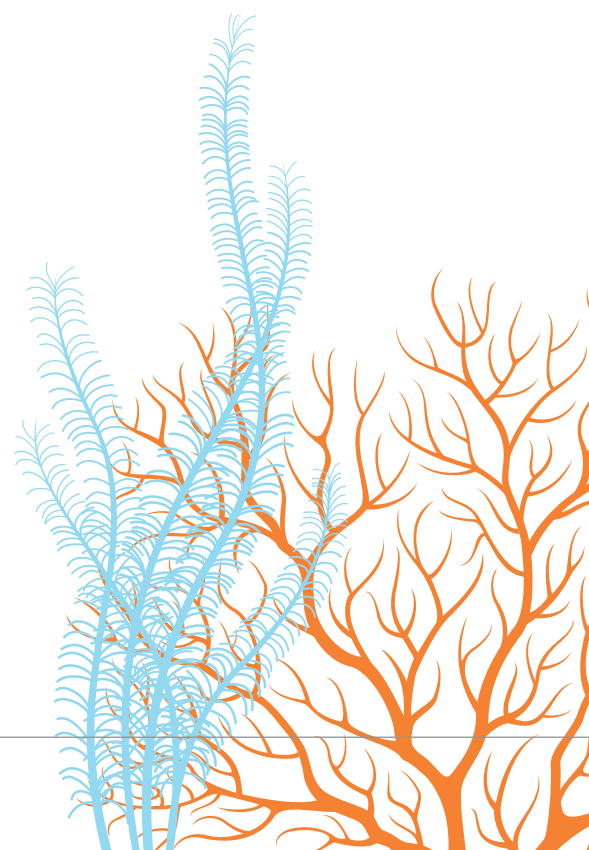
dispositifs hyperbares installés à l'UPMC ou à l'UBO), ils demandent à être confortés et multipliés et, pour les bioréacteurs, à voir leur taille augmenter.

- Un manque de conventions d'échange (réseautage) avec d'autres structures (AAMP, ONEMA, MEDDE,...) qui positionnent l'INEE en tant que partie prenante.
- Au niveau international et européen, une présence réelle, mais une organisation insuffisante pour peser significativement. A noter que cette faiblesse ne semble pas spécifique au domaine marin.

III.2.3 Opportunités

- La possibilité de faire reconnaître les stations marines comme très grands équipements nécessaires aux thématiques de l'INEE.
- Le déploiement des nouvelles technologies de séquençage (NTS) ; les acquis doivent être confortés par des moyens en instrumentation et en ressources humaines (bioinformatique par exemple).
- Des avancées technologiques qui révolutionnent les possibilités de suivi et d'enregistrement de paramètres biologiques ou écologiques, y compris via des moyens miniaturisés: capteurs, transpondeurs...
- Un essor des biotechnologies marines à accompagner sur le plan de la recherche fondamentale (e.g. projet Greenstar).
- Une perspective de développement des sciences de la mer en domaine tropical: mise en place d'un pôle « mer » en Guyane qui complètera l'implication des équipes INEE dans les pôles « mer » PACA et Bretagne ; projet de Grand Observatoire de l'Océan Indien (GOI).
- L'existence du « Programme Mer », contribution collective à partir de laquelle le groupe « Mer » de l'alliance AllEnvi va pouvoir dégager des priorités d'action.
- La mise en route opérationnelle des projets du PIA liés à la mer. Les années qui viennent devraient voir un renforcement de la cohérence des sciences de la mer en France.

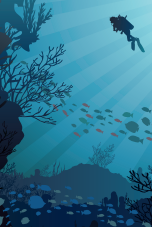
- La mise en place de directives cadres européennes (DCE, DCSMM, Livre vert) qui demandent une implication dans des processus d'expertise adossés à des recherches fondamentales.
- L'existence de grands programmes internationaux orientés vers le marin auxquels contribuent les équipes INEE.



III.2.4 Risques

- Une difficulté d'accès aux moyens en océanographie biologique.
- Des contraintes spécifiques au contexte marin: réelle difficulté d'accès au terrain et aux écosystèmes d'intérêt qui croît avec la profondeur et les hautes latitudes, difficulté à y installer des dispositifs de mesure ou d'expérimentation.
- Synchronisation insuffisante entre les demandes de campagnes et les demandes scientifiques ce qui peut rendre délicat le couplage entre une demande de type ANR (ou autre financement) et une demande de campagne.
- Le développement du « millefeuille » administratif de la recherche française et le risque d'émiettement des initiatives qui l'accompagne ne sont pas spécifiques au domaine marin, mais les moyens logistiques à mobiliser dans ce domaine accroissent sa vulnérabilité.
- Multiplication des actes de piraterie (e.g. dans l'océan Indien) qui interdit la réalisation de certaines campagnes océanographiques.





PROSPECTIVE MER

IV

INFRASTRUCTURES ET OUTILS

Coordinatrice : Nadine Le Bris
Contributeurs : Catherine Boyen - Behzad Mostajir

IV.1

Moyens à la mer : équipement de la flotte et spécificités INEE

L'INEE est l'un des institut du CNRS utilisateur du TGIR « Flotte », et est à ce titre partenaire de l'UMS Flotte Océanographique Française. L'INEE est représenté dans deux commissions : la **Commission Nationale de la Flotte Hauturière (CNFH)** et à la **Commission Nationale de la Flotte Côtière (CNFC)**.

Les laboratoires de l'INEE font partie des utilisateurs de la flotte côtière¹. Ils sont notamment demandeurs de campagne sur les **navires de façade** qui font pour l'instant seuls concernés par un appel d'offre national. Sur la période 2009-2012, les unités INEE ont déposé 8,2% des projets, le LEMAR (Brest) et AD2M (Roscoff) étant les plus gros demandeurs pour l'INEE. L'année en cours (48 demandes de missions « recherche » pour 2013) marque un accroissement de la pression émanant de l'INEE avec 8 demandes (soit 17%). Pour INEE, 82% des demandes s'inscrivent dans la thématique « Biologie et écosystèmes ». A ceci s'ajoutent les **navires de stations** qui ne sont pas comptés dans ce bilan car ils ne font pas, pour l'instant, l'objet de demandes évaluées. Avec leurs équipements traditionnels d'échantillonnage de sédiment, d'eau et des communautés benthiques ou pélagiques, ils sont largement utilisés par les équipes INEE pour

des recherches concernant les écosystèmes littoraux. Ces navires sont par exemple mobilisés pour le suivi de peuplements benthiques et de leur habitat, notamment dans le cadre de projets financés par EC2CO.

La part de la thématique « biologie et écosystèmes » dans l'utilisation de la **flotte hauturière** apparaît comparativement plus réduite, notamment du fait de l'importance des géosciences marines (42% des 41 demandes de campagnes en 2012, alors que seulement 22% des demandes relèvent de la thématique « biologie et écosystèmes » hors halieutique, et 22% de « physique-biogéochimie »). Néanmoins, l'implication de l'INEE est bien réelle puisqu'en 2012, quatre demandes de campagnes hauturières ont été portées ou co-portées par l'INEE. Les unités de l'institut participent également à cinq demandes sur les huit qui relèvent du champ « biologie et écosystèmes » et à deux sur huit en « physique-biogéochimie ». La flotte hauturière est utilisée par l'INEE dans deux domaines principaux : la **biodiversité benthique en milieu tropical, l'écologie et la biodiversité des environnements profonds**, auxquels il faut ajouter l'**étude multidisciplinaire intégrée d'écosystèmes pélagiques** en relation avec des programmes INSU.

1 - Données issues de la base de données de la Commission Nationale Flotte Côtière.



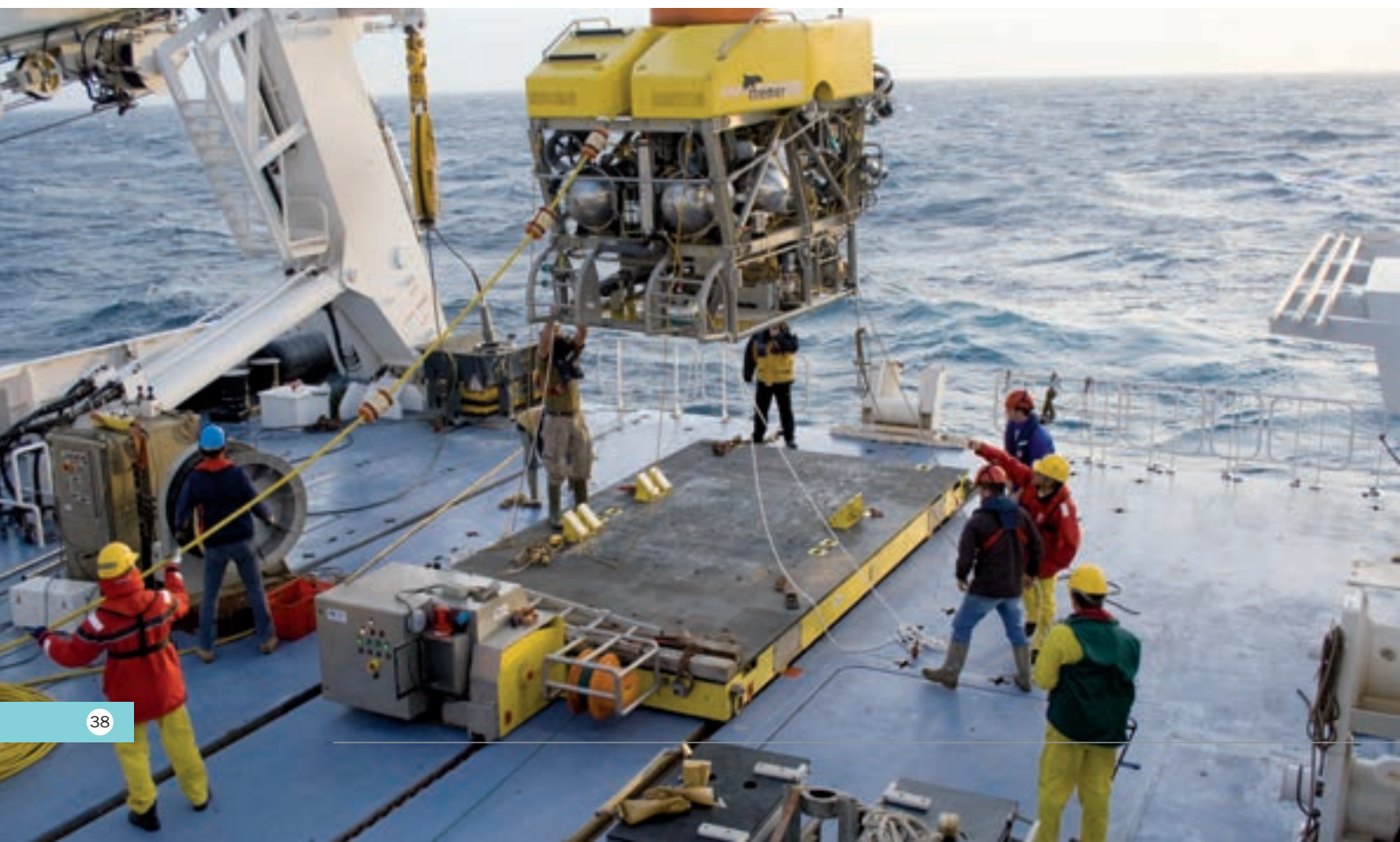
Le programme *Tropical Deep Sea Benthos* (TDSB) consacré à la faune benthique bathyale entre 100 et 1500 m de profondeur est mené à partir **des navires de l'IRD** (*Alis* et *Antea*) et a recours aux équipements traditionnels d'échantillonnage de la faune benthique (chaluts, dragues, carottiers). A ce jour, plus de 60 campagnes ou expéditions ont été effectuées dans le cadre de ce programme sur des zones allant de l'océan Indien (Madagascar) au Pacifique (Polynésie) avec pour but de combler le manque de connaissances de la biodiversité marine profonde en milieu tropical. Des perspectives d'élargissement du programme dans les années à venir concernent notamment le Vietnam et les Antilles.

L'INEE contribue de manière significative à la valorisation des **navires hauturiers et engins submersibles dédiés aux écosystèmes profonds en environnement extrême** (Figure IV.1). Ces recherches sont fréquemment menées en collaboration avec Ifremer ou l'INSU (Géosciences), mais l'INEE apparaît aussi comme porteur principal de projet (chef de projet ou chef de mission). Les campagnes récemment programmées avec les submersibles grand fond, *Nautile* ou *Victor6000*, ont concerné **la structure et la dynamique des écosystèmes chimiosynthétiques** des sources de méthane de la marge angolaise, du

canyon profond du Congo, **les stratégies d'adaptation et de colonisation en milieu hydrothermal** sur la dorsale est-Pacifique, **le suivi à long terme de la dynamique de l'écosystème** dans le cadre de l'observatoire MOMAR sur la ride médio-atlantique. L'analyse des nouvelles demandes de campagne et lettres d'intention au-delà de 2014 témoigne d'un élargissement du vivier des chefs de missions dans ce domaine au sein des laboratoires de l'INEE. A ce jour, il n'existe pas de grand programme permettant d'établir des priorités entre les demandes INEE pour de telles campagnes, bien que le GDR ECCHIS ait joué ce rôle, notamment pour des projets interdisciplinaires.

Il faut signaler aussi la participation de chercheurs de l'INEE à des campagnes hauturières étrangères (Etats-Unis, Allemagne, Japon, etc.). Leur nombre s'est considérablement accru au cours de la dernière décennie et des programmes européens comme MARBEF, HERMES HERMIONE ont notamment amené des opportunités de participation de chercheurs français à des campagnes pilotées par d'autres partenaires. Dans ce contexte international, il convient de mettre en avant l'implication très importante des équipes de l'INEE **dans les recherches menées, notamment avec le soutien de l'IPEV, dans l'océan austral.**

Figure IV.1 - N/O Atalante équipé du robot submersible grand fond Victor6000.





A ces campagnes il faut ajouter les affrètements qui jouent un rôle important lorsque les besoins ne peuvent pas être couverts par la flotte hauturière pour des raisons de disponibilité et de calendrier. **Les campagnes d'exploration menées par l'AAMP** entre 2009 et 2012 avec la COMEX (« MedSeacon » et « Corsican » sur les canyons de Méditerranée et de Corse, et « Pakaihai i te moana » aux îles Marquises) sont des exemples récents ayant largement impliqué des équipes de l'INEE (e.g. IMBE, CRIOBE, LECOB). Les campagnes d'affrètements permettent par ailleurs des travaux d'expérimentation sur site à intervalle régulier pour tenter d'approcher sur des échelles plus appropriées la dynamique d'écosystèmes benthiques profonds ou semi-profonds comme l'il-

lustrent les travaux menés au large de Banyuls dans le canyon Lacaze-Duthiers.

La mise à disposition de **nouveaux engins sous-marins** tels que les AUV (Autonomous Underwater Vehicle) et le HROV (ROV hybride dont la validation opérationnelle est prévue pour 2014), susceptibles d'être mis en œuvre à partir de bateaux plus petits, dont les navires de façade, offrent des perspectives nouvelles pour les recherches sur les écosystèmes des marges continentales jusqu'à 3000 m de fond. La mise à disposition d'équipements dédiés aux travaux en écologie sur ces engins conditionne cependant leur utilisation effective dans ce domaine (e.g. dispositifs de collecte de faune, boîtes de prélèvement, carottiers, vidéo, etc.).

IV.2

Grandes infrastructures en écologie expérimentale

La complexité des systèmes écologiques et des réseaux d'interactions qui les sous-tendent ne peut être appréhendée par la seule observation des milieux naturels. Comme en domaine terrestre, les approches expérimentales sont indispensables pour tenter de décrire les mécanismes qui lient les communautés à leur environnement. Ces approches apportent aux écologistes théoriciens et aux modélisateurs des informations quantitatives pour contraindre les modèles et valider leurs hypothèses. Des données complémentaires aux observations doivent être obtenues à partir d'études expérimentales *in vivo* sur des espèces-clés mais également *in situ* sur des systèmes écologiques complexes. Ces approches peuvent être déclinées directement en milieu naturel comme en environnement contrôlé ou semi-contrôlé, pour réduire le nombre des variables impliquées.

L'expérimentation *in vivo* sur des modèles biologiques marins constitue la base historique de l'expérimentation en sciences marines. La nécessité d'accéder à des organismes vivants a conduit au 19^e siècle au développement de stations marines le long des côtes

européennes. Nombre de ces stations marines historiques existent toujours et disposent d'ensemble **d'équipements et d'infrastructures modernes dédiés à l'expérimentation**. Ces infrastructures restent majoritairement utilisées pour des problématiques relevant des sciences du vivant, au sein desquelles la part des travaux d'écophysiologie en lien avec des questions environnementales s'accroît. Des dispositifs instrumentés permettant de simuler et de suivre les processus dynamiques qui gouvernent le fonctionnement de systèmes écologiques complexes (associations symbiotiques, communautés microbiennes en environnement physico-chimique contrôlé, assemblages d'espèces associées à un substrat) voient le jour et forment les bases de véritables plateformes expérimentales en écologie. Le projet **EMBRC-France** qui permettra de développer des infrastructures expérimentales innovantes étend son champ à l'écologie fondamentale avec pour objectif de fournir à la communauté française et internationale l'accès à des modèles d'organismes ou d'écosystèmes marins.

Au-delà des expérimentations sur des espèces-clés ou sur des systèmes écologiques sim-

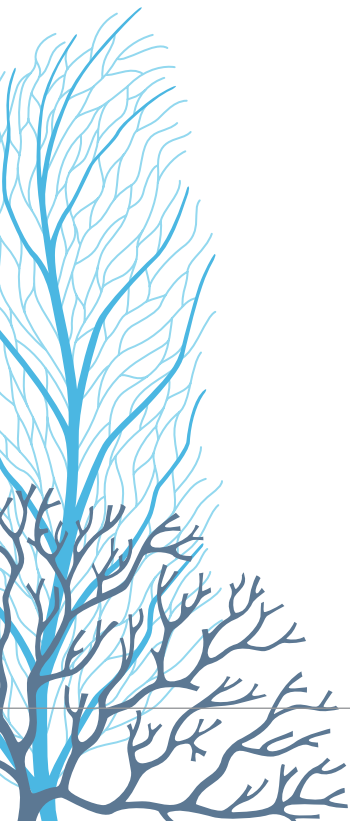




Figure IV.2 - Plateforme MEDIMEER et les mésocosmes associés immergés dans la lagune de Thau (juin 2011).

plifiés, des études dans des conditions plus proches de celles des milieux naturels restent nécessaires pour appréhender la complexité des interactions entre espèces et avec les composantes de l'environnement. Les études en laboratoire, à échelle réduite, doivent donc être complétées par des études sur le terrain et en **mésocosmes** qui élargissent les capacités d'expérimentation à toute une gamme d'échelle. L'approche en mésocosme permet d'étudier l'ensemble des assemblages biologiques, des cellules aux populations, et des communautés aux réseaux trophiques, en milieu contrôlé, dans des conditions simulant l'environnement naturel sur lequel il est possible d'appliquer différents types de contraintes pour en suivre les effets sur les assemblages biologiques.

Au niveau national, deux types principaux d'infrastructures expérimentales de grande taille existent : **les stations d'écologie expérimentale** et **les écotrons**. A ce jour, ces infrastructures concernent très majoritairement les écosystèmes terrestres. Deux cas peuvent être cités comme exemple de ce qui pourrait se développer plus largement en milieu marin.

- **MEDIMEER** est la seule des six stations du **Réseau National des Stations d'Écologie Expérimentale (ReNSEE)** à être dédiée aux écosystèmes marins. Initiée en 2003 par le laboratoire Ecosystèmes lagunaires (actuel ECOSYM), l'infrastructure est devenue une UMS en 2011. Installée sur la lagune de Thau à la station marine de Sète

(Université Montpellier 2), elle comporte 12 enceintes mésocosme immergées *in situ* (Figure IV.2). Ces mésocosmes permettent le confinement de grandes masses d'eau de mer (> 2000 litres) et la simulation contrôlée de forçages (e.g. température, rayonnement solaire), ce qui permet d'étudier les réponses des communautés pélagiques (virus, bactéries, producteurs primaires, secondaires, filtreurs, etc.) et de l'ensemble des réseaux trophiques à ces forçages. Des mésocosmes plus vastes peuvent aussi être déployés sur la lagune de Thau pour l'étude de couplages bento-pélagiques impliquant des organismes de grande taille (poissons, huîtres). MEDIMEER possède également une plateforme mobile flottante permettant le déploiement de neuf mésocosmes immergeables dans des zones côtières, des fjords ou des lacs. Ces mésocosmes mobiles sont équipés des capteurs automatisés (fluorescence, O₂ dissous, conductivité, température, etc.) avec la possibilité d'acquisition de données à haute fréquence et de transmission en temps réel.

- D'autres champs expérimentaux concernent la réalisation d'**enceintes pressurisées** qui permettent de simuler les conditions de température, pression, salinité, la teneur oxygène dissous et, dans une certaine mesure, de simuler certains paramètres chimiques des environnements

océaniques profonds, y compris les plus extrêmes (environnements hydrothermaux). Si l'on est encore loin de pouvoir recréer en mésocosme des conditions chimiques fortement dynamiques, les approches expérimentales dans ce domaine devraient pouvoir bénéficier de progrès technologiques pour se développer considérable-

ment. Elles ouvrent la voie à la compréhension de processus-clés qui gouvernent le fonctionnement et la dynamique de communautés microbiennes et eucaryotes dont la source d'énergie est la chimiosynthèse autotrophe, témoins de l'histoire de la vie sur Terre, et qui jouent un rôle encore mal connu dans l'océan.

Par ailleurs, l'INEE a soutenu le développement d'infrastructures d'expérimentation en condition totalement contrôlées : les **écotrons** reproduisent toute une gamme d'écosystèmes terrestres et aquatiques sur les sites de Foljuif et de Montpellier. La plateforme **PLANAQUA** (PLAteforme expérimentale Nationale d'écologie AQUAtique) à Foljuif soutenue par le programme investissement d'avenir (EQUIPEX) est dédiée aux écosystèmes aquatiques terrestres, mais il pourra être envisagé de décliner les savoir-faire acquis pour simuler des écosystèmes marins, planctoniques et benthiques, à différentes échelles.

IV.3

Deux outils de l'institut : OHM et ZA

L'institut INEE a développé deux types d'outils spécifiquement adaptés aux recherches sur l'environnement et les anthroposystèmes : les Zones Ateliers (ZA)² et les Observatoires Homme-Milieus (OHM)³.

Les ZA forment un vaste réseau inter-organismes d'approches interdisciplinaires incluant notamment les sciences de la nature, les sciences de la vie, les sciences humaines et les sciences de l'ingénieur dans l'objectif de répondre à une question territoriale spécifique pouvant être élaborée en interaction avec les gestionnaires. Leur spécificité réside dans la dimension régionale de l'objet d'étude. Une dizaine sont en place dont deux concernent les environnements marins. La ZA Antarctique (ZATA) couvre un vaste territoire qui s'étend de l'Antarctique (Terre Adélie) aux eaux subtropicales de l'océan Indien (îles Saint Paul et Amsterdam) en passant par les îles subantarctiques de l'archipel Crozet et des Kerguelen. Elle fédère des recherches sur les modifications de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes sous la double influence des changements climatiques et des activités humaines. La nouvelle ZA mer d'Iroise est centrée sur l'interface terre-mer de la pointe bretonne et

couvre des écosystèmes côtiers très diversifiés puisqu'elle intègre les bassins versants, les îles et le domaine maritime. La création du parc naturel marin d'Iroise renforce la dimension biodiversité de cette ZA et les contraintes liées aux activités humaines, notamment agricoles, conduisent à développer les problématiques touchant à la dynamique des flux terre-mer.

Les OHM ont pour vocation de cerner les effets d'un événement perturbateur qui est venu déstabiliser un socio-écosystème. Ils s'attachent ainsi à l'étude de modifications rapides sous l'angle écologique et sociologique. Partant d'un objet anthropique (e.g. bassin minier) ou naturel (cours d'eau) spatialement circonscrit, un OHM analyse les conséquences d'un événement qui est venu bouleverser les équilibres établis (e.g. arrêt d'exploitation, canalisation). Un nouvel OHM, mis en place en 2012, concerne le littoral méditerranéen qui a été affecté par les implantations touristiques lourdes. Il traite de l'anthropisation des rivages en prenant comme sites d'étude privilégiés trois territoires côtiers : le littoral de l'agglomération marseillaise, le Golfe d'Aigues-Mortes, et la Haute Corse, à travers la Balagne et la périphérie sud de Bastia.

2 - <http://www.cnrs.fr/inee/outils/za.htm> et <http://www.za-inee.org/>

3 - <http://www.cnrs.fr/inee/outils/ohm.htm>



IV.4

Méthodes *omiques* et génomique environnementale

L'essor de la génomique et des *omiques* au sens large (transcriptomique, protéomique, métabolomique...) a ouvert de nouvelles voies d'exploration de la diversité et de l'activité des organismes marins. Ces outils sont aujourd'hui au cœur de la recherche sur les écosystèmes marins et leurs fonctions (voir ci-dessous, chapitre V).

L'accès aux plateformes de génomique, grâce notamment au développement des techniques de séquençage haut-débit, s'est rapidement démocratisé. Les nouvelles technologies de séquençage (NTS) de l'ADN génomique ou de l'ADNc dérivé de l'ARN permettent l'analyse de la diversité des microorganismes marins à partir de tout type d'échantillons et sont proposées comme prestations par diverses plateformes nationales ou étrangères. Plus que l'accès aux plateformes, ce sont les compétences et moyens en bioinformatique pour l'analyse, le stockage et l'accès à ces données qui sont critiques. L'annotation d'un génome ou la description de la diversité d'un échantillon à partir de séquences de gènes implique d'analyser en parallèle des millions de séquences et nécessite des compétences en dehors des champs traditionnels de la biologie et de l'écologie marine pour développer et utiliser des nouveaux algorithmes, définir et mettre en œuvre des codes bioinformatiques, utiliser des clusters de calculs, etc. Ces approches constituent l'un des piliers de l'écologie globale, telles qu'elle se développe aujourd'hui en milieu marin. Plusieurs initiatives à grande échelle ont relevé le défi de l'acquisition de ces données en s'appuyant sur de très grandes infrastructures qui ne sont pas spécifiquement marines (EMBL, Genoscope).

Les plateformes de génomique marine et les équipes de recherches étroitement liées à ces infrastructures sont à la pointe de développements méthodologiques en génomique fonctionnelle permettant de mieux comprendre l'adaptation et l'acclimatation d'espèces aux perturbations du milieu abiotique (modifications de température, pH, oxygène, polluants, etc.) ou biologique (espèces invasives, pathogènes). Les infrastructures spécifiquement marines dotées de toute la palette des outils *omiques*, maîtrisant l'expertise théorique et expérimentale du matériel biologique et ayant

accès à des écosystèmes variés, permettent désormais de combiner approches génétiques et écophysiological. Il devient possible d'explorer la biodiversité marine à grande échelle et sur plusieurs niveaux biologiques (du génome au métabolome) et d'appréhender ainsi les réseaux d'interactions fonctionnelles au sein d'un écosystème. Pour autant le fonctionnement des écosystèmes marins ne pourra être explicité par la seule mise en relation de la diversité moléculaire avec un nombre réduit de paramètres du milieu dont les effets sont étudiés en laboratoire sur un nombre limité d'espèces. L'enjeu majeur auquel sont confrontés les chercheurs de l'INEE, en lien étroit avec leurs partenaires d'autres instituts du CNRS (INSB, INSU), est **l'intégration des outils et concepts de ce nouveau domaine, avec ceux déjà largement interdisciplinaires de l'écologie des communautés, de la biogéochimie et de l'écologie des écosystèmes**. C'est l'objectif principal du Réseau Thématique Pluridisciplinaire (RTP) « Génomique environnementale » piloté par l'INEE. En terme d'infrastructure, les nécessités d'archivage de jeux de métadonnées permettant la mise en relation de données *omiques* avec d'autres types d'information (mesures physicochimiques, images satellites, vidéos...) est une priorité.

Au niveau international, la réflexion dans ce domaine est portée notamment par le réseau Euromarine qui unifie les trois réseaux d'excellence Marine Genomics, MarBef et EurOcean. Ce réseau auquel participe de nombreuses équipes de laboratoires marins de l'INEE a comme objectif la compréhension et la modélisation de la réponse des écosystèmes marins aux contraintes imposées par les changements globaux. Il affiche comme priorité l'intégration des *omiques* aux approches théoriques ou expérimentales.

Actuellement, la réduction extrême de certains dispositifs permet d'envisager des expérimentations à l'échelle des unicellulaires et ainsi d'aborder des processus totalement hors de portée il y a peu. Les nouvelles approches de **single cell genomics** offrent des perspectives encore plus grandes. Ce passage à l'échelle de la cellule permet d'aborder l'information génétique pour les organismes unicellulaires avec le même



degré de discrimination que pour les pluricellulaires. Ceci vaut d'abord pour leur identification, et donc pour la découverte de nouvelles molécules, de nouvelles fonctions..., mais également pour comprendre les systèmes écologiques

microbiens et leur fonctions, apportant un éclairage nouveau sur des mécanismes aujourd'hui considérés comme des boîtes noires. On peut ainsi combiner l'analyse de la diversité et de l'activité des organismes à échelle cellulaire.



IV.5

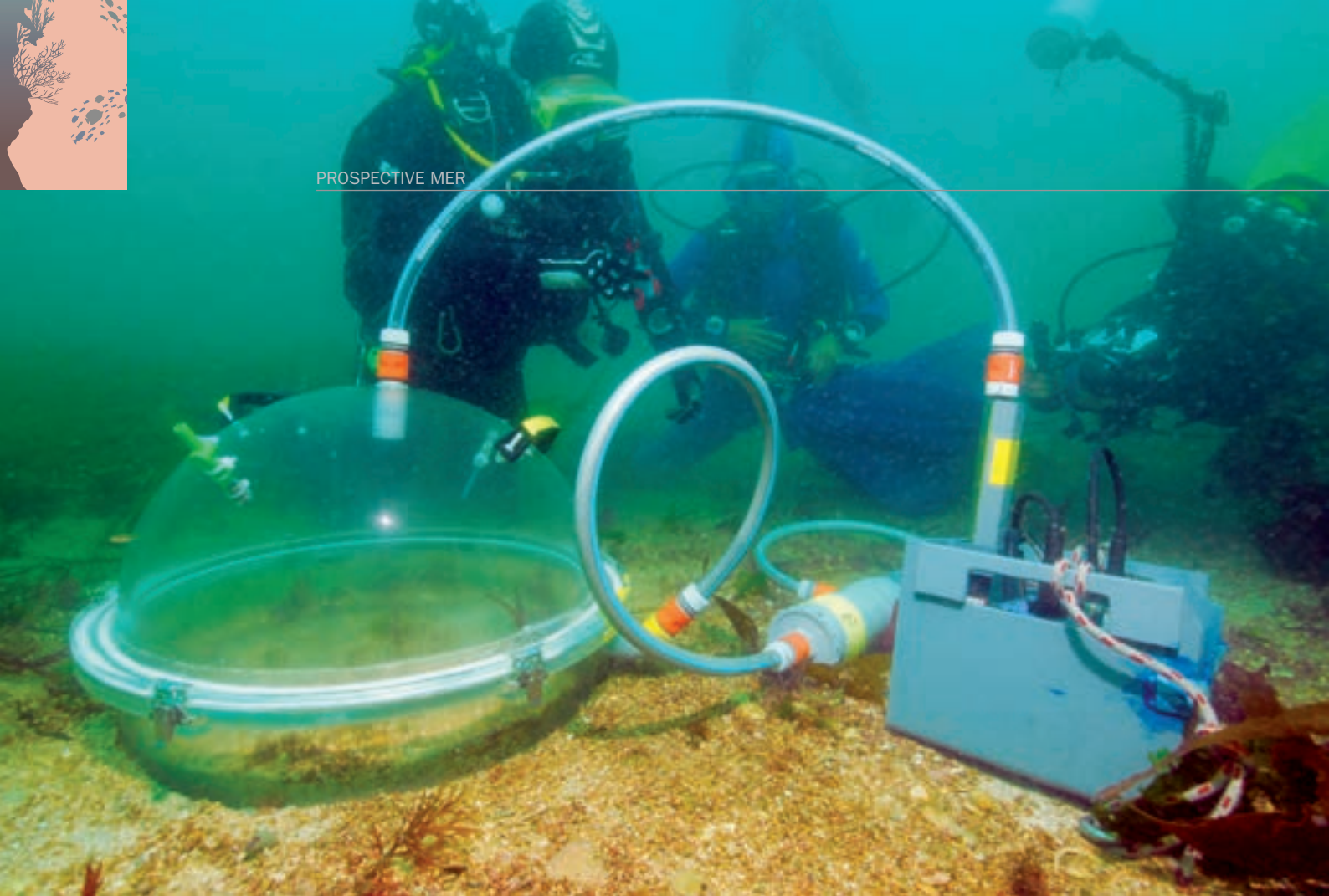
Plateformes instrumentales intégrées pour l'expérimentation *in situ*

Les approches *in natura* restent indispensables à la validation des hypothèses sur le rôle des processus écologiques fondamentaux, issues de modèles théoriques ou basées sur des études en laboratoire et en mésocosmes. Assurer la transposition des résultats obtenus de l'échelle de l'expérience, à celle de l'écosystème réel suppose la mise en place de moyens d'observation et d'expérimentation *in situ* lourds. Les scénarios de réponse des écosystèmes au changement global basés sur des modèles prédictifs de perturbations, notamment climatiques, doivent pouvoir être testés. Mais si les observations servent souvent de support à ces validations, seule l'expérimentation en milieu naturel permet d'établir les liens de causalité et donnent accès aux mécanismes autorisant l'extrapolation à grande échelle des sorties des modèles.

A côté de grandes infrastructures dédiées à l'exploration de la biodiversité, à la caractérisation de l'environnement, à l'expérimentation en conditions contrôlées ou aux approches *omiques*, **des plateformes d'expérimentation *in situ* intégrées et modulaires, combinant les technologies les plus avancées** et permettant l'étude expérimentale des processus écolo-

giques à l'œuvre dans le milieu naturel, apparaissent de plus en plus comme un élément indispensable de la palette des infrastructures en écologie marine (e.g. dispositifs instrumentaux mobiles).

Toute une panoplie d'outils est utilisée de longue date par les équipes de recherche en écologie marine. Pour autant, **les boîtes à outils modulaires qui permettent de suivre en parallèle un ensemble de paramètres biotiques et abiotiques** manquent encore pour de nombreux écosystèmes. La difficulté d'accès à l'océan profond, autant que l'importance de modèles biologiques et écologiques originaux dont le potentiel en écologie fondamentale reste à exploiter, a justifié l'implication importante de la communauté INEE qui a ainsi affirmé son leadership dans le développement d'outils dédiés à l'étude des adaptations aux environnements marins extrêmes (avec le support de programmes internationaux/européens). Le réseau européen CAREX *Life in extreme environment* et la réflexion sur les infrastructures et outils menée dans son cadre peuvent d'ailleurs servir de base à une déclinaison pour d'autres types d'écosystèmes marins. Le développement de plateformes instrumentées intégrées est encore en gestation



pour d'autres environnements modèles comme ceux qui sont directement impactés par le réchauffement ou l'acidification des masses d'eaux, les phénomènes d'anoxie et d'exposition aigüe à des composés toxiques, ou encore les récifs coralliens tropicaux soumis à des pressions anthropiques multiples.

Sur le modèles des capteurs utilisés pour tracer la migration des oiseaux ou mammifères marins et suivre en parallèle leur physiologie (trophique), la définition d'**équipements nouveaux donnant accès aux paramètres biologiques ou physico-**

chimiques pertinents, et leur intégration dans une **instrumentation modulaire** pouvant être déployée par des équipes non-spécialisées garantira la validation à grande échelle de résultats fondamentaux. Leur déploiement dans un contexte d'écologie globale rend indispensable la multiplication de ces **plateformes légères**. Tout autant que les stations d'écologie expérimentales, les sites d'expérimentation intégrés qui mobilisent des équipes sur large spectre de disciplines constituent un cadre idéal pour la mise au point et la validation de tels jeux de plateformes.

IV.6

Capteurs et biocapteurs

L'un des domaines où l'INEE est particulièrement visible en instrumentation concerne le développement de capteurs. L'ouvrage *Sensors for ecology*⁴ édité par l'INEE a mis en évidence les avancées permises par ces nouveaux outils dans de nombreux domaines de l'écologie, y compris en milieu marin. En prenant comme référence l'échelle des assemblages d'organismes voire des individus isolés, les capteurs fournissent des données représentatives des conditions environnementales auxquelles est réellement soumis le vivant. De telles données reflètent directement les interactions entre vivant et environnement. Des partenariats étroits entre experts en technologies de mesure et écologistes ont permis de définir des capteurs adaptés aux contraintes des recherches en écologie, y compris pour des modules de mesure autonomes dans des conditions les plus extrêmes (environnements profonds, mammifères et oiseaux marins). Le soutien technique (ingénieurs, techniciens) dans ce domaine est essentiel au

développement de capteurs dédiés aux questions spécifiques de l'écologie, et adaptés aux environnements étudiés.

Il faut distinguer les capteurs nécessaires en écologie de ceux qui sont mis en œuvre dans les dispositifs d'observation à long terme de l'Ifremer ou de l'INSU, même si les recherches en écologie peuvent utiliser les données qui en sont issues. La finalité des réseaux d'observation actuels reste en effet largement celle des changements océaniques à large échelle (circulation physique et biogéochimie liée au cycle du carbone) et n'intègrent pas nécessairement les paramètres biotiques et abiotiques les plus pertinents sur le plan écologique. La disponibilité de capteurs de paramètres chimiques et biologiques pouvant fonctionner de manière fiable et continue reste un facteur limitant, la plupart des capteurs étant des capteurs de paramètres physiques (température, salinité, irradiance) ou reflétant l'abondance du phytoplancton via ses propriétés physiques (fluorescence).

IV.6.1 Mesures *in situ* à l'échelle des organismes et de leurs interactions

Dans l'étude des organismes marins, la miniaturisation des dispositifs et la mise au point de nano-micro-capteurs implantables sur, voire dans, les organismes révolutionne l'écologie fonctionnelle, la physiologie... La miniaturisation des capteurs et enregistreurs, accompagnée d'un accroissement des capacités d'acquisition et de stockage de données restent une priorité pour suivre les besoins, les déplacements, les comportements et comprendre le fonctionnement de certaines espèces et communautés, sans perturber les individus ainsi instrumentés.

Le développement de capteurs et biocapteurs est également un enjeu majeur pour le développement des recherches sur les écosystèmes marins. L'une des perspectives est de pouvoir identifier et suivre *in situ* la diversité de certains microorganismes (y compris larves de métazoaires), ou encore les variations de certains composés chimiques résultants de l'activité

biologique qui témoignent du fonctionnement des communautés. Le suivi *in situ* de tels paramètres permet aussi d'accéder aux systèmes biologiques et à leurs interactions avec l'environnement. Certains composés chimiques sont notamment susceptibles d'avoir un effet majeur sur les communautés (polluants organiques tels que les HAP ou PCB, formes toxiques d'éléments tels que le sulfure d'hydrogène, les radicaux de l'oxygène, les métaux lourds dissous). Comprendre la réponse à long terme des systèmes biologiques et écologiques aux changements environnementaux nécessite de mieux quantifier les teneurs de ces composés dans l'habitat et leur variabilité.

Le développement de capteurs appropriés s'appuie sur des stratégies diverses et complémentaires :

- l'adaptation *in situ* de techniques d'analyse utilisées en laboratoire qui donnent accès à une gamme de paramètres-clés ;



- le transfert de technologies innovantes du domaine biomédical au domaine de l'environnement et de l'écologie (comme les systèmes microfluidiques ou les nanocapteurs) ;
- l'intégration de différents types de capteurs (chimie, imagerie, physique) dans des plateformes instrumentales dédiées à l'expérimentation.

IV.6.2 Monitoring des masses d'eau

Les modifications des propriétés des masses d'eau sous l'influence de divers forçages, y compris en grande profondeur, sont de plus en plus marquées. Dans ce contexte, l'inventaire de la biodiversité en relation avec les conditions de l'habitat et l'observation de leurs variations à long terme constitue la base de connaissances fondamentales indispensables pour les recherches en écologie, et au-delà pour établir des mesures de protection et de conservation. Il existe à l'heure actuelle des plateformes (bouées, ou mouillages instrumentés) permettant le suivi des paramètres physico-chimiques des masses d'eaux. Ces plateformes sont équipées le plus souvent de sondes commerciales, dont la fiabilité dans le temps n'est pas toujours

facile à garantir. Techniquement plus complexes, les analyseurs chimiques en flux ont montré leur potentiel pour opérer de manière fiable et autonome sur des durées de plusieurs mois en milieu marin. Quelques instruments de ce type sont commercialisés pour des mesures à faible profondeur (sels nutritifs principalement). Même si le potentiel des analyseurs en flux est large (pH, CID, pCO₂, alcalinité, ammoniacque, fer, silice, métaux lourds, etc.), ils restent peu utilisés pour la recherche dans le domaine de l'écologie et l'environnement car ils nécessitent un investissement en terme de maintenance et un savoir-faire technique qui en restreignent l'usage en dehors du cadre des dispositifs d'observation à grande échelle.

IV.6.3 Gradients physico-chimiques en milieu benthique

A la différence des masses d'eau, les fonds marins abritent des écosystèmes benthiques caractérisés par une hétérogénéité des peuplements, mais aussi par des gradients physico-chimiques marqués. La capacité de décrire ces gradients avec une résolution spatiale et temporelle utilisant des microélectrodes ou des optodes planaires a considérablement amélioré la connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes. L'étude du fonctionnement d'écosystèmes en environnement extrême et difficile d'accès tels que les milieux hydrothermaux profonds, ou sous la banquise, continue de justifier un investissement important dans le développement de capteurs. Nombre de sondes électrochimiques et analyseurs (colorimétriques, spectroscopie de masse...) ont été adaptés pour fonctionner à partir de submersibles et autres plateformes profondes (Figure IV.3). Ces environnements ne sont cependant pas les seuls domaines d'application de ce type de capteurs. La capacité de relier des conditions chimiques de l'habitat à la distribution des espèces ou à des assemblages

microbiens, *in situ* et *ex situ* sur des carottes de sédiment maintenues en aquarium, a permis notamment de mieux comprendre les interactions des organismes benthiques avec les processus biogéochimiques dans les milieux côtiers. La cartographie en 2D de l'oxygène, du pH, ou encore les microprofils d'oxygène, de sulfure, de fer et manganèse dissous ont montré les effets majeurs de la bioturbation et de la bioirrigation sur la diffusion de ces composés et le transport de la matière organique particulaire dans les sédiments. Le contrôle exercé par les métazoaires (par exemple dans les herbiers) sur l'activité microbienne et les transformations biogéochimiques tels que la nitrification et la reminéralisation de la matière organique a également été souligné.

A ce jour, le suivi en continu de la dynamique de processus grâce à des capteurs est le plus souvent mis en œuvre en aquarium où seule la partie sensible du capteur est immergée. Le principal avantage d'approches *in situ* est de rendre compte de la combinaison des facteurs hydro-

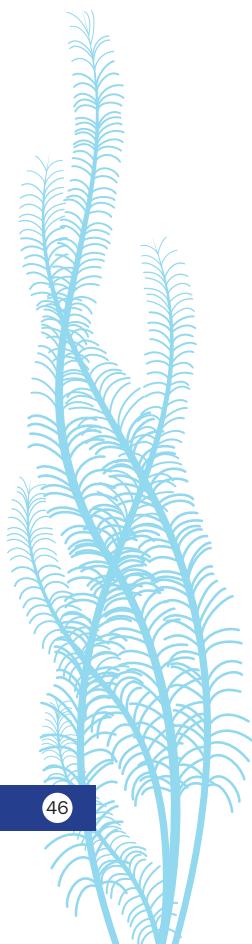




Figure IV.3 - Capteurs électrochimiques *in situ* opérés par le submersible Nautilus.

dynamiques, biologiques et physicochimiques en interaction dans les milieux naturels. Malgré l'adaptation réussie de capteurs autonomes pour des expériences *in situ* brèves, ces outils font encore largement défaut pour des échelles temporelles dépassant quelques cycles diurnes ou de marée. Les réponses des écosystèmes à des événements transitoires ponctuels (tempête, pollution algue) ou saisonniers (blooms) sur plusieurs semaines à plusieurs mois sont appréhendées par des prélèvements et mesures ponctuelles répétées qui ne permettent pas d'identifier les phénomènes de transition rapide, dont la connaissance est pourtant essentielle. En outre, parmi les instruments adaptés pour une utilisation en immersion complète,

seuls quelques uns ont atteint la fiabilité et la robustesse suffisantes pour un usage commun en écologie benthique. Dans ce domaine, un effort pour le développement d'outils opérationnels pour un large éventail d'écosystèmes benthiques reste crucial.

Il n'existe pas de capteurs standards en écologie benthique marine, mais plutôt un ensemble de techniques disponibles qui doivent être combinées pour répondre à des questions spécifiques. Le défi consiste plutôt à rassembler une expertise interdisciplinaire, à l'interface de la géochimie, de l'écologie et de la chimie analytique afin d'apprécier les avantages et les inconvénients des différentes techniques et leur combinaison possible.

IV.6.4 Vers des dispositifs intégrant monitoring biologique *in situ* et capteurs physiques et chimiques

Les outils de monitoring biologique *in situ* représentent un potentiel considérable pour la recherche en écologie marine. Le transfert *in situ* d'outils moléculaires pour l'inventaire de la biodiversité et de l'activité microbienne (puces à ADN, biocapteurs) reste cependant un défi et demandera un effort en développement technologique soutenu sur le long terme. Peu d'équipes de recherche en écologie marine se sont lancées dans cette voie, les financements étant majoritairement orientés vers des applications de qualité des eaux (par exemple pour la détection de toxines). Dans ce domaine, les recherches en écologie expérimentale peuvent apporter beaucoup. La réunion des compé-

tences multidisciplinaires au sein de l'INEE offre un contexte exceptionnellement favorable pour réussir l'intégration des capteurs physiques et chimiques et des techniques mises au point pour la détection de microorganismes et de leur activité métabolique. Les stations d'écologie expérimentale et écotrons sont un cadre idéal pour tester ces capteurs et biocapteurs à tous les stades de leur mise au point. L'utilisation des capteurs dans les programmes de recherche est aussi un moyen de valider leurs performances en conditions opérationnelles avant un transfert éventuel vers des applications de suivi de la qualité des milieux à vocation sociale ou économique.

IV.7

Modélisation des systèmes, analyses de données

La nécessité d'archiver de grandes quantités de données dans des bases interopérables, d'accéder à ces données et à d'autres ressources du même type (*data mining*), de construire des modèles et d'élaborer des scénarios touche tous les domaines des sciences de la mer qui concernent INEE : biodiversité, écosystèmes, interactions hommes – milieux.

En ce qui concerne l'archivage et la mise à disposition de données, force est de constater une grande disparité depuis les bases internationales en lien avec de grands programmes (e.g. CoML, GBIF, WORMS, etc.) jusqu'à des projets locaux plus ou moins cryptiques. La création récente par l'INEE de l'UMS BBEES a été pensée pour combler ce « vide » et contribuer à faire remonter les informations locales à un niveau visible par la communauté. Les volumes de stockage nécessaires tout comme la diversité des données à archiver (descripteurs taxinomiques ou environnementaux géoréféren-

cés, images, vidéos, séquences génétiques...) justifient en effet la mise en place d'infrastructures dédiées avec les moyens humains pour en assurer la gestion dans la durée (un risque majeur est en effet que des données, en vieillissant deviennent « illisibles »). Pour certains jeux de données, il peut s'avérer préférable de s'appuyer sur des consortiums inter-organismes nationaux ou internationaux, voire de déléguer leur gestion à d'autres partenaires. Quoiqu'il en soit, tout le monde s'accorde aujourd'hui pour reconnaître que **les deux verrous principaux sont l'interconnexion** (donc la mutualisation) et **l'interopérabilité des données**. Ces verrous ne sont pas seulement techniques, mais ils posent également des questions de propriété, de droit d'accès, d'usage exclusif (e.g. pour accorder le temps de publier), etc. auxquelles il est difficile de répondre de manière simple.

La question de l'utilisation des données à des fins de modélisation est multiple car elle dé-



Bouées
océanographiques

pend des champs disciplinaires concernés (voir ci-dessous les chapitres V à VII). Ce ne sont pas les mêmes démarches qui prévalent pour modéliser et scénariser la distribution des espèces, établir des cartographies d'habitats, prédire les changements de structure et de fonction des écosystèmes marins. Mais toutes nécessitent

un savoir-faire et, le cas échéant, des infrastructures dédiées (calculateurs) qui sont souvent hors du champ de l'institut (e.g. centres de ressources informatiques). Les modèles eux-mêmes sont souvent développés en collaboration avec des partenaires européens ou français d'autres instituts et organismes.



Prospective

mm er



II^e partie

Piliers thématiques





V

LES BIODIVERSITÉS ET LEURS DYNAMIQUES

Coordinateurs : Guillaume Lecointre, David Mouillot et Frédérique Viard

Contributeurs : Nicolas Bierne - Sylvie Dufour - Serge Morand - Thierry Perez - Marc Troussellier

Couvrant 70% de la superficie de la planète et plus de 96% de son volume biosphérique, l'océan mondial a toujours représenté un compartiment essentiel pour la vie. Dans toute sa diversité, la vie marine est extraordinairement abondante et diverse: tous les grands phylums sont présents dans l'océan et la plupart y sont nés. Dans le contexte du changement global, l'objectif central est d'être en capacité de répondre à la question des futurs possibles pour la biodiversité marine et pour les services écosystémiques qui lui sont associés. Quels changements en cours ? Quelles évolutions à venir ? Quelles adaptations escompter ?

V.1

Descriptions et inventaires

V.1.1 Quelles entités de la biodiversité prendre en compte ?

Les écosystèmes marins sont largement plus anciens et plus vastes que les écosystèmes terrestres et le recensement de leur biodiversité alpha n'est encore que fragmentaire. De manière globale, on peut estimer que 70% à 80% des espèces marines restent à découvrir et plusieurs « boîtes noires » sont d'immenses réservoirs de biodiversité (nématodes, radiolaires, bactéries, virus, etc. ou encore symbiotes). Dans tous les milieux étudiés à l'aide des nouvelles méthodes de séquençage massif de la biodiversité, celle-ci se révèle bien supérieure aux estimations basées sur l'observation des organismes à travers leurs caractères morphologiques. En effet, des pans entiers de diversité échappent aux analyses morphologiques, essentiellement dans le monde microbien (virus, procaryotes, protistes), tandis que les espèces cryptiques ou pseudo-cryptiques abondent dans les fractions visibles du vivant (protistes, plantes, métazoaires).

Les récentes explorations exhaustives de secteurs bien circonscrits comme l'île de Santo

dans l'archipel des Vanuatu ont conduit à la description d'une multitude de nouvelles espèces dans des environnements littoraux a priori déjà bien explorés. L'exploration d'écosystèmes originaux comme les suintements hydrothermaux froids, les carcasses de grands mammifères ou les bois coulés, ainsi que l'exploration de vastes zones isolées de l'océan (zones profondes, mers polaires...) apportent leur lot de découvertes. En ce qui concerne les organismes microscopiques, l'utilisation des méthodes moléculaires amène à un taux de nouveauté de plus de 80% et permet de penser que le monde des microorganismes reste pratiquement *terra incognita*. Pour ce compartiment de la biosphère marine, la structuration spatiale des communautés apparaît beaucoup plus forte que pensé. Ainsi, les méthodes de séquençage massif appliquées désormais à de nombreux échantillons du milieu marin révèlent que parmi les dizaines de milliers d'OTUs identifiés, la moitié d'entre eux n'est retrouvée que sous forme d'un exemplaire unique attestant

d'une très forte diversité d'entités rares (« *the rare biosphere* »).

A l'échelle de l'océan global il pourrait bien y avoir plusieurs millions d'espèces marines, si l'on tient compte des organismes unicellulaires (Figures V.1, V.2).

Les inventaires exhaustifs de la biodiversité marine, des virus aux métazoaires, sont extrêmement rares, même à l'échelle locale. En effet les communautés scientifiques des micro- et macro-biologistes sont encore trop disjointes et **les concepts mêmes de biodiversité diffèrent suivant les grandes catégories du vivant** : biodiversité essentiellement génomique chez les virus, métabolique chez les bactéries et archées, organismique chez les eucaryotes uni- et pluri-cellulaires. Les concepts d'espèces et de populations suscitent de vives discussions à propos des virus et des procaryotes, et sont encore très peu connus chez les pro-

tistes, alors que les concepts de réseaux métaboliques supra-spécifiques et de pan-génomés sont rarement abordés chez les eucaryotes pluricellulaires. Or, étant donné la relative complexité et l'extrême intégration des réseaux de biodiversité marine, il est crucial de casser les barrières conceptuelles et parfois méthodologiques entre les différentes communautés de biologistes marins si l'on souhaite comprendre les processus à l'échelle écosystémique, en intégrant l'ensemble de la biodiversité.

Sur quelles catégories appréhendons-nous la biodiversité ? Une réflexion globale sur la question montre que toutes ces catégories sont arbitraires : elles répondent au besoin de rationalité, d'action ou d'exploitation de l'observateur. Le « cahier des charges » moderne de nos classifications, fixé par Charles Darwin en 1859, n'est ni écologique, ni culinaire : c'est l'apparement qui régit la légitimité des catégories que nous fabriquons en systé-

Figure V.2 - Capture du benthos à partir d'une barge sur le littoral de Terre Adélie (Antarctique).



Figure V.1 - Diversité du plancton

matique et pas leur fonction écologique ni leur qualité gustative. Cela reste vrai aujourd'hui, d'autant que Willi Hennig nous a fourni en 1950 les moyens conceptuels de remplir le cahier des charges darwinien. Il n'y a donc pas de rang formel inscrit dans la nature, pas de rang formel plus légitime qu'un autre. Compter le nombre d'embranchements ou de classes du monde animal dans l'océan, puis le comparer à ce même nombre pour le milieu terrestre,

n'a que peu de sens au regard de l'histoire du vivant, même si cela peut dans certaines situations avoir un sens écologique. Dans le contexte théorique moderne, un rang étant un inter-nœud dans l'arbre phylogénétique du vivant, il y aura potentiellement et formellement autant de rangs formels que de branches latérales que nous sommes capables de capter. Aucun rang n'est donc plus « remarquable » qu'un autre.

DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE ET MORPHOLOGIQUE

En systématique, le cahier des charges étant l'apparement, chaque catégorie (le « contenant ») est justifiée par au moins un attribut hérité, et partagé par le « contenu ». Une exception toutefois concerne le rang spécifique. Une espèce est un flux générationnel indivis. La propriété qui justifie la catégorisation en espèces est alors la capacité à faire ensemble de la descendance fertile. Un généticien insistera sur le fait qu'estimer la biodiversité en comptant les espèces est insuffisant : la diversité génétique est loin d'être homogène d'une espèce à l'autre, y compris au sein d'une même famille. Par exemple, rien que chez les téléostéens, la distance génétique au sein des Saint-Pierre ou au sein des Régalecs est bien supérieure à ce qu'on trouve comme distances génétiques entre espèces de leurs familles respectives. A l'inverse, chez plusieurs groupes de téléostéens antarctiques, les distances interspécifiques sont quasi-nulles alors que les formules chromosomiques garantissent qu'on a bien à faire à des communautés de reproduction isolées les unes des autres.

Toutes les espèces, et a fortiori tous les taxons, ne sont pas égaux face à une mesure objective et homogène de la diversification génétique. De plus, la diversification morphologique n'a que très peu de lien avec la quantité de changement génétique telle qu'on la mesure usuellement, et même pas de lien avec le polymorphisme génétique des populations. Les morphologies panchroniques, comme celles des limules ne reflètent pas le polymorphisme enzymatique qu'on a trouvé chez les espèces concernées. La morphologie ne reflètera donc pas nécessairement l'estimation des divergences généalogiques.

V.1.2 Comment, dans ce contexte, aboutir à des inventaires raisonnés ?

Les inventaires moléculaires restent le meilleur moyen que nous puissions avoir pour ne pas nous laisser abuser par plusieurs écueils.

- L'écueil « essentialiste » qui consiste à penser que les catégories (ou les rangs) sont dans la nature (compter les « embranchements ») et qui se dispense généralement d'analyser la diversité infra-spécifique.
- L'écueil physique qui consiste à n'attri-

buer de l'importance qu'aux organismes visibles à l'œil nu, ou qui confine notre appréhension de la biodiversité aux zones les plus facilement accessibles (on n'échappe cependant pas à cet écueil : échantillonner dans le milieu marin profond sera toujours plus difficile que dans le marin côtier).

- L'écueil anthropocentrique qui mènerait presque à une sur-investigation de la diver-

sité des espèces qui nous ressemblent le plus, ou celles auxquelles on s'identifie le plus, voire celle qui nous seraient les plus « sympathiques » ou « antipathiques ».

- L'écueil utilitariste qui consiste à ne voir de la biodiversité que les organismes dotés d'attributs potentiellement exploitables. La biologie n'aurait alors jamais eu accès aux étonnantes propriétés des rotifères et, même d'un point de vue purement utilitariste, nous n'aurions jamais eu accès aux bienfaits des tréhaloses des tardigrades si des chercheurs n'avaient pu préalablement s'intéresser aux tardigrades, motivés par leur curiosité scientifique !
- L'écueil le plus important : celui du réverbère qui consiste à ne chercher que dans les clades où l'on pense qu'il y a matière à trouver. L'inventaire moléculaire permet d'y échapper en découvrant des séquences d'organismes que l'on ne cherchait même pas.

L'inventaire moléculaire, de type code barre, capte l'ADN quelle que soit la taille des organismes, quelle que soit notre représentation à leur égard, et mieux encore, quelles que soient nos attentes. L'espèce n'est pas fixée a priori, mais elle résultera d'une estimation des divergences des individus en présence. Il s'agit donc là d'un moyen puissant d'estimer la biodiversité, si les moyens à la mer ne sont pas eux-mêmes trop biaisés... C'est le problème de la taille des mailles du filet à plancton ou du type de drague utilisée. Pour autant, cette démarche déjà largement entreprise n'est pertinente qu'à trois conditions :

- Une base de données de séquences n'est pertinente que si des *taxonomistes* ont validé des noms en lien avec des spécimens

de référence stockés et gérés dans des musées. Les moyens à allouer aux *collections* sont donc un point central du dossier : pas de « *barcode* » sans collections. Actuellement, les institutions se lancent dans le code-barre moléculaire sans investir dans les collections qui se retrouvent submergées de spécimens non nommés. A ce sujet, on peut dire qu'à court ou moyen terme on va dans le mur.

- Elle n'est pertinente que si plusieurs marqueurs moléculaires sont séquencés simultanément pour chaque organisme, et cela en routine.
- Elle n'est pertinente que si des moyens de calcul puissants permettent en aval le traitement des données.

L'inventaire moléculaire suscite en outre plusieurs retombées très positives qui devront être accompagnées.

- Il va stimuler la renaissance de la taxonomie et le besoin d'anatomie comparée.
- Il ouvre la porte à des problématiques de phylogéographie et de radiations évolutives via l'accès aux séquences de gènes, servant de marqueurs, comparées sur plusieurs régions.
- La problématique précédente donne accès à l'estimation des tempos de l'évolution, grâce aux horloges moléculaires ; on peut ainsi reconstituer une partie de l'histoire du taxon en lien avec celle du milieu (construction de chronogrammes calibrés sur des espèces fossiles).
- Il donne accès à la phylogénie, et donc à l'histoire des clades en lien avec celle de la planète, si l'on a séquencé en parallèle d'autres marqueurs plus conservés.

V.1.3 Quels moyens mobiliser ?

Aujourd'hui, l'appréciation exhaustive de la biodiversité de tout écosystème marin dispose d'un instrument de choix : le séquençage à très haut débit (NTS – Nouvelles Technologies de Séquençage). Les méthodes d'échantillonnage, d'extraction, de séquençage massif, et d'analyse de la biodiversité génétique environnementale totale ont l'énorme avantage d'apporter un langage et des outils communs pour quantifier la biodiversité totale, visible et invisible, d'un environnement

donné. De plus, les profondeurs de séquençage – des millions de lectures par échantillon – permettent, pour la première fois, de recenser les biodiversités macro- et microbiennes à saturation, y compris les taxons rares ou en transit dans le milieu étudié. Elles permettront, à terme, non seulement de recenser et quantifier les OTUs à travers tous les domaines du vivant, et ce de manière comparable entre les différents environnements, mais aussi de reconstruire les



Dépôt d'échantillons d'ADN sur gel d'électrophorèse. Les molécules d'ADN migrent vers la cathode et sont séparées selon leur taille dans le gel. Un colorant, comme le bromure d'éthidium, permet de voir l'ADN sous les UV.

métagénomiques et métatranscriptomiques, ouvrant la voie à la génomique et métabolomique des populations. Ainsi, les méthodes NTS permettent d'accéder à une mesure la plus objective possible de la biodiversité à différents niveaux systémiques : gènes, organismes, fonctions, populations, réseaux métaboliques, et d'appréhender l'évolution de ces biodiversités par l'étude des mutations. Cependant elles comportent aussi plusieurs difficultés. En effet, la réalisation d'un inventaire marin raisonné de la biodiversité implique de remplir plusieurs critères :

- Disposer de moyens à la mer (**navires**, marins, **logistique de terrain** au service de la science et non l'inverse...). A noter que les volumes de milieu échantillonné augmentent de manière exponentielle avec la taille des organismes cibles.
- Anticiper l'archivage physique de spécimens et donc d'allouer des moyens aux **collections** (fluides, contenants, heures de vacations, contrats d'ingénieurs).
- Développer les **capacités d'analyse et de calcul** (heures d'ingénieurs).
- Sous un aspect plus prospectif, l'inventaire moléculaire via le barcode, particulièrement important pour les microorganismes dont la biomasse est la plus importante et la biodiversité la moins connue, implique des **moyens de séquençage massif** qui devraient se trouver garantis à l'échelle nationale, et non à l'échelle de petits contrats, chaque

laboratoire n'ayant pas les moyens de sous-traiter à prix d'or tout le séquençage dont il a besoin, ni de posséder les machines devenues trop puissantes pour une seule UMR, fût-elle grosse. En somme, il existe ici un problème d'échelle, qui pourrait être résolu grâce à l'implication pérenne d'un centre national de séquençage.

- Il faut impérativement garder à l'esprit qu'une séquence d'ADN ne vaut rien sans une étiquette fiable. Ceci nécessite, de soutenir non seulement les collections nationales qui sont des référentiels universels d'objets porte-noms, mais aussi, sur le long terme, les postes qui disposent de la compétence taxonomique nécessaire. Ceci vaut pour les macro- comme pour les microorganismes. Toutefois, pour ces derniers, des difficultés supplémentaires surgissent. Outre que les collections de microorganismes sont difficiles à établir et maintenir, se pose la question des microorganismes non-cultivables qui constituent l'essentiel des inventaires menés au moyen des outils moléculaires. Il s'agira donc de soutenir également les recherches permettant d'intégrer un maximum de microorganismes pas ou difficilement cultivables dans les souchothèques marines.



MÉTHODE NTS

Une fois réalisée l'extraction des acides nucléiques – ADN et ARN totaux – des communautés présentes, des virus aux métazoaires, les acides nucléiques extraits peuvent être séquencés directement (métagénomomes, métatranscriptomes), ou après amplification par PCR de marqueurs génétiques de la diversité organismique (métabarcodes) ou métabolique. Les millions de séquences obtenues à partir de chaque échantillon sont assemblées en *contigs* pour les méta-génomomes/transcriptomes ou OTUs (*Operational Taxonomic Units*) pour les métabarcodes, et comparés à des génomes ou gènes de références afin de les assigner à un taxon. L'analyse de l'ADN permet de détecter la totalité de la communauté présente, y compris les organismes dormant ou morts, le séquençage de l'ARN donne accès aux organismes ou gènes actifs dans un environnement donné.

Sur le plan technologique, les développements attendus concernent au premier chef les nouvelles technologies de séquençage et les moyens de calcul afférents qui doivent devenir accessibles à une grande partie des équipes nationales. De nombreux marqueurs génétiques sont en cours de développement pour l'ensemble des catégories du vivant au sein d'équipes qui maîtrisent la chaîne opérationnelle. Mais cette maîtrise doit s'étendre. Actuellement, plusieurs cercles de réflexion se réunissent pour envisager comment les technologies de séquençage de nouvelle génération vont pouvoir être utilisées dans des buts de caractérisation moléculaire de la biodiversité. En effet, l'abandon des techniques fondées sur les principes du « séquençage Sanger » pour de nouvelles technologies amènent un profond remaniement des flux du travail de séquençage, de gestion des données de séquence, du stockage de ces données et impactent considérablement les moyens bioinformatiques nécessaires à leur analyse. Ces réflexions n'ont

pas encore abouti, mais elles sont amorcées notamment au sein du Réseau Thématique Pluridisciplinaire du CNRS « Génomique Environnementale ». Il reste que la plupart des équipes ne se sont pas encore dotées des moyens de calculs qui les rendront capables, autant sur le plan du *hardware* que sur celui du *software*, de traiter les quantités astronomiques des séquences que va générer le séquençage de nouvelle génération. Quelques institutions comme le CNRS, l'INRA ou le MNHN s'y préparent, notamment dans le cadre du consortium « Bibliothèque du Vivant », qui distribue des soutiens sur projets parmi un réseau national d'équipes impliquées dans la caractérisation moléculaire de la biodiversité. Bibliothèque du Vivant rejoint actuellement les réflexions du RTP « Génomique Environnementale ». Ces convergences d'initiatives dans l'animation sont les bienvenues, mais sans personnels techniciens ou ingénieurs assignés à ce qui se prépare comme un véritable changement d'échelle, on n'aboutira pas.

Il faut avoir conscience que l'arrivée des NTS va bouleverser la manière de travailler. Le temps, long, auparavant imparti au travail de pailleasse - le processus de séquençage s. lat. - se trouve réduit. En revanche, l'exploitation des résultats va désormais mobiliser l'essentiel de l'énergie. Il va falloir gérer sur une période relativement courte (quelques années) un glissement des métiers, notamment ingénieurs, sans compter l'adaptation des chercheurs.

V.1.4 Quelles approches ?

Faut-il structurer l'effort en termes de zones géographiques ?

La réponse est certainement oui, du moins en grande partie. En effet, la biodiversité n'est pas distribuée de manière homogène à la surface du globe et ceci vaut également pour le monde marin. Dans ce cadre, il est certain que les *hotspots* (par exemple Pacifique Ouest, Méditerranée, Océan Indien) devront naturellement être visés. D'autre part, certaines zones seront très rapidement impactées à court terme par les changements : océans arctique et antarctique, zones littorales et zones humides qui subissent des pressions anthropiques. Il est sans doute important d'y produire un effort accéléré. Par ailleurs, la répartition des territoires métropolitains et outre-mer français sur diverses façades océaniques prédispose à s'intéresser de manière privilégiée à certains secteurs. *A contrario*, la question sensible de l'acidification rapide des océans rend cette urgence généralisable à tous les océans.

Faut-il structurer l'effort en termes de particularités évolutives ?

Certaines zones du globe sont-elles propices à plus d'originalité historico-taxonomique ? Là encore la réponse est certainement oui. Certains secteurs ont été décrits comme favorables à l'émergence de bouquets d'espèces (*species flocks*), c'est-à-dire d'explosions uniques et rapides de la biodiversité. De telles « bouffées d'espèces » se caractérisent par beaucoup d'espèces très apparentées (regroupement

monophylétique), endémiques d'une zone donnée, importantes en biomasse et en termes de diversification écologique. Classiquement, les lacs (Baïkal, Est-africains...) et les îles (du Pacifique par exemple) sont propices aux *species flocks*. Mais les *flocks* marins documentés sont encore rares. Par exemple, le plateau continental antarctique a été un lieu d'émergence de telles bouffées, en raison de son isolement, de sa profondeur, et de son envahissement partiel et répété par les glaciers lors des derniers épisodes froids, ce qui aurait favorisé les spéciations. Une telle rareté est-elle circonstancielle, due à un manque de documentation, ou réelle ?

Faut-il structurer l'effort en termes d'habitats ?

La biodiversité de certains habitats est-elle mieux connue que celle d'autres ? Ou sous-estimée ? Faut-il alors y faire prioritairement porter l'effort ? Différents rapports établissent clairement que certains habitats abritent une biodiversité sous-estimée, pour des raisons diverses comme les environnements profonds ou polaires du fait de leur accessibilité réduite. D'autre part, certains types d'habitats doivent faire l'objet d'un effort prioritaire parce qu'ils sont fragiles ou menacés d'un changement profond à court terme, autant pour pouvoir y estimer ce qu'ils recèlent avant qu'ils ne soient trop dégradés que pour mieux les connaître afin de mieux les protéger. On peut ranger dans cette seconde catégorie les habitats insulaires, les mangroves, les herbiers ou les récifs coralliens.

Au vu de ces trois questions, il apparaît pertinent de focaliser les efforts d'inventaire sur des objectifs précis, et sur la base de critères de choix multiples, le mieux étant de les combiner. Les moyens à mobiliser, financiers comme humains, sont importants et il faut éviter leur dispersion sur un trop grand nombre de cibles disparates.

V.2

(Micro-) évolution de la biodiversité marine : acclimatation et adaptation

Du gène à l'écosystème, la biodiversité s'acclimate, s'adapte et évolue en réponse aux modifications de nature biotique ou abiotique de son environnement. Le siècle dernier a vu s'accélérer des changements environnementaux sans précédents, y compris à une échelle globale et en relation avec les activités humaines : réchauffement climatique, acidification, pollution, invasions biologiques, fractionnement d'habitat, surpêche (voir chapitres VI et VII). De même, les introductions d'espèces (voir le focus Espèces introduites, chapitre VII) sont la source de nouveaux questionnements de recherche sur la dynamique adaptative des espèces marines. Les espèces marines représentent un très large spectre phylogénétique, ce qui confère un intérêt général supplémentaire à ces études adaptatives, dans une perspective comparative et évolutive. Comprendre la manière dont les organismes marins sont capables de faire face à l'ensemble de ces changements et savoir à quelle vitesse les organismes s'y acclimateront ou s'y adapteront est une question majeure qui réunit écologistes, physiologistes et biologistes de l'évolution. Question éminemment complexe car toutes les pressions entrent en synergie entre elles ainsi qu'avec les évolutions naturelles des milieux, opérant généralement sur des temps plus longs.

V.2.1 Quelles réponses et à quel rythme ?

Les réponses prédites sont des déplacements de populations (stratégie d'échappement), des acclimations accompagnées de changements phénotypiques incluant la phénologie et des adaptations résultant de processus de sélection par l'environnement. Les analyses de quelques rares séries à long terme disponibles commencent à documenter des migrations vers le nord de certaines espèces méridionales de poissons et crustacés cirripèdes ainsi que des modifications phénologiques chez des échinodermes. **Mais l'importance relative des processus d'acclimatation et d'adaptation, ainsi que les**

mécanismes fins accompagnant ces réponses, sont encore largement indéterminés.

Les développements conceptuels doivent être amplifiés sur ces thèmes car les études des organismes terrestres ne sont pas toujours transférables aux espèces marines. Ainsi, le paradigme de la connectivité des populations marines (voir Focus Connectivité ci-après) est à la base de questions de recherche concernant la résilience des populations et leurs capacités d'adaptation. L'existence de toute ou partie du cycle de vie sous forme pélagique (e.g. larves planctoniques des mollusques), avec quelquefois de longues durées de vie peut en effet conférer des **capacités de dispersion** à longue distance susceptibles de contrer les processus d'adaptation locaux. La **complexité des cycles de vie** (Figure V.3) et des systèmes de reproduction des espèces marines, par exemple les cycles haplo-diploïdes des algues ou la coexistence entre reproduction sexuée et asexuée chez des phanérogames, doit également être pleinement intégrée à ces questionnements.

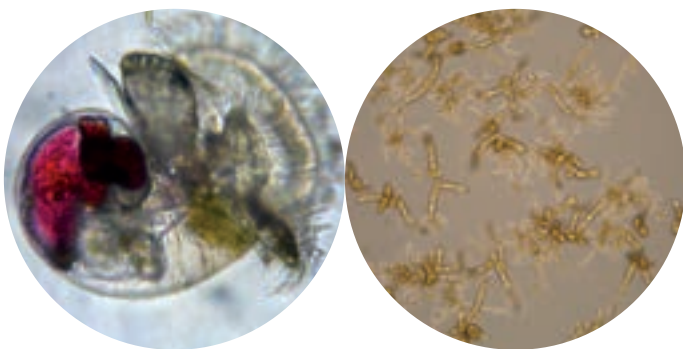


Figure V.3 - **Images de la complexité des cycles de vie des organismes marins**

De nombreux animaux marins parmi les protostomiens, cnidaires, urochordés, échinodermes présentent un cycle de vie benthopélagique alternant une phase adulte benthique et une phase larvaire planctonique microscopique (e.g. larve du mollusque *Crepidula fornicata* – à gauche - mesurant 400µm). L'originalité des cycles de vie est également très marquée chez les algues, par exemple les laminaires alternent des phases haploïdes microscopiques (e.g. gamétophytes mâles et femelles de quelques dizaines de µm - à droite) et diploïdes macroscopiques. Ces phases microscopiques sont cruciales pour la dispersion des organismes marins.

Les processus physiologiques, de l'échelle cellulaire à celle des cycles biologiques (traits de vie et comportement) représentent des voies majeures de réponse des organismes marins aux changements environnementaux, en particulier à court terme. En effet, **la plasticité des processus de régulation et des réponses physiologiques conduisent à une réaction rapide et individuelle, aux modifications environnementales**, pouvant impliquer des fonctions biologiques et des traits de vie très divers, comme la durée des phases développementales, l'âge et la taille à la reproduction, les capacités osmorégulatrices, les migrations, etc. Cette plasticité varie très largement en fonction des espèces et des caractéristiques de leurs processus de régulations : par exemple pour la salinité, les espèces euryhalines présentent une plasticité sans commune mesure avec celle des espèces sténohalines.

Le temps de réponse est un paramètre critique pour scénariser les devenirs évolutifs des espèces marines confrontées à des changements rapides. S'il est maintenant admis que les processus sélectifs peuvent opérer sur un temps court, il reste à le **démontrer formellement** par des approches expérimentales et préciser les conditions par lesquelles ces processus peuvent opérer (e.g. sélection sur de la variation génétique pré-existante). Par ailleurs, la plasticité phénotypique dont la plasticité transgénérationnelle - l'**épigénétique** - est une **réponse adaptative encore trop négligée** dans ces questionnements de recherche et un mécanisme par lequel des changements rapides pourraient survenir. Les capacités adaptatives des espèces aux changements environnementaux dépendent ainsi à la fois des contraintes des mécanismes de régulations propres à chaque espèce et de la sélection opérant sur des capacités physiologiques et les traits de vie. Les conséquences de ces effets sélectifs peuvent ensuite se répercuter sur l'ensemble de l'écosystème. De tels effets en chaîne sont actuellement illustrés par l'impact de la pêche sur la réduction de la taille à la reproduction des poissons et ses conséquences sur la survie des espèces et la struc-

ture des réseaux trophiques. Les questions devant structurer l'effort de recherche à venir sont ainsi nombreuses :

- Dans quelles conditions des processus adaptatifs réalisés sur un temps court, écologique et non évolutif, peuvent-ils opérer dans un environnement marin supposé diffusif ?
- Quels traits d'histoire de vie et mécanismes physiologiques vont contraindre ces réponses adaptatives ?
- Sous quelles conditions et avec quels mécanismes, les processus d'acclimatation impliquant des réponses physiologiques et phénotypiques vont-ils accompagner ces changements ?
- A quelles échelles spatiales et temporelles vont s'opérer ces différentes modalités de l'évolution des populations marines ?

Soumises à des pressions diverses, y compris sur des temps courts, les espèces sont également confrontées à des variations spatiales plus importantes que ce que laisse supposer l'image d'un océan homogène. Les **gradients environnementaux** en milieu marin peuvent être abrupts, par exemple dans les zones hydrothermales (e.g. pH et température), les grottes marines (e.g. lumière ; voir le paragraphe consacré aux grottes, chapitre VIII) ou les zones intertidales (e.g. température, dessiccation ; Figure V.4). Les habitats des macroorganismes et plus encore ceux des microorganismes sont également **fragmentés**, une fragmentation souvent moins perceptible qu'en milieu terrestre, mais dont la réalité a conduit au renouveau du concept de méta-population en milieu côtier comme hauturier (organismes benthiques et pélagiques). **La vision naïve d'un monde marin homogène est dépassée.** Les mosaïques et gradients influencent les habitats disponibles et agissent sur **les matrices de connectivité des populations et l'efficacité des processus de sélection.** Une question centrale est ainsi de déterminer comment les mécanismes d'adaptation et d'acclimatation peuvent se développer dans ces habitats instables et/ou fragmentés où les communautés sont en déséquilibre, et ce en regard de différents gradients de pression de sélection.

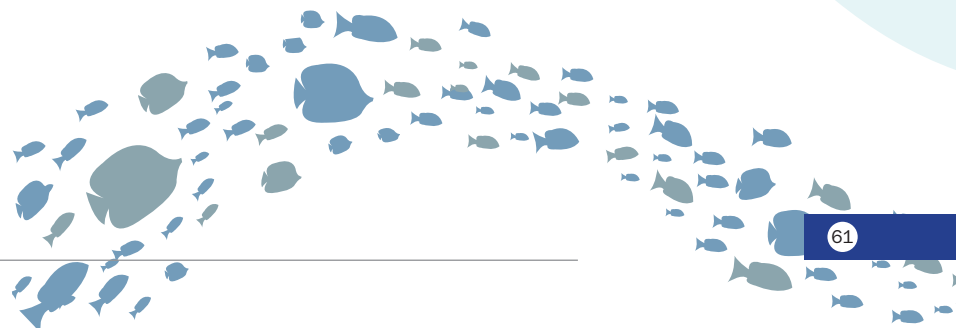




Figure V.4 – **Variation temporelle des conditions environnementales**

L'estran - milieu intertidal - est un habitat dans lequel des modifications physico-chimiques majeures opèrent sur de très courtes échelles temporelles avec l'alternance entre basse mer et pleine mer, comme illustré sur ces deux photos prises à quelques heures d'intervalle sur un estran de Bretagne nord.

V.2.2 Les génomes : une mosaïque perméable et dynamique

Les questions soulevées plus haut sont traditionnellement abordées à l'échelle infra-spécifique. Néanmoins, de nombreuses études phylogéographiques et biogéographiques, ainsi que l'analyse de quelques zones hybrides remarquables (Figure V.5), réalisées dans les deux dernières décennies, ont révélé des situations compliquées : **complexes d'espèces cryptiques, zones refuges** à l'origine de contacts secondaires pouvant se traduire par l'établissement de barrières génétiques semi-perméables. De plus, il convient de ne pas négliger dans ces questionnements les organismes « microscopiques » et leur surprenante **diversité mise à jour lors d'inventaires utilisant les nouvelles technologies de séquençage** (e.g. les récentes découvertes liées au programme TARA / Oceanomics). Ces avancées **illustrent la difficulté à définir des unités opérationnelles** (« population », « espèces ») qui puissent servir de références. Un effort spécifique doit être consacré aux recherches sur cette question qui rejoint celle posée ci-dessus pour les inventaires.

Ces observations amènent à s'interroger sur les processus écologiques et évolutifs - ainsi que sur leurs interactions - qui permettent le maintien de barrières d'isolement reproducteur entre taxons et plus largement sur les continuums

population-espèce fréquents en milieu marin. Les principales hypothèses de travail qui mériteraient d'être examinées plus avant dans un avenir proche sont :

- **L'hybridation en tant que source de nouvelles adaptations.** Elle peut agir comme une source de variation génétique adaptative comparable, voire plus importante, que la mutation.
- Divers mécanismes génétiques soutiennent de nouveaux phénotypes chez les hybrides. La génomique a révélé **une diversité inattendue de mécanismes moléculaires impliqués dans l'isolement des populations ou des espèces.** Dans ce domaine l'épigénétique est une piste d'étude prometteuse car ce sont les premières générations d'hybridation qui importent ce qui permet aux épimutations d'avoir un effet important sur l'isolement entre populations/espèces malgré leur hérédité courte.
- L'écologie ne devrait probablement pas être considérée comme le catalyseur initial de la divergence, mais plutôt comme un paramètre, pouvant être particulièrement efficace, parmi d'autres. **L'interaction entre l'adaptation locale et l'isolement intrinsèque pré- et post-zygotique** demande à être beaucoup mieux comprise.

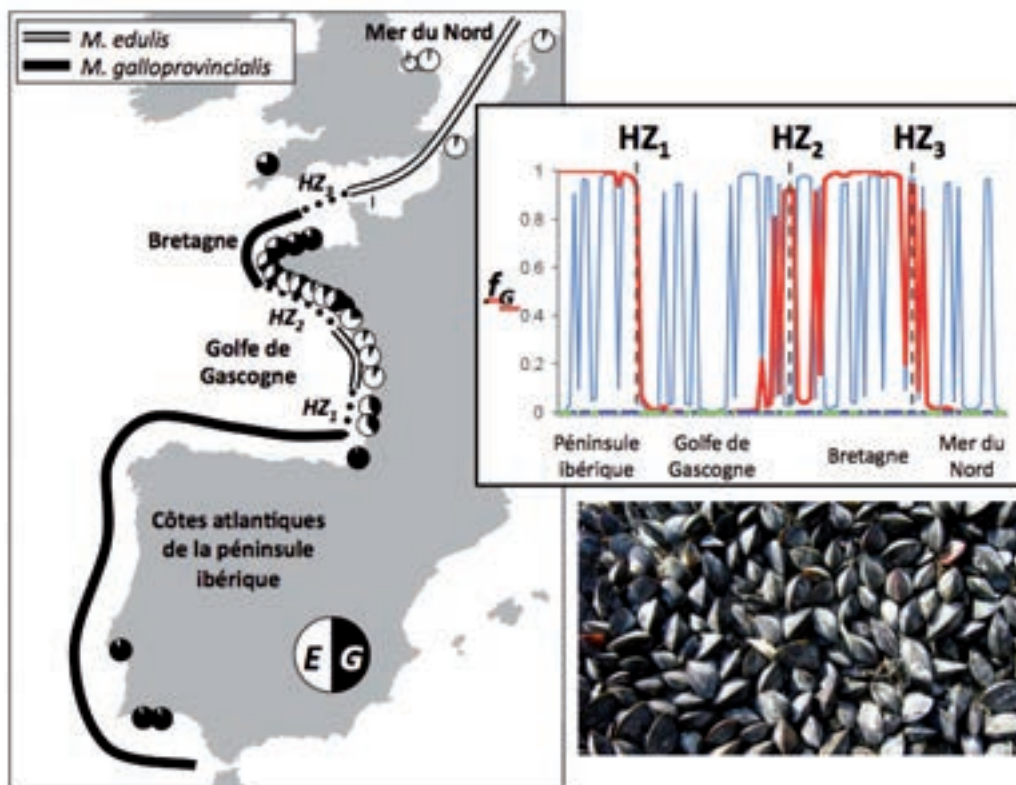


Figure V.5 – Les zones hybrides : une mécanique complexe

La zone d'hybridation des moules *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* présente une structure spatiale en double mosaïque. A grande échelle, trois zones de contact indépendantes isolent deux patches de populations parentales enclavés en Bretagne et dans le Golfe de Gascogne. A petite échelle dans les zones de contact, la mosaïque est corrélée aux micro-variations de l'habitat. Cette double mosaïque peut être reconstituée théoriquement en faisant interagir un polymorphisme d'isolement (en rouge) et un polymorphisme d'adaptation aux micro-habitats (en bleu). L'adaptation aux micro-habitats existe probablement à l'échelle infraspécifique mais n'est observée avec des marqueurs moléculaires que dans les zones hybrides (d'après Bierne et al. 2003).

Ces problématiques ouvrent également la voie vers des études plus poussées des génomes. De nombreuses questions demeurent sur l'architecture génomique de la différenciation entre taxons

divergents. Par exemple : combien de régions génomiques se différencient pendant la spéciation ? Quelle est la taille de ces régions ? Comment sont-elles réparties dans les génomes ?

V.2.3 Une intégration disciplinaire pour de nouveaux outils

Répondre aux questions soulevées ci-dessus nécessite d'être capable de balayer des niveaux d'intégration fort différents : gènes, populations... entités écologiques ou biogéographiques. Ceci requiert de pouvoir faire progresser en parallèle des domaines aussi variés que physiologie et écophysiologie (processus physiologiques, réponses des traits), écologie (traits d'histoire de vie, dynamique démographique) et évolution (capacité et mécanismes d'adaptation, plasticité phénotypique, épigénétique). Des développements statistiques de plus en plus sophistiqués (e.g. approches bayésiennes) permettent d'explorer plus finement des scénarios

démo-génétiques notamment à l'échelle infraspécifique. Toutefois, les modèles intègrent encore trop peu les traits d'histoire de vie des organismes marins (cycle benthopélagique, fécondité, capacité de dispersion...) et également de façon imparfaite les rétroactions entre changements écologiques (e.g. dynamique démographique) et évolutifs (e.g. changement de traits). Quels sont les nouveaux moyens dont peut disposer la communauté pour répondre à ces enjeux ?

La diversité phylogénétique des organismes marins implique des connaissances accrues sur les génomes, les mécanismes de régula-

tion, les fonctions physiologiques et les traits de vie chez un grand nombre d'espèces « non conventionnelles ». L'étude de tels modèles est grandement facilitée par l'accès croissant aux données de génomique et transcriptomique. Les dix dernières années ont connu un essor sans précédent dans l'acquisition de nouveaux outils moléculaires (séquençage et génotypage haut-débit) et de données génomiques via des programmes européens comme *Marine Genomics Europe* (aujourd'hui intégré dans l'initiative Euromarine). Ces outils doivent aujourd'hui être mis à profit pour l'étude des populations. **SNPs (Single Nucleotide Polymorphism), puces d'expression, analyse des transcriptomes et des génomes doivent trouver pleinement leur place**

dans les approches d'écologie moléculaire, d'éco-physiologie et de biologie évolutive appliqués aux organismes marins. Le plein déploiement de ces approches passe par un **changement d'échelle dans l'acquisition des données** et donc par l'accès, pour la communauté de la biodiversité marine, à des plateformes au même niveau que celui dont bénéficie la communauté étudiant le développement ou l'évolution des génomes. La démocratisation de ces outils et de leur utilisation passe également par la mise en place coordonnée de plateformes de **bancarisation et de traitement des données** ouvertes à la communauté des biologistes marins. En amont, ces approches nécessiteront **une réflexion approfondie sur les corpus théoriques et analytiques.**

V.2.4 Un soutien plus que jamais nécessaire à l'analyse *in situ*

L'acquisition croissante de connaissances sur les génomes ne doit pas enfermer la communauté scientifique étudiant l'évolution de la biodiversité marine dans des outils et approches *in silico*. **La capacité à comprendre les mécanismes d'acclimatation et d'adaptation passe par une étude fine des phénotypes et des variations génétiques ou épigénétiques, par un lien avec l'analyse des environnements et donc par des observations et expérimentations en laboratoire ou *in situ*.** Comblent nos lacunes nécessite de combiner des approches analytiques et expérimentales et donc suppose de se doter de **moyens expérimentaux analogues à ceux déployés en domaine terrestre**, (micro-, mésocosmes), en particulier d'écotrons marins adaptés à une large diversité d'organismes et ouverts à la communauté scientifique nationale et internationale.

Les approches expérimentales devront couvrir **une large gamme de niveaux d'organisation biologique** depuis les individus jusqu'aux populations, espèces et communautés. Avec la même

exigence et logique, il est impératif d'accompagner ces recherches par les **moyens et structures nécessaires pour observer et documenter les changements. On ne pourra pas faire l'économie d'observations**, y compris à long terme, dans les milieux marins côtiers comme hauturiers. Outre le maintien de moyens d'accès à la mer (bateau, plongée, systèmes autonomes d'observation etc.), une réflexion doit être conduite pour **déterminer les sites et les taxons à privilégier** dans ces observations, par exemple en détectant des espèces sentinelles des changements. Dans cette réflexion, il faudra **se garder de négliger la « nature ordinaire »** au profit des seuls habitats dits « remarquables ». Il faudra capitaliser sur les données existantes, accumulées depuis des décennies et documentant les modifications de traits d'histoire de vie, de phénotypes, de changements d'habitats, etc. La principale difficulté dans cet exercice sera de procéder au recollage des données existantes et d'assurer leur interopérabilité. Une initiative comme l'UMS BBES devrait pouvoir y contribuer.



FOCUS

La connectivité en milieu marin : un carrefour disciplinaire

La façon dont se structure la biodiversité marine répond à des facteurs historiques dont certains vicariants tels que des modifications de la localisation des fronts océaniques ou l'ouverture de détroits. Elle répond également à des processus contemporains comme la courantologie ou les modifications d'habitats par les activités humaines. A ces deux échelles de temps, **la dispersion des organismes est une variable clé**. Son étude représente un enjeu en recherche fondamentale, mais elle a également pris une ampleur croissante en biologie de la conservation notamment dans le cadre de la mise en place d'aires marines protégées (voir le focus AMP chapitre VII).

Le terme « connectivité », largement utilisé comme synonyme de « dispersion » ou de « migration » décrit l'échange d'individus entre populations et/ou la résultante de ces échanges migratoires (Figure V.6). La connectivité est un concept central en biologie marine puisque la dispersion des organismes participe à un ensemble de processus écologiques et évolutifs tels que la dynamique des populations, le maintien de l'intégrité des espèces, la colonisation de nouveaux habitats, les processus d'adaptation aux changements environnementaux, etc.

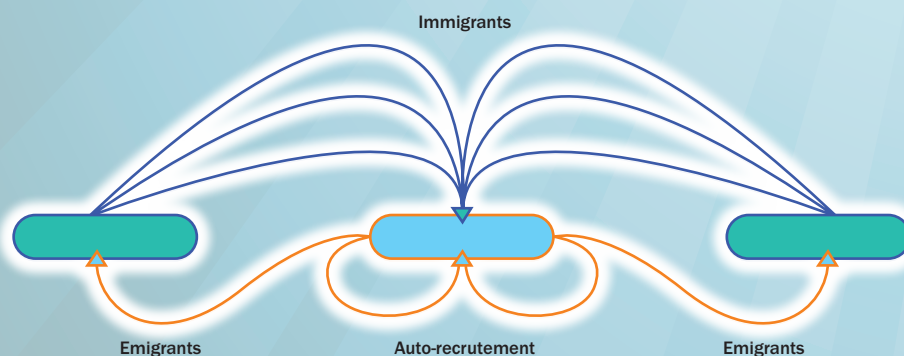


Figure V.6. Représentation schématique de la relation entre dispersion et dynamique des populations.

A chaque génération, le patch « bleu » est colonisé par des immigrants venant des populations environnantes (patches en vert) et réciproquement il leur envoie des propagules. Les nouvelles recrues proviennent également de la reproduction locale (« auto-recrutement »). L'intensité de ces divers échanges définit le degré de connectivité des populations.

La définition de la connectivité en milieu marin prend des éclairages spécifiques aux différents champs disciplinaires qui s'y intéressent. Ainsi la notion de connectivité démographique étudiée en écologie considère avant tout l'interdépendance démographique des populations alors qu'en biologie évolutive, ce sont des problématiques tournées vers l'analyse des migrants efficaces et des transferts de gènes (connectivité reproductive) qui vont cristalliser les recherches. Quelles sont les passerelles entre ces différents concepts ? **Peut-on et comment réaliser une intégration disciplinaire autour de la connectivité ?** Ces questions complexes ont fait l'objet de nombreux débats dans les dernières décennies. Encore irrésolues, elles font parties des questions clés posées dans le GDR CNRS-Iremer « MARCO » dédié à cette thématique en milieu marin.

FOCUS - La connectivité en milieu marin : un carrefour disciplinaire (suite)

Si la connectivité en milieu marin est un enjeu de recherche pour des disciplines aussi diverses que la biologie, l'océanographie, en passant par les sciences humaines et sociales, c'est que le milieu marin a longtemps été perçu comme un milieu particulièrement diffusif. Cette perception repose sur l'existence de multiples supports pour la dispersion des organismes, par exemple via les grands courants océaniques, et le fait que la plupart des espèces marines passent par une phase dispersive (e.g. en tant qu'adulte pour les organismes pélagiques, larves, spores ou gamètes pour les organismes à cycle benthopélagique ; voir la figure V.3 dans ce même chapitre). Mais dans la dernière décennie, **ce paradigme d'un milieu diffusif a été largement remis en question par les différentes communautés scientifiques**. Par exemple, les études de systématique, biogéographie et de phylogéographie ont montré que les espèces supposées cosmopolites étaient souvent composées d'un ensemble d'espèces cryptiques. Par ailleurs, les modèles biophysiques de circulation de propagules (Figure V.7) ont mis en évidence que des formations hydrodynamiques pouvaient être à l'origine de zones de rétention efficaces limitant la dispersion de larves même à longue durée de vie. Quant aux analyses de génétique des populations, elles ont dans quelques cas pu montrer que les nouvelles recrues d'espèces dispersives peuvent trouver leur origine dans des populations proches.

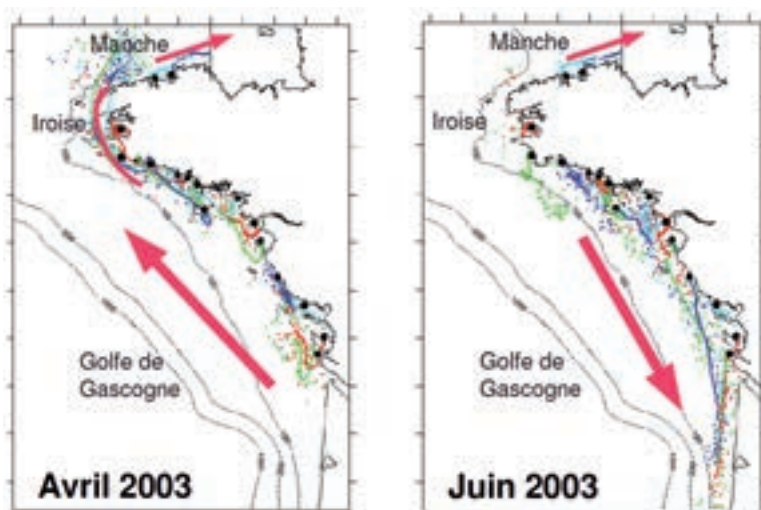


Figure V.7 - Exemple de simulation couplée physique-biologie de dispersion larvaire. Les deux figures montrent la dispersion de « larves » passives après quatre semaines dans le golfe de Gascogne pour deux mois distincts. Elles illustrent la saisonnalité du transport larvaire en fonction de la saisonnalité des forçages hydrodynamiques (variations des débits des fleuves et des régimes de vent). Simulations et graphiques : S.D. Ayata.

Plusieurs hypothèses ouvrent des perspectives de recherche prometteuses :

- Quel est l'impact de la durée de vie pélagique qui s'avère très variable pour une espèce donnée en fonction des conditions environnementales ou de facteurs maternels ?
 - Les appréciations des potentiels de dispersion ne sont-elles pas trop « lissées » pour rendre compte de la connectivité réelle des populations ?
 - Les modèles de dispersion se sont perfectionnés, mais prennent-ils suffisamment en compte la **stochasticité environnementale et cette variabilité des traits d'histoire de vie** ?
- Ces points, particulièrement complexes dans le domaine côtier, suggèrent la nécessité d'un effort particulier pour valider les modèles et les paramètres.

Un autre champ de recherche concerne **les conditions d'utilisation de marqueurs génétiques pour qualifier et quantifier la connectivité**. Il reste encore aujourd'hui à déterminer le potentiel des nouvelles technologies de séquençage pour l'étude de la connectivité. **L'utilisation de traceurs bio-géo-chimiques** pourrait également contribuer à une meilleure estimation de la dispersion, mais ces recherches restent encore trop marginales pour que l'on puisse rapide-

FOCUS - La connectivité en milieu marin : un carrefour disciplinaire (suite)

ment les mettre en œuvre à grande échelle. Un autre champ d'investigation concerne les développements théoriques nécessaires pour analyser les jeux de données issus de ces nouvelles technologies et techniques de marquage.

Les échelles de temps long ne sont pas exclues de cette réflexion, la connectivité étant un élément clé de structuration de la biodiversité à l'échelle des communautés. Ainsi, le rôle des traits d'histoire de vie dans les **processus de spéciation** est une autre question centrale.

Enfin, une réflexion est à conduire sur **l'interaction entre les changements globaux et la connectivité des populations marines**. L'intégration de conditions d'analyse hors-équilibre et de voies de dispersion nouvelles est rendue nécessaire par les modifications rapides observées dans les populations naturelles en réponse aux pressions environnementales et anthropiques (e.g. destruction d'habitats, invasions biologiques). La dispersion à longue distance ou empruntant de nouvelles voies va croissante avec les activités humaines (Figure V.8).

Ces recherches visent évidemment à renforcer notre socle de connaissances fondamentales sur les processus de connectivité, mécanisme critique pour la structuration et le devenir de la biodiversité marine, mais elles permettront également de **conduire une meilleure intégration des connaissances acquises dans les politiques de gestion et de biologie de la conservation en milieu marin**.

Figure V.8 – Différentes voies ou vecteurs de dispersion à grande distance et impliquant souvent des activités humaines (d'après Wilson et al. 2009).

	Original range	New range	Description	Examples
A			Leading-edge dispersal Gradual changes in range initiated by individuals colonising new areas from the edge of the range (diffusive spread)	Recolonisation after glaciation, response to human-mediated habitat change
B			Corridor A physical connection of suitable habitat forms linking a portion of the range to another area (geodispersal or mass coherent dispersal)	The Great American Exchange, the Panama and Suez Canals
C			Jump dispersal Long-distance dispersal over sometimes substantial distances, but there is still a connection between the new and original ranges	A few propagules disperse over mountain ranges or water-bodies
D			Extreme long-distance dispersal Propagules move far beyond the dispersal range seen over ecological time-scales (sweep-stakes dispersal)	Oceanic rafting, aerial plankton, dispersal by birds
E			Mass dispersal A dispersal route is established such that many individuals can move from different parts of the range to many new sites	Stowaways, e.g. rats on ships and hull fouling organisms
F			Cultivation Propagules, sometimes mature individuals, are actively moved (directed dispersal) and receive resources to establish and persist	Ornamentals, Agricultural species, their contaminants and pests

V.3

Biodiversité et interactions biologiques

S'il est indispensable de connaître la diversité des organismes qui peuplent les écosystèmes pour comprendre leur structure et leur histoire, il l'est tout autant de connaître les relations qu'entretiennent les acteurs en présence pour saisir le fonctionnement de ces mêmes écosystèmes. Les interactions entre organismes façonnent la diversité des assemblages biologiques et en sont à l'origine. Elles se déclinent en d'innombrables situations regroupées en quelques grandes familles classiquement définies selon le type d'effet engendré par l'interaction sur l'un, l'autre ou sur les deux partenaires concernés (interactions conflictuelles ou bénéfiques) ou suivant le mécanisme à l'œuvre.

Les équilibres géochimiques, trophiques, énergétiques... du milieu marin sont strictement liés aux interactions entre organismes qui se sont développées à différentes échelles de temps et d'organisation du vivant jusque dans les milieux les plus extrêmes. Leur rôle est évoqué dans le chapitre VI au titre des réseaux trophiques, des cycles biogéochimiques, mais aussi à propos des relations hommes-environnements marins (chapitre VII).

Alors que la macroécologie nous permet de constater les modifications de la répartition planétaire de nombreuses catégories de macro- et microorganismes (voir la section suivante ci-dessous), que les séries temporelles à long terme identifient des altérations significatives des rythmes et tendances de la dynamique des organismes marins, ou encore que les outils moléculaires autorisent une vision de plus en plus précise et exhaustive des assemblages biologiques (section V.1.3, ci-dessus), il reste un long chemin à parcourir pour connaître et intégrer les rôles des interactions dans la compréhension des dynamiques spatio-temporelles de la biodiversité marine et du fonctionnement des écosystèmes. Il s'agit en effet de relever un double défi :

- Celui de continuer à s'investir dans la description et compréhension des très nombreuses interactions et de leurs mécanismes encore peu, mal ou pas connus.
- Celui d'utiliser avec pertinence les connaissances actuelles, notamment dans les modèles de simulation du devenir de la biodiversité et comme support en biologie de la conservation.

V.3.1 Des interactions à comprendre et à découvrir

Les interactions entre organismes, notamment entre micro- et macroorganismes, sont à la base d'un grand nombre d'équilibres ou de déséquilibres dans le domaine marin, y compris au-delà du seul compartiment biologique. La connaissance fine de ces interactions conduira à mieux appréhender les réseaux trophiques, les questions de productivité, les phénomènes de symbiose qui peuvent conditionner les capacités adaptatives des hôtes... De même, l'étude des interactions hôtes-parasites doit permettre de mieux comprendre les phénomènes liés aux capacités de résistance et de résilience des écosystèmes marins (Figure V.9). Une tendance se détache cependant de l'ensemble de ces études : elles sont souvent « macro-centrées » dans le sens où elles sont principalement analysées à travers les bénéfices ou les inconvénients que les macroorganismes retirent de leur relation avec les microorganismes. L'autre

partie de l'histoire (quels bénéfices ou inconvénients en retirent les microorganismes, quels mécanismes adaptatifs mettent-ils en jeu dans l'interaction ?) est bien moins abordée et mérite un effort de recherche plus important.

Les communautés naturelles sont constituées de plusieurs centaines, voire milliers d'espèces si l'on inclut les microorganismes, espèces qui interagissent de multiples façons. On sait que la part du monde microbien dans ces réseaux d'interactions, notamment via ses multiples interfaces avec les macroorganismes, est énorme. Néanmoins, bien que recelant le plus grand nombre d'interactions sa connaissance est très fragmentaire et incomplète. La simple question de la co-occurrence des différentes catégories de microorganismes et de la description des réseaux d'interactions qu'ils forment est un véritable challenge. Le monde viral marin est le



Figure V.9 - Crabes parasites (*Dissodactylus primitivus*) sur l'oursin *Meoma ventricosa* (15 cm environ).

dernier à avoir révélé son importance majeure au titre de son abondance, de sa diversité et des interactions obligatoires qu'il admet avec la plupart des autres organismes ; un millilitre d'eau ou de sédiment aquatique peut contenir plus de 10 millions de virus. Les bactériophages structurent la biodiversité microbienne via la lyse cellulaire et la pression de sélection qui y est associée, mais aussi en étant les principaux vecteurs de transferts horizontaux de gènes. Cela explique pourquoi les recherches croissantes sur les virus de l'environnement sont nécessaires aussi bien en écologie qu'en évolution.

- La dynamique et les stratégies d'infection virale sont dépendantes des changements environnementaux, mais très peu d'information existe sur les modifications attendues des interactions virus-hôte sous l'effet des changements globaux, leurs conséquences sur les cycles biogéochimiques ou encore sur celles des molécules issues de la lyse virale pouvant affecter le climat.
- On ne connaît pas non plus, ou très mal, la structuration géographique des communautés virales marines et donc leurs interfaces potentielles avec les autres compartiments de la biodiversité. De ce point de vue, l'expédition TARA a bien ciblé le monde viral et devrait apporter des résultats inédits.

Paradoxalement, les relations symbiotiques sont

moins bien connues dans les environnements de surface que dans certains écosystèmes profonds, pourtant moins accessibles, mais où les bactéries symbiotiques chimiosynthétiques sont essentielles au développement de la vie. De nouvelles interactions de type symbiotique ou mutualiste entre microorganismes mais également entre micro- et macroorganismes sont régulièrement découvertes et décrites y compris dans des environnements familiers. Il convient d'y poursuivre les investigations.

Il est maintenant établi qu'au-delà d'interactions « physiques », les interactions de nature chimique ont aussi un rôle important sur la dynamique des populations et des communautés. L'étude des interactions devrait bénéficier du développement de l'écologie chimique (voir Focus Ecologie chimique) qui permet de comprendre le « langage » des interactions.

Parmi les méthodes qu'il faudrait certainement développer pour étudier les interactions biotiques, les -omics environnementales sont bien évidemment incontournables, mais on ne pourra pas s'affranchir d'approches et d'expertises plus classiques de taxonomie, microscopie, physiologie, en laboratoire ou de terrain, y compris sur cellules isolées (e.g. NanoSIMS). Le triplicyque observation, expérimentation, modélisation a toute sa pertinence dans ce champ de recherche.

FOCUS

Ecologie chimique marine

L'écologie chimique marine est une science émergente susceptible d'apporter sa contribution à la compréhension des mécanismes de l'évolution de la biodiversité et des processus écologiques régissant l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes marins¹.

Les métabolites secondaires, des médiateurs chimiques pour l'essentiel, constituent la voie principale de la communication et contrôlent des interactions écologiques complexes. Jusqu'à présent, les molécules produites par les organismes marins ont été étudiées principalement pour leur activité biologique et leurs possibles utilisations, notamment dans le domaine biomédical : plus de 18 000 métabolites ont été isolés et caractérisés chez des organismes marins. Ces molécules présentent souvent des structures originales sans équivalent en milieu continental, une caractéristique inhérente du métabolisme secondaire étant sa grande diversité et sa plasticité qui traduisent les adaptations des organismes aux contraintes d'un environnement changeant. Cependant, les études des voies métaboliques chez les organismes marins restent très nettement insuffisantes voire absentes, alors que chez les plantes terrestres et un nombre croissant de microorganismes, l'accession au génome complet a permis d'accélérer la compréhension des métabolismes et de leur évolution. De ce fait, la connaissance des fonctions écologiques des métabolites secondaires reste très limitée en mer et un pan entier de l'écologie chimique est en devenir.

Les études du métabolisme secondaire peuvent constituer un niveau clé dans la compréhension des mécanismes de réponse aux changements environnementaux. Facteurs biotiques et abiotiques induisent des modifications de la production des métabolites secondaires d'un organisme, qui compte tenu de leur rôle majeur de médiateurs chimiques intra-spécifiques (e.g. phéromones sexuelles), peuvent conduire à une modification de la *fitness*, à la remise en cause d'une symbiose, ou provoquer l'émergence ou la virulence d'un pathogène. Les effets à plus long terme sur le fonctionnement des écosystèmes sont loin d'être établis, mais on peut comprendre aisément comment ils peuvent se manifester après des changements dans les processus allélopathiques. Parmi les substances allélochimiques, on distingue celles qui ont une action bénéfique et constituent un avantage adaptatif pour l'organisme émetteur (allomones répulsives, défensives), et celles qui procurent un avantage à l'organisme qui les perçoit (kairomones attractives, ou d'alerte). Les éléments chimiques participent ainsi aux réponses adaptatives des organismes et des populations, y compris dans le contexte actuel du changement global. Par ailleurs, la compréhension de l'importance des métabolites secondaires dans les processus adaptatifs n'est possible que s'ils sont aussi replacés dans l'histoire évolutive des espèces en tant que produits soumis à la sélection naturelle. En mer, les fonctions les plus étudiées sont celles de défense contre les prédateurs, contre les organismes colonisateurs opportunistes (*fouling*) et contre les microorganismes pathogènes. Il reste beaucoup à apprendre sur les fonctions des médiateurs chimiques au sein des écosystèmes marins, sur les modalités de transmission de l'information chimique, ou sur l'action de ces médiateurs sur le comportement et la physiologie d'autres organismes.

Aujourd'hui, les collaborations établies entre chimistes des produits naturels marins et écologues ont montré que l'étude du métabolisme secondaire n'avait de sens que dans un contexte écologique. Pour progresser rapidement, l'écologie chimique marine doit s'appuyer sur la métabolomique qui offre aujourd'hui la possibilité de comparer un grand nombre d'échantillons par l'analyse de « signatures métaboliques » représentant des fractions beaucoup plus complètes du métabolome. Un atout majeur des approches de métabolomique est qu'elles sont applicables à des organismes non modèles. De nombreuses applications sont possibles en écophysiologie, en écotoxicologie, et en écologie chimique marine, quelques travaux ont

1 - L'écologie chimique a récemment fait l'objet d'une prospective INEE (Prospective Ecologie chimique. Une prospective de l'Institut écologie et environnement. Hossaert M. et Barthes N. coordinateurs. 2012). Pour plus de détails et des références bibliographiques, se reporter à ce document.

FOCUS - Ecologie chimique marine (suite)

déjà montré le potentiel de ces approches. La métabolique s'est avérée être une méthode rapide d'évaluation de la chimio-diversité, appropriée en chimio-taxonomie pour soutenir des hypothèses phylogénétiques ou phylogéographiques, ou encore pour contribuer à distinguer des espèces cryptiques ou analyser des complexes d'espèces. En écologie, ces approches sont appliquées pour étudier le dialogue moléculaire entre organismes eucaryotes et procaryotes (e.g. symbiotiques), pour mesurer les effets de la pression d'herbivorie, et quelques nouveaux programmes ont pour objet leur combinaison avec d'autres disciplines en -omique pour l'étude des processus d'introductions biologiques ou des réponses des écosystèmes marins au changement global. La démocratisation de ces approches, des nouvelles technologies de séquençage, la mise en place de plateformes dédiées à l'écologie marine permettra donc d'envisager des recherches intégratives pour mieux comprendre comment les mécanismes de l'adaptation opèrent du gène à l'organisme, et se répercutent jusqu'aux écosystèmes marins.

V.3.2 Intégrer les interactions dans l'analyse et la modélisation des effets des changements environnementaux

Alors que de nombreux travaux démontrent les effets des changements globaux sur de nombreuses espèces, leurs impacts sur les modifications des interactions entre espèces restent plus difficiles à identifier et à prendre en compte, bien que l'effectivité de ces modifications ait été prouvée.

Il s'agit ainsi de développer les connaissances pour comprendre comment les changements phénologiques peuvent affecter les interactions à travers la modification de l'ontogénie des espèces. **Comprendre les mécanismes impliqués dans la succession : changement environnemental (climatique par exemple) – modification phénologique – altération d'interactions – conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes reste un domaine à défricher.** Il est pourtant essentiel de bien cerner ces mécanismes si l'on a l'ambition de comprendre l'évolution de l'océan et de sa biodiversité sous contrainte climatique. A large échelle, les prédictions de changement d'aires de répartition des espèces en fonction du changement climatique doivent prendre en compte les interactions qui favorisent ou au contraire altèrent le lien entre niche climatique et occurrence des espèces.

La récente théorie trophique de la biogéographie permet de généraliser la prise en considération des liens trophiques dans la distribution des

espèces à large échelle, une espèce ne pouvant survivre ou coloniser une niche environnementale favorable sans la présence de ses proies et une proie pouvant coloniser d'autant plus facilement un nouvel environnement favorable qu'elle y rencontre moins d'espèces prédatrices. La connaissance et la prise en compte des réseaux d'interactions trophiques se sont ainsi avérées essentielles dans la gestion des pêcheries. De plus en plus de travaux font la démonstration que les modèles visant à prédire l'effet de perturbations sur la dynamique des communautés doivent incorporer les interactions directes et indirectes entre espèces sous peine de réaliser des prédictions imprécises voire erronées.



V.3.3 Protéger les réseaux d'interactions tout autant que la biodiversité

Au fur et à mesure que les exemples de modification des interactions sous l'effet des changements globaux et que leurs conséquences sont démontrées aux différentes échelles d'organisation du vivant, il devient urgent d'intégrer la protection de ces interactions au même titre que celle de la diversité taxinomique et fonctionnelle des espèces. Pour y parvenir il faut être capable de définir les attributs des réseaux d'interactions qui confèrent la stabilité ou permettent d'accroître les capacités fonctionnelles des systèmes écologiques et les métriques ad hoc qui permettent de les mesurer.

Le rôle des aires marines protégées ou de toute autre action de protection de la biodiversité marine doit aussi être évalué à l'aune des interactions entre espèces ou groupes fonctionnels qu'elles permettent ou non de maintenir ou de renforcer. Par exemple, une expérimentation en Méditerranée a démontré que les aires marines protégées peuvent rétablir des interactions perdues suite à l'intensification de la pêche entre, notamment, les poissons carnivores et les com-

munités benthiques. Deux espèces de sars (*Diplodus sargus* et *D. vulgaris*), largement impactées par la pêche, assurent un contrôle sur les populations d'oursins, notamment les plus gros individus, uniquement dans les zones où la pêche est contrôlée.

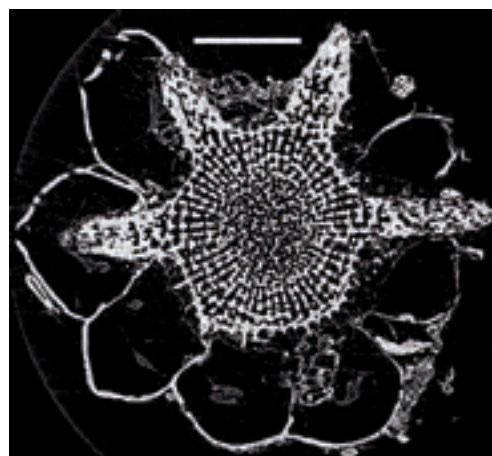


Figure V.10 - Image synchrotron d'un piquant de *Ctenocidaris perrieri* (au centre) colonisé par le bryozoaire *Chaepariopsis cervicornis* (échelle 500 μm - d'après David et al.2003).

V.3.4 Comprendre les mécanismes de diversification hôtes-parasites/pathogènes et les effets des changements globaux

Le poids du parasitisme dans le monde vivant n'est plus à démontrer : la moitié du vivant serait constituée d'organismes symbiotiques (Figure V.10), notamment parasites, et aucune espèce hôte ne semblerait y échapper ; l'infection par plusieurs espèces parasites est la règle plutôt que l'exception ; il a été suggéré que la diversité parasitaire serait un facteur de diversification des hôtes et certains clades hôtes hébergent plus de parasites que d'autres.

Les patrons de diversification des parasites commencent à être bien documentés y compris pour les parasites d'organismes marins, et l'on constate que la diversité du parasitisme n'est pas distribuée au hasard dans le temps évolutif (tel que retracé par les phylogénies), ni dans l'espace géographique. En revanche les

mécanismes de cette diversification sont loin d'être compris. La plupart des travaux abordent les relations hôtes/parasites par l'étude de systèmes simples un hôte/un parasite, ce qui ne reflète pas la réalité écologique. Les hôtes sont toujours confrontés à une pluri-infection ou multi-parasitisme, et ce à toutes les échelles, de l'espèce aux individus en passant par les populations hôtes. L'approche multiparasitisme est une des voies de compréhension des mécanismes de diversification des interactions hôtes-parasites. Il faut donc aborder la question à travers une vision écosystémique des associations parasitaires.

La pression parasitaire ne serait pas sans conséquence sur l'évolution des traits d'histoire de vie des hôtes. Tout d'abord, le multiparasitisme impose une augmentation des impacts

parasitaires, laquelle nécessite des réponses physiologiques et immunitaires spécifiques et variées. Ensuite, la réponse immunitaire, ainsi que le maintien d'une immunité efficace, sont coûteux et nécessitent l'allocation d'énergie vers ces mécanismes de défense au détriment d'autres activités physiologiques. Ainsi, des compromis entre l'allocation de ressources à l'immunité plutôt qu'à d'autres fonctions comme la reproduction ont pu être mis en évidence chez les oiseaux, les mammifères et les poissons d'eau douce. Les travaux concernant les « invertébrés » et vertébrés marins sont plus rares et devraient être développés.

Le changement global, résultat des activités humaines, modifie les environnements épidémiologiques au travers des invasions biologiques, de la modification de l'usage des terres, de l'érosion de la biodiversité ou du changement climatique. On assiste depuis plusieurs décennies à une augmentation des maladies infectieuses émergentes ou ré-émergentes en milieu terrestre. Les travaux en milieu marin sont beaucoup plus rares, alors que l'océan est également fortement impacté par divers phénomènes : aquaculture, pêche, réchauffement, acidification, montée du niveau marin, etc. qui touchent à la nature comme au fonctionnement des symbioses, y compris pour favoriser le développement de pathogènes hors du domaine océanique proprement dit. Quelques cas illustratifs ont été documentés :

- Les conséquences de l'élévation du milieu marin en terme de santé humaine ont été constatées pour le paludisme. L'augmentation en cours du niveau des océans entraîne une augmentation de la salinité d'eaux côtières auparavant douces ou dessalées. Les eaux saumâtres étant plus propices à l'établissement de gîtes larvaires des anophèles,

l'augmentation de leur surface favorise ce vecteur de l'agent du paludisme comme cela est déjà constaté en Asie-Pacifique.

- Le changement climatique en cours et l'augmentation du nombre d'épisodes climatiques extrêmes ont des effets stressants sur les communautés d'organismes marins tels les coraux. Les épisodes de blanchiment, consécutifs à la perte des symbiotes, sont en augmentation dans le temps, dans l'espace et en intensité. Or le blanchiment est l'expression d'un stress environnemental qui favorise également l'extension de nombreux pathogènes et la modification des communautés symbiotiques des coraux.
- L'acidification des océans est un fait constaté et ses conséquences directes explorées, excepté pour les interactions hôtes-parasites. Pourtant, l'acidification des océans altère les réponses physiologiques des organismes, et tout particulièrement leurs réponses immunologiques.

Dans le domaine de l'immunologie en domaine marin et de ses relations avec le changement global, les cas explorés sont encore trop rares et ne permettent pas de prendre la mesure de la complexité des mécanismes en jeu et encore moins de prétendre à en mesurer l'impact général sur la santé des peuplements marins. Pourtant, le système immunitaire, ses bases génétiques et ses plasticités phénotypiques règlent le devenir des interactions entre parasites ou pathogènes et leurs hôtes et donc à terme la qualité et la survie de ces hôtes. Il apparaît ainsi nécessaire d'explorer plus avant, sur des cas diversifiés, les réponses du système immunitaire des organismes, qui dépendent du maintien de l'homéostasie interne, face aux fluctuations des conditions environnementales et aux stress qui les accompagnent.



V.4

Dynamique des communautés

A un niveau plus large que celui des interactions, il est primordial de comprendre les déterminants qui contribuent à structurer les communautés dans l'espace et dans le temps. Ce domaine de l'écologie, généralement désigné sous le terme d'écologie des communautés, s'intéresse aux relations entre les espèces et l'environnement, y compris aux relations entre les espèces; à de plus vastes échelles, il englobe également les problématiques de biogéographie.

V.4.1 Communautés d'espèces et perturbation

a - Cadre théorique : relation diversité spécifique - intensité de perturbation

La structuration des communautés s'effectue dans l'espace et le temps à travers plusieurs filtres (Figure V.11). A large échelle, les filtres environnementaux sélectionnent les espèces en fonction de leur niche, au sens originel de Grinnell, correspondant à l'ensemble des conditions nécessaires à la survie d'une espèce, en terme d'habitat, de ressources et de prédation. Ce concept fut repris et formalisé par Hutchinson comme un espace multidimen-

sionnel à l'intérieur duquel l'espèce maintient une population viable et dont chaque axe correspond à une contrainte/ressource. Les espèces ayant passé ce filtre environnemental sont ensuite en compétition et subissent un second filtre, à plus petite échelle, que l'on peut qualifier de filtre biotique, imputable principalement à la compétition et à la prédation, pour *in fine* aboutir à la composition des communautés.

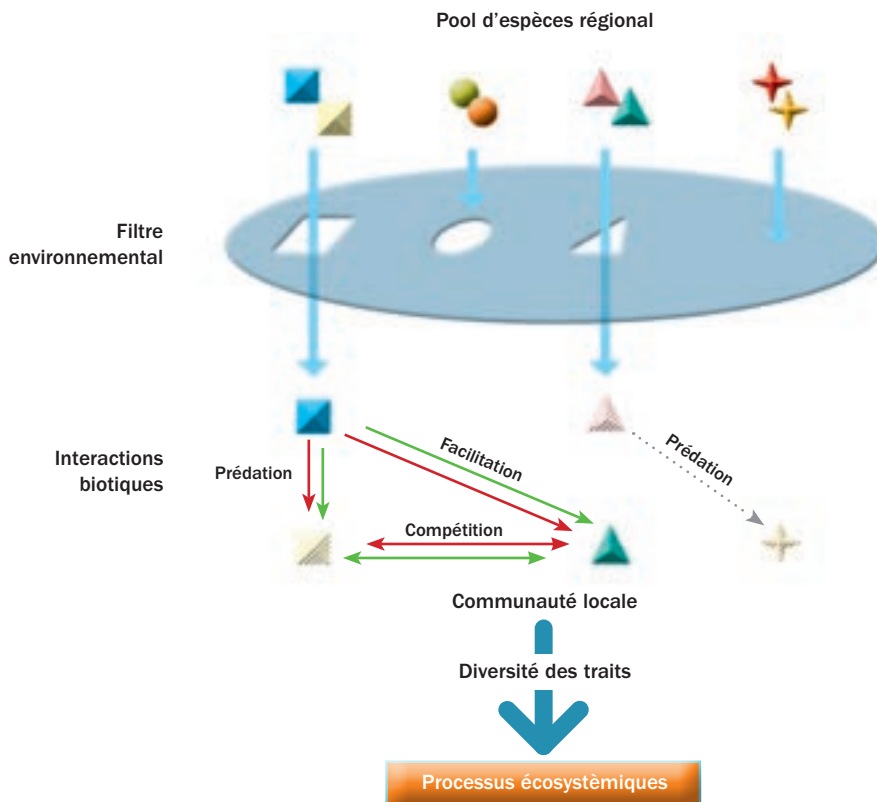
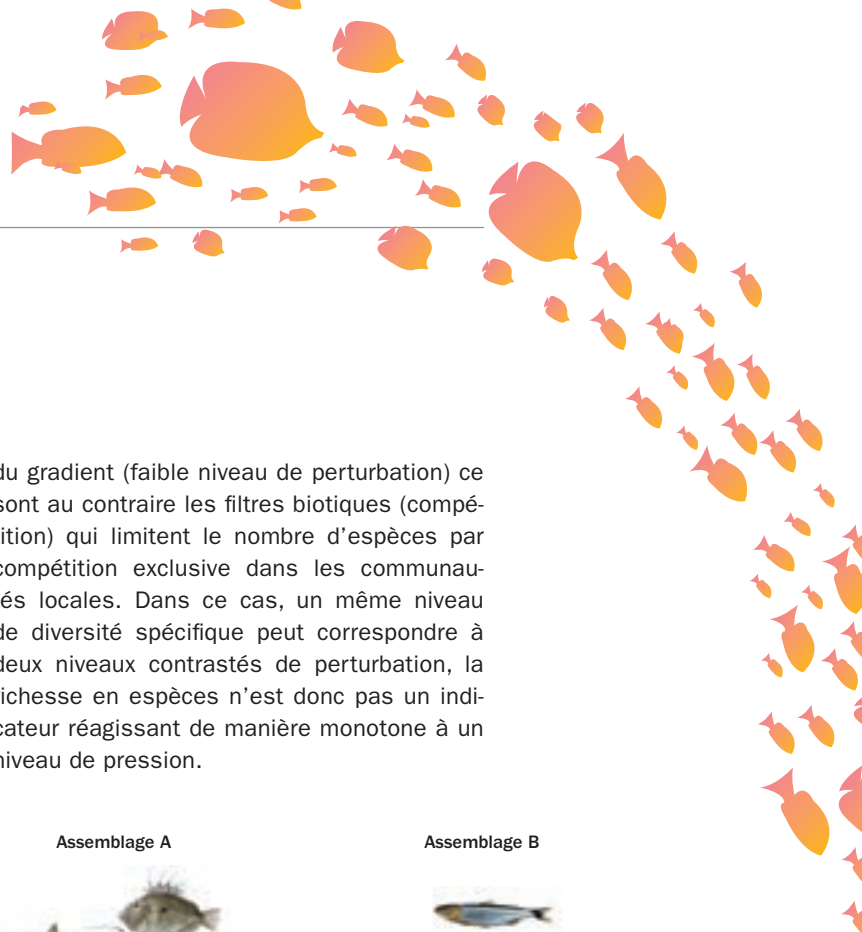


Figure V.11 - Représentation schématique de la structuration des communautés à travers différentes échelles.

Seules certaines espèces du pool régional passent à travers les filtres abiotiques en fonction de leurs niches environnementales respectives (symbolisées par leur forme). Les espèces représentées par des ronds sont-elles limitées par leur capacité de dispersion, elles ne peuvent donc pas atteindre un environnement qui leur était pourtant favorable. Dans la communauté locale les interactions biotiques constituent un autre filtre. Ainsi, une espèce (triangle rose) qui ne trouve pas sa proie potentielle (l'étoile jaune) ne peut pas survivre. De même, l'espèce symbolisée par le carré blanc est tellement affectée par ses prédateurs (carré bleu) et ses compétiteurs (triangle vert) qu'elle ne peut pas persister. Au final les espèces présentes déterminent via leurs traits fonctionnels les processus écosystémiques (d'après Villéger 2008).

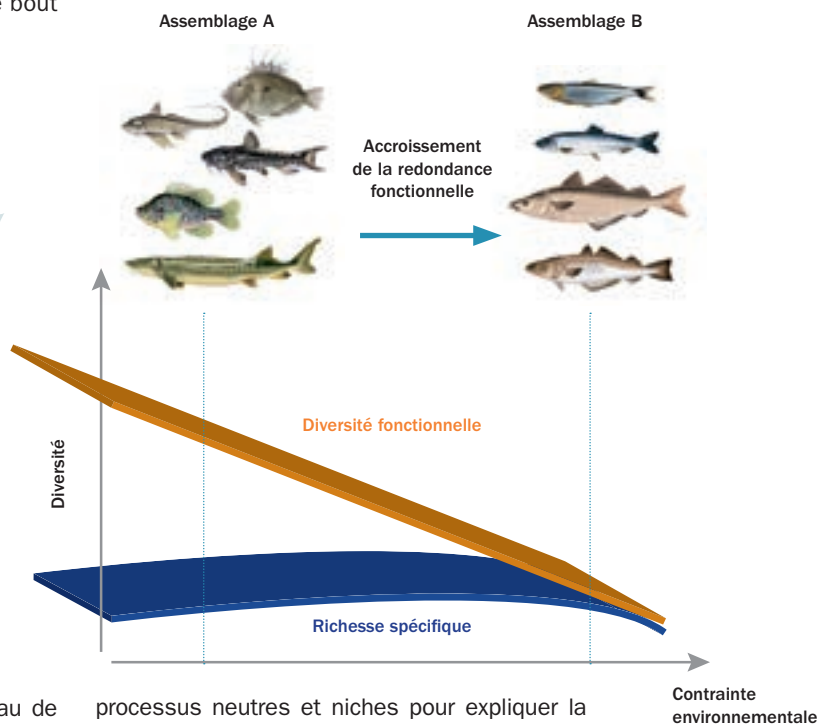


Le long d'un gradient de stress, de contrainte environnementale ou de perturbation, la diversité en espèces montre soit une relation unimodale avec un pic de diversité pour les niveaux intermédiaires de perturbation, soit une relation décroissante avec moins d'espèces pour les niveaux de perturbation les plus élevés (Figure V.12). Pour ces niveaux de perturbation élevés l'hypothèse est que seul un sous-ensemble réduit d'espèces peut tolérer ces niveaux de stress ce qui limite la diversité spécifique (filtre abiotique). A l'autre bout

du gradient (faible niveau de perturbation) ce sont au contraire les filtres biotiques (compétition) qui limitent le nombre d'espèces par compétition exclusive dans les communautés locales. Dans ce cas, un même niveau de diversité spécifique peut correspondre à deux niveaux contrastés de perturbation, la richesse en espèces n'est donc pas un indicateur réagissant de manière monotone à un niveau de pression.



Figure V.12. Schéma montrant la relation théorique entre la diversité fonctionnelle, la richesse spécifique et les contraintes environnementales pour des communautés locales. Lorsque les contraintes environnementales augmentent en intensité, la redondance fonctionnelle ou la similarité entre espèces augmentent, et donc, la diversité fonctionnelle diminue à un taux plus élevé que la richesse spécifique (d'après Villéger 2008).



Ce lien entre richesse spécifique et niveau de perturbation est très fortement influencé par la niche écologique des espèces. Or l'universalité de la théorie de la niche est désormais remise en question par la théorie « neutre », dont l'hypothèse fondatrice postule que les individus et donc les espèces sont fonctionnellement identiques (ou très proches). Leurs distributions dans les communautés sont alors déterminées principalement par des processus stochastiques liés à la migration et à la survie des individus. Il est indéniable que malgré sa parcimonie et son extrême simplification du vivant, la théorie neutre démontre sa capacité à reproduire des structures observées que ce soit à petite ou grande échelle. Le consensus actuel tend néanmoins vers un modèle intermédiaire, combinant

processus neutres et niches pour expliquer la structure des communautés, tout l'enjeu étant alors de savoir quel processus domine. Jusqu'à présent peu d'études ont confronté les processus neutres, principalement liés à la dispersion, et les niches, déterminées par des filtres environnementaux, pour expliquer la structure des communautés marines. Si la dispersion, et donc la connectivité, est plus importante qu'en milieu terrestre, avec moins de barrières infranchissables, on peut s'attendre à une prédominance des processus neutres. Cette hypothèse incite d'autant plus à intégrer la physique du climat et l'océanographie des masses d'eau (e.g. courantologie) dans un contexte interdisciplinaire pour comprendre la distribution de la diversité marine.

b - Effets des perturbations sur les différentes composantes de la biodiversité

L'un des freins à l'établissement de patrons cohérents liant taxons et milieu dans le cadre de la relation diversité-perturbation est que seul le nombre d'espèces est pris comme estimateur de la biodiversité. Pourtant, les relations de parenté ou les traits d'histoire de vie peuvent également contribuer à mieux cerner les relations diversité-perturbation, notamment en écologie marine. Ainsi, en faisant l'hypothèse que le niveau de perturbation accroît l'intensité du filtre abiotique et donc façonne les communautés avec des espèces qui passent ce filtre grâce à des caractéristiques communes, les communautés avec de forts niveaux de perturbations devraient inclure des espèces proches phylogénétiquement ou fonctionnellement. Sous cette hypothèse, la diversité phylogénétique ou fonctionnelle des communautés montrerait une relation monotone décroissante avec le niveau de perturbation (Figure V.12).

Quelques études en biologie marine ont ainsi analysé l'effet des contraintes environnementales sur les traits fonctionnels.

Néanmoins, la plupart de ces études ne considèrent qu'un seul trait et souvent en ne prenant que la valeur moyenne du trait pour la communauté. Afin d'aller plus loin, **il semble nécessaire de considérer la diversité fonctionnelle comme point focal du triplet environnement-diversité-fonctionnement des écosystèmes**, et pour cela d'utiliser les abondances et les valeurs de traits de chaque espèce présente dans les communautés. Des avancées dans la quantification de la diversité fonctionnelle devraient ainsi permettre d'améliorer la compréhension de l'influence des contraintes environnementales sur la structure fonctionnelle des communautés et de l'influence de cette structure fonctionnelle sur les processus écosystémiques. Pour cela, une sélection de traits pertinents devrait être réalisée pour les taxons marins, puis consensuellement acceptée. L'étude du conservatisme phylogénétique de ces traits permettra ainsi l'émergence d'une véritable écologie phylogénétique des communautés marines.

V.4.2 Dynamique des méta-communautés

a - Les quatre paradigmes des méta-communautés

Contrairement à la communauté qui est définie comme un ensemble d'individus en interaction directe, la méta-communauté englobe plusieurs communautés reliées entre elles par des processus de migration d'individus et de flux de matière et d'énergie. Cette extension dans l'espace et dans le temps permet de mieux appréhender les effets structurant la composition des communautés. Il a ainsi été proposé quatre paradigmes synthétiques (Figure V.13) pour expliquer les assemblages d'espèces dans les métacommunautés :

- Le premier, nommé « *patch dynamic* », repose sur l'existence d'un compromis entre les capacités colonisatrices et compétitrices de chaque espèce lorsque les habitats sont similaires. La distribution des espèces est alors fonction de leurs capacités respectives de colonisation et de compétition.
- Le « *species sorting* » survient lorsque les filtres environnementaux sont prépondérants par rapport aux capacités colonisatrices des espèces. Les espèces sont

alors distribuées uniquement dans les habitats pour lesquels elles sont adaptées.

- Le « *mass effect* » est une extension du « *species sorting* » dans laquelle les capacités colonisatrices ne sont plus négligeables. Certaines espèces vont ainsi occuper des habitats qui ne leur sont a priori pas favorables du fait de la forte immigration d'individus provenant d'habitats favorable proches (dynamique source-puits).
- Le dernier paradigme reprend la théorie neutre de Hubbell. Ainsi, au contraire des trois paradigmes précédents, les espèces, ne différant pas dans leur capacité de compétition et de colonisation, coexistent dans tous les habitats, suivant des processus stochastiques.

Ces quatre paradigmes ne sont pas mutuellement exclusifs et coexistent suivant la structure des méta-communautés et les groupes d'espèces considérés. Ils ont l'avantage de présenter un formalisme synthétique permettant de comprendre comment sont structurées les communautés dans l'espace.

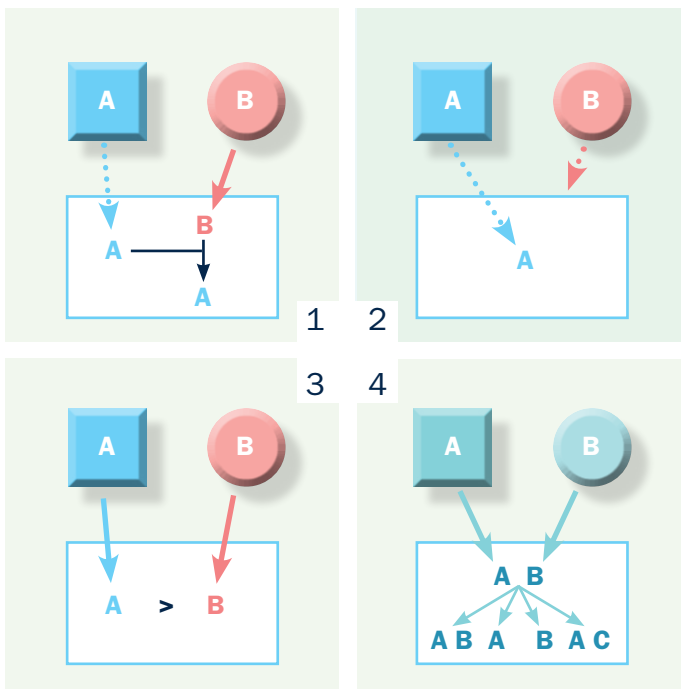


Figure V.13. Illustration des quatre paradigmes régissant les métacommunautés (d'après Villéger 2008).

Deux espèces sont considérées (A et B), ayant chacune un habitat favorable (respectivement carré bleu et rond rouge). Leurs capacités de dispersion sont proportionnelles à l'épaisseur de leurs flèches respectives. Pour chaque cas, deux communautés contenant chacune une espèce sont représentées. La troisième communauté « vide » sert de modèle pour illustrer les règles d'assemblages. (1) Dans le cas du « patch dynamic », l'espèce B a une meilleure capacité de dispersion donc elle peut occuper temporairement la communauté vacante, jusqu'à ce que l'espèce A, meilleure compétitrice ne la supplante. (2) Dans le cas du « species sorting », le filtre de l'habitat est déterminant par rapport à la dispersion et seule l'espèce A peut s'installer dans la communauté vacante. (3) A l'inverse, le « mass effect » permet à l'espèce B, disséminée en grand nombre depuis son habitat favorable de subsister dans la communauté vacante même si l'espèce A y est mieux adaptée. Enfin, si la différence entre les espèces est neutre (4), les deux espèces peuvent s'installer dans la communauté vacante. Les processus stochastiques peuvent au fil du temps mener à l'extinction d'une des deux espèces voire à l'apparition d'une nouvelle espèce par spéciation (C).

Tout l'enjeu est de quantifier la part de chacun de ces quatre paradigmes dans la structuration des communautés marines. Cela présente un intérêt théorique évident, mais a aussi des implications concrètes. Par exemple, la maintien de la diversité locale (gestion, réserve) sera favorisé par un habitat diversifié si le « species sorting » est le paradigme prépondérant alors que le degré de connectivité avec les commu-

nautés environnantes sera l'élément clé avec des paradigmes neutre ou « mass effect ». Aucun consensus n'a pour l'instant émergé en écologie marine pour déterminer la part de chacun de ces paradigmes qui agissent de surcroît à des échelles différentes. Il faut multiplier les études de cas, y compris dans des situations modèles pour lesquelles des hypothèses testables peuvent être posées au préalable.

b - La phylogénie des communautés et les traits fonctionnels pour démêler les paradigmes

Si les études basées sur la diversité taxonomique des méta-communautés ne permettent pas de démêler les processus sous jacents car plusieurs paradigmes peuvent aboutir aux mêmes « patrons » de diversité, les avancées récentes montrent que l'utilisation de la phylogénie des communautés ou de leur diversité fonctionnelle permet de déterminer la part relative de chacun des paradigmes. Ainsi lorsque le « species sorting » est le mécanisme prépondérant, les espèces présentes au sein des communautés auront tendance à se « ressembler » phylogénétiquement ou fonctionnellement car le filtre environnemental ou d'habitat va sélectionner certains traits, avec un degré plus ou moins important de conservatisme phylogénétique. A contrario, sous l'hypothèse neutre ou « mass effect » la structuration phylogénétique ou fonctionnelle des communautés n'est pas attendue. Les recherches ont surtout été menées en domaine terrestre pour définir des « assembly

rules », alors que ces investigations restent rares en milieu marin. Pourtant, la prépondérance de la niche (environnement, habitat) versus la neutralité (dispersion) est une question cruciale pour la connaissance des mécanismes structurant les communautés, mais aussi pour leur gestion ou restauration. En domaine marin, les freins actuels sont un manque de données archivées et accessibles tant sur la phylogénie et les traits que pour un échantillonnage spatialisé des communautés à différentes échelles. Sur le continent, chez les végétaux, le choix de quelques traits pertinents a permis leur collecte pour un très grand nombre d'espèces et donc des avancées significatives sur la structuration fonctionnelle des communautés aux larges échelles en relation avec les processus écosystémiques. L'équivalent est atteignable et attendu en écologie marine, notamment pour aborder les effets des changements environnementaux sur les propriétés des écosystèmes via les traits des espèces.

V.4.3 Dynamique de la biodiversité marine aux larges échelles

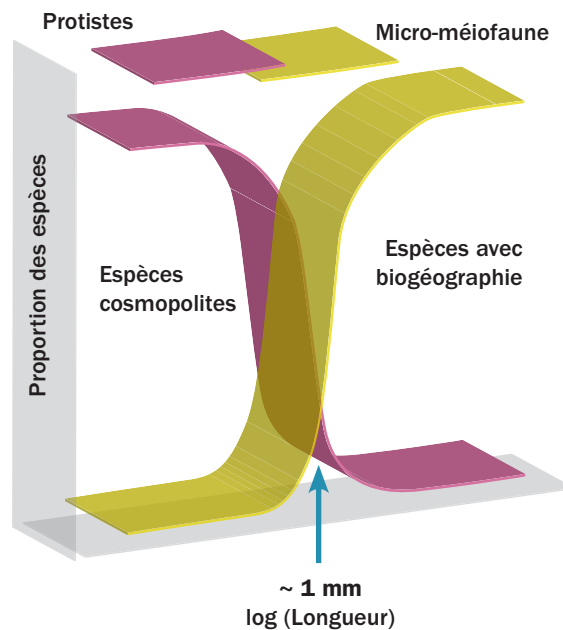
Nous savons qu'il existe des gradients de latitude, de profondeur, des points chauds, de l'endémisme... Ces éléments ne sont pas nouveaux, mais notre compréhension en reste lacunaire.

- Quelles sont les grandes caractéristiques de la distribution spatiale de la vie marine ?
- Comment s'articulent les déterminismes écologiques et historiques de distribution des espèces et des communautés à différentes échelles d'espace ?²
- Existe-t-il aussi une biogéographie pour les organismes microscopiques ou sont-ils tous potentiellement ubiquistes ? La taille limite de 1 mm avait été évoquée (Figure V.14), mais elle est de plus en plus remise

en question du moins en domaine continental. Qu'en est-il dans le monde marin supposé plus dispersif.

- Comment s'organisent les échanges entre populations au sein des espèces à large distribution ? Sont-ils à même de pallier un épuisement local de stocks d'importance économique ? Une exploitation raisonnée, supposée durable, des ressources marines et leur protection (e.g. réseau des aires marines protégées) doit s'appuyer non seulement sur une connaissance du fonctionnement des écosystèmes, mais également sur une vision macroécologique de la structuration de la biodiversité marine.

Figure V.14 – Schéma théorique évoquant un seuil de taille en dessous duquel les espèces n'auraient plus de biogéographie, étant soumises à des dispersions telles qu'elles seraient cosmopolites (d'après Finlay 2002).



a - Utilisation des aires de répartition géographique pour inférer les niches écologiques des espèces

Cette méthode est basée sur la définition de la niche écologique en tant que secteur (hyper-volume) d'un espace multidimensionnel où une espèce peut maintenir une population viable. Chaque axe de cet espace peut être une condition environnementale (salinité, température...) ou une ressource (type de proie, matière organique dans le substrat...). Les modèles cherchent à quantifier et « encapsuler » la niche écologique des espèces en se basant sur des

combinaisons linéaires ou non, de différentes variables du milieu permettant de prédire les occurrences des espèces. En d'autres termes, ces combinaisons définissent des limites, dans un espace à n dimensions, de probabilités de présence des espèces (Figure V.15). De tels modèles peuvent servir de base à des analyses plus globales qui intègrent simultanément les contraintes écologiques de plusieurs espèces représentatives d'un compartiment donné (éco-

2 - A l'échelle des habitats, la présence et le succès des espèces ou des communautés sont liés à des facteurs physiques, chimiques ou biologiques. A plus vaste échelle, des paramètres hérités de l'histoire des clades ou de la Terre interviennent également. Ces paramètres contingents combinent leurs effets à ceux des facteurs proximaux pour dessiner des patrons biogéographiques emboîtés ; la contingence historique étant potentiellement d'autant plus prégnante que l'échelle spatiale est vaste.

système, groupe fonctionnel, clade, etc.) et qui aboutissent à cerner des écorégions (voir le focus « Ecorégionalisation », chapitre VI).

La modélisation des habitats ou des niches écologiques des espèces a connu un essor récent en écologie, en biogéographie et en évolution et se révèle être un outil pertinent pour déduire les exigences écologiques des espèces à partir de leurs aires de distribution. Plus précisément, la modélisation des niches écologiques a été utilisée pour estimer les changements d'aires de distribution géographique induits par le réchauffement climatique et le taux des extinctions à venir. L'efficacité future des réseaux de réserves, l'identification d'aires de conservation prioritaires et l'évaluation du potentiel invasif des espèces en dépendent en partie.

Par ailleurs, ce type de démarche doit pouvoir étroitement intégrer et tirer avantage de données

paléobiologiques (qui donnent la chronologie d'émergence et l'histoire des clades), géotectoniques (qui donnent le cadre paléogéographique) et sédimentologiques (qui fournissent des éléments paléoécologiques). Cet ancrage dans des données « paléo » est encore insuffisamment pratiqué. En effet, jusqu'à récemment, les analyses biogéographiques, lorsqu'elles aboutissaient à des scénarios étaient encore trop fréquemment de type « *story telling* », tout spécialement dans les situations où la dispersion était le processus dominant (les situations de vicariance ont depuis plusieurs décennies été traitées de manière plus rigoureuse). Plusieurs appels pour poser des tests d'hypothèses de dispersion ont été entendus, d'autant que des progrès significatifs ont été faits pour identifier les facteurs géologiques ou (paléo) océanographiques ayant pu contraindre la biogéographie et la distribution des espèces.

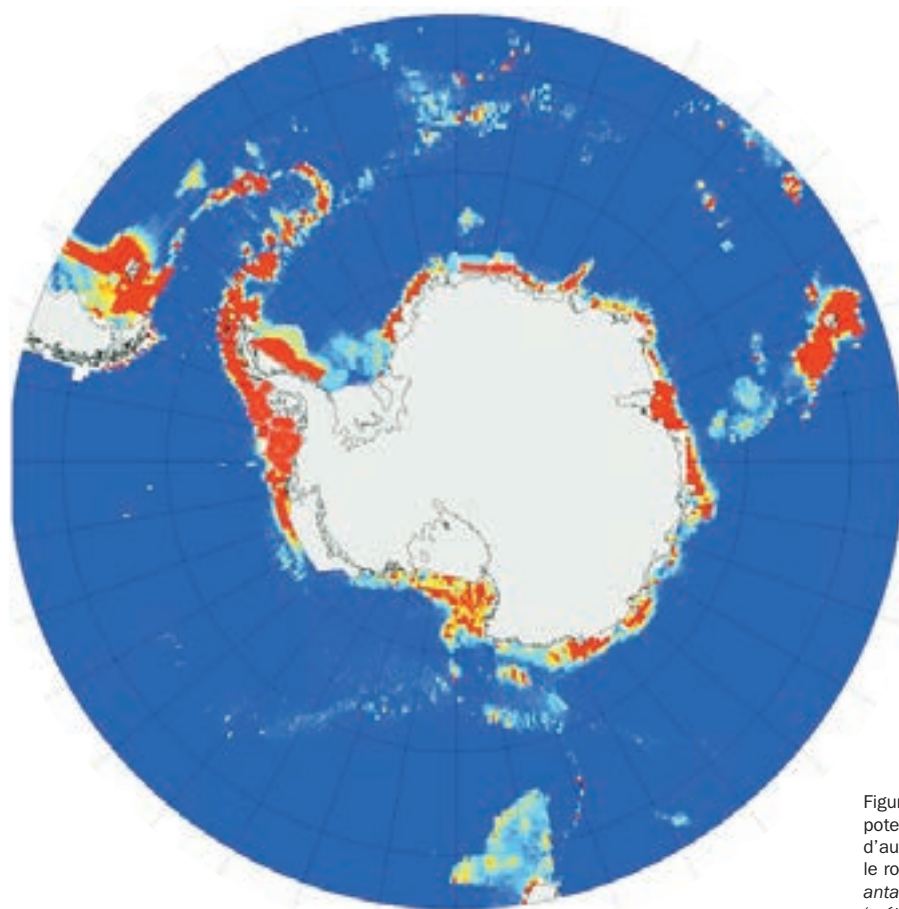
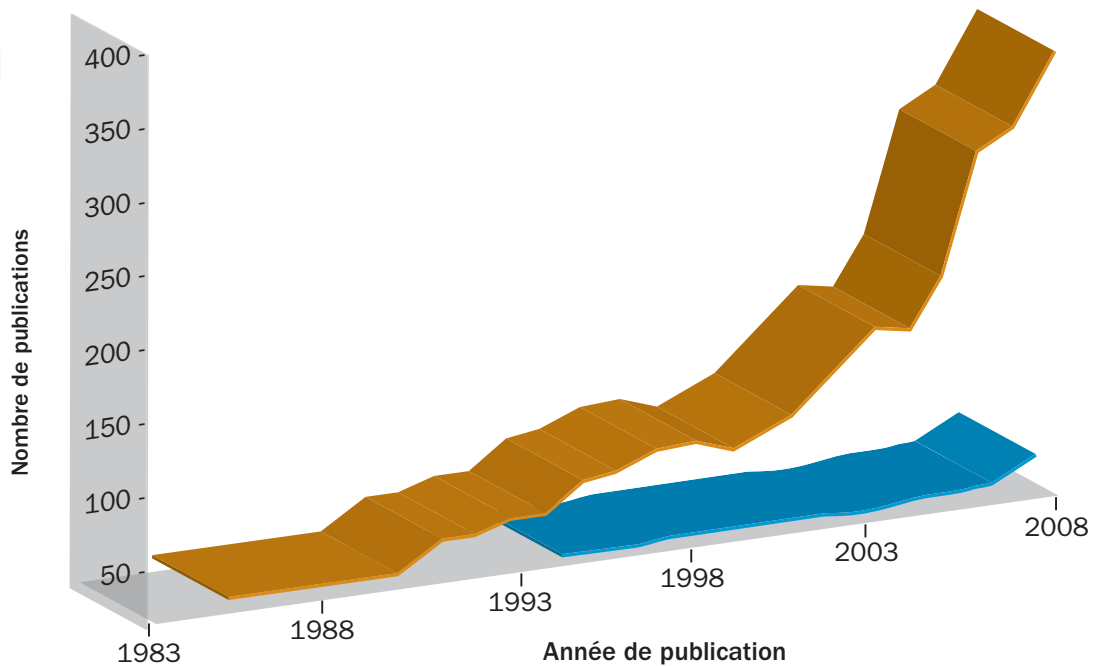


Figure V.15. Carte de distribution potentielle (probabilité de présence d'autant plus forte que l'on va vers le rouge) de l'oursin *Stereochinus antarcticus* dans l'océan austral (méthode du maximum d'entropie, logiciel MaxEnt).

Cette thématique, malgré son potentiel, a pour l'instant généré beaucoup moins d'études dans le domaine marin que dans le domaine terrestre (Figure V.16). On peut interpréter ce décalage soit comme une contrainte fondamentale si la thématique est moins pertinente en milieu marin, soit due à des difficultés propres au milieu marin. C'est très certainement cette seconde explication qui joue. En effet, construire ce type de modèles suppose d'une part de disposer de bases de données géoréférencées sur la distribution des espèces (plus difficile en

milieu marin surtout sur de vastes étendues) et d'autre part de connaître avec précision les conditions environnementales qui règnent dans la zone étudiée (parfois très difficile de disposer avec une maille suffisante, et à l'échelle d'un bassin océanique, de paramètres aussi divers que température de surface, du fond, salinité, pH, nature du fond...). Ces constats indiquent qu'un effort très important reste à faire sur l'acquisition des données de base pour que l'on soit en situation de combler notre retard sur le domaine continental.

Figure V.16 Nombre de publications répertoriées sur ISI WEB OF SCIENCE avec les mots-clés "species distribution" OR "ecological niche" OR "habitat preference" OR "environmental preference" OR "bioclimate envelope" OR "bioclimate" OR "environmental niche" OR "habitat suitability" AND "model". Les publications du domaine terrestre sont en orange alors que celles du domaine marin sont en bleu.



Parmi le peu d'applications utilisant la prédiction des distributions spatiales des espèces marines la plupart concernent les stratégies de conservation de la biodiversité, avec notamment la mise en place de réserves, ou des avancées méthodologiques (Figure V.17a). Curieusement l'évaluation des impacts du changement global et des pressions humaines locales est largement sous représentée alors

que des conséquences majeures liées à ces facteurs de forçage sont anticipées. Toujours parmi ces applications, il existe une forte hétérogénéité entre les organismes étudiés avec une prépondérance de publications dédiées aux vertébrés (poissons et mammifères), une minorité pour les plantes et le plancton alors qu'aucune référence ne mentionne le monde bactérien ou viral (Figure V.17b).

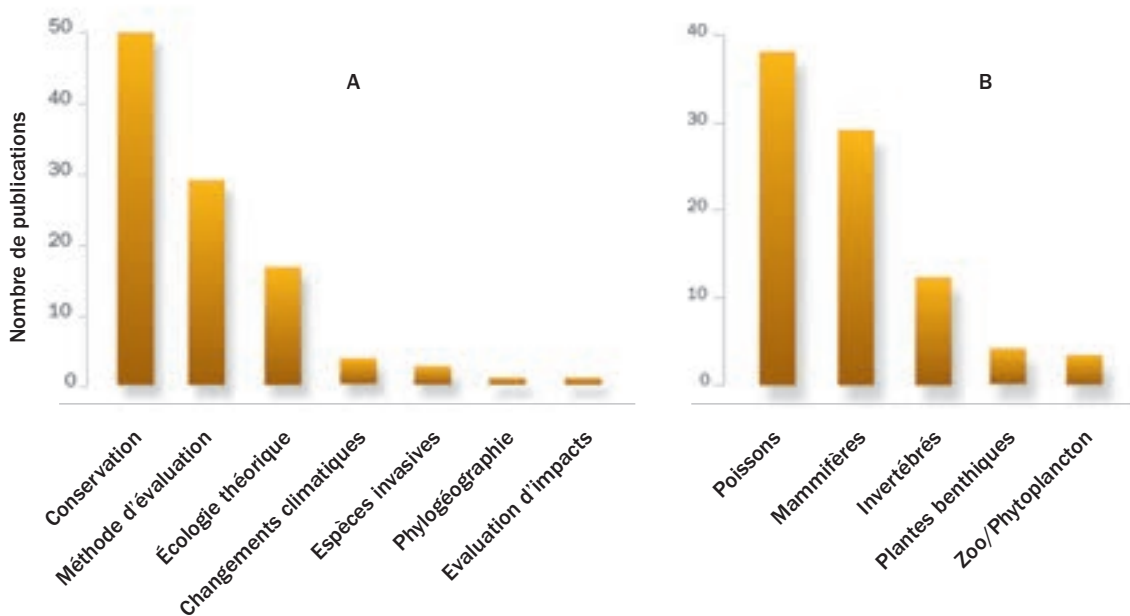


Figure V.17. Classement des publications « marines » répertoriées à la figure V.16 en différents objectifs (A) et en type d'organismes étudiés (B).

b - Perspectives pour une prédiction des aires de répartition des espèces marines et de la biodiversité des assemblages

Répondre aux questions énumérées ci-dessus suppose de s'engager dans la voie de la modélisation et de l'élaboration de scénarios. Dans un premier temps, il s'agit de modéliser les distributions actuelles pour connaître le potentiel d'installation (de déplacement) des espèces, apprécier les risques associés à des fragmentations de leur aire de répartition ou à des surexploitations locales, ou cerner les glissements latitudinaux des biomes. Actuellement, la plupart des modèles utilisés en domaine marin sont des modèles de niche (fondés sur des paramètres environnementaux abiotiques et biotiques) qui n'intègrent pas les caractéristiques physiologiques des organismes modélisés. Les principaux points critiques concernant leur utilisation pour prédire la distribution spatiale des espèces et les patrons de biodiversité en milieu marin restent l'absence de prise en compte :

- des capacités de dispersion,
- des capacités d'adaptation,
- des liens trophiques,
- et de la structure tridimensionnelle de l'habitat.

La plupart des études concernant la prédiction des aires de répartition futures (suite au changement climatique ou la modification des habitats) des espèces marines font dès le départ l'hypothèse que les espèces peuvent se disperser et migrer vers des régions où les conditions environnementales sont optimales ou plus favorables, ce qui reste simpliste connaissant les barrières existantes en milieu marin (thermiques, physiques, habitats, etc.). Une solution serait de contraindre les projections obtenues pour chaque espèce par un taux de dispersion estimé ce qui paraît particulièrement indispensable pour les études aux larges échelles. Ces taux de dispersion sont encore mal connus pour de nombreuses espèces, notamment toutes celles qui passent par une phase planctonique, mais sont essentiels pour mieux anticiper les futures aires de distributions des espèces marines afin, notamment, de mieux planifier l'emplacement des réserves et de prédire les patrons de biodiversité.

De plus, les projections sont effectuées sous l'hypothèse que les espèces ne peuvent s'adapter aux nouvelles conditions, ce qui n'est pas

le cas pour certaines espèces qui bénéficient d'un fort taux d'adaptation à des échelles de temps réduites. Par exemple, certaines espèces invasives peuvent largement étendre leur niche climatique après introduction dans un nouvel environnement, comme certains migrants les-sepsiens. Il semble donc nécessaire d'inclure dans les modèles des mécanismes écophysiologiques, tels que les équations de transfert de chaleur, afin d'évaluer les capacités d'adaptation des organismes marins et donc d'incorporer une composante évolutive dans la prédiction des futures aires de distributions.

Les modifications des aires de répartitions des espèces sont pratiquement exclusivement estimées à partir de la niche environnementale, les espèces étant censées la suivre et donc bouger en fonction, notamment, du changement global. La composante biotique et les interactions entre espèces sont pour le moment relativement peu intégrées aux modèles alors que les « *mismatch* » ou décalages entre proies et prédateurs dus au changement global sont déjà bien documentés. Il est maintenant nécessaire d'intégrer la structure et les liens trophiques entre espèces aux prédictions de colonisation et d'extinction avec des règles simples stipulant, par exemple, que chaque espèce préda-

trice a besoin d'au moins une espèce proie pour coloniser un environnement ou habitat favorable et qu'une espèce proie a d'autant plus de chance de survivre dans un environnement défavorable qu'elle y rencontre une faible diversité de prédateurs. L'un des prochains enjeux sera donc d'intégrer la composante trophique, ou plus largement les interactions interspécifiques, aux modèles de prédiction des aires de répartition des espèces et donc des patrons de biodiversité.

Au delà d'une migration spatiale vers les pôles pour rechercher des eaux plus froides, les espèces marines peuvent aussi migrer en profondeur. Cette hypothèse a déjà été vérifiée empiriquement pour les poissons de mer du Nord qui migrent en profondeur, à raison de 3,6 mètres par décennie, alors que leur migration latitudinale reste faible. Ces observations ne sont pas encore intégrées aux modèles car ces derniers ne permettent malheureusement pas de tenir compte de la migration en profondeur. Une étape intermédiaire, avant la mise en place de modèles 3-D, serait de considérer plusieurs niveaux de profondeur avec de la dispersion à la fois verticale et horizontale (Figure V.18) et plusieurs modèles de niches environnementales, un pour chaque niveau.

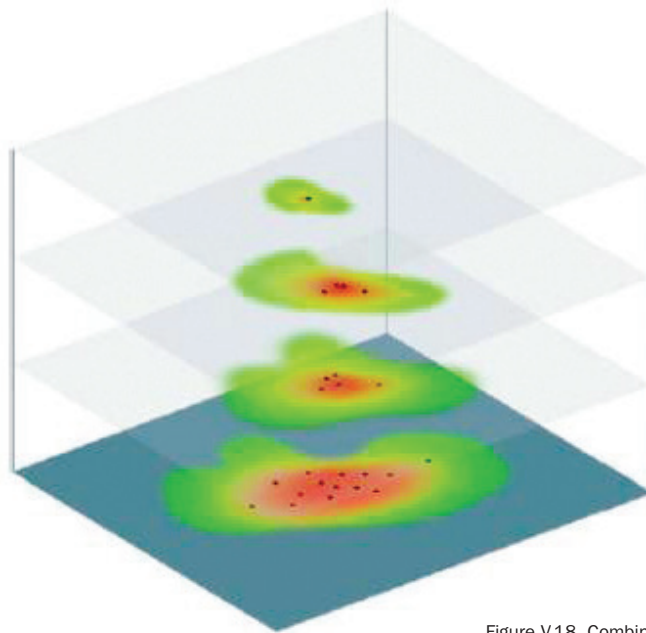


Figure V.18. Combinaison de différents modèles de niche développés pour différentes profondeurs afin de prédire les migrations des espèces marines verticalement et horizontalement. Les points noirs représentent les occurrences d'une espèce théorique et les couleurs chaudes les environnements favorables à cette espèce.

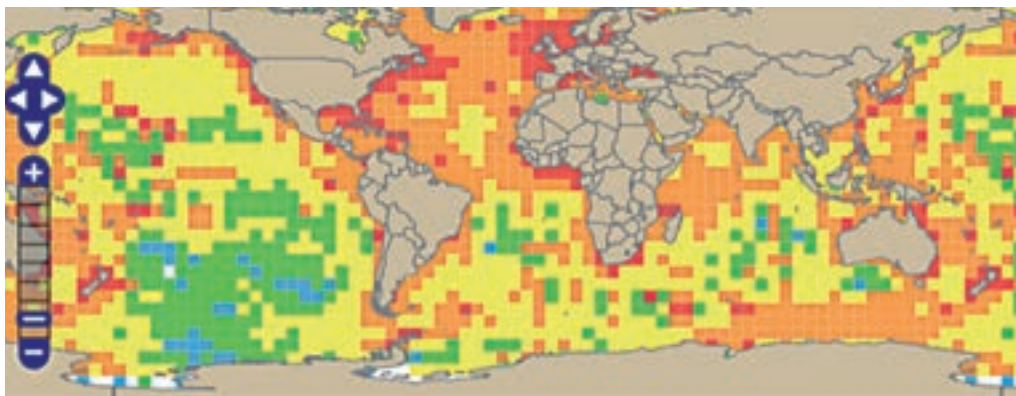


Figure V.19 – Densité de distribution des 33 millions de points géoréférencés du programme OBIS

Nous devons nous préparer, pour mieux inférer la dynamique de la biodiversité marine aux larges échelles, à la mise en place de modèles hybrides intégrant la niche environnementale des espèces, leurs capacités de dispersion et d'adaptation notamment physiologiques, les liens trophiques au sein des assemblages et la structure tridimensionnelle de l'environnement marin. L'enjeu reste aussi d'appliquer ces outils aux microorganismes qui restent largement ignorés des prédictions aux larges échelles.

La mise en œuvre de telles orientations scientifiques suppose également celle des moyens afférents qui s'articulent autour du triptyque : connaître – comprendre – prédire, c'est à dire

observer et décrire, expérimenter, modéliser. Il faut pouvoir s'appuyer sur des inventaires suffisamment robustes et pertinents (se reporter à la première partie de ce chapitre) pour en inférer des analyses fiables ; il faut des expérimentations en systèmes artificiels et *in natura* pour intégrer les données physiologiques ; il faut des possibilités d'accès aux données pré-existantes et des moyens de calcul pour établir des modèles et des scénarios. Diverses initiatives, nationales comme internationales, ont été engagées dans cette voie (e.g. *Census of Marine Life* qui avait pour objectif d'évaluer et d'expliquer les changements de biodiversité ou OBIS [Figure V.19] qui recense la biodiversité marine) et des équipes INEE y sont impliquées.



POUR EN SAVOIR PLUS

- Alexander V., Miloslavich P., Yarincik K. 2001. The Census of Marine Life – Evolution of worldwide marine biodiversity research. *Marine Biodiversity* 41: 545-554.
- Bierne N. 2010. The distinctive footprints of local hitchhiking in a varied environment and global hitchhiking in a subdivided population. *Evolution*, 64: 3254-3272.
- Bierne N., Borsa P., Daguin C., Jollivet D., Viard F., Bonhomme F., David P. 2003. Introgression patterns in the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology* 12: 447-461.
- Blunt J.W., Copp B.R., Keyzers R.A., Munro M.H.G., Prinsep M.R. 2012. Marine Natural products, *Nat. Prod. Rep.* 29: 144-222.
- Boeuf G. 2011. Marine biodiversity characteristics. *Comptes Rendus Biologie*. 334: 435-440.
- Bouchet P. 2006. The magnitude of marine biodiversity. In C.M. Duarte edit. «The exploration of marine biodiversity. Scientific and technological challenges. Fundacion BBVA.
- Breitbart M. 2012. Marine Viruses: Truth or Dare. *Annual Review in Marine Science* 4: 425-448.
- Broquet T. & Petit E.J. 2009. Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 193-216.
- Cock J.M. Tessmar-Raible K., Boyen C., Viard F. 2010. Introduction to Marine Genomics. Springer Netherlands. 399 p.
- Costello M.J., Coll M., Danovaro R., Halpins P., Ojaveer H., Miloslavich P. 2010. A Census of Marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *PlosOne* 5: e12110.
- Cowen, R.K. & Sponaugle S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review in Marine Sciences* 1: 443-466
- Crisp M.D., Treweek S.A., Cook L.G. 2011. Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 66-72.
- Danovaro R., Corinaldesi C., Dell'Anno A., Fuhrman J.A., Midelburg J.J., Noble R.T., Suttle C. 2011. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiology Reviews* 35: 993-1034.
- Finlay B.J. 2002. Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. *Science* 296: 1061-1063.
- Fuhrman J.A. 2009. Microbial community structure and its functional implications. *Nature* 459: 193-199.
- Gravel D., Massol F., Canard E., Mouillot D., Mouquet N., 2011. Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* 14: 1010-1016.
- Hay M.E. 2009. Marine Chemical Ecology: Chemical Signals and Cues Structure Marine Populations, Communities, and Ecosystems. *Annual Review in Marine Science* 1: 193-212.
- Ianora A., Bentley M.G., Caldwell G.S., Casotti R., Cembella A.D., Engstrom-Ost J., Halsband C., Sonnenschein E., Legrand C., Llewellyn C.A., Paldaviciene A., Pilkaityte R., Pohnert G., Razinkovas A., Romano G., Tillmann U., Vaiciute D., 2011. The Relevance of Marine Chemical Ecology to Plankton and Ecosystem Function: An Emerging Field. *Marine Drugs* 9: 1625-1648.
- Kassahn K.S., Crozier R.H., Portner H.O., Caley M.J. 2009. Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organisation. *Biological Reviews* 84: 277-292.
- Lafferty K.D., Porter J.W., Ford S.E. 2004. Are diseases increasing in the ocean? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 31-54.
- Lett C., Ayata S.D., Huret M., Irissou J.O. 2010. Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine population dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography* 87: 106-113.
- Little A., Robinson C.J., Peterson S.B., Raffa K.F., Handelsman J. 2008. Rules of engagement : interspecies interactions that regulate microbial communities. *Annual Review in Microbiology* 62: 375-401.
- Marshall Dustin J. & Morgan Steven G. 2011. Ecological and evolutionary consequences of linked life-history stages in the sea. *Current Biology* 21: R718-R725.
- Moëgne-Locey Y., Mavingui P., Combes C., Normand P., Steinberg C. 2011. Micro-organismes et interactions biotiques. Pp. 413-470. In : *Ecologie Microbienne- Microbiologie des milieux naturels et anthropisés*. Bertrand J.C., Caumette P., Lebaron P., Matheron R and Normand P Eds. Presses Universitaires de Pau et des Pays de l'Adour, Pau, xlii + 1002p.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean ? *Plos Biology* 9: e1001127.
- Morand S. & Krasnov B.R. 2010. The Biogeography of host-parasite interactions. Oxford University Press, Oxford.
- O'Connor M.I., Bruno J.F., Gaines S.D., Halpern B.S., Lester S.E., Kinlan B.P. & Weiss J.M. 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 1266-1271.
- O'Dor R., Miloslavich P., Yarincik K. 2010. Marine biodiversity and biogeography – regional comparisons of global issues, an introduction. *PlosOne* 5: e11871.
- Paul V.J., Ritson-Williams R., Sharp K. 2011. Marine chemical ecology in benthic environments. *Natural Product Reports*, 28: 345-387.
- Pohnert G., Steinke M., Tollrian R. 2007. Chemical cues, defence metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:198-204.
- Sanford E. & Kelly M.W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review in Marine Sciences* 3: 509-535
- Steele J.A. Countway P.D., Xia L., Vigil P.D., Beman J.M., Kim D.Y., Chow C-E. T., Sachdeva R., Jones A.C., Schwalbach M.S., Rose J.M., Hewson I., Patel A., Sun F., Caron D.A., Fuhrman J.A. 2011. Marine bacterial, archaeal and protistan association networks reveal ecological linkages. *The ISME Journal* 5: 1414-1425.
- Tyliakianis J.M., Laliberté E., Nielsen A., Bascompte J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological conservation* 143: 2270-2279.
- Villéger S. 2008. Dynamique de la diversité fonctionnelle des communautés de poissons (Lagune de Terminos, Mexique). Thèse de doctorat, Université Montpellier 2.
- Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis R.J., Lowe A.J., Richardson D.M. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 136-144.
- Yang L.H. & Rudolf W.H.W. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology Letters* 13: 1-10.

VI

DIVERSITÉ ET DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES MARINS



Coordinateurs : Nathalie Niquil et Eric Thiebaut

Contributeurs : Mohamed Jebbar - Nadine Le Bris - Jean-Marc Lebel - Frédéric Marin - Sophie Martin - David Mouillot - Yves-Marie Paulet - Philippe Pondaven - Colombar de Vargas

Avec une surface de 358 millions de km² et un volume de 1340 millions de km³, l'océan mondial est de loin le plus vaste écosystème planétaire. Il joue un rôle essentiel dans les processus de transfert et de stockage de matière et d'énergie, notamment à travers des couplages étroits entre ses composantes physiques, chimiques et biologiques au sein des grands cycles biogéochimiques. En tant que régulateur et modérateur principal des fluctuations du climat, il constitue un élément indispensable à la compréhension du système Terre. Par ailleurs, il est indissociable de la vie sur Terre qui est née dans l'océan et qui y a trouvé un espace disponible pour s'y épanouir. L'océan offre la plus grande diversité de conditions d'habitat sur Terre (extrêmes de pression, températures, acidité et combinaison de contraintes chimiques, etc.). Présente à toute latitude et à toute profondeur, la vie marine se distribue dans l'océan selon différents gradients environnementaux qui influencent également le fonctionnement des écosystèmes marins.

VI.1

Diversité d'habitats et gradients environnementaux

Depuis longtemps, il était acquis que les habitats littoraux étaient fort diversifiés et que les habitats du large, benthiques ou pélagiques, l'étaient très peu. Cette image d'Epinal du monde marin a considérablement évolué ces dernières années. Même si les domaines hauturiers et profonds sont plus homogènes à large échelle que le côtier, ils se présentent néanmoins comme une mosaïque d'habitats. Il convient de prendre en compte leur complexité dans les approches écosystémiques de l'océan, particulièrement lorsque les environnements benthiques sont concernés.

VI.1.1 Faut-il identifier et cartographier les habitats ?

Décrite à l'origine comme le lieu de vie d'une espèce animale ou végétale dans sa composante abiotique (Darwin, 1859), la définition de l'habitat a progressivement évolué au cours du temps pour prendre en considération, non plus une, mais l'ensemble des espèces qui composent un assemblage. Plus récemment, en parallèle avec le développement de la car-

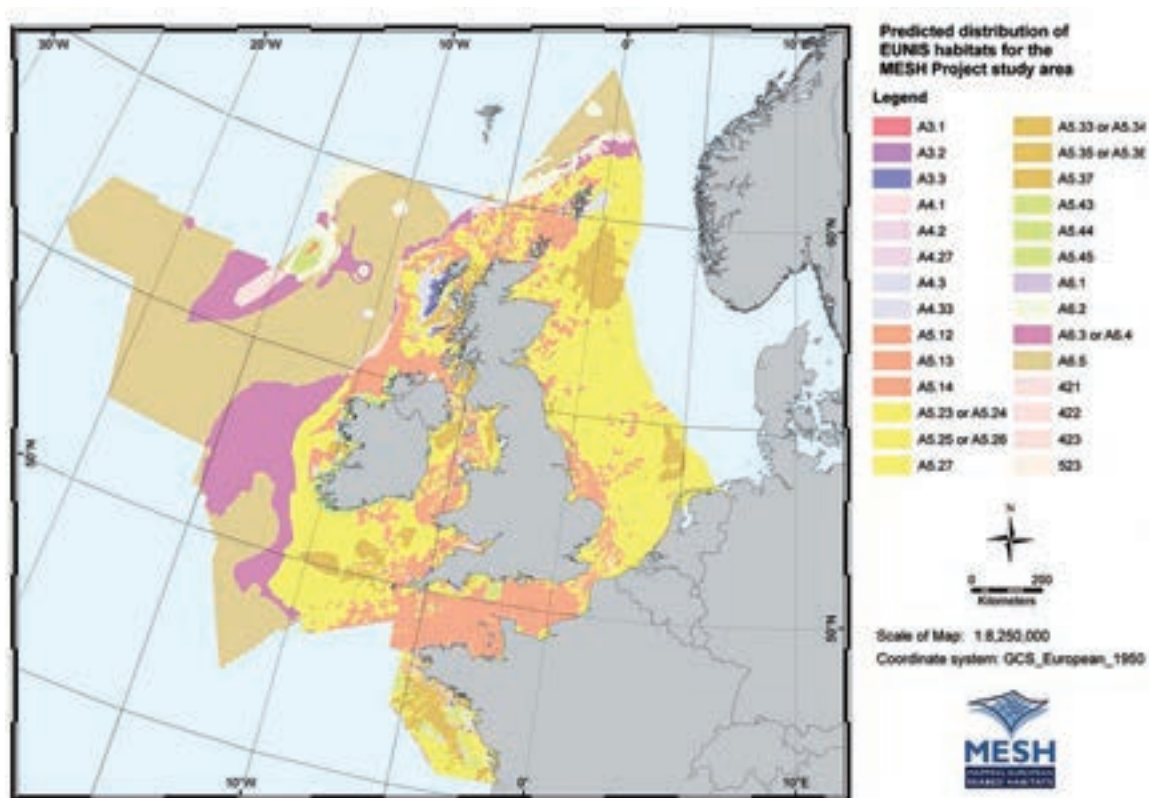
tographie, l'habitat comprend non seulement les conditions physiques et environnementales qui hébergent une communauté biologique, mais également la communauté elle-même. Effectuée à différentes échelles spatiales, de l'échelle d'une baie côtière à celle d'un bassin océanique, la définition et la cartographie des habitats sont des enjeux de connaissance



fondamentaux tant pour la recherche en écologie que pour la gestion des milieux (Figure VI.1). Ainsi, la cartographie est un élément clef pour le gestionnaire dans la planification de l'espace maritime, la délimitation d'aires marines protégées ou la définition d'une stratégie

d'évaluation de l'état de santé de l'environnement. Elle demeure aussi un élément de savoir nécessaire pour évaluer l'influence de l'espace et de l'hétérogénéité des milieux sur la dynamique des populations et des communautés aux différentes échelles spatiales retenues.

Figure VI.1. Cartographie des habitats benthiques en Europe occidentale



A échelle spatiale restreinte (i.e. de quelques décimètres à kilomètres ou dizaines de kilomètres), l'objectif initial de la cartographie des habitats est souvent de cerner les paramètres environnementaux qui déterminent la présence ou l'absence d'une espèce ou d'un assemblage d'espèces données. Héritière de la bionomie benthique des années 60, cette démarche s'est fortement modernisée au cours des dernières années par l'apport de diverses méthodes d'observation (techniques acoustiques, techniques d'imagerie tels que Lidar et observations satellitaires, vidéos) et de modélisations diverses (MNT, SIG, etc.). Alors qu'elle reposait initialement sur des données nombreuses mais ponctuelles qui nécessitaient des exercices d'interpolation et décrivaient les habitats en fonction du grain de la grille d'échantillonnage, les techniques actuelles d'observation permettent de disposer d'une couverture continue de l'espace qui n'est pas sans

soulever de nouvelles interrogations. En particulier, comment cartographier des habitats qui incluent l'environnement physique et chimique et les communautés en place alors que la plupart des techniques d'observations actuelles ne fournissent qu'une description des caractéristiques topographiques, géomorphologiques et sédimentaires des habitats ? A quelle fréquence doit-on cartographier des habitats dont la dynamique temporelle est variable ? Née des travaux en bionomie benthique, la démarche est-elle transposable pour le compartiment pélagique ? Si le regain d'intérêt pour la cartographie des habitats à l'échelle locale en milieu côtier s'est fait sous l'impulsion des gestionnaires au travers de programmes européens tels que le programme MESH (*Mapping European Seabed Habitats*), le scientifique aurait tort de se détourner de cette approche pourtant extrêmement chronophage. Connaître l'agencement de la matrice dans le-



quel se développent les organismes offre en effet plusieurs opportunités :

- mieux comprendre les relations étroites qui lient les organismes à leur environnement abiotique avec un niveau de caractérisation de l'habitat jamais atteint dans le passé ;
- faire naître une écologie des paysages marins qui amène à définir comment l'organisation spatiale des habitats (taille, diversité, degré de fragmentation, etc.) influence la dynamique des communautés et méta-communautés marines (voir chapitre V).

A plus vaste échelle, une approche macroécologique (voir aussi le chapitre V) est à promouvoir en s'appuyant sur les progrès de la modélisation biogéographique qui permettent de confronter les patrons spatiaux de distribution de la biodiversité à celles des caractéristiques passées, présentes et futures de l'environnement. Cette démarche trouve sa justification dans l'importance désormais reconnue des processus régionaux dans la dynamique de la biodiversité marine. L'écorégionalisation vise ainsi à mettre en place un système emboîté d'écorégions et de sous-régions qui offre un cadre pour comprendre la structure spatiale des écosystèmes, décrire les tendances de la biodiversité marine et identifier les processus qui les sous-tendent (e.g. rôle des fronts océaniques dans la production et les interactions écologiques). S'appuyant dans un premier temps sur des données environnementales physiques ou chimiques, le développement de nouvelles méthodes de modélisation (e.g. *Boosted Regression Trees* ou BRT) amène à

une intégration progressive de variables biologiques qu'il est nécessaire de renforcer. Les enjeux principaux sont alors d'apprécier les patrons actuels de distribution de la biodiversité et de scénariser leurs modifications éventuelles dans un contexte de changement global. Pensée à l'échelle d'un bassin océanique, la macroécologie repose sur l'exploitation de bases de données internationales sur la biodiversité marine (e.g. OBIS) auxquelles la communauté scientifique française contribue activement et doit disposer des moyens lui permettant de poursuivre cette contribution (e.g. pour les régions polaires, le soutien de l'IPEV et des TAAF depuis plusieurs années a permis de développer des modélisations à diverses échelles ; pour le milieu profond, le soutien de GENAVIR a permis l'exploration d'une biodiversité largement méconnue). Dans ce contexte en évolution rapide tant sur le plan de l'acquisition des données (les bases internationales offrent un accès inégal à des données géoréférencées biologiques, physiques, chimiques...) que sur celui des méthodes de modélisation il faudra s'interroger sur :

- La nécessité ou pas de cibler des régions, des types d'écosystèmes... et si oui, sur quels critères ?
- Le déploiement des moyens nécessaires pour l'acquisition, l'archivage, la mise à disposition et le traitement des données, y compris pour des suivis à long terme ; ces moyens pourront - devront - être partagés à l'échelle des différents organismes intéressés par la mer.

FOCUS

Ecorégionalisation

Originellement, la caractérisation des environnements benthiques marins se faisait de manière empirique en combinant dans des proportions variables caractéristiques édaphiques et biologiques ; cette approche a fait le succès de la bionomie benthique, notamment portée par l'école de Marseille. A de plus larges échelles spatiales, la biogéographie traitait des patrons de distribution des espèces avec une composante historique et évolutive de plus en plus prégnante lorsque la zone étudiée devenait vaste. Dans une phase ultérieure, avec l'arrivée des moyens informatiques, les approches biogéographiques se sont en quelque sorte scindées : biogéographie historique et vicariante héritée du cladisme d'une part, analyses d'ordre phénétique des similitudes des contenus biologiques dans le cadre pré-contraint d'un découpage en grandes régions d'autre part (biorégionalisation). Par ailleurs, les progrès de l'océanographie et l'automatisation grandissante des capteurs a permis une généralisation de relevés cartographiques de certains paramètres environnementaux. **Aujourd'hui tous les types de données se croisent à nouveau dans des modèles qui associent paramètres biotiques et abiotiques pour construire des cartes de probabilité de présence des espèces** (voir le chapitre V, paragraphe D). Sur ces bases, une nouvelle phase est en train de se déployer : celle de la caractérisation d'écorégions.

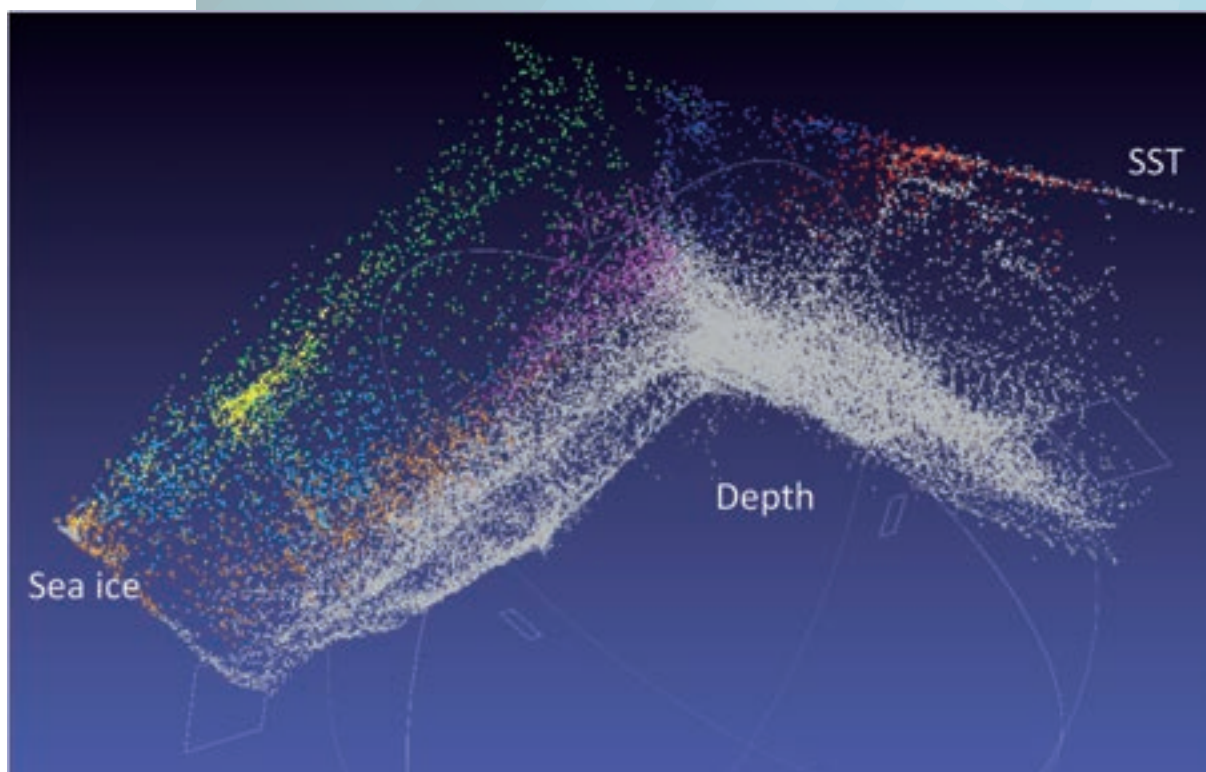
L'écorégionalisation a pour objectif de subdiviser une aire d'étude, quelle que soit sa taille, en sous-ensembles (les écorégions) qui présentent une certaine homogénéité écologique et qui se distinguent des secteurs environnants. Cette subdivision s'appuie sur **une approche véritablement interdisciplinaire qui traite conjointement** les données spatiales (géographiques), biologiques (les présences ou probabilités de présence des espèces), physiques (profondeur, salinité, température, etc.) et plus rarement chimiques (oxygène, pH, nitrates) ou anthropiques (pression de pêche, aménagements, pollutions, etc.). Le concept d'écorégions réunit le concept écologique d'écosystème avec celui géographique de région, ce qui n'est pas une idée neuve. Toutefois, il est désormais dégagé de tout empirisme et il repose sur plusieurs démarches et algorithmes qui tendent à fournir une modélisation spatiale de la biodiversité et des environnements à l'échelle des communautés. Le concept d'écorégion autorise en aval divers types d'analyses. Pour traiter de questions de biodiversité et d'écologie, la stratégie la moins contraignante (sur la nature des données à recueillir) consiste à prédire, sur la base de paramètres

environnementaux abiotiques et biotiques, les distributions potentielles de plusieurs espèces, puis de réaliser une méta-analyse de ces distributions par classification, ordination ou agrégation. Le recours à des techniques de type K-means ou BIC (*Bayesian Information Criterion*) permet d'optimiser le nombre d'écorégions identifiables (elles ne sont donc pas délimitées a priori mais résultent de l'analyse des données) puis d'en explorer les propriétés écologiques (Figure VI.2) et de les cartographier. Une approche à privilégier, notamment dans les études à large échelle, est de replacer les sorties des modèles d'écorégions dans un contexte historique plus ou moins profond selon les cas étudiés et les facteurs considérés : paléogéographiques, paléoclimatiques, paléoécologiques, paléoanthropiques.

FOCUS - Ecorégionalisation (suite)

L'ecorégionalisation rencontre un succès en croissance exponentielle ces dernières années, de moins de 5 publications par an il y a 20 ans à plus de 80 aujourd'hui. Cette approche offre les moyens d'analyse de problèmes environnementaux complexes, répondant à des dynamiques non linéaires, et ce à toutes les échelles d'espace pour des questions de biologie de la conservation, d'anthropisation comme de biogéographie et d'océanographie, d'écologie (processus environnementaux, cycles, flux) ou d'évolution et de radiation des clades. Le domaine marin y est encore assez peu positionné et la France y contribue pour environ 4,5% des publications sur les deux dernières décennies. Une marge certaine de progression de la communauté INEE existe et elle doit pouvoir être exploitée, d'autant que le concept d'ecorégion peut être un point de convergence pour des approches véritablement pluridisciplinaires qui sont une caractéristique fondamentale de l'institut.

Figure VI.2 - **Projection dans l'espace de trois variables environnementales d'ecorégions de l'océan austral** (36000 pixels). L'analyse a permis de distinguer 7 ecorégions (en couleurs vives) et un secteur moins propice à l'installation des espèces étudiées (en gris). Les ecorégions ont été modélisées sur la base de critères biologiques : les contraintes écologiques exprimées par un ensemble de 18 espèces ; elles ne sont donc pas une simple projection d'habitats dans un espace de variables environnementales.





VI.1.2 L'extrême diversité des habitats littoraux

Zone d'interface entre l'atmosphère, les milieux continentaux et l'océan ouvert, les zones littorales et côtières regroupent une grande diversité d'environnements géomorphologiques et d'habitats qui se caractérisent par une grande variabilité des forçages physico-chimiques et un étroit couplage entre les compartiments benthiques et pélagiques. Si cette diversité des habitats marins est loin d'être exclusive des zones littorales, ces dernières concentrent la plus grande variété des habitats décrits à ce jour.

Bien que ne couvrant que 8 % de la surface du globe, les zones littorales et côtières jouent un rôle fonctionnel majeur dans les cycles biogéochimiques dans la mesure où elles sont l'exutoire des apports terrigènes minéraux et organiques et qu'elles recèlent des habitats hautement productifs (estuaires, lagunes, mangroves, forêts de macroalgues, massifs coralliens). En opposition avec les environnements hauturiers, elles se caractérisent par une extrême diversité de producteurs primaires pélagiques ou benthiques et font ainsi partie des zones de l'océan mondial où la production primaire photosynthétique

n'est pas exclusivement le fait d'organismes phytoplanctoniques. Les zones littorales et côtières contribueraient ainsi à environ 20 % de la production primaire brute et à 40 % de la production de carbonates de calcium. Malgré une apparente facilité d'accès, leur rôle dans le fonctionnement général de l'océan a longtemps été négligé de sorte que la quantification précise de leur impact sur le cycle du carbone demeure un objet fondamental de recherche. Il est ainsi nécessaire aujourd'hui de disposer de davantage de données métaboliques, en particulier sur la respiration des composantes majeures des écosystèmes côtiers, et d'être capable de transférer des observations ponctuelles à l'échelle des plateformes continentales.

Contribuant largement aux biens et services que procurent les écosystèmes marins et comprenant des écosystèmes à forte richesse spécifique (récifs coralliens, herbiers de phanérogames), les zones littorales et côtières sont l'objet de pressions anthropiques multiples et croissantes qui incluent en particulier la destruction et l'artificialisation des milieux,



la dégradation générale de la qualité des eaux soumises aux apports terrigènes d'origines agricole, industrielle et domestique, la surexploitation des ressources halieutiques, l'introduction d'espèces exotiques et le changement climatique. Les effets cumulés de ces multiples stress environnementaux demeurent cependant largement méconnus. **Mieux appréhender la nature des interactions entre les différentes pressions (i.e. additifs, antagonistes, multiplicatifs) à différents niveaux d'organisation du vivant (i.e. organismes, populations, communautés, écosystèmes) est un enjeu de connaissances fort tant pour le scientifique que pour le gestionnaire.** Dans ce contexte général, la mise en œuvre de la Directive Cadre européenne « Stratégie sur le Milieu Marin », s'appuyant sur un partenariat étroit entre scientifiques et acteurs publics, requiert de travailler sur la caractérisation d'un état initial des milieux côtiers et sur

l'élaboration d'indicateurs biotiques du bon état écologique dans une démarche écosystémique (voir le focus DCSSM, chapitre VII). Outre leur intérêt social, ces implications des chercheurs de l'INEE dans la DCSMM ouvrent des perspectives de recherche fondamentale portant sur des questions telles que :

- Comment l'organisation spatiale des habitats à différentes échelles spatiales, d'une baie à un bassin océanique, influence la distribution des différentes dimensions de la biodiversité ainsi que la dynamique des communautés et métacommunautés marines ?
- Quels sont les paramètres physico-chimiques les plus pertinents, à quelle échelle ?
- Comment définir l'état de référence d'un habitat qui intègre la variabilité temporelle des paramètres physico-chimiques ?
- Quelles sont les relations entre pressions/impacts et réponses écologiques ?

VI.1.3 Gradients de variation

En dépit d'une connaissance très parcellaire de la biodiversité macrobiotique et microbiotique, deux gradients principaux de distribution de la biodiversité marine dans l'océan mondial ont communément été rapportés depuis les travaux pionniers des années 60, un gradient latitudinal avec une décroissance de la diversité des zones tropicales vers les zones polaires, et un gradient bathymétrique avec un maximum de diversité à des profondeurs comprises entre 1000 et 2500 m le long du talus.

Bien documenté dans l'hémisphère nord, le gradient latitudinal de biodiversité marine est mal décrit dans l'hémisphère sud par manque de données, le long du continent africain par exemple. Le projet de Grand Observatoire de l'Océan Indien devrait contribuer à pallier cette lacune de connaissance en s'appuyant sur l'exceptionnelle situation des territoires français entre les îles Eparses au nord et les Terres australes au sud.

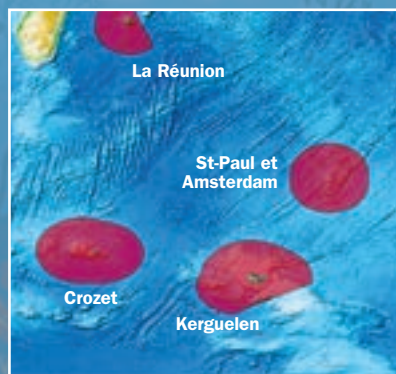
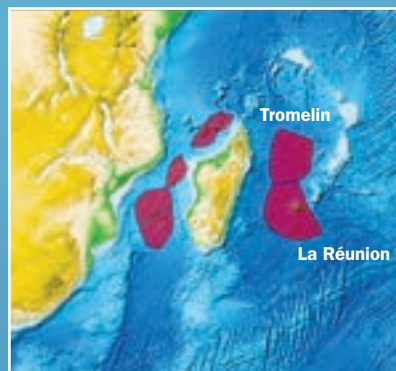
La zone du talus qui abrite un maximum de diversité constitue un écosystème particulier dont les caractéristiques environnementales originales conditionnent la vie des espèces animales et la structure des peuplements. L'obs-

curité devient totale entre 300 et 900 m et, la variabilité temporelle des facteurs physico-chimiques, bien que mal connue, est probablement relativement atténuée (par exemple, la température à proximité du fond reste relativement constante en un lieu donné, tout en diminuant graduellement avec la profondeur). Le talus correspond également à la zone de présence d'un minimum d'oxygène entre 500 et 1000 m. Il abrite d'autre part un écosystème riche dont la diversité et la complexité commencent à être reconnues et étudiées, celui des coraux profonds. Ces derniers ont été repérés sur de nombreuses marges continentales dans tous les océans à des profondeurs le plus souvent comprises entre 500 et 1200 m (aux hautes latitudes, ils peuvent remonter aux alentours de 100 m et, à l'inverse, descendre jusqu'à 4000 m sous les tropiques). Certaines espèces forment de véritables « récifs » de plusieurs dizaines de mètres de hauteur qui peuvent s'étendre sur plusieurs kilomètres et qui servent de substrat, de refuge et de nourriture à de nombreux invertébrés et poissons. Ces coraux profonds construisent des colonies hermatypiques similaires à celles édifiées par les coraux tropicaux ; leur croissance et leur fonctionnement écologique sont compa-

PROJET DE GRAND OBSERVATOIRE DANS L'OcéAN INDIEN

Le sud-ouest de l'Océan Indien englobant la côte africaine, Madagascar, les Comores, les Mascareignes... est un lieu d'extraordinaire diversité naturelle et culturelle, y compris en domaine marin. Par ailleurs, la France y est historiquement fortement implantée soit directement par ses outre-mer, soit via des collaborations internationales nouées depuis longtemps. De surcroît, l'intégration des îles Eparses aux TAAF et l'existence de bases scientifiques sur la plupart des îles australes viennent renforcer la cohérence du projet. A l'instar de ce qui a été fait dans le Pacifique sud (GOPS), l'enjeu pour la recherche est de constituer un « laboratoire naturel » pour traiter de questions aussi diverses que : diversité et gradients, biogéographie et vulnérabilité insulaires, évolution, ressources biologiques, impact des pressions anthropiques, changement climatique, etc (cf. VIII.4.2).

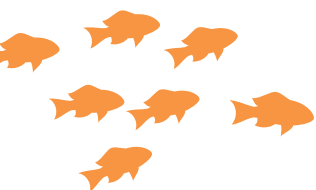
Figure VI.3 Les îles françaises de l'Océan Indien et leurs zones d'exclusion économique (source Ifremer).



rables même s'ils sont libres d'association symbiotique avec les zooxanthelles. Ils sont soumis, malgré la profondeur, à l'impact croissant des activités humaines, notamment la pêche profonde au chalut, l'acidification des océans ou la menace potentielle de l'exploration pétrolière et minière offshore. Environnements remarquables par leur nature et leur fréquence, ils offrent à la fois un intérêt patrimonial et écosystémique de première importance dont la contribution à la biodiversité profonde et la sensibilité aux pressions anthropiques restent à préciser. Ils représentent des habitats très particuliers, encore largement méconnus, qui doivent faire l'objet d'études multiples (en dépit de leur accessibilité difficile) : systématique et génétique, biogéographie, écologie, etc.

La caractérisation des gradients de distribution de la biodiversité marine souffre d'un certain nombre de lacunes, soit par un manque d'observations primaires, soit du fait que la

maille spatiale des observations n'était pas bien adaptée. Alors que la question de savoir si la biodiversité est contrôlée par des processus locaux ou régionaux a été un thème central de recherche en écologie, la primauté des processus régionaux est désormais communément admise et implique de privilégier les analyses à l'échelle des écorégions. Certaines régions (mers polaires ou mers de l'hémisphère sud en général) ou habitats (milieux profonds) sous-documentés sont à couvrir en priorité dans un contexte de collaborations internationales. Une attention toute particulière est également à porter sur les régions soumises à d'intenses pressions anthropiques, en particulier en zones tropicales.



VI.2

Dynamique spatio-temporelle de l'environnement et biodiversité

La dynamique des écosystèmes marins est aujourd'hui contrainte par des pressions d'origine anthropique qui entraînent des modifications rapides des propriétés physiques et chimiques des écosystèmes, modifications qui se surajoutent à la variabilité saisonnière, décennale et séculaire des conditions océanographiques associées à la variabilité du climat. Ces changements des conditions du milieu imposent alors aux organismes de s'adapter et/ou de migrer afin de répondre aux changements des paramètres abiotiques.

VI.2.1 Le réchauffement climatique

En réponse à l'augmentation des gaz à effet de serre dans l'atmosphère, la température moyenne des eaux de surface de l'océan mondial a augmenté d'environ 0,6°C au cours des 100 dernières années. En plus d'un changement des conditions de vie des organismes, le réchauffement des eaux superficielles gouverne d'autres processus à même d'affecter le fonctionnement des écosystèmes marins. Ainsi, il a pour effet de renforcer le degré de stratification de la colonne d'eau avec en corollaire une réduction du mélange vertical entre les eaux de surface et les eaux plus profondes. Il s'ensuit une réduction de la disponibilité en

sels nutritifs et de la production primaire qui favorise l'extension des zones oligotrophes dans l'Océan mondial. La production primaire annuelle de l'océan mondial aurait ainsi diminué d'au moins 6% depuis le début des années 80. Un autre effet attendu de l'augmentation de la stratification de la colonne d'eau est une diminution des concentrations en oxygène dissous dans les eaux superficielles pouvant se combiner à d'autres facteurs tels que l'augmentation des apports allochtones en composés organiques ou l'eutrophisation et amplifier les risques de crises hypoxiques ou anoxiques en zones côtières.

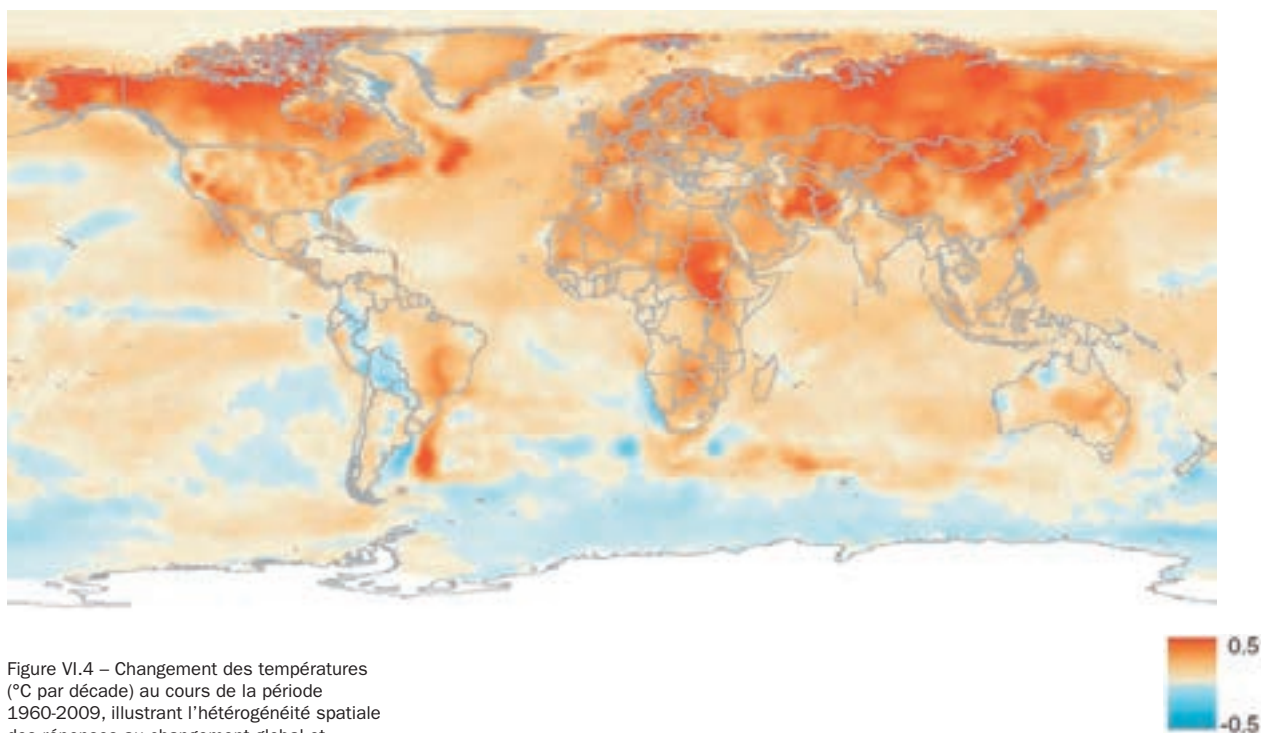


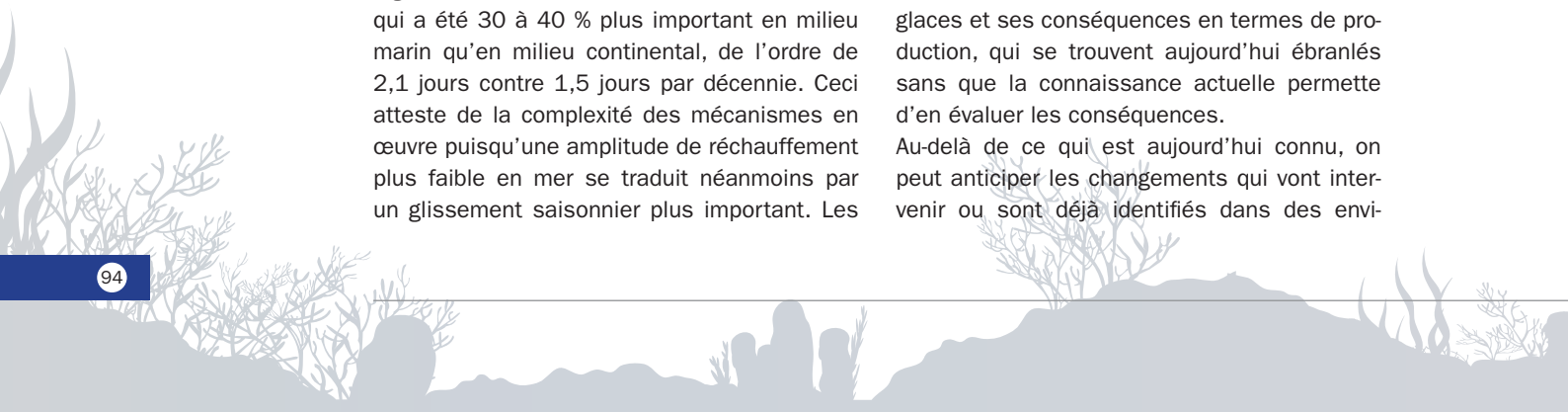
Figure VI.4 – Changement des températures (°C par décennie) au cours de la période 1960-2009, illustrant l'hétérogénéité spatiale des réponses au changement global et l'existence de zones de plus forte sensibilité (d'après Burrows et al., 2011).

Le réchauffement est inégalement réparti à la surface du globe avec des répercussions variables (Figure VI.4). Ainsi, depuis 1960, le réchauffement moyen a été trois fois plus rapide en milieu continental (0,24°C par décennie) qu'en milieu marin (0,07°C par décennie). Dans l'océan, cette valeur médiane cache cependant de profondes disparités. Alors que l'Océan Austral et les régions d'upwellings se sont plutôt refroidis au cours des dernières décennies, le réchauffement a été maximal dans l'Océan Atlantique, en particulier en Mer du Nord, et dans l'Océan Arctique. D'autre part, en dépit d'un réchauffement moyen moins important, la vitesse de déplacement des isothermes a été plus rapide dans l'océan à certaines latitudes, excédant 100 km par décennie en particulier dans l'Arctique et la zone équatoriale. Le réchauffement engendre par ailleurs des modifications de saisonnalité. Depuis 1960, on a enregistré dans l'hémisphère nord un décalage temporel des températures printanières qui a été 30 à 40 % plus important en milieu marin qu'en milieu continental, de l'ordre de 2,1 jours contre 1,5 jours par décennie. Ceci atteste de la complexité des mécanismes en œuvre puisqu'une amplitude de réchauffement plus faible en mer se traduit néanmoins par un glissement saisonnier plus important. Les

espèces marines dont les cycles se sont synchronisés au cours des millénaires passés sur de délicats ajustements à la photopériode et à la température pourraient voir leur phénologie fortement impactée et la persistance de leurs populations mise en cause.

La distribution hétérogène du réchauffement influence profondément l'intensité et la direction des principaux courants océaniques avec des répercussions marquées sur la distribution et la fréquence de nombreux habitats marins. Une des conséquences les plus spectaculaires du réchauffement est la réduction de la banquise Arctique dont la couverture hivernale est passée de 16,5 millions de km² en mars 1979 à 15,25 millions de km² en mars 2009 et dont la couverture estivale a rétréci comme peau de chagrin – 3,4 millions de km² en septembre 2012 – et devrait être nulle à partir de 2037. Ce sont des écosystèmes entiers, arctique et antarctique, dont la dynamique était fortement contrôlée par l'ouverture saisonnière des glaces et ses conséquences en termes de production, qui se trouvent aujourd'hui ébranlés sans que la connaissance actuelle permette d'en évaluer les conséquences.

Au-delà de ce qui est aujourd'hui connu, on peut anticiper les changements qui vont intervenir ou sont déjà identifiés dans des envi-



ronnements considérés comme particulièrement stables comme les eaux profondes. Le réchauffement des eaux profondes est déjà significatif en Arctique, mais d'autres régions marines, et particulièrement les bassins semi-fermés comme la Méditerranée risquent d'être rapidement affectés par le réchauffement à grande échelle des masses d'eaux. L'adaptabilité des communautés profondes est d'autant moins bien connue que leur fonctionnement et la physiologie des espèces sont encore très largement inconnus.

Une autre composante du changement climatique concerne les modifications de la fréquence et d'intensité des événements extrêmes (tempêtes, crues, icebergs) dont les impacts sur les écosystèmes en milieu côtier sont reconnus, et peuvent se propager à plus grande échelle sur toute la colonne d'eau. La connaissance de la réponse des écosystèmes à ces impacts et de leur résilience est encore limitée du fait de la

difficulté à les observer. Il est en effet difficile de réaliser des échantillonnages et des mesures en mer dans ces conditions. Le développement de moyens autonomes d'observation et d'expérimentation donne aujourd'hui accès à une meilleure connaissance de cet aspect essentiel de l'évaluation de la vulnérabilité des écosystèmes marins au changement global.

L'analyse détaillée du réchauffement climatique au cours des dernières décennies met en évidence une mosaïque complexe de situations qui dévie de l'image simpliste d'une simple migration des isothermes vers les pôles et de printemps plus précoces. Elle identifie des zones où la probabilité de basculement des équilibres écosystémiques est particulièrement importante (Océan Arctique, zone équatoriale) et illustre la nécessité d'une collaboration interdisciplinaire forte dans le développement de modèles prédictifs de la distribution des habitats marins et de la biodiversité associée.

VI.2.2 L'acidification

Depuis le début de l'ère industrielle, l'océan a absorbé environ un tiers du dioxyde de carbone produit par diverses activités humaines incluant la combustion des énergies fossiles, la déforestation et la modification de l'usage des sols. Proche de 280 ppm à la fin de l'ère pré-industrielle, la pression partielle en CO_2 était d'environ 390 ppm en 2011. Le piégeage dans l'océan du CO_2 entraîne une **diminution du pH** de l'eau de mer (acidification) susceptible d'avoir des répercussions sévères sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins (Figure VI.5). En parallèle, l'augmentation de CO_2 dissous diminue la concentration en ion carbonate et le taux de saturation (Ω) du carbonate de calcium présent dans l'exosquelette de nombreux organismes marins végétaux et animaux sous la forme de calcite ou d'aragonite. Les conséquences pour ces êtres vivants sont alors doubles : dans un premier temps, un coût énergétique accru à l'extraction du carbonate de calcium de l'eau de mer et dans un second temps, une dissolution des structures carbonatées par une eau devenue plus acide.

Le pH de l'eau de mer qui est légèrement alcalin a baissé de 0,1 unité depuis le début de l'ère industrielle – soit une hausse de 26 % en ions H^+ – pour atteindre aujourd'hui une valeur

moyenne proche de 8,1, et il pourrait encore décroître de 0,2 à 0,3 unité d'ici la fin du 21^e siècle. Les taux de saturation du carbonate de calcium ont diminué dans l'ensemble des eaux de surface de l'océan mondial. L'augmentation de la solubilité du CO_2 dans les eaux froides expose tout particulièrement les régions polaires qui étaient proches du seuil au-delà duquel certaines configurations cristallines deviennent instables. Ainsi, les eaux de surface de ces régions deviendront sous-saturées pour l'aragonite lorsque la concentration en CO_2 atmosphérique atteindra 400 à 450 ppm dans l'Océan Arctique et 550 à 600 ppm dans l'Océan Antarctique et il est très probable que ces valeurs soient atteintes avant la fin du siècle¹. Le pH actuel de l'océan est le plus faible depuis plus de 20 millions d'années et la vitesse à laquelle se déroule l'acidification est 30 à 100 fois plus rapide que les changements observés dans un passé géologique récent et est sans équivalent paléo-océanographique. L'analogie la plus proche de l'épisode actuel d'acidification coïncide avec le maximum thermique Paléocène-Eocène (-55 millions d'années). Cependant, cet épisode s'est déroulé à un rythme plus lent et n'a pas eu d'incidence globale majeure sur les systèmes biologiques.

1 - Même selon le scénario le plus optimiste du GIEC dans son rapport de 2007, le taux de 445 ppm sera dépassé.

Figure VI.5. L'acidification de l'océan mondial se répercute tout à la fois sur le développement et le métabolisme des organismes (e.g. développement de larves de l'oursin *Paracentrotus lividus*) et sur la structure et le fonctionnement des communautés (couverture en épiphytes des herbiers à posidonies).



Conditions de référence



Acidification

Un intérêt croissant existe aujourd'hui pour comprendre et prévoir comment réagiront les écosystèmes marins face à cette diminution annoncée du pH. La diminution du pH pourrait compromettre la survie des organismes calcifiants, notamment ceux dont les larves possèdent des éléments calcifiés, et réduire leur avantage compétitif face aux espèces non calcifiantes. Aussi des recherches sur les interactions entre espèces sensibles et espèces tolérantes à l'acidification sont-elles indispensables pour évaluer les impacts réels à l'échelle des écosystèmes. Sur la base principale d'expériences en laboratoire, les effets attendus de l'acidification sont une réduction de la croissance de l'exosquelette de nombreuses espèces calcifiantes et une baisse de la tolérance de certaines espèces au stress thermique. A l'inverse, dans un océan enrichi en CO_2 , l'activité photosynthétique de certaines espèces phytoplanctoniques, de macroalgues ou de cyanobactéries sera accrue.

Toutefois, les connaissances actuelles sont largement basées sur des expériences portant sur des espèces isolées et dans des conditions peu représentatives de celles auxquelles sont exposés les organismes dans leur habitat. Ces travaux « amonts » sont indispensables, mais difficiles à extrapoler à l'échelle des écosystèmes au sein desquels existent des réseaux complexes d'interactions. De même, il est indispensable de s'interroger sur la notion de contraintes réellement subies par

les organismes dans l'environnement naturel. La moyenne sur tout l'océan n'a de sens que pour faire prendre conscience de l'ampleur du phénomène à l'échelle globale. Cette notion de pH moyen nécessairement simplificatrice doit être explicitée en termes plus pertinents pour l'écologie. La plupart des habitats subissent des fluctuations de pH qui peuvent renforcer ou atténuer les effets moyens, selon les capacités d'adaptation des organismes. De plus, au sein d'assemblages denses, l'influence des organismes eux-mêmes génère une forte variabilité du pH (e.g. le pH de surface des sédiments varie de 7,5 à 8,8). Sur ce plan les environnements dits extrêmes peuvent offrir des modèles intéressants tant sur le plan physiologique qu'écologique. Deux approches sont particulièrement prometteuses :

- des observations conduites à l'échelle des communautés dans des sites naturellement riches en CO_2 (zones d'émissions hydrothermales sur des sites volcaniques, estuaires, régions d'upwellings) ;
- des expérimentations de perturbation à l'échelle de la communauté et de l'écosystème (expérimentations *in situ* et en mésocosmes à plus ou moins grande échelle).

Là encore, l'évaluation des conséquences de l'acidification des océans sur la structure et la fonction des écosystèmes passera par un effort pluridisciplinaire entre biologistes, physiciens, chimistes, expérimentalistes et modélisateurs.



EFFETS DE LA PRESSION PARTIELLE DE CO₂ SUR LES CORAUX

Les effets de l'acidification de l'eau de mer sur les coraux ont été abordés à maintes reprises. Au delà des résultats acquis, ces analyses ont surtout montré la complexité des mécanismes en jeu ainsi que la difficulté à les reproduire expérimentalement. Une étude récente a ainsi montré qu'une forte pCO₂ n'accroît pas le coût métabolique de la calcification, mais induit une dépression métabolique similaire à celle qui accompagne le blanchissement (effets inhibiteurs sur la respiration et la photochimie). Ce type de résultat atteste qu'une simple élévation de la pression de CO₂ peut avoir des effets encore insoupçonnés. En dépit de tels obstacles, comprendre ce qui se passe à toutes les échelles depuis celle de la cellule biominéralisante (voir le focus biominéralisation, ci-dessous) jusqu'à celle d'une construction récifale reste une nécessité urgente.

VI.2.3 Les réponses au changement global

Les répercussions des modifications récentes et rapides des conditions environnementales dans l'océan mondial sont multiples et touchent différents niveaux d'organisation du vivant, directement ou indirectement. En influençant directement les taux métaboliques des organismes, les modifications des propriétés de l'environnement influent sur les caractéristiques du cycle de vie des organismes (e.g. temps de développement), la dynamique des populations et le fonctionnement des écosystèmes. A titre d'exemple, une plus grande sensibilité de la respiration à la température par rapport à la photosynthèse résulte en une demande calorifique des consommateurs qui est fortement influencée par la hausse de la température avec en corollaire une pression de consommation accrue sur les producteurs primaires. Une meilleure compréhension des changements passe ainsi par une approche intégrée de différents niveaux d'organisation du vivant comme l'attestent entre autres les progrès significatifs qu'apporte la prise en compte des processus physiologiques dans les modèles de niche écologique. Les réponses individuelles des organismes aux variations de l'environnement entraînent des modifications complexes et non évidentes des propriétés générales des écosystèmes (productivité, distribution de la biodiversité).

L'impact des activités anthropiques sur les écosystèmes marins et leur fonctionnement se traduit fréquemment par des modifications

des propriétés chimiques de l'environnement (contaminations chroniques ou aiguës, acidification, eutrophisation, anoxie, etc.). Les écosystèmes marins sont cependant soumis à des pressions cumulées. Par exemple, les phénomènes d'hypoxie peuvent s'accompagner d'événements de toxicité aiguë liés à la production de sulfure ou à la remobilisation de polluants métalliques. De même, l'acidification (voir ci-dessus, même chapitre), phénomène graduel, qui affecte la croissance des coraux et d'autres organismes calcifiant peut jouer un rôle sur leur capacité de réaction face à d'autres perturbations physiques (sédimentation) ou chimiques (pollution). Les relations entre dynamique de la biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et la variabilité de différents stress environnementaux dépendent de relations réciproques entre les organismes et les composantes abiotiques de l'habitat dont les mécanismes restent à établir.



Parmi les environnements les plus sensibles au changement global figurent en première ligne les écosystèmes planctoniques océaniques constitués essentiellement par des microorganismes aux capacités homéostatiques réduites et cycles de vie relativement courts (Figure VI.6). Les habitats complexes structurés par quelques espèces ingénieurs tels que les coraux, les herbiers ou les zones de mangrove dont la dégradation ou la destruction ont des répercussions fortes sur de nombreuses espèces associées sont également très sensibles. D'autre part, pour des écosystèmes à faible redondance fonctionnelle, la perte locale d'une seule espèce clef de voûte pourra avoir des répercussions à l'échelle de la

communauté et de l'écosystème. La glace de mer tient également un rôle important dans la structuration de la biodiversité des zones polaires. La fonte printanière des glaces détermine largement le développement du bloom phytoplanctonique et influence directement la dynamique du réseau trophique. En outre, la disparition de la glace de mer aura des conséquences majeures sur les organismes qui dépendent des microalgues associées à la glace. Enfin les milieux où les apports de matière organique sont importants risquent de voir s'accroître les phénomènes d'anoxie liée à l'accroissement de la consommation d'oxygène par les microorganismes qui dégradent cette matière.

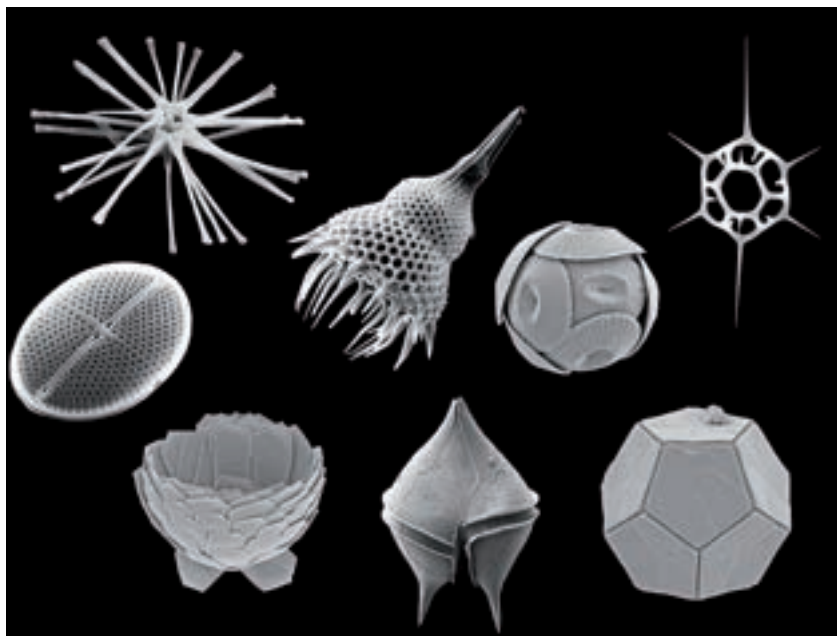


Figure VI.6 - Le plancton océanique joue un rôle fondamental dans les grands cycles biogéochimiques et l'homéostasie du climat. Les cellules eucaryotes ou protistes marines construisent des micro-structures squelettiques de carbonate, silicate, matières organiques, etc., recyclant ces éléments à l'échelle planétaire au rythme effréné de leurs très brefs cycles de vie.

La variabilité du degré de tolérance des différents organismes au changement global conduira inexorablement à la constitution de nouvelles communautés qui n'ont pas d'équivalents passés ou contemporains et dont la compréhension de la dynamique constitue un enjeu fort tant pour le scientifique que pour le gestionnaire. Enfin, un nombre croissant d'études souligne une augmentation de la prévalence et de l'intensité des maladies dont les causes possibles sont une expansion de l'aire de distribution des pathogènes et un changement du degré de sensibilité des hôtes. De nombreuses inconnues persistent sur notre connaissance des interactions entre les dynamiques écologiques et les agents responsables des différentes pathologies,

limitant considérablement notre potentiel de prédiction.

Au-delà de la mise en évidence des effets sur quelques organismes ou systèmes, il demeure aujourd'hui de fortes incertitudes sur les impacts attendus du changement climatique sur la biodiversité. Celles-ci tiennent pour une part aux incertitudes sur les projections climatiques, liées à l'imprécision des modèles climatiques et des scénarios socio-économiques d'émission de gaz à effet de serre, et pour une autre part, aux lacunes de connaissances sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. En dépit d'un intérêt croissant sur cette problématique au cours de la dernière décennie, ce déficit de connaissances est particulièrement criant en milieu marin qui ne

représentait qu'environ 5 % des publications en 2009.

Comprendre la manière dont les organismes sont capables de faire face aux changements globaux (réchauffement climatique, pollutions, destruction ou fractionnement des habitats, déplacement d'espèces...) est essentiel. Il s'agit, pour le domaine marin, d'étendre nos connaissances en écophysiologie, phénologie, traits d'histoire de vie, plasticité phénotypique... de manière à aborder les questions d'adaptation, d'acclimatation, de flexibilité des espèces marines confrontées à des changements de différents ordres, y compris climatiques. L'engouement récent pour l'évaluation de l'impact du changement climatique sur la biodiversité marine a toutefois essentiellement mis l'accent sur les réponses à l'échelle de l'organisme qui ne se répercutent pas obligatoirement par des modifications à l'échelle des populations et des communautés. Notre aptitude à comprendre

ce transfert d'échelle passe par un effort d'interdisciplinarité. En l'absence d'analogie dans un passé récent, trois défis principaux sont devant nous :

- Comment prendre en compte la non linéarité de la réponse des systèmes biologiques au changement environnementaux susceptibles d'engendrer des changements de régime ?
- Comment intégrer l'absence d'indépendance des différents changements climatiques (température, acidification) auxquels se greffent par ailleurs d'autres stress d'origine anthropique (pollutions, surexploitation) ?
- Pour un environnement soumis à des pressions anthropiques croissantes et multiples, comment mieux prédire les effets conjugués des pressions à différents niveaux d'organisation du vivant, de la réponse physiologique individuelle à la réponse écosystémique ?

Ce triple défi suppose le développement combiné d'approches expérimentales (et donc le déploiement de dispositifs *in situ* et *ex situ*), de réseaux d'observation du vivant dans toute sa complexité et de modèles fonctionnels, à l'échelle des individus (métabolisme) comme à celle des communautés.

LES SITUATIONS ANCIENNES

La connaissance de situations anciennes (de l'ordre de quelques millénaires ou de quelques dizaines de millénaires) ou très anciennes (de l'ordre de plusieurs dizaines ou centaines de millions d'années) peut s'avérer pertinente pour étalonner les processus en cours. Il ne s'agit pas de trouver un analogue parfait à ce qui se passe aujourd'hui, mais d'utiliser l'ensemble des situations critiques (crises majeures ou crises secondaires) qu'a pu traverser la biosphère depuis 500 millions d'années comme un formidable échantillonnage de cas.

- Quels ont été les scénarios d'entrée en crise et surtout de sortie de crise de la biodiversité en fonction des différents types de changements globaux qui ont affecté les écosystèmes ? En effet, les phases de récupération post-crisis, essentielles pour comprendre les phénomènes qui accompagnent la cicatrisation de la biosphère, ne peuvent être documentés que pour des périodes anciennes.
- Comment la biodiversité marine a-t-elle réagi dans des océans plus acides qu'aujourd'hui ?
- Comment des radiations évolutives ont-elles pu se faire dans des océans sous très faible gradient climatique latitudinal ?
- Comment a fonctionné, à l'échelle de quelques millénaires, la dynamique des cortèges biologiques soumis à des contraintes fluctuantes. Ce questionnement trouve un champ d'application privilégié avec le Plio-Pléistocène, où nos latitudes passent en 2 millions d'années d'un climat sub-tropical à une alternance rapide et de mieux en mieux connue de phases glaciaires. Comment ont réagi les écosystèmes marins, notamment littoraux, à ces fluctuations haute fréquence ?

VI.2.4 Résilience des systèmes

La résilience d'un écosystème est sa capacité à tolérer des pressions sans changer drastiquement d'état ni faire basculer son fonctionnement sur un nouvel ensemble de processus et de propriétés. La capacité de résilience traduit ainsi la possibilité du système à supporter un choc, voire à se reconstruire. La résilience peut s'apprécier à différentes échelles, des habitats aux systèmes socio-écologiques. Les phénomènes de résilience peuvent être étudiés via des observations (changements soudains naturels ou anthropiques sur le terrain), des expériences (par exemple de recolonisation d'habitats benthiques), ou des modélisa-

tions mathématiques de propriétés de stabilité. Ces approches mettent en évidence que **diverses propriétés, des individus aux communautés, sont source de résilience**. C'est le cas de la plasticité individuelle (e.g. souplesse du régime alimentaire), de la diversité qui est un élément essentiel, de la redondance fonctionnelle (plusieurs espèces assurent simultanément des fonctions similaires et se compensent si l'une décline ou disparaît), ou encore des propriétés des réseaux d'interactions (structure en méta-systèmes, asymétrie entre des voies trophiques des bas niveaux et des hauts échelons trophiques...). Par exemple, la redondance fonctionnelle, i.e. le nombre d'espèces par groupe fonctionnel, est bien plus élevée sur la grande barrière de corail (Australie) que dans les Caraïbes bien que le nombre de groupes fonctionnels soit le même (Figure VI.7). Certaines fonctions sont donc rares dans les Caraïbes, car assumées par une espèce ou deux, ce qui expliquerait la moindre résilience de ces écosystèmes récifaux par rapport à ceux de l'océan Pacifique.

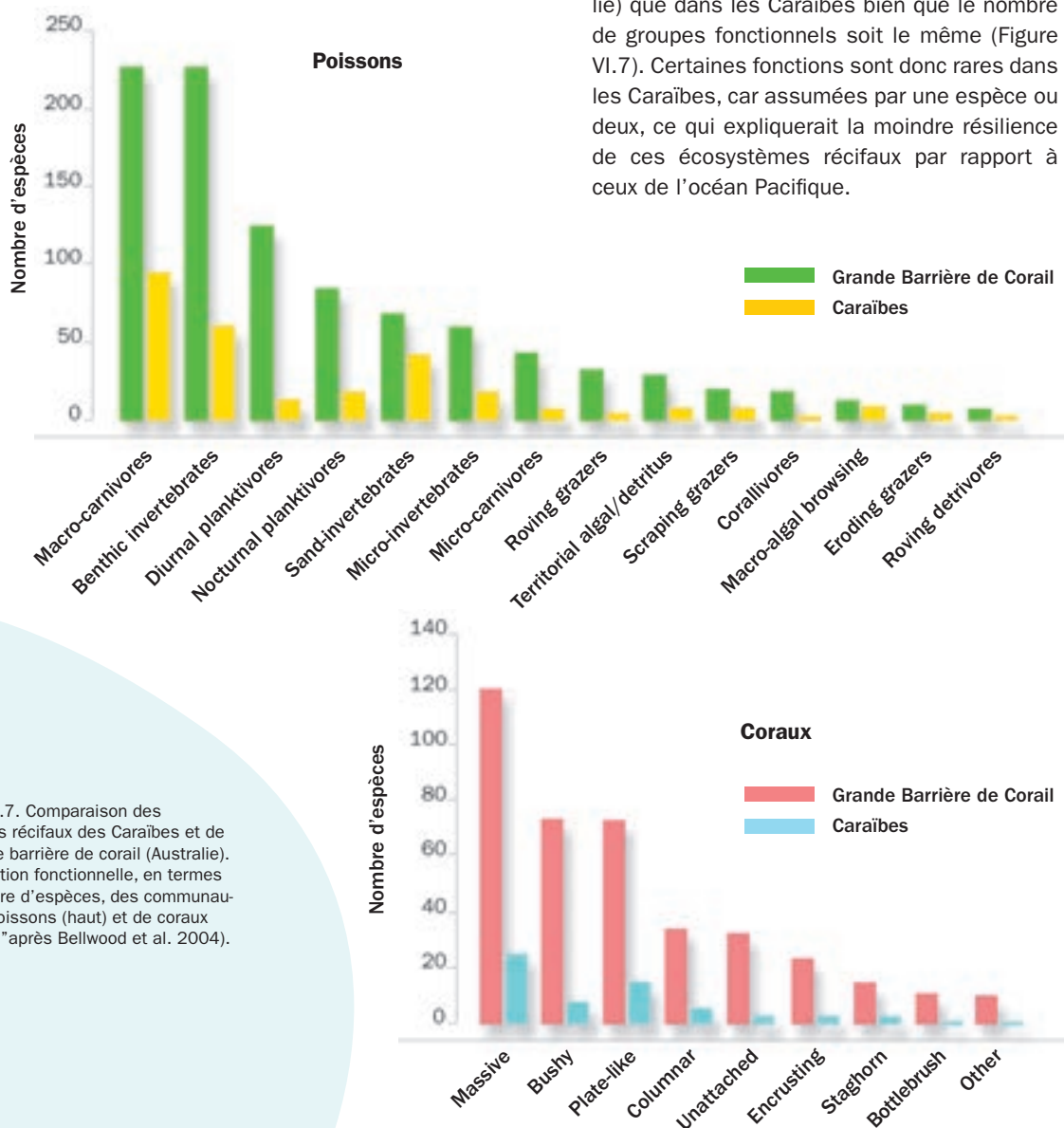
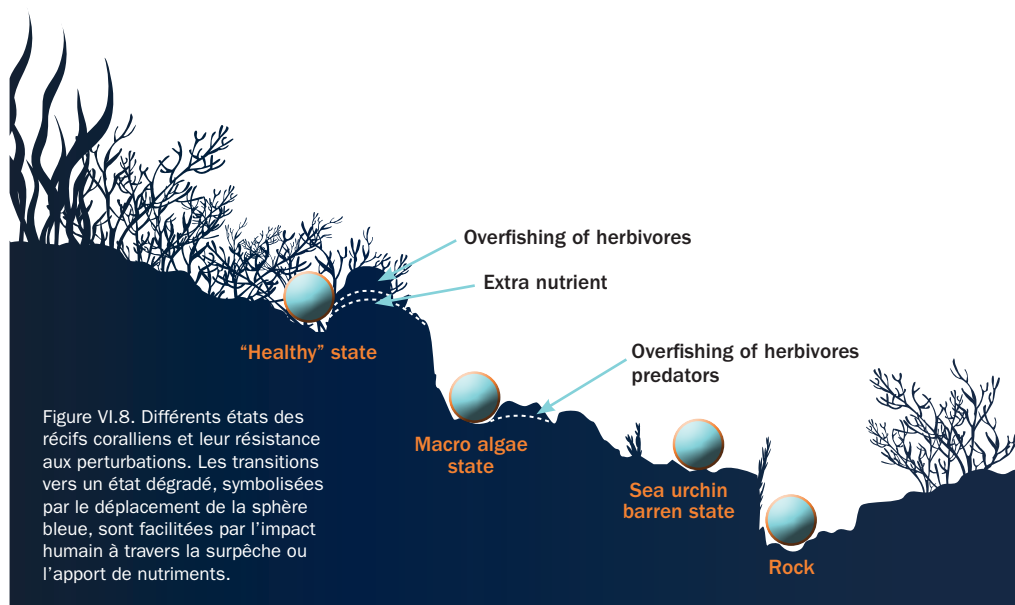


Figure VI.7. Comparaison des systèmes récifaux des Caraïbes et de la grande barrière de corail (Australie). Composition fonctionnelle, en termes de nombre d'espèces, des communautés de poissons (haut) et de coraux (bas) - (d'après Bellwood et al. 2004).

De l'observation de ces propriétés, émerge l'idée que les écosystèmes sont naturellement résilients, mais que leurs capacités naturelles de résilience sont sensibles et peuvent être modifiées (altérées / améliorées) par divers facteurs, qu'il s'agisse de pressions diverses ou de mesures de gestion. Par exemple, si la résilience des systèmes récifaux correspond à la stabilité d'un état donné face aux perturbations, la surpêche ou l'apport excessif de nutriments faciliteraient le basculement vers un état plus dégradé de l'écosystème donc diminuerait sa résilience (Figure VI.8). Les changements d'état correspondent à des situations où, lorsqu'un seuil est franchi, le système bascule vers un nouvel état d'équilibre. Ces changements sont

des phénomènes complexes et on peut observer des basculements écologiques brutaux sous la contrainte de variables physiques changeant progressivement (effet de saturation). La compréhension de ces phénomènes nécessite l'association d'approches théoriques et d'observations de séries à long terme de la biodiversité marine, de ses propriétés d'organisation et des contraintes qu'elle subit. De plus, les approches théoriques produisent des hypothèses dont la confirmation passe ensuite par des tests expérimentaux. De ce point de vue, il est important de développer les infrastructures nécessaires permettant d'étendre la démarche aujourd'hui menée en milieu terrestre et d'eau douce vers le milieu marin.



Même si les théories écologiques reliant propriétés d'organisation et résilience permettent d'émettre des hypothèses sur les propriétés qui sont les plus essentielles à préserver du fait qu'elles confèrent une plus grande résilience, on manque aujourd'hui de vision synthétique permettant d'établir les règles générales de modification du fonctionnement des écosystèmes ou des réseaux trophiques. Sur ce point, l'halieutique est le domaine le plus avancé du fait du développement de l'approche écosystémique des pêches. On sait par exemple que la pêche provoque une baisse de la longueur moyenne des chaînes trophiques au sein des

réseaux surexploités. Ce type de généralisation n'existe cependant pas pour les autres pressions que subissent les écosystèmes marins. Pour y parvenir, il est nécessaire de mener en étroite association des études d'écologie théorique, visant à définir quelles propriétés sont responsables de la stabilité des écosystèmes, et l'observation concrète des effets de pressions diverses. L'association entre approches théoriques et observations permettra alors de définir quelles propriétés fonctionnelles sont prioritaires pour définir les indicateurs de santé des systèmes et envisager des mesures de gestion appropriées.



VI.3

Interactions biodiversité, environnements marins et océan

Les enjeux sont à la fois de comprendre la productivité marine, sa variabilité dans l'espace et dans le temps et sa prévisibilité (et à terme celle des ressources biologiques), et ceux du rôle de la vie marine et de sa complexité dans les interactions avec le CO₂ atmosphérique (pompe biologique à carbone). Cet objectif ne peut s'envisager que dans une optique résolument écosystémique, comprenant à la fois les habitats, dont la caractérisation se diversifie (stabilité de la colonne d'eau, caractéristiques bio-sédimentaires, fertilisation variable et via différents processus, contaminations) et les relations biologiques (transferts de nature trophique, énergétique, voire génétique par prédation ou interactions durables entre les espèces).

Alors que la complexité des interactions biologiques (prédation, compétition pour l'espace, médiation chimique) est de mieux en mieux prise en compte, les propriétés chimiques et physiques de l'environnement marin sont le plus souvent considérées comme des contraintes externes. **Pourtant, loin d'être extérieures au système écologique, les contraintes chimiques (ou physiques) et leurs effets sont fortement dépendants de l'activité des organismes et de la structuration des communautés.** Les assemblages d'organismes modulent en effet les conditions de l'habitat et peuvent ainsi atténuer ou au contraire amplifier ces contraintes, voire même générer localement d'autres contraintes fortes, comme les phénomènes d'anoxie. L'approche biogéochimique de l'océan néglige souvent la physico-chimie de l'habitat, les réactions chimiques abiotiques étant considérées, à tort, comme lentes aux échelles caractéristiques du vivant. Les mécanismes de catalyse enzymatique mis en œuvre par le vivant pour l'acquisition d'énergie (chimioautotrophie ou hétérotrophie), l'assimilation ou la remobilisation des éléments essentiels et la détoxification restent toutefois contraints par les lois de la cinétique chimique, autant que par les caractéristiques thermodynamiques et stoechiométriques des réactions.

Les communautés d'organismes marins jouent un rôle crucial dans la composition chimique des océans et de l'atmosphère terrestre, à travers l'incorporation de la matière inorganique et organique dans les organismes, sa transformation par les réactions d'oxydation/réduction, et sa redistribution écologique entre les compartiments biosphériques de l'atmosphère, des masses d'eaux océaniques, et de la lithosphère.

Ici, le plancton marin joue un rôle prépondérant (Figure VI.9). Occupant plus de 98% du volume biosphérique, il est essentiellement composé d'organismes microscopiques aux cycles de vie rapides, qui produisent ~50% de l'O₂ planétaire dans les eaux de surface et qui contribuent à l'enfouissement d'une partie du CO₂ incorporé par le vivant, notamment dans les sédiments profonds (en réalité, l'enfouissement du CO₂ lié au vivant dépend de tous les organismes qui gouvernent la reminéralisation partielle de cette biomasse). Ce mécanisme, dit de « la pompe biologique », est un des piliers de la *physiologie* globale du système Terre. Au cours des temps géologiques, la photosynthèse oxygénique dans les couches de surface de l'océan a eu non seulement pour conséquence la formation d'une atmosphère oxydée bien avant l'apparition des plantes terrestres, mais a aussi déterminé en grande partie la composition des nutriments essentiels (C, N, P) de l'eau de mer (rapport de Redfield).

La plupart des études du changement global océanique établissent des modèles prédictifs des modifications physico-chimiques du milieu (réchauffement, stratification, oligotrophisation, acidification, pollution, etc.), et étudient les réponses des organismes marins – plus rarement des communautés – à ces forçages environnementaux du futur. Or on oublie souvent que les changements de la diversité des communautés d'organismes vont eux-mêmes avoir des répercussions plus ou moins rapides sur la composition chimique du milieu et sur les cycles biogéochimiques. D'une manière générale, quels sont les effets de rétroaction de la perte de biodiversité vers le climat ? La diminution de l'abondance des producteurs primaires peut réduire les capacités de stockage et d'exportation du carbone organique et donc restreindre

les possibilités de capture du CO₂ dissous par les écosystèmes marins et de ce fait accélérer le processus de réchauffement. Plus spécifiquement, le réchauffement et la stratification accrue des couches de surface de l'océan semblent favoriser la respiration sur la photosynthèse au sein des communautés planctoniques en voie d'adaptation à ces nouvelles conditions, créant ainsi de larges zones océaniques pauvres en oxygène ou anoxiques. En corollaire, des modifications des communautés planctoniques et de leurs dynamiques sont à même de moduler la production de diméthylsulfide (DMS), composé hautement volatile dont la photooxydation dans l'atmosphère influence la formation des aérosols et des nuages. La production du DMS pourrait ainsi être une des voies majeures par laquelle le vivant influencerait la dynamique du climat. Autre exemple, le plancton calcaire présente des

signes de décalcification dans les masses d'eau pauvres en carbonates (plus acides), ce qui pourrait significativement réduire son effet de ballast sur la « neige marine » et ainsi freiner la pompe biologique à carbone, générant une rétroaction positive sur l'accroissement du dioxyde de carbone atmosphérique. Ces rétroactions positives et/ou négatives du vivant sur son environnement qui concernent non seulement le CO₂, mais aussi différents gaz à effet de serre, sont peu étudiées malgré leur importance et ne sont en général pas ou peu intégrées dans les modèles prédictifs du changement global et des changements climatiques. Les échelles systémiques et temporelles sont difficiles à appréhender car les rétroactions résultent d'un mélange de phénomènes d'acclimatation physiologique et d'adaptation génétique des communautés marines qui créent un nouvel équilibre.



Figure VI.9 - Plancton collecté à proximité de Villefranche-sur-Mer.

Face à cette complexité, il s'agit désormais d'adopter une approche résolument écosystémique, intégrant les dynamiques fonctionnelles des gènes aux communautés, des virus aux mé-tazoaires, dans leur contexte physico-chimique. Par rapport aux écosystèmes terrestres, les écosystèmes océaniques présentent des dynamiques de réorganisation parfois très rapides et donc particulièrement propices aux études des co-évolutions des mondes organiques et

inorganiques. Plusieurs grandes questions qu'il faudra aborder par une meilleure connaissance de la biodiversité marine et de son fonctionnement émergent :

- Quelles sont les rétroactions majeures sur la pompe biologique à carbone induites par des modifications de la biodiversité planctonique, elles mêmes provoquées par le réchauffement, l'acidification, la stratification ou l'oligotrophisation de l'océan ?

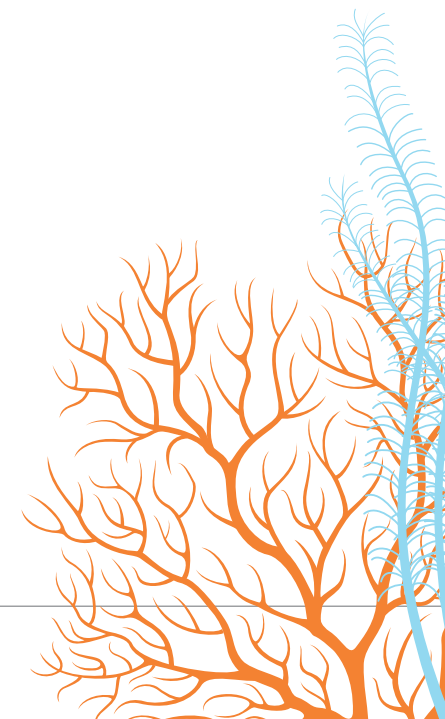
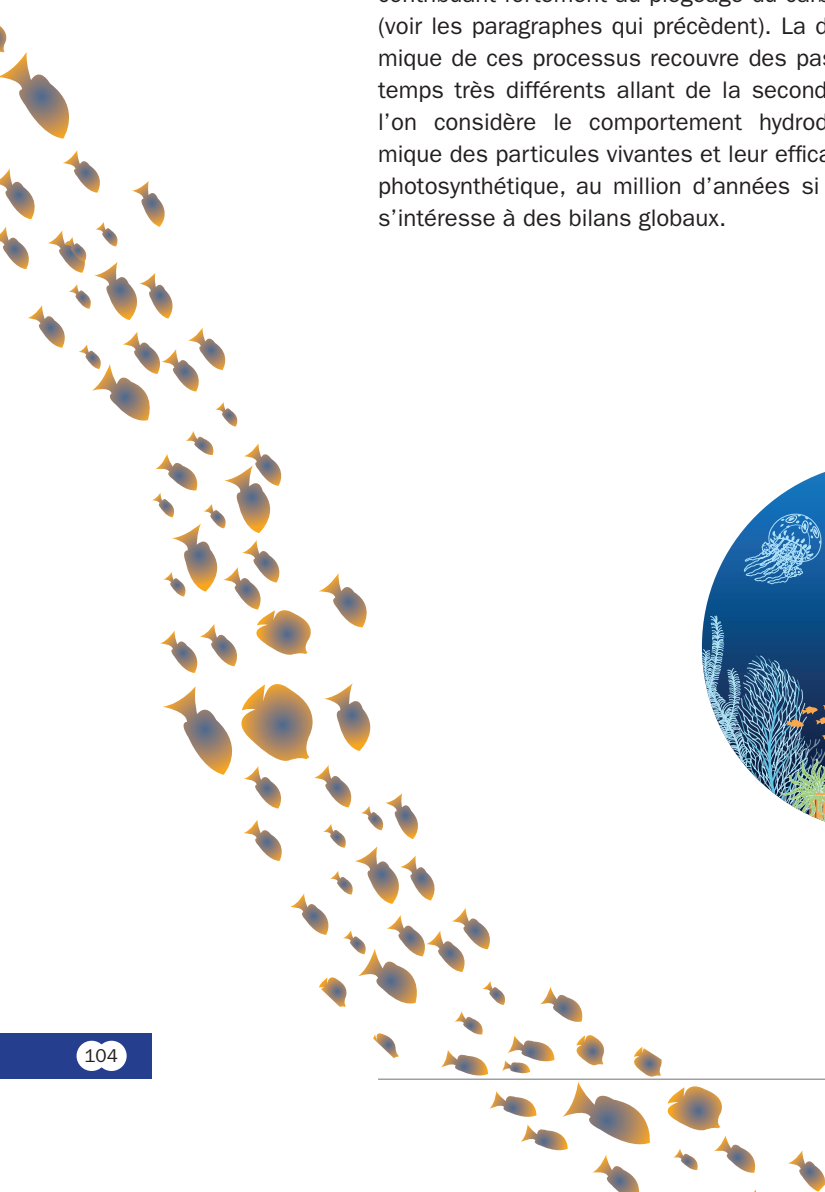
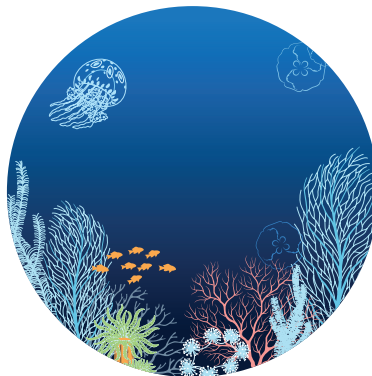
- Comment intégrer les rétroactions liées aux acclimations / adaptations de la biodiversité marine au changement global dans la modélisation des cycles biogéochimiques et des climats ?
- Comment qualifier et surtout quantifier les interactions et rétroactions entre les systèmes continentaux, côtiers et hauturiers, alors que les communautés qui les peuplent sont assez bien séparées ?

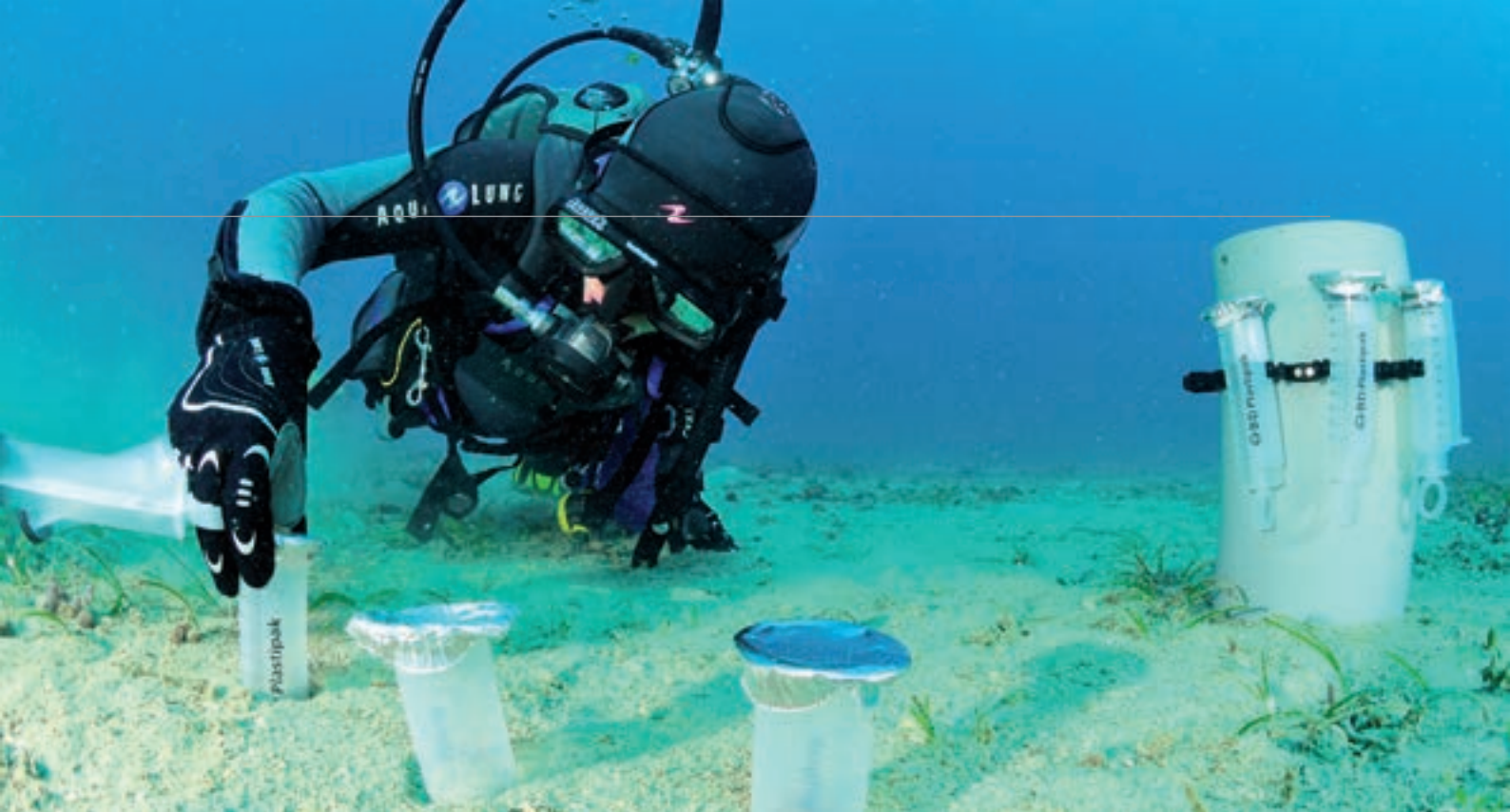
Sur un tout autre plan, et à des échelles généralement plus locales, le vivant contribue largement à façonner les environnements et les habitats. Les deux types principaux de rétroactions de cette nature correspondent aux bio-accumulations et aux bio-constructions.

Les bio-accumulations peuvent concerner des restes issus du squelette de macroorganismes (e.g. restes coquilliers de mollusques), mais sont surtout le fait des microorganismes planctoniques dont les squelettes transitent vers le fond sous la forme de « neige profonde », contribuant fortement au piégeage du carbone (voir les paragraphes qui précèdent). La dynamique de ces processus recouvre des pas de temps très différents allant de la seconde si l'on considère le comportement hydrodynamique des particules vivantes et leur efficacité photosynthétique, au million d'années si l'on s'intéresse à des bilans globaux.

- Comment articuler ces différents pas de temps dans une vision intégrative ?
- Quels rôles tiennent les dépôts carbonatés d'origine benthique dans la pompe biologique en zone côtière tropicale ou tempérée (e.g. production de calcimasse, taux de dissolution) ?
- Quelles sont les relations entre la diversité des biocénoses à exosquelette calcaire et la diversité des thanatocénoses ?

Les bio-constructions sont l'œuvre de différents organismes comme les coraux constructeurs ou les algues calcaires (maerl, coralligène) ou les mangroves qui contribuent à la formation de substrat et d'habitats biogéniques de très grande importance écologique (voir les paragraphes qui leur sont consacrés au chapitre VIII). Il est alors primordial d'être en mesure d'évaluer les conséquences d'une réduction de la complexité de ces habitats sur la diversité et les fonctionnalités des écosystèmes. Par ailleurs, plusieurs de ces habitats menacés par différentes activités anthropiques sont essentiels à la protection des littoraux contre l'érosion et au maintien de nombreuses activités littorales ou tiennent un rôle clef dans l'épuration des eaux d'origine continentale et les cycles biogéochimiques. Il est possible de mentionner dans un tel contexte le développement du chiendent maritime en réponse à l'eutrophisation qui modifie la dynamique des marais salés le long de la façade atlantique.





VI.4

Fonctions écologiques

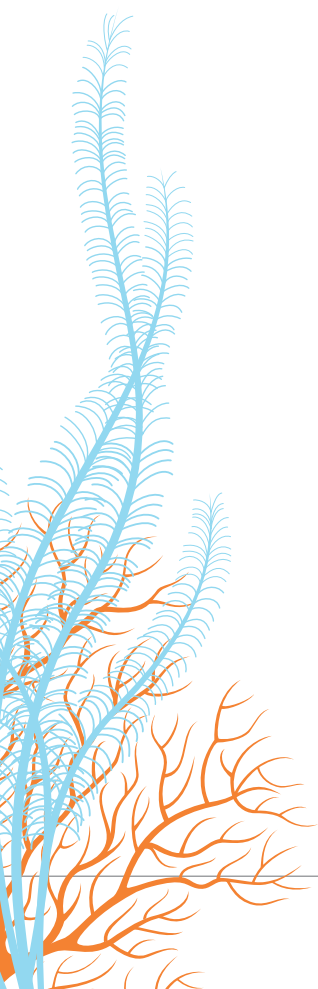
En dépit des efforts accomplis, la connaissance du fonctionnement des écosystèmes marins reste encore à affiner sur de nombreux points. Une première approche consiste à aborder les communautés marines sous l'angle de la diversité de leurs fonctions écologiques ; ceci passe notamment par l'analyse de l'ensemble des traits biologiques des espèces. Une deuxième voie d'étude est celle des grandes fonctions, en particulier trophiques ou géochimiques. Sur ce point, les enjeux actuels sont surtout liés à la compréhension des effets, sur ces fonctions, des changements globaux où l'exploitation des ressources. Etablir les règles générales de réaction des grandes fonctions aux pressions devient indispensable, y compris dans le cadre de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin qui stipule qu'un des descripteurs d'état des écosystèmes est le « réseau trophique ». Cette recherche d'indicateurs de santé des écosystèmes liés à leur fonctionnement doit aussi être mise en relation avec leur capacité de résilience.

VI.4.1 Diversité fonctionnelle des communautés

La dynamique de la biodiversité ne se réduit pas aux variations du nombre d'espèces présentes, à leur identité, ou à leur distribution spatio-temporelle, quel que puisse être par ailleurs l'intérêt de ces paramètres. Si l'ambition est d'appréhender toutes les facettes de cette dynamique, il faut également comprendre comment la diversité, depuis celle des gènes à celle des espèces, contribue au fonctionnement des écosystèmes et à la diversité de ces fonctionnements. Ce niveau d'intégration est un passage obligé pour apprécier comment les écosystèmes répondent aux multiples pressions naturelles ou anthropiques qu'ils subissent.

La diversité fonctionnelle de l'ensemble des espèces présentes dans un écosystème s'apprécie comme la mesure de la diversité des valeurs des traits individuels qui influencent le fonctionnement de cet écosystème. Mesurer la diversité fonctionnelle est un enjeu à la fois pour le scientifique et le gestionnaire :

- pour le scientifique afin de définir la nature du lien entre diversité spécifique (ou infra-spécifique) et fonctionnement des écosystèmes ;
- pour le gestionnaire afin de replacer dans une démarche écosystémique les mesures de gestion prises.



Une telle démarche est ainsi mise en avant, tant dans la gestion des ressources halieutiques que dans différentes directives européennes qui visent à la préservation du bon état écologique des environnements marins (e.g. DCSMM, Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin).

Décrire ou mesurer le fonctionnement des écosystèmes marins est extrêmement difficile pour de multiples raisons :

- la notion même de fonctionnement d'un écosystème est l'objet de différentes définitions incluant aussi bien des processus écologiques (e.g. la photosynthèse), des fonctions (e.g. la production primaire) que des propriétés des systèmes, propriétés structurelles (e.g. la connectance) comme dynamiques (e.g. la résilience) ;
- le fonctionnement global des écosystèmes est complexe et implique de nombreuses fonctions basées sur de nombreuses propriétés physiques, chimiques et biologiques qu'il est difficile de reproduire expérimentalement ou d'appréhender à travers quelques indicateurs simples.

De grands équipements comme les *Ecotrons* ont récemment vu le jour pour le domaine terrestre et commencent à intégrer des modèles marins, mais la démarche expérimentale est beaucoup plus délicate en domaine marin, en particulier pour bien prendre en compte le couplage benthos-pelagos ou intégrer plusieurs échelles temporelles emboîtées. Dans des systèmes expérimentaux aussi complexes, la difficulté est de définir des paramètres de contrôle pertinents pour les systèmes écologiques étudiés, alors même qu'on ne les connaît pas toujours pour l'environnement naturel.

Afin de rendre compte des multiples facettes du fonctionnement des écosystèmes, une approche possible est celle de l'analyse des traits biologiques, utilisés comme des indicateurs de fonctionnement. Une telle analyse passe par la construction de deux matrices, la première liant les espèces à leurs traits biologiques qui traduisent ainsi le rôle fonctionnel de chaque espèce (taille, forme, mobilité, mode d'alimentation, etc.) pour différentes fonctions clefs (utilisation des ressources, interactions trophiques, modification de l'habitat). La seconde matrice croise simplement espèces et stations d'observation. L'utilisation conjointe de ces deux matrices permet de savoir comment les différentes fonctions écosystémiques se distribuent et

sont remplies, le cas échéant par des espèces différentes, à travers tout l'écosystème ou la zone d'étude considérée. Ce type de démarche peut servir à caractériser les conséquences de pressions humaines sur un système écologique quelconque en termes de redondance fonctionnelle. Sur le plan méthodologique se posent les questions suivantes :

- Quels sont le nombre et la nature des traits à prendre en considération en fonction de l'écosystème analysé et de l'objectif de l'étude ?
- Quelle sera l'influence du nombre et du type de traits considérés sur la robustesse des résultats ?

L'analyse de la diversité fonctionnelle par les traits biologiques est encore peu pratiquée en écologie marine. Dans le cadre de l'évaluation de l'impact des activités anthropiques sur la diversité fonctionnelle des peuplements marins en zone tempérée, de rares études ont porté sur les effets de la pêche ou de l'extraction de granulats. *A contrario*, ces méthodes ont été largement appliquées en domaine continental, terrestre ou aquatique, pour évaluer les conséquences fonctionnelles de nombreuses perturbations (pollutions, modification de l'usage des sols, etc.). Transférer cette démarche au milieu marin afin d'en évaluer la pertinence est apparu comme l'une des conclusions phares de la *2nd World Conference on Marine Biodiversity* qui s'est tenue à Aberdeen en septembre 2011. L'analyse des traits biologiques serait un moyen d'appréhender la diversité sous un angle fonctionnel avec au moins trois objectifs majeurs.

- Évaluer l'impact de multiples pressions anthropiques sur l'organisation fonctionnelle des peuplements ; un enjeu important dans ce contexte est de vérifier si l'analyse par les traits biologiques est à même de différencier les effets des différentes pressions élémentaires.
- Évaluer l'efficacité de différentes mesures de gestion des écosystèmes en termes de maintien des traits fonctionnels dans les écosystèmes.
- Prédire l'évolution du maintien des traits fonctionnels des écosystèmes en réponse au changement global.

Dans un environnement où la distribution de la biodiversité marine se modifie avec des pertes et des gains d'espèces en réponse aux changements environnementaux, l'analyse

par les traits biologiques requiert un effort important pour établir les relations entre traits biologiques et environnement, encore très largement méconnues pour le milieu marin. Le succès d'une telle méthode soulève la question de la persistance des traits au cours du temps alors que différentes études ont montré que certains traits biologiques variaient pour une même espèce en fonction des conditions environnementales ou en réponse à certaines pressions anthropiques telle que la surexploi-

tation des ressources (voir le chapitre V ci-dessus à propos de la plasticité des réponses physiologiques).

La mise en œuvre d'une telle approche passera par la mise en place de grandes bases de données résumant l'ensemble des connaissances acquises sur le rôle fonctionnel des espèces marines. Les fonctions traitées devront être très larges et concerner aussi bien la production, la consommation, etc. que leur lien avec les cycles de différents éléments.



VI.4.2 Interactions éco-géo-chimiques

Dans les fonctions écosystémiques, les composantes biologiques sont étroitement liées aux composantes abiotiques, c'est-à-dire aux propriétés physiques et chimiques de l'environnement. Ces propriétés influent sur les organismes et sur leurs relations et sont en retour elles-mêmes modulées par le vivant. Évaluer les services écosystémiques et prédire la réponse des écosystèmes marins aux perturbations directes ou indirectes nécessitent de mieux prendre en compte ces interactions complexes à différents niveaux d'organisation du vivant, gène, organisme, communautés, écosystèmes. Par exemple, la nature physique et la composition de la matière organique transportée et déposée sur les fonds marins, vont

déterminer sa disponibilité pour les communautés benthiques et les transferts d'énergie entre compartiments. Ce couplage concerne évidemment les écosystèmes pélagiques et benthiques, mais aussi l'interface entre écosystèmes terrestres et marins comme les zones sous influence de grands fleuves. Ce type d'approche intégrée des composantes biotiques et abiotiques de l'environnement, développée pour les écosystèmes terrestres et particulièrement les sols, doit pouvoir être déclinée sur des écosystèmes marins, tant pour répondre aux questions concernant la dynamique naturelle des écosystèmes et leur stabilité face à des perturbations, que pour comprendre leur influence retour sur ces perturbations.

L'approche stoechiométrique de la dynamique des communautés et des écosystèmes permet d'identifier certains mécanismes clés en analysant les contraintes et les conséquences associées au transfert et à la conservation des éléments chimiques dans les interactions entre être vivants. Elle s'applique à tout élément qui entre dans la composition des organismes, que ce soit les éléments majeurs (C, N, P, S, Si) ou des éléments traces comme les métaux. Les organismes qui peuplent les communautés ont des compositions élémentaires diverses. Le bilan de leurs constituants élémentaires fournit une signature du fonctionnement de la communauté. Par exemple, lorsque les déséquilibres stoechiométriques entre groupes trophiques sont importants, cela traduit un recyclage des éléments et une dissipation de l'énergie élevés, ainsi qu'une cascade d'effets directs et indirects sur le fonctionnement de l'écosystème. Les pressions anthropiques sont une source majeure de déséquilibre, et l'approche stoechiométrique permet d'évaluer les répercussions potentielles de ces déséquilibres sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins soumis à des perturbations. **Ainsi, les règles de la stoechiométrie offrent désormais un cadre théorique permettant d'aborder de nombreuses questions en fort développement.** Par exemple, quelles sont les conséquences de la variabilité des ratios entre éléments sur la physiologie du phytoplancton, la limitation de la production primaire par la ressource ou encore les échanges de CO_2 à l'interface océan / atmosphère ? D'autres recherches doivent aussi se développer sur les stocks de carbone, leur degré de mobilité, et les paramètres impliqués dans leur immobilisation, paramètres tant biologiques (nature des composés carbonés, caractère réfractaire, dégradabilité, labilité), que climatiques (température, pH), physiques (piégeage) ou chimiques. A ceci s'ajoute la manière dont les pratiques anthropiques sont susceptibles d'interférer avec les processus écogéochimiques.

Certains écosystèmes marins ont la capacité de **transférer du carbone** de la surface océanique vers l'océan profond où ce carbone est minéralisé ou sédimenté. C'est l'une des voies par lesquelles l'océan stocke sous forme de carbone organique une partie des émissions anthropiques de CO_2 . De tels écosystèmes sont par exemple les zones océaniques très productives des grands upwellings côtiers sur les marges occidentales des continents, les systèmes de

fronts hydrologiques à la limite des zones de moyenne et de haute latitude, les systèmes oligotrophes (peu productifs, mais très étendus). Les conditions du transfert du carbone vers l'océan profond sont encore mal connues et posent de nombreuses questions qui s'adressent à la fois aux champs de la physique, de la biogéochimie et de la biologie.

- Quel rôle joue, dans ce transfert, la compétition entre organismes producteurs primaires utilisant les nitrates ou la fixation de l'azote N_2 ?
- Quels rôles jouent les micronutriments dans cette compétition ?
- Quels rôles jouent la circulation océanique, les phénomènes turbulents et le climat dans les advections de nutriments vers les zones productives ?
- Quels rôles jouent les réseaux trophiques dans l'efficacité de l'exportation vers les zones profondes (par exemple par la production d'agrégats mucilagineux ou de pelotes fécales) ?
- Qu'est-ce qui contrôle les sorties du carbone ou d'azote de ces réseaux trophiques (respiration, dénitrification, formation de matière organique dissoute réfractaire) ?
- Quel est le rôle du recyclage microbien, à la fois en surface (zone de mélange) et en profondeur (activité dénitrificatrice dans les couches à minimum d'oxygène ou dans les sédiments anaérobies) ?
- Les changements globaux actuels ont-ils des impacts évolutifs dans ces écosystèmes ?

Le recyclage des éléments (C, N, P, S...) est une fonction des écosystèmes où les organismes jouent un rôle essentiel. La capacité de réponse des écosystèmes aux perturbations dépend en partie du maintien de cette fonction, dont les déséquilibres peuvent induire des changements de régime lorsque des points de basculement sont franchis. Par exemple des phénomènes répétés d'eutrophisation liée à un excédent de nitrate en milieu littoral peuvent conduire à des modifications importantes (e.g. les marées vertes qui induisent des effets en cascade sur tout un réseau trophique, mais dont les conséquences peuvent s'étendre à l'ensemble de la flore et la faune). Classiquement, la biogéochimie marine appréhende cette fonction de recyclage à partir des réseaux trophiques et des réservoirs de ressources disponibles, avec pour objectif de modéliser les flux d'énergie, de carbone et de nu-

triments entre compartiments ou entre écosystèmes. **Le rôle des interactions non-trophiques entre organismes dans ces transformations biogéochimiques est encore peu pris en compte, alors que la notion même de biodégradabilité en dépend directement.** Ainsi, l'utilisation d'une fraction carbonée difficilement dégradable, grâce à des interactions mutualistes soutenues par la disponibilité d'une ressource organique labile, phénomène jusqu'à présent principalement étudié dans les sols, joue à l'évidence un rôle important en milieu marin.

A côté de la modélisation des systèmes complexes des réseaux microbiens formant la « pompe biologique » à la surface de l'océan et des approches « écosystémiques » visant à évaluer l'évolution des ressources pélagiques, il est nécessaire de développer des modèles adaptés aux environnements sédimentaires où se concentrent les composés les plus difficiles à dégrader et où les interactions non-trophiques entre espèces, au travers de propriétés physico-chimiques des habitats ou de la ressource, sont favorisées par les fortes densités d'organismes.

Plus généralement, les relations entre biodiversité et fonctions de production, décomposition et recyclage de composés et d'éléments chimiques restent à décrire dans toute leur complexité pour

les milieux marins. Parmi les champs d'investigation à explorer :

- Quels mécanismes gouvernent le fonctionnement des consortiums microbiens, leurs associations avec certaines espèces ?
- Quel est le rôle des espèces ingénieurs sur les propriétés physico-chimiques de l'habitat ?
- Quelle est l'importance de la méiofaune comme régulateur des processus microbiens ?

Les nouveaux outils de la biologie moléculaire qui permettent une description plus complète de la diversité et de l'activité des microorganismes apportent un éclairage nouveau sur ces questions, et ils vont pouvoir être combinés à d'autres approches, expérimentales ou d'observation en milieu naturel, sur les échelles d'espace et de temps plus représentatives des mécanismes étudiés.

La connaissance fine des **interactions entre organismes** (voir ci-dessus chapitre V) doit également être intégrée à l'échelle des écosystèmes en tant que paramètre de leur fonctionnement. En effet, elles touchent directement les réseaux trophiques, les questions de productivité, les symbioses... y compris les interactions hôtes-parasites-pathogènes qui impactent les capacités de résistance et de résilience des écosystèmes marins.



FOCUS

Bio-minéralisation en domaine marin

Les bio-minéralisations représentent, à la surface du globe, l'ensemble des structures minéralisées produites directement par - ou sous l'influence - des êtres vivants, qu'il s'agisse de bactéries ou d'organismes macroscopiques végétaux ou animaux. Elles constituent un archi-vage unique des conditions environnementales actuelles et fossiles, et participent pleinement à l'homéostasie du système « Terre », au sein des grands cycles biogéochimiques. A l'échelle globale, cette production minérale biologique représente des volumes considérables, dans lesquels dominent les carbonates de calcium (métazoaires et protistes), la silice (protistes, i.e., diatomées) et les oxydes métalliques ou minéraux sulfurés (bactéries). L'essentiel de cette production s'établit en domaine marin.

Les questions relatives à la bio-minéralisation sont nombreuses et surtout extrêmement diverses car elles concernent aussi bien des aspects adaptatifs ou évolutifs lorsque la bio-minéralisation est considérée en tant que processus d'édification d'un squelette, que des questions d'habitats lorsque ce sont les accumulations ou les bioconstructions métriques à pluri-kilométriques qui sont considérées, ou encore des questions environnementales relatives aux grands cycles si l'on met l'accent sur le piégeage d'éléments comme le carbone. Il est clair que l'étude des bio-minéralisations et des processus par lesquels ces bio-minéralisations sont formées revêt toute son importance dans le contexte actuel de changement climatique et d'acidification des océans. Par delà les aspects strictement environnementaux, d'autres aspects sociétaux et économiques concernent au premier chef les bio-minéralisations produites en milieu marin. La perliculture est par exemple une activité-clé en Polynésie Française ; elle génère des revenus annuels de l'ordre de 100 à 120 millions de \$US, soit environ la moitié des revenus de l'archipel, et connaît, à l'heure actuelle, une crise sérieuse. La conchyliculture sur les côtes de France métropolitaine est un secteur dont le dynamisme est directement affecté par l'apparition d'épizooties ou de pollutions anthropiques, dont certaines touchent la formation de la coquille (exemple actuel de la maladie de l'anneau brun chez la palourde, exemple plus ancien des défauts de minéralisation induits par les substances anti-salissure auparavant utilisées pour les bateaux).

S'agissant de la prospective INEE, et compte tenu des progrès techniques récents dans le domaine analytique, quelques axes forts paraissent être les voies intéressantes à explorer pour les années à venir. Ces axes pourront prendre un relief particulier dans certains milieux, tels que les substrats bioconstruits (récifs coralliens par exemple) ou ceux montrant des conditions extrêmes de pH (habitats profonds).

Structure des bio-minéraux

Toutes les bio-minéralisations produites en domaine marin (mais c'est aussi vrai en domaine continental) sont des matériaux présentant des niveaux d'organisation hiérarchiques, de l'échelle millimétrique à l'échelle nanométrique (Figure VI.10). C'est un caractère fondamental, qui explique en partie les propriétés physiques hors-norme (propriétés émergentes) de certaines bio-minéralisations : propriétés de résistance à la fracture de la nacre de mollusques, propriétés optiques de spicules siliceux d'éponges qui se comportent comme de véritables fibres optiques, micro-lentilles des ophiures. Des formes plutôt basales dans la phylogénie des métazoaires sont capables de synthétiser des matériaux nano-structurés extrêmement complexes : le meilleur exemple est celui du corail rouge (*Corallium rubrum*), mais c'est également vrai chez les « protistes » : coccolithophores et diatomées.

La compréhension de la structure des bio-minéralisations, jusqu'à l'échelle de la maille cristalline, est un objectif, qui, depuis quelques années, est revisité, grâce notamment au développement de nouvelles techniques physiques comme la tomographie de sonde ato-

FOCUS - Biominéralisation en domaine marin (suite)

mique. Les méthodes physiques d'analyse des biominéralisations, quelque peu éclipsées par les approches plus biologiques, font un retour en force depuis plusieurs années. La tendance actuelle – qui est une tendance lourde – consiste à analyser *in situ*, et si possible de manière non-destructive, les biominéraux, afin notamment de comprendre à une échelle très fine les relations organo-minérales. Les données établies montrent que ces interactions sont effectivement à analyser au niveau de la maille cristalline si l'on veut en comprendre les mécanismes.

Les analyses sur la structure des biominéralisations, au delà de leur caractère descriptif et de leur intérêt pour la connaissance fondamentale, ont aussi pour but la synthèse *in vitro* de matériaux biomimétiques du futur, aux propriétés physiques analogues à celles observées sur le vivant, par une approche de type bottom-up c'est à dire à partir des éléments constitutifs (macromolécules, ions précurseurs) de ces minéraux qui s'auto-assemblent en structures supramoléculaires. C'est un défi pour les années à venir. Il existe un certain nombre de procédés (SAMS : *Self-Assembled Monolayers* ; PILP : *Polymer-Induced Liquid Precursor, micro-printing*, etc.) permettant de produire et contrôler *in vitro* des minéralisations. Ces procédés, bien que générant des morphologies complexes, demeurent encore très loin du monde biologique ; l'enjeu est de combler cette lacune pour des applications en mécanique, médecine, etc. Par exemple, on sait faire des matériaux qui ressemblent à la nacre de mollusques (avec des tablettes minérales empilées), mais qui sont loin d'en posséder les propriétés mécaniques. Pourquoi ? Qu'est-ce qui distingue la structure du biominéral naturel de l'artificiel ? Quelle étape du processus biologique n'a pas été reproduite ?



Figure VI.10 - Spicules en vatérite (un polymorphe rare du CaCO_3) de l'ascidie *Herdmania momus*.

Processus de biominéralisation,

- Les toutes premières étapes de la biominéralisation

On sait aujourd'hui que la synthèse d'à peu près tous les biominéraux passe par une étape très transitoire en phase amorphe, non cristalline et que la synthèse de biominéraux ne suit pas une voie classique, chimique, de cristallisation. On commence maintenant à comprendre que, pour un système tel que le carbonate de calcium, il existe plusieurs types de phases amorphes, qui déterminent sans doute la nature du polymorphe final. Ces toutes premières étapes sont actuellement étudiées de manière très fine. La notion de mésocristaux, c'est à dire de structures cristallines composées de nano-cristaux orientés et attachés ensemble de manière coordonnée, explique la dualité entre « apparence monocristalline » et « structuration à plusieurs échelles » des biominéraux. La compréhension de ces toutes premières étapes est un pré-requis à la synthèse *in vitro* de structures cristallines biomimétiques.

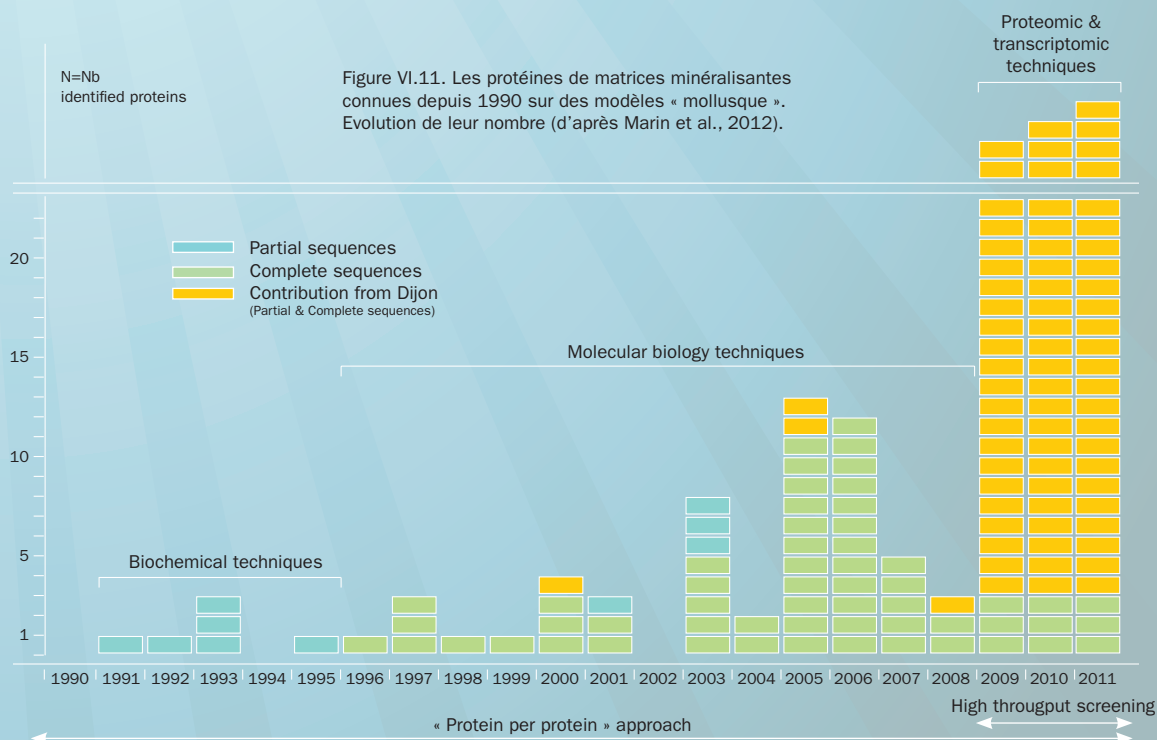


FOCUS - Biominéralisation en domaine marin (suite)

• Le fonctionnement de la matrice minéralisante

Jusqu'à récemment, les matrices organiques minéralisantes (en particulier, les matrices associées au carbonate de calcium) étaient considérées comme un tout homogène, dominé par quelques protéines, notamment celles ayant une affinité pour l'ion métallique constitutif majeur de la biominéralisation. Il n'en est rien. Le couplage des techniques protéomiques et transcriptomiques a récemment révélé que les matrices organiques sont constituées d'un très grand nombre de protéines aux fonctions très variées : fonctions structurelles dans la biominéralisation, fonctions enzymatiques, fonctions signalisatrices, etc. Ainsi, sur le modèle biologique de l'huître perlière, plus de 90 nouvelles protéines impliquées dans le processus de biominéralisation ont été mises en évidence (Figure VI.11). Sur le sclérouxinaire *Acropora millepora*, près de 40 protéines squelettiques ont été identifiées. Le défi pour les années à venir consiste à comprendre le fonctionnement de cette véritable « boîte à outils moléculaire » pour la minéralisation et à accéder à l'étape de la chimie supra-moléculaire (interaction protéines-protéines). Cela implique, entre autre, au niveau d'un laboratoire, de mettre en place un modèle d'étude, dont le développement peut être contrôlé, et dont l'activité minéralisante peut être modulée par des *knock-out* génétiques.

Figure VI.11. Les protéines de matrices minéralisantes connues depuis 1990 sur des modèles « mollusque ». Evolution de leur nombre (d'après Marin et al., 2012).



• La composante de régulation en amont de la matrice extracellulaire minéralisante

Il existe une véritable béance dans nos connaissances sur la régulation des systèmes minéralisants, c'est-à-dire sur le réseau complexe de gènes (facteurs de transcription, cytokines) qui coordonnent et contrôlent en amont l'activité minéralisante *per se*. Seuls pour le moment, les modèles vertébrés et échinodermes ont été explorés de manière fine. Pratiquement rien n'est connu chez des clades minéralisants aussi importants que les coraux ou les mollusques. Ceci implique bien entendu les aspects développementaux, ainsi que ceux liés à la régulation intracellulaire. L'approche transcriptomique permet et permettra de répondre à ces questions.



FOCUS - Biominéralisation en domaine marin (suite)

Biominéralisations et environnement

- **Biominéralisation et bilan géochimiques globaux**

Pour prendre l'exemple des carbonates en domaines marin, on estime que la production annuelle avoisine les six milliards de tonnes, qui seraient répartis à peu près équitablement entre domaine néritique et domaine océanique. Cependant, il existe des disparités fortes selon les milieux et il est nécessaire de connaître et de prendre en compte cette disparité pour affiner le chiffrage des bilans biogéochimiques.

- **Biominéralisation et acidification océanique**

(voir également le paragraphe consacré à ce sujet, ci-dessus dans ce chapitre)

L'océan absorbe quotidiennement 25 millions de tonnes de CO₂, soit le quart de la production de ce gaz. On sait aussi que le pH de l'eau de mer est passé de 8,2 en période pré-industrielle à 8,1 aujourd'hui, et que les prévisions sur les décennies à venir ne sont guère optimistes (7,9 dans les 50 prochaines années). Cette acidification rapide a un impact sur la plupart des fonctions physiologiques, dont la biominéralisation. Dans l'avenir, il sera utile de connaître l'impact de l'acidification océanique sur cette fonction, sur des organismes ayant un intérêt économique, ou bien des organismes fragilisés par d'autres facteurs externes (épizooties), ou des organismes marins vulnérables ou en voie de disparition. Il est évident que la connaissance moléculaire du processus de biominéralisation évoquée ci-dessus fournira des marqueurs moléculaires fiables. On peut envisager le développement de biopuces, permettant de tester les réponses moléculaires d'organismes placés dans des conditions de pH différentes. Cela a déjà été réalisé sur les coccolithophores et pourra être testé sur d'autres modèles marins.

- **Biominéralisation et écotoxicologie** (voir aussi chapitre VII)

La biominéralisation est susceptible d'être sensible à divers stress physico-chimiques, autres que le pH. On est loin d'avoir compris les effets de radiations ionisantes (e.g. UV), de polluants inorganiques (e.g. métaux lourds) comme organiques (e.g. pesticides), ou encore de particules émergentes comme les nanoparticules. Si certains modèles ont déjà montré une sensibilité de la biominéralisation à certains de ces polluants (e.g. l'incidence des métaux lourds et les UV-B sur la biominéralisation de l'oursin à différents stades de vie), de nombreuses questions se posent aujourd'hui sur les effets de ces polluants sur la biominéralisation au niveau moléculaire et cellulaire, mais aussi sur leurs conséquences en terme d'écologie des populations et d'écologie intégrative. Ces interrogations prennent un relief particulier lorsqu'elles concernent des espèces commercialisées à forte valeur économique (e.g. huître ou ormeau). Elles revêtent également une importance écosystémique de premier ordre lorsque les perturbations de la biominéralisation sont susceptibles d'affecter des producteurs primaires (e.g. les diatomées) ou les espèces bio-constructrices (e.g. corail), avec des effets possibles en cascade sur l'ensemble des espèces associées, aussi bien via leur habitat que par les réseaux d'interactions entre espèces.

VI.4.3 Diversité de fonctionnement des réseaux trophiques

La diversité des fonctions écologiques, lorsqu'elles concernent les transferts de matière ou d'énergie, prend la forme, à un niveau d'intégration supérieur, d'un réseau trophique aux propriétés fonctionnelles variées. Le concept de **réseau trophique** traduit l'idée que les espèces d'un écosystème sont liées entre elles par une série de relations directes ou indirectes (voir également plus haut dans ce chapitre). Ces transferts de matière et d'énergie au sein des différentes composantes biologiques participent à la structuration et au fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème. Systèmes complexes, dynamiques et évolutifs, leur étude implique de regrouper les organismes par compartiments afin d'en simplifier la description fonctionnelle et structurale au sein de l'écosystème, de définir les flux entre ces compartiments, d'en décrire les propriétés d'organisation et enfin les propriétés dynamiques de résilience en particulier.

L'état de l'art met en exergue une compartimentation basée sur des critères à la fois trophiques et taxonomiques (certains taxons peuvent être rattachés à un mode de nutrition précis, par exemple les bivalves dont la fonction de filtreur est clairement établie dans la plupart des cas). Toutefois, ce mode de regroupement présente des limites dans la compréhension et la modélisation des différents systèmes car il peut s'avérer trop simple. En effet, certaines espèces peuvent changer de mode de nutrition au cours de leur cycle de vie (démonstré par exemple chez la sardine aux alentours de 15 cm) ou adoptent un comportement alimentaire différent suivant les sites et la disponibilité alimentaire. Une meilleure connaissance de la **position trophique des organismes en fonction de leurs différents traits de vie** et de leur potentiel évolutif doit ainsi être acquise. Le développement des études isotopiques chez de nombreuses espèces en comparant différents niveaux de taille et d'âge vient conforter ce point. Cependant, les études basées sur les ratios isotopiques naturels ne suffisent pas à discriminer les sources, en particulier quand elles sont nombreuses et hétérogènes comme dans les systèmes littoraux. La combinaison de traceurs est donc une voie essentielle de développement des connaissances. Elle permettra d'avancer dans la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques,

basée sur les relations entre des organismes (structure) et les interactions dynamiques des proies-prédateurs (flux). Parmi les principales questions auxquelles est confrontée la communauté INEE :

- Quelle est la position dans le réseau trophique de chaque espèce rencontrée, comment cette position évolue ontologiquement, dans le temps, dans l'espace ?
- Quels sont les flux qui entrent dans ou sortent des compartiments trophiques définis à partir de ces informations ?
- Comment prendre en compte la diversité des sources d'alimentation et la diversité des échelles de variation ?

La plupart des études de réseaux trophiques sont basées sur des flux de carbone organique, mais les premières études explorant la **diversité des propriétés des réseaux en fonction des éléments** étudiés (N, P par exemple) montre que notre appréciation de leur fonctionnement change du tout au tout. Par exemple la caractérisation du recyclage en N, P ou C n'apporte pas la même information. Il est donc essentiel de multiplier les éléments étudiés pour une vision plus intégrée des diversités de fonctionnement.

Le développement des méthodes d'**estimation des flux au sein des réseaux trophiques** repose sur l'étude d'un ensemble des processus : production, respiration, consommation, exportation, sédimentation, etc. Sur ce point, les progrès sont constants, mais ne bénéficient pas encore à tous les flux (e.g. certains flux concernant le compartiment microbien restent à préciser). Pour l'ensemble des flux, même ceux que la communauté mesure régulièrement, la lourdeur des protocoles fait qu'ils sont très standardisés et les conditions de mesures peu variées. Or apprécier les impacts de changements climatiques ou de pressions anthropiques directes sur les fonctionnements trophiques, demandent des caractérisations détaillées type de pression par type de pression pour chacun des flux des réseaux trophiques. Seule une telle étape préliminaire relativement exhaustive permettra d'avoir une vision plus large et plus réaliste sur la façon dont différents forçages (pêche, changement de température, de pH...) influencent la structure globale du réseau.

Un certain nombre d'interactions entre espèces (voir chapitre V) restent insuffisamment intégrées à la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques. C'est le cas du parasitisme, dont il a été démontré que la prise en compte dans les réseaux trophiques influence fortement les propriétés d'organisations comme le recyclage, l'efficacité du transfert et, en conséquence, les propriétés de stabilité (résilience en particulier) des écosystèmes. De façon plus générale, les progrès des connaissances sur les **fonctions et interactions microbiennes** vont aboutir à apprécier différemment leur rôle dans les réseaux globaux d'interactions. La somme de données recueillies par l'expédition TARA-Océan va conduire à une remise en cause profonde de certains modèles impliquant les boucles microbiennes. **La communauté française est, de par sa position de leader dans l'organisation de cette expédition, particulièrement bien positionnée.** Il ne faudra pas passer à côté de cette opportunité que devra accompagner l'institut INEE.

Une façon de pallier le manque de connaissances sur certains flux est de passer par des **méthodes de modélisation permettant de quantifier les flux inconnus**. Les méthodes numériques sont en cours d'évolution. L'utilisation de méthodes Bayésiennes (e.g. analyse inverse linéaire) permet ainsi, pour l'estimation de flux inconnus au sein des réseaux trophiques, de ne plus estimer chaque flux par une valeur unique, mais par une densité de probabilité. Ceci permet d'avoir un intervalle de confiance pour chaque flux, mais aussi pour les indices qui permettront de quantifier les propriétés d'organisation des flux, et donc de pouvoir entreprendre des approches comparatives basées sur des tests statistiques. Ceci permettra d'étudier des gradients pour certains facteurs (température par exemple) ou de traiter de grands jeux de données permettant d'apprécier aussi bien les effets individuels des facteurs que leurs synergies sur les propriétés fonctionnelles des réseaux trophiques (recyclage, efficacité, redondance, etc.).

Sur ces bases de la prise en compte d'autres éléments que le carbone, de facteurs de variation liés aux organismes, de caractérisation fine des différents flux, de l'intégration des comparatifs microbiens, de l'accès à des modélisations statistiques, on pourra aboutir à des schémas quantifiés des réseaux trophiques.

Ces schémas permettront la caractérisation des propriétés qui émergent de l'association de tous les flux trophiques dans un unique modèle; on peut évoquer le pourcentage de carbone impliqué dans le recyclage ou encore l'efficacité du transfert d'un niveau trophique au suivant. Ces propriétés, liées à l'analyse des réseaux écologiques, restituent une image intégrée du fonctionnement trophique et sont essentielles pour répondre aux questions actuelles sur l'évolution du fonctionnement des écosystèmes sous différentes contraintes climatiques ou anthropiques. Elles sont aussi essentielles dans un objectif de définition des indicateurs de santé des écosystèmes, indicateurs qui doivent à la fois se baser sur des propriétés sensibles aux impacts, mais aussi en lien avec les propriétés qui régissent la stabilité des écosystèmes (voir ci-dessus). Quelques enjeux importants pour appréhender les réseaux trophiques marins peuvent être mis en avant.

- Décrire le fonctionnement des réseaux d'interactions :
 - méthodes intégratrices (stœchiométrie, isotopie, acides gras...);
 - apport des nouvelles méthodes (génomique environnementale, écologie chimique...);
 - intégrer interactions trophiques et autres interactions durables.
- Comprendre le lien avec la dynamique des systèmes :
 - étude des contraintes abiotiques et des réactions aux pressions;
 - faire le lien entre fonctionnement trophique et résistance/résilience ou changements de régime.





POUR EN SAVOIR PLUS

- Azam F. & Malfatti F. 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews in Microbiology* 5: 782-791.
- Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., Nystrom M. 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.
- Boersma M., Aberle N., Hantzsche F.M., Schoo K.L., Wiltshire K.H., Malzhan A.M. 2008. Nutrient limitation travels up the food chain. *International Review of Hydrobiology* 98: 479-488.
- Bremner J. 2008. Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 37-47.
- Brown C. & Collie J. 2008. Mapping benthic habitat in regions of gradational substrata: an automated approach utilizing geophysical, geological, and biological relationships. *Estuary and Coastal Shelf Science* 78: 203-214.
- Burrows M.T., Schoeman D.S., Buckley L.B., Moore P, Poloczanska E.S., Brander K.M., Brown C., Bruno J.F., Duarte C.M., Halpern B.S., Holding J., Kappel C.V., Kiessling W., O'Connor M.I., Pandolfi J.M., Parmesan C., Schwing F.B., Sydeman W.J., Richardson A.J. 2011. The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science* 334: 652-655.
- Cölfen H. 2007. Mesocrystals: examples of non-classical crystallization. In *Handbook of Biomineralization: Biomimetic and Bioinspired Chemistry*, Behrens P and Baeuerlein E. Eds. Wiley-VCH: Weinheim, pp 39-64.
- Crain C.M., Kroeker K., Halpern B.S. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters* 11: 1304-1315.
- Degraer S., Verfaillie E., Willems W., Adriaens E., Vincx M., Van Lancker V. 2008. Habitat suitability modeling as a mapping tool for macrobenthic communities: an example from the Belgian part of the North Sea Continental Shelf Research 28: 369-379.
- Diaz R.J. & Rosenberg R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321: 926-929.
- Duffy J.E. & Stachowicz J.J. 2006. Why biodiversity is important to oceanography : potential roles of genetic, species and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series* 311: 179-189.
- Edwards M. & Richardson A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*: 881-884.
- Falkowski P.G., Fenchel T., Delong E.F. 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science* 320: 1034-1039.
- Gazeau F., Smith S.V., Gentili B., Frankignoulle M., Gattuso J.P. 2004. The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuary and Coastal Shelf Science* 60: 673-674.
- Gray J.S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series* 244: 285-297.
- Hall S.R. 2009. Stoichiometrically explicit food webs: feedbacks between resource supply, elemental constraints, and species diversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 40: 503-528
- Halpern B.S., McLeod K.L., Rosenberg A.A., Crowder L.B. 2008. Managing for cumulative impacts in ecosystem-based management through ocean zoning. *Ocean Coastal Management* 51: 203-211.
- Harley C.D.G., Hughes A.R., Hultgren K.M., Miner B.G., Sorte C.J.B., Thornber C.S., Rodriguez L.F., Tomanek L., Williams S.L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9: 228-241.
- Hoegh-Guldberg O. & Bruno J.F. 2010. The impact of climate change on the World's marine ecosystems. *Science* 328: 1523-1528.
- Jablonski D., Roy K., Valentine J.W. 2006. Out of the tropics : evolutionary dynamics of the latitudinal gradient. *Science* 314: 102-106.
- Kearney M. & Porter W. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 334-350.
- Larsen S.H. 2005. Solar variability, dimethylsulphide, clouds, and climate. *Global Biogeochemical Cycles* 19, GB1014: 1-12.
- Lotze H.K., Lenihan H.S., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R.G., Kay M.C., Kidwell S.M., Kirby M.X., Peterson C.H., Jackson J.B.C. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312: 1806-1809.
- Loveland T.R. & Merchant J.M. 2004. Ecoregions and ecoregionalisation: geographical and ecological perspectives. *Environmental Management* 34: 1-13.
- McPherson E. 2002. Large-scale species richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings Royal Society London, B* 269: 1715-1720.
- Mouquet N., Devicor V., Meynard C.N., Munoz F., Bersier L.F., Chave J., Couteron P, Dalecky A., Fontaine C., Gravel D., Hardy O.J., Jabot F., Lavergne S., Leibold M., Moullot D., Munkemüller T., Pavoine S., Prinzing A., Rodrigues A.S.L., Rohr R.P., Thebault E. and Thuiller W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews* 87: 769-785.
- Müller W.E.G. 2011. Molecular biomineralization: aquatic organisms forming extraordinary materials. Springer, Heidelberg, Germany.
- Niquil N., Saint-Béat B., Johnson G.A., Soetaert K., van Oevelen D., Bacher C., Vézina A.F. 2011. Inverse Modeling in Modern Ecology and Application to Coastal Ecosystems. In: Wolanski E. and McLusky D.S. (eds.) *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, Vol 9, pp. 115-133. Waltham: Academic Press.
- Roberts J.M., Wheeler A.J., Freiwald A. 2006. Reefs of the deep: The biology and geology of cold-water coral ecosystems. *Science* 312: 543-547.
- Roff J., Taylor M., Laughren J. 2003. Geophysical approaches to the classification delineation and monitoring of marine habitats and their communities. *Aquatic Conservation* 13: 77-90.
- Sarmiento J.L. & Gruber N. 2006. *Ocean Biogeochemical Dynamics*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 526pp.
- Stachowicz J.J., Bruno J.F., Duffy J.E. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 739-766.
- Sterner R. W. & Elser J.J. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 439 pp.
- Strom S.L. 2008. Microbial ecology of ocean biogeochemistry: a community perspective. *Science* 320: 1043-1045.
- van de Waal D.B., Verschoor A.M., Verspagen J.M.H., van Donk E., Huisman J. 2010. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 8: 145-152.
- Vaquer-Sunyer R. & Duarte C.M. 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 1452-1457.
- Wang M. & Overland J.E. 2009. A sea ice free summer Arctic within 30 years? *Geophysical Research Letters* 36: L07502.

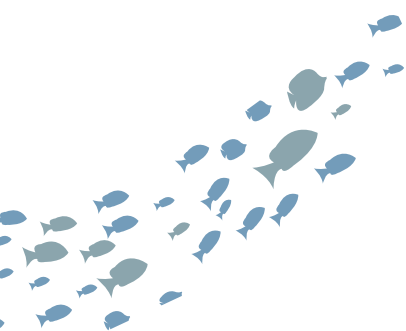
VII

SOCIO-ÉCOSYSTÈMES EN DOMAINE MARIN

Coordinateurs : David Mouillot

Contributeurs : Catherine Boyen - Robert Chenorkian - Joachim Claudet - Jean-Pierre Féral -

Nathalie Hervé-Fournereau - Sylvain Lamare - Olivier Van Canneyt - Frédérique Viard



« *Premier potentiel de vie de l'Humanité* », « *assurance-vie des générations actuelles et futures* ». En 2009, le Grenelle de la mer hisse au rang de priorité nationale la préservation et l'utilisation durable des ressources et des services écosystémiques marins. Cette reconnaissance se décline à l'échelle internationale lors de la Conférence « RIO+20 » en juin 2012 où les états affirment leur engagement de « *protéger* » et de « *régénérer la santé, la productivité et la résilience des océans et des écosystèmes marins et à maintenir leur biodiversité* ». Qualifié de « *patrimoine précieux* » par la directive 2008/56/CE établissant un cadre d'action communautaire dans le domaine de la politique pour le milieu marin¹ (directive cadre « *stratégie pour le milieu marin*¹ ») et de « *patrimoine commun de la nation* » en droit français², le milieu marin bénéficie du renforcement juridique de sa protection et de sa valorisation. La construction et la mise en œuvre de ces nouvelles exigences nécessitent impérativement la production et la coordination de recherches scientifiques robustes et accessibles. En juillet 2009, le Grenelle de la mer insiste sur « *l'abysseal besoin de connaissances* ». D'importantes inconnues demeurent et de nouveaux questionnements et approches s'imposent pour répondre à ces impératifs internationaux, européens et nationaux. L'objectif de l'Union européenne de réaliser et de maintenir un bon état écologique des eaux marines à l'horizon 2020 est ainsi indissociable de l'obtention de données scientifiques et techniques. De l'évaluation de l'état écologique des eaux et de l'impact environnemental des activités humaines à la définition d'un bon état écologique, en passant par la définition des objectifs et indicateurs associés et l'application de programmes de surveillance et de mesures, l'ensemble des recherches représentées à l'INEE est ainsi vivement attendu.

1 - Journal Officiel de l'Union européenne L 164 du 25/6/2008 p 19.

2 - Code de l'environnement article L 219-7.



Bien que les pressions anthropiques en mer puissent paraître moins intenses et souvent moins directes qu'à terre, elles prennent depuis plusieurs décennies une importance grandissante et elles touchent des environnements de plus en plus divers, y compris ceux qui sont les plus éloignés du cadre de vie de l'espèce humaine, comme les zones profondes ou polaires. Les principaux effets de l'action de l'homme y sont la surexploitation des ressources, les pertes d'habitats et l'artificialisation des milieux, particulièrement sensible sur les côtes. Ces impacts conjugués à l'installation massive de populations humaines sur les littoraux a conduit à l'émergence d'environnements au sein desquels la prédominance de l'emprise anthropique est telle, qu'on peut les qualifier de socio-écosystèmes très fortement anthropisés³, véritables nouveaux biomes qui peuvent être vus comme des systèmes couplés homme-nature. En effet, ces systèmes associent des éléments multiples, interconnectés et interdépendants, dont les deux composantes principales restent d'une part, l'écosystème dans tous ses aspects biotiques et abiotiques, c'est-à-dire un

milieu spécifique aux potentialités diverses, subissant ou exerçant des contraintes très fortes et, d'autre part, un système social très prégnant. L'homme et son action, par une pression pérenne et très forte, affectent de manière prépondérante les différentes composantes de ces systèmes très fortement artificialisés; ils sont la clef d'entrée majeure de leur compréhension. La prépondérance de l'anthroposphère induit des systèmes structurellement instables et hautement complexes. De telles caractéristiques requièrent des approches qui traversent les frontières disciplinaires, notamment entre sciences économiques et sociales d'une part et sciences de la nature (biologiques comme géologiques) d'autre part. Un tel exercice d'interdisciplinarité est engagé depuis plusieurs années, mais il est difficile et il demandera d'autres efforts sur la durée et de l'inventivité pour sa mise en œuvre car il suppose de profonds changements de pratiques: méthode et sémantique, ainsi que des partages de concepts de la part des chercheurs impliqués, efforts qui doivent être soutenus par une politique volontariste.

VII.1

Usages des ressources et espaces

De la mer territoriale à la haute mer, le milieu marin recèle des ressources considérables : ressources vivantes renouvelables exploitées par la pêche et l'aquaculture, ressources liées à la biodiversité valorisables grâce au développement des biotechnologies, et ressources non vivantes tels que métaux, minéraux et énergie qui présentent des potentiels de croissance très importants. La France possède un important domaine maritime dont un plateau continental supérieur de vingt fois à son territoire national et une zone économique exclusive (ZEE) qui est la seconde au monde. Toutefois, la mise en valeur des richesses des océans est confrontée à une triple contrainte :

- certaines ressources restent largement méconnues ;
- leur exploitation doit prendre en compte les enjeux de durabilité écologique et la maîtrise des impacts de ces activités sur

les ressources vivantes et les écosystèmes s'impose comme un pré requis ;

- l'internationalisation des marchés induit des contraintes de rentabilité économique extrêmement sévères. Dans ce contexte, comprendre le fonctionnement des écosystèmes marins, connaître leurs ressources vivantes ou non vivantes, déterminer les modes d'exploitation et de valorisation les plus efficaces et durables, et définir un cadre de gouvernance efficient pour l'exploitation durable des ressources marines sont les défis à relever.

Vingt-six pour cent de la population urbaine mondiale habite des villes cotières et 700 millions d'hommes vivent à moins de 10 mètres au-dessus du niveau de la mer. Plus de 400 millions d'individus obtiennent plus de la moitié de leur ration de protéines animales à travers les poissons

3 - On peut qualifier ces systèmes de socio-écosystèmes anthropoconstruits. L'homme est l'interacteur prépondérant sur l'ensemble du système et de ses composantes. Son action peut se manifester par emprise (il y est démographiquement très présent, cas des milieux urbains) ou par réserve (il y contraint des espaces qu'il n'occupe pas ou peu : problématique des zones protégées).

ou les coquillages. D'un point de vue économique les revenus des captures de pêche représentent autour de 100 milliards d'euros annuellement alors que l'ensemble des activités liées à l'exploitation des ressources marines emploient 520 millions de personnes, soit 8% de la population mondiale. En même temps, deux écosystèmes marins parmi les plus productifs, les récifs coralliens et les mangroves, sont en fort déclin avec des projections estimant que les récifs coralliens auront quasi disparu d'ici 40 ans alors que les mangroves ne représentent plus que 30 à 50% de leur couverture historique.

La carte des impacts humains cumulés sur les écosystèmes marins fait clairement apparaître

les systèmes littoraux, notamment ceux de l'Europe occidentale et de l'Asie, comme les plus vulnérables (Figure VII.1).

Les impacts les plus importants restent :

- la pêche (Figure VII.2) qui engendre une surexploitation des ressources, un dysfonctionnement des écosystèmes et une destruction des habitats ;
- la pollution ;
- l'introduction d'espèces exotiques ;
- le changement climatique.

Il convient de souligner que l'intensification du trafic maritime représente à elle seule une source de changement qui touche plusieurs des points listés ci-dessus (Figure VII.3).

Figure VII.1 – Cartographie des impacts en fonction de leur intensité (d'après Halpern et al. 2008).

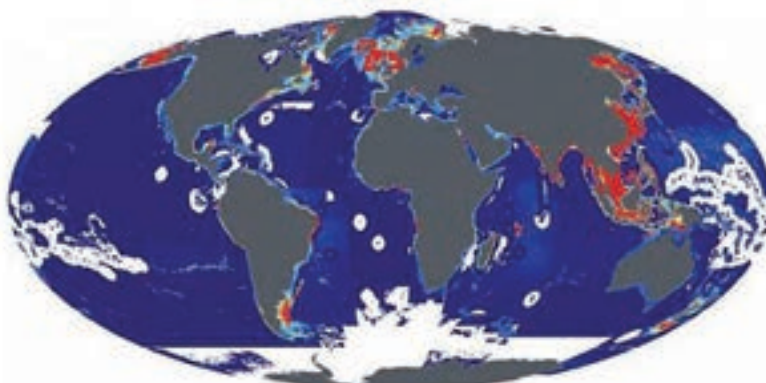
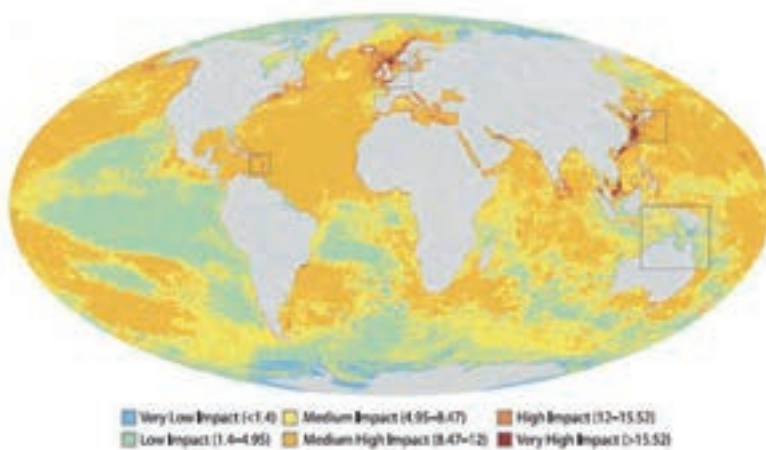


Figure VII.2 – Intensité de la pêche démersale impactant l'habitat ; les zones blanches correspondent aux secteurs pas ou très peu impactés (d'après Halpern et al. 2008).

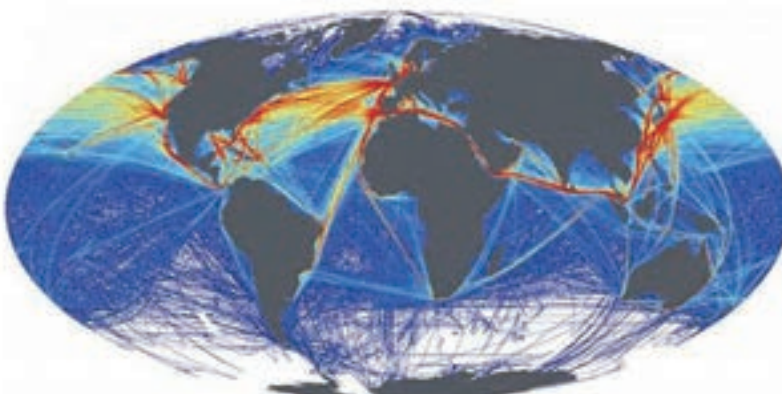


Figure VII.3 – Intensité du trafic maritime (d'après Halpern et al. 2008).

En première ligne, les environnements littoraux et côtiers (plates-formes continentales, porteuses de nombreuses ressources et en interaction étroite avec les espaces littoraux) subissent directement les effets d'une très forte concentration démographique. Ce qui se passe sur le proche continent et les conséquences de ces événements doivent en effet être intégrés aux analyses conduites sur les environnements littoraux et côtiers car ils y créent un cadre très artificialisé aux dynamiques inattendues. Les aspects ayant les expressions les plus évidentes sont : l'urbanisation (des constructions, faites de matières qui n'existent pas à l'état naturel, occupent l'espace) ; les pollutions constantes ou saisonnières, présentant de larges gammes de toxicité (métaux lourds, composés organiques industriels, épandages agricoles, défaut de traitement des eaux usées, etc.) ; les changements d'utilisation des sols et donc de leurs capacités de rétention ; la modification du relief, l'endiguement des cours d'eau, l'assèchement des zones humides et en conséquence leurs impacts sur l'hydrologie des bassins versants ; l'artificialisation de la biosphère (plantes et animaux introduits)... Toutes ces modifications, pour certaines amplifiées par les hautes densités de peuplement, affectent profondément et massivement le littoral dans sa partie continentale, mais aussi dans sa partie marine qui est par ailleurs directement touchée par des modifications du trait de côte, la destruction de petits fonds par des remblais et des empiètements qui réduisent et segmentent les zones d'habitats, le nautisme, les pêches côtières, les activités d'aquaculture, etc.

En se déplaçant vers le large, d'autres impacts majeurs concernent la pêche hauturière qui affecte à la fois la biodiversité capturée et l'environnement. Les activités de pêche représentent la principale cause de mortalité des poissons et d'invertébrés par l'homme et sont par ailleurs

sélectives sur les tailles de capture ce qui induit des altérations des chaînes alimentaires et donc des modifications de fonctionnement des écosystèmes. L'utilisation d'engins de pêche de plus en plus gros (filets de plusieurs kilomètres) et de techniques de repérage des cibles halieutiques de plus en plus efficaces (sonars) s'avèrent très destructrices pour la biodiversité, y compris dans des milieux où le rythme d'exploitation n'est pas durable au regard des taux faibles de renouvellement de ces populations. Certains engins de pêche comme les chaluts contribuent de façon significative à la destruction des environnements benthiques. Il est estimé que la surface couverte par le chalutage représente, sur une base annuelle, la moitié de la zone du plateau continental, soit 150 fois la surface de déforestation dans le domaine terrestre. L'activité de pêche peut parfois atteindre une intensité inquiétante ; ainsi des zones de pêches de la mer du Nord sont chalutées jusqu'à huit fois par an et leurs fonds sont totalement artificialisés. Par ailleurs, l'amélioration des techniques d'exploitation des ressources minérales a ouvert de nouveaux horizons aux compagnies minières ou pétrolières qui déplacent leurs zones d'exploration et d'exploitation vers le large. Des secteurs de plus en plus profonds de l'océan sont désormais accessibles alors même qu'ils correspondent à des écosystèmes particulièrement fragiles et mal connus. L'activité de pêche est elle-même menacée avec une diminution attendue de 50% des captures de pêche d'ici la fin du siècle par rapport à 2005 notamment dans les régions polaires et tropicales (Figure VII.4). Les mécanismes sont pourtant très différents pour expliquer ces chutes de production. En régions tropicales, l'augmentation de fréquence des événements de températures extrêmes va engendrer une augmentation de la fréquence des épisodes de blanchissement des coraux qui, en tant qu'habitats essentiels des poissons (nourriture, protection, recrutement), vont limiter l'abondance et donc la production de pêche. En régions polaires, malgré l'arrivée de nouvelles espèces des régions tempérées et une augmentation de la production primaire, un accès nouvellement étendu (en temps et en surface) aux régions occupées par la banquise va favoriser l'épuisement rapide des ressources par une pêche plus intensive couplée aux activités anthropiques telles que le convoyage par bateau et l'extraction de ressources énergétiques (pétrole et gaz).

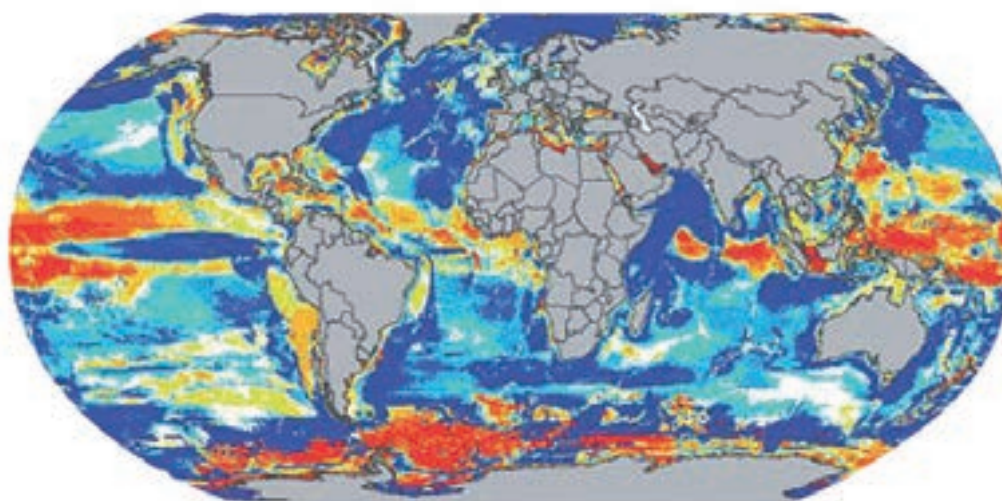


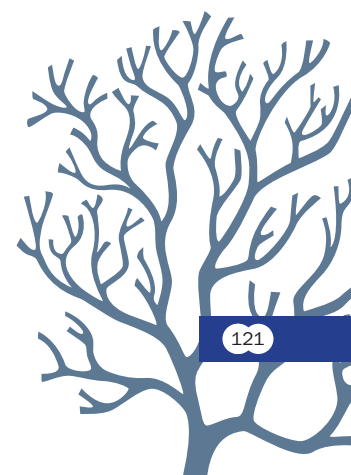
Figure VII.4.
Projections attendues, selon le scénario A1B du « Intergovernmental Panel on Climate Change » IPCC, concernant les changements des potentiels de capture des ressources marines (d'après Sumaila et al. 2011).

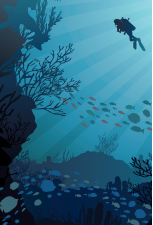
L'encadrement juridique en domaine maritime s'est fondé longtemps sur une approche sectorielle des activités humaines (pêche, transports, exploration/exploitation des ressources minérales ...) responsables d'impacts environnementaux diversifiés. La dimension transfrontalière de ces problématiques a favorisé un éparpillement des dispositifs normatifs en fonction des systèmes juridiques concernés (droit national, droit de l'Union européenne, droit international). En outre, la variabilité des statuts (mer territoriale, ZEE, Haute Mer, Ressources minérales des fonds marins) et régimes juridiques afférents (exclusivité des droits d'accès et d'exploitation, liberté d'accès, patrimoine commun de l'humanité) selon les espaces visés ne facilite pas la recherche d'une approche intégrée et cohérente de protection et d'utilisation durable des ressources marines aux différents échelles géographiques. A titre d'exemple, la haute mer présente un statut juridique singulier couvrant 64% de la surface des océans et se distingue des eaux marines sous souveraineté ou juridiction des Etats (mer territoriale, ZEE⁴, eaux archipélagiques). Conformément à la convention de Montego Bay sur le droit de la mer de 1982, « aucun Etat ne peut légitimement prétendre soumettre une partie quelconque de la haute mer à sa souveraineté » (article 89), et par conséquent, elle est « ouverte à tous les Etats, qu'ils soient côtiers ou sans littoral » (article 87), états qui sont invités à coopérer en vue d'assurer la conservation et la gestion des ressources bio-

logiques. Cette liberté conditionnée au bon vouloir de la coopération étatique expose la haute mer à des pressions anthropiques qui s'amplifient au rythme des progrès technologiques en termes d'accès et d'exploitation des ressources marines. Or, ce vaste secteur de l'océan ne doit pas être négligé, tout spécialement dans des approches de sciences humaines et sociales (droit, économie, science politique...) croisées avec celles des sciences naturalistes. Par exemple, au-delà de son impact environnemental, comment aborder le cas de l'immense « continent » de plastique qui se forme dans les eaux internationales du Pacifique ? Comment mettre en place une opération internationale pour le réduire ou l'éradiquer ?

L'évolution de l'encadrement juridique des activités humaines responsables des atteintes marines reflète très souvent la prise en compte de nouvelles connaissances et approches conceptuelles des sciences de l'environnement. L'étroitesse des relations tissées entre les données technico-scientifiques disponibles et le droit demeure un domaine d'investigation riche en questionnements (production et accès aux données scientifiques, capacité des états, intégration juridique des données scientifiques et encadrement juridique de l'expertise et de la recherche). Progressivement, le droit s'approprie les approches écosystémiques (pêche, milieu marin...), les concepts de services éco-

4 - Selon l'article 57 de la convention sur le droit de la mer de 1982, la ZEE ne s'étend pas au-delà de 200 milles marins de la ligne de base à partir de laquelle est mesurée la largeur de la mer territoriale.





systemiques, de résilience et de gestion adaptative et la prise en considération de la dynamique des écosystèmes marins dans la perspective d'atteindre un bon état écologique des eaux. De l'évaluation de l'état initial d'un milieu à l'adoption de mesures de protection à la réparation des dommages causés à l'environnement marin (exemple des jugements de la Cour d'Appel de Paris et de la Cour de Cassation dans l'affaire Erika), le besoin de connaissances scientifiques s'amplifie et se complexifie. Or comment s'opèrent ces processus de dialogue et d'interférences entre ces disciplines scientifiques ? Quelles cohérence et coordination existent entre ces multiples enceintes d'expertise dans le domaine marin à l'échelle nationale, européenne et internationale ? Quelle plus-value attendre de l'IPBES en terme de caténation des données scientifiques disponibles et de promotion de la recherche marine ? Comment intégrer ces paramètres pour aboutir à une décision appuyée sur des analyses scientifiques robustes tout en préservant l'écoute d'autres façons de penser ? On est là aux limites de ce que peut aborder un institut de recherche, mais ces questions se posent de manière de plus en plus aiguë (par exemple dans le cadre de l'IPBES) et il faut se préparer à y répondre.

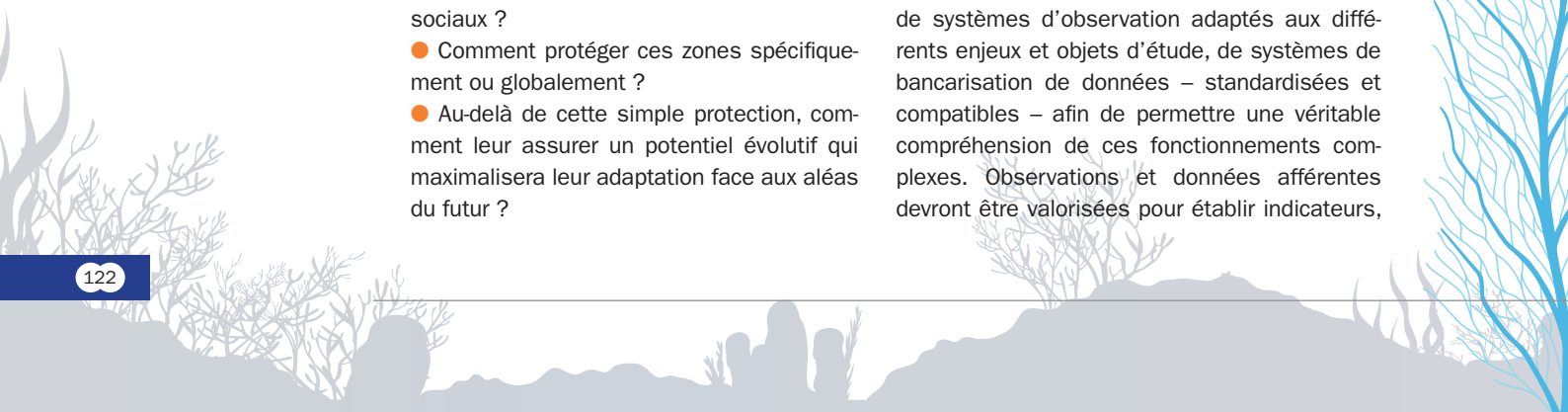
D'autres questions émergent et elles doivent être abordées, la plupart dans un cadre interdisciplinaire.

- Comment les différentes facettes des environnements concernés (littoraux et côtiers comme hauturiers) sont-elles affectées par les pressions anthropiques et leurs interactions avec les milieux ?
- Quelles sont les conséquences de l'accroissement de ces pressions sur le fonctionnement actuel et l'évolution des systèmes marins ?
- Quelles sont les conséquences effectives des actions de régulation, remédiation, renaturalisation, protection ou mise en réserve ?
- Quels sont les effets des interventions des politiques publiques et de l'évolution des règles de droit (national, européen, international) sur le devenir de ces zones sur les plans écologiques, économiques et sociaux ?
- Comment protéger ces zones spécifiquement ou globalement ?
- Au-delà de cette simple protection, comment leur assurer un potentiel évolutif qui maximisera leur adaptation face aux aléas du futur ?

D'une manière générale, il est urgent de bien comprendre, d'une part, comment les hommes affectent les différentes composantes de l'écosystème et, en retour, comment ces modifications de l'écosystème influent sur les activités humaines. Ainsi, dans le domaine de la pêche, les impacts anthropiques concernent en mer des communautés sauvages qui, réagissant à ces impacts, touchent à nouveau en bout de chaîne des activités humaines (cas emblématique de la morue à Terre Neuve). Comment se structurent de tels circuits entre systèmes naturels et anthropiques ?

En premier lieu, les différents forçages induits par l'homme sur les écosystèmes côtiers et marins ne sont pas nécessairement additifs, ils peuvent interagir au sein de processus multiplicatifs ou atténuatifs. Nous ne disposons actuellement que de très peu de connaissances à ce sujet, et les quelques résultats existants sont pour l'instant contradictoires. De nombreux développements théoriques et des expérimentations sont nécessaires sur cette question des forçages multiples. En second lieu, une combinaison de mêmes forçages, peut affecter de manière différente les composantes de l'écosystème. La réponse des écosystèmes doit donc être analysée à différents niveaux d'intégration. Enfin, ces réponses ne sont que très rarement linéaires et peuvent conduire à des changements de régimes. Les changements de régimes passés sont bien documentés, mais des efforts de recherche sont nécessaires pour être capable de prédire et, si possible, d'éviter ceux à venir. Parallèlement d'autres efforts de recherche doivent être faits sur les moyens qu'ont les sociétés pour s'adapter à ces changements et sur les processus facilitant l'adaptation des usages.

L'approche globale des systèmes très fortement anthropisés liés à la mer nécessite de disposer d'un socle important de connaissances mais aussi de données spatialisées interopérables pour, par une approche intégrative, être à même de mieux appréhender les interactions homme-milieu dans toute leur complexité. Toutes ces questions nécessiteront la mise en place de systèmes d'observation adaptés aux différents enjeux et objets d'étude, de systèmes de bancarisation de données – standardisées et compatibles – afin de permettre une véritable compréhension de ces fonctionnements complexes. Observations et données afférentes devront être valorisées pour établir indicateurs,



descripteurs ou tableaux de bords nécessaires à l'élaboration d'une politique de gestion raisonnée et intégrée des espaces et des activités qui s'y déroulent. L'ensemble de ces phénomènes, et l'importance prépondérante de l'action de l'homme dans les socio-écosystèmes marins et

les complexités induites requièrent aujourd'hui l'intégration dès l'amont des analyses liées à la caractérisation et à l'évaluation des modes d'anthropisation et des disciplines qui s'y consacrent dans le cadre d'une démarche d'écologie globale.


VII.2

Risques

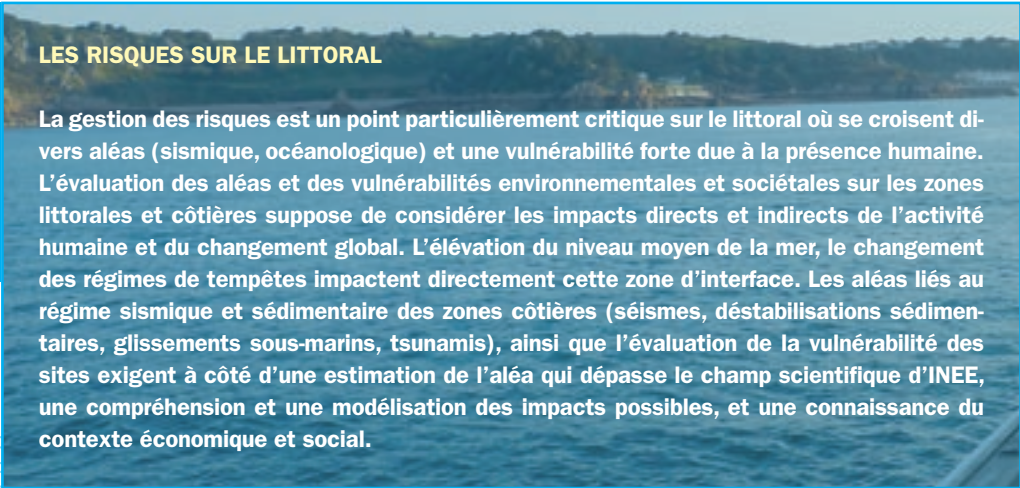
Face aux interrogations et aux inquiétudes de la société (relayées via les pouvoirs publics, associations, médias, voire des citoyens) au sujet des risques associés aux changements globaux et à leurs impacts, l'INEE doit être à même de fournir des éléments de réponse argumentés. Mission délicate qui suppose de croiser l'analyse des **aléas** (probabilité qu'un écart à la dynamique standard d'un système se produise) avec la **vulnérabilité** des objets ou des systèmes (sensibilité aux perturbations) pour parvenir à une meilleure appréhension des risques encourus et pouvoir envisager des solutions adéquates. Le **risque** est au croisement de l'aléa et de la vulnérabilité. Il est l'effet produit par un aléa dans un contexte donné plus ou moins vulnérable. Deux tempêtes de même amplitude et ayant la même probabilité de se produire (même aléa) n'aboutiront pas au même risque selon qu'elles touchent un littoral désertique ou une zone urbanisée. Il convient de souligner que ce qui est vulnérable n'est pas nécessairement soumis à aléa et, en conséquence, sujet à risque : les oasis

hydrothermales des grands fonds océaniques, bien que très vulnérables, sont pour le moment peu ou pas affectées par le changement global, et courent peu de risque d'en souffrir.

Déterminer l'aléa suppose une connaissance approfondie des systèmes et repose sur des disciplines fondamentales : météorologie, océanographie, écologie, taxinomie... Il convient de remarquer que dans les situations où les forçages sont connus et leur évolution prévisible (e.g. pollution chimique chronique), l'aléa peut s'apparenter à une quasi certitude, le risque est alors directement lié à la vulnérabilité. L'appréciation de la vulnérabilité requiert aussi la connaissance des systèmes anthropiques et de leurs règles de fonctionnement : géographie humaine, économie, sociologie, droit... Ainsi l'objectif à atteindre, estimer le risque – seul aspect qui puisse vraiment répondre aux questionnements de la société – se situe par nature dans un champ d'interactions entre disciplines et seule une approche d'emblée pluridisciplinaire pourra y contribuer.



LES RISQUES SUR LE LITTORAL



La gestion des risques est un point particulièrement critique sur le littoral où se croisent divers aléas (sismique, océanologique) et une vulnérabilité forte due à la présence humaine. L'évaluation des aléas et des vulnérabilités environnementales et sociétales sur les zones littorales et côtières suppose de considérer les impacts directs et indirects de l'activité humaine et du changement global. L'élévation du niveau moyen de la mer, le changement des régimes de tempêtes impactent directement cette zone d'interface. Les aléas liés au régime sismique et sédimentaire des zones côtières (séismes, déstabilisations sédimentaires, glissements sous-marins, tsunamis), ainsi que l'évaluation de la vulnérabilité des sites exigent à côté d'une estimation de l'aléa qui dépasse le champ scientifique d'INEE, une compréhension et une modélisation des impacts possibles, et une connaissance du contexte économique et social.

VII.2.1 Risques chimiques

« La pollution marine est l'introduction par l'homme, directement ou indirectement, de substances ou d'énergie dans les milieux marins et côtiers occasionnant des effets néfastes tels que les nuisances envers les ressources biologiques, les risques pour la santé de l'homme, les entraves aux activités maritimes (y compris la pêche), l'altération de la qualité de l'eau de mer et la dégradation des valeurs d'agrément » (définition du GESAMP, *Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Environmental Protection*). La pollution chimique (et les risques associés) n'est donc qu'une des possibles perturbations anthropiques des milieux côtiers et marins qui concernent aussi la pollution bactériologique, la pollution thermique, les effets liés aux macro-déchets, les arrivées de flux sédimentaires ou l'introduction d'espèces allochtones (voir ci-dessous les risques biologiques).

L'étude des effets des contaminants chimiques sur la faune et la flore marines représente un enjeu capital mais complexe, pouvant être décliné selon trois niveaux d'approche : celui des individus, des populations et des communautés. La présence et/ou l'importance d'une contamination chimique peuvent être relativement aisément diagnostiquées dans différents compartiments d'un écosystème, les méthodes de chimie analytique permettant de déterminer le degré de contamination d'un milieu, d'identifier la fraction bio-disponible et de participer à la compréhension du cycle biogéochimique de ces composés. En revanche, le suivi des concentrations en contaminants ne renseigne en aucun cas sur leurs impacts réels sur les biocénoses. Dans ce domaine, l'approche biologique ou physiologique, permettant de détecter et de comprendre l'action d'un contaminant chimique sur les organismes marins et d'en évaluer les conséquences sur un individu (pour sa survie, sa reproduction ou sa croissance) doit impérativement être couplée à une approche écologique, plus intégrative et plus complexe, étudiant la structure et la dynamique des unités fonctionnelles (aux niveaux des populations et des communautés). Seule une telle approche, abordant simul-

tanément plusieurs niveaux d'organisation des systèmes biologiques, permettra d'obtenir une vision claire des conséquences biologiques et écologiques d'un événement chimique à différentes échelles spatiales et temporelles.

Tous les organismes ne répondent pas de façon identique à une contamination chimique. Leur réponse est conditionnée par de multiples facteurs : niveaux et temps d'exposition, comportement biogéochimique du contaminant, compartiment considéré (sédiment ou colonne d'eau), mode d'alimentation, place au sein du réseau trophique... Aussi, les recherches en éco-toxicologie marine nécessitent-elles le développement et l'utilisation de méthodes et modèles biologiques pertinents permettant d'obtenir des signaux calibrés. Les recherches amonts passent par l'identification de plusieurs types de « témoins » biologiques.

- **Espèces bio-indicatrices** qui, par leur absence, leur présence ou par leur abondance relative, vont informer sur les caractéristiques écologiques d'un milieu, les conditions environnementales qui y exercent une pression de sélection et les conséquences de certaines pratiques.
- **Espèces bio accumulatrices** qui vont permettre de détecter des substances dont la concentration environnementale est très faible et dont l'analyse chimique directe dans le milieu est difficile.
- **Espèces sentinelles**, sensibles à la contamination, utilisées pour suivre les effets de la contamination sur les organismes au niveau sub-individuel, pour des concentrations de contaminants très faibles, bien avant que la communauté ne présente de réactions apparentes.
- **Bio-marqueurs robustes** (à divers niveaux d'organisation biologique : moléculaire, biochimique, cellulaire, physiologique ou comportemental), bio-marqueurs d'exposition permettant de mettre en évidence la présence de certains contaminants dans le milieu et bio-marqueurs d'effets indiquant un dépassement des capacités de régulation de l'organisme, se traduisant par des effets délétères.



Qu'il s'agisse des métaux traces, des polluants organiques persistants, des perturbateurs endocriniens et de leurs métabolites secondaires, des toxines produites par les microorganismes ou de nouveaux polluants potentiels tels les nanoparticules, de nombreuses pistes de recherches restent ouvertes à l'exploration scientifique ou émergent aujourd'hui :

- L'étude de la présence des substances toxiques dans le biotope, particulièrement dans les communautés et les populations, pour comprendre leurs interactions avec les processus contrôlant le fonctionnement des écosystèmes marins doit être poursuivie. Sur ce point, la prise en compte de l'impact supplémentaire des changements globaux sur la vulnérabilité des écosystèmes marins et côtiers est nécessaire afin de détecter d'éventuels effets synergiques ou antagonistes.
- Les échanges entre compartiments biotiques et abiotiques, les processus de spéciation, la modulation de la biodisponibilité par des modifications physico-chimiques du milieu doivent continuer à être explorées.
- Si des expérimentations de transplantations (« caging ») permettent d'explorer les réponses d'organismes sains exposés au milieu étudié pour des pollutions aiguës principalement, comment améliorer la compréhension du lien temporel entre l'exposition et l'apparition des effets pour des contaminations chroniques se caractérisant pas une exposition sur un temps long et à faibles doses ? Quelle est alors la

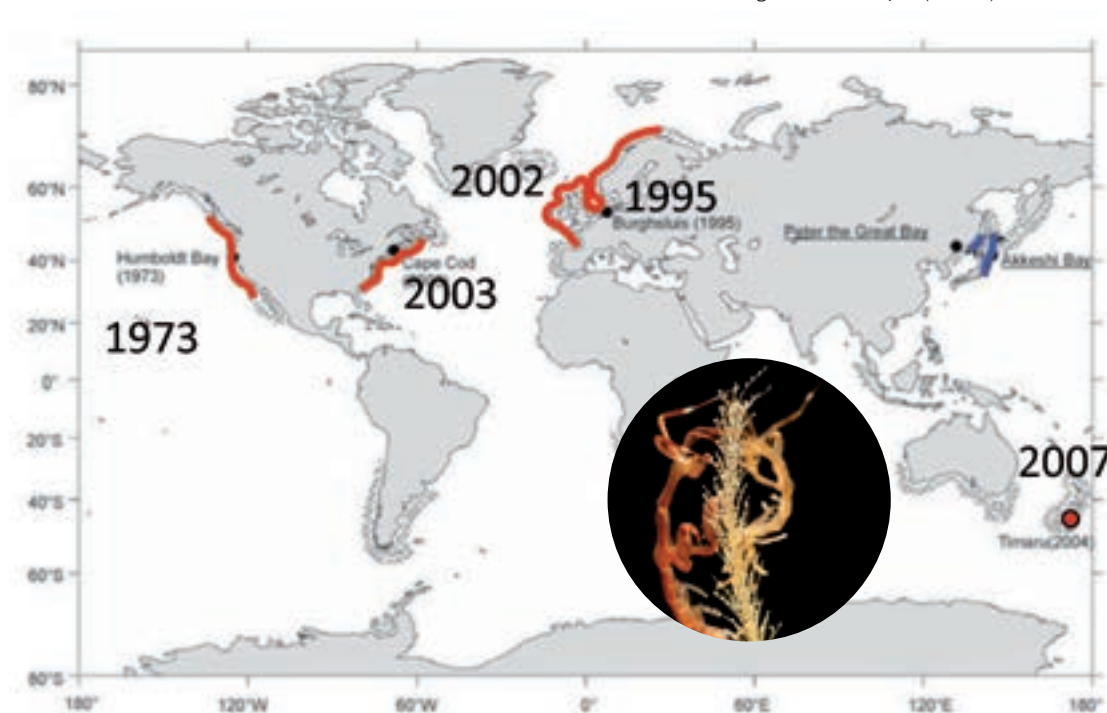
pertinence des essais *in vitro* pour définir des normes applicables aux milieux naturels pouvant conduire vers une sur- ou une sous-protection des milieux ?

- Quelles sont les méthodes à développer et les techniques à mettre en œuvre pour caractériser les situations multi-risques et appréhender la combinaison des effets (additifs, synergiques ou encore antagonistes) ?
- Comment identifier et préciser l'effet des « nouveaux contaminants » (tels les résidus pharmaceutiques et leurs métabolites, les nanoparticules), et comment ces composés interagissent-ils avec le compartiment abiotique ?
- Comment préciser les effets des contaminants sur l'ensemble des stades des cycles de vie (stade larvaire en particulier, alors que les expériences sont surtout pratiquées sur les adultes) et comment intégrer les processus d'adaptation et d'évolution des organismes exposés ?
- Comment, comme pour de nombreux autres sujets d'écologie, faire le lien entre résultats obtenus en milieu contrôlé et résultats obtenus *in situ*, ce qui suppose de savoir déconvoluer les très nombreuses variables forçantes ?
- Enfin, dans le cadre de la mise en place des directives cadre sur l'eau et stratégie pour le milieu marin, quels indicateurs pertinents et robustes peuvent permettre le développement d'outils d'aide à la gestion du bon état écologique des milieux marins et côtiers ?

VII.2.2 Risques biologiques

Le risque biologique majeur qui menace les environnements marins est celui des espèces introduites. Cette question n'est pas propre à la mer, mais elle est amplifiée par les caractéristiques du milieu marin facilitant de larges dispersions spatiales, y compris des dispersions secondaires naturelles autour du point d'introduction après qu'une espèce ait été artificiellement déplacée (Figure VII.5).

Figure VII.5. Introduction d'une espèce de crustacé amphipode (*Caprella mutica*) dans diverses régions du globe, sans doute en lien avec l'ostréiculture (en rouge). Les dispersions secondaires à partir des points d'introduction touchent de vastes zones. Aire d'origine : Mer du Japon (en bleu).



Les problèmes liés aux espèces introduites devraient s'aggraver au cours du siècle en raison du changement climatique et de l'intensification du commerce et de l'aquaculture. Sur le plan biologique, les études de génomique environnementale, l'approche liée aux traits de vie et à l'adaptation doivent être renforcées pour qu'à terme, il devienne possible d'adopter une stratégie raisonnée face à la problématique des espèces introduites et offrir des mécanismes d'intervention efficaces minimisant l'impact ou les introductions d'espèces exotiques. Sur le plan économique, le coût des espèces introduites est énorme (il se chiffre en milliards d'euros) mais il reste difficile à apprécier tant les conséquences peuvent en être multiples, surtout dans le monde marin, diffuses et évolutives sur des temps assez longs. Le cas du cténaire *Mnemiopsis leidyi* qui a bouleversé tout l'écosystème de la Mer Noire, jusqu'à conduire à une

disparition presque complète des anchois, est emblématique. Dans la perspective d'une prise en compte grandissante (au premier chef au niveau juridique) du principe de compensation, il est nécessaire qu'écologistes et économistes s'associent pour répondre à ce type de question. L'institut INEE doit être au cœur de cette problématique.

Un autre risque biologique important est celui de l'émergence de nouveaux pathogènes et parasites liés au changement climatique et donc à la migration vers les hautes latitudes de souches d'autres origines, liés à l'aquaculture intensive (concentration favorisant l'apparition de souches résistantes), ou ayant été déplacés directement (espèces introduites) ou indirectement (comme pathogènes d'une autre espèce introduite, passant sur un autre hôte), (voir également le chapitre V).

FOCUS

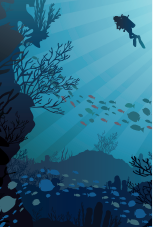
Espèces introduites : de nouveaux acteurs de l'évolution de la biodiversité

Les habitats marins abritent des espèces qui ont évolué séparément, isolées par des frontières naturelles. Depuis la fin du 19^e siècle, les activités humaines liées au transport maritime, au percement de canaux et à l'aquaculture ont été des vecteurs de déplacement d'espèces marines vers de nouvelles régions, situées bien au-delà de leur aire de répartition naturelle. Ces introductions d'espèces animales et végétales sont en constante augmentation dans le milieu marin. Le long des **côtes Atlantiques françaises, 61% des espèces introduites l'ont été après 1960**. Aujourd'hui, en Europe, le programme DAISIE avance le chiffre d'environ **1000 espèces marines non-indigènes établies, un chiffre très certainement largement sous-estimé** notamment pour les organismes microscopiques ou les groupes dans lesquelles l'expertise taxonomique est faible. Dans la liste « *Global Invasive Species database* » (IUCN ; et initiée par le GISP), parmi les 100 espèces invasives les plus menaçantes, 32 sont des espèces marines (Figure VII.6).

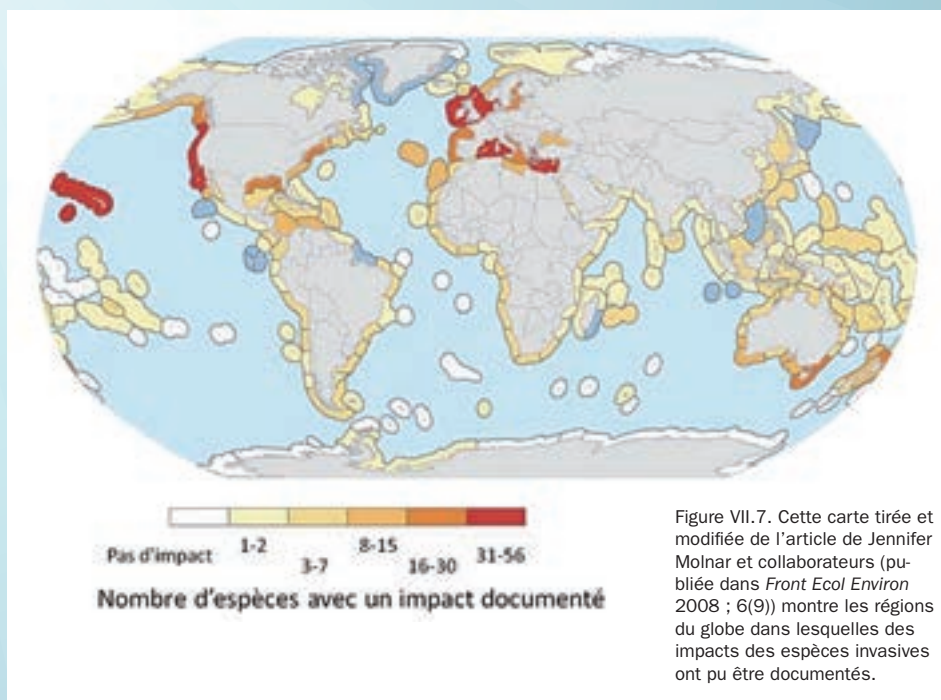


Figure VII.6. *Undaria pinnatifida* et *Caulerpa taxifolia* sont deux des macro-algues de la « Global Invasive Species Database ». Elles se sont toutes deux établies à l'échelle mondiale dont en Europe.

Même si cela peut paraître a priori paradoxal, les introductions biologiques sont considérées comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité marine, juste après la destruction et la fragmentation des habitats. **Responsable d'une homogénéisation biotique** à une échelle régionale voire globale, les espèces introduites ont aussi bien d'autres effets sur la biodiversité « indigène » : prédation sur les espèces natives, diminution de la disponibilité des habitats, compétition supplémentaire, introduction de nouveaux pathogènes, ou dilution génétique par hybridation avec des espèces indigènes, etc. Certaines cibles semblent particulièrement vulnérables aux invasions biologiques et méritent une attention particulière de la part des équipes françaises (Figure VII.7). On retiendra notamment **les nouveaux biomes et les systèmes littoraux insulaires, ou certaines régions telle que la Méditerranée**.



FOCUS - Espèces introduites (suite)



Parce que le trafic maritime (par fouling et eaux de ballast) est, à côté de l'aquaculture, le vecteur essentiel d'introduction à l'échelle mondiale (Figure VII.8), les espèces non-indigènes sont **une composante majeure des habitats artificiels** (ports, digues de protection des littoraux, zones aquacoles, etc.), premiers points d'entrée de ces espèces et sources de propagules pour les milieux naturels avoisinants. Ainsi, chaque jour, 7 000 à 10 000 espèces sont transportées dans les 45 000 cargos qui sillonnent les mers.



Figure VII.8. Deux des plus importants vecteurs d'introductions d'espèces non-indigènes en milieu marin sont l'aquaculture et le trafic maritime, représentant des vecteurs pour respectivement 41% et 69% des espèces introduites (certaines ayant pu être introduites par ces deux moyens)

FOCUS - Espèces introduites (suite)

En Méditerranée, l'introduction massive d'espèces a été le résultat du développement de l'aquaculture (par exemple des espèces nordiques et asiatiques introduites en zone côtière, en particulier via l'importation de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans les années 1970) et surtout, depuis 1869, d'un flux croissant d'espèces originaires de la Mer Rouge et de l'Océan Indien via le canal de Suez (migrants lessepsiens). Ainsi, on dénombre 535 espèces établies en Méditerranée, qui ont accru la biodiversité méditerranéenne de 5,9%. Parmi elles, 134 sont invasives ou potentiellement invasives, certaines induisant déjà de profondes modifications du fonctionnement des écosystèmes comme le poisson lapin (*Siganus luridus*) (Figure VII.9). **Plusieurs centaines d'espèces ainsi introduites confèrent une originalité faunistique nouvelle à la Méditerranée orientale**, mais depuis quelques années les migrations secondaires vers l'ouest du bassin se font plus fréquentes, élargissant encore l'impact du canal de Suez.

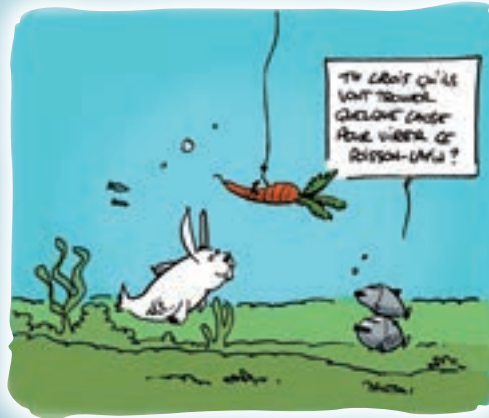


Figure VII.9. Dessin évoquant avec humour le problème des espèces invasives en Méditerranée.

Sur les trois façades maritimes ainsi que dans les départements et territoires d'outre-mer français, les invasions biologiques sont massives et illustrent la synergie entre différents forçages d'origine anthropique (urbanisation du littoral, aquaculture, changements économiques, forçages climatiques). Elles ne sont qu'une facette des changements opérant à grande échelle sur la biodiversité marine. **Déterminer comment elles entrent en synergie avec les autres facteurs de modification de la biodiversité** (e.g. acidification ; fragmentation des habitats ; urbanisation littorale) est une question qui reste ouverte.

Les études menées dans les deux dernières décennies ont permis de montrer que les traits d'histoire de vie ou les caractéristiques des communautés n'expliquaient généralement que très partiellement la réussite de ces espèces. Or, les enjeux se situent sur notre capacité à prédire les futures invasions d'espèces, à apprécier leur impact sur le fonctionnement des écosystèmes et leur devenir au sein de ces nouvelles communautés. Un objectif est donc de **prédire, avec toute l'incertitude associée, les futures aires de répartition des espèces exotiques et leur dynamique spatio-temporelle**. Pour cela, plusieurs pistes pourraient être suivies :

- modéliser les enveloppes climatiques des espèces non-indigènes et projeter leurs aires de répartition en fonction des modèles de prédiction des climats,
- prédire leur impact en les intégrant dans les réseaux d'interactions trophiques,
- comprendre les mécanismes par lesquelles ces espèces modifient la biodiversité par des approches expérimentales.

Compte-tenu de la rapidité des processus d'introductions biologiques, les espèces non-indigènes ont également **une place particulière pour l'étude des processus évolutifs contemporains**. Comment ces espèces introduites dans des environnements dans lesquels elles n'ont pas évolué peuvent s'installer rapidement et durablement ? Ce « paradoxe de l'invasion » pourrait trouver des explications via différents mécanismes évolutifs comme la plasticité phénotypique, l'épigénétique ou les processus adaptatifs.

FOCUS - Espèces introduites (suite)

Les introductions biologiques peuvent en outre être des **laboratoires expérimentaux naturels** pour les études de processus éco-évolutifs tels que les interactions entre espèces, les processus de spéciation (du fait des remises en contact entre espèces préalablement isolées par des frontières naturelles) et pour mieux appréhender les réponses des écosystèmes aux déplacements d'espèces en réponse aux changements globaux.

Les espèces introduites sont de nouveaux acteurs des écosystèmes marins et participent à la dynamique de la biodiversité marine dans ses différentes composantes. Le nombre d'espèces introduites devrait s'accroître au cours du prochain siècle en raison du changement climatique et de l'intensification du commerce et du tourisme. Il convient d'adopter une stratégie raisonnée face à cette problématique et contribuer à imaginer des mécanismes d'intervention efficaces minimisant leur impact ou leur augmentation. Ceci implique **une synergie de recherche entre sciences du vivant** (écologie théorique, écologie fonctionnelle, biologie évolutive) **et sciences humaines et sociales** (droit, économie, notamment via les services écosystémiques). Un élan avait été donné à ces thématiques dans le cadre du programme INVABIO. Ils font aujourd'hui épisodiquement l'objet de programmes ANR, par exemple avec Seas-era net (topic 2). De tels programmes devraient être amplifiés pour répondre aux problèmes lourds (y compris économiques) que posent ces espèces, surtout dans le contexte européen où une directive, concernant les espèces invasives, est en cours d'élaboration. Rappelons également que sur les 11 descripteurs retenus dans le cadre de la Directive Cadre Stratégie Pour le Milieu Marin (voir l'encadré DCSMM, ce chapitre), quatre impliquent les espèces non-indigènes. Ceci plaide pour **accentuer la pression d'observation des milieux marins** en soutenant des initiatives ciblées sur ces espèces dans les dispositifs de type « Observatoire » ou « Zone Atelier ». Cela nécessitera **un renforcement des expertises taxonomiques** et des développements méthodologiques pouvant compléter les approches morphologiques, tels que ceux reposant sur **des codes-barres moléculaires et de génomique environnementale**, qui ont fait leur preuve dans l'identification d'espèces introduites dans les deux dernières décennies.

VII.2.3 Risques climatiques

Le changement climatique induit diverses modifications. L'accroissement de la température moyenne de l'océan, d'ailleurs très hétérogène, s'accompagne de changements dans la distribution des espèces marines (voir également le chapitre VI) avec parfois des conséquences directes sur l'économie (raréfaction de ressources halieutiques, pullulement de méduses...). La modification des régimes de précipitations sur

les bassins versants littoraux, amènent souvent des événements exceptionnels intenses (orages violents, tempêtes) qui se traduisent par des transferts particulières en direction du secteur côtier avec des impacts importants sur les faunes et flores (engorgement des récifs coralliens par exemple), mais aussi sur les divers usages que les sociétés font de la mer et du littoral.

Ce qui caractérise tous les types de risques est leur extrême complexité, l'interpénétration de leurs causes et la multiplicité de leurs effets tant biologiques, qu'écologiques, sociaux ou économiques. Leur nécessaire prise en compte par nos systèmes politiques et sociaux suppose que les scientifiques puissent être en position d'éclairer les décisions. L'INEE, par sa capacité unique à mobiliser diverses disciplines autour du champ conceptuel de l'écologie globale doit être au cœur des problématiques associées aux risques.

VII.3

Aménagements, protection, réhabilitation : conséquences des options prises

« *L'économie bleue de l'Union européenne représente 5,4 millions d'emplois et une valeur ajoutée brute de près de 500 milliards d'euros par an* »⁵. La récente communication de la Commission sur la croissance bleue affiche clairement les enjeux socio-économiques de la préservation et de l'exploitation durable des océans, mers et côtes européennes. Elle inventorie une série d'initiatives propres à explorer et développer le potentiel de cette économie bleue impliquant systématiquement une programmation des efforts de recherche et de développement. Les initiatives « Des mers et des océans sains et productifs », « Connaissance du milieu marin 2020 » s'inscrivent dans cette dynamique de planification et de gestion intégrée des espaces et activités humaines. Parmi les secteurs identifiés comme prometteurs de croissance bleue figurent le secteur de l'énergie, l'exploration et l'exploitation des ressources minérales marines, les biotechnologies bleues, le transport et le tourisme.

En France, le Grenelle de la mer identifie le secteur des énergies marines dont la contribution au bouquet énergétique est estimée à 3% à l'horizon 2020. Est affichée l'ambition de faire de l'outre-mer « *la vitrine française des énergies renouvelables marines* ». Est également mise en exergue l'importance d'étudier la contribution du transport maritime à la stratégie de mobilité durable et de développer les autoroutes de la mer et du cabotage maritime. La loi 2009/967 dite Grenelle I vise un report modal de 5 à 10% des trafics concernant les massifs pyrénéen et alpin. Les ressources minérales sont aussi identifiées comme un potentiel exploitable en particulier dans les grands fonds et en fonction des nouvelles techniques disponibles.

De telles perspectives d'exploration et d'exploitation des ressources et espaces marins exigent un renforcement des mécanismes d'évaluation

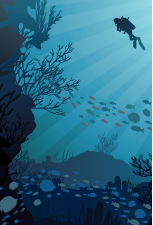
des incidences environnementales sur le milieu marin et des dispositifs de réparation des dommages écologiques. Le Grenelle de la mer insiste sur la nécessité de consolider les méthodes d'évaluation de la valeur des services et du coût de maintenance des écosystèmes. La directive 2008/56/CE « Stratégie pour le milieu marin » prévoit justement lors de l'évaluation initiale de l'état écologique des eaux marines une analyse économique et sociale de l'utilisation desdites eaux et du coût de la dégradation du milieu. Ces points soulèvent des questions de recherche fondamentale qui sont autant de verrous qui doivent être levés avant d'envisager un passage à un nouveau mode d'utilisation et d'exploitation des océans (e.g. phase industrielle de production d'énergie) dans des conditions de fonctionnement tant économiques qu'environnementales satisfaisantes.

VII.3.1 Ingénierie écologique marine : un ensemble de disciplines à développer

L'ingénierie écologique est considérée comme l'application des principes de l'écologie à la gestion de l'environnement. Elle peut être définie comme l'utilisation, le plus souvent *in situ*, parfois en conditions contrôlées, de populations, de communautés ou d'écosystèmes dans le but de modifier une ou plusieurs dynamiques biotiques ou physico-chimiques de l'environnement dans un sens réputé favorable à la société et compatible avec le maintien des équilibres écologiques et du potentiel adaptatif de l'environnement. L'ingénierie écologique est fondamentalement interdisciplinaire. A côté de l'écologie et des

sciences de l'environnement, elle fait appel aux sciences et techniques de l'ingénieur, aux modalités d'aménagement des territoires et d'organisation des activités, à la réhabilitation d'écosystèmes dégradés, à la réintroduction d'espèces, à la création de nouveaux écosystèmes, à la manipulation *in situ* de systèmes écologiques et à la mise au point d'outils biologiques pour maximiser un service écosystémique ou pour résoudre des problèmes de pollution. Cette utilisation du vivant pose également des questions de fond en matière d'éthique, d'économie ou d'organisation sociale.

5 - COM (2012) 494 du 13/9/2012, communication de la Commission « La croissance bleue : des possibilités de croissance durable dans les secteurs marin et maritime »



Force est de constater que les avancées conceptuelles et pratiques sont essentiellement venues du milieu continental. Des mesures de restauration ou de réhabilitation sont par exemple prises pour pallier aux effets de l'érosion de la biodiversité, de la dégradation ou perte de sols, etc. L'intervention humaine peut alors concerner de très grandes surfaces de forêt ou de prairie. Ce type d'intervention est rarement envisagé à de telles échelles en milieu marin, à l'exception notable de l'ensemencement artificiel en fer réalisé dans l'Océan Austral pour accroître le piégeage du CO₂ (encore que les derniers résultats révéleraient que la voie biologique de capture du carbone atmosphérique est très peu sensible à l'apport artificiel de fer dans l'eau). Plus localement, on commence à utiliser les mangroves pour épurer les rejets de structures aquacoles; on restaure des plages; on construit des tunnels sous la mer pour le nettoyage des eaux d'égouts; etc. Les infrastructures portuaires elles-mêmes peuvent être le cadre d'essais de restauration (e.g. projet GIREL dans le Grand Port Maritime de Marseille).

D'une façon générale, le développement (durable) des zones littorales et maritimes doit être réalisé dans un contexte réglementaire

national et européen. En respect du code de l'environnement, les aménagements et rejets littoraux sont soumis à plusieurs procédures et les dossiers correspondants doivent être instruits par les services de l'état. Les documents réglementaires ont également pour objectif de fournir aux gestionnaires des outils d'aide à la décision basés sur :

- un diagnostic environnemental ;
- une analyse des principaux impacts du projet ;
- des propositions de mesures réductrices ou compensatoires de ces impacts.

Tous ces éléments supposent de pouvoir s'appuyer sur un corpus de connaissances robustes afin que les décisions prises le soient avec les meilleures garanties de succès. Le développement d'une science amont, interdisciplinaire, préparée à répondre à ces types de questionnements est une nécessité. Au vu de l'ensemble des disciplines concernées par l'ingénierie écologique, une telle nécessité s'inscrit véritablement au cœur des sciences pratiquées à l'institut INEE.

A ce jour, les deux principales formes d'intervention sur le domaine marin sont les mesures de compensation et la création de récifs artificiels.



Compensation écologique

Les aménagements qui impactent le domaine marin sont divers (aménagements portuaires, aéroportuaires, industriels, urbains et routiers, plages, balisage en mer, câbles et conduites sous-marins, éoliennes offshore, dispositifs d'amarrage, dépôts d'hydrocarbures, fermes aquacoles, structures hôtelières) et nombreux sont ceux qui concourent à l'artificialisation des zones côtières, terrain d'action principal de l'ingénierie écologique. Si de nombreux cabinets d'audit et de conseil en ingénierie écologique guident les aménageurs (collectivités, communes, privés) en leur proposant certaines clés décisionnelles prenant l'environnement marin en compte, la recherche est rarement conviée. Aujourd'hui, tous les grands chantiers d'infrastructures doivent estimer leur impact sur la biodiversité et prendre les mesures nécessaires

pour limiter au maximum les dégradations. Si certains dommages ne peuvent être évités, le maître d'œuvre doit *compenser* les dégradations écologiques qu'il occasionne. Composante ultime du triptyque « Eviter, Réduire, Compenser » des évaluations environnementales, la compensation écologique suscite une forte mobilisation des décideurs et des investisseurs. Présente, depuis parfois longtemps, dans le corpus juridique d'une trentaine de pays, elle vise à contrebalancer les impacts environnementaux résiduels à venir d'un plan, programme ou projet qui ne peuvent être évités ou réduits et à contribuer à la réparation des atteintes écologiques. Toutefois, en l'absence d'un renforcement effectif des contraintes juridiques, le risque de transformer la compensation écologique, en un *mode de gestion normale* des écosystèmes, peut se

profiler au détriment des principes de précaution et de prévention. Les lois françaises dites Grenelle I et II prévoient de nouvelles obligations de compensations concernant notamment les atteintes portées aux continuités écologiques. Elles précisent les modalités spatio-temporelles des mesures compensatoires dans le cadre des études d'impact. En 2010, la constitution d'un comité national de pilotage pluripartite sur la séquence « éviter, réduire et compenser » vise l'adoption de lignes directrices en vue d'enrayer la perte de biodiversité et la dégradation des services écosystémiques. En mars 2012, une première version dudit document indique que les mesures compensatoires « doivent permettre le rétablissement de la qualité environnementale du milieu naturel impacté à un niveau au moins équivalent de l'état initial et si possible d'obtenir un gain net ». Il est ainsi mentionné qu'un impact est non compensable « lorsque, en l'état des connaissances scientifiques et techniques disponibles, l'équivalence écologique ne peut être obtenue, ou lorsqu'il n'est pas certain que le maître d'ouvrage pourra assumer la charge financière des compensations proposées ou lorsque les mesures compensatoires propo-


sées ne sont pas réalisables, c'est à dire qu'il n'apparaît pas possible de maintenir ou le cas échéant d'améliorer la qualité environnementale d'un milieu naturel ». Ainsi, la mise en œuvre de ces nouvelles obligations juridiques s'accompagne d'importants challenges scientifiques face à la complexité et l'incertitude des dynamiques des écosystèmes et des sociétés. En outre, comme le souligne le rapport de l'UICN sur la compensation écologique, une réflexion spécifique s'impose concernant le milieu marin compte tenu des expériences conduites dans la majorité des cas sur les milieux terrestres.

Les compensations peuvent prendre différentes formes : restauration d'un milieu dégradé, création d'une réserve naturelle... Si l'ingénierie écologique connaît actuellement une période faste, c'est en raison notamment des dernières inflexions législatives réaffirmant l'obligation de compensation pour les entrepreneurs. Néanmoins, l'efficacité des compensations ne pourra être mesurée que sur le long terme ce qui suppose que des méthodes de suivi adéquates, tout comme les indicateurs efficaces, soient développés avec l'appui soutenu des organismes de recherche.

Récifs artificiels

Un récif artificiel est défini comme une structure immergée volontairement, à des fins d'étude scientifique, de protection physique d'un lieu (contre les vagues, les effets du vent, le chalutage en zone interdite), de production halieutique ou de loisir (plongée et photo sous-marine). La plupart des récifs artificiels concernent le milieu marin, mais quelques expérimentations ont porté sur des eaux douces ou estuariennes. Dans la plupart des cas, les récifs artificiels sont colonisés en quelques mois, en attirant de nombreuses espèces de poissons et crustacés. Même s'ils peuvent en

partie jouer ce rôle, les récifs artificiels sont différents des dispositifs de concentration de poissons (DCP) qui ont pour but d'attirer et de retenir les poissons dans le voisinage d'un site précis. Mais, en dépit de finalités différentes, la limite entre les deux types de dispositifs reste perméable puisque les DCP, colonisés par des algues, sont à l'origine de l'apparition d'un nouvel écosystème autour duquel il est possible de pêcher. Les DCP sont couramment utilisés sous les tropiques, aux Antilles, dans le Pacifique sud et en Asie ; des essais ont aussi été conduits en Méditerranée.



Les récifs artificiels sont des installations radicalement différentes de décharges camouflées. Par exemple, deux millions de pneus ont été déversés au large des côtes de Floride, dans les années 1970, en présentant l'opération comme récif artificiel expérimental. Ce fut un échec. Les pneus contiennent des molécules toxiques ou répulsives pour les organismes marins. D'autres constitués d'accumulation de voitures, de chars d'assaut, ou de carcasses de navires (avec moteurs, antifouling toxique, etc.) sont bien moins propices à la colonisation que des structures spécialement conçues. Néanmoins, il a été démontré que certaines épaves pouvaient localement jouer un rôle d'oasis pour la biodiversité.

Aujourd'hui aux USA, la logique de la compensation des dommages à l'environnement marin est guidée par le seul critère de la surface, et repose essentiellement sur l'implantation de récifs artificiels, puissamment influencée par un lobby de groupes qui ont un intérêt à l'utilisation de ces récifs (pêcheurs, plongeurs et fabricants) et par la préférence des tribunaux et des services publics pour les solutions dépourvues de risque social. Le Japon est le seul pays à avoir développé une stratégie à grande échelle de développement de récifs artificiels et à avoir localement restauré sa ressource halieutique marine grâce à des modèles très variés répondant aux besoins précis de différentes espèces et aux conditions de milieu. Chaque année le pays immerge des centaines de milliers de m³ d'infrastructures. En Europe, les récifs les plus importants ont été immergés au Portugal, en Espagne et en Italie avec plus de 100.000 m³ chacun. Récemment, la ville de Marseille a lancé l'opération « Récifs Prado » dans la rade sud de Marseille, pour repeupler les fonds quasi désertiques de cette zone grâce à une installation de 30.000 m³, qui sera la plus grande d'Europe. La France compte actuellement environ 80.000 m³ de récifs répartis le long de la

côte méditerranéenne et quelques récifs isolés au large de la façade atlantique. Outre-Mer, la Réunion s'est engagée depuis 2002 dans un programme expérimental, à l'initiative des pêcheurs professionnels. Depuis 2007, de nouveaux prototypes en béton recyclé ont été conçus et immergés (programme « corail Réunion »), avec comme objectif de faciliter la colonisation par les scléactiniaires.

Les récifs artificiels sont de plus en plus sophistiqués, cherchant à mimer tel ou tel aspect de la nature selon le service écologique recherché (attraction, protection et nourriture des espèces qu'il doit attirer et abriter, nurserie, biomasse de telle espèce). Ils sont aussi de mieux en mieux positionnés par rapport à l'hydrologie locale, mieux prise en compte. Ils doivent être constitués de matériaux neutres, éco-compatibles, non toxiques. Ils ne doivent pas être exposés à des panaches de pollution organique ou chimique, ou installés à proximité de zones de munitions immergées ou de zones mortes. Enfin, ils doivent être l'objet d'observations, de suivis à long terme et d'expérimentations, dans le cadre de recherches scientifiques comme dans celui de contrats de gestion environnementale.



VII.3.2 Aires marines protégées (AMP)

Comparé à ce qui s'est pratiqué en domaine continental, la protection de secteurs marins a une histoire récente. La toute première réserve a été promulguée en 1960 dans les Keys au sud de la Floride ; à comparer à la création du parc du Yellowstone en 1872.

Les aires marines protégées (AMP) qu'elles soient multi-usages ou des réserves intégrales sont à la fois un outil de gestion pertinent pour atténuer certains des effets négatifs des activités humaines sur les écosystèmes et un laboratoire pour le développement de recherches sur l'adaptabilité, la résilience et la connectivité. La Conférence des parties à la convention sur la diversité biologique (COP 10) s'était fixée comme objectif de constituer un réseau d'AMP couvrant 10% des océans d'ici 2012 et 20% d'ici 2020. La loi 2009/967 dite Grenelle I reprend cet objectif de création d'AMP (y incluses les zones marines du réseau Natura 2000 de l'Union Européenne et la création de parcs naturels marins) à hauteur de 10% des eaux placés sous sa souveraineté dans les limites de sa mer territoriale en 2012 en métropole et en 2015 dans les DOM et 20% en 2020 (dont la moitié en réserves de pêche). Depuis la création du parc naturel marin d'Iroise en 2007, d'autres parcs naturels marins viennent de voir le jour (Mayotte en 2010, Golfe du Lion en 2011, Les Glorieuses en 2012) et quatre sont en études (estuaires picards mer d'Opale, Gironde et Pertuis, golfe normand-breton, bassin d'Arcachon). En 2009, le rapport d'évaluation de la Commission européenne sur la mise en œuvre de la directive 92/43/CEE concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et flore sauvages reste préoccupant concernant les connaissances relatives aux quatre régions biogéographiques marines européennes. De tels constats imposent un renforcement de la production et de la collecte harmonisées des connaissances dans ces régions.

La recherche montre clairement que les AMP effectivement protégées sont capables d'augmenter les densités, tailles et biomasses des espèces commerciales et les richesses taxonomiques et fonctionnelles des communautés non seulement dans la réserve, mais aussi bien au delà de la zone effectivement couverte par l'AMP. Les toutes dernières avancées de la recherche ont permis de confirmer les théo-

ries selon lesquelles l'efficacité des AMP était fonction de différents facteurs comme leur âge, leur taille, ou le niveau de surveillance et de coercition dont elles sont l'objet. Par exemple, même si les nouvelles et petites AMP peuvent être efficaces, les grandes et anciennes le sont d'autant plus. Dans le même temps, aucun effet ne doit être attendu si les dispositifs réglementant les AMP ne sont pas respectés par les usagers et si elles ne disposent pas d'organisme de gestion. En plus de ces facteurs directs, il est maintenant reconnu que la temporalité de la réponse à la protection est aussi fonction de nombreuses cascades trophiques au sein même des AMP, impliquant de complexes relations prédateurs-proies. Le potentiel socio-économique des AMP et leurs implications pour les populations locales deviennent également plus clairs qu'auparavant. Des études montrent, par exemple, que les AMP peuvent conduire à la création d'emplois et/ou à l'augmentation des revenus liés à la pêche et au tourisme. Elles peuvent également conduire au maintien d'activités traditionnelles.

Ces résultats sont encourageants mais de nombreuses questions restent encore sans réponses et nécessitent des efforts de recherche. Quelle science faut-il développer pour déployer et maintenir un réseau d'AMP qui soit efficace en terme de préservation des habitats et des ressources ? Des questions simples en apparence peuvent s'avérer très compliquées à résoudre. Par exemple, pour des organismes soumis à des pressions de pêche comme les poissons, quel pourcentage est-il nécessaire de préserver pour assurer le maintien de la ressource ? Comment concilier les impératifs de protection des compartiments benthiques et pélagiques ? Comment évaluer les impacts économiques, sociaux ou culturels d'une AMP, quels types de coûts prendre en compte ? Plus généralement, optimiser l'architecture des réseaux d'aires marines protégées et les instruments de leur gestion suppose une connaissance approfondie des habitats et de leur rôle fonctionnel, des zones-clés (e.g. frayères), des populations de nombreuses espèces (qu'elles soient considérées du point de vue fonctionnel, patrimonial, ou comme une ressource exploitée), des mécanismes de transport et de diffusion des larves ou de migration des adultes, du fonctionnement



des réseaux trophiques, de la connectivité entre les différents habitats des populations, etc. Parmi de nombreuses questions qui demanderont un effort de recherche :

- Les AMP peuvent-elles augmenter la résilience écologique des écosystèmes protégés ? Les résultats existants sont, pour le moment, contradictoires. Déterminer si un écosystème en meilleure santé ou moins impacté par des activités humaines peut supporter de plus grandes pressions régionales ou globales avant de migrer vers un état alternatif, plus pauvre en services écosystémiques est fondamental pour l'atténuation des changements globaux et régionaux.
- Comprendre comment les AMP peuvent aider à atténuer les pressions de sélection anthropiques afin de protéger les diversités génétiques et phénotypiques est nécessaire. Cette diversité est à la base de l'adaptation des écosystèmes aux changements environnementaux à venir.
- La question de la connectivité est centrale tant pour ses aspects génétiques et démographiques (dispersion), que spécifiques (mobilité), écologiques (homogénéité des habitats) ou anthropiques (transport) ce qui signifie qu'elle doit être abordée au niveau du système AMP – zones périphériques à une échelle au moins régionale. Les

modèles théoriques de métacommunautés doivent être mobilisés pour aider à définir les secteurs qui jouent un rôle prédominant, ceci afin de protéger les sources plutôt que les puits, qui ne sont d'ailleurs pas nécessairement les mêmes pour les différentes espèces, ou les zones de relais qui ont une importance particulière pour maintenir la connexion du système dans son entier.

- Comment mettre en cohérence des politiques sectorielles et environnementales dans un mode de planification acceptable par tous et qui conserve son efficacité ? Ceci pose directement la question des usages concurrents et des conflits qui pourraient en résulter.
- Les AMP permettent-elles une meilleure résilience sociologique, par exemple en favorisant une meilleure adaptabilité des usages au sein des AMP ? Comment évaluer la perception des différents acteurs, et son évolution, lors de la mise en place d'AMP ?
- Quelles recherches et quels moyens déployer pour accompagner la mise en place d'AMP pélagiques en haute mer ? Sur ce point les questions d'ordre juridique sont particulièrement aiguës : quelle gouvernance pour des AMP hors des eaux territoriales, voire hors des juridictions nationales ?
- Etc.

De multiples questions sont ainsi encore sans réponse et il faudra pourtant savoir leur en apporter alors que l'objectif de 10% d'aires marines protégées a été fixé pour 2020, soit cinq fois plus que ce qui existe aujourd'hui (2%). Il y a là un enjeu social et politique que l'INEE, avec l'aide d'autres partenaires comme l'Agence des AMP, ne peut ignorer. Il est clair que des séries temporelles sur le long terme, établies sur un monitoring permettant des comparaisons entre AMP de différente taille et de différente nature, seront indispensables pour comprendre véritablement le fonctionnement écologique et sociologique des AMP et contribuer à leur évaluation sur des bases scientifiques.





FOCUS

La Directive Cadre Stratégie Milieux Marins (DCSMM)

Publiée le 25 juin 2008, la directive-cadre stratégie pour le milieu marin 2008/56/CE (DCSMM) constitue le pilier environnemental de la politique maritime intégrée de l'Union Européenne. Elle rompt avec la vision éclatée du milieu marin. Elle promeut la coopération transfrontalière nécessaire à la cohérence et complémentarité des actions nationales, européennes et internationales des états membres et états tiers. Elle insiste sur la mise en cohérence des obligations environnementales (DCE, Directives eaux résiduaires, nitrates, Natura 2000 ...) et l'intégration des exigences liées au milieu marin dans les politiques de l'UE (pêche, PAC, énergie...).

Avec pour finalité de réaliser ou de maintenir un bon état écologique du milieu marin (eaux, fonds marins et sous-sols) au plus tard en 2020, la directive impose aux états membres l'élaboration et la mise en œuvre de stratégies marines fondée sur une approche écosystémique destinée à maintenir la pression des activités humaines « à des niveaux compatibles avec la réalisation du bon état écologique et d'éviter que la capacité des écosystèmes marins à réagir aux changements induits par les hommes soit compromise, tout en permettant l'utilisation durable des biens et services marins par les générations actuelles et à venir ».

Elle distingue les régions marines sur la base de caractéristiques hydrologiques, océanographiques et biogéographiques (mer Baltique, Atlantique Nord Est, mer Méditerranée, mer Noire, et sous régions desdites mers). Transposée pour la France dans le code de l'environnement (articles L. 219-9 à L. 219-18 et R. 219-2 à R. 219-17), elle s'applique aux zones sous souveraineté ou juridiction française, divisées en quatre grandes sous-régions marines : la Manche du Nord, les mers celtiques, le golfe de Gascogne, la Méditerranée occidentale. Pour chaque sous-région marine, un plan d'action pour le milieu marin (PAMM) doit donc être élaboré et mis en œuvre. Ce plan d'action comporte cinq éléments :

- une évaluation initiale de l'état écologique des eaux marines et de l'impact environnemental des activités humaines sur ces eaux (pour 2012) ;
- la définition du bon état écologique pour ces mêmes eaux reposant sur des descripteurs qualitatifs (pour 2012) ;
- la définition d'objectifs environnementaux et d'indicateurs associés en vue de parvenir à un bon état écologique du milieu marin (pour 2012) ;
- un programme de surveillance en vue de l'évaluation permanente de l'état des eaux marines et de la mise à jour périodique des objectifs (pour 2014) ;
- un programme de mesures qui doit permettre de parvenir à un bon état écologique des eaux marines ou à conserver celui-ci (pour 2015/2016).

La mise en œuvre de la Directive Cadre européenne « Stratégie Milieux Marins » (DCSMM) mobilise ainsi la production de connaissances scientifiques et pose dès lors de manière cruciale la question de la relation recherche – observation - expertise – décision. Elle requiert de travailler sur la caractérisation d'un état initial des milieux et sur la définition d'indicateurs pertinents, dans une démarche écosystémique, afin de pouvoir suivre les évolutions ultérieures, avec ou sans tentative de remédiation des milieux. Le CNRS (INEE) est déjà engagé dans ces travaux, en tant que chef de file du descripteur 4 « réseaux trophiques » parmi les 11 descripteurs et sur des travaux de recherche en liaison avec le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'Ifremer, le SHOM, le BRGM, l'ANSES... pour d'autres descripteurs. Outre l'intérêt social, ces implications du CNRS dans les travaux de la DCSMM ouvrent des perspectives impliquant la recherche fondamentale tout comme l'observation à long terme

Cette directive et sa mise en œuvre doivent permettre à terme le renforcement de la mise en réseau de nos laboratoires et équipes, et des laboratoires et équipes de nos partenaires, mais aussi favoriser le maintien d'expertises et de compétences dans des disciplines actuellement très déficitaires comme la taxonomie.

VII.4

Synergies, interactions

Comme leurs analogues terrestres, les systèmes marins mettant en interface aspects naturels et anthropiques sont éminemment complexes. Les facteurs forçants de tels systèmes sont non seulement divers par leur nature et leur impact, mais ils s'additionnent, se multiplient ou se contrarient selon les facteurs et selon les contextes. Les connaissances sur les divers facteurs de changement (température, acidification, flux de polluants ou de terrigènes, etc.) ont largement progressé : en écophysologie, écotoxicologie, écologie fonctionnelle pour la biodiversité. Les études relatives aux rapports de l'homme avec le milieu marin, particulièrement celles qui concernent les territoires côtiers, ont connu de très importants développements depuis plusieurs décennies. Elles portent principalement sur les usages, les aménagements et leur analyse. Géographes, sociologues, anthropologues, juristes, économistes se sont penchés sur ces milieux spécifiques. Pour autant ces travaux demeurent fondamentalement disciplinaires, même si la notion d'interdisciplinarité est souvent invoquée.

Toutes ces études ont aidé à prendre conscience de la multitude des impacts et surtout de leurs interactions qui en amplifient ou en réduisent les effets. Que l'on considère le hauturier ou le côtier, les recherches à venir devront prendre en compte la complexité des socio-écosys-

tèmes créés par l'action de l'homme. Il y a là un enjeu qui représente un saut quantique dans la manière d'aborder le sujet. C'est donc une capacité d'étude interdisciplinaire extrêmement large et puissante qu'il faudra mettre en place permettant a priori les interactions entre toutes les sciences de l'environnement, quels qu'en soient les domaines, abiotique, biologique ou anthropique. Cet objectif sera atteint lorsque l'on aura pu mettre sur pied une démarche intégrée, pour une écologie globale, prenant en compte la complexité des systèmes et les imbrications d'échelle. L'enjeu est donc bien celui de la mobilisation de toutes les sciences qui se préoccupent d'environnement à laquelle il sera essentiel de parvenir, y compris des sciences de l'homme et de la société.

La mise en œuvre d'une politique de l'environnement pour un développement durable, en milieu côtier et littoral, plus qu'ailleurs peut-être, doit se fonder sur de nouvelles pratiques qu'il faut énergiquement promouvoir, pratiques qui seront fondées sur une co-construction des problématiques de recherche et du choix des objets d'étude et sur la mise en place de principes d'échange et d'ouverture de chacune des disciplines vers les avancées scientifiques des autres pour favoriser les hybridations nécessaires à la bonne compréhension de ces systèmes complexes.

VII.4.1 Services écosystémiques en domaine marin

Face au déclin accéléré de la biodiversité, la notion de services écosystémiques est promue comme fer de lance d'une nouvelle stratégie de conservation et d'utilisation durable de l'environnement. Médiatisée par le *Millenium Ecosystem Assessment* en 2005, elle suscite un engouement grandissant auprès des chercheurs, des décideurs et des investisseurs. Le MEA les définit comme les « *bénéfices rendus par les écosystèmes au bien-être humain* », on devrait d'ailleurs plus exactement dire les bénéfices que les êtres humains tirent des écosystèmes. Ils sont classiquement rangés en quatre catégories principales (selon la définition du MEA). Les services de soutien permettent à la vie de se maintenir sur Terre

et ils sont à la base des trois autres types de services : ceux de régulation, d'approvisionnement et les services culturels. Les écosystèmes marins contribuent à ces quatre catégories.

Les services écosystémiques s'inscrivent le long d'une chaîne qui aboutit à des décisions politiques et de gestion, en s'appuyant sur une expertise fiable elle-même étayée par une recherche fondamentale robuste. Ils ne prennent leur sens que si toute cette chaîne est bien prise en compte ; ce faisant ils sortent du champ habituel de notre culture scientifique traditionnelle. Il faut en avoir conscience si on veut en apprécier la pertinence et le cas échéant les promouvoir efficacement. Par ail-

leurs, en l'absence de définition stabilisée de la notion⁶ de services écosystémiques, de nombreux questionnements scientifiques s'im-

posent concernant sa pertinence, son objet, ses champs d'expression, son contexte et son cadre normatif spatio-temporel.



CAS SPÉCIFIQUE DU DOMAINE MARIN

La directive 2008/56/CE « stratégie pour le milieu marin » vise notamment à assurer « la capacité des écosystèmes marins à fournir des biens et services », garantie de leur utilisation durable par les générations présentes et futures. A la différence de la directive 2004/35/CE sur la responsabilité environnementale, elle ne comporte pas de définition de la notion de services marins tout en incluant dans la définition de la pollution du milieu marin « l'altération de l'utilisation durable des biens et des services marins ».

a - Brève typologie des services écosystémiques en domaine marin

Services de soutien

L'océan est directement impliqué dans divers grands cycles comme ceux du carbone, de l'eau, de l'azote, du phosphore... Ce qui est généralement mis en avant est que l'océan est le siège d'une part très importante de la pompe à carbone et de la production d'oxygène ; on estime qu'il compte pour au moins 50% de cette fonction et la biodiversité y joue un rôle prépondérant. L'océan est également le siège d'une importante production primaire, qui est à la base de la plupart des réseaux trophiques marins et notamment la production de ressources exploitées par la pêche. A une toute autre échelle et à titre d'exemple, les habitats côtiers comme les herbiers ou les mangroves sont des nurseries pour de nombreuses espèces animales qui sont parties prenantes comme support de services d'approvisionnement (pêches côtières) ou récréatifs (pêche touristique, plongée).

Services de régulation

Le rôle de l'océan dans la régulation climatique de la planète est largement attesté, notamment via les échanges océan-atmosphère. Via la production de sulfure de diméthyle (DMS), le phytoplancton contrôle aussi, au moins en partie,

la formation des nuages qui couvrent l'océan et donc indirectement la température terrestre. Les zones humides côtières et leur flore sont des remparts contre les inondations liées aux tempêtes ou tsunamis ; elles participent à la filtration des eaux tant pour leur charge particulière que pour les pollutions organiques.

Services d'approvisionnement

Ce sont les plus classiques. Ils correspondent notamment aux pêches et à l'aquaculture (plus d'un milliard d'hommes sur Terre dépendent des produits de la mer comme source de protéines) et il faudra relever les défis de l'aquaculture en permettant son développement dans des conditions durables qui l'intègre aux écosystèmes. Mais la mer est aussi une source d'énergies renouvelables dont le développement n'en est qu'aux prémises : éolien en mer, hydrolien, énergie thermique marine et, dans le champ d'INEE, bioénergie tirée des algues...

En terme de biotechnologie, de nombreuses molécules d'intérêt sont extraites d'organismes marins qui, moins connus que les terrestres, sont sources d'innovations importantes et sont souvent à forte valeur ajoutée. Les transferts biotechnologiques sont de plus en plus irrigués par la biodiversité marine. Il

6 - MEA : Services rendus par les écosystèmes pour le bien-être de l'Homme ; directive 2004/35/CE sur la responsabilité environnementale : Fonctions assurées par une ressource naturelle au bénéfice d'une autre ressource naturelle ou du public ; FAO et réforme en cours de la PAC : Services environnementaux justifiant des paiements pour lesdits services rendus par l'Homme.

FOCUS

Biotechnologies marines et biodiversité

Les transferts biotechnologiques sont de plus en plus irrigués par la biodiversité marine. Les biotechnologies marines visent à exploiter la biodiversité marine en tant que source de nouvelles molécules ou procédés à application technologique ou industrielle, mais ce secteur considère également la biodiversité et les écosystèmes comme une cible d'application pour la protection et la gestion de l'environnement. Contrairement aux secteurs classiques de la biotechnologie (rouge, blanche, verte et jaune) qui ciblent des domaines d'utilisation (respectivement, santé, applications industrielles, agro-alimentaire et environnement), la biotechnologie marine ou biotechnologie bleue est transversale et concerne la valorisation de la ressource marine dans les quatre domaines mentionnés ci-dessus. La révolution des « omic » appliquée aux organismes marins a donné un nouveau souffle à ce secteur, qu'il faut maintenant concrétiser pour amener des applications réelles. Cinq grands domaines porteurs pour les biotechnologies marines peuvent être identifiés.

- **L'alimentation** afin de développer de nouveaux produits et ingrédients d'origine marine (algues, invertébrés et poissons) avec des propriétés nutritionnelles meilleures pour la santé humaine. Ceci concerne l'amélioration des espèces cultivées en aquaculture, le développement d'une aquaculture intégrée multitrophique limitant l'impact environnemental avec par exemple substitution des antibiotiques par des molécules stimulatrices du système immunitaire.
- **L'énergie** afin de développer des ressources énergétiques non fossiles à partir de biomasse algale. Il s'agit en particulier de sélectionner ou de générer de nouvelles souches de micro-algues performantes et pour la production d'agrocarburant, de développer des démonstrateurs ainsi que des nouveaux procédés de récolte, de séparation et de purification pour les micro et macro-algues.
- **La santé** afin de développer de nouveaux médicaments / traitements pour la santé humaine par l'amélioration des approches de bio-prospection et de criblage à haut débit. Il s'agit également de pallier les éventuels problèmes d'accès à la ressource (parfois rare) en optimisant les techniques de cultures d'invertébrés et de bactéries, de chimie de synthèse et d'ingénierie de biosynthèse.
- **L'environnement** afin de développer de nouvelles approches biotechnologiques et de nouvelles applications pour préserver ou observer l'environnement. Cet aspect concerne par exemple le développement de nouveaux capteurs pour suivre la qualité de l'eau et anticiper/suivre les phénomènes de bloom planctoniques, la mise au point de nouveaux procédés antifouling, le développement de nouvelles technologies en ingénierie écologique pour la restauration des écosystèmes ou la mise au point d'approches biotechnologiques pour faire face aux pollutions liés aux hydrocarbures en mer.
- **Les procédés industriels** afin de développer des nouveaux biocatalyseurs (enzymes d'origine marine produites en système hétérologue) des nouveaux biopolymères et biomatériaux pour l'industrie alimentaire, la santé (nutraceutique) et la cosmétique.

L'essor des biotechnologies marines est indissociable de la question de la protection des ressources et des écosystèmes marins et il n'est pas possible d'envisager l'exploitation technologique de ces ressources naturelles sans anticiper le problème de l'accès à la biomasse. Cet enjeu passe par le développement et par la prise en compte de leur éventuel impact sur les écosystèmes et leur fonctionnement :

- de techniques de culture d'organismes marins ;
- de la chimie de synthèse ou d'hémi-synthèse (en respectant le concept de chimie verte) ;
- de systèmes de surexpression hétérologues.

FOCUS - Biotechnologies marines et biodiversité (suite)

Le protocole de Nagoya dont les objectifs sont d'une part le partage juste et équitable des avantages découlant de l'utilisation des ressources génétiques et d'autre part la protection de la biodiversité, établit désormais un cadre juridique contraignant pour les industriels, mais aussi pour les organismes de recherche. La question est maintenant de transposer les recommandations du protocole afin de les appliquer dans la législation nationale de chaque pays signataire. Le domaine marin a des spécificités qu'il faudra intégrer.

Le développement des biotechnologies marines implique des efforts particuliers sur deux échelles de temps différentes. Il est nécessaire d'une part d'œuvrer sur un temps court afin de concevoir des équipements de production à moyenne-grande échelle (bioréacteurs) et des systèmes d'aquaculture intégrée. Il faut considérer d'autre part le temps long de la recherche amont et dans ce domaine les priorités sont d'accroître ou de renforcer :

- les connaissances fondamentales sur les modèles et les écosystèmes marins ;
- les approches « omics » de biologie des systèmes et de biologie synthétique sur les modèles marins ainsi que les projets de métagénomique marine ;
- la recherche sur la culture des microorganismes « incultivables » et sur les lignées cellulaires de vertébrés et d'invertébrés.

convient d'amplifier les efforts amorcés pour aller vers des mises en application de procédés industriels en vraie grandeur.

Services culturels

Le tourisme des bords de mer est un secteur en pleine expansion depuis plus de 50 ans et il joue un rôle économique majeur dans de nombreux pays, notamment insulaires. Associés à cette demande touristique, on retrouve la pêche récréative, la plongée (e.g. sur les récifs

coralliens), le nautisme... Certaines espèces sont devenues emblématiques des bénéfices spirituels ou esthétiques liés au domaine marin : les dauphins, tortues, ours polaires, baleines... Par ailleurs, dans de nombreuses populations côtières, des activités culturelles traditionnelles sont étroitement liées à la mer. Enfin, la mer fait l'objet d'acquisition de connaissances qui enrichissent non pas le particulier ou des collectifs limités, mais bel et bien l'humanité.





b - Quelle science est nécessaire ?

L'évocation, même partielle, des services écosystémiques marins souligne la nécessité d'en fonder l'appréciation sur des bases scientifiques qui touchent des disciplines très diverses (sciences de l'environnement, biologie, écologie, chimie, sociologie, économie, droit, philosophie...). Une récente revue des publications consacrées aux services écosystémiques (terrestres et marins) a montré que ces recherches sont surtout conduites aux Etats-Unis et en Chine ; 50% des études viennent de six pays seulement dont la France n'est pas.

Nos connaissances actuelles progressent afin de pouvoir décider de manière argumentée d'actions à conduire ou de comportements à tenir qui permettent le maintien de ces services sur le long terme. Il apparaît important d'être en capacité de traiter simultanément de plusieurs services écosystémiques et de leurs interactions et donc de questions complexes. Ce besoin de connaissance est d'autant plus nécessaire lorsque des services entrent en concurrence, voire en conflit (e.g. exploitation de ressources énergétiques *versus* zones récréatives; pêche *versus* nautisme ; implantation d'infrastructure *versus* protection du littoral), situations qui nécessiteront de faire des choix selon des procédures de gouvernance appropriées dans un cadre juridique contraint.

Le déficit de recherches fondamentales sur la systématique et l'évolution, le fonctionnement des écosystèmes, l'économie et le droit de l'environnement... et d'interdisciplinarité véritable au cours des dernières décennies fait que la demande sociale a progressé plus vite que la connaissance scientifique. Nous nous trouvons aujourd'hui désarmés devant les interrogations de porteurs d'enjeux sur des aspects de compensation, de « valeur » des écosystèmes, d'études d'impact, de restaura-

tion des environnements ou des stocks... La science peine à fournir des réponses robustes et rapides sans recherches supplémentaires. Il faut se mettre en position de compenser ce retard sous peine que certains prennent argument de cette absence – ou lenteur – de réponse pour se libérer de toute contrainte, agissant alors de manière intempestive sans souci des conséquences environnementales éventuelles.

En France peu d'équipes travaillent explicitement sur les services écosystémiques⁷. Deux pistes doivent être suivies en priorité pour irriguer deux questionnements principaux car l'enjeu est de pouvoir tisser un lien entre le fonctionnement des écosystèmes et les services rendus. La tâche est sans doute encore plus difficile en domaine marin.

- Comment identifier et cerner précisément les services écosystémiques en domaine marin ?
- Comment les écosystèmes marins fonctionnent-ils pour fournir des services ? La réponse passe par des dispositifs d'observation, de suivi à long terme et d'expérimentation (stations d'écologie expérimentale, mésocosmes, aquatrons, suivis en milieu naturel).
- Quel est le rôle et la valeur de ces services pour les sociétés ? La réponse passe par l'émergence d'une véritable interdisciplinarité qui peut être soutenue par des initiatives de programmation ciblées. Seule cette émergence permettra de répondre à la demande sociale et d'ouvrir ainsi de nouvelles pistes de développement économique (l'aquaculture et les biotechnologies bleues en sont des exemples).

VII.4.2 Sciences participatives en domaine marin

Le concept des sciences participatives, impliquant le citoyen dans l'acquisition de connaissances scientifiques, n'existe que depuis quelques décennies. Les programmes participatifs offrent la possibilité à chacun de s'investir, professionnels comme amateurs, et les scientifiques ont de plus en plus recours à la mise en place de projets reposant sur les sciences participatives. En effet le besoin de suivi à long terme et sur de multiples sites ne peut pas se faire avec les seuls moyens des équipes de recherches académiques. L'implication de volontaires joue le double rôle de pallier ce manque de moyens et d'activer une interface science-société féconde. Il existe néanmoins un fort

contraste entre les domaines terrestre et marin, illustrant une conséquence supplémentaire des difficultés d'accès à ce second domaine. Il est d'ailleurs intéressant de constater que, même pour le marin, ce sont souvent des observations à partir du bord de mer qui sont demandées au public comme celles sur les mammifères marins ou comme la récente initiative BioLit qui recense les mollusques des estrans rocheux de la façade Atlantique – Manche – Mer du Nord. Pour les environnements sous-marins *sensu stricto*, un second contraste existe entre la Méditerranée et les autres façades, la densité des clubs de plongée et la température des eaux facilitant les implications au sud.

SYSTÈMES D'OBSERVATION DES MAMMIFÈRES MARINS

Le plus ancien programme de science participative que coordonne l'UMS 3462 de La Rochelle est le Réseau National Echouage (RNE), programme mis en place dans les années 1970 qui vise à recenser les échouages de mammifères marins sur l'ensemble du littoral français, aussi bien en métropole qu'en outre-mer, afin d'en étudier l'évolution et les tendances sur le long terme. D'autres systèmes de collecte des informations selon des protocoles standardisés ont été mis en place avec, en appui, une formation des fournisseurs de données. D'autres programmes ont vu le jour plus récemment comme les « Observateurs de l'Atlantique » (fin des années 1990) et un dernier programme actuellement à l'étude vise à faire participer les pêcheurs professionnels à cette observation.

Un programme d'observation sous-marine a été initié par l'Agence des aires marines protégées (Réseau des observateurs en plongée et initiative 20 000 yeux sous les mers), d'autres existent également pour les requins, les hippocampes, ou les poissons en général.

En avril 2012, l'AAMP a adressé un questionnaire aux principaux acteurs des sciences participatives en plongée. Son dépouillement servira de point de référence sur les démarches impliquant les plongeurs, en métropole et en outre-mer.

Il est souhaitable que les unités de recherche du CNRS puissent amplifier leur contribution à des initiatives de science participative car la fiabilité, et donc les possibilités d'utilisation, des données recueillies supposent une validation scientifique à la fois de la démarche (nature des observations, questionnaire, compétences requises, formation des volontaires...) et des données elles-mêmes. Il serait bon que des opérations de type écoles thématiques ou ateliers puissent voir le jour autour de cette question de manière à promouvoir des initiatives de qualité.

POUR EN SAVOIR PLUS

- Blackburn T.M., Pysek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarosik V., Wilson J.R.U., Richardson D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 333-339.
- Brumfield R.T. 2010. Speciation genetics of biological invasions with hybridization. *Molecular Ecology* 19: 5079-5083.
- Bulleri F. & Chapman M.G. 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. *Journal of Applied Ecology*, 47: 26-35.
- Carlton J.T. 2000. Global change and biological invasions in the oceans. Pp. 31-53 in H. A. Mooney and R. J. Hobbs, eds. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington, USA.
- Claudet J. & Guidetti P. 2010. Fishermen contribute to protection of marine reserves. *Nature* 464: 673-673.
- Claudet J., Guidetti P., Mouillot D., Shears N.T., Micheli F. 2011. Ecological effects of marine protected areas: conservation, restoration and functioning. Pages 37-71 in J. Claudet, editor. *Marine Protected Areas - A Multidisciplinary Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Claudet J., Osenberg C.W., Benedetti-Cecchi L., Domenici P., Garcia-Charton J.A., Perez-Ruzafa A., Badalamenti F., Bayle-Sempere J., Brito A., Bulleri F., Culioli J.M., Dimech M., Falcon J.M., Guala I., Milazzo M., Sanchez-Meca J., Somerfield P.J., Stobart J.B., Vandepierre F., Valle C., Planes S. 2008. Marine reserves: size and age do matter. *Ecology Letters* 11: 481-489.
- COM 2012 494 du 13/9/2012. Communication de la Commission « La croissance bleue : des possibilités de croissance durable dans les secteurs marin et maritime ».
- DAISIE project <http://www.europe-aliens.org/>.
- Davidson A.M., Jennions M. & Nicotra A. B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Déclaration « L'avenir que nous voulons » 19 juin 2012. Conférence des Nations Unies sur le développement durable.
- FAO 2011. Review of the state of world marine fishery resources. FAO fisheries and aquaculture technical paper 569. Rome, FAO, 334 pp.
- Fenberg P.B., Caselle J.E., Claudet J., Clemence M., Garcia-Charton J.A., Gonçalves A.J., Grorud-Colvert K., Guidetti P., Jenkins S.R., Jones P.J.S., Lester S.E., McAllen R., Moland E., Planes S., Sorensen T.K. 2012. The science of European marine reserves: Status, efficacy, and future needs. *Marine Policy* 36: 1012-1021.
- Geller J. B., Darling J. A., Carlton J. T. 2009. Genetic perspectives on marine biological invasions. *Annual Review in Marine Sciences* 2: 401-427.
- Halpern B.S., Walbridge S., Selkoe K.A., Kappel C.V., Micheli F., D'Agrosa C., Bruno J.F., Casey K.S., Ebert C., Fox H.E., Fujita R., Heinemann D., Lenihan H.S., Madin E.M.P., Perry M.T., Selig E.R., Spalding M., Steneck R., Watson R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319: 948-952.
- Levrel H., Pioch S., Spieler R., 2012. Compensatory mitigation in marine ecosystems: Which indicators for assessing the «no net loss» goal of ecosystem services and ecological functions? *Marine Policy*, 36 : 1202-1210.
- Le livre bleu des engagements du Grenelle de la mer juillet 2009, 80 p.
- Mitsch W.J. 2012. What is ecological engineering? *Ecological Engineering* 45: 5-12.
- Molnar J.L., Gamboa R.L., Revenga C. & Spalding M.D. 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and Environment* 6: 485-492.
- Occhipinti-Ambrogi A. 2007. Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin* 55: 342-352.
- Odum H.T., Siler W.L., Beyers R.J., Armstrong N., 1963. Experiments with engineering of marine ecosystems. *Publ. Inst. Marine Sci. Univ. Texas*, 9: 374-403.
- Perrings C., Mooney H. & Williamson M. 2010. *Bioinvasions & Globalization - Ecology, Economics, Management and Policy*, Oxford University Press.
- Richardson D.M. (Edit) 2010. *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell.
- Seppelt R., Dormann C.F., Eppink F.V., Lautenbach S., Schmidt S. 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology* 48: 630-636.
- Sorte C.J.B., Williams S.L., Carlton J.T. 2010. Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography* 19: 303-316.
- Sumaila U.R., Cheung W.W.L. Lam V.W.Y., Pauly D., Herrick S. 2011. Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries. *Nature climate change* 1: 449-456.
- UICN. 2011. la compensation écologique état des lieux et recommandations. 44 p.
- Untermaier J. 1986. De la compensation comme principe général du droit, RJE 1986/4.
- Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J., Richardson D.M. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 136-144.

VIII

CONTEXTES REMARQUABLES



Coordinateur : Bruno David

Contributeurs : Robert Chenorkian - Pierre Chevaldonné - Virginie Duvat-Magnan - Jean-Pierre Féral - Nadine Le Bris - Tarik Méziane - David Mouillot - Serge Planes - Eric Thiebaut - Marc Troussellier

VIII.1

L'interface littorale

Le littoral et le domaine côtier représentent un enjeu scientifique d'une très grande importance aussi bien pour des aspects de recherche fondamentale que pour des opérations plus finalisées. Par nature et par situation le littoral est complexe et son étude requiert l'apport de nombreuses disciplines. En effet, en tant qu'objet qui englobe le proche continent et la zone côtière marine, le littoral est par essence une interface naturelle, mais le littoral est également dans de nombreux endroits, une interface érigée entre systèmes naturels et anthropisation intense.

- Interface qui est le lieu des transferts continent-océan et des échanges entre ces deux mondes.
- Interface qui est une mosaïque compliquée avec des zones spécifiques diversifiées comme les embouchures des grands fleuves (estuaires et deltas), les lagunes et zones humides, les baies ou golfes plus ou moins fermés...
- Sur le plan biologique, interface qui suppose des adaptations très spéciales à des conditions changeantes : adaptations à des stress hydriques ou salins pour la partie continentale, adaptation à des phases d'émersion, à des sursalures ou dessalures temporaires, à des variations de la teneur en oxygène, en nutriments, en charge particulaire, en contaminants... pour la partie marine.
- Interface où l'homme est beaucoup plus qu'une simple variable forçante du système. C'est ce qui amène à considérer le littoral comme un **nouveau biome** dans lequel l'homme est élément déterminant, « fondateur » de nouveaux équilibres. L'homme s'est constitué comme médiateur de l'interface entre le mer et la terre qu'il altère totalement : ports, villes, industries, aménagements divers, apports volontaires ou involontaires, biotiques et abiotiques, présents et passés. Rien, dans les compositions de ces écosystèmes comme dans les processus qui s'y déroulent n'est plus « naturel ».



Identifié comme devant faire l'objet de recherches prioritaires (prospective de l'INEE à Rennes en mai 2009 ou prospectives SIC 2007 et OA 2011 de l'INSU, « Programme mer » de l'AllEnvi en 2012), le littoral constitue assurément un chantier pertinent pour les sciences de l'environnement au sens large, de même qu'un enjeu de connaissances pour l'ensemble des acteurs et des décideurs des régions littorales et côtières. L'urbanisation

côtière et l'émergence de systèmes socio-écologiques littoraux extrêmement anthropisés doivent être au cœur de l'effort de recherche. Sur des questions touchant à la dynamique des environnements et de la biodiversité, à l'ingénierie écologique, aux maladies émergentes, aux risques naturels et technologiques, aux conflits d'usages, à la conservation des espaces naturels, à la gouvernance des territoires, etc.

VIII.1.1 Questions générales

Les systèmes littoraux et côtiers (y compris les plates-formes continentales), à l'interface continent-océan, sont le siège de nombreux transferts et échanges entre milieux différents (e.g. le transfert particulaire de matière érodée des continents, par les vents ou les fleuves, puis l'eau de mer à différentes profondeurs, ou encore les arrivées en mer d'éléments dissous, y compris des polluants divers). La « confrontation » entre ces milieux génère des processus physiques, chimiques, et biologiques complexes, qui sont aussi les médiateurs des transferts, c'est-à-dire du passage d'éléments chimiques d'un milieu vers l'autre. Comprendre ce qui gouverne mécanismes et flux requiert la mise en œuvre de recherches pluridisciplinaires intégrées très poussées. Les modifications climatiques (précipitations, températures), les

modes d'usages des sols modifient qualitativement et quantitativement les flux issus des bassins versants vers la zone côtière, impactant les régimes hydrosédimentaires et la qualité des eaux, modifiant dès lors de façon significative les habitats (petits fonds, baies, estuaires, deltas), les réseaux trophiques, et affectant dès lors la biodiversité et les ressources. Les processus en jeu sont à la frontière de ce que nous connaissons aujourd'hui. Si nous ne les décodons pas, les modèles cherchant à décrire le « système terre-océan », à l'échelle régionale comme globale, ainsi que la compréhension de l'impact sur les écosystèmes des apports anthropiques, resteront limités.

A l'échelle de la planète, les littoraux comptent parmi les milieux présentant les plus grands enjeux en matière de conservation de la biodi-



versité et de gestion des interactions hommes-milieu. Interfaces entre le domaine terrestre et le domaine marin, les zones côtières sont des lieux d'échanges favorables à l'abondance et à la diversité biologique, comme l'atteste la liste des 34 points chauds mondiaux de biodiversité. Mais les littoraux sont aussi des espaces de plus en plus investis par l'homme (littoralisation). Environ 60% de la population mondiale réside à moins de 100 km des côtes et génère un usage disproportionné des ressources du littoral et un accroissement des effluents polluants. Plus que toute autre partie de la planète, les littoraux sont des lieux de compétition, de conflit, lieux d'imaginaire et d'idéologie. Ils sont aussi profondément affectés par les mutations induites par le changement global et ses conséquences, depuis les mutations économiques et sociales majeures, jusqu'aux conflits de préservation de la « nature » et aux tentatives de renaturalisation. Les actions structurelles, avec leurs logiques qui relèvent de l'anthroposphère et non des socio-écosystèmes locaux, engendrent une complexité intense dans les phénomènes et systèmes qu'elles produisent ou conditionnent. Une telle complexité dépasse le cadre d'une simple interface. Elle nécessite dès l'amont une prise en compte de cette caractéristique d'anthropoconstruit, où l'homme est, quel que soit le niveau considéré, l'acteur prépondérant du système. Ces aspects anthropiques dominants représentent un facteur déterminant de l'évolution des milieux littoraux et côtiers et

soulèvent un grand nombre de questions pour la recherche scientifique, aussi bien sur un plan opérationnel que sur un plan plus fondamental. Soumis à de très fortes pressions anthropiques, les espaces littoraux et côtiers concentrent des questionnements liés à l'urbanisme et l'aménagement du territoire (Figure VIII.1), aux activités primaires (pêche, aquaculture, agriculture, élevage), à l'environnement (qualité des eaux côtières et estuariennes, zones humides, espaces protégés, récifs naturels ou artificiels), ou encore à l'exploitation des ressources abiotiques (dragages, exploitation des ressources minérales), mais aussi à la gestion des risques (voir chapitre VII). Comprendre le fonctionnement et la dynamique de ces systèmes requiert une approche spécifique en accord avec cette prépondérance de l'action humaine sur la globalité des socio-écosystèmes, y compris sous ses aspects politiques et juridiques. En effet, les options politiques ou la modification des législations nationales et internationales vis-à-vis des pratiques de protection environnementale, mais aussi l'évolution de la perception de la dégradation de l'environnement par le public et de la nécessité de sa protection induisent des changements de pratiques et l'apparition de conceptions nouvelles de remédiations (renaturalisation, zones protégées, pensées « citoyennes »...). Ceci requiert l'évaluation des conséquences de ces modifications en termes d'efficience, mais aussi d'effets directs et collatéraux induits sur les milieux et la société.

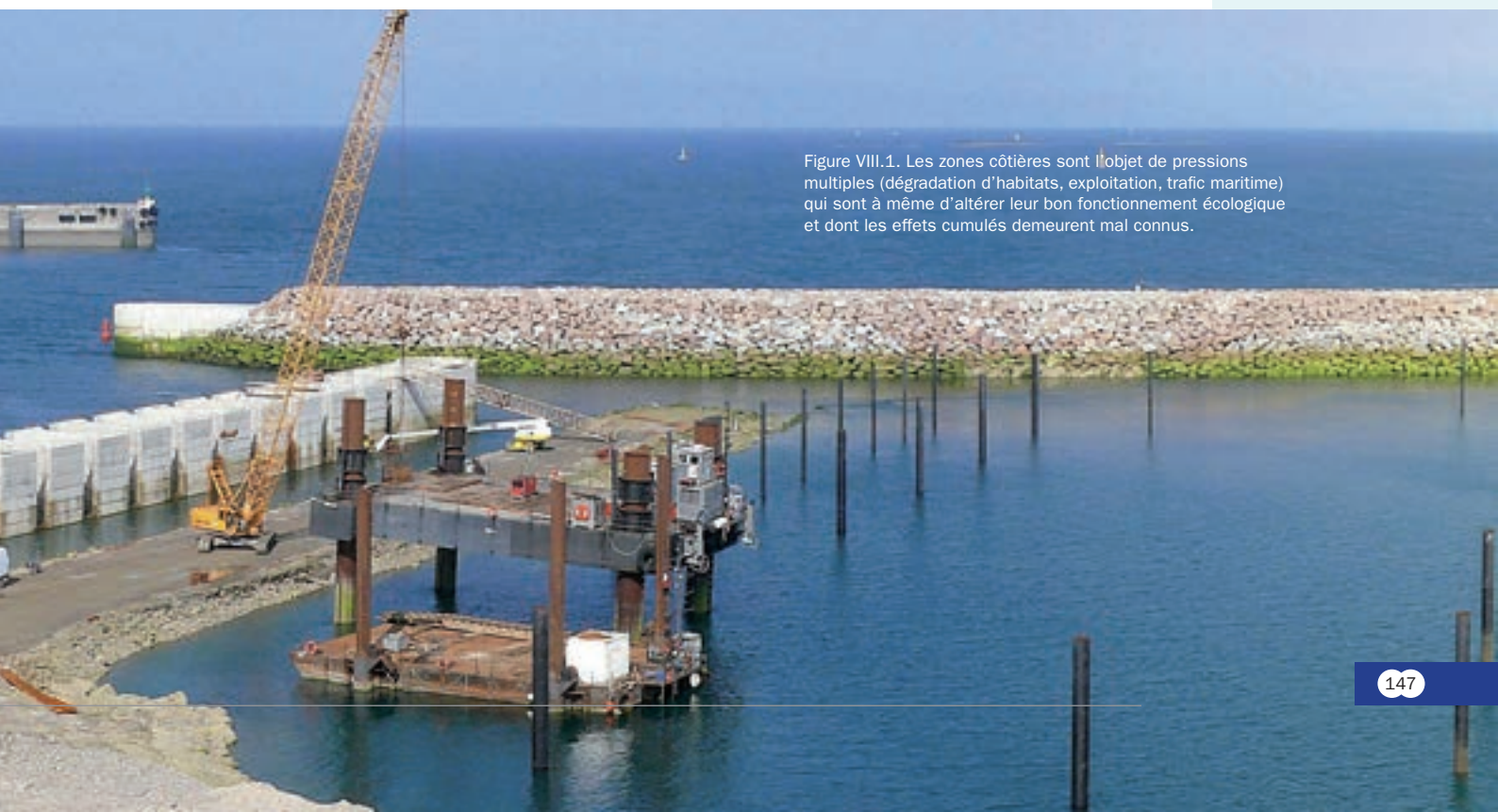


Figure VIII.1. Les zones côtières sont l'objet de pressions multiples (dégradation d'habitats, exploitation, trafic maritime) qui sont à même d'altérer leur bon fonctionnement écologique et dont les effets cumulés demeurent mal connus.

FOCUS

Un système anthropique exemplaire : les ports

Les ports existent depuis la plus haute antiquité et ils ont toujours rassemblé de nombreux facteurs d'artificialisation de l'environnement qui en font des éléments constitutifs majeurs de l'anthroposphère¹, d'autant qu'ils sont le plus souvent adossés à de grandes métropoles. La pression anthropique y est pérenne que ce soit en termes d'aménagements lourds (quais, jetées, cales, chenaux...), de pollutions diverses (huiles, peintures, produits de carénage...), de mouvements de personnes comme de marchandises. A ce titre, ils sont le point d'entrée et de départ le plus important d'espèces introduites – comme illustré par les ravages occasionnés par l'étoile de mer *Asterias amurensis* introduite dans le port de Melbourne – ou de pathogènes comme en témoignent les grandes pestes qui ont ravagé l'Europe médiévale et Moderne, ou plus récemment le choléra arrivé via Toulon, Marseille ou Le Havre au 19^e siècle. Les ports sont un cas exemplaire qui pourrait servir de modèle pour analyser les relations hommes-milieu en domaine marin en interface avec le proche continent car l'homme y est un acteur prépondérant à tous les niveaux de fonctionnement du système et ce de manière pérenne et il est l'auteur même de la construction de l'interface. Certes, les ports sont spécifiques d'un type d'interface (la contrainte structurelle terre-eau), d'un domaine d'activité (construction navale, transport), d'une fonctionnalisation forte et organisée du milieu (type et agencement des équipements), mais ils sont aussi soumis à des redéploiements d'activité et à des reconversion des espaces à l'occasion de changements techniques ou économiques. D'autre part, la diversité des ports, même en ne considérant que les ports français : terminaux pétroliers, ports à conteneurs, accueil de ferries, pêche, plaisance, etc. fournit une palette de cas d'étude dont la diversité mérite en elle-même analyse. Il conviendrait donc d'organiser l'étude des **socio-écosystèmes portuaires**. Plusieurs domaines de recherche croisant approches biologiques, écologiques, chimiques, économiques, sociales, architecturales, historiques... pourraient être privilégiés :

- caractériser l'écologie des ports, aujourd'hui et hier (description des espèces et dynamique de la biodiversité portuaire) ;
- suivre l'évolution sur ce socio-écosystème anthropoconstruit, avec une attention particulière portée aux taxons allochtones et à leurs modalités d'insertion dans l'écosystème et à leurs dynamiques ;
- comprendre comment la temporalité dominante (celle des activités humaines) interfère avec, voire conditionne sur des littoraux très fortement anthropisés, celles de l'écologie et de la géologie ;
- identifier les conséquences des événements majeurs qui ont pu les frapper ;
- observer les conséquences des actions anthropiques d'aménagement, de gestion et de modification des économies portuaires (commercial, industriel, pêches hauturière et littorale, tourisme, plaisance) ;
- suivre avec attention des évolutions juridiques de tous niveaux qui affectent les ports, leur mise en œuvre, leur action et rétroaction sur les comportements politiques, économiques et sociaux ;
- suivre l'évolution de l'appréhension sociale des ports, leur insertion dans la ville et les populations urbaines, les conséquences qui en découlent tant sur le plan social que politique et donc sur les volontés de gestion, les efficacités économiques, les choix de transformation et leurs interactions avec l'ensemble du socio-écosystème.

1 - Notion comprise comme un réseau de points très fortement anthropisés (particulièrement urbains) recouvrant la planète. Par ce réseau s'effectuent des transferts de biens et d'informations, en interférence avec les écosystèmes, en abolissant totalement ou presque le temps et l'espace, dépouillant ainsi de sa pertinence la notion de hiérarchie.

VIII.1.2 Cas spécifiques

Certains écosystèmes littoraux offrent des caractéristiques remarquables sur le plan de la biodiversité qu'ils hébergent, des fonctions écologiques qu'ils remplissent, de leur intérêt pour les populations humaines... ce qui en fait des objets d'étude exemplaires. Les plus importants sont les habitats sous emprise biologique dominante où ce sont des organismes qui structurent le fond marin du fait de leur abondance comme de leur mode de fonctionnement. De tels habitats, souvent bioconstruits ou bio-accumulés peuvent former des récifs, des prairies, des bancs... se

présenter de manière continue ou en patches, le plus souvent sur de vastes étendues. Dans tous les cas, de nombreuses espèces y trouvent des abris appréciables ainsi que des sources de nourriture, et les sociétés humaines ont appris à les exploiter pour leur riche biodiversité et l'abondance de leurs ressources.

A titre d'exemples, quatre sont mis en avant. Ce choix tient à leur ampleur, à leur rôle, aux ressources qu'ils procurent, aux pressions qu'ils subissent, mais il n'est pas exclusif d'autres systèmes méritant tout autant attention.

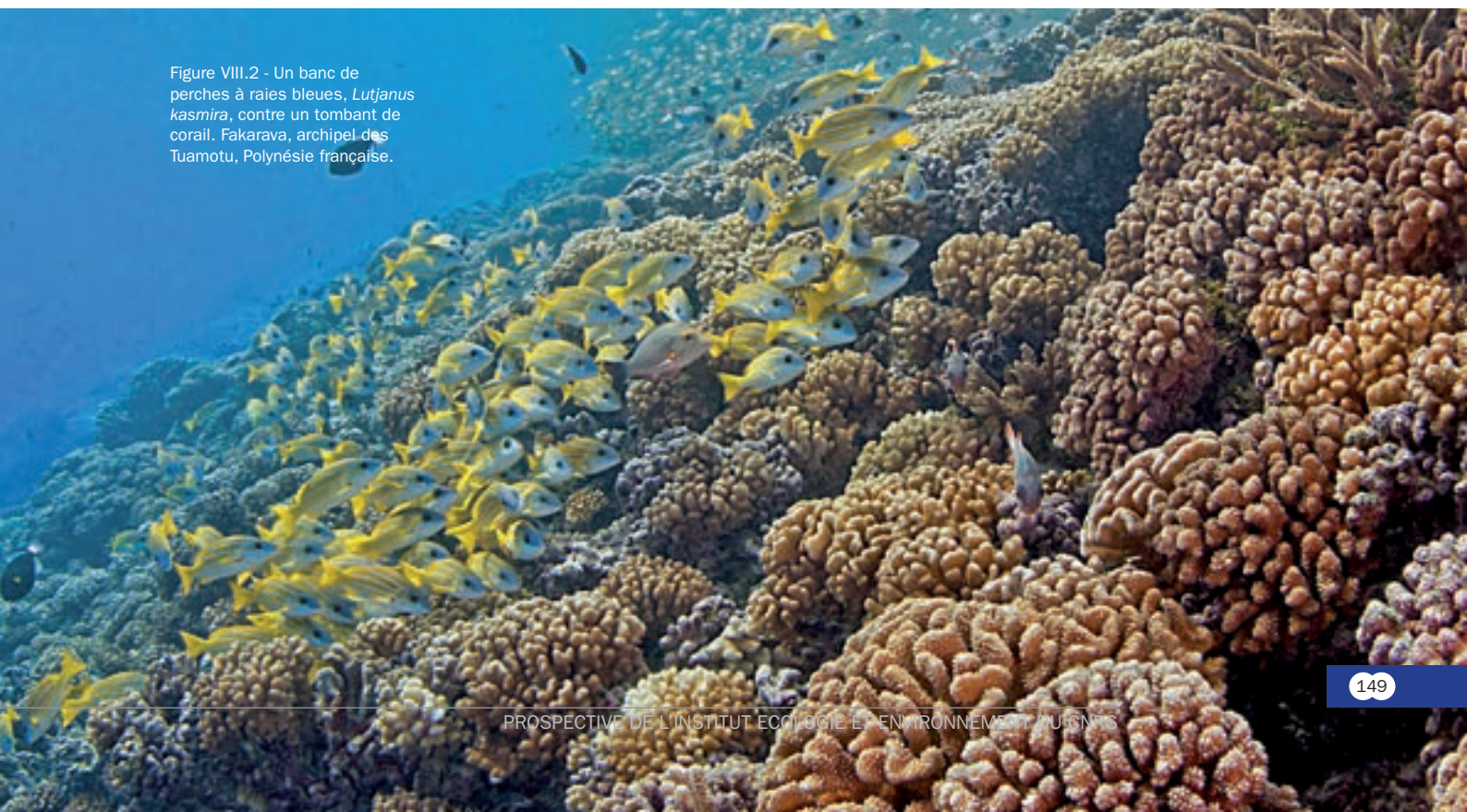
a - Les récifs coralliens

La France occupe le 4^e rang mondial de par la surface de ses récifs et elle est le seul pays à avoir accès à des récifs coralliens dans tous les océans où ils se développent (Caraïbes, océan Indien, océan Pacifique). Elle est donc à la fois en situation privilégiée pour y conduire des recherches qui dépassent les enjeux locaux, et en situation de responsabilité pour contribuer à leur préservation.

A l'image des forêts tropicales, les récifs coralliens sont des concentrés de biodiversité arborant une nature luxuriante bien souvent prise en

exemple lorsqu'il s'agit de parler de conservation de la planète (Figure VIII.2). Il est vrai que les estimations actuelles considèrent que les récifs coralliens abritent 25% de la faune et flore marine alors qu'ils ne couvrent que 0,15% des surfaces marines. Outre leur riche biodiversité, les récifs coralliens constituent de véritables barrières côtières assurant la protection des côtes tropicales habitées lors de tempêtes et de cyclones, ou encore des sources de revenu indispensable pour de nombreuses économies de pays en voie de développement. Le parallèle avec les forêts tropicales ne s'arrête pas à l'aspect biodiversité,

Figure VIII.2 - Un banc de perches à raies bleues, *Lutjanus kasmira*, contre un tombant de corail. Fakarava, archipel des Tuamotu, Polynésie française.





car à l'image des forêts, les récifs coralliens font face à des régressions dramatiques au point que l'on évalue à près de 25% les récifs coralliens qui ont déjà disparus au cours des 20 dernières années et que près de 50% sont aujourd'hui en situation critique. Dans ce contexte, la recherche porte la responsabilité de poser les bons diagnostics et d'aider à choisir les options appropriées, tant pour les récifs eux-mêmes que pour les populations avoisinantes. On doit aller vers une meilleure intégration de la complexité des systèmes coralliens, une meilleure appréhension des processus de persistance des populations et des peuplements et une meilleure compréhension des mécanismes de résistance aux stress. Trois niveaux d'approche doivent être simultanément abordés : le corail lui-même, l'écosystème corallien et les anthroposystèmes associés.

- **Le corail**, dont le développement est basé sur une symbiose avec une algue unicellulaire, la zooxanthelle, est l'image même de la complexité de l'écosystème corallien. Cette symbiose a été l'objet, depuis presque 20 ans, de nombreux travaux visant à mieux comprendre son fonctionnement et notamment la contribution énergétique des zooxanthelles. Le blanchissement des coraux, événement spectaculaire bien souvent mis sous les projecteurs médiatiques, est issu d'une rupture de la symbiose, le corail expulsant ou digérant les zooxanthelles, en situation de stress. La mise en évidence dans les années 80 de nombreux clades de zooxanthelles dont la diversité pourrait être un moteur de la capacité d'adaptation du corail aux stress locaux, oriente désormais les recherches sur la base moléculaire de l'expression génique et de sa variabilité face aux différents types de stress, que ce soit des stress globaux, tels que l'augmentation de la température ou l'acidification des océans, ou des stress plus locaux tels que l'apport excessif de sédiments par les rivières. L'étude des mécanismes cellulaires et moléculaires entraînant la rupture de la symbiose est le point focal de nombreuses recherches renforcées par le développement de la génomique et des possibilités de séquençage haut-débit.

- A l'échelle de la ceinture intertropicale, l'**écosystème corallien** est caractérisé par sa grande fragmentation : exacerbée dans les milieux insulaires du Pacifique, de l'Indien ou des Caraïbes ; bien réelle dans le contexte de continuum côtier de la grande barrière australienne du fait de la géomorphologie même des côtes, mais aussi

des limites halines des coraux. Cette fragmentation, synonyme de fragilité dans tout écosystème, est l'objet de nombreux travaux sur la connectivité dans les récifs coralliens. Ces recherches ont permis des avancées significatives et elles ont irrigué d'autres contextes et d'autres modèles marins en démontrant que l'existence de stades larvaires pélagiques ne garantissait pas une vaste dispersion.

- **Les anthroposystèmes coralliens** sont présents dans plus de 100 pays et concernent plusieurs centaines de millions d'habitants pour lesquels ils revêtent souvent une **importance socio-économique** considérable. Les interactions entre récifs coralliens et populations humaines sont extrêmement diverses selon les contextes récifaux, eux mêmes très variés, et les usages encore plus divers qu'en font les populations. Cette multitude de situations constitue une palette de cas qui offre un champ d'étude unique. Les travaux sur les récifs coralliens doivent s'appuyer sur des approches globales qui auront, à n'en pas douter, des conséquences sur les politiques futures. Dans le cadre de la conservation de la biodiversité et des services écosystémiques, une approche intégrative, associant tous les champs disciplinaires, pourrait s'appuyer sur cette diversité de contextes ; on peut citer les très grandes aires marines protégées de la Grande Barrière australienne, de Nouvelle Calédonie, ou encore des Kiribati, des Hawaii ou des Chagos. Il s'agit d'exemples uniques qui proposent des modes de gestion associant les concepts d'usage et de connaissances traditionnelles à l'évaluation des services écosystémiques et la perspective de reconnaissance des bonnes pratiques au travers de fonds fiduciaires pour la conservation. La mise en place de dispositifs et d'actions d'observation, de modélisation et d'expérimentation spécifiques, faisant interagir dans l'analyse les différents éléments de ces socio-écosystèmes est l'un des enjeux majeurs de la recherche en ce domaine. L'effort de recherche à accomplir devra en priorité répondre à des interrogations sur :

- les processus physiologiques, cellulaires et moléculaires impliqués dans les résistances aux stress (climatiques et locaux) des coraux et dans la faillite de cette résistance aboutissant au blanchissement ;
- les perspectives en biologie et politique de conservation pour les systèmes coralliens, que ce soit à partir de travaux sur la biodiversité, la connectivité, ou des approches globales intégrant l'Homme.





FOCUS

Risques liés à la mer et au changement climatique : le cas des îles coralliennes

Les espaces insulaires et, parmi eux, les îles coralliennes, constituent des territoires particulièrement pertinents pour analyser l'exacerbation des risques naturels dans le contexte du changement global.

Premièrement, comme les régions polaires et les déserts, les îles coralliennes (atolls), dont certaines forment des pays indépendants (Kiribati, Tuvalu, Maldives), se trouvent en première ligne des impacts du changement climatique en raison de leurs caractéristiques propres : une situation hyper-océanique ; un territoire émergé de surface réduite et très bas (< 4 m d'altitude) ; des ressources naturelles et économiques limitées et sensibles aux variations environnementales, qu'il s'agisse de l'élévation du niveau de la mer (e.g. salinisation des lentilles d'eau saumâtre et des sols) ou de la modification du régime pluviométrique, des températures et des courants marins de surface ; une forte sensibilité des écosystèmes (récifs coralliens et mangroves, en particulier) aux pressions naturelles ; et une forte exposition aux cyclones et autres tempêtes (Tuvalu, Maldives) ou à la variabilité climatique que traduit le phénomène ENSO (Kiribati). C'est par conséquent l'habitabilité de ces territoires sous l'effet de leur submersion définitive ou temporaire, de l'érosion de leurs côtes et de la dégradation de leurs ressources vitales (eau, sols, services écosystémiques), qui est en jeu.

Deuxièmement, ces systèmes sont depuis quelques décennies soumis à de fortes pressions anthropiques dues à une croissance démographique accompagnée d'une urbanisation massive et spontanée exacerbant les pressions sur les ressources, ainsi qu'à l'émergence de nouvelles formes d'exploitation de ces ressources (monétarisation de l'économie, extraction de sable et de corail, ouverture des eaux territoriales aux flottes étrangères), sur lesquelles les dirigeants ont de fait peu de prise.

Cette situation tout à fait particulière, mais néanmoins représentative d'évolutions majeures en cours dans la zone intertropicale, fait de ces territoires des « laboratoires » naturels dynamiques, dans lesquels se manifestent déjà les impacts du changement climatique et les rétroactions que le changement global est susceptible d'engendrer. De surcroît, le fait que le changement climatique menace ici des nations entières dont la capacité de réponse est considérée comme étant réduite, au regard de leur statut de pays en développement, a pour effet d'enrichir et de rendre plus complexes les questions à propos des relations qui peuvent exister entre puissance économique et/ou politique et capacité de réponse aux pressions globales. De fait, **les questions cruciales et délicates que soulèvent aujourd'hui ces territoires en termes de risques et de menaces associées au changement global concernent en réalité une large partie de la planète :**

- Quelles sont précisément les pressions naturelles et anthropiques les plus dommageables pour le maintien de ces socio-écosystèmes et de leur résilience ? Et comment ces pressions sont-elles susceptibles d'évoluer dans les décennies à venir, pour autant que l'on puisse prévoir leur évolution ?
- Quelles sont les capacités de réponse des systèmes physiques face aux pressions naturelles et anthropiques qu'ils subissent ? Autrement dit, en quoi la résilience des récifs coralliens et des mangroves est-elle susceptible de maintenir les services écosystémiques à un niveau suffisant pour que les communautés humaines puissent continuer de vivre sur ces territoires ? En quoi ces écosystèmes sont-ils notamment susceptibles de contribuer à l'ajustement des îles à l'élévation du niveau marin par exhaussement et à la compensation de la perte de surface que produira leur submersion au moins partielle ?
- Les sociétés insulaires en situation d'urgence climatique possèdent-elles, au regard des rapports qu'elles ont construits avec leur environnement, des capacités à s'adapter aux changements en cours ou la pression démographique est-elle d'ampleur à réduire fortement

FOCUS - Risques liés à la mer et au changement climatique (suite)

leur capacité d'adaptation ? Et en quoi leur capacité d'adaptation est-elle accrue ou diminuée par la mondialisation ? Si oui, quels sont les fondements, les marges de manœuvre et les limites de leur capacité d'adaptation ? En quoi les changements liés à la mondialisation de ces territoires affaiblissent-ils leur résilience ou sont-ils au contraire porteurs de nouvelles opportunités ?

● Ces sociétés en situation de risque climatique pourraient être pionnières en termes de politiques d'adaptation au changement climatique : dans quelle mesure l'expérience qu'elles acquièrent et vont continuer à acquérir au cours des prochaines décennies est-elle potentiellement transférable vers d'autres types de territoires, et en particulier vers les milieux tempérés ? En quoi les méthodes de recherche développées dans ces régions sont-elles également remobilisables sur d'autres littoraux ? Ce qui revient finalement à interroger la capacité d'innovation et d'adaptation dont ces territoires sont porteurs au vu de leur situation de pays en première ligne des impacts majeurs du changement climatique et, au-delà, du changement global ?

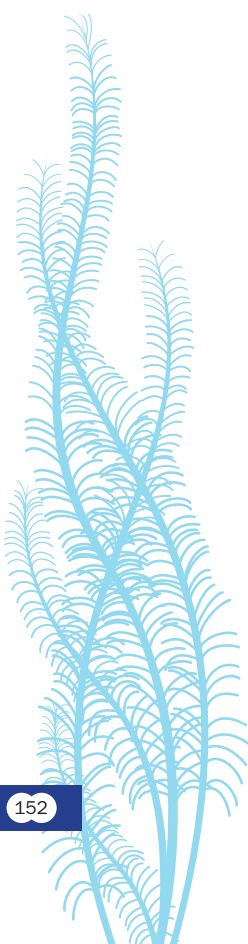
b - Le coralligène

En Méditerranée, le coralligène, ainsi que les herbiers de posidonies qui sont de loin plus étudiés, représente un habitat essentiel pour la biodiversité côtière (Figure VIII.3). Le coralligène abrite environ 1700 espèces (environ 18% de macrophytes, 75% d'invertébrés et 7% de poissons). Les communautés animales diffèrent nettement selon les types de sites (oligotrophes, eutrophes) et les secteurs géographiques ce qui fait du coralligène un écosystème complexe et divers. Cette grande diversité du coralligène en fait un réservoir de substances actives tant sur le plan industriel (anti-fouling), que cosmétique (anti-UV) ou pharmaceutique (anti-tumoral). Plus généralement, les récifs coralligènes produisent des biens (nourriture et matière première comme le corail rouge) et des services dans plusieurs domaines (séquestration de CO₂) ; ils sont donc d'une grande importance écologique, socio-économique et patrimoniale. La pollution, les mouillages et la pêche au chalut peuvent entraîner leur dégradation, tandis que la pêche traditionnelle aussi bien que la pêche à la ligne affecte principalement des espèces cibles. La fréquentation croissante par les plongeurs est une autre cause de dégradation. Le coralligène peut également être menacé par des espèces allochtones invasives. Ces habitats sont également soumis aux pressions liées

au réchauffement global. Il a ainsi été suggéré que ce dernier soit une cause possible des mortalités de masse ayant touché plusieurs grandes espèces d'invertébrés vivant dans le coralligène. Si cette hypothèse est vraie, de tels événements pourraient se produire de nouveau et devenir plus fréquents, ce qui entraînerait des changements profonds de la composition et de la structure particulières des communautés coralligènes.

La composition et la répartition des peuplements coralligènes du bassin nord-ouest méditerranéen sont assez bien connues (même si l'on y découvre encore des espèces cryptiques). En revanche, la structure génétique des populations coralligènes, leur potentiel de dispersion, leur fonctionnement et les dangers qui les menacent présentent encore des lacunes de connaissance importantes ce qui rend difficile la formulation de recommandations précises pour les protéger. Le nouveau programme CIGESMED (en émergence dans le cadre de l'EraNet SeasEra) auquel contribuent plusieurs équipes de l'institut INEE s'est donné plusieurs ambitions :

● améliorer la connaissance fondamentale sur les populations coralligènes en définissant des conditions de référence, des séries d'observations à long terme et en initiant un réseau des experts méditerranéens ;



- établir des réseaux de suivis, locaux et également combinés à une échelle régionale (expérience de science participative envisagée) ;
- normaliser les protocoles qui pourraient être appliqués à la Méditerranée entière. identifier des espèces indicatrices de la condition de santé du coralligène ;

- établir un nouvel indice, spécifique au coralligène, co-construit entre scientifiques et gestionnaires des parcs naturels marins ou des réserves (directement ou via l'agence des AMP).

Figure VIII.3 -
Coralligène en Méditerranée
(Marseille - île de Riou)



c - Les mangroves

Les mangroves sont des forêts ayant la capacité de se développer à l'interface entre les milieux terrestres et marins, dans la zone de balancement des marées des zones côtières tropicales et subtropicales. La mangrove occupe près de 75% des littoraux tropicaux et subtropicaux, couvrant une surface totale de plus de 137 760 km² sur 118 pays. Elle est principalement composée par un ensemble d'arbres et d'arbustes à caractère halophile regroupés sous le terme générique de *palétuviers*. On compte environ 20 familles de palétuviers se décomposant en 27 genres et plus de 70 espèces. Sur les 20 familles végétales recensées, 5 sont strictement inféodées à la

mangrove (i.e. espèces majeures), comprenant 9 genres répartis en 35 espèces. Ces palétuviers sont à distinguer de la mangrove proprement dite qui définit l'écosystème, englobant aussi un cortège d'herbiers, de microbes, de champignons et d'organismes qui constituent un écosystème côtier unique et complexe (Figure VIII.4).

La position d'interface des mangroves leur confère un rôle écologique et économique majeur. Elles contribuent à la stabilité et à la protection physique des côtes en réduisant la vitesse et la puissance des vagues, et permettent ainsi de diminuer l'érosion. Par ailleurs, ces formations végétales servent de



nurserie, et de sites de croissance pour de nombreuses espèces de poissons et de crustacées contribuant au maintien des ressources marines d'intérêts économiques. Enfin, les mangroves représentent un filtre pour les composés solides et dissous continentaux avant que ces derniers ne soient rejetés à la mer.

L'importance écologique, économique et socio-économique des mangroves est aujourd'hui largement reconnue par les gouvernements, les agences de développement international, les organisations non-gouvernementales et le grand public. Les bénéfices annuels générés par la mangrove ont été évalués à plus de 1 000 000 \$US par km². En comparaison, les bénéfices apportés par les récifs coralliens ont été estimés entre 100 000 et 600 000 \$US par

km². Bien souvent, des sociétés traditionnelles ont su intégrer les mangroves dans le cadre de leurs habitats et pratiques, en équilibre avec le développement de leur économie tout en assurant leur préservation (e.g. Sénégal, Côte d'Ivoire, Bénin...). Les développements des pays concernés en démographie et économie ont profondément bouleversé ces écosystèmes par des changements de pratiques des populations traditionnellement impliquées, mais aussi par la transformation profonde des pratiques agricoles des zones proches. En plus d'une forte destruction liée à l'expansion des villes et villages, l'installation de bassins aquacoles constitue la seconde pression anthropique majeure exercée sur les mangroves. A la destruction physique de l'écosystème, peuvent



Figure VIII.4 - Mangrove le long du littoral du Yucatan (Mexique)

venir s'ajouter sur le long terme les effets plus discrets, mais tout aussi délétères, d'un enrichissement organique et de l'eutrophisation via les chenaux de mangrove recevant des effluents. Aussi, les mangroves constituent un capital écologique qu'il est indispensable et urgent de conserver, protéger et mieux gérer, pour le bien des populations, de l'économie et des générations futures. Pour autant et en dépit d'efforts de protection comme de réhabilitation, leur surface totale décroît chaque année de 1 à 2% environ, ce qui représente un taux de disparition plus élevé que ceux des milieux coralliens et des forêts tropicales terrestres. Depuis les années 80, environ 35% de la surface mondiale des mangroves a disparu. Des efforts de recherche multidisciplinaires doivent accompagner cette urgence.

Avant les années 80, les aspects structuraux de la mangrove (richesse spécifique, zonation, productivité et biomasse) étaient uniquement interprétés comme le résultat de paramètres abiotiques (fréquence et durée d'inondation, salinité, potentiel redox). Depuis, de nombreuses études ont mis en évidence l'importance de la faune benthique sur la structure végétale, les processus écologiques et la dynamique de la matière organique des mangroves ; par exemple, les crabes Sesarmides et Ocypodides sont les principaux agents responsables du recyclage de la litière produite par les palétuviers.

Les mangroves françaises font l'objet d'une attention croissante de la part de nombreux chercheurs en France et qui développent une

expertise reconnue sur cet écosystème. Cette expertise est déployée et demandée dans le monde entier car il reste beaucoup à faire à la fois sur une gestion durable lors de l'exploitation des mangroves, qui passe par une plus grande connaissance de leur écologie, et sur un travail de conservation, encore embryonnaire. La mangrove doit continuer à faire l'objet d'une attention particulière au regard des services écologiques qu'elle fournit et des risques réels qu'elle encoure :

- Les services écosystémiques des mangroves. Comment les identifier, les analyser et les évaluer ?
- Quels systèmes de gestion durable s'avèrent pertinents pour les mangroves ? Quelles adéquations avec les sociétés locales et leurs pratiques traditionnelles ?
- Etablir des scénarios d'évolution des écosystèmes de mangroves sous différentes contraintes (température, montée des eaux, tempêtes, pollutions, surexploitation...).
- Hétérogénéité spatiale des habitats de mangrove : importance et conséquence sur le maintien des mangroves et leur utilisation.

d - Les herbiers

Les herbiers marins sont des écosystèmes fragiles, subissant de fortes contraintes anthropiques, qui abritent une diversité végétale et animale importante et sont des environnements très productifs. Les herbiers sont protégés par la loi en France et dans divers autres pays. Ils sont pourtant en régression du fait de leur destruction pour implanter des aménagements littoraux (ports, endigages, etc), de la pollution, de leur « labour » par les chaluts ou les ancres, ou de pressions touristiques. Selon les profondeurs auxquelles ils se développent, et de l'importance des marées, ils ont des modes de fonctionnement différents.

Les herbiers intertidaux (e.g. les herbiers à zostères de l'Atlantique), considérés comme des zones d'habitat essentielles pour de nombreuses espèces de poissons et d'oiseaux, restent cependant très peu étudiés en comparaison des vasières nues par exemple. La description du fonctionnement de leur réseau trophique, prenant en compte la variabilité saisonnière ainsi que la variabilité des biomasses des différentes sources et des consommateurs, doit permettre de mieux appréhender leur fonctionnement et préciser leur importance en termes de services écosystémiques, et de sensibilité à l'impact des activités anthro-

piques. La caractérisation des flux de carbone associés aux variations de leur métabolisme en fonction du cycle saisonnier ou de celui des marées est l'objet de recherches récentes qui demandent à être étendues. Ecosystèmes fragiles, ces herbiers constituent néanmoins des écosystèmes d'importance, ces habitats côtiers particuliers participant : à la stabilisation du sédiment, réduisant les phénomènes d'érosion côtière ; à l'oxygénation de l'eau dans les zones intertidales peu profondes, minimisant les phénomènes d'anoxie et d'eutrophisation ; à l'hébergement d'espèces structurantes des communautés benthiques. Ces environnements particuliers constituent des habitats pour de nombreuses algues et invertébrés, représentant des aires de refuge temporaires ou permanentes, ou des aires de reproduction pour de nombreuses espèces d'oiseaux de poissons, de crustacés ou de mollusques. Habitats à forte valeur écologique et patrimoniale, recensés parmi les habitats menacés dans la Directive Habitats de 1992, ils constituent depuis 2000, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), des systèmes particuliers permettant d'évaluer la qualité des masses d'eaux. Ils sont également aujourd'hui répertoriés par la convention OSPAR² pour la protection du milieu marin comme des habitats menacés ou en déclin depuis 2004, et nécessitent dès lors une attention toute particulière.

Les phanérogames marines constituent entre la surface et une trentaine de mètres de profondeur, de vastes herbiers sous-marins. Ces herbiers jouent des rôles écologiques et économiques importants : très grande richesse faunistique et floristique, forte production primaire, frayère et nurserie pour de nombreuses espèces, en particulier pour des poissons d'intérêt économique, fixation des sédiments et contrôle

du profil d'équilibre des littoraux sableux. Par ailleurs, ils subissent de nombreuses pressions naturelles comme anthropogéniques (envasement, eutrophisation, fragmentation, espèces invasives, etc.) qui mettent en péril l'ensemble de leurs fonctions. Ces herbiers ont été l'objet de recherches bien structurées à l'échelle nationale (e.g. GIS Posidonies), comme européenne (programme de monitoring et management achevé en 2004, ou COST Action lancée en 2011 dédiée aux services écosystémiques associés aux herbiers). Néanmoins, les recherches sur les herbiers demandent à être mieux coordonnées au niveau inter-organisme comme au niveau européen, notamment pour aller vers une meilleure intégration avec les actions de gestion des espaces côtiers (c'est l'un des objectifs de l'action COST « *Seagrass productivity: from genes to ecosystem management* »). La France est directement concernée aussi bien en métropole (importance des herbiers à posidonies méditerranéens) qu'outre-mer : par exemple, les différents types d'herbiers des Caraïbes où des espèces patrimoniales emblématiques sont souvent associées aux herbiers (e.g. tortue verte, tortue imbriquée...), mais où peu de données concernant leur évolution sont disponibles.

- Quelle est la résilience des écosystèmes d'herbiers soumis à des pressions de différentes nature et intensité ? Comment réagissent-ils à l'arrivée de nouvelles espèces (e.g. en Méditerranée) ?
- Quelles sont les interactions entre micro et macroorganismes au sein des herbiers et comment ces interactions contribuent-elles à leur résilience ?
- Quels liens existent entre les fonctions réalisées par les assemblages d'organismes constitués au sein des herbiers et les différents services rendus par les herbiers ?

2 - La Convention OSPAR guide la coopération internationale pour la protection de l'environnement marin de l'Atlantique nord-est.



VIII.2

L'isolement

VIII.2.1 Les îles

L'insularité s'accompagne de particularismes à la fois évolutifs, écologiques ou anthropiques. Ces particularismes se déclinent selon toute une palette de situations qui dépendent simultanément des types d'îles (continentales ou océaniques), de leur âge, de leur taille, de leur éloignement par rapport aux masses continentales, de leur localisation dans tel ou tel océan... La notion de « continent maritime », qui désigne une emprise maritime forte sur une vaste surface comme la concentration de nombreuses îles dans le Pacifique Sud ou en Asie du Sud-est, est propice à une approche intégrée des environnements insulaires dans un contexte océanique³. Couplée à des gradients latitudinaux (climatiques) et à des degrés de pression anthropique, cette diversité de situations constitue un échantillonnage de cas qui font des îles de véritables « laboratoires naturels » d'étude de la biodiversité. Sortes d'intermédiaires entre macrocosmes géants et modèles réduits de continents, elles ont toujours attiré les scientifiques. La France, avec ses territoires d'outre-mer, a accès à quasi toutes les situations, dans tous les océans : grandes îles (Corse, Nlle Calédonie), arc volcanique insulaire (Antilles), îles

de points chauds (La Réunion), îles océaniques isolées (Tahiti), îles (quasi)-vierges de présence humaine (îles Eparses, archipels de Crozet et des Kerguelen), îles continentales (St Pierre et Miquelon, îles métropolitaines bretonnes ou provençales). Cette circonstance géopolitique est un atout considérable pour la recherche française et elle doit s'en prévaloir, tous ces types d'îles constituant des objets d'étude originaux.

D'un point de vue évolutif, les îles sont des objets privilégiés pour explorer des modèles de radiation comme d'extinction et ceci, largement étudié chez des groupes insulaires terrestres, vaut également pour les espèces marines qui sont aussi en situation d'isolement. Par ailleurs la biodiversité de nombreuses îles peu accessibles est encore très mal connue (e.g. celle des îles Eparses) et les besoins d'inventaire sont réels d'autant que l'endémisme y est souvent fort.

- L'insularité est connue pour favoriser l'émergence de nouvelles espèces (e.g. les drosophiles des îles Hawaï) et, ainsi, d'initier des taux d'endémisme élevés. Est-ce également le cas pour les espèces marines ? Est-

3 - La mise en place du GIS GOPS (grand Observatoire du Pacifique Sud) est une opportunité pour envisager un chantier intégré îles-océan.



ce à des niveaux comparables au terrestre comme tendent à le montrer certaines études ? A titre de contre-exemple, les îles coralliennes du Pacifique sont connues pour abriter une faune très riche, mais dont de nombreuses espèces sont communes à plusieurs archipels. Mais rien n'est simple : les Marquises font exception avec une faune beaucoup plus pauvre, mais à fort endémisme. Comment de telles situations se mettent-elles en place ?

● Comment se font les adaptations à l'insularité ? Sont-elles différentes de ce qui prévaut sur les littoraux des continents ? Quelle est l'incidence de l'isolement ? Les îles de faible dimension et dispersées sont des terrains d'étude propices ; le contraste écologique entre îles tropicales et îles subantarctiques de même niveau d'isolement et de tailles comparables pourrait être riche d'enseignement.

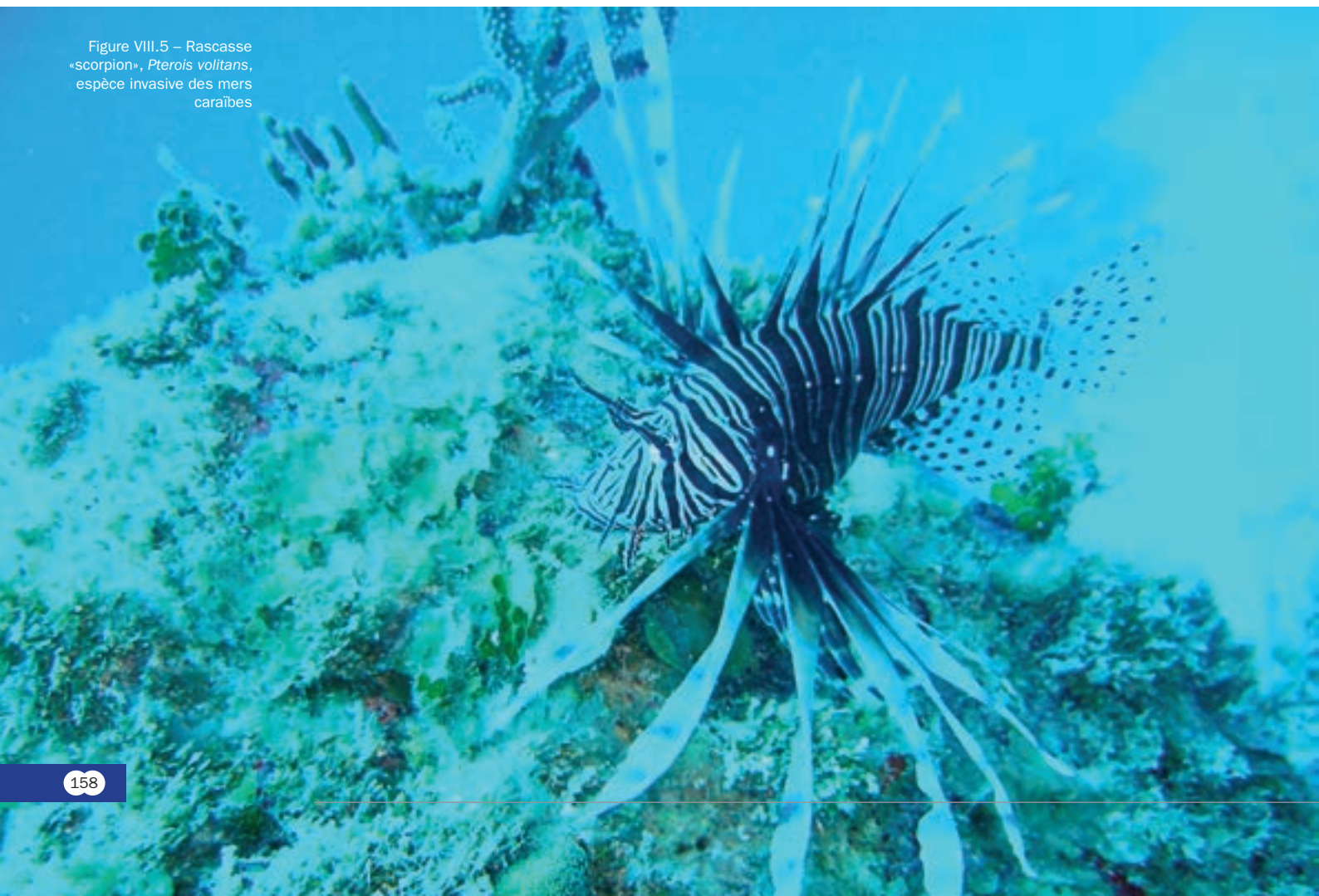
Du point de vue biogéographique, les îles, archipels et *sea-mounts* contribuent à structurer la biodiversité même en domaine marin : ils jouent un rôle insulaire pour les environne-

ments littoraux, mais ils peuvent aussi dans des configurations en chapelet (e.g. les arcs) former des barrières entre bassins océaniques limitrophes. On distingue classiquement deux grandes catégories d'îles :

- les îles « darwiniennes », géologiquement néoformées, qui sont des berceaux abritant une flore et faune arrivées par dispersion à partir de secteurs plus ou moins éloignés ;
- les îles « fragment », issues de la fragmentation de plaques ou de marges continentales, qui se sont séparées en « embarquant » une part de la flore et faune d'origine, illustrant ainsi un processus vicariant.

Force est de constater que, même pour les îles « fragment » l'histoire subséquente à leur isolement a pu voir l'arrivée de nouveaux colonisateurs. Les modèles de dispersions, mis à l'écart pendant plusieurs décennies par la biogéographie vicariante et les approches phylogéographiques dominantes, s'avèrent donc fondamentaux dans le cas des îles. Par ailleurs et dans tous les cas, le schéma doit encore être complété par les extinctions et apparitions sur place. Les îles sont ainsi des objets remarquables pour tester des hypothèses biogéo-

Figure VIII.5 – Rascasse «scorpion», *Pterois volitans*, espèce invasive des mers caraïbes

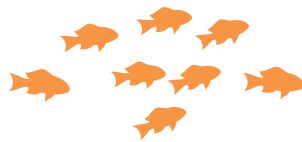


graphiques complexes impliquant extinction, colonisations longues distances, spéciations *in situ*. Le recours à des marqueurs moléculaires permet désormais d'éclaircir de telles situations où différents processus s'entrecroisent.

- Comment distinguer et faire la part entre les espèces colonisatrices de celles issues de spéciations locales qui ne sont pas prises en compte par le modèle classique de MacArthur et Wilson ?
- Les modèles vicariants et dispersifs ne sont pas nécessairement exclusifs les uns des autres. Comment se combinent-ils ? Comment les associer dans des approches intégratives « pattern » et « process ».
- Le changement climatique pourrait considérablement modifier les flux de colonisateurs potentiels des îles. En effet, les dynamiques de colonisation sont profondément influencées par le glissement des ceintures faunistiques qui atteint des valeurs très importantes chez les espèces marines (50 km/décade chez des mollusques et beaucoup plus pour le phytoplancton) contre 6 km/décade en terrestre. Comment de tels phénomènes vont-ils impacter la biogéographie des îles ?

Sur le plan écologique, et depuis les travaux fondateurs de MacArthur & Wilson, les îles intéressent pour les processus particuliers d'édification et de fonctionnement des communautés qui s'y déroulent (arrivées circonstancielles d'espèces colonisatrices potentiellement invasives, extinctions liées à une pression d'occupation trop forte, interactions entre espèces, déplétion ou exacerbation des pathogènes) du fait de leur taille et de leur isolement (Figure VIII.5). L'équilibre entre colonisation et extinction qui a guidé MacArthur & Wilson pour définir le nombre d'espèces que pouvait accueillir une île en fonction de sa taille, n'est pas un paramètre suffisant. Il faut aussi tenir compte des spéciations et donc être en capacité de les apprécier. Plus globalement, il faut réussir à unifier approches écologiques (tolérance climatique, limitation à la dispersion...) et évolutives (spéciations, extinctions...) dans un même schéma.

Par ailleurs, Les interactions fonctionnelles entre marin et terrestre au sein des systèmes insulaires, essentielles dans le maintien de leurs richesses biologiques, sont fragilisées par les pressions anthropiques d'origine locale et globale. Ces interactions revêtent une influence d'autant plus importante que les îles sont petites.



Derrière tous ces points, la question générale qui demeure est : qu'est-ce qui contrôle la biodiversité d'un biota insulaire ? Toutes ces questions largement documentées en domaine terrestre demandent encore à l'être pour le milieu marin, notamment pour les invertébrés non récifaux et les microorganismes. Récemment, il est apparu que les îles océaniques n'étaient pas seulement des puits pour la biodiversité, mais contribuaient à alimenter les continents. Ce phénomène de « colonisation reverse » est sans doute plus que fortuit, mais il faut disposer de phylogénies de clades à la fois insulaires et continentaux pour le détecter. Des efforts devront être faits en ce sens et beaucoup devrait être appris de l'écologie, de la biogéographie et de l'évolution des colonisateurs reverses.

Du point de vue anthropique, les îles sont par nature des systèmes fragiles, leur fragilité

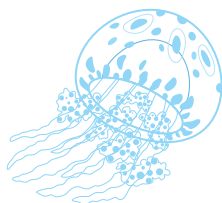
étant principalement liée à leur taille et à leur éloignement du continent qui conditionne la vigueur des échanges. Cette vulnérabilité fait que les aléas climatiques ou anthropiques y prennent un relief aigu, le rôle des anthroposystèmes y est exacerbé et leur sensibilité par rapport à des pressions diverses en est accrue. Toutes les problématiques littorales s'y retrouvent, mais de manière encore plus prégnantes (voir le focus consacré aux îles coralliennes ci-dessus). Il convient donc d'accorder une importance particulière aux activités humaines insulaires, tout spécifiquement celles tournées vers l'exploitation des ressources marines, mais également celles qui impactent indirectement les écosystèmes marins (par exemple, les exploitations minières, le trafic maritime, le tourisme, etc.). L'introduction d'espèces, potentiellement invasives, prend un relief accru dans des systèmes où les équilibres reposent sur des effectifs plus réduits,

où les échappatoires n'existent pas et où l'isolement a pu conduire à l'absence de compétiteurs ou prédateurs (voir le focus «Espèces introduites... chapitre VII). Prendre la mesure de la fragilité et donc de la faible résilience éventuelle des écosystèmes marins insulaires est une nécessité.

La communauté scientifique française bénéficie d'un potentiel unique en termes de systèmes insulaires soumis à un gradient de pression très large (voir ci-dessous le paragraphe consacré à l'océan Indien), définissant autant de modèles d'étude dont chacun est pertinent

pour apprécier les capacités adaptatives de chaque système, mais dont l'approche comparative doit être encouragée pour offrir des capacités d'analyse, de modélisation et donc de simulation à une échelle plus vaste.

Vus le nombre et la diversité des territoires concernés, l'étude intégrée des systèmes insulaires doit s'appuyer sur des associations inter-organismes que ce soit en termes de programmes de recherche ou de structures fédératives comme le Grand Observatoire du Pacifique Sud (GIS GOPS).



VIII.2.2 Les grottes sous-marines

Les grottes sous-marines sont des **enclaves** d'obscurité découpées dans la zone marine littorale. Leur taille, leur forme, leur origine sont aussi variées qu'il existe de perspectives : une faille ou un dessous de bloc pour un micro-mollusque, une vaste cavité karstique ennoyée pour un plongeur sous-marin. La caractéristique principale de ce contexte écologique remarquable, c'est la rupture brutale avec les conditions environnementales de la zone littorale avoisinante. **L'écotone est marquée, les gradients sont étroits** : luminosité (qui conditionne la production primaire photosynthétique) et mouvements d'eau (vecteurs de nourriture et de propagules) chutent brutalement, jusqu'à être nuls ou à peine détectables. Ces gradients environnementaux définissent le niveau de **confinement** des communautés en place. Lorsque le confinement est maximal, on a affaire à ce que l'on appelle en Méditerranée la biocénose des grottes obscures (GO), dont des équivalents existent partout dans le monde (zones karstiques, volcaniques, par exemple). Ces systèmes restent, malgré ce confinement, **des systèmes pleinement marins** car ouverts directement sur la zone littorale, par laquelle se font nécessairement les apports de nourriture et de propagules. Ce n'est pas le cas des systèmes anchialins, qui comportent de l'eau de mer mais n'ont pas de connexion directe avec

le milieu marin, ou évidemment des rivières et lacs souterrains continentaux.

Les grottes sous-marines abritent des communautés **peu résilientes**, caractérisées par de faibles biomasses et diversités et par la spécialisation des taxons présents (Figure VIII.6).

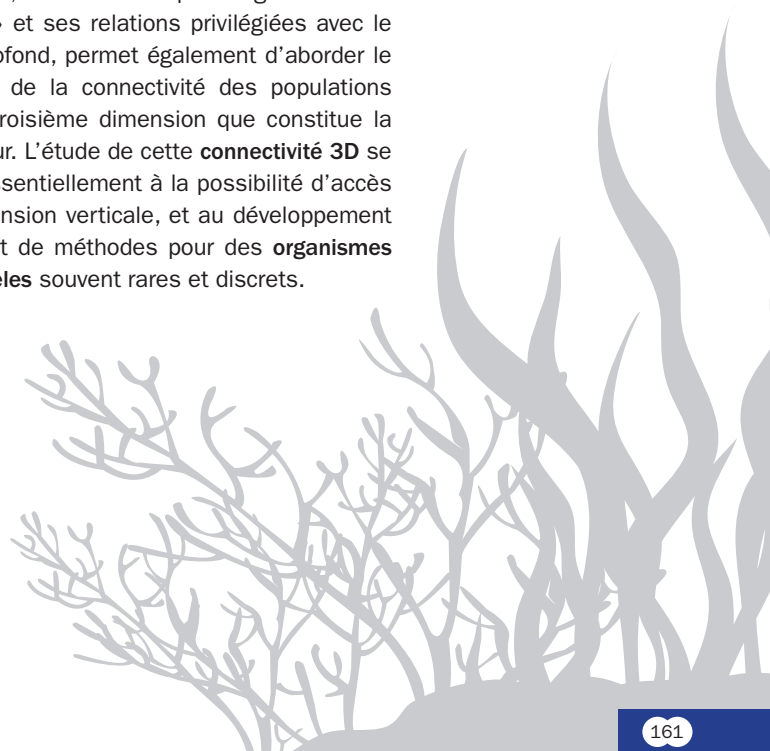
Les taxons des grottes sous-marines sont spécialisés dans l'obscurité, le calme hydrodynamique et l'oligotrophie, ils partagent donc des affinités écologiques et parfois phylogénétiques avec des taxons du milieu marin profond, dont on considère souvent que les grottes sont des enclaves littorales. L'isolement de ces communautés, mais aussi leur lien avec les faunes profondes constituent une grande partie de leur intérêt écologique et évolutif. Leur étude, principalement en Méditerranée, a bénéficié du développement depuis les années 1950 de la plongée sous-marine, une alternative peu coûteuse à l'étude des milieux profonds. L'effort principal a porté sur la description des taxons, souvent nouveaux, et de leur organisation en communautés. Les liens entre milieu profond et grottes ont également été abordés en privilégiant la comparaison factuelle des deux systèmes : espèces en commun, paramètres physico-chimiques communs (température, luminosité, matière organique, granulométrie, etc.). Tous ces éléments indiquent une grande



Figure VIII.6 - (A) L'éponge carnivore *Asbestopluma hypogea* appartient à la famille d'éponges bathyale et abyssale des Cladorhizidae, pourtant elle se développe dans certaines grottes de Méditerranée par 15-25 m. (B) L'éponge profonde hexactinellide *Oopsacas minuta* dans une grotte littorale de Méditerranée où les conditions environnementales sont analogues à celles du milieu profond. (C) Les mysidacés cavernicoles du genre *Hemimysis* : un cas d'école ayant permis de démontrer un remplacement d'espèces lié au réchauffement climatique. (D) Des efforts récents se sont concentrés sur les foraminifères et le méiobenthos métazoaire des sédiments de grottes sous-marines, sédiments remarquablement similaires à ceux de l'étage bathyal, ici échantillonnés en plongée.

proximité écologique entre les parties les plus confinées des grottes et le début de l'étage bathyal, entre 400 et 1000 m de profondeur. Plus récemment, l'intérêt s'est porté sur **les conséquences évolutives de l'isolement** procuré par ces systèmes. Les multiples cas de figure rencontrés en grotte permettent en effet de tester les effets de différents niveaux de **fragmentation de l'habitat** sur la structuration des populations ou leur **degré de connectivité**. Les îlots d'habitats que constituent les grottes peuvent eux même être distribués sur des îles, multipliant ainsi l'effet d'isolement lié à l'insularité, et ses conséquences évolutives sur les populations et les taxons. Enfin, l'isolement des communautés de grottes conditionne en partie leur résilience. Aussi, telles des **mésocosmes naturels**, les grottes sous-marines sont un lieu unique pour l'observation de l'**impact de perturbations** de grande ampleur, comme les changements globaux. Aujourd'hui, alors que les **aires marines protégées** s'étendent au large et en

profondeur, le modèle simplifié « grottes sous-marines » et ses relations privilégiées avec le milieu profond, permet également d'aborder le problème de la connectivité des populations dans la troisième dimension que constitue la profondeur. L'étude de cette **connectivité 3D** se heurte essentiellement à la possibilité d'accès à la dimension verticale, et au développement d'outils et de méthodes pour des **organismes non-modèles** souvent rares et discrets.





VIII.3

Des situations aux extrêmes de conditions environnementales

Tant les zones profondes de l'océan que les domaines polaires sont encore largement inconnus et sous-explorés du fait de leur éloignement et de leur accès difficile. Corrélativement ceci suppose la mise en œuvre de moyens lourds d'exploration, d'étude et de suivi dédiés.

VIII.3.1 Les environnements profonds

Pris dans son volume comme sa surface, le biome profond constitue le plus vaste habitat de la planète (75% de la surface océanique est comprise entre 1000 et 6000 m de profondeur). Pourtant les connaissances fondamentales le concernant sont encore très lacunaires à l'heure où les pressions anthropiques s'y exercent de manière de plus en plus prégnante (pêcheries en eaux profondes, exploitations pétrolières et minières, stockage de déchets...) de même que les effets du changement global via la circulation des masses d'eau. On perçoit désormais que les écosystèmes profonds sont beaucoup plus divers qu'on ne le pensait (marges continentales, canyons, plaines, dorsales sont autant de contextes qui participent à cette diversité) et que leur fonctionnement et leur dynamique ne répondent pas nécessairement aux rythmicités connues pour d'autres régions de l'océan. Ils peuvent être à la fois beaucoup plus stables (plaines abyssales par exemple) et beaucoup plus instables (caractère éphémère et imprévisible de l'activité hydrothermale des fumeurs ou de l'accès aux carcasses de grands mammifères).

L'importance patrimoniale de certains points chauds de biodiversité profonde (tels que les monts sous-marins, canyons), les services écosystémiques qu'ils assurent commencent à être reconnus, même si leurs mécanismes restent à élucider. En revanche, les conditions permettant le maintien et le fonctionnement de la biodiversité profonde dans des habitats instables et fragmentés sont mal cernées : la science n'est pas encore en situation de répondre sur la vulnérabilité de ces systèmes ou sur leur capacité de résilience et ainsi de contribuer efficacement à leur préservation. Les stratégies proposées pour la conservation de ces habitats offrent ainsi l'opportunité de

développer ces connaissances, en profitant des nouveaux outils disponibles pour observer et étudier directement en grande profondeur (capteurs, caméras, dispositifs expérimentaux) ou dans des conditions simulées (aquarium sous pression).

Même les environnements abyssaux « ordinaires » constituent des réservoirs de biodiversité largement ignorés. Les submersibles habités comme les robots rapportent des images d'organismes totalement inconnus et l'on commence seulement à percevoir les rythmes biologiques qui y prévalent et la diversité qui s'y trouve (parfois estimée à plusieurs millions d'espèces). Plus loin encore, la zone hadale, au delà des 5000 m, et, dans l'épaisseur du plancher océanique, la biosphère dite « profonde » représentent aujourd'hui une nouvelle frontière des connaissances.

En l'absence de lumière, la biodiversité profonde exploite une variété de sources d'énergie : fluides riches en composés dissous tels le méthane, l'hydrogène ou le sulfure ou encore débris de plantes et carcasses atteignant les grands fonds avant d'être totalement dégradés. Au cours de l'évolution, les espèces animales et des microorganismes capables d'utiliser ces ressources se sont diversifiés et adaptés à des contraintes environnementales variées. La mosaïque des habitats profonds riches en énergie offre un éventail d'espèces modèles, capables de tolérer des températures extrêmes, des conditions corrosives, toxiques ou pauvres en oxygène, dont l'étude nous renseigne sur la réponse au stress, de l'échelle des organismes à celle des communautés, et sur les capacités d'adaptation des espèces.

Les circulations hydrothermales profondes permettent le transport d'une multitude de composés chimiques des roches vers le plancher

océanique. Sources d'éléments dissous pour l'océan, et de dépôts minéraux métallifères sur les fonds marins, elles constituent aussi des sources d'énergie pour les microorganismes chimiosynthétiques capables de fixer le CO_2 dissous (Figure VIII.7). L'importance de cette production de biomasse microbienne dans les transformations du carbone océanique reste à préciser. Plus largement, le rôle des écosystèmes profonds dans le recyclage ou le piégeage du carbone et d'autres éléments chimiques essentiels aux écosystèmes océaniques doit être mieux compris si l'on veut prédire les effets du réchauffement, l'acidification ou l'appauvrissement en oxygène des eaux profondes. A l'interface eau-sédiment, les phénomènes de sédimentation, l'activité de la macrofaune benthique et la diagenèse précoce bactérienne se combinent étroitement et déterminent les conditions de l'enfouissement de la matière organique, donc du piègeage à long

terme du carbone sous cette forme, paramètre indispensable pour contraindre les modèles climatiques généraux.

Les écosystèmes profonds constituent la plus grande surface de la biosphère sur Terre et jouent un rôle dans les équilibres planétaires et la biodiversité dont l'importance commence juste à être reconnue. L'élaboration de modèles capables de prédire l'évolution des réseaux d'interactions entre composantes biotiques et abiotiques qui gouvernent ces écosystèmes profonds est un enjeu fondamental pour les sciences marines.

La compréhension de ces processus nécessite des convergences entre disciplines ainsi que le développement de nouveaux outils, tels que les traceurs organiques et isotopiques ou les capteurs permettant d'observer la dynamique de ces écosystèmes et d'étudier directement *in situ* les relations entre organismes et environnement.



Figure VIII.7 - Fumeurs noirs, sortes de geysers sous-marins localisés sur les dorsales sismiques. Ces eaux contiennent des substances minérales dissoutes et des particules noires de sulfure de fer leur donnant cet aspect caractéristique.

VIII.3.2 Les mers polaires⁴

Bien qu'ils soient globalement soumis aux mêmes conditions climatiques, les deux océans polaires sont très différents. L'océan arctique couvre une zone de 12 à 14 millions de km² dont la partie centrale est occupée par une banquise permanente qui peut l'hiver, s'étendre sur le Pacifique par le détroit de Béring et en atlantique le long des côtes du Groenland. C'est une mer relativement fermée, bordée de continents et sous l'influence de grands fleuves. L'océan austral correspond à un immense secteur de plus de 15 000 km de long et de près de 35 millions de km² qui entoure un continent totalement englacé (sans apports autres que des icebergs). Il joue un rôle majeur dans la circulation thermohaline, mettant en connexion les autres grands océans, dont il est néanmoins partiellement isolé par des systèmes de fronts hydrologiques. Son plateau continental très profond (500 m en moyenne), le courant circum-antarctique (ACC) sont autant de particularités qui en font un objet d'étude exceptionnel tant du point de vue océanographique, climatique que biologique. Les rives de l'océan arctique ont été colonisées par l'Homme depuis des millénaires, tandis que, du fait de son éloignement et des conditions qui y règnent, hormis une poignée d'expéditions aventurées, l'océan Austral n'a été véritablement exploré que depuis quelques dizaines d'années. Du fait de ces similitudes comme de ces différences, les environne-

ments marins polaires du Nord comme du Sud présentent un intérêt scientifique majeur pour la recherche.

En raison des conditions très particulières qui y règnent (très basse température, couverture par les glaces pendant plusieurs mois), les mers polaires abritent une **biodiversité** caractérisée par un **taux d'endémisme** élevé et, notamment dans les mers australes, par une forte originalité de leurs traits d'histoire de vie. Bien que relevant d'un même biome, les mers du Nord et du Sud appartiennent à deux biotas totalement distincts et très peu d'espèces sont amphi-polaires ce qui suppose des histoires radicalement différentes, même si elles ont été confrontées aux mêmes types de contraintes.

Prendre la mesure de ces histoires particulières et de leurs conséquences en termes d'évolution, de dynamique des radiations, d'endémisme, de diversification des habitats, d'impacts des pressions anthropiques, etc. suppose d'avoir une connaissance assez exacte de la biodiversité et des environnements de ces deux océans. Pour l'Arctique, les équipes INEE sont assez peu impliquées en mer, à l'exception notable de celles travaillant sur les oiseaux marins. Les implantations dans les Terres Australes et Antarctique Françaises ont conduit à une situation bien différente au sud. En ce qui concerne la biodiver-

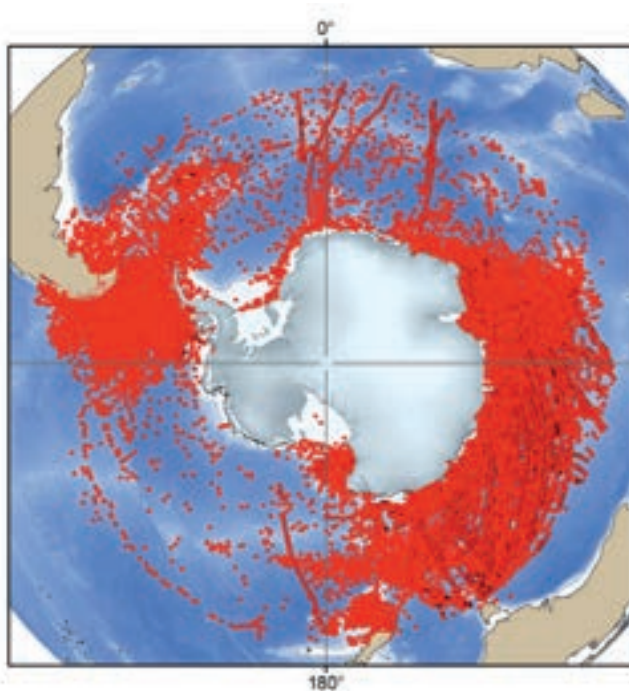


Figure VIII.8 : La distribution des données SCARMarBIN dans l'océan austral (> 1 million de points géoréférencés) ; (d'après Griffith 2010).

sité de l'océan austral, plusieurs équipes INEE contribuent activement à la base de données SCAR-MarBIN qui recense plus de 8000 espèces sur 1,2 millions de points d'échantillonnage. Bien que cette base fasse ressortir des lacunes de connaissances (secteurs ou groupes peu explorés) et conduise à une estimation des espèces restant à décrire comprise entre 13 000 et 20 000 espèces, elle constitue un support précieux pour :

- disposer d'un état de référence de la biodiversité australe ;
- apprécier les patrons de structuration de la biodiversité et son histoire ;
- corrélativement rendre pertinente l'utilisation de modèles prédictifs de distribution des faunes et flores et ainsi mieux évaluer les conséquences des changements environnementaux sur la biodiversité ;
- identifier les secteurs à explorer prioritairement (Figure VIII.8).

L'initiative internationale de préparation d'un atlas biogéographique du milieu marin antarctique s'appuyant sur le programme *Census of Antarctic Marine Life* est la première grande opération d'exploitation et de valorisation des données de Scar-MarBin. L'énorme travail de synthèse qu'il représentera sera de la première importance tant pour des aspects fondamentaux et l'émergence de nouvelles questions de recherche (identification de « hot spots », de zones d'endémisme, d'écorégions...) que pour des aspects plus finalisés (gestion de la biodiversité, délimitation d'aires marines protégées, définition de quotas d'exploitation...).

Des questions particulières **d'adaptation** se posent dès lors que l'on s'adresse à des milieux extrêmes qui offrent l'opportunité d'étudier des mécanismes adaptatifs uniques et donc des voies physiologiques ou métaboliques originales. Les recherches sur les adaptations physiologiques aux conditions extrêmes des régions polaires ou des zones profondes sont d'un intérêt exceptionnel pour la biologie fondamentale car on peut y aborder les limites de tolérance de certaines espèces. Ainsi, les poissons et bactéries offrent une diversité de mécanismes enzymatiques à basse température qui enrichissent notre connaissance fondamentale et débouchent sur des applications biotechnologiques ; par exemple l'emploi d'enzymes psychrophiles est-il envisagé en agro-alimentaire ou pour les détergents. Ces adaptations spécifiques reposent sur des systèmes de régulations géniques et métaboliques, voire sur des molécules originales qui pourraient être

mieux exploitées (protéines antigél, enzymes thermostables...). La poursuite de l'équipement des laboratoires marins dans les bases françaises permettra d'aborder de manière expérimentale les questions d'écophysiologie.

- Par quels cheminements évolutifs la vie s'est-elle adaptée à des eaux très froides, éventuellement sous une couverture de glace permanente (le plateau continental antarctique abrite de nombreux « bouquets » d'espèces qui contribuent à l'endémisme austral) ?
- En contrepoint comment les organismes pourraient-ils faire face à un réchauffement ?

Le changement climatique se manifeste de façon particulièrement rapide dans les environnements polaires. Des perturbations importantes y sont déjà visibles affectant l'ensemble des « équilibres » écologiques et anthropiques de ces régions, avec des rétroactions sur le climat global via la circulation océanique et atmosphérique et le niveau moyen des mers. À terme, la diminution de la cryosphère marine et terrestre, notamment en Arctique est susceptible de conduire le système vers des points de non retour qui peuvent amener un bouleversement radical des écosystèmes régionaux. Le réchauffement des masses d'eau, leur acidification auront des conséquences sur ces écosystèmes marins très spécifiques. Quel est l'impact du réchauffement de l'océan sur les grands glaciers de l'Antarctique et du Groenland ? Doit-on s'attendre à une augmentation du vêlage ou de la fonte à l'interface glace-océan ? Cette question est importante pour contraindre les modèles océanographiques, mais elle a aussi un impact non négligeable sur les écosystèmes benthiques soumis jusqu'à des profondeurs de plus de 100 m au raclage par les icebergs ou masses de glace libérées. Ce phénomène conduit à un intense « labour » des fonds et à une sorte de remise à zéro de vastes portions (plusieurs centaines de km²) d'écosystèmes benthiques livrés alors à un processus de recolonisation par des migrants. D'autre part, il accroît la fragmentation des habitats par l'alternance de zones perturbées et intactes.

- Comment se déroulent les processus de recolonisation ? À quel rythme ? Sur quelle durée ?
- Qui sont les pionniers ? Comment arrivent-ils ? Quelle relation avec les traits d'histoire de vie des espèces (e.g. dispersés versus incubants) ?
- Quel serait l'impact de « labours » répétés ?



EVOLUTION CLIMATIQUE EN ARCTIQUE

Même les scénarios les plus optimistes d'évolution du climat envisagent la disparition progressive de la banquise arctique estivale et de l'inlandsis groenlandais ce qui représenterait des changements d'une ampleur jamais connue depuis la fonte des grandes calottes à l'issue du dernier épisode glaciaire. Le régime des grands fleuves sibériens et canadiens vont également évoluer. Si la fonte de la calotte groenlandaise s'accélère, comment les écosystèmes polaires, notamment côtiers, vont-ils réagir à des apports d'eau douce importants ? Les écosystèmes marins de l'Arctique sont donc amenés à subir de profondes modifications dans les années à venir et il faut se doter des moyens permettant d'en comprendre les étapes, les mécanismes, et les conséquences (par exemple toute la vie associée à la glace de mer va être concernée, avec des effets en cascade attendus sur d'autres niveaux trophiques). Les processus en cours semblent devoir se poursuivre de manière inéluctable. Sur un plan purement scientifique, ils offrent l'opportunité unique d'étudier un épisode de changement d'ampleur géologique à l'échelle d'un océan sur la durée de quelques générations de chercheurs. Sur un plan plus appliqué, il faudra disposer des connaissances nécessaires pour accompagner les changements dans l'optique d'une gestion durable des ressources et de développement économique. Par exemple, l'ouverture du passage du Nord-ouest et ses conséquences potentielles en termes de trafic maritime, de pollutions, de soutien à l'exploitation minière et pétrolière de nouveaux territoires relève, au paroxysme, de cette problématique. Il sera essentiel d'étudier les relations milieu – écosystèmes – sociétés dans un contexte d'exploitation croissante des ressources marines et minérales dans l'Arctique.

Au nord, la présence de la recherche française, bien réelle, passe avant tout par des collaborations internationales, en particulier avec les pays limitrophes (Russie, Canada, Scandinavie...). Au sud, existe une implantation historique qui bénéficie du soutien de l'IPEV pour mettre en œuvre des programmes de recherche polaire, grâce notamment à des bases subantarctiques et antarctiques permanentes qui fonctionnent depuis les années 1950. Cette situation asymétrique a conduit les équipes françaises à s'investir majoritairement dans l'hémisphère sud. Les axes de recherche des équipes INEE en sciences de la mer dans l'océan Austral touchent des disciplines variées : évolution, endémisme, biogéographie, écophysiologie, et plus récemment écologie côtière ou biologie de la conservation⁵.

Il est impératif que la France puisse préserver sa capacité à jouer son rôle d'acteur majeur de la recherche en Antarctique et dans l'océan austral. De fait, les équipes françaises ont acquis des compétences et un savoir-faire poussés dans les techniques scientifiques adaptées aux conditions extrêmes des hautes latitudes de l'océan austral et le secteur arctique offre l'opportunité de valoriser ce savoir-faire dans des cadres collaboratifs internationaux autour d'axes thématiques comme :

- les modifications de la biodiversité associée à la réduction saisonnière de la glace de mer et leurs conséquences sur les réseaux trophiques régionaux ;
- l'impact du changement de régime des grands fleuves sibériens.



5 - Programme Proteker qui vise à établir une ligne de base pour le suivi écologique et génétique, la protection et la conservation des habitats benthiques à Kerguelen.

VIII.4

Trois contextes géographiques

A titre d'illustration pour des approches très transversales des sciences de la mer, trois entrées géographiques sont évoquées. Ces choix ont valeur d'exemple et ils n'excluent en rien d'autres secteurs de l'océan (certains sont d'ailleurs abordés ci-dessus comme les mers polaires ou le domaine profond). Pour autant, ces choix ne sont pas arbitraires car ils illustrent des contextes écologiques et sociologiques particuliers et ils tiennent éventuellement compte d'une situation géopolitique remarquable.

- **La Méditerranée** est un exemple de mer fermée sujette à de très fortes pressions anthropiques sur ses rivages comme en haute mer et soumise à des invasions biologiques critiques via le canal de Suez. Par ailleurs, la France y est politiquement très présente pour des raisons historiques et géographiques ce qui se traduit notamment par la mise en place de grands programmes

collaboratifs comme *Mistral*.

- **L'océan Indien** est un lieu remarquable pour traiter de question d'insularité, d'isolement et de connectivité le long d'un gradient latitudinal qui peut aller du tropical au subantarctique. C'est aussi un des points chauds reconnu de la biodiversité. Tout comme en Méditerranée, la France y est très présente que ce soit dans le canal du Mozambique (Mayotte, îles Eparses), à La Réunion ou dans les Terres australes.

- **La Manche** illustre une situation de transition biogéographique de mer peu profonde et étroite soumise à une pression anthropique forte (trafic maritime, pêche, aquaculture, effluents du continent) qui va aller en s'accroissant avec l'installation de grands parcs éoliens offshore, de centrales marémotrices hydroliennes ou houlomotrices expérimentales.

VIII.4.1 La Méditerranée

Cette mer a une très forte originalité héritée de son passé géologique comme de son histoire plus récente sous influence anthropique. Cette caractéristique se retrouve aussi bien dans son fonctionnement hydrologique, que dans la richesse et l'originalité de sa biodiversité, ou que dans les contraintes qui ont affecté le bassin depuis le néolithique. Une telle situation, unique en son genre, en fait un objet d'étude à privilégier d'autant que la France y affiche fortement sa présence.

Jusqu'à la fin du Crétacé, l'emplacement de l'actuelle Méditerranée correspondait à la terminaison occidentale de la Téthys largement connectée à l'Indopacifique et à l'Atlantique. Le début de la formation d'un véritable bassin méditerranéen date du Paléocène avec la fermeture progressive des communications avec l'océan Indien. La suture orientale est réalisée au début du Miocène (20 Ma). Vers 6 Ma, la fermeture des connexions avec l'Atlantique provoque la crise messinienne à l'origine d'une phase d'extinction majeure induite par une baisse drastique du niveau de la mer et une

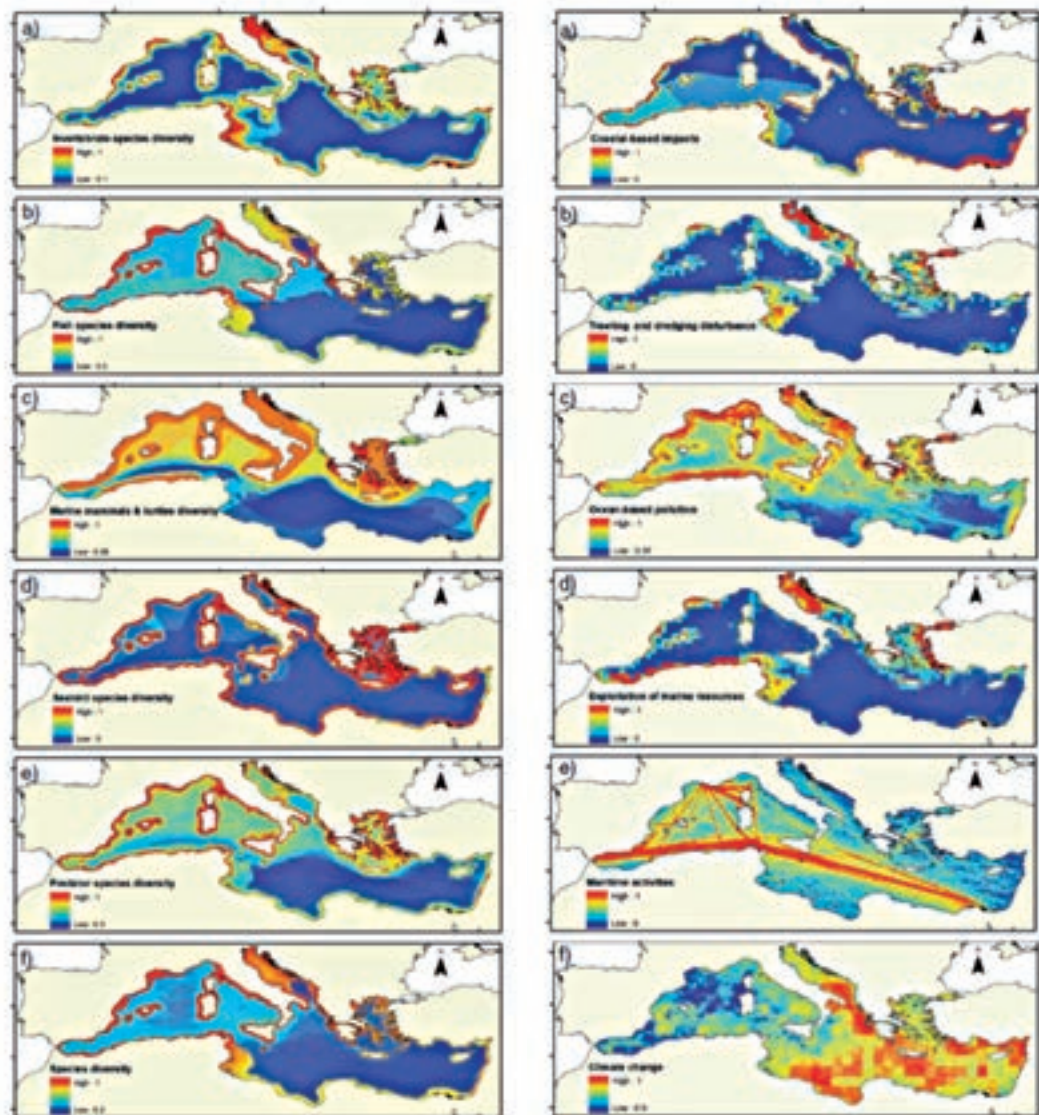
forte augmentation de salinité. Il y a 5 millions d'années la connexion avec l'Atlantique s'ouvre à nouveau (Gibraltar) permettant l'entrée de nouvelles espèces. Depuis 1869 une connexion artificielle avec la mer rouge, le canal de Suez, a engendré l'arrivée de nombreuses espèces exotiques. Cette histoire fait qu'existe un **biota méditerranéen** (communauté historique) qui **représente une situation unique avec des héritages téthysiens, un goulot d'étranglement au Messinien, des arrivants atlantiques et plus récemment les migrants lessepsiens, sans compter les espèces différenciées au sein du bassin.**

De nos jours, la mer Méditerranée compterait plus de 17 000 espèces et contribuerait à hauteur de 7% de l'ensemble de la biodiversité marine, ce qui est considérable sachant qu'elle représente moins de 1% de la surface de l'océan mondial (le bassin méditerranéen est identifié comme un « hot spot » de biodiversité). De plus cette biodiversité inclut une forte proportion d'endémiques dont certains sont emblématiques comme le phoque moine de Méditerranée.

née ou constituent des habitats uniques comme la posidonie. Cette biodiversité est très inégalement répartie spatialement avec quelques « point chaud » au nord-ouest de la Méditerranée et des zones de plus faible richesse spécifique comme le sud-est (Figure VIII.9). En contrepoint à cette diversité, la Méditerranée est la mer où les espèces introduites (via Suez ou la conchyliculture) sont les plus abondantes au monde, avec un taux d'invasives relativement élevé. La mer Méditerranée est aussi l'un des espaces maritimes où l'action de l'homme est la plus marquée avec une forte pression de pêche, une forte densité de population (175 millions d'habitants sur l'ensemble du pourtour méditerranéen et 350 millions de touristes par an), une pollution sans cesse grandissante et une température moyenne

qui devrait augmenter (+3,1°C en moyenne d'ici 2100). Plus précisément, les impacts sur les systèmes côtiers sont les plus importants dans les zones les plus anthropisées. La pêche concentre ses impacts sur le nord et l'ouest du bassin. Les nuisances liées au trafic maritime sont évidemment localisées sur les routes de navigation en pleine mer et proche des ports de commerce importants. Le changement global, à travers l'augmentation de température devrait être plus prononcé dans le sud et l'est du bassin. La mer Méditerranée est devenue une région prioritaire dans un contexte planétaire de prise de conscience de la nécessité de protéger les espèces. Ainsi, plus d'une centaine d'aires marines protégées (AMP) y ont été créées depuis les années 1960. Cependant elles

Figure VIII.9. Patrons spatiaux de biodiversité de plusieurs groupes d'espèces en Méditerranée exprimés en pourcentage de chaque groupe (colonne de gauche) et patrons spatiaux des menaces exprimés en pourcentage des valeurs maximales observées (colonne de droite) ; (d'après Coll et al. 2012).



ne représentent que 0,4% de la surface totale (9 910 km²) et 5% du plateau continental. De fait, elles ne couvrent pas l'ensemble de la biodiversité, notamment pas celle des tortues ou des mammifères marins qui sont exclus du réseau d'AMP. Ces AMP participent néanmoins au maintien des populations exploitées par exportation de larves et de biomasse et donc au développement durable de la pêche notamment artisanale sur le plateau continental.

Le principal enjeu scientifique est de pouvoir comprendre (par expérimentation ou modélisation) la dynamique de la biodiversité méditerranéenne face aux contraintes multiples qui s'exercent à l'échelle locale (pêche) ou globale (climat). Il s'agira aussi d'étendre et d'optimiser le réseau des aires marines protégées afin de garantir le maintien de l'ensemble des compo-

santes de la biodiversité, un flux de larves vers les écosystèmes exploités, la protection d'habitats et d'espèces remarquables (corail, posidonie), et la connectivité entre sous-populations.

Par ailleurs le littoral méditerranéen est particulièrement concerné par l'évolution des usages des espaces littoraux et côtiers depuis un demi-siècle. Il s'agit à la fois de l'industrialisation, de l'implantation du tourisme de masse, des désindustrialisations qui ont touché certains secteurs comme les industries sidérurgiques, les constructions navales, les pêches. L'ouverture de zones protégées est aussi à souligner. L'étude de l'évolution de ces pratiques et, au-delà des discours et comportements « idéologiques », de leurs conséquences effectives sur les socio-écosystèmes méritent de constituer, avec l'écologie portuaire, un domaine de recherche à promouvoir.

VIII.4.2 L'océan Indien

Au sein des outre-mer français, existent des territoires maritimes peu ou mal connus qui non seulement ont une valeur intrinsèque, mais sont aussi des modèles d'intérêt pour faire progresser les sciences de l'écologie et de l'environnement et leur permettre de répondre aux défis que rencontrent nos sociétés. Parmi ces territoires, figurent ceux de l'océan Indien. Comme dans d'autres régions tropicales de l'océan, la France y possède des îles dont l'intérêt n'est pas proportionnel à leur taille. Ces territoires insulaires (La Réunion, Mayotte, les îles Eparses, les îles subantarctiques) suscitent des enjeux multiples. Les plus évidents concernent des questions de souveraineté, de coopération régionale, de sécurité et d'intérêt économique. Les seules îles Eparses qui représentent une superficie d'environ 40 km², sont entourées d'une ZEE de plus de 640 000 km². Cette zone autorise les armements français mais aussi étrangers à pratiquer des activités de pêche fructueuses des grands pélagiques comme le thon. L'océan Indien procure environ 8 millions de tonnes de produits issus de la pêche et 23 millions de tonnes issus de l'aquaculture. Les zones orientale et occidentale de l'océan Indien font partie des rares zones océaniques où les débarquements sont en augmentation (FAO, 2011). Ces ressources sont vitales pour les populations locales.

Avec ces systèmes insulaires et les zones

océaniques qui leurs sont associées, la communauté scientifique dispose d'un formidable champ de recherche dans toutes les disciplines des sciences de la mer et ce dans les dimensions horizontales et verticales. Ce potentiel tient tout d'abord aux **gradients géographiques et anthropiques dans lesquels s'inscrivent les écosystèmes** du secteur. De sa partie tropicale à sa partie australe, l'océan Indien couvre près de 60° de latitude et ses eaux de surface présentent un gradient thermique nord-sud dont l'amplitude peut dépasser 15°C. Il abrite près de 30% des récifs coralliens de la planète. Les 36 pays qui bordent cet océan, qui sont tous considérés comme pays en développement, rassemblent 30% de la population mondiale. Il regroupe ainsi des lieux privilégiés pour étudier les impacts des changements environnementaux passés et actuels notamment à travers les formations coralliennes qui sont à la fois des mémoires précieuses des variations passées du niveau de la mer et des indicateurs sensibles des pressions d'origine anthropique actuelles.

Bien que tous soient soumis aux effets directs des changements climatiques, les écosystèmes marins de l'océan Indien ne sont pas tous impactés par les mêmes pressions et celles-ci présentent des niveaux très différents. Celles engendrées à une échelle locale par les populations humaines se déclinent en une très large



gamme en fonction de la densité des populations et de leurs activités. Ainsi, certaines des îles Eparses ou les îles subantarctiques sont sinon très proches du point zéro de ces influences, du moins sont supposées être peu ou pas soumises aux influences anthropiques directes (Figure VIII.10). **Comprendre comment fonctionne un écosystème sous très faible impact anthropique** est d'une importance capitale pour les recherches en écologie et environnement et notamment pour mieux évaluer l'impact actuel des activités humaines sur la biosphère et sa biodiversité.

De nombreux espaces marins de l'océan indien peuvent être considérés comme des réservoirs de biodiversité, telle la zone du canal du Mozambique qui abriterait plus de 6000 espèces, et dont l'inventaire n'est pas terminé,

mais qui nous rappelle le devoir de protection de cette diversité. Le parc naturel marin de Mayotte complété très récemment par celui des Glorieuses constituent une aire marine protégée de 110 000 km², indispensable étape de protection non seulement du patrimoine biologique local mais aussi d'une économie fragile appuyée sur les ressources marines.

Les richesses minérales des fonds marins de l'océan Indien font l'objet de convoitises internationales entraînant la multiplication des demandes de permis de recherche et d'extraction. Ces écosystèmes profonds très peu connus au fonctionnement reposant sur des équilibres fragiles devront eux aussi être protégés pour éviter que l'exploitation de leurs ressources ne conduise à des catastrophes écologiques silencieuses.

Les capacités de recherche régionales ont déjà contribué de façon exemplaire à la connaissance des écosystèmes marins. Elles ont été soutenues par les équipes métropolitaines via plusieurs programmes de recherche nationaux (Biodiversité des Iles de l'Océan Indien, Iles Eparses,...) et internationaux, mais il est temps, face aux enjeux régionaux qui s'amplifient, de proposer une action collective à long terme rassemblant les capacités et les moyens de recherche des multiples partenaires en un grand observatoire de l'océan Indien (GOI) qui permettrait d'une part de faciliter les opérations de recherche et d'encourager leur nature interdisciplinaire et internationale et d'autre part de constituer une interface dynamique avec les besoins d'expertise, de transfert des connaissances, d'aide à la décision pour les sociétés régionales. **Le contexte géopolitique de l'océan Indien rencontre aujourd'hui des questionnements scientifiques innovants, situation qu'il faut saisir sans tarder en y impliquant l'institut.** Dans ce contexte, l'université de la Réunion devrait constituer un point d'appui indispensable.

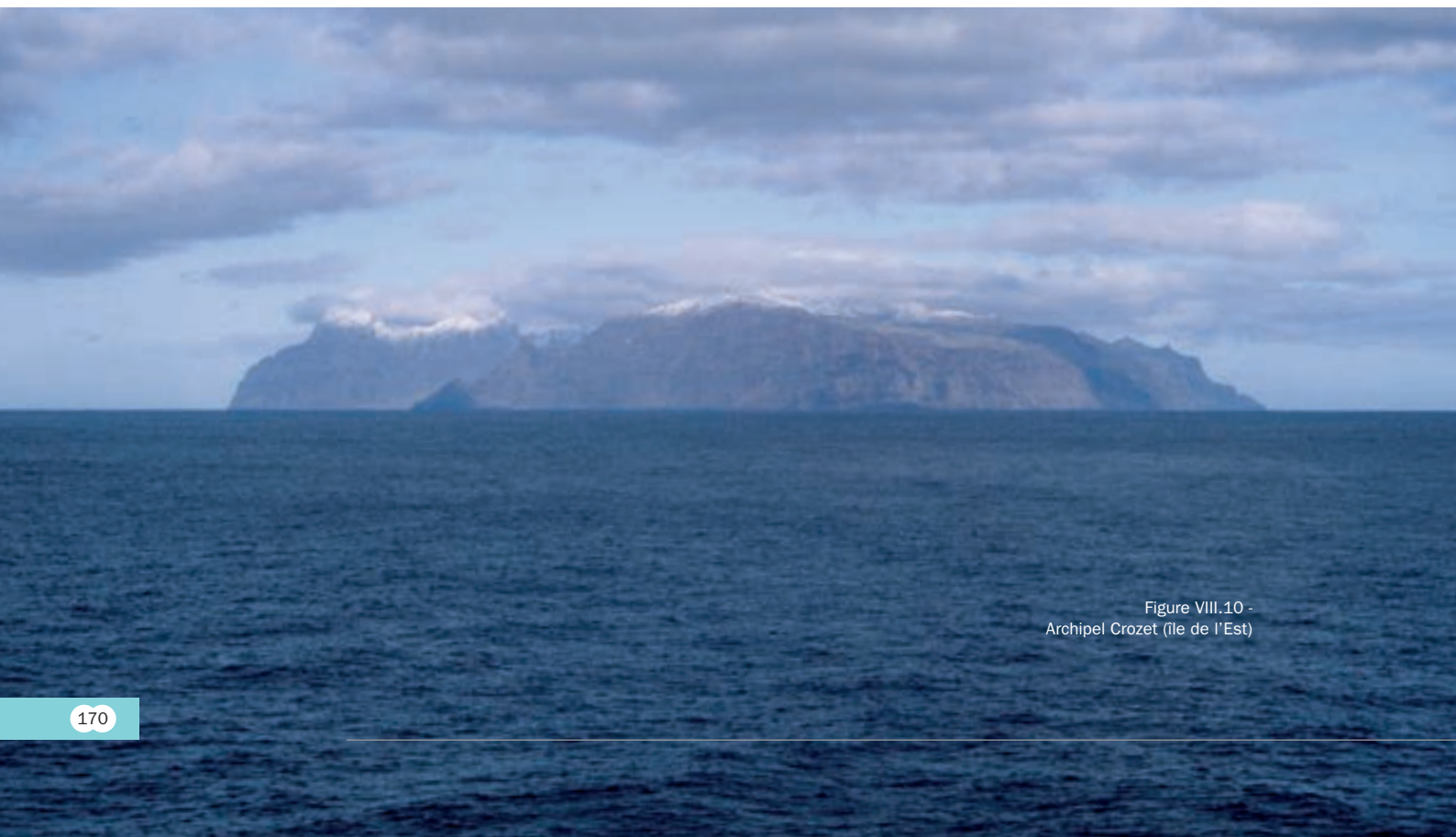


Figure VIII.10 -
Archipel Crozet (Île de l'Est)

VIII.4.3 La Manche : une zone de transition biogéographique fortement exposée au changement global

A l'échelle de l'Atlantique nord-est, la Manche et la Mer d'Iroise se situent à un **carrefour biogéographique entre les provinces boréale froide au nord et lusitanienne plus chaude au sud**. Elles hébergent à ce titre une diversité remarquable dont la distribution est fortement influencée par les gradients thermiques de température de sorte que de nombreuses espèces marines s'y retrouvent en limite d'aires de répartition (Figure VIII.11). D'autre part, cette région héberge une

exceptionnelle réserve de diversité génétique pour de nombreuses espèces d'algues et d'invertébrés qui pourrait trouver sa source dans une mise en contact secondaire de populations ayant trouvé des zones refuges au nord et au sud de la Manche lors des dernières glaciations. **Ces originalités dans l'organisation de la biodiversité font de la Manche un véritable laboratoire naturel pour étudier sa dynamique en réponse au changement climatique à différents niveaux d'organisation.**



Figure VIII.11. La gorgone *Eunicella verrucosa*, exemple d'espèce en limite d'aire de répartition.

En dépit des incertitudes que nous avons à prédire les impacts attendus du changement climatique sur la biodiversité, les principaux questionnements qui peuvent être abordés plus particulièrement en Manche concernent la perméabilité relative des barrières biogéographiques sur la distribution de la biodiversité face au changement global.

- A quelle vitesse les organismes marins sont en mesure de coloniser différents espaces en fonction de leurs traits d'histoire de vie ?
- Quel rôle joue l'organisation des paysages marins sur les potentiels de colonisation, la Manche offrant sur des surfaces réduites des degrés de fragmentation des habitats extrêmement variables ?
- La diversité des réponses spécifiques aux changements environnementaux devant conduire à la mise en place de nouvelles combinaisons d'espèces (i.e. communautés analogues), quelles seront la dynamique et les fonctionnalités de ces nouvelles communautés ?

L'hétérogénéité des diversités génétiques observées en Manche selon les taxons considérés offre *in fine* des modèles biologiques multiples pour mieux appréhender les capacités d'acclimatation et d'adaptation des espèces aux modifications rapides des conditions environnementales.

De manière comparable à ce qui est observé dans de nombreux sites du littoral nord-ouest européen, la région est une zone soumise à de nombreuses pressions anthropiques d'emprise variable. Ces activités regroupent à la fois des activités séculaires comme le trafic maritime intense, le développement d'infrastructures portuaires, la pêche et la conchyliculture, l'eutrophisation ou l'introduction d'espèces exotiques, et des activités nouvelles en pleine expansion comme le développement des énergies marines renouvelables. Ainsi, les deux premières hydroliennes pilotes en France sont situées en Mer d'Iroise et en Manche occidentale alors que trois des quatre futurs parcs éoliens en mer seront situés

au large des côtes bretonnes et normandes. Le développement de ces nouvelles activités contribuera largement à l'artificialisation des milieux et soulève de nombreuses interrogations quant à leur incidence sur le fonctionnement des écosystèmes et la dynamique de la biodiversité. Nouveaux éléments dans le paysage marin côtier, elles peuvent ainsi servir de points d'entrée privilégiés des espèces invasives et moduler les patrons de connectivité, favorisant ou non la colonisation de nouveaux habitats par certaines espèces.

Outre une fragmentation des habitats naturels ainsi qu'une artificialisation des milieux, l'an-

thropisation croissante de la zone littorale est à l'origine de conflits d'usages multiples sur des surfaces réduites auxquels s'ajoute une politique volontaire de développement d'aires marines protégées. De tels conflits d'usage sont en train d'émerger dans la région, contrairement à d'autres secteurs comme la Méditerranée où ils l'ont fait depuis longtemps. **Améliorer nos connaissances du fonctionnement et de l'évolution du socio-écosystème côtier** tout en capitalisant sur l'expérience acquise en Méditerranée est devenu ainsi une nécessité absolue qui trouve toute sa justification en Manche.

A l'échelle de l'Institut, les recherches sur cette zone peuvent bénéficier du support de plusieurs unités majeures de l'INEE, disposant entre autres de longues séries d'observations ou de données historiques sur la distribution de la biodiversité infra-spécifique ou spécifique, de moyens à la mer substantiels, et pouvant désormais s'appuyer sur le Labex Mer à Brest et la création toute récente d'une Zone atelier en Mer d'Iroise.



POUR EN SAVOIR PLUS

- Ballesteros E. 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanogr Marine Biology* 44: 123-195.
- Bambridge T. & Rigo B. 2012. *Le Pacifique et la Mondialisation*. Editions du CNRS, Collection communication politique, 233 p.
- Barnett J. & Campbell J. 2010. Climate change and small island states. Power, knowledge and the South Pacific. Earthscan, London Washington.
- Bellemain E. & Ricklefs R.E. 2008. Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology and Evolution* 23: 461-468.
- Botsford L.W., White J.W., Coffroth M.A., Paris C.B., Planes S., Shearer T.L., Thorold S.R., Jones G.P. 2009. Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28: 327-337.
- Cebrían E & Rodríguez-Prieto C. 2012. Marine Invasion in the Mediterranean Sea: The Role of Abiotic Factors When There Is No Biological Resistance. *PloSOne* 7: e31135.
- Çinar M.E., Bilecenoglu M., Öztürk B., Kata an T., Yoke M.B., Aysel V., Da li E., Açik S., Özcan T., Erdo an H. 2011. An updated review of alien species on the coasts of Turkey. *Mediterranean Marine Science* 12: 257-315.
- Coll M., Piroddi C., Steenbeek J., Kaschner K., Ben Rais Lasram F., Aguzzi J., Ballesteros E., Bianchi C.N., Corbera J., Danovaro R. et al. 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PloSOne* 5: e11842.
- Coll M., Piroddi C., Albouy C., Ben Rais Lasram F., Cheung W.W.L., Christensen V., Karpouz V.S., Guilhaumon F., Mouillot D., Paleczny M., Palomares M.L., Steenbeek J., Trujillo P., Watson R., Pauly D. 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecology and Biogeography* 21: 465-480.
- Cowie R.H. & Holland B.S. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography* 33: 193-198.
- Crisci C., Bensoussan N., Romano J.C., Garrabou J. 2011. Temperature Anomalies and Mortality Events in Marine Communities: Insights on Factors behind Differential Mortality Impacts in the NW Mediterranean. *PloSOne* 6: e23814.
- Danovaro R., Company J.B., D'Onghia G., Galil B., Gambi C., Gooday A.J., Lampadariou N., Luna G.M., Morigi C., Olu K., Polymenakou P., Ramirez-Llodra E., Sabbatini A. Sardà F. Sibuet M., Tselepidis A. 2010. Deep-sea biodiversity in the Mediterranean sea: The known, the unknown, and the unknowable. *PloSOne* 5: e11832.
- De Broyer C., Danis B. and 64 Scar-MarBin taxonomic editors. 2011. How many species in the Southern ocean? Toward a dynamic inventory of the Antarctic marine species. *Deep Sea Research II* 58: 5-17.
- Gillespie R.G., Baldwin B.G., Waters J.M., Fraser C.I., Nikula R., Roderick G.K. 2012. Long distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 47-56.
- Giri C., Ochieng E., Tieszen L.L., Zhu Z., Singh A., Loveland T., Masek J., Duke N. 2010. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography* 20: 154-159.
- Glover A.G., Gooday A.J., Bailey D.M., Billett D.S.M., Chevaldonné P., Colaço A., Copley J., Cuvelier D., Desbruyères D., Kalođeropoulou V., Klages M., Lampadariou N., Lejeune C., Mestre N.C., Paterson G.L.J., Perez T., Ruhl H., Sarrazin J., Soltwedel T., Soto E.H., Thatje S., Tselepidis A., Van Gaever S., Vanreusel A. 2010. Temporal change in deep-sea benthic ecosystems: a review of the evidence from recent time-series studies. *Advances in Marine Biology* 58: 1-95.
- Griffith H. 2010. Antarctic Marine Biodiversity – What Do We Know About the Distribution of Life in the Southern Ocean? *PloSOne* 5: e11683.
- ICES status report on climate change in the North Atlantic. Sept. 2011. 263pp.
- Ingels J., Vanreusel A., Brandt A., Catarino A.I., David B., De Ridder C., Dubois P., Gooday A., Martin R., Pasotti F. & Robert H. 2012. Possible effects of global environmental changes on Antarctic benthos: a synthesis across five major taxa. *Ecology and Evolution* 2: 453-485.
- Jones P & Lea J. 2007. What has happened to urban reform in the island Pacific? Some lessons from Kiribati and Samoa. *Pacific Affairs* 80: 473-491.
- Juan C., Guzik M.T., Jaume D., Cooper S.J.B. 2010. Evolution in caves: Darwin's 'wrecks of ancient life' in the molecular era. *Molecular Ecology* 19: 3865-3880.
- Méheux K., Dominey-Howes D., Lloyd K. 2007. Natural hazard impacts in small island developing states: a current review of current knowledge and future research needs. *Natural Hazards* 40: 429-446.
- Nunn D.P. 2009. Responding to the challenges of climate change in the Pacific Islands: management and technological imperatives. *Climate Research* 40: 211-231.
- Paterson D.M., Hanley N.D., Black K., Defew E.C. & Solan M. 2011. Biodiversity, ecosystems and coastal zone management: linking science and policy. *Marine Ecology Progress Series* 434: 201-301.
- Pauley G. & Meyer C. 2002. Diversification in the Tropical Pacific: comparisons between marine and terrestrial systems and the importance of founder speciation. *Integrative and Comparative Biology* 42: 922-934.
- Perez T., 2008. Impact of climate change on biodiversity in the Mediterranean Sea. UNEP-MAP-RAC/SPA, RAC/SPA (Ed.), Tunis, 61 p.
- Piazza L., Balatab D., Cecchic E., Cinellia F., Sartoni G. 2010. Species composition and patterns of diversity of macroalgal coralligenous assemblages in the north-western Mediterranean Sea *Journal of Natural History* 44: 1-22.
- Planes S., Jones G.P., Thorold S.R., 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 5693-5697.
- Presgraves D.C. & Glor R.E. 2011. Evolutionary Biology: Speciation on Islands. *Current Biology* 20: 440-442.
- Rankey E.C. 2011. Nature and stability of atoll island shorelines: Gilbert Island chain, Kiribati, equatorial Pacific. *Sedimentology*. DOI 10.1111/j.1365-3091.2011.01241.x
- Sala E., Ballesteros E., Dendrinis P., Di Franco A., Ferretti F., Foley D., Fraschetti S., Friedlander A., Garrabou J., Güçlüsoy H., Guidetti P., Halpern B.S., Hereu B., Karamanlidis A.A., Kizilkaya Z., Macpherson E., Mangialajo L., Mariani S., Micheli F., Pais A., Riser K., Rosenberg A. A., Sales M., Selkoe K.A., Starr R., Tomas F., Zabala M. 2012. The Structure of Mediterranean Rocky Reef Ecosystems across Environmental and Human Gradients, and Conservation Implications. *PloSOne* 7: e32742.
- Sasal P., Mouillot D., Fichez R., Chifflet S, Kulbicki M., 2007. The use of fish parasites as biological indicators of anthropogenic influences in coral-reef lagoons: A case study of Apogonidae parasites in New-Caledonia. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1697-1706.
- Vacelet J., Boury-Esnault N., Harmelin J.G. 1994. Hexactinellid Cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep Sea Research I* 41: 965-973.
- Wafar M., Venkatamaran K., Ingole B., Khan S.A., LokaBharathi P. 2011. State of the knowledge of coastal and marine biodiversity of Indian Ocean countries. *PloSOne* 6: e14613
- Webb A.P. & Kench P.S. 2010. The dynamic response of reef islands to sea-level rise: evidence from multi-decadal analysis of island change in the Central Pacific. *Global Planetary Change* 72: 234-246.
- Webb T.J., Vanden Berghe E., O'Dor R. 2010. Biodiversity's big wet secret: The global distribution of marine biological records reveals chronic under-exploration of the deep pelagic ocean. *PloSOne* 5: e10223.
- Yamano H., Kayenne H., Yamaguchi T., Kuwahara Y., Yokoki H., Shimazaki H., Chikamori M. 2007. Atoll island vulnerability to flooding and inundation revealed by historical reconstruction: Fongafale Islet, Funafuti atoll, Tuvalu. *Global Planetary Change* 57: 407-416.



LISTE DES PARTICIPANTS

Coordinateurs et contributeurs des chapitres

Nicolas Bierne, CNRS/Université Montpellier 2, Montpellier
Catherine Boyen, CNRS/Université Paris 6, Roscoff
Robert Chenorkian, Aix-Marseille Université/CNRS, Marseille
Pierre Chevaldonné, CNRS/Aix-Marseille Université, Marseille
Joachim Claudet, CNRS/Université de Perpignan, Perpignan
Bruno David, CNRS/Université de Bourgogne, Dijon
Sylvie Dufour, CNRS/MNHN, Paris
Virginie Duvat-Magnan, Université de La Rochelle/CNRS, La Rochelle
Jean-Pierre Féral, CNRS/Aix-Marseille Université, Marseille
Nathalie Hervé-Fournereau, CNRS/Université Rennes 1, Rennes
Mohamed Jebbar, Université de Bretagne Occidentale/CNRS, Plouzané
Sylvain Lamare, Université de La Rochelle/CNRS, La Rochelle
Jean-Marc Lebel, Université de Caen Basse Normandie/CNRS, Caen
Nadine Le Bris, Université Paris 6/CNRS, Banyuls-sur-Mer
Guillaume Lecointre, MNHN/CNRS, Paris
Frédéric Marin, CNRS/Université de Bourgogne, Dijon
Sophie Martin, CNRS/Université Paris 6, Roscoff
Tarik Méziane, MNHN/CNRS, Paris
Serge Morand, CNRS/Université Montpellier 2, Montpellier
Behzad Mostajir, CNRS/Université Montpellier 2, Montpellier
David Mouillot, Université Montpellier 2/CNRS, Montpellier
Nathalie Niquil, CNRS/MNHN/Université de Caen Basse Normandie, Caen
Yves-Marie Paulet, Université de Bretagne Occidentale/CNRS, Plouzané
Thierry Perez, CNRS/Aix-Marseille Université, Marseille
Serge Planes, CNRS/EPHE/Université de Perpignan, Perpignan/Moorea
Philippe Pondaven, Université de Bretagne Occidentale/CNRS, Plouzané
Eric Thiebaut, Université Paris 6/CNRS, Roscoff
Marc Troussellier, CNRS/Université Montpellier 2, Montpellier
Olivier Van Canneyt, CNRS/Université de La Rochelle, La Rochelle
Colomban de Vargas, CNRS/Université Paris 6, Roscoff
Frédérique Viard, CNRS/Université Paris 6, Roscoff







Crédit photos/Illustrations : © CNRS : N. Bierne - C. Castejon - B. David - C. De Ridder - C. Destombe - F. Edmond - P. Got - R. Graille - J. Hall-Spencer - J. G. Harmelin - K. Hiscock - G. Lecointre - F. Marin - S. Motreuil - D. Mouillot - B. Pierrat - C. Sardet - W. Thomas - C. de Vargas - F. Viard - T. Vignaud - S. Villéger - © Ifremer - © Fotolia - Wikicommons - E. Tartrais