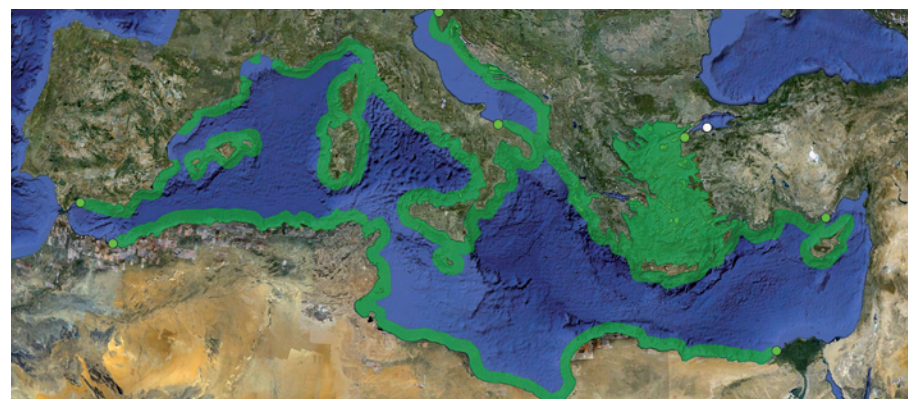
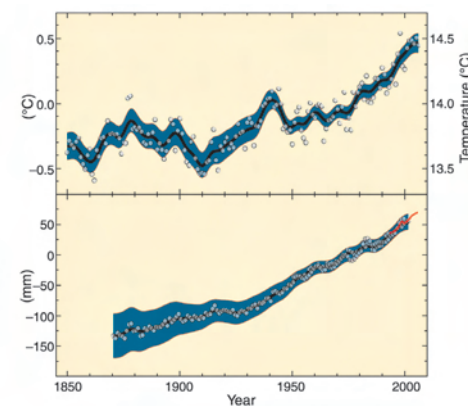




Les herbiers de Magnoliophytes marines de Méditerranée

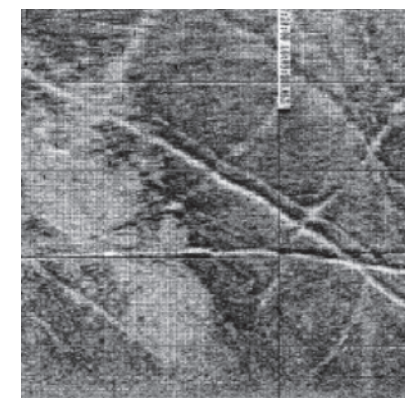
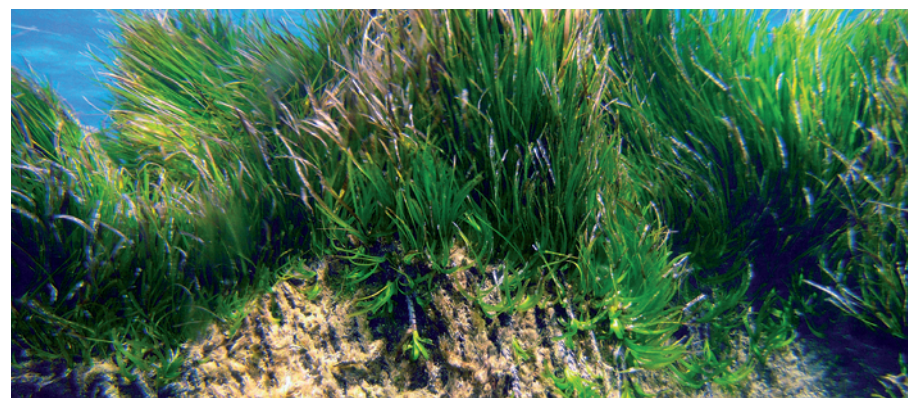
Résilience et contribution à l'atténuation des changements climatiques



UNION INTERNATIONALE
POUR LA CONSERVATION DE LA NATURE

IUCN-MED
Parque Tecnológico de Andalucía
Marie Curie, 22
29590 - Campanillas (Málaga), España
iucnmed@iucn.org
Tel +34 95 202 84 30
Fax +34 95 202 81 45
www.iucn.org/mediterranean

Le Centre de Coopération pour la Méditerranée
de l'IUCN est soutenu principalement par :



1	4	7	
2	5		
3	6	8	9

Photos de couverture :

- 1 Évolution de la température moyenne et du niveau de la mer depuis 1850 (d'après GIEC, *Bilan 2007 des Changements Climatiques : Rapport de Synthèse. Contributions des groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*, Figure RiD.1. GIEC, Genève, Suisse.).
- 2 *Cymodocea nodosa* © G. Pergent.
- 3 Herbier mixte à *Posidonia oceanica* et *Cymodocea nodosa* © G. Pergent.
- 4 *Halophila stipulacea* © G. Pergent.
- 5 Répartition de *Posidonia oceanica* en Méditerranée.
- 6 Herbier à *Posidonia oceanica* © G. Pergent.
- 7 Herbier à *Posidonia oceanica* © S. Ruitton.
- 8 Traces de chaluts mises en évidence le long du cap Corse à l'aide d'un sonar à balayage latéral.
- 9 Faisceaux foliaires de *Posidonia oceanica* © S. Ruitton.

Photos (sauf indication contraire) :

Copyright M. Foulquié, M.A. Mateo, G. Pergent & S. Ruitton.

La terminologie géographique employée dans cet ouvrage, de même que sa présentation, ne sont en aucune manière l'expression d'une opinion quelconque de la part de l'UICN sur le statut juridique ou l'autorité de quelque pays, territoire ou région que ce soit, ou sur la délimitation de ses frontières.

Les opinions exprimées dans cette publication ne reflètent pas nécessairement celles de l'UICN.

Le présent ouvrage a pu être publié grâce au soutien financier de l'Agence espagnole de Coopération internationale pour le Développement.

La reproduction de cette publication à des fins non commerciales, notamment éducatives, est permise sans autorisation écrite préalable du détenteur des droits d'auteur à condition que la source soit dûment citée.

La reproduction de cette publication à des fins commerciales, notamment en vue de la vente, est interdite sans autorisation écrite préalable du détenteur des droits d'auteur.

Publié par : UICN, Gland, Suisse et Malaga, Espagne.

Droits d'auteur :

© 2012 Union internationale pour la conservation de la nature et de ses ressources.

Citation:

Pergent G., Bazairi H., Bianchi C.N., Boudouresque C.F., Buia M.C., Clabaut P., Harmelin-Vivien M., Mateo M.A., Montefalcone M., Morri C., Orfanidis S., Pergent-Martini C., Semroud R., Serrano O., Verlaque M. 2012. *Les herbiers de Magnoliophytes marines de Méditerranée : résilience et contribution à l'atténuation des changements climatiques*. Gland, Suisse et Malaga, Espagne : IUCN. 80 pages.

Edition :

François-Xavier Bouillon, F-06800 Cagnes-sur-Mer.

Impression : Solprint, Mijas, Malaga, Espagne.

ISBN :

978-2-8317-1458-5

Produit par :

UICN-Centre de coopération pour la Méditerranée.

Disponible auprès de :

UICN-Centre de coopération pour la Méditerranée
C/ Marie Curie 22

29590 Campanillas, Malaga, Spain

Tel: +34 952 028430

Fax: +34 952 028145

www.iucn.org/mediterranean

ou

UICN (Union internationale
pour la conservation de la nature)

Service des publications

Rue Mauverney 28

1196 Gland, Suisse

Tél +41 22 999 0000

Fax +41 22 999 0020

books@iucn.org

www.iucn.org/publications

Les herbiers de Magnoliophytes marines de Méditerranée

Résilience et contribution à l'atténuation des changements climatiques

Août 2012

Gérard Pergent, GIS Posidonie et Equipe « Ecosystèmes Littoraux », Université de Corse (F)

Hocein Bazairi, Faculté des Sciences Rabat, Université Mohammed V – Agdal (MA)

Carlo Nike Bianchi, Dipartimento per lo studio del Territorio e delle sue Risorse (DipTeRis), Università di Genova (I)

Charles-François Boudouresque, GIS Posidonie et Mediterranean Institute of Oceanography (MIO),
Université d'Aix-Marseille (F)

Maria Cristina Buia, Stazione Zoologica Anton Dohrn di Napoli (I)

Philippe Clabaut, Consultant en Géologie littorale et Marine (F)

Mireille Harmelin-Vivien, GIS Posidonie et Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), Université d'Aix-Marseille (F)

Miguel Angel Mateo, Centre d'Estudis Avançats de Blanes – CSIC (ES)

Monica Montefalcone, Dipartimento per lo studio del Territorio e delle sue Risorse (DipTeRis), Università di Genova (I)

Carla Morri, Dipartimento per lo studio del Territorio e delle sue Risorse (DipTeRis), Università di Genova (I)

Sotiris Orfanidis, **Ινστιτούτο Αλιευτικής Έρευνας**, Fisheries Research Institute (GR)

Christine Pergent-Martini, GIS Posidonie et Equipe « Ecosystèmes Littoraux », Université de Corse (F)

Rachid Semroud, École Nationale Supérieure des Sciences de la Mer et de l'Aménagement du Littoral (DZ)

Oscar Serrano, Centre d'Estudis Avançats de Blanes – CSIC (ES)

Marc Verlaque, GIS Posidonie et Mediterranean Institute of Oceanography (MIO), Université d'Aix-Marseille (F)



AU SUJET DE L'UICN

L'UICN, Union internationale pour la conservation de la nature, aide à trouver des solutions pratiques aux problèmes de l'environnement et du développement les plus pressants de l'heure.

L'UICN œuvre dans les domaines de la biodiversité, des changements climatiques, de l'énergie, des moyens d'existence et lutte en faveur d'une économie mondiale verte, en soutenant la recherche scientifique, en gérant des projets dans le monde entier et en réunissant les gouvernements, les ONG, l'ONU et les entreprises en vue de générer des politiques, des lois et de bonnes pratiques.

L'UICN est la plus ancienne et la plus grande organisation mondiale de l'environnement. Elle compte plus de 1 200 membres, gouvernements et ONG, et près de 11 000 experts bénévoles dans quelque 160 pays. Pour mener à bien ses activités, l'UICN dispose d'un personnel composé de plus de 1 000 employés répartis dans 45 bureaux et bénéficie du soutien de centaines de partenaires dans les secteurs public, privé et ONG, dans le monde entier.

www.uicn.org

Sommaire

Avant-propos	7	C. CONTRIBUTION À L'ATTÉNUATION DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES	47
A. LES SPÉCIFICITÉS DE LA MÉDITERRANÉE.....	9	C1. Atténuation des événements extrêmes	47
A1. Un bref aperçu de la géographie de la mer Méditerranée : aspects physiques, biologiques et anthropiques	9	C2. Les puits de carbone associés à <i>Posidonia oceanica</i>	50
A2. Les changements climatiques dans le bassin méditerranéen	15	D. CONCLUSION.....	57
A3. Les espèces de magnoliophytes marines.....	20	E. RÉFÉRENCES	59
B. IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES MAGNOLIOPHYTES EN MÉDITERRANÉE	27	F. ANNEXE	77
B1. Les termes liés à la théorie des perturbations	27		
B2. Les herbiers de magnoliophytes : pressions exercées et résilience	31		
B3. Impact du changement climatique sur les communautés associées aux herbiers de magnoliophytes marines.....	41		



Herbier à *Posidonia oceanica*.

Avant-propos

LE PROGRAMME MARIN DE L'UICN ET LE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Le Programme global marin et polaire de l'UICN (Global Marine and Polar Programme – GMPP) est largement engagé dans la problématique aiguë posée par l'actualité du changement climatique eu égard au milieu marin, notamment par les questions qu'elle soulève pour les récifs coralliens, les herbiers marins et les mangroves. Dans les grandes lignes, ses préoccupations peuvent être classées en deux catégories : d'une part l'adaptation et la résilience du point de vue écologique et social, et d'autre part la séquestration du carbone et l'atténuation des émissions.

Adaptation

L'adaptation au changement climatique et la résilience des écosystèmes forment l'une des préoccupations majeures pour le GMPP. L'UICN se penche sur les synergies qui s'articulent autour du concept scientifique de résilience et des questions de gestion et de politique marine. La prochaine étape consistera à promouvoir l'établissement de réseaux d'aires marines protégées qui sont, entre autres, susceptibles de constituer des outils de base autant destinés à favoriser l'adaptation et la résilience des écosystèmes marins contre le réchauffement, qu'à protéger la biodiversité et reconstituer des stocks halieutiques capables de soutenir une pêche durable.

Séquestration et atténuation

Les herbiers marins représentent un potentiel de séquestration de carbone considérable et, au moment où le crédit-carbone prend une place grandissante dans la lutte contre le changement climatique, une attention croissante est donnée aux écosystèmes marins et à leurs possibilités. Il faudrait donc protéger et gérer les écosystèmes côtiers naturellement actifs dans la fixation et la séquestration du carbone (estrans, mangroves et herbiers) de manière à ce qu'ils demeurent des puits de carbone efficaces, voire à amplifier ce potentiel de séquestration.

Ce document est un rapport technique relatif à l'état de la question dans le bassin méditerranéen.

Il décrit les spécificités de la mer Méditerranée et le phénomène du changement climatique observé à l'échelle de cette région. Il présente ensuite les caractéristiques des cinq espèces de macroalgues présentes dans ses eaux.

Dans un second temps, il décrit l'impact du changement climatique sur les herbiers méditerranéens, d'abord en ce qui concerne les pressions qu'il y exerce et leur résilience à ces pressions, et ensuite en ce qui concerne les communautés qui leur sont associées.

La dernière partie du document est consacrée au rôle joué par les herbiers dans l'atténuation des conséquences du changement climatique, en prenant en compte les événements climatiques extrêmes et la fixation ou la séquestration du carbone bleu.

GB	Royaume-Uni (Gibraltar)	1	Détroit de Gibraltar
E	Espagne	2	Mer d'Alboran
F	France	3	Mer des Baléares
MC	Principauté de Monaco	4	Golfe du Lion
I	Italie	5	Mer de Sardaigne
SLO	Slovénie	6	Mer Ligure
HR	Croatie	7	Mer Tyrrhénienne
BIH	Bosnie-Herzégovine	8	Détroit de Sicile
MNE	Monténégro	9	Golfe de Gabès
AL	Albanie	10	Détroit de Messine
GR	Grèce	11	Mer Adriatique
TR	Turquie	12	Golfe de Syrte
SYR	Syrie	13	Mer Ionienne
CY	Chypre	14	Mer Égée
RL	Liban	15	Mer de Marmara
IL	Israël	16	Détroit du Bosphore
ET	Égypte	17	Mer du Levant
LY	Libye	18	Canal de Suez
TN	Tunisie	19	Mer Noire
DZ	Algérie	20	Mer Rouge
MA	Maroc		

A. Les spécificités de la Méditerranée

A1. UN BREF APERÇU DE LA GÉOGRAPHIE DE LA MER MÉDITERRANÉE : ASPECTS PHYSIQUES, BIOLOGIQUES ET ANTHROPIQUES

Coordination :

C.N. Bianchi, M. Montefalcone, C. Morri et C.F. Boudouresque.

Caractères physiques

La mer Méditerranée est un bassin semi-fermé situé entre l'Europe, l'Afrique et l'Asie. Les océanographes l'appellent parfois la Méditerranée eurafricaine ou la mer Méditerranée européenne, pour la distinguer d'autres mers méditerranéennes (c'est-à-dire « au milieu des terres »). Elle s'étend sur à peu près 2,5 millions de km² (incluant la mer de Marmara mais pas la mer Noire), mesure quelques 3 860 km d'Ouest en Est pour une largeur maximum

d'environ 1 600 km ; sa ligne de rivage représente 46 000 km. La profondeur moyenne est de 1 500 m et le point le plus profond est de 5 267 m, en mer Ionienne. Peu profond, le détroit de Sicile divise la Méditerranée en deux bassins principaux : la Méditerranée occidentale et la Méditerranée orientale, subdivisées à leur tour en mers plus petites comme les mers d'Alboran, Ligure, Tyrrhénienne, Ionienne, Adriatique, Égée, Levantine, etc. (Figure 1).

La Méditerranée est connectée à l'océan Atlantique par le détroit de Gibraltar, qui ne compte que 14 km de large et 300 m de profondeur (Figure 1). Comme le bassin est entouré par une région aride, l'évaporation excède grandement l'apport des précipitations et des fleuves. Particulièrement importante dans le Sud-Est, cette évaporation provoque une baisse du niveau de la mer et une augmentation de sa salinité, qui passe d'environ 37 en mer Ligure à 39 en mer Levantine. Le Nord de l'Adriatique est exceptionnel car la faible profondeur et les apports en eaux depuis le continent font chuter la salinité à 34, voire moins. L'apport continu en eaux

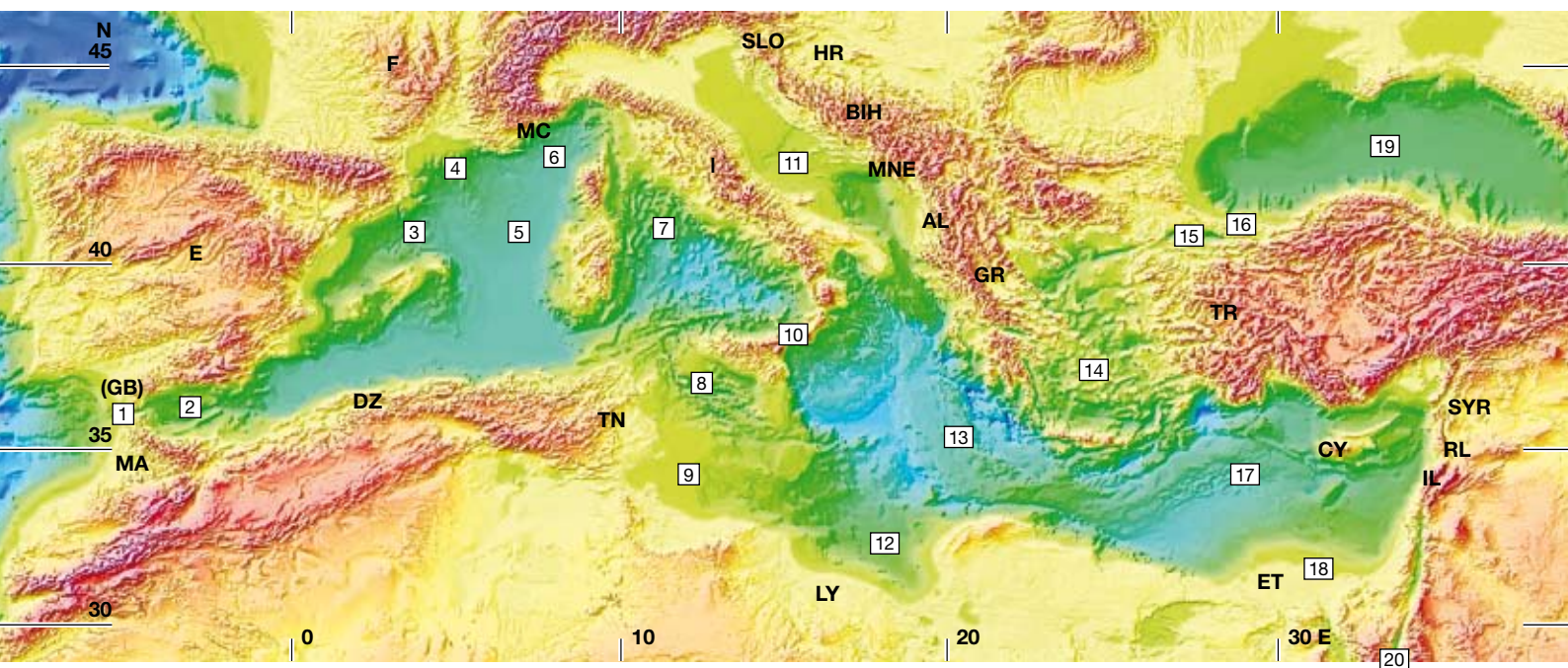


Fig. 1 : La mer Méditerranée. Carte basée sur le document : *An interactive global map of seafloor topography based on satellite altimetry and ship depth soundings*. Meghan Miller, Walter H.F. Smith, John Kuhn, & David T. Sandwell. NOAA Laboratory for Satellite Altimetry. <http://ibis.grdl.noaa.gov>

de surface depuis l'Atlantique est donc la principale source de remplissage et de renouvellement des eaux méditerranéennes (Millot, 2005), et l'on estime qu'il faut à peu près un siècle pour que celles-ci soient complètement renouvelées à travers le détroit de Gibraltar. L'eau relativement froide et peu salée de l'Atlantique qui entre en Méditerranée se réchauffe en se déplaçant vers l'est et forme ce que l'on appelle l'eau atlantique modifiée (MAW, *Modified Atlantic Water*) entre la surface et 75 à 300 m de profondeur. En moyenne, la température des eaux de surface varie de 13 à 22 °C dans le Nord-Ouest et de 17 à 28 °C dans le Sud-Est. Les plus hautes températures sont mesurées dans le golfe de Syrte, le long des côtes de Libye, où la température en août peut atteindre 31 °C ; les plus basses dans l'extrême Nord de l'Adriatique où la température moyenne de février chute à 5 °C, voire moins. La MAW plonge au Nord du bassin Levantin, formant ce que l'on appelle l'eau intermédiaire levantine (LIW, *Levantine Intermediate Water*), qui circule vers l'Ouest pour sortir par le détroit de Gibraltar. Un troisième niveau, entre 600 m et le fond, est constitué par les eaux profondes de Méditerranée (MDW, *Mediterranean Deep Water*) qui proviennent en hiver du golfe du Lion et de la mer Ligure, du Sud de l'Adriatique, et de plusieurs zones de la mer Égée (Durrieu de Madron *et al.*, 2005). Les MDW sont clairement plus chaudes (13 °C) et plus salées (38) que les eaux profondes océaniques (2-4 °C, salinité 35).

La circulation de surface de la Méditerranée consiste, d'une manière schématique, en un mouvement de l'eau dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, distinct dans chacun des deux bassins. Ce courant, plus dynamique en hiver et plus faible en été, perd de sa force quand il se dirige vers l'Est, mais il est encore identifiable dans le détroit de Sicile et au large des côtes levantines. Une petite quantité d'eau entre en Méditerranée en provenance de la mer Noire, au travers du Bosphore, et une quantité encore moindre pénètre par le canal de Suez qui relie la mer Rouge à la Méditerranée, depuis 1869 (Galil, 2006a). En raison de la complexité du littoral Nord et du nombre important d'îles, plusieurs petits tourbillons ou autres courants locaux constituent des éléments essentiels dans la circulation générale (Pinardi & Masetti, 2000). Les marées, dont l'amplitude n'est pourtant significative que dans le golfe de Gabès et dans le Nord de l'Adriatique, ajoutent à la complexité des courants dans les passages étroits comme le détroit de Messine. À cause de la circulation anti-estuarienne et du faible apport en nutriments extérieurs, la production biologique de la Méditerranée décroît du Nord au Sud et d'Ouest en Est. En dehors des remontées locales de nutriments (upwelling de mer Ligure par exemple) ou des apports fluviaux dans certaines zones côtières (comme au niveau des embouchures de l'Ebre, du Rhône, du Pô et autrefois du Nil), la concentration en phosphates et en nitrates, généralement faible, ainsi que la faible production primaire ($< 150 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), font de la Méditerranée l'une des mers les plus oligotrophes au monde (Regaudie-de-Gioux *et al.*, 2009).

Les événements climatiques survenus ces dernières décennies, comme ce que l'on a appelé l'*Eastern Mediterranean Transient* (EMT) et qui a provoqué une inversion de courants en mer Ionienne (Briand, 2000a), altèrent le schéma de la circulation méditerranéenne, et notamment le processus de formation des eaux profondes (Briand, 2009).

Biogéographie

Les tentatives pour fournir une estimation du nombre d'espèces marines vivant en Méditerranée sont relativement récentes (Fredj *et al.*, 1992 ; Bianchi & Morri, 2000 ; Boudouresque, 2004 ; Coll *et al.*, 2010), et avancent un nombre d'espèces macroscopiques allant de 8 500 à 17 000. Au total, la mer Méditerranée pourrait être habitée par 15 000 à 20 000 espèces marines (Bianchi *et al.*, 2012). Le niveau élevé du taux actuel d'introduction d'espèces exotiques en Méditerranée (Boudouresque & Verlaque, 2002 ; Verlaque & Boudouresque, 2004 ; Boudouresque *et al.*, 2005a ; Galil, 2009 ; Zenetos *et al.*, 2010) va probablement continuer à accroître ce nombre dans le futur. Environ 4 à 18 % de toutes les espèces marines du monde, avec de grandes différences selon le phylum pris en compte, vivent en Méditerranée, alors que cette mer ne représente que 0,82 % de la surface et 0,32 % du volume des océans (Bianchi & Morri, 2000 ; Boudouresque, 2004). L'endémisme, c'est-à-dire le nombre d'espèces vivant exclusivement en Méditerranée, est également élevé, atteignant pratiquement 25 % (Tortonesi, 1985 ; Fredj *et al.*, 1992 ; Giaccone, 1999). Les magnoliophytes méditerranéennes, avec cinq espèces strictement marines — parmi les 60 identifiées au niveau mondial (Green & Short, 2003) — dont une est endémique (*Posidonia oceanica*), sont proches des pourcentages cités plus haut. La grande richesse spécifique de la mer Méditerranée, avec un important taux d'endémisme, en fait l'un des points chauds (*hotspots*) planétaires de biodiversité (Lejeusne *et al.*, 2010).

Les causes de la grande biodiversité méditerranéenne ont toujours intrigué biogéographes et écologues, et continuent à faire l'objet de nombreuses recherches. Des synthèses récentes ont été publiées par Boudouresque (2004), Coll *et al.* (2010), Lejeusne *et al.* (2010), Bianchi *et al.* (2012), qui ont suivi Bianchi & Morri (2000) pour soutenir que la grande biodiversité de la Méditerranée pourrait s'expliquer par des raisons historiques, paléogéographiques et écologiques. Les causes paléogéographiques sont probablement les plus importantes dans la mesure où l'ensemble du bassin a connu une histoire géologique agitée (Bianchi & Morri, 2000), qui a conduit à un taux de changements environnementaux très importants, et donc d'apparition d'espèces, ayant peu d'équivalent dans d'autres mers.

Ce que l'on appelle la « crise de salinité » messinienne, à la fin du Miocène (Hsü *et al.*, 1977), constitue un événement majeur dans l'histoire des peuplements méditerranéens, après que les mouvements tectoniques aient isolé la Téthys, Méditerranée primitive, d'abord de l'océan Indien, puis de l'océan Atlantique. Le déficit du bilan hydrique de cette Méditerranée isolée l'a transformée en bassin d'évaporation, avec des conséquences sans aucun doute dramatiques sur les peuplements. Seule la Paratéthys, bassin d'eau saumâtre peu profond qui s'étendait au Nord-Est de la Méditerranée actuelle, a échappé à la dessiccation : la mer Noire, la mer Caspienne et la mer d'Aral en sont les vestiges (Rögl, 1999). L'ouverture du seuil de Gibraltar à l'aube du Pliocène, au cours du Zancéen, a permis au flux atlantique de pénétrer à nouveau en Méditerranée. Les organismes vivants arrivèrent avec l'eau, tant et si bien que la Méditerranée a été repeuplée par des espèces d'origine atlantique subtropicale. Au début du Pléistocène, la dégradation du climat a conduit à la « crise du Gelasien » (c'est-à-dire à des épisodes successifs d'extinction des organismes sténothermes chauds ; Por, 2009). Pendant le reste du Pléistocène, l'alternance des cycles glaciaires et interglaciaires a provoqué

respectivement l'entrée en Méditerranée d'espèces d'affinités boréo-arctiques (espèces nordiques ou « celtiques ») ou d'affinités (sub)tropicales (dites « sénégalaises »). Ces différentes vagues d'immigration, liées aux inversions de courants dans le détroit de Gibraltar, concernent plus particulièrement les organismes des eaux superficielles (Pérès, 1985), tandis que la faune profonde (homotherme froide) a souffert d'un taux d'extinction significatif dû à la mise en place de conditions homothermiques chaudes (Taviani, 2002).

La richesse extraordinaire des peuplements actuels de la Méditerranée est en grande partie la conséquence de ces événements dramatiques, qui ont agi comme une sorte de « pompe à diversité » (Bianchi & Morri, 2000). Ils ont soumis les peuplements à de fortes pressions évolutives qui ont pu provoquer soit des extinctions soit des spéciations : Lejeune *et al.* (2010) définissent la Méditerranée comme une usine à fabriquer des espèces endémiques. Comme celles-ci y vivent avec d'autres, issues de nombreuses vagues de colonisation d'organismes autant tempérés que tropicaux (Figure 2), le peuplement marin actuel de la Méditerranée est composé d'espèces appartenant à au moins six catégories chorologiques :

1) Les espèces endémiques, qui incluent à la fois les paléo- et les néo-endémiques. Les paléo-endémiques sont issues des survivants de la crise de salinité du Messinien et présentent des affinités indo-pacifiques. Les néo-endémiques sont issues des survivants aux vagues d'extinction provoquées par le climat du Plio-Pleistocène et ont des ancêtres atlantiques (Bianchi *et al.*, 2012). *Posidonia oceanica* est un exemple communément cité de paléo-endémique. Elle n'a que 8 espèces parentes, vivant toutes dans le Sud de l'Australie. La question de savoir si les ancêtres téthysiens des paléo-endémiques ont survécu aux conditions extrêmes de la crise de salinité ou s'ils se sont plutôt réintroduits en Méditerranée à partir de zones refuge aujourd'hui disparues, est particulièrement débattue (Taviani, 2002 ; Por, 2009). Le problème est différent concernant les paléo-endémiques plus relictuelles de la Paratéthys que de la Téthys : comme la Paratéthys a évolué en bassin d'eau saumâtre, ces espèces reliques ont dû être des organismes euryhalins dont on connaît des exemples chez les « poissons » et les « invertébrés » (Bianchi *et al.*, 2004), mais pas chez les magnoliophytes. Bien qu'elle ne soit pas endémique de Méditerranée, on peut présumer que *Zostera noltii* a une origine para-téthysienne, parce que c'est la seule magnoliophyte marine présente non seulement en Méditerranée et dans l'Atlantique proche, mais aussi en mer Noire, en mer Caspienne et en mer d'Aral.

2) Un fond d'espèces atlantiques-méditerranéennes d'affinités tempérées chaudes, qui représentent la moitié de la diversité spécifique. La grande majorité vit dans la plupart des régions atlantiques-méditerranéennes, en gros de la Manche à la Macaronésie et à la Mauritanie, certaines se déployant plus au Nord et/ou plus au Sud.

3) Des espèces boréales atlantiques, généralement considérées comme des espèces entrées en Méditerranée pendant les maximums glaciaires (Pérès, 1985). Quelques-unes sont circum-boréales, vivant aussi dans le Pacifique Nord : *Zostera marina* en est un exemple bien connu.

4) Des espèces subtropicales originaires de l'Atlantique. C'est un groupe hétérogène qui comprend à la fois des espèces vestiges d'épisodes chauds interglaciaires, comme le suggèrent les disjonctions d'aire entre l'Atlantique et le bassin Levantin (espèces « sénégalaises » en particulier) (Bianchi *et al.*, 2012), et des espèces plus largement distribuées dans les eaux chaudes de l'Atlantique Nord. Certaines de ces dernières peuvent avoir une distribution amphi- ou trans-atlantique, s'étendant aux eaux chaudes de l'Atlantique Ouest (Briggs, 1974). Parmi les magnoliophytes, *Cymodocea nodosa*, qui s'étend de la Méditerranée au Sud de la péninsule ibérique, à la Macaronésie et aux côtes occidentales de l'Afrique (au Sud immédiat du tropique du Cancer), peut être assimilée à ce groupe.

5) Des espèces largement répandues, que l'on rencontre dans d'autres régions de l'océan mondial. Nous ne les qualifions pas de « cosmopolites », car cela impliquerait une très large distribution dans tous les océans et sous toutes les latitudes. Or, ceci n'est jamais le cas : les espèces marines considérées comme cosmopolites finissent fréquemment par se révéler être des complexes d'espèces difficiles à distinguer d'un point de vue morphologique (Bianchi *et al.*, 2004), ou bien des espèces en fait introduites dans la plupart de leur aire de répartition (comme le Rhodobionte *Polysiphonia harveyi*). Dans la plupart des cas, ce sont des espèces circum(sub) tropicales, suffisamment eurythermes pour pénétrer dans les eaux chaudes et tempérées, Méditerranée incluse (Briggs, 1974).

LE MONDE VIVANT : RAPPELS ET MISE À JOUR

Certains termes classiques, issus des premières classifications de Linnaeus, le « père » de la nomenclature moderne, au XVIII^e siècle, sont progressivement devenus obsolètes au cours du XX^e siècle, en particulier avec l'apparition des phylogénies basées sur des outils moléculaires. C'est le cas par exemple des termes « végétal », « algues », « champignons » et « protozoaires », qui correspondent à des ensembles non seulement polyphylétiques, mais impossibles à définir, d'un point de vue morphologique, écologique ou fonctionnel. Au sein des métazoaires, un certain nombre de termes classiques, comme « invertébrés », « reptiles », « poissons » et « polychètes », ne correspondent plus à des taxons, mais à des ensembles paraphylétiques.

Dans le présent ouvrage, qui fait la synthèse d'un certain nombre de connaissances et est destiné à servir de référence, il semble logique d'éviter l'utilisation de termes obsolètes, destinés à disparaître, même si cette disparition, largement commencée pour certains, s'étalera sur au moins une décennie. Quand ces termes ont été utilisés dans le présent ouvrage, soit par commodité, soit pour ne pas dérouter le lecteur, soit parce qu'il était difficile de traduire des travaux anciens dans un contexte moderne, ils ont été mis entre guillemets, pour indiquer qu'il ne s'agit plus d'un taxon mais d'un terme coutumier, un nom vernaculaire en quelque sorte.

Pour plus d'informations se reporter à la synthèse en fin d'ouvrage

6) Des espèces indo-pacifiques, dont l'occurrence en mer Méditerranée pourrait suggérer qu'elles sont des survivantes de la crise messinienne. A l'exception des immigrations récentes via le canal de Suez (voir plus bas), il y a très peu d'espèces — s'il y en a — dont la distribution englobe la Méditerranée et l'Indo-Pacifique ; dans la plupart des cas, il faut les interpréter comme des éléments circum(sub)tropicaux disparus de l'Atlantique tropical pendant des périodes plus froides, ou simplement pas encore repérées dans ces eaux (Pérès, 1985).

La faune et la flore la plus « typique » de Méditerranée vit surtout dans ses zones centrales (Pérès & Picard, 1964). Si plusieurs des endémiques sont largement distribuées dans tout le bassin méditerranéen, certaines n'y apparaissent que dans des zones restreintes (Fredj, 1974). Ces dernières sont comparativement peu nombreuses mais comptent cependant les exemples les mieux connus, notamment en Adriatique (Gamulin-Brida & Span, 1981). Bianchi (2007) a suggéré que les isothermes de surface

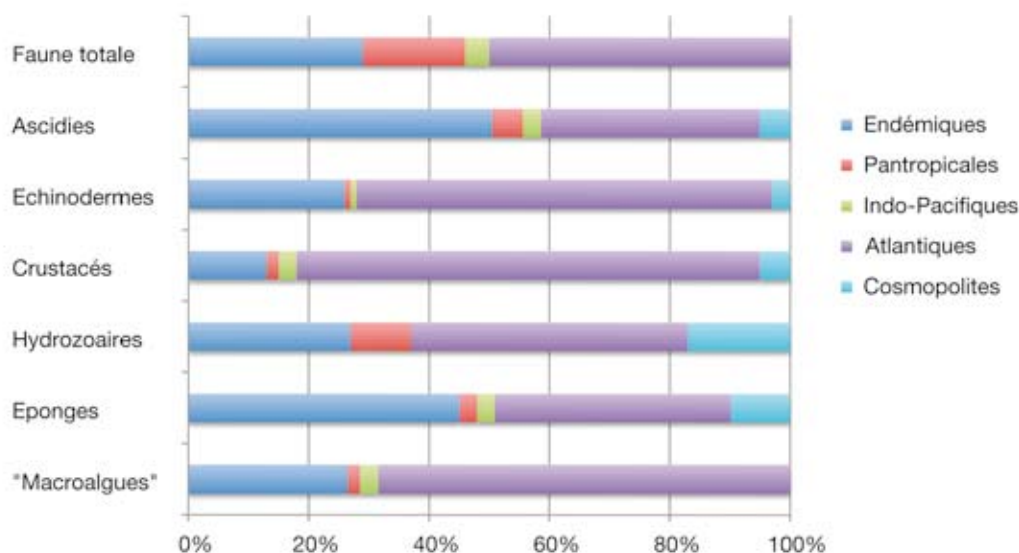


Fig. 2 :
Origine des espèces rencontrées en Méditerranée
(d'après Boudouresque, 2004).

Durant ces dernières décennies, des espèces immigrantes en provenance de l'Atlantique-Est (par Gibraltar) et de la mer Rouge (par le canal de Suez), ainsi que des espèces passivement ou activement introduites par l'Homme, se sont rajoutées à ces espèces indigènes (Figure 3) (Galil, 2000 ; Boudouresque & Verlaque, 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2005a ; Bianchi, 2007 ; Zenetos *et al.*, 2010). La magnoliophyte *Halophila stipulacea*, originellement endémique du Nord-Ouest de l'océan Indien, a été l'une des premières à pénétrer en Méditerranée orientale à travers le canal de Suez, pour se propager ensuite vers le Nord et l'Est (Gambi *et al.*, 2009).

Même si l'ensemble de la Méditerranée constitue une province distincte de la région atlantico-méditerranéenne chaude ou tempérée (Tortonese, 1969), elle est loin d'être homogène d'un point de vue biogéographique, au point que la simple expression « espèce méditerranéenne » n'apporte pas beaucoup d'information (Tortonese, 1978). Les 46 000 km de côtes méditerranéennes sont fortement compartimentées en sous-bassins clairement isolés (Boudouresque, 2004), présentant une grande variété de conditions climatiques et hydrologiques (Sarà, 1985). Cela implique que les catégories chorologiques décrites plus haut sont plus ou moins abondantes dans les différentes zones de la Méditerranée. Alors que les immigrants récents tendent d'évidence à se concentrer à proximité de leur aire de pénétration ou de première entrée, on peut considérer qu'en règle générale les espèces d'eaux froides (vestiges des maximums glaciaires) prospèrent surtout dans le Nord du bassin, alors que les espèces d'eaux chaudes (espèces circumtropicales eurythermes, vestiges des épisodes interglaciaires) sont surtout présentes dans le Sud du bassin.



Fig. 3 :
Caulerpa taxifolia (M. Vahl) C. Agardh,
espèce introduite « emblématique ».

de février (de 15 et 14 °C) pouvaient être considérées comme des « barrières » entre les peuplements méditerranéens plus chaud ou plus froids. En particulier, la barrière des 15 °C pourrait fixer une limite à bon nombre d'espèces atlantiques ; celle des 14 °C représenterait, en Méditerranée occidentale, la limite de beaucoup d'espèces « méridionales », aussi bien circumtropicales, sénégalaises qu'endémiques. Au contraire, les espèces « nordiques », présentant des affinités boréales, prospèrent plutôt au Nord de la limite des 14 °C. Au total, une douzaine de secteurs biogéographiques peuvent être individualisés : 1) la mer d'Alboran ; 2) les côtes algériennes et du Nord de la Tunisie ; 3) la mer Tyrrhénienne ; 4) la mer des Baléares et la mer de Sardaigne ; 5) le golfe du Lion et la mer Ligure ; 6) la mer Adriatique Nord ; 7) l'Adriatique centrale ; 8) l'Adriatique Sud ; 9) la mer Ionienne ; 10) la mer du Levant ; 11) le Sud de la mer Égée ; 12) le Nord de la mer Égée ; on peut y ajouter le micro-secteur du détroit de Messine (Bianchi *et al.*, 2012).

Pressions anthropiques

La grande biodiversité méditerranéenne est aujourd'hui menacée par l'action combinée d'impacts anthropiques, l'introduction d'espèces allochtones et le changement climatique (Cuttelod *et al.*, 2009). Il est souvent difficile de distinguer les changements dus à des processus naturels (comme les fluctuations endogènes des populations et des écosystèmes ou les fluctuations naturelles du climat) des changements d'origine anthropique. De la même manière, la distinction entre les altérations dues au changement climatique d'origine anthropique et les altérations dues à la pression humaine est encore plus difficile à faire (Bianchi & Morri, 2004). Il est en effet établi que les activités humaines et le climat combinent leurs effets sur les peuplements marins de Méditerranée (Bianchi & Morri, 2000). Por (2009) a d'ailleurs adopté le terme d'équifinalité, emprunté à la géomorphologie, pour exprimer le principe selon lequel des influences climatiques et humaines peuvent les unes comme les autres conduire à des résultats similaires. La régression des herbiers à *Posidonia oceanica*, qui sont classés « habitats prioritaires », illustre bien la difficulté à distinguer les effets d'origine climatique des effets d'origine anthropique (Bianchi *et al.*, 2008). En effet, on peut expliquer cette dégradation aussi bien par la pollution que par un soi-disant déclin naturel de l'espèce, dont plusieurs auteurs estiment que l'optimum climatique s'est situé entre 6 000 et 2 750 ans BP (Pérès, 1984). L'hypothèse selon laquelle *P. oceanica* deviendrait inadaptée au milieu méditerranéen est plutôt naïve : il est en effet improbable qu'elle ait survécu à une trentaine d'épisodes glaciaires et interglaciaires pour ne buter que sur le dernier interglaciaire. Den Hartog (1970) a proposé l'hypothèse que *P. oceanica* serait une plante d'eau peu profonde survivant de manière relictuelle dans des eaux plus profondes après la dernière élévation du niveau de la mer. La régression des herbiers les plus profonds serait donc due à des augmentations locales de la turbidité (Montefalcone *et al.*, 2009), associées à une vitalité de la plante diminuant avec la profondeur (Vacchi *et al.*, 2010). Mais en eaux peu profondes, les herbiers souffrent autant des impacts anthropiques (Boudouresque *et al.*, 2006a, 2009 ; Montefalcone *et al.*, 2010) alors que les herbiers des zones protégées ne régressent pas (González-Correa *et al.*, 2007 ; mais voir aussi Bonhomme *et al.*, 2010a) : la responsabilité des causes naturelles dans la régression actuelle de *P. oceanica* devrait par conséquent être exclue dans la plupart des cas.

La modification des écosystèmes marins de Méditerranée est de plus en plus rapide et constitue un phénomène sans précédent, à cause, notamment, de l'influence irrésistible de l'Homme, facteur de changement jusque-là absent à l'échelle géologique. Or celui-ci altère gravement la biodiversité marine de plusieurs manières, allant de la surexploitation des ressources à la pollution et à la modification des habitats. Ces impacts sont particulièrement intenses en Méditerranée, un bassin semi-fermé soumis à de lourdes pressions démographiques, urbaines et industrielles (Gürlük, 2009 ; Lejeune *et al.*, 2010).

La surexploitation des ressources biologiques de la Méditerranée remonte à l'époque romaine et constitue, d'un point de vue historique, la cause ou le principal facteur de déclin de la biodiversité marine (Lotze *et al.*, 2006 ; Coll *et al.*, 2010). Aujourd'hui, la demande en ressources halieutiques est telle qu'elle perpétue autant qu'elle provoque une surpêche généralisée (Briand, 2000b). L'épuisement des stocks est une préoccupation majeure et l'Agence Européenne pour l'Environnement considère que 65 % d'entre eux sont en deçà de leur capacité de renouvellement. Quoiqu'il en soit, les conséquences indirectes de la surpêche sont encore plus importantes et provoquent l'altération du fonctionnement des écosystèmes marins (Coll *et al.*, 2009). Les réseaux trophiques pélagiques sont en train de glisser d'un état dominé par des « poissons » vers un état dominé par des méduses (Purcell *et al.*, 2007), tandis que les prises accidentelles des chaluts amenuisent la diversité des écosystèmes démersaux, en détruisant de nombreux macro-organismes épibenthiques (Colloca *et al.*, 2003) et en provoquant le basculement des communautés d'un état à un autre (De Juan *et al.*, 2007). Si les pêches côtières font montre de pratiques hautement destructrices, comme la récolte des dattes de mer (*Lithophaga lithophaga* ; Rovere *et al.*, 2009, et références citées), même la pêche à la ligne, aussi innocente semble-t-elle, dont l'impact est généralement considéré comme mineur et qui est souvent autorisée même dans des aires marines protégées, peut conduire à une altération de l'écosystème par des modifications en cascade de l'organisation trophique (Parravicini *et al.*, 2010). En outre, les prises de la pêche amateur sont habituellement équivalentes ou supérieures à celles de la pêche artisanale (Boudouresque *et al.*, 2005a ; Cadiou *et al.*, 2009). Enfin, l'aquaculture se développe rapidement en Méditerranée, souvent sans évaluation environnementale, et menace la biodiversité par l'introduction d'espèces exotiques ou par l'émission de rejets organiques et chimiques. L'installation de fermes piscicoles à proximité d'habitats aussi importants que les herbiers à magnoliophytes est particulièrement préoccupante (Pergent-Martini *et al.*, 2006 ; Ruiz *et al.*, 2010).

D'après les rapports du PAM-PNUJ (Plan d'Action pour la Méditerranée, Programme des Nations Unies pour l'Environnement), 650 000 000 t d'eaux usées, 129 000 t d'hydrocarbures, 60 000 t de mercure, 3 800 t de plomb et 36 000 t de phosphates sont déversées chaque année en Méditerranée. Les déchets de plastique sont également abondants (De Simone *et al.*, 1988). Approximativement 220 000 navires marchands de plus de 100 t, soit environ un tiers du trafic mondial, croisent chaque année en Méditerranée. Les déballastages et les dégazages représentent aussi une source significative de pollution marine. Environ 370 000 000 t de pétrole traversent tous les ans la Méditerranée (plus de 20 % du total mondial), avec entre 250 et 300 pétroliers qui y croisent chaque jour. Plus de 100 000 t de pétrole brut sont délibérément rejetées chaque année par le transport maritime alors que des rejets accidentels sont fréquents.

Aujourd'hui, l'impact de la pollution est atténué grâce à l'installation généralisée de stations d'épuration et de lois plus contraignantes concernant la qualité de l'eau. Mais ce qui augmente toujours de plus en plus rapidement, c'est la modification des habitats due au développement de l'urbanisation côtière, à la charge sédimentaire accrue arrivant à la mer et aux autres perturbations anthropiques (Figure 4). Depuis les années 1960, jusqu'à 30 % des herbiers à *Posidonia oceanica* de la côte très urbanisée et industrialisée de Ligurie (une région administrative d'Italie) ont disparu (Bianchi & Peirano, 1995), et ce qu'il en reste est dégradé (Montefalcone *et al.*, 2010). La dégradation et la disparition des habitats sont des types d'impacts qui n'ont pas autant retenu l'attention des océanographes et des biologistes de la conservation que dans le domaine terrestre. Ceci est essentiellement dû à une perception et à une connaissance limitées du milieu marin par les personnels administratifs comme par la Justice (Bianchi, 2008). Beaucoup des principaux habitats de Méditerranée sont aujourd'hui en danger. D'une manière générale, l'environnement marin devient plus uniforme et moins diversifié. La modification des habitats et l'introduction d'espèces mènent à l'homogénéisation biotique. Les herbiers à magnoliophytes ne font pas exception : dans les zones altérées, *Posidonia oceanica* est par exemple en train d'être supplantée par des espèces allochtones et invasives de *Caulerpa*, qui ont une structure tridimensionnelle moins développée.



Fig. 4 :

Urbanisation le long des rivages de la Méditerranée (golfe de Palerme, Sicile).

Conclusion

Les changements climatiques et l'histoire géologique du bassin ont, par le passé, soumis les écosystèmes méditerranéens à de profondes modifications. Des crises majeures, comme celles du Messinien ou du Gélasien, ont causé la disparition d'un très grand nombre d'espèces, tandis que les épisodes glaciaires et interglaciaires se sont traduits par l'alternance de peuplements « froids » et « chauds ». En comparaison de ces crises, ce que l'on observe aujourd'hui pourrait sembler insignifiant.

La région méditerranéenne est peuplée par l'Homme depuis des millénaires et les écosystèmes marins ont été altérés de nombreuses façons. L'implication de l'Homme dans le fonctionnement des écosystèmes marins y est proportionnellement plus significative que dans n'importe quelle autre mer (Costello *et al.*, 2006). Le bassin méditerranéen est particulièrement peuplé (plus de 143 millions d'habitants, répartis dans 21 États actuels), et constitue la première destination touristique du monde, attirant approximativement un tiers du tourisme international (plus de 218 millions de touristes par an en 2000). Ces pressions humaines sont appelées à s'accroître de manière substantielle dans le futur (PNUE-PAM-Plan Bleu, 2005). La plus forte densité de population au monde est celle de la principauté de Monaco, sur la côte méditerranéenne. L'augmentation continue des migrations humaines vers les régions côtières est aujourd'hui d'une grande importance en termes de ressources financières, mais elle provoque aussi une dégradation environnementale intense via l'accroissement excessif de l'urbanisation côtière, de la pollution et de la consommation des ressources naturelles, ce qui accentue la pression sur l'environnement marin (Coll *et al.*, 2010). Le terme d'Anthropocène a été proposé par Crutzen & Stoermer (2000) pour définir une époque géologique où l'influence de l'Homme sur les écosystèmes dépasse celle du climat, contrairement à ce qui s'est produit au Pléistocène, ou même celle de la tectonique, comme dans la première partie du Tertiaire (Steffen *et al.*, 2007). Ce concept d'Anthropocène semble particulièrement approprié à la Méditerranée, où les hauts et les bas des peuplements sont étroitement liés aux pressions anthropiques, qui ont changé plusieurs fois au fil de l'histoire commune des systèmes écologiques et des sociétés. La dynamique des populations humaines constituera un facteur majeur pour l'avenir de la Méditerranée. Dans ce contexte, le futur de la diversité biologique dépendra de comment les sociétés humaines vont apprendre à vivre ensemble et avec leur patrimoine naturel dans les prochaines décennies (Blondel & Médail, 2009). Si l'Homme affecte les écosystèmes marins plus qu'il ne l'a jamais fait dans le passé, l'inverse est également vrai : le changement du fonctionnement des écosystèmes marins pourrait prendre une importance considérable dans une société où l'on vit de plus en plus sur les côtes. Les prévisions d'évolution de la population des zones côtières sont de 186 millions en 2025 (PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009), dont 170 millions en zones urbaines. L'économie de ces millions d'habitants sera de plus en plus dépendante des ressources marines. Imaginons, par exemple, l'aggravation des problèmes d'érosion côtière ou de qualité de l'eau (les deux étant liées à la santé des herbiers à magnoliophytes) : au moyen-âge, elle n'aurait guère impacté plus de quelques villages de pêcheurs, mais, au XXI^e siècle, elle devient une préoccupation majeure à la fois pour le développement des infrastructures urbaines et pour celles relatives au tourisme.

A2. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES DANS LE BASSIN MÉDITERRANÉEN

Coordination : C. Buia

Systèmes et changement climatiques

Le climat est un système complexe qui implique l'atmosphère, les océans, la cryosphère et la biosphère. Il évolue dans le temps sous l'influence de sa propre dynamique interne et des modifications des facteurs externes qui l'affectent. Parmi les facteurs d'évolution climatiques, on compte les phénomènes naturels, comme les éruptions volcaniques et les variations solaires, et les modifications d'origine anthropique de la concentration des gaz à effet de serre (principalement CO₂ et aérosols). En général, le changement climatique se réfère à une modification de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés (température, humidité, pression atmosphérique, vents, précipitations, nébulosité, ensoleillement) qui persiste durant une période prolongée, généralement 30 ans ou plus. Le changement dans l'équilibre d'une propriété du climat en réponse à un agent modificateur définit la sensibilité climatique. Dans la réponse du système climatique, plusieurs mécanismes peuvent soit intensifier (rétroaction positive), soit réduire (rétroaction négative) les effets d'un changement. Le changement climatique récent a été dominé par des rétroactions positives rapides. Conséquence du changement climatique global, une augmentation des rétroactions positives encore plus rapides a été constatée ces dernières décennies. Pour les chercheurs étudiant la complexité du climat terrestre, une grande partie des travaux de recherche consiste à détecter, comprendre et quantifier les agents modificateurs, les rétroactions et la sensibilité (Serreze, 2011).

Dans les années 60 et 70, les signes d'une augmentation de concentration de dioxyde de carbone (CO₂) dans l'atmosphère ont attiré l'attention de la communauté internationale sur les risques posés par le réchauffement climatique global (voir par exemple Maslin, 2004). En réponse à l'augmentation de l'absorption par l'atmosphère du rayonnement infra-rouge sortant, la tendance à l'augmentation de la température moyenne globale de surface de ces dernières décennies a été évaluée à 0,7 °C (Figure 5). Le réchauffement global est reflété dans la montée du niveau de la mer, causée par la réduction de la masse (ou la fonte) de nombreux glaciers de par le monde. Des changements climatiques continus peuvent affecter les paramètres chimiques de l'océan, la conservation des habitats et des espèces, la vulnérabilité des écosystèmes et le bien-être humain (Figure 5). En 1988, l'Organisation Météorologique Mondiale du Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE) a créé un Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) dont le premier rapport d'évaluation a été publié en 1990. Pour encourager les pays industrialisés à réduire leurs émissions de gaz à effet de serre (tout au moins celles de dioxyde de carbone due aux énergies fossiles), la Convention-Cadre des Nations-Unies sur les Changements Climatiques fut adoptée et signée à l'occasion du « Sommet de la Terre » en 1992. Le Protocole de Kyoto, négocié en 1997 et entré en vigueur en 2005, engage les pays signataires à aller dans ce sens (Site internet du GIEC, <http://www.ipcc.ch/> ; Bohringer, 2003). L'influence du GIEC sur l'acquisition, la mobilisation et l'utilisation de connaissances sur le changement climatique est considérable. Il a reçu le Prix Nobel de la Paix en 2007 pour « ses efforts de collecte et de diffusion des connaissances sur les changements

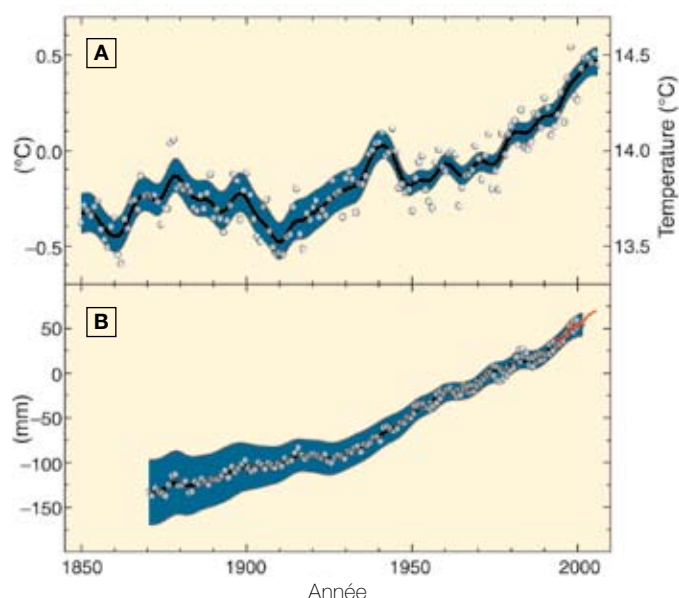


Fig. 5 :

Évolution de la température moyenne et du niveau de la mer depuis 1850 (*Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Figure SPM.1. IPCC, Genève, Suisse).

A) Température moyenne à la surface du globe.

B) Niveau moyen de la mer à l'échelle du globe.

climatiques provoqués par l'Homme et pour avoir posé les fondations sur lesquelles développer les mesures nécessaires à la lutte contre ces changements » (Hulme & Mahony, 2010).

Les changements climatiques ont fait l'objet d'un grand nombre de publications scientifiques. Les axes de recherche de la période 1992-2009 ont été délimités par Li *et al.* (2011) : les termes liés au changement climatique (comme « température », « précipitations », « gaz à effet de serre », « risque », « environnement » et « biodiversité ») dessinent les principales orientations de la recherche sur le climat, tandis que « modèle », « suivi » et « télédétection » prédominent dans les méthodes de recherche.

Modèles climatiques

Les modèles climatiques sont les outils de base pour la compréhension des nombreux mécanismes qui gouvernent le système climatique. Selon les scénarios climatiques (allant d'une faible à une forte augmentation des gaz à effet de serre) dont l'hypothèse a été posée par le quatrième rapport d'évaluation du GIEC (AR4), plusieurs modèles climatiques globaux ont été proposés pour les prédictions et projections en 2100 (Solomon *et al.*, 2007). Pendant le développement et le perfectionnement de ces modèles, une grande attention est portée à leur capacité à simuler l'état présent du climat et son évolution passée (back testing) : on compare les schémas de circulations atmosphérique et océanique, de température et de précipitations simulés par le modèle avec des observations valides. Récemment, Knutti *et al.* (2010), Masson & Knutti (2011), Pennell & Reichler (2011) ont respectivement analysé les ressemblances entre les grilles d'erreur, l'amplitude des erreurs et l'indépendance des modèles en les soumettant à une approche multi-modèles. Les résultats suggèrent que les valeurs maximales des prédictions climatiques s'inscrivent dans un spectre limité et qu'elles sont sous-estimées.

Pour améliorer nos connaissances, l'utilisation de modèles climatiques régionaux, considérés comme ayant une faible variabilité spatiale mais connectés à des tendances atmosphériques à grande échelle pertinentes, peut-être utile pour prévoir les changements à venir. Un indice de changement climatique régional (*Regional Climate Change Index*, RCCI) a été proposé par Giorgi (2006) pour identifier les zones à risque majeur (*hot-spots*) représentant des régions vulnérables dont le climat était particulièrement sensible au changement global. Cet indice est calculé d'après un ensemble de simulations basées sur l'évolution des moyennes régionales de température de l'air par rapport aux modifications de la température moyenne globale, aux modifications de la moyenne régionale des précipitations, de la variabilité interannuelle de la température de l'air et de la variabilité interannuelle des précipitations régionales. Ces modifications sont ensuite comparées entre plusieurs régions. Dans ce contexte, le « changement » se réfère aux différences entre une future période climatique de 20 ans (2080-2099) et une période actuelle, peu affectée par l'augmentation des gaz à effet de serre (1960-1979). Plus l'indice est élevé, plus la réponse climatique est forte par rapport à d'autres régions, et plus la possibilité d'en tirer des informations sur le changement climatique est importante. La conclusion est que chaque *hot-spot* doit être analysé individuellement pour identifier les mécanismes de réponse clés. Eu égard aux importants changements climatiques passés de la Méditerranée (Luterbacher *et al.*, 2006), et grâce au RCCI, Giorgi (2006) a identifié la région méditerranéenne (en même temps que le Nord-Est de l'Europe) comme principal *hot-*

spot, où une importante baisse de la moyenne des précipitations, ainsi qu'une augmentation de la température et de la fréquence des événements extrêmes, devraient conduire à un assèchement général de la région (Figure 6). Les mêmes signaux climatiques (sécheresses estivales) ont été confirmés par d'autres modèles climatiques régionaux et globaux de projections pour le XXI^e siècle en Méditerranée, principalement dans les zones méridionales de la région (Giorgi & Lionello, 2008 ; Giannakopoulos *et al.*, 2009 ; Elguindi *et al.*, 2011 ; Garcia-Ruiz *et al.*, 2011 ; avec les références citées dans le texte).

La mer Méditerranée : un *hot-spot* ou une zone à risque

La mer Méditerranée (« mer au milieu des terres ») peut être considérée comme un océan miniature (Béthoux *et al.*, 1999) qui peut être utilisé comme un modèle pour anticiper la réponse de l'océan mondial à plusieurs types de pressions. A cause de sa latitude, la région méditerranéenne est une zone de transition, affectée à la fois par les systèmes tropical et subtropical (l'oscillation australe El Niño, la mousson sud-asiatique, les cyclones tropicaux, la poussière du Sahara) et par des influences de latitudes moyennes (oscillations Nord-Atlantique, configurations Est-Atlantique et Est-Atlantique/Ouest-Russie, configuration scandinave), ainsi que par leurs interactions.



Fig. 6 : Désertification dans le Maghreb.

De forts contrastes saisonniers (étés secs et chauds, hivers doux et humides), une évapotranspiration élevée et des précipitations annuelles relativement faibles caractérisent la variabilité du climat méditerranéen et provoquent des gradients considérables dans les sens Nord-Sud et Ouest-Est (Lionello *et al.*, 2006). Les fluctuations (phase et amplitude) de l'oscillation Nord-Atlantique (ONA), correspondant à un déplacement naturel de la masse d'air entre l'Arctique et l'Atlantique subtropical, sont considérées comme déterminantes pour la variabilité du climat en Méditerranée. Récemment, Hurrell & Deser (2011) ont mis en évidence que ces oscillations se produisaient de manière aléatoire, et avec d'importantes différences d'un hiver à l'autre ou d'une décennie à la suivante. Les modifications de la température de l'air en surface, des vents, des tempêtes, des précipitations, comme celles du contenu thermique de l'océan, de la circulation des grandes cellules de courant (gyres), de la profondeur de la couche de mélange et de la salinité, comptent parmi les effets les plus évidents de ces oscillations. Les relations étroites entre l'état de l'ONA et les régimes de température, de vent et de précipitations ont été notamment utilisées pour créer plusieurs indices spécifiques à la zone Nord-Atlantique. Parmi eux, l'indice de Hurrell (1995) est basé sur la différence entre des mesures normalisées de la pression au niveau de la mer enregistrées en Atlantique à hautes et basses latitudes. Les phases positives et négatives de l'ONA sont définies par les différences de pression entre les constantes basses sur le Groenland et l'Islande, et les constantes hautes au large des côtes du Portugal. Quand l'indice ONA est positif, tous les systèmes sont plus marqués que d'habitude : les pressions minimales sont plus basses et les maximales plus hautes que d'habitude. Pendant une phase négative de l'ONA, tous les systèmes sont moins contrastés : les différences de pression entre eux sont moindres (source : http://earthobservatory.nasa.gov/Study/NAO/NAO_2.html).

Les fluctuations de l'indice ONA renseignent sur les oscillations des températures et du régime des précipitations. Pendant les phases positives de l'ONA, le Nord de la Méditerranée est caractérisé par des hivers plus chauds et plus secs, et plus froids dans sa partie méridionale ; des conditions inverses apparaissent en phases négatives (Trigo *et al.*, 2006).

Le climat méditerranéen est également influencé par la mer Méditerranée elle-même, à cause de la capacité thermique de sa grande masse d'eau. La mer Méditerranée, avec une surface d'environ 3 000 000 km² et une profondeur moyenne de 1500 m est, eu égard aux océans mondiaux, la plus grande et la plus profonde des mers marginales et semi-fermées. Elle est connectée à l'océan Atlantique par un détroit très étroit, qui fait moins de 300 m de profondeur et 14,5 km de large. Ces caractéristiques sont importantes dans le renouvellement de l'eau profonde (environ 50 ans) et la vulnérabilité au changement climatique (Danovaro *et al.*, 2001). L'une des principales propriétés de la Méditerranée est qu'elle constitue un bassin de concentration, c'est-à-dire que son bilan hydrique (évaporation moins précipitations et apports fluviaux) représente une perte nette en eau. Ce déficit, évalué à 600 mm a⁻¹, est compensé par des apports d'eau provenant de l'Atlantique et de la mer Noire (environ 1 929 km³ a⁻¹). Les caractéristiques du détroit de Gibraltar, la complexité structurelle de la topographie du bassin (et du sous-bassin) et les facteurs externes influencent grandement la diversité et l'échelle des mécanismes physiques qui opèrent ici. Il s'ensuit que la mer Méditerranée est caractérisée par des propriétés thermohalines uniques, une circulation multicouches, des gyres topographiques et une activité à méso- et sous-méso échelle particulières (Astraldi *et al.*, 1999 ; Bas, 2009 ; D'Ortenzio & Ribera D'Alcalà, 2009).

Évolution du réchauffement, ONA et événements extrêmes

La température de l'air joue un rôle moteur à l'égard des échanges océan-atmosphère et de la température de surface de la mer (Sea Surface Temperature, SST), en particulier quand des polluants altèrent la qualité de l'air (Lelieveld *et al.*, 2002). La variabilité de la température de surface est restée relativement normale jusqu'à la première moitié du XX^e siècle. Dans les années 70, après un refroidissement substantiel, apparaît une longue période de réchauffement, persistant jusqu'en 2008 (Béthoux *et al.*, 1990 ; Rixen *et al.*, 2005), qui affecte les couches supérieures, intermédiaires et profondes du bassin occidental (Vargas-Yáñez *et al.*, 2010). De la même manière, le bassin oriental de la Méditerranée s'est refroidi entre le milieu des années 70 et celui des années 80, et se réchauffe lentement depuis. Même si elle n'est pas linéaire, la variabilité de ces changements dans la couche supérieure du bassin occidental reflète la variabilité décennale qui affecte l'hémisphère Nord, difficilement décelable par l'analyse de courtes périodes. Au total, la chaleur absorbée par les trois couches du bassin occidental entre 1900 et 2008 est estimée à $0,23 \pm 0,10 \text{ W m}^{-2}$ (Vargas-Yáñez *et al.*, 2010). L'augmentation de la chaleur latente (avec l'évaporation marine qui lui est associée) et la diminution d'apport en d'eau douce affectent les bilans salin, hydrique et énergétique, avec des conséquences potentielles importantes pour la salinité de la Méditerranée. En effet, l'évaporation marine a augmenté de manière significative depuis le milieu des années 70 (de 0,1 à 0,2 mm jour⁻¹ par décennie), avec une tendance vers une augmentation accrue pendant les années 90 (Mariotti, 2010). Parallèlement, Rixen *et al.* (2005) ont évalué entre 0,03 et 0,04 l'augmentation de la salinité de la Méditerranée entre 1950 et 2000.

Plusieurs auteurs suggèrent des connections entre les anomalies ONA et les mécanismes écologiques des écosystèmes marins dans lesquels l'indice ONA est largement considéré comme un agent de régulation (Ottersen *et al.*, 2001 ; Alheit & Bakun, 2010 ; Conversi *et al.*, 2010 ; Hurrell & Deser, 2011 ; Siokou-Frangou *et al.*, 2010 ; Peirano *et al.*, 2011). L'examen des effets du réchauffement global sur les organismes et les écosystèmes marins dépasse l'objet de ce chapitre (voir chapitre B1). Toutefois, la température joue un rôle important dans la distribution spatiale des organismes marins et dans la modulation des processus biologiques concernés. La position de la mer Méditerranée dans une zone de transition et sa complexité hydrographique sont à l'origine de l'identification de plusieurs secteurs biogéographiques du bassin. En effet, la moyenne des températures hivernales de surface (février) entre 1945-1978 donne une bonne image des différences de régimes de température à l'intérieur du bassin. Les organismes benthiques et pélagiques, dont la distribution dépend également du changement climatique, ont servi de critères pour définir les limites de ces zones (Bianchi, 2007). Ces deux dernières décennies, malheureusement, de nombreuses espèces d'eau chaude ont, à cause du réchauffement, élargi leur zone de répartition vers le Nord (Soberon, 2007) tandis que, simultanément, les espèces tropicales sont de plus en plus nombreuses. Les biocénoses méditerranéennes pourraient, en raison de cette « tropicalisation », perdre leurs particularités et de devenir plus homogènes (Lejeune *et al.*, 2010 avec les références citées ; MerMex Group, 2011 avec les références citées).

Plusieurs indicateurs mettent en évidence l'évolution sans précédent du réchauffement de l'Europe à la fin du XX^e siècle et au début du XXI^e : les neuf années les plus chaudes surviennent

notamment après 1989. L'année 1989 ($\Delta T = +1,3\text{ }^{\circ}\text{C}$) et la décennie 1994-2003 ($\Delta T = +0,84\text{ }^{\circ}\text{C}$) sont probablement les périodes les plus chaudes depuis plus d'un demi-millénaire. L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes enregistrés en Méditerranée depuis les années 1990 pourrait être en partie corrélée avec la phase positive persistante de l'ONA, qui a atteint sa valeur positive maximale au début des années 1990 et est demeuré en phase positive jusqu'en 2000, avec une inversion en 1995 et 1996 (Vargas-Yáñez *et al.*, 2008). Selon certains experts (Planton *et al.*, 2008), le changement vers une des extrémités de la distribution de la probabilité d'un scénario tendanciel de changement de climat suggérerait un accroissement dans sa probabilité et dans l'intensité des conditions extrêmes qu'il représente. L'évolution vers des températures plus élevées pourrait être la cause de l'augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la persistance de phénomènes extrêmes comme des anomalies thermiques, conduisant à l'extension des conditions estivales, la stratification accrue de la colonne d'eau et le changement de profondeur de la thermocline (Déqué 2007 ; Lejeune *et al.*, 2010, avec les références citées). Étudiant les effets du réchauffement sur les seules températures de surface (SST), Feudale & Shukla (2011) ont trouvé que bien que ces anomalies chaudes ne puissent pas produire de vagues de chaleur, elles sont, une fois ces vagues initiées, en mesure de les renforcer. Basées sur la Comparaison binaire aléatoire de Modèles MRC (Models Random Coupling) et sur différents scénarios, les prédictions de risque de stress thermique d'ici la fin de ce siècle sont spectaculaires : les concentrations élevées de gaz à effet de serre augmentent de 200 à 500% la fréquence des événements extrêmes chauds (Difffenbaugh *et al.*, 2007).

La relation étroite entre la variabilité naturelle de l'ONA et l'évolution du réchauffement rend difficile la distinction entre le réchauffement dû à la variabilité naturelle et le réchauffement anthropique. A long terme en effet, les périodes chaudes et sèches ne sont pas exceptionnelles dans la région méditerranéenne, qui a été caractérisée par une séquence de cycles réchauffement-refroidissement et pluvieux-sec induits par l'influence relative de l'Atlantique, de l'Est et de l'Afrique (Camuffo *et al.*, 2010). De la même manière, même si des changements de composition de l'atmosphère, affectant le bilan radiatif de la stratosphère, peuvent modifier les caractéristiques géographiques de l'influence ONA sur le climat (López-Moreno & Vicente-Serrano, 2008), l'attribution de cette phase positive persistante à un changement climatique d'origine anthropique n'a jusqu'à maintenant pas été démontrée.

Circulation thermohaline

L'instabilité de la circulation thermohaline et les modalités d'interaction des différents sous-bassins en réponse à la variabilité régionale de forçage atmosphérique revêtent un intérêt particulier. En 1987, on a observé une modification de la circulation de l'ensemble du bassin, quand la gyre cyclonique ionien s'est inversé en mouvement anticyclonique. Cette altération a perduré jusqu'en 1997. Parallèlement, à la fin des années 1980, on a constaté une modification spectaculaire des caractéristiques physico-chimiques impliquées dans la formation des eaux profondes de Méditerranée orientale : l'événement appelé « Eastern Mediterranean Transient » (EMT) a temporairement modifié leur régime de formation en Méditerranée orientale et déplacé leur zone de formation du Sud de l'Adriatique à la mer Égée. En temps normal, la température et la salinité des eaux profondes de Méditerranée (de 250 m jusqu'aux profondeurs maximales) sont très homogènes. Une formation massive d'eau dense et salée s'est produite dans le Sud de la

mer Égée entre 1987 et 1991. Plus tard, de 1991 à 1995, une chute d'environ $-0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ de la température des eaux profondes a favorisé la formation d'une couche profonde d'eau encore plus dense. La formation d'une couche distincte d'eau intermédiaire riche en nutriments a suivi l'élévation des anciennes eaux profondes à l'Est. Le phénomène a commencé à s'atténuer à la fin des années 1990. Une décennie plus tard, cette modification de la structure, la température et la salinité de la couche profonde a atteint la Méditerranée occidentale (voir Bergamasco & Malanotte-Rizzoli, 2010 pour plus de détails ; Danovaro *et al.*, 2010).

Les mesures de température et de salinité dans le détroit de Gibraltar depuis le milieu des années 1990 indiquent que les eaux les plus denses de Méditerranée sortant par le détroit sont en constante évolution : la température et la salinité augmentent, elles étaient au début des années 2000 beaucoup plus chaudes (environ $0,3\text{ }^{\circ}\text{C}$) et salées (0,06) que 20 ans plus tôt (Millot *et al.*, 2006). Collectées en 2003 et 2004, les plus denses des eaux sortant par Gibraltar pourraient être une conséquence de l'EMT. Par conséquent, le flux qui s'écoule de Méditerranée, source directe et continue d'eau intermédiaire chaude et salée, peut jouer un rôle important eu égard au contenu thermique et aux processus de formation des eaux dans l'Atlantique-Nord, qui est un site majeur de formation d'eau dense dans la circulation thermohaline globale (Rixen *et al.*, 2005).

En provoquant la modification du régime d'évaporation et de précipitations, l'anti-corrélation entre l'indice ONA, la température de surface de la Méditerranée orientale et la température des couches supérieures (0-200 m) de mer Égée, a probablement joué un rôle important dans cette transition brutale. Son impact sur les mécanismes biogéochimiques clés pourrait être considérable. Dans un article récent, Conversi *et al.* (2010) ont souligné la synchronicité (pendant ces mêmes dernières années 80) de modifications de régimes dans différentes zones géographiques (mer Méditerranée, mer du Nord, Baltique et mer Noire). Les auteurs ont émis l'hypothèse qu'elles pourraient être des manifestations régionales de modifications à plus grande échelle de la circulation atmosphérique de l'hémisphère Nord.

Acidification de l'océan

Principal gaz à effet de serre anthropique, le CO_2 est le principal agent de forçage du bilan radiatif et influence le réchauffement global. Surpassant le spectre naturel des derniers 650 000 ans (180 à 300 ppm), sa concentration a augmenté d'une valeur pré-industrielle d'environ 280 ppm à 379 ppm en 2006. Les terres et les océans sont des puits naturels de CO_2 anthropique. Leur efficacité peut être calculée en mesurant le ratio entre l'augmentation du CO_2 atmosphérique pour une année donnée aux émissions totales de cette même année (AF). Canadell *et al.* (2007) ont estimé que les émissions de la période 2000-2006 ont augmenté plus vite que les puits marins et terrestres de CO_2 , ce qui marque le déclin de leur efficacité pour l'absorption des émissions anthropiques. Une conclusion dramatique parachève leur travail : l'ampleur des signaux observés dépasse les estimations des modèles et décrivent un cycle du carbone générant des forçages climatiques supérieurs et plus rapides que ceux auxquels on s'attendait.

Le CO_2 piégé dans les océans se dissout dans les eaux superficielles et forme de l'acide carbonique (H_2CO_3). Il se sépare en ions hydrogène (H^+), bicarbonate (HCO_3^-) et carbonate (CO_3^{2-}). L'augmentation de la concentration en ions H^+ réduit le pH. Cette

réduction du pH de l'eau de mer (acidification de l'océan) diminue l'état de saturation des minéraux carbonatés comme la calcite et l'aragonite (CaCO_3) et s'oppose à leur formation.

La concentration en CO_2 de l'eau de mer est proportionnelle à sa pression partielle dans l'atmosphère : une augmentation du CO_2 dans l'atmosphère pousse le système carbonate à augmenter la formation de H^+ . Ce système carbonate, principalement gouverné par la température de surface et par la remontée d'eaux profondes riches en CO_2 , est responsable de la capacité des océans à faire tampon pour maintenir le pH de l'eau constant autour de 8,2 (Raven *et al.*, 2005). Comparé aux niveaux pré-industriels, le pH moyen de la surface de l'océan a déjà décliné d'environ 0,1 et devrait réduire encore de 0,4 unité d'ici la fin du siècle (Caldeira & Wickett, 2005).

Comme la pression partielle en CO_2 est très sensible aux augmentations de température, un amoindrissement de cette capacité tampon a été récemment détectée en Atlantique-Nord : les résultats obtenus par Loptien & Eden (2010) suggèrent que le réchauffement, conduit par une oscillation climatique multiséculaire et le forçage anthropique, a commencé à réduire la consommation océanique de carbone au cours de ces dernières années. Une convergence entre l'évolution de l'océan et celle de l'atmosphère a récemment été mise en évidence par McKinley *et al.* (2011) qui ont comparé l'évolution de la pression partielle du CO_2 avec celle des niveaux de CO_2 atmosphérique dans les eaux de surface de trois grandes régions entre 1981 et 2009.

La chimie du carbone en mer Méditerranée est peu connue. D'Ortenzio *et al.* (2008) ont détecté des différences entre les bassins oriental et occidental, le premier agissant comme une source et le second comme un réservoir. Par le biais de procédures d'interpolation et de traceurs pour estimer l'alcalinité totale et le total de carbone inorganique dissous, Touratier & Goyet (2011) ont comparé les modifications du pH méditerranéen entre les années 1870 et 2001 (les premières étant déduites de la dernière). Les résultats obtenus indiquent que toutes les masses d'eau de la Méditerranée (même les plus profondes) sont déjà acidifiées de l'ordre de -0,14 à -0,05, et que le bassin oriental semble moins touché par le phénomène. D'après ces résultats, la Méditerranée apparaît comme l'une des régions les plus impactées par l'acidification.

Modèles régionaux

Des modèles régionaux du couple océan-atmosphère sont développés depuis quelques années (Somot *et al.*, 2008 ; Meijer & Dijkstra 2009 ; Artale *et al.*, 2010). L'EMT a constitué un élément moteur pour la modélisation du climat méditerranéen par la communauté scientifique, mais la projection du réchauffement global et de ses impacts régionaux sont des problèmes différents. Toutes les simulations reproduisent aussi bien la tendance au refroidissement des années 60 aux années 80, que le réchauffement ultérieur (Figure 7). On peut envisager une possible corrélation entre ce premier refroidissement et la variabilité naturelle générée par le système euro-asiatique. En revanche, le réchauffement suivant constitue une composante majeure du réchauffement global attribuable à l'augmentation des gaz à effets de serre.

A grande échelle, les manifestations de changements climatiques affectant l'évolution de la température, de la composition chimique et de la circulation de la Méditerranée montrent que les impacts

subis par les écosystèmes marins sont d'une intensité et d'une fréquence sans précédent. Les agents modificateurs interagissent et chevauchent les principales menaces environnementales directement liées aux activités humaines comme la destruction des habitats, la surpêche, l'eutrophisation grandissante, l'introduction d'espèces allochtones, d'agents contaminants et d'autres sources de pollution (MerMex Group, 2011, avec les références citées dans le texte). Les conséquences des effets synergiques des changements climatiques et environnementaux pourraient concerner les eaux peu profondes (caractérisées par une grande variabilité saisonnière) dans lesquelles des espèces benthiques particulièrement sensibles, comme les herbiers à magnoliophytes, jouent un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème côtier. Des données à plus long terme et avec une plus haute résolution, plus en phase avec les différences de caractéristiques à l'échelle des sous-bassins, sont nécessaires pour s'assurer que les changements futurs en mer Méditerranée soient détectés.

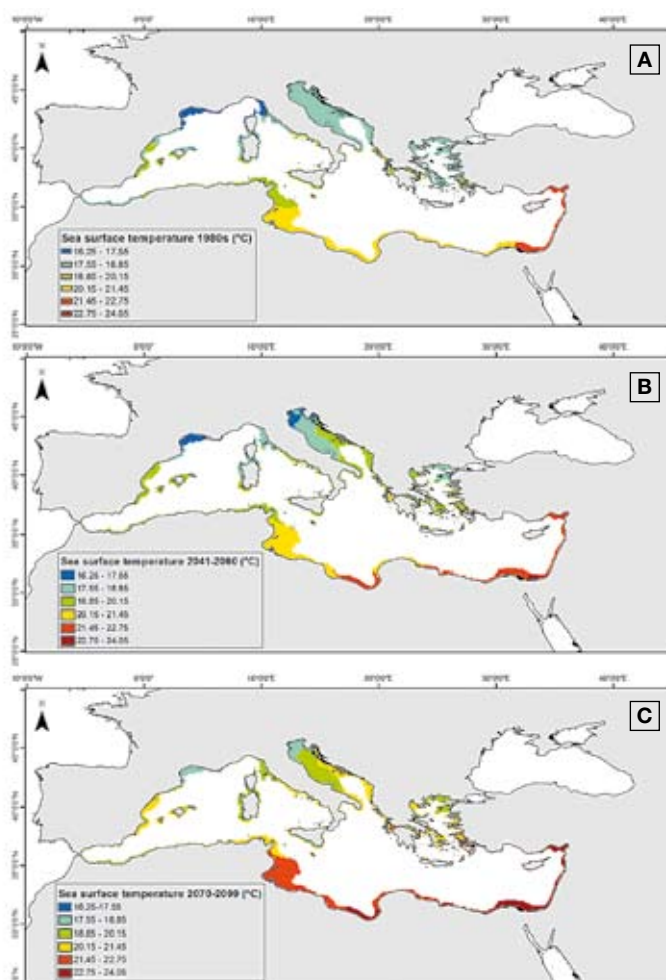


Fig. 7 :

Prévision de l'évolution de la température moyenne des eaux de surface du plateau continental en Méditerranée.

A) Années 1980 (source NOAA).

B) Entre 2041 et 2060.

C) Entre 2070 et 2099 (modèle OPAMED8, d'après Coll *et al.*, 2010).

A3. LES ESPÈCES DE MAGNOLIOPHYTES MARINES

Coordination :

G. Pergent, C. Pergent-Martini, R. Semroud

Parmi les sept espèces de magnoliophytes présentes le long des rivages méditerranéens, seulement cinq d'entre-elles se développent en mer ouverte. Les deux espèces *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande et *Ruppia maritima* Linnaeus s'observent presque exclusivement dans les estuaires ou les lagunes saumâtres. Si ce nombre peu paraître faible au regard du nombre de magnoliophytes marines identifiées dans les différents océans et mers bordières (une soixantaine d'espèces), il faut garder à l'esprit que la Méditerranée représente moins de 1 % de la surface océanique. D'autre part, ces espèces jouent un rôle majeur dans les milieux littoraux et un grand nombre d'entre-elles sont des ingénieurs d'écosystème, ou au moins des espèces-clé (Boudouresque *et al.*, 2006a).

Posidonia oceanica

Systématique et statut réglementaire

Posidonia oceanica (Linnaeus) Delile appartient à la famille des Posidoniaceae. Elle contient un seul genre *Posidonia* et neuf espèces à affinité tempérée (Den Hartog & Kuo, 2006). Huit espèces sont présentes en Australie, la dernière, *Posidonia oceanica*, est endémique de Méditerranée (Boudouresque *et al.*, 2006a). Cette espèce bénéficie d'une protection légale dans de nombreux pays méditerranéens, elle est également inscrite dans plusieurs conventions internationales (Boudouresque *et al.*, 2006a).

Caractéristiques morphologiques et écologiques

Les faisceaux de *Posidonia oceanica* sont constitués de cinq à huit feuilles rubanées de 40 à 80 cm de hauteur et de 10 mm de large en moyenne (Figure 8). A la mort des feuilles, seul le limbe tombe. Le pétiole, peu putrescible, reste fixé sur les rhizomes où il peut persister plusieurs siècles. Les pétioles présentent des cycles chronologiques caractéristiques de variations d'épaisseur le long du rhizome (lépidochronologie *in* Pergent, 1990). La pérennité des rhizomes permet l'édification d'une structure très particulière, la « matte », qui correspond à l'enchevêtrement des rhizomes et des racines plus ou moins colmaté par les sédiments. La floraison, qui a lieu en automne (Figure 9), est irrégulière mais généralement synchronisée à l'échelle du bassin méditerranéen (Pergent *et al.*, 1989), avec des années particulièrement favorables (année 2003) en relation avec l'augmentation globale de la température de l'eau et/ou l'activité solaire (Diaz-Almela *et al.*, 2006 ; Montefalcone *et al.*, soumis). Toutefois, la multiplication végétative par fragmentation et bouturage constitue le principal moyen de dissémination de l'espèce.

Posidonia oceanica constitue de vastes herbiers, entre la surface et 35 à 40 m de profondeur, sur tous types de substrats, en mer ouverte ; elle est également présente dans quelques lagunes hyper-halines mais elle est particulièrement sensible à la dessalure.

Cette espèce joue un rôle majeur au niveau écologique (production de matière végétale, pôle de diversité spécifique, oxygénation des eaux), sédimentaire (piège à sédiment, amortissement de l'hydrodynamisme, lutte contre l'érosion des plages) et économique (zone de frayère et de nurseries, activités balnéaires) ; elle



Fig. 8 :

Herbier à *Posidonia oceanica*.



Fig. 9 :

Inflorescence de *Posidonia oceanica*.



Fig. 10 :

Répartition de *Posidonia oceanica* en Méditerranée ; les points verts correspondent aux limites d'extension de l'espèce ; le point blanc à la « station relique » de la mer de Marmara.

constitue également un puissant intégrateur de la qualité des eaux (bioindicateur) et joue un rôle majeur dans la fixation et le stockage du carbone en milieu littoral - « puits de carbone » (Pergent *et al.*, 1994 ; Pergent-Martini, 1998 ; Duarte *et al.*, 2005 ; Boudouresque *et al.*, 2006b).



Fig. 11 :
Herbier à *Cymodocea nodosa*.



Fig. 12 :
Faisceaux foliaires de *Cymodocea nodosa* présentant une coloration rougeâtre.



Fig. 13 :
Répartition de *Cymodocea nodosa* en Méditerranée.

Distribution et dynamique

Posidonia oceanica est présente dans tout le bassin méditerranéen à l'exception du débouché des grands fleuves côtiers, à proximité du détroit de Gibraltar et du littoral Sud-Est du bassin oriental (Figure 10).

Elle a également été observée à l'entrée de la mer de Marmara et une station « relique » a été localisée plus à l'Est (Meinesz *et al.*, 2009). La surface de ces herbiers est estimée à 35 000 km², soit 23 % des fonds entre 0 et 50 m de profondeur (Pasqualini *et al.*, 1998).

Si la régression des herbiers est souvent liée à l'impact des activités humaines, force est de constater que *Posidonia oceanica* semble également régresser dans des secteurs où les pressions anthropiques sont très faibles (Boudouresque *et al.*, 2009). L'absence de *Posidonia oceanica* dans l'extrême Sud-Est du bassin semble en relation directe avec des températures de l'eau trop élevées au cours de l'été (Celebi *et al.*, 2006). Le suivi de la limite d'extension de l'herbier sur les côtes Sud de la Turquie montre une régression significative depuis une vingtaine d'années, avec une remontée vers le Nord-Ouest de près de 9 km (Cirik, 1991). Un système de surveillance très précis de cette limite a été mis en place afin de vérifier cette dynamique (Pergent *et al.*, 2011). D'autre part, une diminution de la vitalité de *Posidonia oceanica* a été enregistrée, dans plusieurs régions du bassin occidental, suite à des événements climatiques exceptionnels (exemple : réchauffement des eaux au cours de l'été 1999) ou en réponse à une augmentation générale de la température de l'eau (Mayot *et al.*, 2005 ; Marba & Duarte, 2010), mais d'autres facteurs pourraient également intervenir dans cette dynamique (Peirano *et al.*, 2011).

Cymodocea nodosa

Systématique et statut réglementaire

Cymodocea nodosa (Ucria) Ascherson appartient à la famille des Cymodoceaceae qui contient six genres. Le genre *Cymodocea*, à affinité tropicale à sub-tropicale, est représenté par quatre espèces : *Cymodocea angustata* Ostenfeld, *Cymodocea nodosa*, *Cymodocea rotundata* Ehrenberg & Hemprich ex Ascherson et *Cymodocea serrulata* (R. Brown) Ascherson & Magnus (Den Hartog & Kuo, 2006 ; Guiry & Guiry, 2011). *Cymodocea nodosa* bénéficie d'une protection légale dans plusieurs pays méditerranéens ; elle est également prise en compte dans des conventions internationales (Boudouresque *et al.*, 2006a ; PNUE-PAM, 2009).

Caractéristiques morphologiques et écologiques

Les faisceaux foliaires de *Cymodocea nodosa* sont constitués de deux à cinq feuilles rubanées de 10 à 30 cm de hauteur et de 2 à 4 mm de large en moyenne (Figure 11). Le limbe présente un apex dentelé et 7 à 9 nervures (Phillips & Menez, 1988). Les rhizomes rampants, de couleur rougeâtre, présentent des inter-nœuds de 10 à 60 mm de longueur et sont fixés au sédiment par de longues racines adventives. Les fleurs mâles (pédoncule portant des anthères) et femelles (de forme ovoïde) sont portées par des individus différents (plante dioïque). Les fleurs femelles donnent naissance

à des fruits semi-circulaires de 8 mm de diamètre. La floraison a lieu au printemps et la germination a lieu 11 mois après la formation des fruits. L'espèce se multiplie végétativement par fragmentation et dissémination de boutures.

Cymodocea nodosa se rencontre sur les fonds sableux et vaseux photophiles, en mer ouverte et dans des lagunes littorales ; elle affectionne les fonds comportant une certaine proportion de matière organique. Souvent observée entre la surface et 10 m de profondeur, où elle forme des herbiers, elle peut se développer localement au-delà de la limite inférieure de l'herbier à *Posidonia oceanica*, jusqu'à 50 m de profondeur environ (Olesen *et al.*, 2002 ; Pergent *et al.*, 2008a). Depuis quelques années, le long du littoral Sud du bassin méditerranéen, des faisceaux portant des feuilles de couleur rougeâtre sont observés à faible profondeur (Figure 12). Cette pigmentation particulière, également mise en évidence récemment chez *Cymodocea serrulata*, pourrait être liée à une forte production d'anthocyanine en réponse à une exposition plus importante à la lumière et/ou à une augmentation de la température de l'eau (Novak & Short, 2010).

Cymodocea nodosa est une espèce pionnière à même de coloniser des fonds dépourvus de macrophytes et préparer l'installation d'un herbier à *Posidonia oceanica* (Molinier & Picard, 1952 ; Cinelli *et al.*, 1995).

Distribution et dynamique

Cymodocea nodosa est présente dans tout le bassin méditerranéen, dans la mer de Marmara, et en Atlantique (archipels des Canaries et de Madère, Afrique de l'Ouest, Sud de l'Espagne et du Portugal ; Figure 13).

Il s'agit de la seconde espèce, après *Posidonia oceanica*, en terme de surface occupée en Méditerranée ; elle est particulièrement présente dans l'Est du bassin oriental où *Posidonia oceanica* est peu présente (Lipkin *et al.*, 2003).

Si des régressions locales de *Cymodocea nodosa* ont été enregistrées dans des secteurs soumis à une forte pression des activités humaines (Haritonidis *et al.*, 1990), cette espèce semble plutôt influencée par des fluctuations naturelles à long terme comme les variations de salinité, l'action des herbivores ou les changements climatiques (Turk & Vukovic 2000, Shili *et al.* 2002, Barsanti *et al.*, 2007). De façon générale, cette espèce à affinité chaude semble plutôt favorisée par le réchauffement global du milieu (Boudouresque *et al.*, 2009). Dans plusieurs secteurs de Méditerranée, *Cymodocea nodosa* a profité de la régression de *Posidonia oceanica* pour se développer (Montefalcone *et al.*, 2007b) ; toutefois si la régression d'une espèce semble bénéficier à l'autre, cette dynamique n'est pas sans conséquence car leurs rôles peuvent être très différents (e.g. flux de carbone *in* Boudouresque *et al.*, 2009).

Zostera marina

Systématique et statut réglementaire

Zostera marina Linnaeus appartient à la famille des Zosteraceae, qui contient deux genres (Phyllospadix et *Zostera* ; Den Hartog & Kuo, 2006 ; Jacobs & Les, 2009 ; Guiry & Guiry, 2011). Guiry & Guiry (2011) listent 15 espèces de *Zostera* mais trois d'entre-elles, *Zostera mucronata* Den Hartog, *Zostera muelleri* Irmisch ex Ascherson et *Zostera novazelandica* Setchell ont été mises en syno-

nymie avec *Zostera capricorni* Ascherson (Green et Short, 2003). Le genre *Zostera* est présent dans de nombreuses régions de la biosphère, et *Zostera marina* est l'espèce présentant la plus large répartition : de l'océan Atlantique à l'océan Pacifique et des régions tempérées au cercle Arctique (Green & Short, 2003). Cette espèce bénéficie d'une protection légale dans plusieurs secteurs (l'espèce est protégée dans la région PACA sur les côtes françaises) et pays de Méditerranée ; elle est également prise en compte dans le cadre de conventions internationales (Boudouresque *et al.*, 2006a).

Caractéristiques morphologiques et écologiques

Les faisceaux foliaires de *Zostera marina* sont constitués de trois à huit feuilles rubanées de 20 à 120 cm de long et de 2 à 12 mm de large en moyenne (Figure 14). A leur base, les feuilles sont pourvues d'une gaine de 50 à 200 mm de long ; le limbe, à bord lisse et à apex arrondi et souvent légèrement mucroné, présente cinq à onze nervures parallèles et longitudinales (Phillips & Menez, 1988). Les rhizomes, de 2 à 5 mm d'épaisseur, présentent 5 à 20 racines à chaque nœud. La floraison a lieu entre Avril et Août. L'espèce est monoïque. Les fleurs mâles et les fleurs femelles (jusqu'à 20 de chaque) sont réunies en inflorescences en forme d'épis aplatis (spadices) enveloppés dans la gaine d'une feuille (Figure 15). Les fleurs mâles, jaunes, alternent régulièrement avec les fleurs femelles, plus vertes.

Les fruits, de 2 à 2,5 mm de long, sont de forme ellipsoïdale à ovoïde. La germination peut avoir lieu pendant plusieurs mois. Toutefois la dissémination de l'espèce s'effectue principalement par bouturage (multiplication végétative).

Zostera marina édifie de très grands herbiers dans l'infralittoral, généralement entre la surface et une dizaine de mètres de profondeur, mais elle peut faire des incursions dans l'étage médiolittoral ou se développer jusqu'à 18 à 30 m de profondeur lorsque les conditions d'éclairement sont très favorables (côtes pacifiques des USA *in* Duarte, 1991).

En Méditerranée, cette espèce est surtout présente dans quelques lagunes littorales et des fonds de baies très abritées. Il s'agit d'une espèce euryhaline et eurytherme qui se développe dans des conditions variées de substrat (sable grossier à vase). Elle est souvent associée à *Zostera noltii* ou *Cymodocea nodosa* avec lesquelles elle peut constituer des herbiers mixtes. Chez *Zostera marina*, comme chez beaucoup de magnoliophytes marines, la canopée contribue à la sédimentation des particules en suspension ; cette espèce est également une source importante de matière organique et d'oxygène pour la colonne d'eau, et constitue un habitat privilégié pour de nombreuses espèces.

Distribution et dynamique

Zostera marina est une espèce à affinité froide ; c'est la seule magnoliophyte marine à atteindre le cercle polaire. Elle est largement répandue dans l'hémisphère Nord : Pacifique, Atlantique Nord, Méditerranée, mer Noire (Den Hartog, 1970 ; Moore & Short, 2006). La limite méridionale de son aire de répartition se situe au niveau de la péninsule californienne (Melting-Lopez & Ibarra-Obando, 1999). D'après Den Hartog (1970), en Méditerranée *Zostera marina* est rare (Figure 16) et se rencontre uniquement dans le Nord du golfe du Lion, et dans les secteurs Nord de l'Adriatique et de la mer Egée ; le long des côtes Nord-africaines, elle n'est connue qu'au niveau de Castiglione en Algérie (avril 1957) ; enfin elle est



Fig. 14 :
Herbier à *Zostera marina* (© M. Foulquier).



Fig. 15 :
Inflorescence de *Zostera marina*.



Fig. 16 :
Répartition de *Zostera marina* en Méditerranée (En vert : zones où l'espèce est fréquente ; points rouges : stations où l'espèce a disparu ; points blancs : stations isolées ; points jaunes : présence à confirmer).

commune en mer Noire. Au Maroc, *Zostera marina* a été signalée de la région d'Al Hoceima jusqu'à la frontière algérienne (González García & Conde Poyales, 1994). En France, elle est abondante dans certaines lagunes côtières du Sud (Thau, Salse-Leucate), alors que les seuls herbiers de *Zostera marina* encore présents en mer ouverte se situent dans la partie Ouest du golfe de Fos, en arrière du cordon littoral du They de la Gracieuse (Verlaque com. pers.). En Espagne, *Zostera marina* est connue dans les baies de Cala Jonquet, Port Lligat (cap Creus) et Els Alfacs (delta de l'Ebre), où elle constitue des peuplements très localisés au sein d'herbiers à *Zostera noltii* et *Cymodocea nodosa* (Perez Vallmitjana, 1989 ; Enríquez *et al.*, 2004). Elle est également bien représentée le long de la côte Sud de l'Andalousie, entre Gibraltar et Almería (Barraón *et al.* 2004). Cependant, à Gibraltar, *Zostera marina*, qui était abondante en 1993, n'a pas pu être retrouvée en 2008 (Bull *et al.*, 2010). En Italie, dans la checklist de la flore marine d'Italie (Furnari *et al.*, 2003) *Zostera marina* est signalée dans la haute Adriatique (Trieste, Grado, Miramare, Lagune de Venise), dans le Sud de l'Adriatique (Puglia), à Taranto et dans le détroit de Sicile (région d'Iblea) ; par contre l'ancienne signalisation de Funk (1927) dans le golfe de Naples n'a pas été retenue. A Malte, la seule signalisation (Gulia, 1873) découle sans doute d'une confusion avec *Cymodocea nodosa*. En Croatie et Slovénie, *Zostera marina* a été signalée, en particulier par Zavodnik (1965) et Avčin *et al.* (1974). En Grèce, *Zostera marina* n'est présente de façon certaine que dans le golfe d'Amvrakikos (Panayotidis, inédit), les autres signalisations étant douteuses. En Tunisie, *Zostera marina* est abondante dans la lagune de Bizerte (Zaouali, 1980). En Turquie, *Zostera marina* a été signalée en mer de Marmara et sur la côte Ouest, dans la région d'Izmir (Çinar *et al.*, 1998 ; Taskin *et al.*, 2008). Quelques signalisations anciennes ont été rapportées en Syrie et au Liban (Thiebault, 1953 ; Mayhoub, 1976). Actuellement, elle est principalement localisée dans le Nord du bassin occidental et dans l'Adriatique (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2000 ; Turk & Vukovic, 2000 ; Green & Short, 2003).

Dans les années 1930, les herbiers de *Zostera marina* de l'Atlantique Nord furent presque entièrement décimés par une maladie (la maladie du dépérissement ou *wasting disease* ; Den Hartog, 1996). La cause de la maladie était un micro-organisme, *Labyrinthula zosterae*, plus ou moins associé à divers facteurs environnementaux (augmentation de la température, diminution de l'ensoleillement, urbanisation, etc.) (Den Hartog, 1987, 1996 ; Ralph & Short, 2002). Depuis, des événements similaires ont été rapportés en différents points de l'Atlantique. Actuellement, les herbiers de *Zostera marina*, comme la plupart des autres magnoliophytes, sont en régression au niveau mondial, en général (Short *et al.*, 2006), et en Méditerranée, en particulier (Bernard *et al.*, 2007 ; Boudouresque *et al.*, 2009). Si les principales causes de régression sont de nature anthropique (eutrophisation, modifications des milieux sédimentaires, dégradations mécaniques et pollutions), l'ampleur de ce phénomène, également observé dans des secteurs où la pression humaine est réduite, conduit à s'interroger sur une dynamique plus globale à l'échelle du bassin méditerranéen. *Zostera marina* fait en effet partie des espèces d'eaux froides susceptibles de régresser, voire de disparaître de Méditerranée si le réchauffement global s'accroît. Ainsi cette espèce semble avoir disparu dans de nombreuses stations où elle était présente il y a plusieurs décennies (Pergent-Martini, 2000) ; et même si certaines signalisations pourraient correspondre à des erreurs d'identification, leur nombre est trop important pour qu'il s'agisse de confusions systématiques (Figure 16). D'autre part, dans plusieurs stations où cette espèce est toujours présente, des régressions significatives sont enregistrées (Boudouresque *et al.*, 2009).

Zostera noltii

Systématique et statut réglementaire

Zostera noltii Hornemann¹ appartient à la famille des Zosteraceae qui contient deux genres (Phyllospadix et *Zostera* ; Den Hartog & Kuo, 2006 ; Jacobs & Les, 2009 ; Guiry & Guiry, 2011). Guiry & Guiry (2011) listent 15 espèces de *Zostera* mais trois d'entre-elles, *Zostera mucronata*, *Zostera muelleri* et *Zostera novazelandica* ont été mises en synonymie avec *Zostera capricorni* (Green et Short, 2003). Le genre *Zostera* est présent dans de nombreuses régions de l'océan mondial, de l'équateur (*Zostera capricorni*) au cercle polaire arctique (*Zostera marina*). *Zostera noltii* bénéficie d'une protection légale dans plusieurs secteurs (l'espèce est protégée dans la région PACA sur les côtes françaises) et pays de Méditerranée ; elle est également prise en compte dans le cadre de conventions internationales (Boudouresque *et al.*, 2006a).

Caractéristiques morphologiques et écologiques

Les faisceaux foliaires de *Zostera noltii* sont constitués de trois à cinq feuilles rubanées de 10 à 25 cm de long et de 0,5 à 1,5 mm de large en moyenne (Figure 17). Le limbe, à bord lisse et à apex obtus souvent incurvé dans sa partie médiane, présente trois nervures (une centrale et deux latérales) (Phillips & Menez, 1988). Les rhizomes sont fins (0,5 à 2 mm de diamètre) et possèdent une à quatre racines au niveau de chaque nœud. La distance internodale est de 5 à 40 mm. La floraison a lieu d'avril à septembre. L'espèce est monoïque. Les fleurs mâles et les fleurs femelles sont réunies en inflorescences en forme d'épis aplatis (spadices) enveloppés dans la gaine d'une feuille. Les fruits ovales et arrondis (1 à 2 mm) donnent naissance à des graines de petite taille qui germent lorsque la salinité diminue. Toutefois, la dissémination de l'espèce s'effectue principalement par bouturage (multiplication végétative). Dans l'océan Atlantique, *Zostera noltii* se développe le plus souvent sur les substrats meubles de la zone intertidale (zone de balancement des marées), où elle peut édifier de très vastes herbiers qui subissent de fortes variations d'intensité lumineuse et de température (Figure 18). Dans des secteurs à salinité réduite (estuaires, Nord de la Baltique), elle forme des herbiers constamment immergés.

En Méditerranée, elle se cantonne aux lagunes littorales, dans certains fonds de baies abritées et dans des petits ports où elle constitue des herbiers constamment immergés. Il s'agit d'une espèce euryhaline qui supporte une certaine dessalure et qui affectionne les fonds meubles caractérisés par un sédiment riche en matière organique. Cette espèce est tolérante à la pollution et aux aménagements littoraux (Boudouresque *et al.*, 2009). Elle est souvent associée à *Zostera marina* ou *Cymodocea nodosa* avec lesquelles elle peut constituer des herbiers mixtes. Les herbiers à *Zostera noltii* contribuent à la sédimentation des particules en suspension et à l'oxygénation de l'eau ; ils sont une source de matière organique et constituent un habitat privilégié pour de nombreuses espèces.

Distribution et dynamique

Zostera noltii est présente le long de la côte Nord-Est atlantique, de la Mauritanie jusqu'au Sud de la Norvège, en mer Baltique, en Méditerranée, en mer de Marmara, en mer Noire, en mer



Fig. 17 :

Faisceaux foliaires de *Zostera noltii* (© V. Jacinto).



Fig. 18 :

Herbier à *Zostera noltii* exondé au Banc d'Arguin.



Fig. 19 :

Répartition de *Zostera noltii* en Méditerranée (En vert : zones où l'espèce est fréquente ; points blancs : signalisations ponctuelles).

¹ *Zostera noltii* apparaît sur le site algaebase sous le nom de *Zostera noltei* Guiry & Guiry, 2011



Fig. 20 :

Herbier à *Halophila stipulacea*.



Fig. 21 :

Fleur male d'*Halophila stipulacea* (© B. Iacono & M.C. Gambi).



Fig. 22 :

Répartition d'*Halophila stipulacea* en Méditerranée (Points verts : signalisations antérieures à 1990 ; Points jaunes : signalisations depuis à 1990).

Caspienne et en mer d'Aral (Den Hartog, 1970 ; Phillips & Meñez, 1988 ; Furnari *et al.*, 2003 ; Green & Short, 2003 ; Guiry & Guiry, 2011). En Méditerranée, l'espèce a été signalée dans tout le bassin occidental (Espagne, France, Italie, Tunisie, Algérie, Maroc et les grandes îles – Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile), mais elle est aussi présente dans l'Adriatique, en Italie (de Trieste à la région des Puglia), en Croatie (Dolenc Koce *et al.*, 2003), en Slovénie (Turk & Vukovic, 2000) et en Albanie (Xhulaj & Kashta, 2007), et en Méditerranée orientale, en Grèce où elle est fréquente dans les lagunes et les baies abritées et rare sur les côtes exposées (Haritonidis & Diapoulis, 1990 ; Amoutzopoulou-Schina & Haritonidis, 2005 ; Orfanidis *et al.*, 2010 ; Christia *et al.*, 2011), en Turquie (Taskin *et al.*, 2008), en Syrie (Mayhoub, 1976) et en Egypte (Zahran & Willis, 2008) (Figure 19). Cette espèce discrète est souvent associée à *Cymodocea nodosa* dans le bassin oriental, ce qui peut expliquer le nombre réduit de signalisations.

En terme de dynamique, cette espèce présente une résilience élevée même si plusieurs exemples de régressions sont rapportés en relation avec des modifications de la salinité ou un enrichissement en nutriments (Charpentier *et al.*, 2005 ; Ben Maiz & Shili 2007 ; Bernard *et al.* 2007). Toutefois, les quelques régressions enregistrées ne correspondent pas à une tendance générale et *Zostera noltii* peut être favorisée par la régression d'autres espèces de magnoliophytes (Boudouresque *et al.*, 2009). Ainsi, dans le golfe de Thermaikos (Grèce), où le développement urbain et industriel a entraîné une régression de *Posidonia oceanica* et de *Cymodocea nodosa*, *Zostera noltii* présente une extension significative (Haritonidis *et al.*, 1990).

De même, suite à des travaux de réhabilitation du milieu dans le lac Nord de Tunis, *Zostera noltii* y connaît un développement très important (Ben Maiz & Shili 2007).

Halophila stipulacea

Systématique et statut réglementaire

Halophila stipulacea (Forsskål) Ascherson appartient à la famille des Hydrocharitaceae. Cette famille contient plusieurs genres dont seulement trois sont marins : *Enhalus*, *Halophila* et *Thalassia* (Den Hartog & Kuo, 2006 ; Guiry & Guiry, 2011). Le genre *Halophila* est constitué de 16 espèces présentes dans l'ensemble des zones tropicales de l'océan mondial.

Cette espèce ne bénéficie d'aucune protection légale en Méditerranée, que ce soit au niveau national, comme par le biais des conventions internationales, dans la mesure où il s'agit d'une espèce introduite (espèce lessepsienne).

Caractéristiques morphologiques et écologiques

Les feuilles d'*Halophila stipulacea* sont ovales, pétiolées, longues de 30 à 60 mm, larges de 4 à 8 mm, à bord dentelé (Figure 20). Les pétioles, bien développés, s'élargissent à la base en une gaine dissymétrique fixée sur un rhizome de 0,5 à 2 mm de diamètre. La floraison et la fructification ont lieu en été (Figure 21 ; Lipkin, 1975).

Dans certains secteurs de Méditerranée, seules des fleurs mâles ont été observées et la reproduction asexuée (multiplication végétative et bouturage) semble être le seul moyen de dissémination de l'espèce, ce qui se traduit par une faible diversité génétique (Procaccini *et al.*, 1999).

Halophila stipulacea peut constituer des herbiers qui se développent jusqu'à 35 à 40 m de profondeur en Méditerranée, mais elle est le plus souvent rencontrée dans des habitats plus superficiels (-2 à -10 m), dans des zones à faible hydrodynamisme et dans ou à proximité des ports.

Cette espèce est principalement consommée par des « invertébrés », des téléostéens (« poissons ») et localement par la tortue *Chelonia mydas*. Par contre son établissement en Méditerranée a permis l'installation d'espèces exotiques associées comme, par exemple, l'aplysie herbivore *Syphonota geographica* (Mollo *et al.*, 2008).

Distribution et dynamique

L'aire de répartition initiale de *Halophila stipulacea* est située dans l'Ouest de l'océan Indien, le golfe Persique et la mer Rouge (Den Hartog, 1970). L'ouverture du canal de Suez en 1869 lui a permis de pénétrer en Méditerranée (Por, 1971 ; Zenetos *et al.*, 2010) où elle connaît une progression régulière (Gambi *et al.*, 2009). Plus récemment, des signalisations ont eu lieu dans les Caraïbes (Ruiz & Ballantine, 2004) où l'espèce aurait été introduite accidentellement à partir de bateaux de croisières en provenance de Méditerranée (Willette & Ambrose, 2009).

Depuis la première observation en Méditerranée en 1894 (Fritsch, 1895), *Halophila stipulacea* ne cesse de progresser en suivant généralement les courants dominants (Galil, 2006b), ce qui lui a permis de coloniser une grande partie du bassin oriental (Figure 22).

Toutefois, cette cinétique semble s'accélérer depuis quelques années avec la colonisation de nouveaux secteurs (Nord de la mer Egée, Albanie, Sicile, Sud de l'Italie, Tunisie et Libye).

Si le trafic maritime et la plaisance semblent être en partie responsables de la dissémination de l'espèce (ports de Sfax en Tunisie, de Zakynthos en Grèce, de Catane en Sicile, île de Vulcano), il faut toutefois noter une extension significative de l'espèce à partir de secteurs déjà colonisés en direction du Nord du bassin oriental, en mer Egée (île de Chios en Grèce, littoral de Dikili en Turquie), en mer Ionienne (îles de Zakynthos, Kefallonia et Ithaki) et jusqu'en Adriatique (golfe de Vlora, Albanie) (Alongi *et al.*, 1992 ; Van der Velte & Den Hartog, 1992 ; Kashta & Pizzuto, 1995 ; Akçali & Cirik, 2007 ; Rindi *et al.*, 1999 ; Missaoui *et al.*, 2003 ; Tsirika & Haritonidis, 2005 ; Gambi *et al.*, 2009). D'autre part son extension et son acclimatation récentes vers l'Ouest (Italie, Sicile) semblent repousser les limites de distribution d'*Halophila stipulacea* vers des régions autrefois considérées comme peu compatibles avec le développement d'espèces à affinité tropicale (Bianchi, 2007). L'hypothèse selon laquelle la progression d'*Halophila stipulacea* serait en relation avec une augmentation de la température de l'eau est par ailleurs confortée par le fait que les deux stations observées récemment dans le bassin occidental (Palinuro et Vulcano) correspondent à des sites caractérisés par la présence de sources hydrothermales sous-marines (Gambi *et al.*, 2009).

B. Impact des changements climatiques sur les magnoliophytes en Méditerranée

B1. LES TERMES LIÉS À LA THÉORIE DES PERTURBATIONS

Coordination : C.F. Boudouresque, M.A. Mateo

Rien n'est permanent à l'exception du changement.
Héraclite, 544-484 avant notre ère.

Introduction

Quelle que soit l'échelle que nous considérons, notre monde change constamment et les écosystèmes peuvent présenter des états multiples. La nature stochastique des écosystèmes et la non-linéarité de la majorité de leurs processus physiques et biologiques rendent extrêmement difficile la prévision de leur réponse aux perturbations (Holling, 1973, Kerkhoff & Enquist, 2007).

Le terme de « perturbation » est très largement utilisé dans la littérature moderne. Dans la plupart des cas, les auteurs ne définissent pas le terme. Or, ce terme admet de nombreuses définitions, aussi bien triviales que scientifiques. La lecture du texte permet parfois de comprendre, ou de supposer, le sens dans lequel le terme « perturbation » a été utilisé par les auteurs ; il n'est pas rare, même dans des publications scientifiques, que ce soit l'un de ses sens les plus triviaux, voire un non-sens.

Un grand nombre de termes sont associés au concept de perturbation, e.g. inertie, résilience, persistance, stabilité, résistance, vulnérabilité, état de l'écosystème, etc. Chacun de ces termes admet de nombreuses définitions, parfois fortement contradictoires. Comme pour le terme « perturbation », il est rare que les auteurs qui les utilisent indiquent le sens qu'ils leur donnent. Quand c'est le cas, des incohérences évidentes sont parfois apparentes.

Dans le contexte du présent ouvrage, il est donc important de préciser le sens dans lequel seront utilisés chacun de ces termes, dans le cadre d'une définition cohérente de la théorie des perturbations. Le choix d'un système, plutôt que d'un autre, est en partie arbitraire. En revanche il n'est pas acceptable d'utiliser des définitions peu cohérentes entre elles éventuellement absurdes, sous la

seule justification que « la plupart des auteurs les utilisent ». Le système proposé ici, à partir des données de la littérature, et formalisées par Boudouresque *et al.* (2009) et Boudouresque (2011a) est en partie arbitraire mais il a le mérite d'être cohérent.

Sauf indication contraire, dans le texte qui suit, le terme de perturbation, ainsi que les termes qui permettent de le définir, sont considérés à l'échelle de l'écosystème. Dans le cas des magnoliophytes marines, presque toujours ingénieurs d'écosystème autogènes (au sens de Jones *et al.*, 1994 ; Lawton, 1994), ce qui affecte l'espèce affecte aussi l'écosystème, et vice versa.

Persistance, inertie, résilience et stabilité d'ajustement

Une population, de même qu'un écosystème, fluctue toujours au cours du temps, même en l'absence de changement des forçages environnementaux. Ces fluctuations sont dues à des processus endogènes (i.e. internes) ou à des propriétés émergentes de la population ou de l'écosystème, comme une succession ou un mécanisme évolutif. On désigne sous le nom de persistance l'amplitude de ces fluctuations d'origine endogène (Figure 23) ; la persistance est considérée comme faible lorsque les fluctuations sont fortes, et comme forte lorsqu'elles sont de faible amplitude. Parmi les processus endogènes à l'origine des fluctuations naturelles, on peut citer les cycles prédateurs-proies (Ranta *et al.*, 2002), les cycles parasites-hôtes (Combes, 1995), la valeur du paramètre r dans l'équation logistique (Coquillard & Hill, 1997) et l'irrégularité de la production de propagules, dans le cadre de la stratégie de saturation du prédateur (Janzen, 1971 ; Navarrete & Castilla, 1990 ; Curran & Leighton, 2000 ; Patten *et al.*, 2008). Ce que nous

désignons ici sous le nom de persistance est également nommé, dans la littérature, « résistance » (GESAMP, 1995), *persistence stability*, *stability* et *variability*.

L'inertie (Figure 23) est l'amplitude des fluctuations des forçages environnementaux pour laquelle il n'y a pas de réaction de la population ou de l'écosystème, plus exactement pour laquelle les fluctuations de la population ou de l'écosystème ne sont pas supérieures à la persistance (perturbation de type I) (GESAMP, 1995 ; Boudouresque *et al.*, 2009 ; Boudouresque, 2011a).

La résilience est l'amplitude maximale du forçage environnemental pour laquelle il y a réaction de la population ou de l'écosystème (donc un changement supérieur à la persistance), mais pour laquelle le système n'est pas détruit, et est capable de retourner à son état moyen antérieur (Figure 23 ; GESAMP, 1995 ; Boudouresque *et al.*, 2009 ; Boudouresque, 2011a). Le forçage environnemental provoquant une telle réaction est nommé « perturbation de type II » (Sutherland, 1981). Dans le cas d'un écosystème, les modalités du retour à l'état moyen antérieur sont nommées « succession tertiaire » (Figure 23). Si le forçage environnemental est supérieur à la résilience (« perturbation de type III » ; Sutherland, 1981), l'écosystème est détruit, ou profondément modifié, de telle sorte qu'il est remplacé par un autre écosystème ; les modalités du retour à l'état moyen antérieur, ou à un état alternatif, via une succession d'écosystèmes, sont nommées succession secondaire ou succession primaire (Figure 24 et Figure 25).

La stabilité d'ajustement correspond aux modalités et à la vitesse du retour à l'état moyen antérieur, après une perturbation de type II, via une succession tertiaire dans le cas d'un écosystème (Figure 23 ; Boudouresque, 2011a). La stabilité d'ajustement est également nommée *stability* ou *adjustment stability*. Dans la littérature, le terme de résilience désigne souvent un mélange de ce qui est défini ici comme résilience et stabilité d'ajustement. La stabilité d'ajustement est généralement mesurée comme le temps requis par les variables d'état (structurelles et fonctionnelles) de l'écosystème pour revenir, après une perturbation, à l'intervalle de variation qui caractérisait son état antérieur. De même, la stabilité d'ajustement de l'écosystème est une des conséquences directes de la capacité d'auto-organisation des systèmes naturels (systèmes adaptatifs ; Holland, 1992 ; Levin & Lubchenco, 2008).

Définition d'une perturbation d'un écosystème

Dans un écosystème donné, une perturbation est une déviation imprédictible et de durée déterminée d'un forçage environnemental pour lequel il y a une réaction de l'écosystème (ou sa destruction), donc un forçage supérieur à son inertie et/ou à sa résilience. Cette réaction concerne un ingénieur d'écosystème, une ou plusieurs espèces-clé, une guilda ou un compartiment fonctionnel de l'écosystème (Boudouresque *et al.*, 2009 ; Boudouresque, 2011a).

Dans cette définition, chacun des termes mérite d'être commenté et/ou justifié.

« Dans un écosystème donné » : une perturbation ne peut pas, en effet, être définie de manière absolue (Boudouresque *et al.*, 2009). Un apport accidentel de matière organique peut constituer une perturbation dans un écosystème d'une région éloignée de toute source de pollution ; dans un écosystème situé sous un rejet per-

manent de matière organique, c'est au contraire l'arrêt momentané de ce rejet de matière organique qui constitue une perturbation. De même, dans un écosystème coralligène, un apport sédimentaire de 1 cm d'épaisseur constitue une perturbation (Sartoretto, 1996), alors que le même apport dans un herbier à *Posidonia oceanica* ne constitue pas une perturbation : l'herbier est en effet capable de résister, par augmentation de la croissance des rhizomes orthotropes (verticaux), à un apport annuel de 5-7 cm de sédiment (Boudouresque & Jeudy de Grissac, 1983 ; Boudouresque *et al.*, 1984) ; ce même apport sédimentaire (> 5-7 cm) ne constitue pas une perturbation dans l'écosystème des sables fins de haut niveau, en Méditerranée.

« Une déviation imprédictible (...) d'un forçage environnemental » : une déviation prédictible du forçage, en effet, ne constitue pas une perturbation. La nuit (vs le jour), l'hiver (vs l'été) et la marée constituent des forçages prédictibles ; ils déterminent des rythmes biologiques, très différents des perturbations (Baillaud, 1958 ; Saunders, 1977). Il est à noter que beaucoup de définitions naïves de « perturbation », que l'on trouve dans la littérature, n'excluent pas (explicitement ou implicitement) les rythmes biologiques ; la nuit, ou la marée, constitueraient donc des perturbations, si ces définitions étaient acceptées.

« Une déviation (...) de durée déterminée » : si la déviation (changement) du forçage est définitive, un nouvel écosystème remplace l'écosystème concerné. Désormais, c'est le retour aux conditions initiales qui constitue une perturbation. Il est à noter que beaucoup de définitions naïves de « perturbation », que l'on trouve dans la littérature, ne font pas référence à la durée, et n'ont donc aucun sens.

« Une réaction de l'écosystème » : si l'écosystème ne réagit pas (i.e. de façon supérieure à sa persistance) à un forçage, c'est que ce forçage ne constitue pas une perturbation, tout au moins en fonction du descripteur considéré (Connell & Sousa, 1983). Par exemple, le cyclone Allen (en 1980) n'a pas eu d'effet sur la biomasse et la productivité des herbiers à *Halodule wrightii* du Texas : elles étaient les mêmes avant et après (i.e. pas de différence statistiquement significative) ; le cyclone a seulement arraché les feuilles mortes ou sénescentes ; il n'a donc pas constitué une perturbation pour cet écosystème, tout au moins pour les descripteurs biologiques considérés (Morgan & Kitting, 1984).

« Un ingénieur d'écosystème, une ou plusieurs espèces-clé, une guilda ou un compartiment fonctionnels de l'écosystème » : un ingénieur d'écosystème est un organisme qui, directement ou indirectement, module la disponibilité des ressources (autres que la ressource qu'il peut constituer lui-même), pour les autres espèces, en provoquant des changements physiques dans le matériel biotique ou abiotique (Jones *et al.*, 1994 ; Lawton, 1994). Une espèce-clé est une espèce qui joue, dans un écosystème, un rôle important, beaucoup plus important que son abondance ne le laisserait présager (Power & Mills, 1995 ; Bond, 2001 ; Jordán, 2009) ; le terme d'espèce clé-de-voûte, initialement défini par Paine (1969), est aujourd'hui utilisé dans le même sens qu'espèce-clé. Une guilda est un groupe d'espèces qui exploitent de la même façon le même type de ressources, de telle sorte que leur niche écologique se recouvre (Root, 1967 ; Blondel, 2003). Si l'impact d'un forçage ne concerne pas des espèces, ou des groupes d'espèces, qui jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème, il ne peut pas être qualifié de perturbation pour l'écosystème.

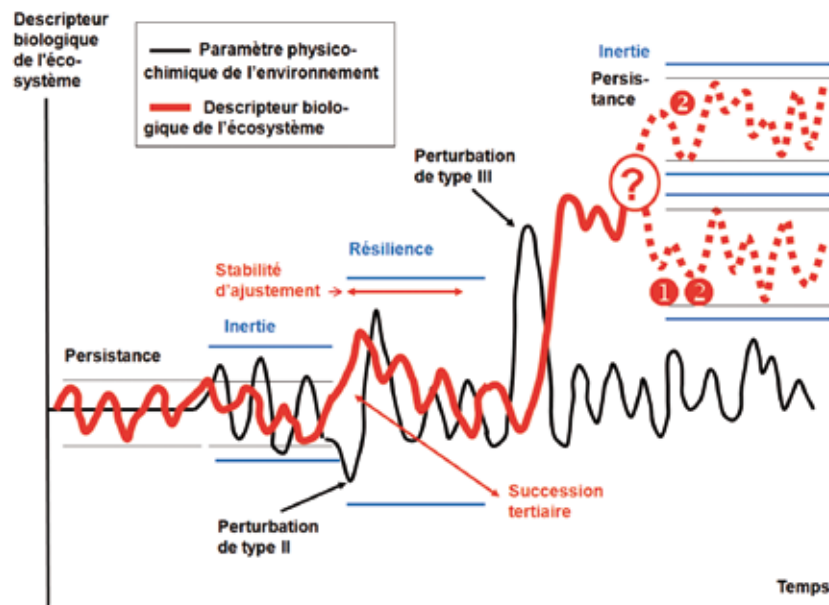


Fig. 23 :

Schématisation de la réaction d'un écosystème, ou de l'un de ses descripteurs (descripteur biologique de l'écosystème) aux fluctuations des forçages (paramètres) physico-chimiques, en fonction du temps : persistance, inertie, résilience et stabilité d'ajustement.

D'après Boudouresque (2011a).

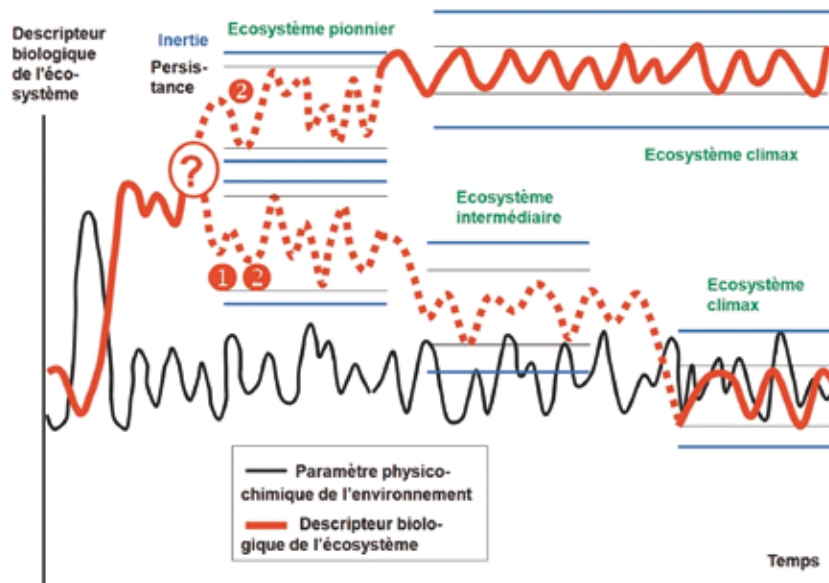


Fig. 24 :

Schématisation de la réaction d'un écosystème, ou de l'un de ses descripteurs (descripteur biologique de l'écosystème) aux fluctuations des forçages (paramètres) physico-chimiques, en fonction du temps.

Cette figure est la suite de la Figure 23.

- Après une perturbation de type III,
 1 représente une succession primaire déterministe, avec retour au climax de départ ;
 2 représente une succession primaire non-déterministe, avec un point d'indétermination (?) et retour au climax de départ ou départ vers un climax alternatif.

D'après Boudouresque (2011a).

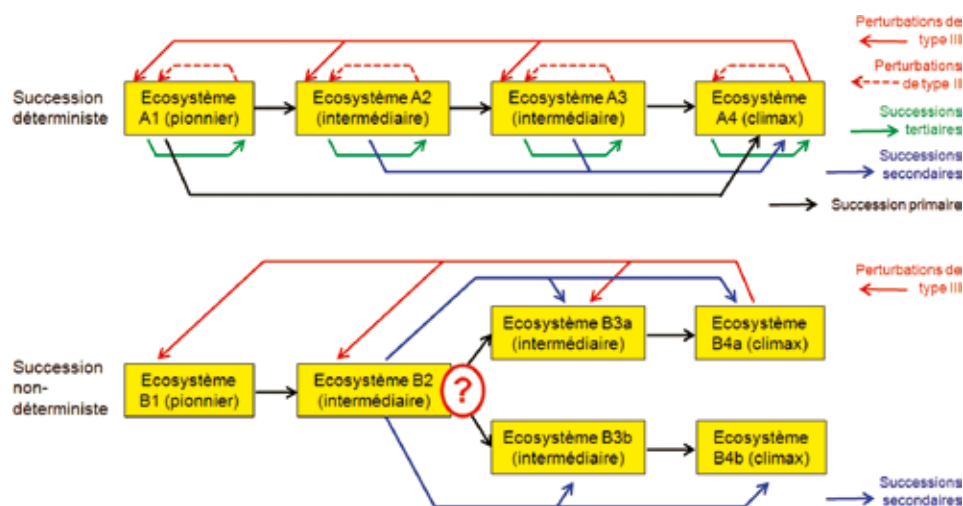


Fig. 25 :

Succession déterministe (en haut) et non-déterministe (en bas).

Le point d'interrogation indique le point d'indétermination, dans une succession non-déterministe.

Pour les successions non-déterministes, les perturbations de type II, les successions tertiaires et la succession primaire ne sont pas représentées.

D'après Boudouresque (2011a).

LE CONCEPT DE RÉSILIENCE « ILLUSTRÉ »

La résilience des écosystèmes est déterminée à différentes échelles (spécifique, génétique, fonctionnelle) et la diversité des réponses, comme la redondance fonctionnelle, assurent la résilience et parfois aussi la résistance (e.g. Peterson *et al.*, 1998 ; Hughes & Stachowicz, 2004 ; Montefalcone *et al.*, 2011). Imaginons les rivets utilisés pour l'assemblage d'un avion. L'existence de milliers d'entre eux (la redondance) rend sans effet la perte de quelques-uns. Imaginons maintenant qu'un lot entier de rivets soit défectueux (une maladie, l'impact d'une perturbation sur une espèce). Dans ce cas, l'intégrité de l'avion pourrait être compromise. Par contre, si l'avion a été construit avec différents types de rivets (des fabricants différents, c'est-à-dire, des espèces avec des fonctions non identiques mais similaires ou se chevauchant au sein de l'écosystème), la fonction « gardent les parties de l'avion ensemble » serait conservée, empêchant l'avion de tomber en morceaux. La méthode de construction utilisée, c'est-à-dire, le système « avion », serait résilient. La plus grande diversité des rivets assure la plus grande robustesse de l'avion.

Le travail de Hughes & Stachowicz (2004) avec *Zostera marina* fournit un exemple permettant d'illustrer les idées énoncées ci-dessus. Au cours de leurs expériences, ils ont observé que les parcelles de *Zostera marina* présentant la diversité génétique la plus élevée étaient plus résistantes au pâturage par des oies (densité des faisceaux plus élevée après le pâturage). Le temps nécessaire pour retrouver une densité proche de l'état initial était également plus court dans les parcelles présentant la plus grande diversité. Dans cet exemple, les résultats suggèrent que la diversité génétique des magnoliophytes marines accélérerait la recolonisation à travers l'amélioration de la résistance de l'écosystème plutôt que sa résilience.

Compte tenu de l'augmentation des pressions humaines, la capacité de rétablissement des écosystèmes pourrait être de plus en plus réduite du fait de l'érosion de la résilience des écosystèmes. Cela étant, le scénario le plus plausible, le concept de stochasticité ou de résilience de l'écosystème, a été proposé (Walker *et al.*, 2004). Ce nouveau concept apparaît comme un exercice de réalisme, visant à accepter l'idée que les écosystèmes changent au sein et entre des états stables.



Successions et états stables multiples

Une succession est l'ensemble des écosystèmes qui, dans un habitat donné, dérivent les uns des autres au cours du temps, sous l'effet de processus endogènes, dans un ordre déterminé, d'un écosystème pionnier vers un écosystème climax. L'écosystème pionnier est celui qui s'installe le premier sur un substrat nu (par exemple une coulée de lave). Théoriquement, l'écosystème climax se maintient aussi longtemps que le milieu ne change pas, tout en fluctuant comme tout écosystème, sous l'effet de processus endogènes et exogènes (Odum, 1969 ; Connell & Slatyer, 1977 ; Greene & Schoener, 1982). Ce maintien est théorique, dans la mesure où le milieu n'est jamais stable, ni sur le long terme, ni sur le moyen terme, en partie en raison des cycles climatiques tels que l'AMO (*Atlantic Multidecadal Oscillation*), la PDO (*Pacific Decadal Oscillation*), les cycles de 1 500 ans (e.g. *Little Ice Age* et *Medieval Warm Period*) et les cycles glaciaires (De Menocal *et al.*, 2000 ; Kerr, 2000 ; Cacho *et al.*, 2002 ; Chavez *et al.*, 2003 ; Le Roy-Ladurie, 2004 ; Overland *et al.*, 2010). En Méditerranée, l'herbier à *Posidonia oceanica* est considéré comme l'écosystème climax d'un certain nombre d'habitats infralittoraux (Molinier & Picard, 1952).

Le modèle classique des successions est déterministe (Figure 24) : dans un habitat donné, et dans un contexte climatique donné, il existe un climax et un seul. C'est sans doute le cas général, en milieu continental. Toutefois, certaines successions, principalement en milieu marin, sont non-déterministes : pour un même habitat et les mêmes conditions environnementales, il peut exister de façon alternative des écosystèmes climax différents et « stables » (Figure 24). On désigne sous le nom de MSS (*Multiple "Stable" States* ; = ASS, *Alternative "Stable" States*) ces systèmes écologiques (Knowlton, 2004 ; Boudouresque *et al.*, 2005a ; Schröder *et al.*, 2005). C'est une perturbation de type III qui, en déterminant une rétrogression du système en amont du point d'indétermination, permettra (*via* une succession primaire ou secondaire) soit le retour vers le même climax, soit le basculement vers le climax alternatif (Figure 23, Figure 24). Ce sont des processus biotiques, internes à l'écosystème (endogènes) et non physico-chimiques, qui peuvent expliquer la voie suivie par la succession en aval du point d'indétermination.

Les écosystèmes formés par la plus importante et emblématique magnoliophyte marine de Méditerranée *Posidonia oceanica*, et l'espèce elle-même, présentent une forte inertie. Par exemple, l'herbier est capable de garder une production stable pendant des siècles ou des millénaires (Mateo *et al.*, 2010). Il présente également une forte résilience vis à vis des forçages environnementaux. Leur résilience semble toutefois moins élevée envers les forçages anthropiques (aménagements littoraux, modifications des courants, enrichissement en nutriments et en matière organique). Comme pour les écosystèmes climatiques continentaux, à résilience élevée, leur stabilité d'ajustement est faible : le temps de retour à l'écosystème de départ, après une perturbation de type III est en effet très long. Contrairement à *Posidonia oceanica*, les espèces présentant un turnover important, comme *Cymodocea nodosa* ou *Zostera marina*, présentent une stabilité d'ajustement plus élevée.

B2. LES HERBIERS DE MAGNOLIOPHYTES : PRESSIONS EXERCÉES ET RÉSILIENCE

Coordination :

G. Pergent, C. Pergent-Martini, M. Verlaque

La régression des herbiers à magnoliophytes marines est un phénomène constaté depuis plusieurs décennies, même si l'ampleur de cette régression varie en fonction des espèces et des zones géographiques considérées (Short & Wyllie-Echeverria 2000 ; Orth *et al.*, 2006 ; Boudouresque *et al.*, 2009 ; Waycott *et al.*, 2009). En outre, dans certains cas, l'ampleur éventuellement la réalité même de cette régression méritent une analyse critique. Les estimations disponibles font état d'une disparition de 12 000 à 33 000 km² (Short & Wyllie-Echeverria, 2000 ; Short, 2003), mais ces valeurs doivent être considérées avec prudence au regard des connaissances actuelles, encore très fragmentaires, sur la répartition (présente et surtout passée) des magnoliophytes marines dans le monde (Green & Short, 2003). Au niveau mondial, la régression peut être liée à des processus naturels (processus cycliques de colonisation et d'érosion, changements climatiques, modification du niveau des océans, événements météorologiques et/ou tectoniques exceptionnels, maladies), mais force est de constater que les régressions le plus souvent observées semblent en relation étroite avec les activités humaines (Short & Wyllie-Echeverria, 1996 ; Duarte, 2002 ; Björk *et al.*, 2008). Parmi elles, l'enrichissement en nutriments et les modifications des bilans sédimentaires semblent jouer un rôle déterminant même si les aménagements littoraux, l'exploitation des ressources vivantes (pêche, aquaculture), les rejets urbains et industriels et l'introduction de nouvelles espèces constituent également des sources de perturbation significatives (Björk *et al.*, 2008).

Si certains herbiers à magnoliophytes marines régressent, d'autres peuvent progresser. Les causes de la progression d'une espèce peuvent être les mêmes que celles qui causent la régression d'une autre espèce (Boudouresque *et al.*, 2009).

Si l'on considère maintenant la Méditerranée, les cinq espèces de magnoliophytes marines présentes subissent également des pressions naturelles et anthropiques de nature à entraîner des régressions (ou des progressions) significatives (Marbà *et al.*, 1996 ; Boudouresque *et al.*, 2006b, 2009). Les zones littorales méditerranéennes apparaissent comme des secteurs caractérisés par une urbanisation croissante où s'exercent de nombreuses activités qui ne sont pas sans conséquence sur la qualité des eaux et le maintien des populations naturelles (PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009). Si la Méditerranée paraît relativement épargnée par les événements tectoniques et météorologiques majeurs (tsunamis, cyclones) l'histoire ancienne (tsunamis de l'Etna et du Santorin ; Marris, 2005 ; Pasotti, 2006) et récente du bassin confirme qu'il ne faut pas les exclure (Pareschi *et al.*, 2006), d'autant plus que certains phénomènes climatiques extrêmes semblent de plus en plus fréquents (Cerrano *et al.*, 2000 ; Linares *et al.*, 2005 ; Romero *et al.*, 2007 ; Lejeune *et al.*, 2010).

Les principales pressions exercées

Les principales régressions d'herbiers à magnoliophytes marines, enregistrées en Méditerranée, sont liées à la restructuration des rivages, à la gestion des ressources vivantes (pêche et aquaculture), aux rejets solides et liquides, au développement de la plaisance

et du tourisme (croisières) et à l'introduction d'espèces exotiques. Elles concernent surtout l'espèce emblématique *Posidonia oceanica*, même si les autres espèces sont également touchées par ces impacts anthropiques (Barsanti *et al.*, 2007 ; Boudouresque *et al.*, 2009). Pour les espèces qui se développent également en milieu lagunaire, les modifications hydrologiques peuvent également constituer une source de perturbation majeure (Rismondo *et al.*, 2003 ; Bernard *et al.*, 2007). A l'échelle du bassin méditerranéen, la régression des herbiers de magnoliophytes marines apparaît relativement limitée (entre 0 et 10 % au cours du XX^{ème} siècle ; Boudouresque *et al.*, 2009) même si, dans les secteurs soumis à de fortes pressions anthropiques, les régressions peuvent être beaucoup plus importantes (5 à 8 % par an ; Marbà *et al.*, 1996). Ceci dit, prises individuellement, les différentes espèces présentent une résilience très contrastée ; ainsi alors que certaines sont très sensibles aux impacts anthropiques, d'autres y sont résistantes et peuvent même être favorisées par ceux-ci. L'inclusion de vastes herbiers dans les limites des aires marines protégées devrait leur assurer une relative protection dans de nombreux secteurs de Méditerranée (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2009a ; réseau NATURA 2000 en mer ; Figure 26).

La restructuration et l'aménagement du littoral méditerranéen apparaissent comme des causes majeures de destruction directe et indirecte des herbiers de magnoliophytes marines (Meinesz *et al.*, 1991 ; Montefalcone *et al.*, 2007a ; Figure 27). Le développement de structures portuaires, de digues, de plages artificielles et les opérations de réensablement des plages entraînent un enfouissement ou une érosion des herbiers superficiels et une modification du transfert sédimentaire le long du littoral, tandis que la turbidité générée par ces travaux provoque une remontée de la limite inférieure (Meinesz & Laurent, 1980 ; Boudouresque *et al.*, 2006a ; Pergent *et al.*, 2008a). Ainsi, à terme, les surfaces d'herbiers à *Posidonia oceanica* détruites peuvent être deux à six fois plus importantes que celles initialement recouvertes par les ouvrages ou incluses à l'intérieur des bassins portuaires (Boudouresque *et al.*, 2006a). Le long du littoral français, le pourcentage de petits fonds (0 à -10 m) recouverts par des ouvrages avoisine les 19 % (Meinesz *et al.*, 2006). Des pertes similaires, allant de 10 à 30 % des surfaces couvertes par *Posidonia oceanica*, ont été estimées en Ligurie (Peirano & Bianchi, 1997). Inversement, l'aménagement de la lagune de Tunis (Lac Nord), en vue de la restauration de ses fonctions écologiques, a permis la réinstallation de *Zostera noltii* et *Cymodocea nodosa*, qui avaient disparu depuis plusieurs décennies (Ben Maiz & Shili, 2007).



Fig. 26 :

Répartition des principales Aires Spécialement Protégées de Méditerranée.
En orange : ASP strictement marines ; en vert : ASP intégrant des zones humides
(sources CAR/ASP 2008 et Google Earth).



Fig. 27 :

Le port de Bandol (Var, France). Les deux terre-pleins (en haut et en bas) ont été gagnés sur la mer (*reclamations* en anglais).

Celui du bas a recouvert l'un des derniers récifs-barrière de *Posidonia oceanica* de Méditerranée nord-occidentale.

La gestion des ressources vivantes, et plus particulièrement la pisciculture et la pêche à l'aide d'arts trainants, sont responsables de régressions importantes de magnoliophytes marines. L'installation de cages piscicoles par petits fonds entraîne une destruction très rapide des herbiers qu'elles surplombent, du fait notamment de l'enrichissement en nutriments et en matière organique, de la sédimentation de particules fines, d'une augmentation de la turbidité, d'une diminution de l'éclairement et d'un accroissement du brouillage par les herbivores (Ruiz *et al.* 2001 ; Ruiz & Romero, 2001 ;

Pergent-Martini *et al.*, 2006). De plus, même après l'arrêt de cette activité, la régression continue pendant plusieurs années (Delgado *et al.*, 1999). Les arts trainants sont représentés par les chaluts pélagiques et les chaluts de fond ; seuls ces derniers ont un impact direct sur les herbiers de magnoliophytes. La législation en vigueur dans la plupart des pays méditerranéens protège théoriquement les herbiers de l'impact des chaluts de fond : profondeur minimum, distance à la côte, type de chalut autorisé. Toutefois, ces mesures sont rarement respectées. Par exemple, en France, malgré les recommandations de l'Europe, l'usage des arts trainants nommés localement « petit gangui » et « gangui à panneaux » est toujours autorisé dans le département du Var. Dans le Sud-Est de l'Espagne, 40 à 50 % des surfaces occupées par les herbiers à *Posidonia oceanica* sont soumises au chalutage illégal (Sánchez-Lizaso *et al.*, 1990). Le passage d'un chalut sur un herbier entraîne un arrachage des faisceaux au niveau de sa ligne de plombs mais surtout le creusement de profonds sillons par les panneaux latéraux (Figure 28). Dans la région d'Alicante (Espagne), le chalutage est responsable de près de la moitié de la régression de l'herbier (Ramos-Esplá *et al.*, 1994). En Corse, près de 18 % des herbiers situés dans des zones soumises au chalutage ont été détruits (Pasqualini *et al.*, 1999). Dans le Latium (Italie), les chalutages constitueraient la principale cause de régression en profondeur (Diviacco *et al.*, 2001). Outre la destruction mécanique directe des herbiers par les panneaux des chaluts, ces pratiques constituent également un vecteur de dispersion d'espèces invasives (exemple : *Caulerpa cylindracea* (= *C. racemosa* var. *cylindracea*) le long de la façade orientale du Cap Corse) et entraînent un démantèlement de la matrice et un engorgement des fonds avoisinants (Marengo, 2011). Dans certains pays, l'utilisation d'explosifs pour la pêche, même si cette pratique est en diminution, peut aussi constituer une cause de destruction des herbiers (Pergent *et al.*, 2010).

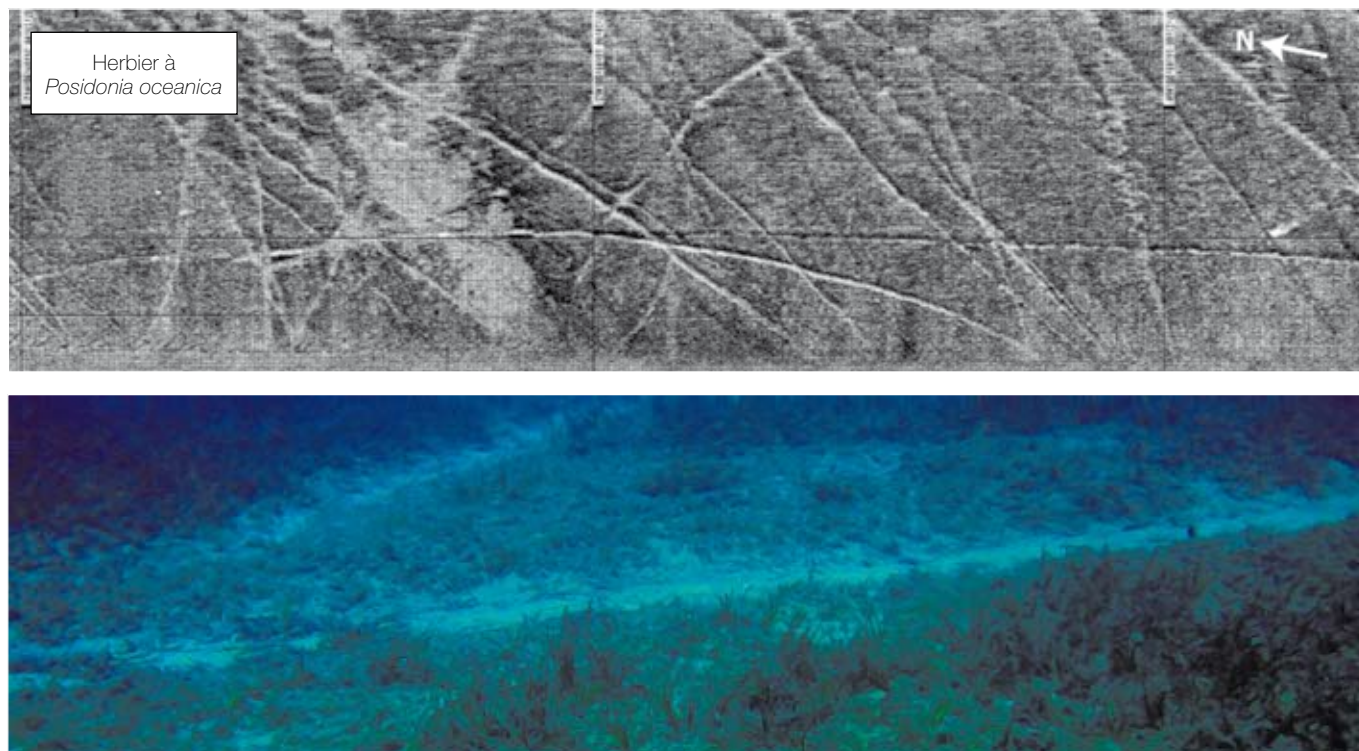


Fig. 28 :

Traces de chaluts mises en évidence le long du cap Corse à l'aide d'un sonar à balayage latéral (en haut) et validées en plongée (en bas).

Les rejets liquides (émissaires urbains et industriels) constituent une source majeure de régression des herbiers de magnoliophytes (turbidité, enrichissement en nutriments, envasement des fonds) notamment à proximité des grandes agglomérations (Figure 29). Les plus forts impacts sont enregistrés à proximité des rejets en mer mais les conséquences peuvent également se répercuter sur de longues distances (régression des limites inférieures in Pergent-Martini *et al.*, 2002). Toutefois, la mise en service de nombreuses stations d'épuration, depuis les années 1970, a permis de réduire l'ampleur de ce phénomène dans plusieurs régions (Jackson *et al.*, 2006) ; dans certains cas, la régression est stoppée et des signes de recolonisation sont enregistrés (Pergent-Martini *et al.*, 2002). Plus récemment, il a été montré que les rejets de saumures issus des usines de dessalement d'eau de mer semblent de nature à entraîner une baisse de la vitalité de plusieurs espèces de magnoliophytes (Sánchez-Lizaso *et al.*, 2008), et ce, même si *Posidonia oceanica* et *Cymodocea nodosa* semblent en mesure de supporter des élévations significatives de salinité dans certaines lagunes de la rive Sud du bassin (Pergent *et al.*, 2002).

Depuis plusieurs décennies, le développement régulier de la plaisance génère une destruction croissante d'herbiers à *Posidonia oceanica* dans les secteurs soumis à une fréquentation importante (mouillage), notamment dans les fonds de baies abritées (Augier & Boudouresque, 1970a, 1970b ; Ganteaume *et al.*, 2005 ; Figure 30). Plus récemment, cette source de dégradation s'est gravement amplifiée avec le développement de la grande plaisance (bateaux de longueur supérieure à 15 m) qui peut provoquer un labourage de la matte particulièrement spectaculaire avec arrachage de blocs de matte (Ganteaume *et al.*, 2005 ; Cancemi *et al.*, 2010). Si l'espèce *Cymodocea nodosa* est également concernée du fait de sa localisation en bordure du littoral, les conséquences semblent moindres du fait de sa vitesse de croissance, de multiplication et de son cycle végétatif (Zarranz *et al.*, 2010). L'impact du mouillage est multiple, d'abord au moment de l'ancrage (cassure des rhizomes sur lesquels l'ancre tombe), puis durant le séjour de l'ancre sur le fond (déplacement de la chaîne avec l'hydrodynamisme), enfin, lors de la remontée de l'ancre (cassure des rhizomes auxquels elle est accrochée). L'impact du mouillage dépend de



Fig. 29 :

Une touffe résiduelle de *Posidonia oceanica*. Les causes de son très mauvais état sont sans doute multiples : pollution, surcharge d'épiphytes, turbidité, etc.

Les rejets solides sur les herbiers sont dus essentiellement aux aménagements littoraux, aux opérations de réensablement des plages, aux rejets de produits de dragage et aux rejets miniers (Boudouresque *et al.*, 2009). Ainsi, à Toulon (France), ce sont près de 32 ha d'herbiers à *Posidonia oceanica* qui ont été détruits lors de la construction de plages artificielles (Astier, 1984). A Ischia (baie de Naples, Italie), ce sont 4 ha d'herbiers qui ont été détruits en une journée lors de prélèvements de sable pour alimenter la plage (Gambi *et al.*, 2005). En Corse (mine de Canari), ce sont 230 ha d'herbiers qui ont été dégradés suite au rejet en mer de 11 millions de tonnes de déchets amiantifères (Bernier *et al.*, 1997 ; Pasqualini *et al.*, 1999).

plusieurs facteurs : la taille du bateau, l'expérience du plaisancier et le type d'ancre utilisée (Milazzo *et al.*, 2004 ; Cancemi *et al.*, 2010) ; de plus, les herbiers présentant un déchaussement important sont plus sensibles à cet impact (Francour *et al.*, 1999). En outre, l'arrachage de faisceaux de *Posidonia oceanica* et même de blocs de « matte » diminue le recouvrement de l'herbier (*cover percentage*) et favorise la formation de marmites d'érosion, de tombants et de chenaux intermatte qui peuvent par la suite s'étendre et entraîner la fragmentation de l'herbier (Porcher, 1984 ; Pasqualini *et al.*, 2000). L'utilisation de systèmes d'ancrage reposant sur des blocs reliés par des chaînes posées sur le fond apparaît encore plus préjudiciable pour l'herbier (Augier & Boudouresque, 1970b ;

Robert, 1983 ; Montefalcone *et al.*, 2006). Toutefois, si les surfaces d'herbiers arrachés chaque année peuvent être considérables (Boudouresque *et al.*, 1995, Ganteaume *et al.*, 2005) la production régulière de nouveaux faisceaux liée à la multiplication végétative de la plante minimise ces impacts s'ils ne sont pas trop répétitifs (Boudouresque *et al.*, 2006a). Une source de nuisances proche connaît un essor rapide et inquiétant en Méditerranée, c'est la croisière littorale. Les paquebots de toute taille fréquentent de plus en plus les zones peu profondes et les baies abritées. L'impact de leur mouillage et des turbulences engendrés par leur propulseur sur les écosystèmes benthiques peut être localement désastreux.



Fig. 30 :

Densité des mouillages de bateaux de plaisance le long du littoral de la côte d'Azur (France).

La Méditerranée est particulièrement exposée aux introductions d'espèces et l'arrivée récente de cinq espèces de macrophytes susceptibles d'entrer en compétition avec les magnoliophytes marines est particulièrement préoccupante (Galil, 2008 ; Boudouresque *et al.*, 2009). Il s'agit de deux Chlorobiontes, *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa cylindracea* et de trois Rhodobiontes originaires de l'Indo-Pacifique, *Acrothamnion preissii*, *Lophocladia lallemandii* et *Womersleyella setacea* (Meinesz & Hesse, 1991 ; Boudouresque & Verlaque, 2002 ; Klein & Verlaque 2008). L'impact des deux Chlorobiontes sur les herbiers à *Cymodocea nodosa* et *Zostera noltii* se caractérise (i) par une baisse de la densité des faisceaux foliaires et (ii) par une augmentation du budget énergétique, consacré à la reproduction sexuée, ce qui constitue une réponse classique à un stress (Ceccherelli & Cinelli, 1997 ; Ceccherelli & Campo, 2002). D'autre part, même si la capacité de *Caulerpa taxifolia* à éliminer un herbier à *Posidonia oceanica* présentant une bonne vitalité n'a pas été démontrée, sur le court terme, les herbiers stressés et dégradés constituent un milieu très favorable pour le développement de cette espèce invasive, développement qui peut à son tour accélérer la régression de ces herbiers (Villèle et Verlaque, 1995 ; Torchia *et al.*, 2000 ; Figure 31). La présence de *Caulerpa taxifolia* modifie profondément le fonctionnement de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Ruitton & Boudouresque, 1994 ; Gélin *et al.*, 1998 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1999). Même si l'impact de *Caulerpa cylindracea* est plus réduit, des réponses physiologiques attestant d'un stress ont été mises en évidence (Dumay *et al.*, 2004). A ce jour, l'impact des Rhodobiontes *Womersleyella setacea* et *Acrothamnion preissii*, sur l'herbier à *Posidonia oceanica*, n'a pas été clairement démontré ; en revanche, la couverture continue et très dense qu'ils constituent sur les rhizomes et à la base des faisceaux entraîne une diminution significative de la biodiversité de la

sous-strate de l'herbier (Piazzi *et al.*, 2001 ; M. Verlaque, données inédites). De plus, les impacts peuvent être indirects ; ainsi les macro-herbivores *Paracentrotus lividus* et *Sarpa salpa* qui évitent *Caulerpa taxifolia*, du fait de la production de toxines, se concentrent sur les magnoliophytes présentes, entraînant de ce fait des phénomènes de surpâturage (Boudouresque, 1997). Les espèces envahissantes modifient aussi le fonctionnement de l'écosystème en favorisant les détritivores aux dépens des herbivores (Boudouresque *et al.*, 2005a) ou en entraînant un enrichissement en matière organique du sédiment (Finzer & Poizat, 1996, Ballesteros *et al.*, 2007). Les destructions mécaniques d'herbiers (mouillages, chalutages, aménagements littoraux) favorisent la dissémination et le développement des espèces invasives. Ainsi, en Grèce, les traces laissées par les chaluts dans les herbiers denses à *Posidonia oceanica* facilitent l'installation de *Caulerpa cylindracea*. Cette dernière modifie les caractéristiques sédimentaires du substrat qui devient impropre à la réinstallation de la magnoliophyte (Kiparissis *et al.* 2011).



Fig. 31 :

La Chlorobionte invasive *Caulerpa taxifolia* dans un herbier à *Posidonia oceanica*.

La température de l'eau constitue un facteur majeur dans la répartition des espèces de magnoliophytes marines (Short *et al.*, 2001) et les espèces méditerranéennes ne font pas exception à cette règle. Si, durant le « petit âge glaciaire » (*Little Ice Age* ; entre le XIII^e et le début du XIX^e siècle), les espèces à affinité froide, comme *Zostera marina*, ont sans doute connu une expansion importante, le réchauffement rapide observé à partir du milieu du XIX^e siècle semble avoir entraîné une régression de ces espèces (Peirano *et al.*, 2005). D'autre part, la régression de l'herbier à *Posidonia oceanica*, sur près de 9 km de linéaire côtier, en relation avec une élévation de la température des eaux, au niveau de la limite d'extension de cette espèce sur les côtes Sud de la Turquie, confirme l'impact du réchauffement des eaux sur la répartition des espèces de magnoliophytes (Celebi *et al.*, 2006). Outre l'augmentation régulière de la température de l'eau (Salat & Pascual, 2002 ; Coma *et al.*, 2009), les anomalies climatiques ponctuelles enregistrées au cours de ces dernières années ne sont pas sans conséquence sur les herbiers. Ainsi les « épisodes chauds », observés au cours des étés 1999, 2003 et 2006 semblent être, à l'origine d'une baisse de vitalité de *Posidonia oceanica*, voire d'une sur-mortalité des faisceaux foliaires dans plusieurs localités (Mayot *et al.*, 2005 ; Marba & Duarte, 2010). Si les températures relevées aux Baléares semblent, en effet, supérieures à la tolérance thermique de *Posidonia oceanica* (28,4°C in Celebi *et al.*, 2006 ; 29,2°C in Augier *et al.*, 1980 ; 30°C in Ben Alaya, 1972), par contre celles mesurées en limite inférieure dans la région de Marseille

(France) sont largement inférieures (Romano *et al.*, 2000). L'impact de ces températures élevées pourrait alors être indirect, à travers par exemple une augmentation des sulfures, liés au métabolisme microbien anaérobie dans le sédiment, et/ou une baisse de la concentration en oxygène dans l'eau (Koch *et al.*, 2007 ; Marba & Duarte, 2010). D'autre part, si l'anomalie thermique de 2003 est concomitante avec une floraison massive des herbiers à *Posidonia oceanica* dans l'ensemble du bassin méditerranéen, en revanche aucune floraison particulière n'a été observée en 1999 et 2006 ; de même l'augmentation apparente de la fréquence des floraisons au cours de ces dernières décennies est plus vraisemblablement liée au nombre d'observateurs qu'à une recrudescence réelle du phénomène (Pergent *et al.*, 1989 ; Diaz-Almela *et al.*, 2007).

La montée du niveau de la mer pourrait également expliquer certains reculs enregistrés au niveau de la limite inférieure de l'herbier à *Posidonia oceanica*, en relation avec la remontée de la profondeur de compensation (Duarte 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2009). En effet, sur des fonds où la pente est très faible, une remontée du niveau de la mer de quelques centimètres pourrait entraîner un recul linéaire de l'herbier de plusieurs mètres, en limite inférieure. Ce recul serait relativement rapide (ajustement de la profondeur de compensation) alors que la progression correspondante en limite supérieure, sur des fonds plus pentus et plus accidentés, serait plus lente et irrégulière. Sur le long terme, les fluctuations du niveau de la mer constituent un phénomène naturel, avec un écart de 120-135 m entre les maximums glaciaires et les interglaciaires, tous les 100 000 ans (Waelbroeck *et al.*, 2002 ; Henderson, 2005). Depuis 19 000 BP, le niveau de la mer n'a jamais cessé de monter, avec des accélérations vers 14 000 et 11 000 BP (2 à 4 m par siècle) et des ralentissements, en particulier depuis 6 000 BP (50 à 60 cm à Marseille depuis 2 000 BP) (Laborel *et al.*, 1994 ; Morhange *et al.*, 1996 ; Collina-Girard, 2003 ; Morhange, 2003 ; Clark *et al.*, 2009). Cette remontée du niveau de la mer devrait se poursuivre, en partie pour des causes naturelles ; en effet, à la fin de quatre des cinq derniers interglaciaires, le niveau de la mer a nettement dépassé le niveau actuel (Waelbroeck *et al.*, 2002). Au cours des prochaines décennies, l'impact de l'Homme sur le climat devrait accélérer cette montée du niveau de la mer (GIEC, 2007 ; Rahmstorf, 2007). Les mattes mortes observées au delà de la limite inférieure des herbiers à *Posidonia oceanica* peuvent donc, dans certains cas, être d'origine ancienne (siècles ou millénaires) et naturelles (Boudouresque *et al.*, 2009). De façon à bien identifier les mattes mortes récentes, liées au moins en partie à l'action de l'Homme (diminution de la transparence de l'eau, chalutages, montée du niveau de la mer), la mise en place de réseaux de surveillance de la limite profonde de l'herbier apparaît donc essentielle.

Pour les espèces présentes à faible profondeur ou dans des milieux relativement fermés (lagunes, fonds de baie) la modification du régime des précipitations, attribuée aux changements climatiques, peut entraîner une régression ou une progression significatives des herbiers, selon les caractéristiques écologiques des espèces concernées. A l'échelle planétaire, les modèles prévoient l'augmentation ou la diminution du volume des précipitations et de la fréquence des événements exceptionnels, selon les régions (Giorgi & Bi, 2005 ; GIEC, 2007). En Méditerranée, le volume moyen des précipitations devrait diminuer, mais la fréquence des événements pluvieux extrêmes augmenter (Christensen & Christensen, 2004 ; Sánchez *et al.*, 2004 ; GIEC, 2007). La progression de *Cymodocea nodosa*, signalée par Barsanti *et al.* (2007) dans un secteur du golfe de Tigullio (Ligurie, Italie), pourrait être une conséquence de ce phénomène.

L'acidification de l'eau de mer est due, en particulier, à l'accroissement des rejets anthropiques de CO₂, dont la plus grande partie est ensuite absorbée par l'océan. Au cours des dernières décennies, le pH moyen de l'océan a diminué de 0,1, passant de 8,16 à 8,05 (Loáiciga, 2006 ; Ruttiman, 2006). Cette tendance devrait se poursuivre au XXI^e siècle, pour atteindre 7,9 en 2100 (Hefferman, 2006). L'étude des fonds marins exposés à des émissions de CO₂ d'origine volcanique, où le pH peut descendre au-dessous de 6,6, a montré une modification significative de la flore et la faune (Hall-Spencer & Rodolfo-Metalpa, 2008). Dans les herbiers à magnoliophytes marines, la teneur en CO₂ et le pH présentent des fluctuations nycthémérales considérables, en raison de la photosynthèse. Au sein d'un herbier à *Posidonia oceanica*, l'amplitude des variations de pH, d'une heure à l'autre et d'un jour à l'autre, peut atteindre 0,5 (Libes, 1984 ; Frankignoulle & Distèche, 1987). Même si les organismes vivants dans les herbiers à *Posidonia oceanica* supportent ces modifications nycthémérales du pH, sans présenter de modification notable de leur calcification (Serrano *et al.*, données inédites), une acidification de la colonne d'eau ne serait pas sans conséquence sur de nombreuses espèces (corallines épiphytes, madréporaires, foraminifères, échinodermes).

La résilience, l'ajustement et l'adaptation

Les termes liés au concept de perturbation ont été utilisés dans des sens très variés. Le sens dans lequel ils sont utilisés ici pour des populations, des espèces et/ou des écosystèmes est précisé et discuté dans le chapitre B1. La capacité d'adaptation concerne la capacité à faire face à un changement durable du milieu. La résilience est l'amplitude maximale d'une perturbation pour laquelle il y a une réaction réversible ; après la perturbation, il peut y avoir retour à l'état moyen antérieur (GESAMP, 1995 ; Boudouresque *et al.*, 2009). L'ajustement (ou stabilité d'ajustement) concerne les modalités du retour à l'état moyen antérieur : durée, étapes, processus.

En fonction des caractéristiques propres aux différentes espèces de magnoliophytes présentes en Méditerranée (physiologie, biologie et écologie) leur résilience, leur stabilité d'ajustement et leur capacité d'adaptation (espèces et écosystèmes dont elles font partie) peuvent être différentes (Hemminga & Duarte, 2000). L'état des connaissances n'est pas toujours comparable entre ces différentes espèces et écosystèmes : une espèce et un écosystème emblématiques comme les herbiers à *Posidonia oceanica* sont considérablement mieux connus que, par exemple, une espèce arrivée récemment en Méditerranée, comme *Halophila stipulacea*.

Posidonia oceanica

D'une façon générale, la résilience de *Posidonia oceanica* et des herbiers qu'elle édifie apparaît comme relativement élevée. Cela explique que l'espèce ait réussi à coloniser une grande partie de l'étage infralittoral, dans la plus grande partie de la Méditerranée. Cela explique aussi qu'elle ait assez bien résisté à plusieurs millénaires d'impacts humains, à des épisodes climatiques aussi contrastés que le Petit Age Glaciaire (LIA, *Little Ice Age*) et que les périodes chaudes médiévale et actuelle et à la montée ininterrompue du niveau de la mer, parfois très rapide (jusqu'à 4 m par siècle) depuis le dernier maximum glaciaire (LGM, *Last Glacial Maximum*). L'herbier à *Posidonia oceanica* partage cette résilience élevée avec beaucoup d'autres écosystèmes, terrestres et marins, dont l'ingénieur d'écosystème est très longévive. De même, l'herbier à *Posidonia oceanica* partage avec ces derniers écosystèmes

LES RÉSEAUX DE SURVEILLANCE DES MAGNOLIOPHYTES

La mise en place de systèmes de surveillance des herbiers de magnoliophytes marines apparaît comme une priorité depuis quelques décennies (Short *et al.*, 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2006a). Il existe deux grands types de systèmes de surveillance : le système de surveillance des magnoliophytes marines (SeagrassNet), établi au niveau mondial, au début des années 2000 et qui concerne l'ensemble des espèces de magnoliophytes marines (Short *et al.*, 2002) et le réseau de surveillance « Posidonies » (RSP), initié en Méditerranée au début des années 80 (Boudouresque *et al.*, 2006a), qui est spécifique à l'espèce *Posidonia oceanica* même s'il pourrait être adapté aux autres espèces de Méditerranée.



Balise installée le long de la limite inférieure de l'herbier des îles Kerkennah (Tunisie) dans le cadre du programme MedPosidonia (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2009b)

Le RSP est aujourd'hui utilisé, avec une certaine variabilité d'un pays à l'autre, dans au moins neuf pays méditerranéens et plus de 350 sites (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2011) et bénéficie d'une approche actualisée et standardisée (PNUE-PAM-CAR/ASP, 2009b). Les mesures sont réalisées (i) au niveau de repères fixes, placés le long de la limite inférieure de l'herbier, (ii) au niveau d'une portion de la limite supérieure et (iii) à une profondeur intermédiaire fixe de -15 m. Les descripteurs, mesurés généralement tous les trois ans, renseignent sur l'état de santé de l'herbier mais également sur la qualité du milieu dans lequel il se développe (l'espèce étant alors utilisée en tant que bioindicateur global).

Le SeagrassNet dispose d'une couverture mondiale avec plus de 115 sites, répartis dans 32 pays, dont deux en Méditerranée (www.seagrassnet.org). La surveillance est effectuée le long de trois transects permanents, parallèles à la côte, positionnés respectivement (i) dans la partie la plus superficielle de l'herbier, (ii) dans la partie la plus profonde et (iii) à une profondeur intermédiaire entre ces deux positions. Les descripteurs choisis sont mesurés sur des points précis et fixes le long de chacun des transects, tous les trois mois (Short *et al.*, 2002). Si ce réseau permet de comparer les données obtenues en Méditerranée à celles relevées dans d'autres régions, il s'avère peu adapté pour les espèces de grandes tailles (genre *Posidonia*), et pour les herbiers dont la limite inférieure se situe au delà de 25 m de profondeur (Pergent *et al.*, 2007).

une faible stabilité d'ajustement : dans l'ensemble de la biosphère, la résilience est souvent inversement proportionnelle à la stabilité d'ajustement (vitesse de retour à l'état moyen antérieur).

Au total, la résilience des herbiers à *Posidonia oceanica* est probablement plus importante que ce que peut laisser croire l'analyse de la littérature des dernières décennies (Boudouresque *et al.*, 2009). Dans la baie de Saint-Cyr (Provence, France), par exemple, qui est soumise à de nombreux impacts anthropiques (urbanisation, navigation de plaisance, pollution, etc.), l'herbier semble en bonne santé et l'étude de l'évolution de son extension depuis 1955 montre peu de changements (Leriche *et al.*, 2006). Si l'on considère séparément les perturbations susceptibles d'affecter *Posidonia oceanica* et les herbiers qu'elle édifie, la résilience des herbiers est toutefois contrastée. Elle est relativement importante pour la température, la plupart des contaminants, les ancrages et les espèces invasives. En revanche, elle est faible pour la salinité, la turbidité, le taux de sédimentation et les chalutages.

Plusieurs auteurs relient l'accroissement de la fréquence et de l'intensité de la floraison de *Posidonia oceanica* à l'augmentation récente et significative de la température des eaux (Giraud, 1977 ; Diaz-Almela *et al.*, 2007 ; Figure 32). Ce mécanisme pourrait constituer une réponse au stress généré par des températures trop élevées (Mayot *et al.*, 2005 ; Marbà & Duarte, 2010). Cependant, il pourrait tout autant traduire des conditions climatiques optimales pour la reproduction de cette espèce à affinité tempérée. Toutefois, la présence de températures très élevées certaines années (anomalies climatiques) n'induit pas systématiquement une floraison importante et l'augmentation de la fréquence des floraisons au cours de ces dernières décennies n'est pas avérée. D'autre part, cette hypothèse semble peu compatible avec l'absence de floraisons plus fréquentes dans les régions les plus chaudes de Méditerranée (Pergent *et al.*, 1989). La périodicité des floraisons massives (10 à 11 ans), leur synchronisme avec les cycles d'activité solaire, et le fait qu'elles concernent souvent l'ensemble du bassin méditerranéen, où les températures sont très différentes, ne plaide pas en faveur d'une origine thermique (Diaz-Almela *et al.*, 2007 ; Montefalcone *et al.*, soumis).



Fig. 32 :

Dispersion des fruits de *Posidonia oceanica* après la floraison massive de l'été 2003.

La présence d'espèces invasives peut entraîner une modification du cycle végétatif de *Posidonia oceanica* (croissance foliaire, cycle de renouvellement des feuilles, production primaire) et de la production de métabolites secondaires (composés phénoliques) lui permettant ainsi d'être plus compétitive (allocation de l'énergie, stratégie écologique in Pergent *et al.*, 2008b). De même, la production d'une plus grande proportion de rhizomes plagiotropes lui permet de lutter efficacement contre la pénétration des frondes de *Caulerpa taxifolia* au sein de l'herbier (Molenaar *et al.*, 2009). Au total, si les herbiers à *Posidonia oceanica* réagissent aux espèces invasives, aucune destruction d'herbier d'ampleur significative n'a pu leur être attribuée.

Concernant la salinité, la résilience de *Posidonia oceanica* est considérée comme faible. *Posidonia oceanica* présente en effet une baisse de vitalité, voire des mortalités significatives, pour des salinités supérieures à 42 (Fernández-Torquemada & Sánchez-Lizaso, 2005). Toutefois, l'étude des populations de *Posidonia oceanica* présentes dans les lagunes hyperhalines du Sud du bassin traduit une résilience plus élevée, peut-être en liaison avec des adaptations locales. En effet, elle se développe dans des lagunes côtières où la salinité peut atteindre en été 46 (Bahiret el Biban en Tunisie) et 44 (lagune de Farwa en Libye) en été (Anonyme, 1982 ; Zaouali, 1982). De plus, dans la lagune de Farwa, le nombre de feuilles produites annuellement est très supérieur aux valeurs habituellement enregistrées en mer ouverte (9,9 contre 7,5) et la vitesse de croissance des rhizomes est aussi très élevée (35,7 mm a⁻¹ contre 7,4 mm a⁻¹) (Pergent *et al.*, 1995 ; Pergent *et al.*, 2002).

La résilience de *Posidonia oceanica* vis-à-vis de la diminution de l'éclairement est faible. La diminution de l'éclairement se traduit par une diminution très rapide de la densité des faisceaux (Ruiz & Romero, 2001). Cette diminution peut être due à la pollution, à la turbidité (apports fluviaux, tempêtes), à la prolifération du plancton (qu'elle soit naturelle ou liée à l'impact de l'homme) et à la montée du niveau de la mer.

Parmi les impacts générés par les aménagements littoraux, la modification du taux de sédimentation est souvent une source de stress pour les herbiers, dont la résilience face à ce facteur est faible. En situation d'hyper-sédimentation et pour résister à l'ensevelissement, les rhizomes de *Posidonia oceanica* sont alors capables d'accélérer leur croissance verticale (rhizomes orthotropes) jusqu'à des valeurs pouvant atteindre 5 à 7 cm par an, alors que leur vitesse moyenne, dans des situations de sédimentation normale, est d'environ 0,74 cm par an (Boudouresque *et al.*, 1984 ; Pergent *et al.*, 1995) ; au delà, les faisceaux de feuilles meurent. Inversement, si le taux de sédimentation est très faible, ou négatif (départ de sédiments supérieur aux apports), la croissance verticale des rhizomes ne peut pas descendre au dessous de quelques millimètres par an. Il en résulte un déchaussement des rhizomes ; ils ne sont plus inclus dans le sédiment et deviennent alors très vulnérables (arrachage) à l'hydrodynamisme, aux ancrs et aux chaluts.

La fréquence des perturbations joue un rôle important. Les conséquences de certains impacts mécaniques (arts trainants, mouillages) dépendent essentiellement de leur caractère répétitif ou non (Boudouresque *et al.*, 2006a). Pour de faibles impacts, l'herbier est en capacité de se régénérer, par la production régulière de nouveaux faisceaux de feuilles par ramification du rhizome et par multiplication végétative (bouturage) (Caye, 1982 ; Meinesz & Lefèvre,

1984). Ainsi, dans la baie d'Elbu (Corse) et dans des secteurs du Parc national de Port-Cros (Var, France), où la taille, la densité et la fréquence des bateaux de plaisance sont modérées, le nombre de rhizomes arrachés par les mouillages au cours de la saison estivale semble compensé par la production de nouveaux rhizomes au cours de l'année (Boudouresque *et al.*, 1995 ; Ganteaume *et al.*, 2005).

De nombreuses études soulignent la capacité de recolonisation du substrat par *Posidonia oceanica* après l'arrêt de la perturbation à l'origine de sa régression (Pergent-Martini *et al.*, 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2009). Toutefois, sa vitesse de croissance horizontale (rhizomes plagiotropes) est très faible (maximum 7 cm par an in Caye, 1982) et le retour à l'état antérieur est souvent très long. Ainsi, les destructions ponctuelles d'herbiers, suite à des explosions au milieu du XX^e siècle (trous de bombes de la seconde guerre mondiale par exemple), ne sont toujours pas totalement colmatées, alors que les surfaces concernées sont relativement faibles (environ 0,5 à 1 ha) et se situent au sein d'herbiers peu profonds présentant une vitalité élevée (Meinesz & Lefèvre, 1984 ; Pergent-Martini *et al.*, 1995).

La capacité de recolonisation et la vitesse de recolonisation du substrat par l'herbier dépendent également de la nature de la perturbation initiale. Si une diminution de la turbidité des eaux (par exemple, suite à la mise en service d'une station d'épuration) se traduit normalement par une progression bathymétrique de la limite inférieure de l'herbier (Boudouresque *et al.*, 2000 ; Pergent-Martini *et al.*, 2002). En revanche, l'arrêt de l'exploitation d'une ferme aquacole n'induit pas automatiquement le début d'une recolonisation de l'herbier, du fait notamment de la modification profonde du substrat qu'elle a engendrée (Delgado *et al.*, 1999).

Cymodocea nodosa

Après une régression importante, liée à des événements d'origine abiotique ou biotique, *Cymodocea nodosa* présente la capacité de reconstituer rapidement ses populations (stabilité d'ajustement), du fait notamment de l'importante réserve de graines disponibles dans le sédiment (Terrados, 1993). Confrontée à un stress, cette espèce est également capable d'augmenter significativement la part de son budget énergétique consacrée à la reproduction. Ainsi, en présence de la Chlorobionte invasive *Caulerpa cylindracea*, la densité des fleurs augmente (Ceccherelli & Campo, 2002).

Dans l'étang d'Urbinu (Corse), suite à des chutes de pluie exceptionnelles, responsables d'une baisse importante de la salinité, une régression significative des herbiers à *Cymodocea nodosa* a été enregistrée ; toutefois, trois années plus tard la recolonisation était complète (Fernandez *et al.*, 2006). De la même façon, la régression des herbiers à *Cymodocea nodosa* enregistrée dans le golfe de Trieste, au début des années 1970, et liée à un surpâturage par l'oursin *Paracentrotus lividus*, n'est plus visible aujourd'hui (Turk & Vukovic, 2000).

De 1985 à 1988, la restauration de la lagune de Tunis, qui servait de milieu récepteur aux rejets domestiques et industriels de la ville, a permis la mise en place d'un système de renouvellement des eaux, associé à une réduction importante des teneurs en substances nutritives, une diminution des fluctuations de la salinité et de la température de l'eau et une amélioration nette de la transparence de l'eau (Ben Maïz & Shili, 2007 ; Figure 33). Ces travaux

ont entraîné une augmentation de la diversité biologique avec notamment la réapparition, dès 1990, de trois espèces de magnoliophytes, dont *Cymodocea nodosa*, qui n'avait plus été signalée dans la lagune depuis le début du XX^e siècle (Heldt, 1929 ; Molinier & Picard, 1954). Il paraît donc difficile d'associer la recolonisation de la lagune à la présence d'une banque de graines anciennes ; l'hypothèse la plus vraisemblable est l'arrivée de nouvelles graines et de boutures en provenance de la mer ouverte (Pergent & Ben Maïz, 2002).



Fig. 33:

Aménagement de la lagune de Tunis ; la restauration du bassin Nord (lac Nord de Tunis) a permis la réinstallation de *Cymodocea nodosa* et *Zostera noltii* (source Google Earth).

L'observation, à faible profondeur, de faisceaux de *Cymodocea nodosa* portant des feuilles de couleur rougeâtre semble un phénomène relativement récent ; il a été rapporté en milieu lagunaire et en mer ouverte le long du littoral de la Tunisie et de la Libye (Vela *et al.*, 2004 ; Pergent *et al.*, 2006). Cette pigmentation particulière, également mise en évidence récemment chez d'autres magnoliophytes marines dont *Cymodocea serrulata*, pourrait être liée à une forte production d'anthocyanine en réponse à une exposition plus importante à la lumière et/ou à une augmentation de la température de l'eau (Novak & Short, 2010). En effet, plusieurs espèces de magnoliophytes marines seraient capables de s'adapter à une augmentation du rayonnement UV en produisant des pigments de blocage (Dawson & Dennison, 1996).

Zostera noltii et *Zostera marina*

La résilience de *Zostera noltii* est faible, mais sa stabilité d'ajustement (rapidité du retour à l'état moyen antérieur) est élevée. Elle est par exemple particulièrement sensible aux fluctuations de salinité et de turbidité, les herbiers qu'elle constitue pouvant disparaître puis se reconstituer en fonction de ces paramètres (Charpentier *et al.*, 2005). De la même façon que pour *Cymodocea nodosa*, la restauration des herbiers à *Zostera noltii* dans la lagune de Tunis a très rapidement suivi l'amélioration de la qualité des eaux, alors que cette espèce avait disparu depuis près de cinquante ans (Ben Maïz & Shili, 2007).

La régression importante des herbiers à *Zostera marina* en Atlantique survenue dans les années 1930 (*wasting disease* ; Den Hartog, 1970), ne semble pas avoir touché la Méditerranée. Par contre, dans la lagune de Venise (Italie, Nord Adriatique), suite à de nombreuses crises dystrophiques, les herbiers à *Zostera marina* ont enregistré une régression importante et ce n'est que depuis les années 1990 que cette espèce s'est à nouveau

développée, jusqu'à constituer des herbiers mixtes avec *Zostera noltii* de plus de 3 400 ha (Rismondo *et al.*, 2003). De même, dans l'étang de Thau (France), une partie de l'herbier à *Zostera marina* a été totalement détruite par une crise anoxique en 1997 ; la recolonisation a eu lieu rapidement grâce à la banque de graines présente dans le sédiment (Plus *et al.*, 2003).

Toutefois, la recolonisation du milieu par les herbiers de *Zostera* spp. n'est pas systématique, même après une réduction des facteurs responsables de leur régression. Ainsi, dans l'étang de Berre (France), ces espèces sont toujours absentes (*Zostera marina*) ou extrêmement rares (*Zostera noltii*) malgré une réduction drastique, depuis les années 1980, de la pollution, des apports d'eau douce et des sédiments fins associés, à l'origine de leur disparition ou régression (Bernard *et al.*, 2007).

Halophila stipulacea

A ce jour, il n'existe aucune signalisation concernant une éventuelle régression de *Halophila stipulacea*. Bien au contraire cette espèce originaire de mer Rouge poursuit sa progression en Méditerranée, avec de nouvelles stations en Libye, en Tunisie et dans le Sud de l'Italie. Considérant que la distribution de cette espèce est tropicale et subtropicale, le réchauffement de la Méditerranée ne peut que favoriser son expansion (Boudouresque *et al.*, 2009).

Les substitutions d'espèces

Les caractéristiques écologiques des magnoliophytes marines présentes en Méditerranée leur permettent de couvrir un large spectre de conditions abiotiques et leur sensibilité aux pressions anthropiques est également très différente (Boudouresque *et al.*, 2009). Si *Posidonia oceanica* constitue l'espèce « climacique » pour une grande partie des littoraux méditerranéens (Molinier & Picard, 1952), *Cymodocea nodosa*, et dans une moindre mesure *Zostera noltii*, peuvent constituer des espèces pionnières de la série évolutive permettant l'installation de l'herbier à *Posidonia oceanica* (Boudouresque *et al.*, 2006b). Aussi, lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables pour une espèce, celle-ci peut être remplacée par une autre.

Dans la lagune de Ghar El Melh (Nord de la Tunisie), une réduction des échanges entre la lagune et la mer ouverte a entraîné le remplacement de *Cymodocea nodosa* par *Zostera noltii* et *Zostera marina*, au début des années 1980, avant qu'elles ne soient à leur tour remplacées par un vaste herbier à *Ruppia* sp. (Shili *et al.*, 2002). Inversement dans la baie d'Alfacs (delta de l'Ebre, Espagne), *Cymodocea nodosa* s'est considérablement étendue et a remplacé les herbiers mixtes à *Zostera noltii* et *Ruppia* sp. (Procaccini *et al.*, 2003). De façon générale, *Cymodocea nodosa* ne présente pas de régression à l'échelle du bassin méditerranéen, mais au contraire une progression importante dans certaines régions, due à la régression des herbiers à *Posidonia oceanica* liée à l'impact de l'homme (Montefalcone *et al.*, 2007a, 2007b). De plus, *Cymodocea nodosa* est une espèce à affinité chaude qui pourrait réagir positivement au réchauffement climatique. En mer Ligure, le remplacement de *Posidonia oceanica* par des espèces de substitution a été fréquemment constaté. Aux herbiers à *Posidonia oceanica* dégradés se substituent des espèces natives comme *Cymodocea nodosa* et *Caulerpa prolifera* (Chlorophyte), aussi bien que deux espèces exotiques : *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa cylindracea* (Montefalcone *et al.*, 2010). Toutes ces espèces de substitution ont une capacité d'organisation inférieure à celle de

Posidonia oceanica et le remplacement d'une espèce de base structurante par d'autres, non-structurantes (comme ces substituts), peut être considéré comme une profonde modification de la communauté caractéristique d'un changement (Montefalcone *et al.*, 2007a) (Figure 34).

Jusqu'au début du XX^e siècle, l'étang de Berre (France) abritait une prairie de 60 km² de *Zostera marina* (Bernard *et al.*, 2007). Pendant le XX^e siècle, *Zostera noltii* a progressivement remplacé *Zostera marina*, puis, depuis 1966, le détournement d'une rivière vers cette lagune a entraîné une progression constante de la magnoliophyte d'eau douce *Potamogeton pectinatus*, jusqu'à ce qu'elle constitue, en 1984, une ceinture continue tout autour de la lagune (Bernard *et al.*, 2007). Depuis 2000-2002, les deux espèces de *Zostera* ont quasiment disparu de la lagune, malgré une réduction significative des apports d'eau douce et de sédiments fins ; elles ne se maintiennent qu'à l'extérieur de la lagune, en mer ouverte, dans une aire influencée par les eaux du Rhône. La régression, voire la disparition des herbiers à *Zostera marina* est signalée dans de nombreux secteurs de Méditerranée (Pergent-Martini, 2000 ; Boudouresque *et al.*, 2009). Parmi les causes à l'origine de ces régressions, le réchauffement des eaux ne peut être écarté car cette dynamique régressive concerne de nombreux secteurs, souvent peu impactés par l'homme, et cette espèce à affinité froide semble se maintenir plus facilement dans les secteurs les plus froids de Méditerranée (Adriatique, golfe du Lion, détroit de Gibraltar).

Si le remplacement de *Zostera noltii* par *Potamogeton pectinatus*, ou par d'autres espèces opportunistes, a souvent été observé, suite à une augmentation des apports d'eau douce ou à une augmentation de l'eutrophisation (Hervé & Bruslé, 1981 ; Cardoso *et al.*, 2004), sa régression ne constitue pas une tendance générale puisque *Zostera noltii* profite souvent de la régression des autres espèces de magnoliophytes. Ainsi dans le golfe de Thermaikos (Grèce), caractérisé par de fortes pressions démographiques et industrielles, la régression de *Posidonia oceanica* et de *Cymodocea nodosa* a été suivie d'une expansion remarquable des herbiers à *Zostera noltii* (Haritonidis *et al.*, 1990).

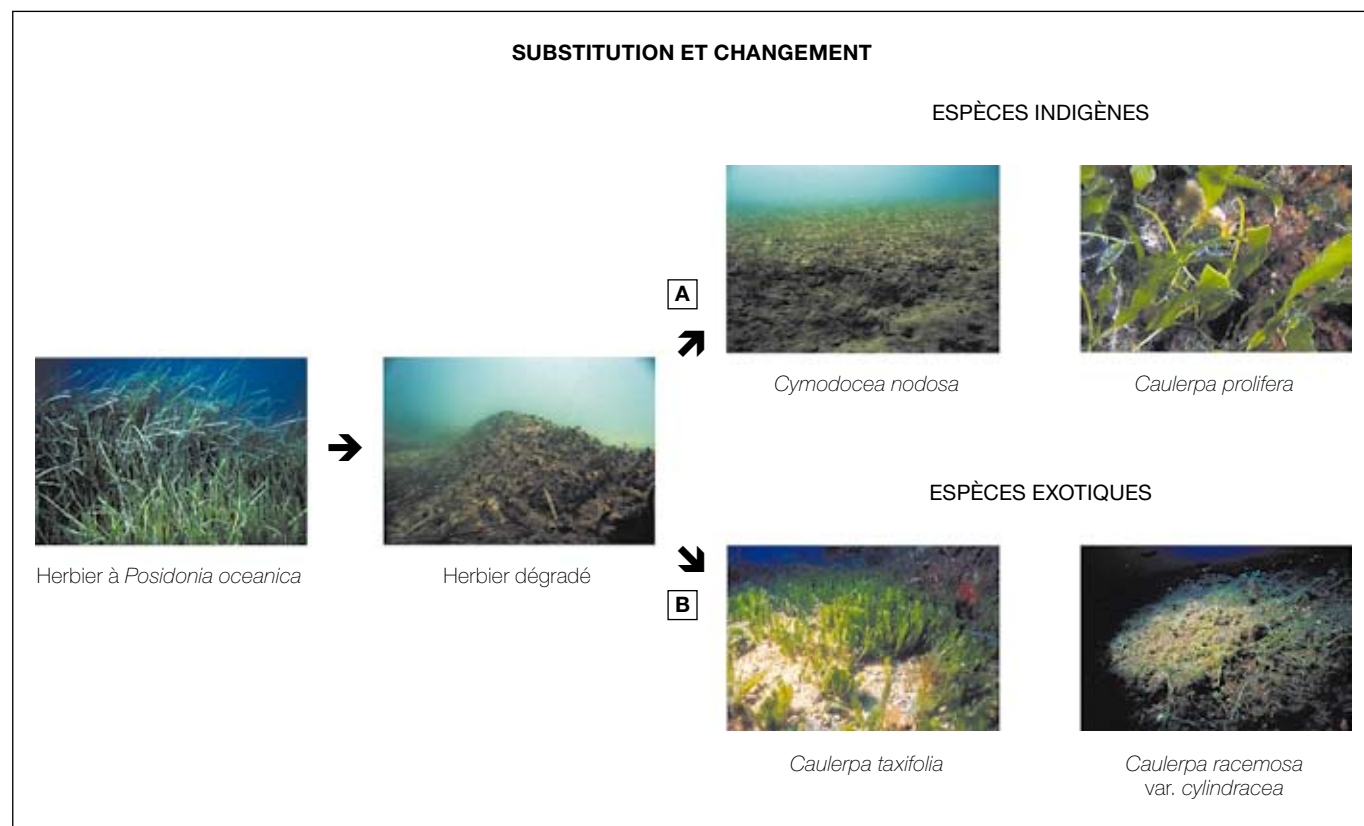


Fig. 34:

Changements subis par des herbiers à *Posidonia oceanica* dégradés en mer Ligure.

- A) Substitution par des espèces natives qui devraient à long terme faciliter la recolonisation par *Posidonia oceanica*.
 B) Substitution par des espèces exotiques dont l'arrivée est imprévisible : les conséquences à long terme ne sont pas connues et pourraient être irréversibles.

B3. IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES COMMUNAUTÉS ASSOCIÉES AUX HERBIERS DE MAGNOLIOPHYTES MARINES

Coordination : M. Harmelin-Vivien

Structure et variabilité des communautés associées

Complexité des habitats

Les cinq espèces de magnoliophytes marines procurent à la communauté qui leur est associée différents types d'habitats en fonction de leur propre morphologie. Trois niveaux de complexité structurale peuvent ainsi être distingués parmi les herbiers. La complexité la plus faible s'observe pour les herbiers à *Halophila stipulacea* ; cette espèce génère une canopée basse (5 cm maximum) ; ses rhizomes courts laissent une grande place au substrat meuble sur lequel elle s'installe (Figure 35A). Les herbiers à *Cymodocea nodosa* et à *Zostera* (*Z. marina* et *Z. noltii*) déterminent une complexité structurale un peu plus à nettement plus élevée, respectivement. Leurs feuilles, plus longues, forment une canopée plus haute (10 à 50 cm) avec des rhizomes rampants et de longues racines (Figure 35B). Ces herbiers s'installent aussi sur des fonds meubles, qu'ils vont relativement peu modifier. Enfin, les herbiers à *Posidonia oceanica* présentent une complexité structurale maximale et une grande diversité d'habitats. Les feuilles atteignent 80 cm de long, parfois plus, déterminant une canopée haute et dense (Figure 35C). Les rhizomes, complexes, poussant aussi bien verticalement (rhizomes orthotropes) qu'horizontalement (plagiotropes), forment des mattes qui vont modifier la structure des substrats (durs ou meubles) sur lesquels s'installe cette espèce. La matte constitue, pour la communauté associée, un substrat complètement original, avec à la fois des caractéristiques de substrat dur et de substrat meuble. En outre, les herbiers à *Posidonia oceanica* présentent une grande diversité typologique (intermatte érosives, tombants de matte, récifs-barrière, herbier tigré, herbier de colline, etc.) qui accroît la diversité des habitats (Boudouresque *et al.*, 2006a).

Les communautés associées à ces différents types structuraux d'herbiers présentent donc de fortes différences de composition, de richesse spécifique, d'abondance des populations et d'organisation. La diversité et la complexité maximale d'organisation sont ainsi observées dans les herbiers à *Posidonia oceanica* qui sont aussi les plus étudiés, tandis que nombre de compartiments biotiques n'existent pas dans les herbiers à *H. stipulacea*, qui sont les plus pauvres. En effet, la complexité structurale des herbiers joue un rôle important dans la structure des communautés, en terme de diversité d'habitats pour les juvéniles et les adultes, d'accessibilité des ressources trophiques et de taux de prédation (Di Martino *et al.*, 2007).

Composition des communautés

Plusieurs milliers d'espèces vivent dans les herbiers de magnoliophytes marines en Méditerranée (Boudouresque *et al.*, 2006a). Ces espèces appartiennent à tous les règnes d'Eucaryotes et de Procaryotes. Elles utilisent les herbiers pour se fixer, s'abriter, se nourrir, se reproduire et/ou y grandir, en colonisant les différents habitats disponibles : au dessus des feuilles, sur les feuilles, sous le couvert des feuilles, sur les rhizomes et au sein de la matte. Le compartiment des producteurs primaires comporte, outre *Posidonia oceanica*, de nombreuses « macroalgues » fixées sur les feuilles et les rhizomes ainsi que des unicellulaires (diatomées en particulier). Le compartiment des producteurs secondaires comporte de nombreux « invertébrés » sessiles ou vagiles, ainsi que des téléostéens. Enfin, les procaryotes hétérotrophes jouent un rôle important dans le recyclage de la matière organique.

Les producteurs primaires

Une des particularités des écosystèmes à magnoliophytes marines est la juxtaposition de deux types de producteurs primaires, des producteurs primaires dont la matière organique, riche en cellulose et en lignine, est difficile à recycler, et des producteurs primaires qui en sont dépourvus et qui sont rapidement recyclés (Boudouresque *et al.*, 2006a, 2006b). En milieu continental, c'est le premier type de producteurs primaires qui est habituel, alors que c'est le second qui se rencontre généralement en milieu marin (Boudouresque *et al.*, 2006b). Les producteurs primaires à recyclage long sont constitués par les magnoliophytes elles-mêmes. *Posidonia oceanica*, qui est en outre fortement défendue par des composés phénoliques (Piovetti *et al.*, 1984 ; Agostini *et al.*, 1998),

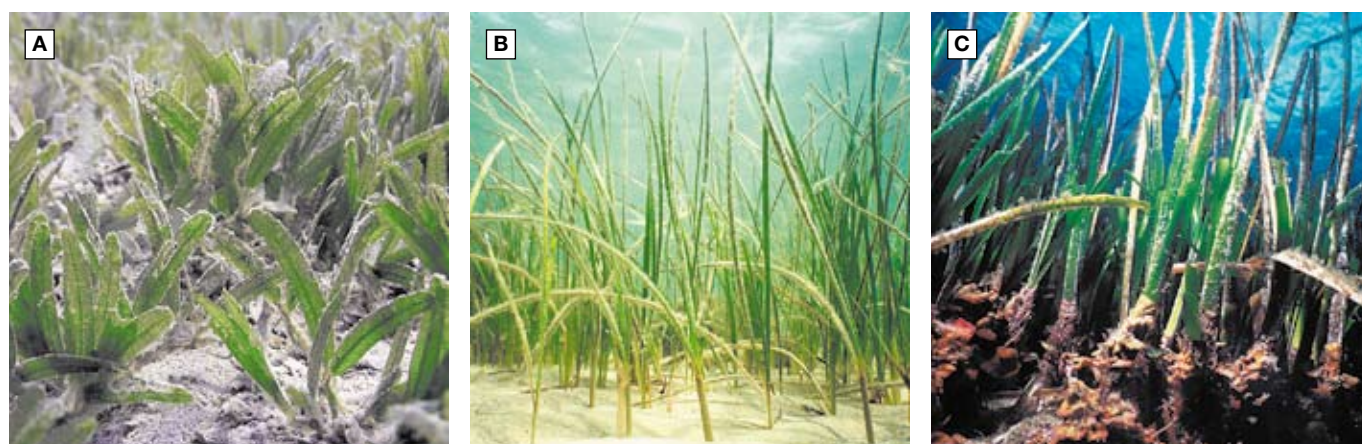


Fig. 35 :

Augmentation de la complexité structurale des herbiers à magnoliophytes en Méditerranée de l'herbier à *Halophila stipulacea* (A), à l'herbier à *Cymodocea nodosa* (B) et enfin à l'herbier à *Posidonia oceanica* (C).

est l'espèce de magnoliophyte marine dont le recyclage est le plus lent. Les producteurs primaires à recyclage rapide appartiennent aux Chlorobiontes, aux Rhodobiontes (Archaeplastidia), aux Phéophycées et aux Bacillariophycées (Straménopiles).

Les producteurs primaires à recyclage rapide sont épibiontes des feuilles de magnoliophytes, épibiontes des rhizomes de magnoliophytes ou s'installent directement sur le sédiment.

Les épibiontes des feuilles de magnoliophytes sont d'autant plus divers (nombre d'espèces) et abondants (biomasse cm⁻²) que les feuilles sont plus longévives ; la longévité peut atteindre, et même dépasser, une année chez *Posidonia oceanica* (Thélin & Boudouresque, 1983) ; elle est probablement inférieure à très inférieure chez les autres espèces de magnoliophytes méditerranéennes. La communauté épibionte est principalement constituée par des Rhodobiontes (e.g. *Acrochaetium cf daviesii*, *Chondria mairei*, *Laurencia obtusa*) et Phéophycées filamenteuses (e.g. *Castagnea cylindrica*, *Giraudia sphacelarioides*, *Myriactula gracilis*, *Myrionema orbiculare*) de petite taille (quelques millimètres en général), par des Rhodobiontes encroûtantes calcifiées (e.g. *Hydrolithon farinosum*, *Pneophyllum fragile*), par des Bacillariophycées (surtout des Pennales, *Cocconeis scutellum*, *C. neohumense* et *C. dirupta* ; jusqu'à 1 000 biomasse cm⁻²) et par des Dinobiontes (*Prorocentrum lima*, *Ostreopsis siamensis* et *Coolia monotis*) (Boudouresque, 1984 ; Turki, 2005 ; Jacquemart & Demoulin, 2006 ; Zupo & Messina, 2007 ; Jacquemart & Demoulin, 2008). Beaucoup de ces espèces sont caractéristiques de cet habitat (Boudouresque, 1984).

Les épibiontes des rhizomes de *Posidonia oceanica* sont des espèces sciaphiles généralistes, c'est-à-dire qu'elles sont présentes dans la plupart des habitats où la lumière est atténuée, et qu'aucune ne caractérise l'habitat des rhizomes de magnoliophytes (Boudouresque, 1974). On y trouve en particulier les Rhodobiontes *Acrosorium venulosum*, *Peyssonnelia squamaria* et *Plocamium cartilagineum* et la Chlorobionte *Flabellia petiolata* (Boudouresque, 1974). Les rhizomes des autres espèces de magnoliophytes sont peu colonisés et, quand c'est le cas, par les mêmes espèces que celles qui colonisent les feuilles ; en effet, l'atténuation de l'éclairement y est peu marquée.

La colonisation du sédiment superficiel par des producteurs primaires unicellulaires concerne surtout les herbiers édifiés par des magnoliophytes autres que *Posidonia oceanica*. Ce compartiment fonctionnel a été peu étudié. Pourtant, même dans les herbiers à *Posidonia oceanica*, sa contribution à la production primaire de l'écosystème pourrait être significative (Danovaro, 1996 ; Danovaro *et al.*, 2002).

Les invertébrés de la canopée

Les « invertébrés » de la canopée se répartissent dans deux compartiments fonctionnels : les espèces sessiles ou sédentaires d'une part, les espèces vagiles ou mobiles d'autre part.

Des espèces sessiles, qui se nourrissent en filtrant l'eau et en retenant la matière organique dissoute ou particulaire, ainsi que le plancton (unicellulaires photosynthétiques, mixotrophes et hétérotrophes, et pluricellulaires hétérotrophes-zooplancton), colonisent les feuilles de magnoliophytes. La durée de vie de ces espèces est liée à celle de leur support (de quelques mois à environ une année ; Thélin & Boudouresque, 1983). Ce sont essentiellement des

foraminifères (*Planorbulina*, *Acervulina*), des bryozoaires (*Electra posidoniae*, *Fenestrulina joannae*, *Disporella hispida*, *Collarina balzaci*), des hydraires (*Sertularia perspusilla*, *Monotheca posidoniae*, *Plumularia obliqua*, *Campanularia asymetrica*), des actiniaires (*Paractinia striata*, *Paranemonia cinerea*), des annélides tubicoles comme les spirorbes, et des ascidies (*Botryllus schlosseri*, *Didemnum* spp.)

De nombreux « invertébrés » se déplacent sur ou entre les feuilles. Les espèces rampantes sont essentiellement des mollusques gastéropodes, consommateurs de producteurs primaires pour la plupart (*Rissoa ventricosa*, *Bittium reticulatum*, *Alvania montagui*, *Jujubina* spp., *Gibbula*, *Pusillina*) et des opisthobranches (*Petalifera*, *Aplysia*) (Luque & Templado, 2004 ; Arroyo *et al.*, 2006). Se trouvent également des annélides rampants (*Platynereis*, *Nematonereis*, *Amphiglena*, *Lysidice* et de nombreux Syllidae) et des échinodermes (*Asterina panceri*, étoile de mer inféodée aux herbiers, *Paracentrotus lividus*, *Psammechinus microtuberculatus*). Mais le taxon le plus diversifié et le plus abondant est constitué par les crustacés (Luque & Templado, 2004 ; Garcia Raso *et al.*, 2006) : copépodes, ostracodes, mysidacés, amphipodes, isopodes, crevettes, crabes, galathées et pagures. Parmi les amphipodes, les caprelles (*Phtisica marina*, *Pseudoprotella phasma*) sont abondantes. Isopodes (*Idotea hectica*, *Astracilla mediterranea*, *Gnathia*, *Limnoria*), crevettes (*Hippolyte*, *Palaemon*, *Xiphias*, *Lysmata*, *Processa*), galathées (*Galathea bolivari*, *G. squamifera*), pagures (*Cestopagurus timidus*, *Calcinus tubularis*) et crabes (Majidae, Portunidae) abondent parmi les feuilles. Il faut signaler aussi des espèces bonnes nageuses, comme des mysidacés qui peuvent former des essaims importants (*Siriella clausi*, *Leptomysis posidoniae*, *Mysidopsis gibbosa*, *Anchialina agilis*) et des mollusques céphalopodes (*Sepia officinalis*, *Sepiolo* spp.).

Les invertébrés de la matre et des sédiments

Les « invertébrés » sessiles et vagiles observés sur les rhizomes et dans la matre de *Posidonia oceanica* présentent de nombreuses affinités avec ceux des substrats durs environnants : éponges (*Crambe*, *Phorbas*, *Dysidea*, *Sycon*), bryozoaires (*Platonea*, *Schizobrachiella*, *Myriapora*), ascidies (*Aplidium*, *Pseudodistosoma*, *Didemnum*), hydraires (*Sertella*, *Aglaophenia*, *Eudendrium*), annélides fixés (*Salmacina*, *Sabella*, *Filograna*) ou mobiles (Eunicidae, Nereidae, Aphroditidae, Syllidae) et de gros foraminifères (*Miniacina miniacina*). On trouve également des mollusques pélécytopodes (*Pinna nobilis*, *Venus verrucosa*, *Striarca*, *Muscullus*), de nombreux gastéropodes (*Halotis*, *Alvania*, *Crisilla*, *Pusillina*, *Rissoina*), des crustacés (pagures, galathées, crabes, crevettes) et des échinodermes (holothuries et oursins), auxquels il faut ajouter des mollusques céphalopodes (*Octopus vulgaris*).

Dans les herbiers à *Cymodocea nodosa* et *Zostera* spp., l'importance des espèces de substrats durs est faible mais celle des substrats meubles augmente, en particulier l'abondance des mollusques bivalves (*Spisula*, *Venerupis*, *Chamelea*) et des annélides (*Prionospio*, *Ampharete*).

L'ichtyofaune

L'ichtyofaune des herbiers est riche et diversifiée. Le nombre d'espèces de « poissons » (presque uniquement des téléostéens) varie entre 50 et 80 espèces dans les herbiers à *Posidonia oceanica* (Bell & Harmelin-Vivien, 1982 ; Moranta *et al.*, 2006 ; Kalogirou *et al.*, 2010) et diminue dans les herbiers à *Cymodocea nodosa*,

Zostera spp. et *Halophila stipulacea* (25 à 35 espèces) (Bussotti & Guidetti, 1996 ; Di Martino *et al.*, 2007).

Les téléostéens occupent tous les habitats disponibles, depuis la colonne d'eau surmontant les herbiers jusqu'aux sédiments. Les espèces planctonophages (*Boops boops*, *Spicara* spp., *Chromis chromis*), présentes dans la colonne d'eau pendant la journée, trouvent refuge dans les herbiers la nuit. Des espèces caractéristiques des herbiers vivent étroitement associées aux feuilles des magnoliophytes grâce à une ventouse ventrale (*Opeatogenys gracilis*, *Apletodon dentatus*), ou en s'y accrochant par leur queue (*Hippocampus* spp., *Nerophis* spp., *Syngnathus* spp.). Les espèces de téléostéens nageant dans et autour de la canopée sont les plus nombreuses. Malgré des différences géographiques, ce sont toujours les mêmes familles qui dominent en nombre d'espèces et d'individus : Labridae (*Coris julis*, *Symphodus* spp., *Labrus* spp., *Xyrichtys novacula*), Sparidae (*Diplodus annularis*, *D. sargus*, *D. vulgaris*, *Sarpa salpa*, *Spondyllosoma cantharus*, *Sparus aurata*, *Dentex dentex*), Scorpaenidae (*Scorpaena notata*, *S. porcus*), Serranidae (*Serranus cabrilla*, *S. scriba*), Mullidae (*Mullus surmuletus*). D'autres espèces sont plus associées au fond et aux sédiments : Blenniidae (*Blennius ocellaris*, *Parablennius gattorugine*), Gobiidae (*Gobius cruentatus*, *G. geniporus*, *Deltentosteus* spp.), Bothidae (*Bothus podas*, *Arnoglossus* spp.) et Soleidae (*Solea* spp.). Les anfractuosités de la matre et les sédiments abritent également des espèces particulières, cachées pendant la journée et qui sortent la nuit pour aller se nourrir, comme les Congridae (*Conger conger*), les Gadidae (*Gaidropsarus* spp.) et les Ophidiidae (*Ophidion rochei*, *Parophidion vassali*).

Si les herbiers, d'une façon générale, servent de nurseries à de nombreuses espèces de téléostéens, la proportion de juvéniles est plus élevée dans les herbiers à faible complexité structurale (Bussotti & Guidetti, 1996), tandis que les herbiers à *Posidonia*

oceanica abritent également de nombreux adultes en plus des juvéniles (Bell & Harmelin-Vivien, 1982). Les communautés d'« invertébrés » vagiles et de « poissons » montrent de grandes variations de composition entre le jour et la nuit en fonction du rythme d'activité des espèces (Harmelin-Vivien, 1982) (Figure 36). D'une façon générale, les communautés observées la nuit sont plus riches en nombre d'espèces et d'individus que les communautés diurnes. Ceci provient des migrations nycthémerales liées à l'activité des espèces. La nuit, les espèces de la colonne d'eau viennent se réfugier dans les herbiers, tandis que celles qui étaient cachées le jour dans la matre et les sédiments sortent de leurs caches pour se nourrir. Enfin, d'autres prédateurs venant des habitats adjacents (zones sédimentaires et rocheuses), migrent dans les herbiers la nuit pour s'y nourrir. Par contre, dans une région donnée, les communautés de « poissons » des herbiers sont relativement stables dans l'espace (Moranta *et al.*, 2006) et dans le temps (Harmelin-Vivien, 1982 ; Moranta *et al.*, 2006). Les variations saisonnières sont en majorité liées à l'arrivée des juvéniles qui utilisent les herbiers comme nurseries, sans qu'il y ait de différences fondamentales de composition spécifique (Francour, 1997 ; Kalogirou *et al.*, 2010).

Organisation trophique

L'organisation trophique des herbiers de magnoliophytes de Méditerranée a rarement été étudiée dans son ensemble. La majeure partie des données concerne l'herbier à *Posidonia oceanica*. Chez ce dernier, tous les travaux mettent en évidence la faible consommation directe de la magnoliophyte par les herbivores, dont l'importante biomasse n'entre dans les réseaux trophiques que sous forme de détritus (Dauby & Mosora, 1988 ; Pergent *et al.*, 1994 ; Vizzini, 2009). Ces détritus, sous forme de feuilles mortes principalement, intègrent soit l'écosystème à *Posidonia oceanica*, soit sont exportés vers d'autres écosystèmes (Pergent *et al.*, 1994). Un schéma synthétique du fonctionnement de

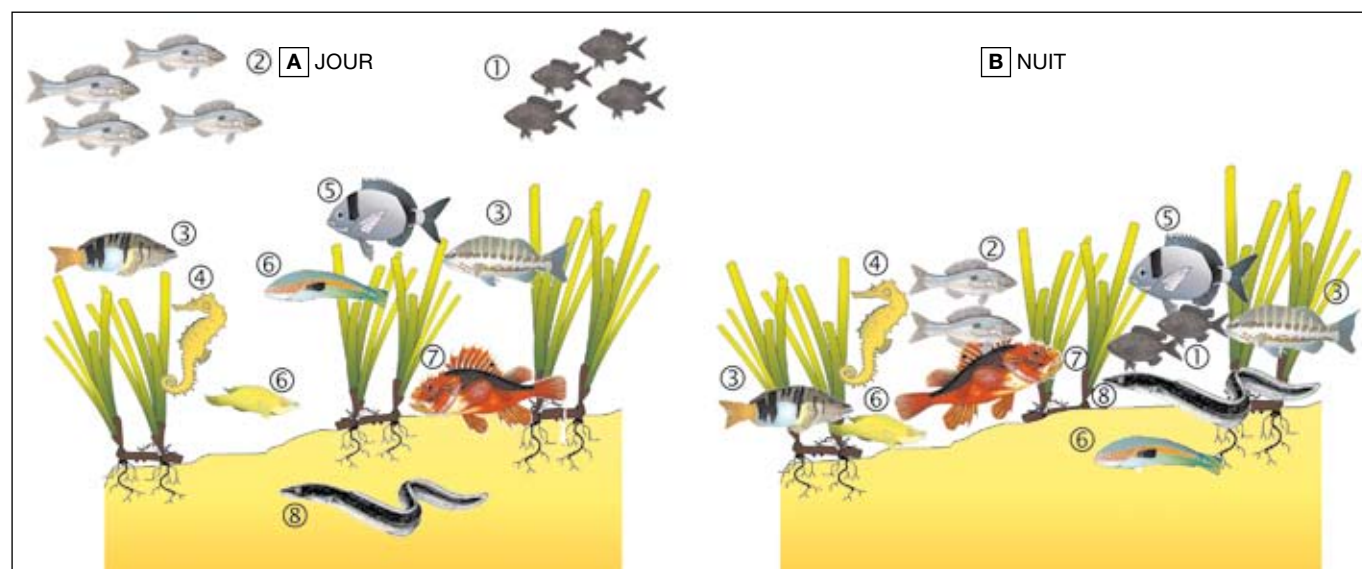


Fig. 36 :

Distribution verticale de l'ichtyofaune (téléostéens) dans les herbiers à *Posidonia oceanica* le jour (A) et la nuit (B) (d'après Harmelin-Vivien, 1982 simplifié).

- 1 – Pomacentridae (*Chromis chromis*),
- 2 – Centracanthidae (*Spicara maena*),
- 3 – Serranidae (*Serranus scriba*, *Serranus cabrilla*),
- 4 – Syngnathidae (*Hippocampus guttulatus*),

- 5 – Sparidae (*Diplodus vulgaris*),
- 6 – Labridae (*Coris julis*, *Symphodus ocellatus*),
- 7 – Scorpaenidae (*Scorpaena porcus*),
- 8 – Congridae (*Conger conger*).

l'écosystème à *Posidonia oceanica* montre l'importance du flux des détritiques (Boudouresque *et al.*, 2006b) (Figure 37).

Les herbivores qui consomment directement les feuilles de *Posidonia oceanica* sont peu nombreux : quelques crustacés (isopodes), des échinides (*Paracentrotus lividus*) et quelques téléostéens (*Diplodus annularis*, *Sarpa salpa*, *Sparisoma cretense*). La plupart des herbivores des herbiers consomment en fait les épibiontes des feuilles et parfois ceux qui se développent sur la matre ou le sédiment. Parmi eux, se trouvent de nombreuses espèces de gastéropodes et de crustacés (amphipodes, isopodes, crabes). Dans les herbiers et jusqu'à une longueur (LT) de 25 cm environ, le téléostéen herbivore *Sarpa salpa* consomme essentiellement les macrophytes épiphytes, au delà, il peut ingérer massivement les feuilles de magnoliophytes (*Cymodocea*, *Posidonia* et *Zostera*) (Verlaque, 1990).

Toutefois, le paradigme de la faible consommation des magnoliophytes marines par des herbivores est loin d'être aussi général qu'on l'a pensé (Kirsch *et al.*, 2002). Chez *Zostera marina*, les consommateurs directs sont relativement nombreux ; il s'agit en particulier de l'oie *Branta bernicla*, du cygne *Cygnus olor*, du foulque *Fulica atra*, des canards *Anas penelope*, *A. crecca*, *A. acuta* et *A. platyrhynchos* et de l'isopode *Idotea chelipes* (Nienhuis & Groenendijk, 1986). Quant à *Cymodocea nodosa*, elle est très peu défendue chimiquement et constitue l'un des aliments préférés des herbivores, dont l'oursin *Paracentrotus lividus* et le téléostéen *Sarpa salpa* ; cette consommation explique l'habitat souvent disjoint de *Cymodocea nodosa*, habitat souvent restreint à des zones refuges inaccessibles à ces herbivores (Traer, 1979). Même dans le cas de *Posidonia oceanica*, tout au moins dans certains herbiers, la consommation par *Paracentrotus lividus* et surtout par *Sarpa salpa* peut être beaucoup plus importante qu'on ne l'a pensé (Sanchez-Lisazo & Ramos-Esplá, 1994 ; Tomas *et al.*, 2005) ; la faible consommation directe de *Posidonia oceanica*, dans de nombreux secteurs, pourrait n'être qu'un artéfact lié à la surexploitation de certains téléostéens (Pergent *et al.*, 1993).

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote confirme que la majeure partie du carbone alimentant les réseaux trophiques des herbiers, surtout dans le cas de *Posidonia oceanica*, provient des épibiontes photosynthétiques des feuilles, ainsi que du phytoplancton (Dauby & Mosora, 1988 ; Vizzini, 2009). Le plancton (producteurs primaires et secondaires) des eaux surmontant les herbiers est en effet utilisé par les « invertébrés » filtreurs sessiles (bryozoaires, hydres, ascidies) ou sédentaires (annélides) et par une grande partie des détritivores qui consomment le plancton sédimentant dans les herbiers (gastéropodes, annélides, crustacés, holothuries). Le plancton est également exploité indirectement par la faune des herbiers, via les téléostéens planctonophages (*Chromis chromis*, *Spicara* spp.) qui se nourrissent le jour dans la colonne d'eau et descendent la nuit dormir dans les herbiers, où ils peuvent être consommés par des prédateurs résidents (Figures 36 et 37).

Les consommateurs de producteurs primaires constituent les proies d'un grand nombre de consommateurs secondaires (crevettes, crabes, céphalopodes et surtout téléostéens) (Figure 37). Des prédateurs de plus haut niveau, essentiellement des piscivores migrants temporaires ou occasionnels, viennent également se nourrir dans les herbiers (*Dentex dentex*, *Dicentrarchus labrax*, *Pagrus*, *Seriola*, *Sphyraena*).

Au total, les écosystèmes à magnoliophytes de Méditerranée présentent des entrées de matière organique directes, via la filtration du plancton de la colonne d'eau et l'utilisation de la matière organique morte qui provient de l'écosystème pélagique, et indirectes via les téléostéens planctonophages qui s'alimentent dans l'écosystème pélagique et sont consommés dans l'herbier par des prédateurs nocturnes. Ces écosystèmes présentent des sorties via la séquestration du carbone (puits) dans la matre (uniquement chez *Posidonia oceanica*), l'exportation de détritiques (feuilles mortes, principalement chez *Posidonia oceanica*) et l'exportation de téléostéens adultes quittant l'herbier-nurserie (Boudouresque *et al.*, 2006b ; Figure 37). Une sortie vers le domaine continental existe également, par l'intermédiaire des oiseaux, tels que les canards (herbiers à *Zostera* spp.) et les cormorans *Phalacrocorax aristotelis desmarestii* (herbier à *Posidonia oceanica*) (Morat *et al.*, 2011)

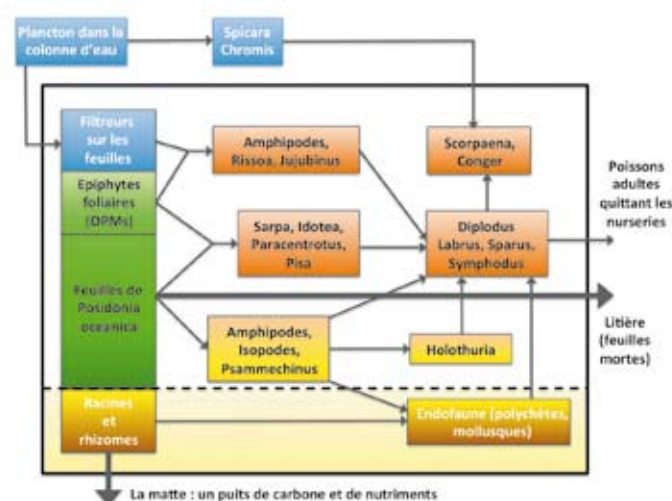


Fig. 37 :

Modèle conceptuel simplifié du fonctionnement trophique de l'écosystème à *Posidonia oceanica* avec les principales entrées et sorties de matière. La largeur des flèches est proportionnelle à leur importance (d'après Boudouresque *et al.*, 2006a).

Impact du changement climatique sur la structure et le fonctionnement des herbiers à magnoliophytes marines

Modification de l'habitat

Un des premiers effets de l'augmentation de la température des eaux sur les magnoliophytes va être une modification de leur physiologie et de leur croissance (Short & Neckles, 1999), et un remplacement des espèces froides et tempérées par des espèces plus méridionales. La complexité structurale des herbiers des différentes espèces de magnoliophytes étant différente, le remplacement d'espèces à affinité « froide » et complexité moyenne comme *Zostera marina* par des espèces à affinité « chaude » mais à plus faible complexité comme *Cymodocea nodosa* et *Halophila stipulacea*, est de nature à entraîner une modification de la composition de la communauté de métazoaires et de celle des épibiontes photosynthétiques (diversité spécifique et fonctionnelle). La diminution de la complexité est encore plus marquée quand c'est *Posidonia oceanica* qui régresse. Dans le bassin oriental, la zone d'exclusion de *Posidonia oceanica*, due aux fortes températures estivales, a vocation à s'étendre. Il en va de même pour la remontée de la limite

inférieure des herbiers à *Posidonia oceanica*, observée depuis les années 1980, et qui pourrait être, au moins en partie, liée au changement climatique (remontée du niveau marin, réchauffement des eaux, épisodes de canicules, acidification, etc.) (Boudouresque *et al.*, 2000, 2009 ; Bonhomme *et al.*, 2010b). Ces changements d'habitats auront aussi pour conséquence une diminution globale de la biomasse de téléostéens associée aux herbiers dans la mesure où les prairies à *Cymodocea*, *Zostera* et *Halophila* abritent des individus de plus petite taille que les herbiers à *Posidonia oceanica* (Bussotti & Guidetti, 1996 ; Bell & Harmelin-Vivien, 1982).

Un autre type de changement de structure des habitats offerts par les herbiers de magnoliophytes en Méditerranée est leur colonisation par des producteurs primaires exotiques, comme les Chlorobiontes *Caulerpa cylindracea* et *C. taxifolia*. Cette colonisation entraîne une diminution de la diversité des habitats et une augmentation de la sédimentation de particules fines (Finzer & Poizat, 1996). La colonisation d'herbiers à *Posidonia oceanica* par *C. taxifolia*, dans le bassin Nord-occidental, s'est traduite par une diminution du nombre d'espèces, d'individus et surtout de la biomasse des peuplements de téléostéens (Harmelin-Vivien *et al.*, 1999). Les peuplements ont aussi été modifiés avec une diminution des crustacés, des mollusques et des oursins, et une augmentation des ophiures et des holothuries, favorisées par l'augmentation de la sédimentation (Francour *et al.*, 2009).

Modifications de la composition spécifique

L'augmentation actuelle de la température des eaux de surface de la Méditerranée génère deux types de modification du peuplement des herbiers.

Tout d'abord, on observe une modification des abondances relatives d'espèces voisines au profit de celles ayant les affinités les plus méridionales. Ainsi, dans la région de Marseille, en 20 ans (1980-2000), le téléostéen *Serranus scriba* est devenu plus abondant que *S. cabrilla*, tandis que, parmi les Labridae, *Symphodus cinereus* a diminué d'abondance au profit de *S. ocellatus* (Harmelin-Vivien *et al.*, 2000). Des différences similaires d'abondances relatives d'espèces de « poissons » (téléostéens et Rajidae) ont été trouvées entre des herbiers plus ou moins méridionaux (Baléares et

Alacant) du bassin occidental (Moranta *et al.*, 2006). Actuellement, ces différences biogéographiques ont tendance à s'atténuer. Des espèces qui n'étaient connues que des zones centrales ou Sud du bassin méditerranéen occidental, sont maintenant régulièrement observées dans la zone Nord, sur les côtes catalanes et françaises (Bianchi & Morri, 1994 ; Francour *et al.*, 1994). Une augmentation des espèces tropicales dans les peuplements de poissons des herbiers du Nord du golfe du Mexique a aussi été observée en quelques décennies et reliée à l'augmentation de la température des eaux (Fodrie *et al.*, 2010).

L'autre type de modification combine température et introduction d'espèces exotiques, en particulier celles entrées en Méditerranée par le canal de Suez (espèces lessepsiennes). Les espèces de mer Rouge qui sont arrivées en Méditerranée orientale se comptent par centaines et certaines sont devenues invasives (Por, 1978, 1990 ; Boudouresque & Verlaque, 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2005a ; Zenetos *et al.*, 2008). Tous les taxons de rang élevé sont concernés, des Chlorobiontes aux magnoliophytes (dont *Halophila stipulacea*), des Rhodobiontes aux Straménopiles, des foraminifères aux vertébrés (dont de nombreux téléostéens).

La faune ichthyologique des herbiers de magnoliophytes du bassin oriental compte maintenant plusieurs espèces lessepsiennes, en particulier les herbivores *Siganus luridus* et *S. rivulatus*, les consommateurs d'« invertébrés » benthiques *Pteragogus pelycus*, *Stephanolepis diaspros*, *Upeneus pori* et *Lagocephalus sceleratus* ainsi que les piscivores *Fistularia commersonii* et *Sphyaena chrysotaenia* (Kalogirou *et al.*, 2010). Après l'ouverture du canal de Suez en 1869, les espèces de mer Rouge sont restées longtemps cantonnées sur les côtes Sud-Est du bassin oriental. Ce n'est plus le cas aujourd'hui. Depuis une quinzaine d'années, nous assistons à une considérable accélération du processus de colonisation de la Méditerranée par les espèces lessepsiennes (Galil et Zenetos, 2002 ; Lejeusne *et al.*, 2010). Le nombre des nouveaux arrivants ne cesse de croître et les signalisations d'espèces lessepsiennes en Méditerranée occidentale sont de plus en plus fréquentes. Par exemple, les premières observations de *Siganus luridus* et de *Fistularia commersonii* sur les côtes françaises ont eu lieu en 2008 et 2009 respectivement (Daniel *et al.*, 2009 ; Noël & Meunier, 2010 ; Figure 38). Cette accélération est corrélée positivement avec le réchauffement global des eaux de la Méditerranée et elle devrait donc se poursuivre dans les prochaines décennies.

Fig. 38 :

Espèces lessepsiennes présentant une forte expansion géographique en Méditerranée :

A) *Siganus luridus*,

B) *Fistularia commersonii*.



Les producteurs primaires à affinités thermophiles, en particulier les espèces introduites en provenance de mer Rouge (espèces lessepsiennes) ou d'autres mers chaudes, ne semblent pas, pour le moment avoir beaucoup modifié la diversité spécifique des herbiers de magnoliophytes de Méditerranée, contrairement donc à ce qui s'observe pour les métazoaires. La raison en est que ces espèces épibiontes se développent sur un substrat très particulier (les feuilles ou les rhizomes), et que les contraintes, liées au substrat, sont plus sélectives que celles liées à la température. Il en résulte une composition spécifique relativement homogène entre les différents secteurs de Méditerranée, sans relation bien claire avec le gradient thermique (Jacquemart & Demoulin, 2008). Des espèces introduites sont certes présentes, souvent en abondance, dans les herbiers, mais il ne s'agit généralement pas d'espèces lessepsiennes ; elles peuvent même provenir de mers tempérées, alors même qu'elles sont perçues comme « tropicales » par le grand public (Boudouresque & Verlaque, 2010). C'est le cas par exemple des Chlorobiontes *Caulerpa taxifolia* et *C. cylindracea*, originaires d'une région tempérée du Sud-Ouest de l'Australie (Jousson *et al.*, 2000 ; Verlaque *et al.*, 2003 ; Boudouresque & Verlaque, 2010). Quoi qu'il en soit, trois espèces introduites de Rhodobiontes d'affinités chaudes sont présentes et souvent très abondantes, en sous-strate des herbiers à *Posidonia oceanica* : *Acrothamnion preissii*, *Lophocladia lallemandii* et *Womersleyella setacea* (Deudero *et al.*, 2010 ; Nikolic *et al.*, 2010).

Modifications du fonctionnement

La modification d'abondance relative d'espèces proches, liée à l'augmentation de la température des eaux, ne devrait pas générer de grands changements dans le fonctionnement des herbiers, si elles appartiennent à la même guild. Par contre, la modification de la composition spécifique liée à l'introduction d'espèces, en particulier des espèces lessepsiennes, peut modifier de façon significative le fonctionnement de ces écosystèmes (Boudouresque *et al.*, 2005a). Les deux Siganidae herbivores peuvent entrer en compétition trophique avec les espèces herbivores natives (*Sarpa salpa* et *Sparisoma cretense*) (Azzuro *et al.*, 2007) et augmenter la consommation des magnoliophytes et de leurs épiphytes. Ces Siganidae, qui apparaissent très voraces et très compétitifs par rapport aux herbivores natifs (Sala *et al.*, 2011), tendent en effet à remplacer *Sarpa salpa* sur les côtes du Liban (Harmelin-Vivien *et al.*, 2005). Par ailleurs, l'abondance et la rapidité de dissémination de prédateurs lessepsiens comme *Fistularia commersonii*, grand consommateur de crustacés, de céphalopodes et de petits téléostéens (notamment *Boops boops*, *Mullus barbatus*, *Spicara smaris* et juvéniles d'autres espèces) en Méditerranée (Bariche *et al.*, 2009), peut augmenter la pression de prédation sur les plus hauts niveaux trophiques des herbiers.

Il est très difficile, voire impossible de prévoir exactement les conséquences de ces modifications et leurs « effets cascades » sur le fonctionnement des herbiers de magnoliophytes. Toutefois, deux tendances opposées pourraient se dessiner, éventuellement dans des secteurs différents (Boudouresque *et al.*, 2005b). D'une part, l'accroissement de la pression de broutage due aux *Siganus* spp. et à l'expansion de l'aire de *Sparisoma cretense* pourrait accentuer la « voie des herbivores », aux dépens de la « voie des détritivores », dans le modèle de fonctionnement des herbiers. D'autre part, l'accroissement de l'abondance de producteurs primaires à fortes défenses chimiques anti-herbivores, tels que *Caulerpa taxifolia* (Chlorobionte), *Acrothamnion preissii*, *Lophocladia lallemandii* et *Womersleyella setacea* (Rhodobiontes), défenses plus fortes que celles des magnoliophytes, pourrait accentuer encore l'importance de la voie des détritivores (Boudouresque *et al.*, 2005b).

Quant aux conséquences sur la structure et le fonctionnement des herbiers liées aux modifications de la composition en « invertébrés », elles méritent d'être étudiées car ce compartiment devrait assez rapidement évoluer si on considère les effets cumulatifs des introductions d'espèces, du changement climatique, de l'acidification des eaux et de la montée du niveau marin. Un exemple spectaculaire nous est donné avec le foraminifère lessepsien *Amphistegina lobifera*. L'espèce est invasive en Méditerranée orientale, avec jusqu'à 310 000 individus au m² et une accumulation de tests sur tout type de substrat qui peut atteindre localement 60 à 80 cm d'épaisseur. Il en résulte une importante production de sable et un changement radical de type d'habitat (Yokes & Meriç, 2004 ; Yokes *et al.*, 2007). A l'instar des autres espèces lessepsiennes, *A. lobifera* est en expansion vers l'Ouest. Actuellement, présente en Tunisie et à Malte, l'espèce semble capable de coloniser le bassin occidental (Yokes *et al.*, 2007). Face à une telle modification du substrat, les magnoliophytes à croissance rapide (*Cymodocea nodosa*, *Halophila stipulacea*, *Zostera noltii*) devraient bien s'adapter, voire même être favorisées, contrairement à *Posidonia oceanica* qui est incapable de supporter un trop fort taux de sédimentation (Boudouresque & Jeudy de Grissac, 1983).

L'acidification globale des océans peut également avoir des répercussions sur les « invertébrés » comme l'a démontré, en Méditerranée, l'étude des fonds marins exposés à des émissions de CO₂ d'origine volcanique (Hall-Spencer & Rodolfo-Metalpa, 2008). Dans ces zones où le pH moyen peut descendre à 6,57, le peuplement est profondément modifié. La sensibilité des espèces calcifiées varie en fonction de la structure de leur carbonate de calcium, les espèces produisant de la calcite (exemples : foraminifères, haptobiontes Prymnesiophyceae) résistant mieux que celles produisant de l'aragonite (exemples : scléactiniaires, ptéropodes) ou de la calcite magnésique (ex. : Rhodobiontes Corallinales, certains échinodermes). Les herbiers à *Posidonia oceanica* soumis à un pH inférieur à 7,8 sont dépourvus de Corallinales épiphytes, d'oursins et de madréporaires, ce qui correspond à une réduction importante de la biodiversité et à une altération des réseaux trophiques. Le même type de modifications peut être attendu si l'accroissement du CO₂ atmosphérique entraîne une acidification globale des océans. Cependant, les organismes calcifiés vivant dans les herbiers méditerranéens sont adaptés à supporter de fortes variations nyctémérales de pH. De récentes expériences sur des foraminifères vivant dans les herbiers à *Posidonia oceanica* ne montrent pas de modification de la calcification de ces organismes en fonction du pH. Il est probable que les organismes calcifiant associés aux herbiers de magnoliophytes marines, adaptés à vivre dans un environnement où le pH est très fluctuant, seront moins affectés par une acidification globale des océans que des organismes planctoniques.

C. Contribution à l'atténuation des changements climatiques

C1. ATTÉNUATION DES ÉVÈNEMENTS EXTRÊMES

Coordination : P. Clabaut

Les événements extrêmes

En Méditerranée, les événements extrêmes ont une origine soit climatique (tempêtes et cyclones), soit géologique (tsunamis, provoqués par des séismes sous-marins, des glissements de terrain de grande ampleur ou l'activité volcanique). Même si ces phénomènes sont plus rares que dans d'autres régions de la biosphère, l'histoire récente du bassin confirme qu'il ne faut pas du tout les exclure (Pareschi *et al.*, 2006) d'autant plus que certains phénomènes climatiques extrêmes semblent de plus en plus fréquents (Cerrano *et al.*, 2000 ; Linares *et al.*, 2005 ; Romero *et al.*, 2007).

Les tempêtes¹ présentent en Méditerranée une forte variabilité de fréquence et de direction. En Méditerranée occidentale, Tabeaud (1995) indique une fréquence très variable selon les sites, pouvant atteindre 2 %, soit 17,5 heures par an, au cap Pertusato en Corse (période de référence 1951 – 1980), soit autant qu'au cap de La Hague, en Manche. Plusieurs périodes de fréquence anormale de tempêtes ont été identifiées au cours du dernier millénaire en Méditerranée mais aucune augmentation récente n'a pu être décelée (Camuffo *et al.*, 2000). Une formation de cyclones très localisée et des corridors de circulation ont également été identifiés en Méditerranée (Trigo *et al.*, 1999), notamment dans le golfe de Gênes, où 30 événements ont été recensés entre 1987 et 1996, au Nord-Est de l'Afrique, ainsi qu'aux abords de la péninsule ibérique et de Chypre.

En raison de la collision des plaques africaine et eurasiatique, la Méditerranée est également particulièrement concernée par les risques de séismes et de tsunamis (Courteau, 2007). Au cours du XX^e siècle, 9 % des tsunamis recensés dans le monde ont

concerné la Méditerranée, contre 77 % le Pacifique. Le plus important eut lieu à Messine en 1908 et coûta la vie à 10 000 personnes (PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009).

L'influence de la végétation littorale

A la suite d'une série de catastrophes naturelles récentes, incluant le tsunami de l'océan Indien de 2004, les cyclones Katrina et Nargis, le rôle de la végétation sur la réduction de l'impact des vagues associées a été largement souligné (Feagin *et al.*, 2010).

Les mangroves, les marais maritimes, les dunes littorales, et les récifs coralliens sont les plus connus pour leur rôle dans la réduction des vagues et des vitesses de courant (Feagin, 2008). Les mécanismes sont bien identifiés pour les mangroves : atténuation du vent par la canopée et des vagues par les racines et les troncs, fixation du sédiment par les racines et réduction du niveau atteint par la mer (Lacambra *et al.*, 2007). L'atténuation des vagues dépendrait de la structure de la mangrove (Mazda *et al.*, 1997), ainsi une largeur de mangrove de 100 m serait suffisante pour réduire leur énergie de 90% (Alongi, 2008).

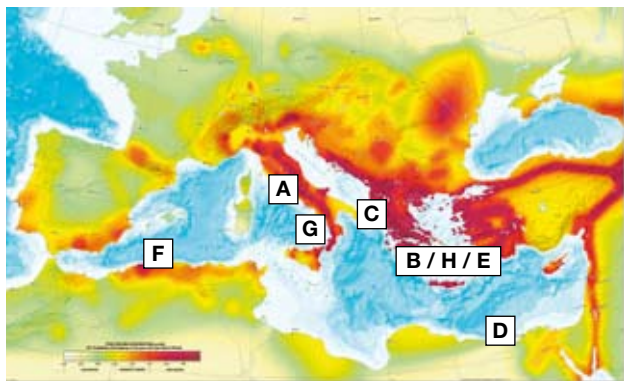
Plusieurs espèces de magnoliophytes marines sont également à même d'atténuer l'énergie des vagues et des courants (Koch *et al.*, 2009). Ainsi, les travaux de Fonseca & Cahalan (1992) montrent que différents herbiers peu profonds (*Zostera marina*, *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme*, *Thalassia testudinum*), peuvent réduire, de manière parfois significative, l'énergie des vagues. L'amortissement de la houle est d'autant plus efficace que la hauteur de l'herbier est importante par rapport à la hauteur de la tranche d'eau (Fonseca & Cahalan, 1992, Barbier *et al.*, 2008) ; elle peut donc varier selon les saisons (Coops *et al.*, 1996 ; Koch *et al.*, 2009).

¹ Au strict sens météorologique du terme, en mer, on appelle tempête une dépression atmosphérique qui génère un vent moyen supérieur à 90 km/h (vent de force 10 ou supérieure sur l'échelle de Beaufort).

LES TSUNAMIS EN MÉDITERRANÉE

En un point donné, le temps de retour moyen de tsunamis avec des vagues de 10 m est de 1 000 ans dans l'Atlantique Nord, le Sud du Japon et les Caraïbes, 500 ans aux Philippines et en Méditerranée, 250 ans en Alaska, 200 ans à Hawaï et au Sud-Ouest du Pacifique (Marris, 2005).

Les tsunamis les plus violents, en Méditerranée, ont été ceux provoqués par l'Etna (A), vers 6 000 BCE, qui a concerné l'ensemble de la Méditerranée et celui de l'éruption du Santorin (B), vers 1 600 BCE, en Méditerranée orientale (Pareschi *et al.*, 2006 ; Pasotti, 2006). D'autres tsunamis importants se sont produits en 373 BCE (Helike, Grèce, C), 365 CE (Alexandrie, D), 1303 CE (Rhodes, E), 1365 CE (Alger, F), 1908 CE (Messine, G) et 1956 CE (Amorgos, mer Egée, H) (Bernard, 2005 ; PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009). Au total, Pasotti (2006) a recensé en Méditerranée 300 tsunamis au cours des derniers 3 300 ans, dont environ 70 ont concerné l'Italie au cours des 900 dernières années (PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009).



D'après D. Giardini, M.-J. Jiménez et G. Grunthal (éds) *European-Mediterranean Seismic Hazard Map*, European Seismological Commission, UNESCO-IUGS International Geological Correlation Program Project no. 382 SESAME, modifié.

<http://wija.ija.csic.es/gt/earthquakes/>

BCE : *Before the Common Era* (Avant l'Ère Commune – AEC) correspond à la nouvelle recommandation pour les dates ; elle remplace l'abréviation « av. J.-C. ».

CE : *Common Era* (Ère Commune – EC) remplace l'abréviation « ap. J.-C. ».

Les herbiers ne peuvent toutefois pas atténuer tous les types de vagues et protéger les littoraux dans toutes les conditions. Les processus naturels se caractérisent par des seuils et des limites (Koch *et al.*, 2009). L'atténuation des vagues et la protection du littoral ne s'exercent que jusqu'à un certain seuil, une certaine limite, au-delà de laquelle l'herbier lui-même est endommagé voire détruit.

Les herbiers de Méditerranée

Parmi ses nombreuses fonctions, l'herbier à *Posidonia oceanica* joue un rôle dans la stabilisation des fonds marins, l'amortissement de la houle et des vagues, et favorise le dépôt des particules sédimentaires (Boudouresque *et al.*, 2006a).

La houle qui arrive du large, affecte d'abord le sédiment du fond, comme en témoignent les figures sédimentaires (mégarides de houle) observées jusqu'à des profondeurs de 50 à 60 m (Clabaut *et al.*, 2010). Au niveau de l'herbier (généralement entre 5 et 35 m de profondeur), leur propagation est freinée (réduction de l'énergie ; Gambi *et al.*, 1989 ; Chen *et al.*, 2007), ce qui contribue à la protection du littoral.

Une caractéristique commune aux côtes sableuses de Méditerranée est l'accumulation de débris de *Posidonia oceanica* (banquettes). Ces banquettes, dont 95 % sont constitués par les feuilles mortes, peuvent atteindre plus de 2 m de hauteur et jusqu'à 20 m de largeur (Mateo *et al.*, 2002 ; Boudouresque *et al.*, 2006a). Lorsque les conditions le permettent, le matériel accumulé peut se consolider et donner naissance à une structure très compacte et résistante qui peut rester en place pendant plusieurs années offrant une protection très efficace contre l'érosion du littoral (Figure 39). En outre, les feuilles mortes de *Posidonia oceanica* contribuent à la formation des dunes d'arrière-plage, directement, en stabilisant le sédiment et en permettant l'installation de magnoliophytes halophiles et psammophiles (Bovina, 2009), et indirectement en constituant une source d'azote significative pour ces dernières (Cardona & García, 2008) ; or, ces dunes jouent un rôle essentiel dans la résistance des plages aux tempêtes (Paskoff, 1993 ; RAMOGE, 2002 ; Serra-Raventós, 2003).

Si la dégradation des herbiers, lors des événements extrêmes, est peu documentée en Méditerranée, Preen *et al.* (1995) décrivent de vastes étendues d'herbiers à *Halodule uninervis*, *Halophila* spp., et *Zostera capricorni* détruites par un cyclone en Australie. Cette destruction a été attribuée à la remise en suspension des sédiments et à une turbidité persistante (jusqu'à 10 m de profondeur) due aux inondations, et ne serait donc pas d'origine strictement mécanique. Par contre, le passage du cyclone Andrew a causé peu de dégâts (Tilmant *et al.*, 1994), en liaison avec la faible durée de la période turbide.

Toutefois, comme pour les mangroves ou les marais maritimes (Gedan, 2011), si les herbiers sont à même de jouer un rôle « d'amortisseur » dans des conditions normales, en revanche lors d'événements plus intenses (vagues de tsunamis ou de tempêtes extrêmes) leur action risque d'être plus limitée. Par contre, après le passage de ces événements, les herbiers pourront réduire le potentiel de remise en suspension du sédiment, augmenter la vitesse de sédimentation et, par là même, réduire plus rapidement la turbidité (Madsen *et al.*, 2001). Par exemple, dans deux des six

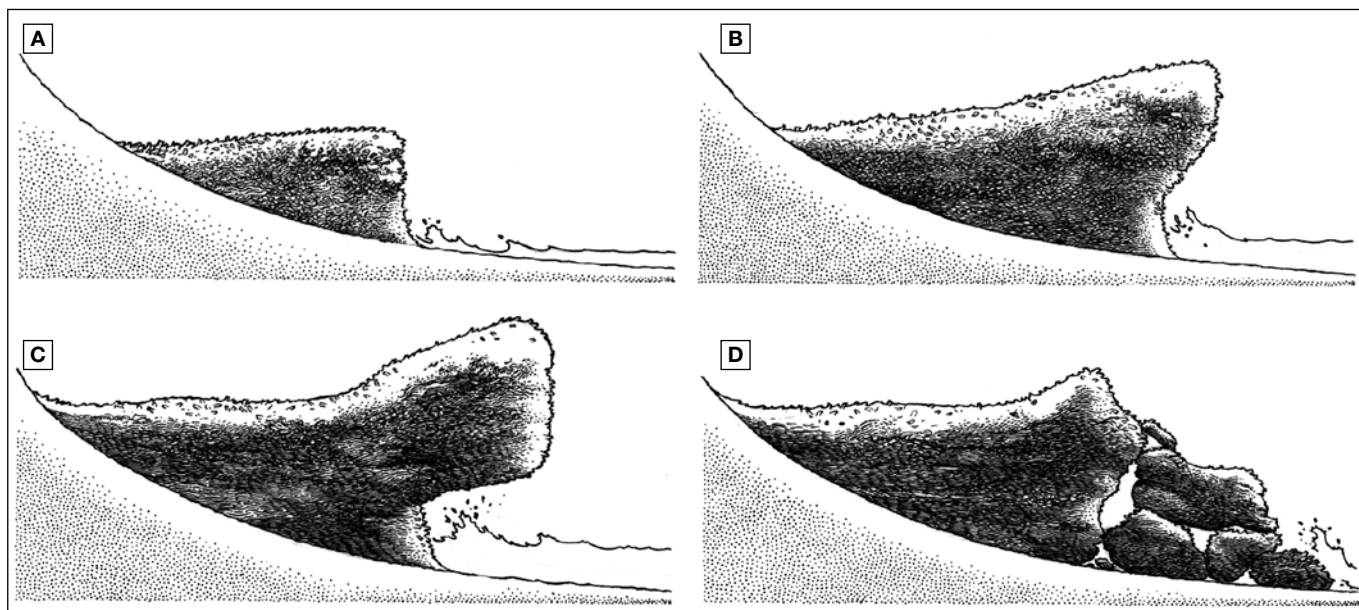


Fig. 39 :

Dynamique de formation-destruction de la banquette de *Posidonia oceanica*.

(A) stade Initial, (B) augmentation de taille, (C) hauteur maximale atteinte,
(D) écroulements de banquette dus à l'érosion de sa base par l'action des vagues
(Mateo *et al.*, 2002).

stations étudiées dans la mer des Andamans (Thaïlande) après le tsunami de décembre 2004, la biomasse et le recouvrement des magnoliophytes marines (*Thalassia*, *Enhalus*, *Cymodocea*, etc.) n'ont pas été affectés (Nakaoka *et al.*, 2007) ; il en résulte que, même s'ils n'ont pas atténué la vague, ils ont contribué à la redéposition des sédiments mis en suspension. Inversement, dans l'étang de Berre (France), où les herbiers à *Zostera marina* et *Zostera noltii* ont disparu, l'une des raisons invoquées pour expliquer leur incapacité à recoloniser les fonds est la turbidité persistante générée par la resuspension des sédiments qui ne sont plus maintenus par les herbiers (Bernard *et al.*, 2007). La capacité d'atténuation dépendra également de sa résistance (différente d'une espèce à l'autre), et fonction de ses caractéristiques (longueur des feuilles, densité), des caractéristiques de l'aléa (intensité, orientation, durée), de la bathymétrie, des volumes sédimentaires présents et de leur mobilité, d'où une grande variabilité locale de réponses.

La synergie entre les événements extrêmes et les conséquences à long terme de l'évolution climatique ne doit pas non plus être écartée. En effet, l'élévation du niveau de la mer, l'augmentation des températures et des précipitations pourraient constituer autant de facteurs aggravants. Ainsi le remplacement d'espèces à forte biomasse (*Zostera marina* et *Posidonia oceanica*), à affinité froide ou tempérée, par des espèces de plus petite taille, à affinité plus chaude (*Cymodocea nodosa* et *Halophila stipulacea*) pourrait réduire la capacité de protection du littoral. D'autre part, si la résilience de la mangrove réside dans sa résistance aux événements extrêmes et dans sa capacité à provoquer une élévation du sol compensant celle du niveau marin (Alongi, 2008), il n'est pas sûr que les herbiers de magnoliophytes marines de Méditerranée soient capables de jouer un rôle similaire.

C2. LES PUITS DE CARBONE ASSOCIÉS À POSIDONIA OCEANICA

Coordination : M.A. Mateo, O. Serrano.

Qu'est-ce qu'un puits de carbone ?

Un puits de carbone est simplement un réservoir naturel ou artificiel dans lequel le carbone, quelque soit sa forme chimique, peut s'accumuler pendant un certain temps. De manière évidente, tant que ce réservoir est alimenté, et plus cette période (que l'on appelle temps de résidence) est longue, plus la taille du réservoir augmente. Le temps de résidence ou, inversement, le renouvellement, est le résultat du bilan des entrées (C_i , « inputs ») et des sorties (C_o , « outputs ») du réservoir. Quand $C_i > C_o$, le carbone s'accumule et le stock augmente. Plus le déséquilibre entrées/sorties est grand, plus le stock est important. Si $C_i = C_o$ (ce que l'on appelle l'état d'équilibre) ou si $C_i = C_o = 0$ (situation extrêmement rare dans les réservoirs naturels), le réservoir n'est plus un puits mais seulement une réserve de carbone. Enfin, quand $C_i < C_o$, le réservoir devient une source de carbone. Dans un scénario qui considère la réduction du CO_2 dans l'atmosphère comme une priorité (Kyoto Protocol, 1998 ; GIEC, 2007), les meilleurs réservoirs sont ceux dont le taux d'entrée est le plus important et le taux de sortie le plus faible possible.

En quoi les puits de carbone sont-ils importants ?

Depuis le commencement de la révolution industrielle (seconde moitié du XIX^e), le développement humain a affecté le cycle global du carbone de la planète en émettant des milliards de tonnes de carbone dans l'atmosphère (les estimations les plus récentes sont de $9,1 \text{ PgC a}^{-1}$, correspondant aux émissions d'énergies fossiles et au changements d'usage des terres ; voir Canadell *et al.*, 2007, par exemple). Suspecté depuis 1896, par Svante Arrhenius, le réchauffement de la planète est pour la première fois confirmé au cours des années 70 ($0,13 \text{ °C}$ par décennie entre 1930 et 2005, voir Maslin, 2004, par exemple). Depuis les années 90, il est devenu évident que le CO_2 atmosphérique d'origine anthropique dissout dans les océans a provoqué la réduction du pH des eaux de superficielles de 0,1 unité (de 8,25 à 8,14 entre 1751 et 1994, *The Royal Society* 2005, avec ses références).

Le réchauffement global et l'acidification des océans, dont les conséquences pour les populations humaines pourraient être modérément négatives à désastreuses, font l'objet d'un consensus scientifique. Les mécanismes fondamentaux de l'action de ces impacts sont la modification de la quantité et de la distribution du régime de l'énergie et des masses d'eau, ainsi que l'altération du fonctionnement des réseaux trophiques de l'océan (GIEC, 2007).

Ces conséquences sont en fait simplement le résultat de l'accélération provoquée par l'Homme des flux de sortie des grands réservoirs naturels (ou puits) de carbone de la planète (pétrole, gaz, charbon et matière organique), les transformant en source de carbone pour l'atmosphère au moyen d'un processus de minéralisation extrêmement efficace : la combustion. Les stocks de carbone lentement constitués au cours de millions, ou de centaines de millions d'années, ont été renvoyés dans l'atmosphère ainsi que dans les océans, en moins de deux siècles. Pourtant, l'atmosphère et les océans ne semblent pas être les puits de CO_2 les plus conformes aux intérêts humains.

Malgré cela, même dans le scénario le plus optimiste, les combustibles fossiles vont continuer à être utilisés dans les années à venir, les mesures d'atténuation les plus réalistes pourraient consister à se débarrasser du carbone (tout en continuant à brûler des combustibles fossiles). L'adoption du Protocole de Kyoto, en 1998, a contribué à sensibiliser le public à l'importance des puits de CO_2 en promouvant leur utilisation en tant que compensation carbone : « Protection et renforcement des puits et des réservoirs des gaz à effet de serre non réglementés par le Protocole de Montréal, compte tenu de ses engagements au titre des accords internationaux pertinents relatifs à l'environnement ; promotion de méthodes durables de gestion forestière, de boisement et de reboisement » (Protocole de Kyoto, article II, 1998).

Le carbone stocké par la végétation côtière (« carbone bleu ») n'a pas été pris en compte par le Protocole de Kyoto et, 14 ans après, n'est toujours pas pris en considération. Heureusement, le travail mené par la communauté scientifique pendant la dernière décennie a permis de prendre conscience et de démontrer le rôle significatif que pouvaient potentiellement jouer les puits de carbone côtiers dans la séquestration mondiale du carbone (Duarte *et al.*, 2005 ; Mateo *et al.*, 2006 ; Laffoley & Grimsditch, 2009 ; Nelleman *et al.*, 2009 ; Fourqurean *et al.*, 2012). L'objectif est de préparer et d'adopter, dans les prochains sommets sur le climat, des directives semblables à celles appliquées au « carbone vert » par le programme REDD (réduction des émissions résultant du déboisement et de la dégradation des forêts, Accord de Copenhague du 18 décembre 2009, CCNUCC, 2009). Avec des programmes de protection et de restauration adaptés, la végétation des zones côtières permettrait d'éviter une perte équivalente à 10 % des réductions nécessaires (ca. 450 TgC a^{-1}). Les magnoliophytes marines jouent un rôle significatif pour atteindre cet objectif. Leur taux d'accumulation à long terme du carbone dans le sédiment est estimé à $83 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, soit un total d'environ 50 TgC a^{-1} toutes espèces confondues, c'est-à-dire environ 40% du carbone enfoui chaque année par la végétation côtière (Nelleman *et al.*, 2009).

Correspondence entre unités	
1kgC	10^3 gC
1tC	10^6 gC
1ktC	10^9 gC
1TgC	10^{12} gC
1PgC	10^{15} gC

La séquestration du carbone par *Posidonia oceanica*

En raison de la prédominance de sa distribution en Méditerranée, et parce qu'elle est la seule espèce dont les puits font l'objet d'estimations claires et détaillées, seuls les puits de carbone associés à *Posidonia oceanica* seront pris en compte ici.

Production de *Posidonia oceanica*, autotrophie, et puits potentiel

Un puits implique une source dont les émissions sont inférieures aux entrées. Le carbone organique enfoui dans les sédiments est le principal puits pour *Posidonia oceanica*. La source est l'excédent de production de carbone organique produit par cet écosystème et qui, en fin de compte, provient de l'atmosphère. Une partie de l'excédent de la production de la colonne d'eau, des micro- ou macro-algues benthiques, et de l'herbier lui-même, finit enfouie dans les sédiments (voir, par exemple, Molinier & Picard, 1952 ; Mateo *et al.*, 2006). La canopée luxuriante de l'herbier réduit la circulation de l'eau, favorise la sédimentation du seston, réduit la remise en suspension de toute la matière organique particulaire (*particulate organic mater*, POM) et l'aération des sédiments. En conséquence, les taux d'enfouissement augmentent et l'anaérobiose apparaît dès les premiers centimètres sous la surface du sédiment, ralentissant le processus de re-minéralisation. Ajouté à cela le caractère réfractaire des tissus de *Posidonia oceanica*, et notamment des parties enterrées (lignine et composés phénoliques, Piovetti *et al.*, 1984 ; Klap *et al.*, 2000), les conditions d'un réservoir avec un taux d'entrée significatif et des « pertes » bien moindres sont réunies : c'est, en d'autres termes, un puits de carbone à long terme exceptionnellement efficace (Figure 40).

L'écosystème formé par *Posidonia oceanica* est fortement autotrophe tout au long de l'année, avec un rapport annuel Production/Respiration (P/R) variant de 1,5 en profondeur à 3,6 dans les herbiers superficiels, avec une moyenne d'environ 3 pour le compartiment foliaire (Mateo *et al.*, 2006). Cette espèce est aussi une magnoliophyte marine très productive, avec une production nette des feuilles comprise entre 45 et 542 gC m⁻² a⁻¹ (en combinant les données de Pergent-Martini *et al.*, 1994, Barrón *et al.*, 2006, Gobert *et al.*, 2006, et de Mateo *et al.*, 2006, 2010). Les estimations de la production endogée (pétioles, rhizomes et racines) sont très rares, mais cette production pourrait représenter environ 30% de la production épigée (Pergent *et al.*, 1994, Mateo & Romero, 1997). Ceci permet d'estimer la production totale de la plante à une valeur comprise entre 60 et 705 gC m⁻² a⁻¹. Entre 24 et 44 % de cette production est reminéralisée, 6 à 50 % exportée et 6 à 20 % broutée ; le reste, soit de 11 à 47 % de la production, devrait correspondre à l'estimation indirecte du flux potentiel allant vers le puits de carbone à court ou long terme de *Posidonia oceanica* (en combinant les données de Bay, 1984 ; Frankignoulle & Bouqueneau, 1987 ; Pergent *et al.*, 1994 ; Mateo & Romero, 1997 ; Cebrian, 1999 et Mateo *et al.*, 2006), ce qui représente une valeur pouvant varier de 7 à 331 gC m⁻² a⁻¹.

Ce large spectre d'estimations pour les puits de carbone associé à *Posidonia oceanica* prend en compte des chiffres globaux, obtenus également de manière indirecte pour les magnoliophytes marines, comme des valeurs proches de 20 à 22 % d'après une compilation présentée par Mateo *et al.*, (2006), ou celles issues des travaux de Kennedy & Björk (2009) et de Nelleman *et al.* (2009). L'ensemble de ces données permet de proposer une valeur globale du flux à long terme, pour les puits de carbone associés aux herbiers de magnoliophytes marines (une évaluation également indirecte), d'environ 83 gC m⁻² a⁻¹ (56-182 gC m⁻² a⁻¹), représentant 10 à 20 % de la production moyenne des herbiers (400-817 gC m⁻² a⁻¹).



Fig. 40 :

Matte de *Posidonia oceanica* à Formentera (archipel des Baléares, Espagne) formant un dépôt sédimentaire semblable à de la tourbe. D'énormes stocks de matière organique sont accumulés pendant des millénaires dans les sédiments, sous les parties vivantes de la plante. Ils constituent probablement l'un des plus grands puits de carbone à long terme le long des côtes méditerranéennes.

LES ÉMISSIONS DE CO₂ COMPENSÉES PAR *POSIDONIA OCEANICA* DANS LES ÎLES BALÉARES

Comme les forêts terrestres, les herbiers à *Posidonia oceanica* peuvent fixer et enfouir une part significative du CO₂ atmosphérique, permettant de réduire les gaz à effet de serre et contribuer à la régulation du climat de la planète. Les îles Baléares, en mer Méditerranée, sont entourées par des herbiers à *Posidonia oceanica* très étendus et présentant une forte vitalité. Bien qu'il y ait beaucoup de secteurs autour des îles où les herbiers n'ont pas été cartographiés et où les informations disponibles sont réduites, la surface totale couverte par *Posidonia oceanica* est estimée à environ 67 000 ha. En associant ces surfaces et le taux de fixation exceptionnellement important du carbone à long terme, la fixation globale est estimée à $0,23 \cdot 10^6 \text{ tC a}^{-1}$, soit $0,84 \cdot 10^6 \text{ tCO}_2 \text{ a}^{-1}$. Comparé aux émissions de CO₂ de ces îles, les herbiers à *Posidonia oceanica* entourant les îles Baléares compensent 8,7 % de ces émissions. La totalité du stock accumulé équivaut à 105 ans d'émissions de CO₂ des îles. Le stock de carbone séquestré sous les herbiers (matte) est estimé à $420 \cdot 10^3 \text{ gC m}^{-2}$, ce qui correspond, pour chaque kilomètre de littoral à une accumulation cinq fois plus importante que la moyenne enregistrée pour la Méditerranée. Sur le marché global de carbone, ces stocks sont évalués à quatre milliards d'euros, soit environ 6 euros m². Ces évaluations confirment le rôle exceptionnel de *Posidonia oceanica* dans les îles Baléares comme puits de carbone et leur caractère unique dans le contexte méditerranéen.

Adapté de MacCord & Mateo, 2010.



L'herbier à *Posidonia oceanica* forme une ceinture végétale verte et luxuriante autour des côtes des Baléares (Espagne), depuis la surface jusqu'à 40 m de profondeur.

Les puits de carbone à court ou long termes

A ce point de la réflexion, il est nécessaire d'aborder certains concepts. Considérons le carbone qui reste sous forme organique après la première année (cycle de vie de la plante) de décomposition et d'exposition à d'autres aléas et utilisations (Figure 41). Du point de vue du budget annuel de l'écosystème, ce carbone n'est pas déminéralisé et, de ce fait, représente une accumulation nette. Une partie de ce carbone, cependant, pourrait être susceptible d'être décomposé/consommé par la suite et sera complètement reminéralisé dans un délai de quelques années (entre 1 et 4-6 années selon les différentes parties de la plante). Ce carbone est disponible pour un piégeage à court terme (voir Mateo *et al.*, 2006). Une seconde partie du carbone, disponible pour le long terme, est considérée comme étant dominée par des débris hautement réfractaires à la décomposition, constitués de parties de pétioles morts, des rhizomes ou des racines de la plante avec une nécromasse (matière organique morte) et un contenu en nutriment qui n'évolue plus après à peu près six années d'enfouissement. Cette partie du carbone peut, de manière théorique, rester sous cette forme organique pour plusieurs millénaires (jusqu'à 6 000 ans ; Boudouresque *et al.*, 1980 ; Mateo *et al.*, 1997 ; Serrano 2011). Pour être efficace dans l'amélioration du changement climatique, le temps de résidence du carbone piégé devrait être d'au moins un siècle (voir entre autres, Houghton, 2007).

Comme tous les sols, ceux formés par *Posidonia oceanica* (Serrano *et al.*, 2012), généralement désignés sous le nom de matte (quelque chose constitué de filaments de matière organique entremêlés, agrégés ou imbriqués, comme défini par l'*Encyclopaedia Britannica* ; Figure 40), peuvent présenter différentes dynamiques (Boudouresque *et al.*, 2009 ; Boudouresque *et al.*, 1980, 1985, 2006a) et processus d'érosion (Molinier & Picard, 1952 ; Boudouresque *et al.*, 2006a). Ces processus peuvent être à la fois d'origine naturelle ou anthropique et modifier la chronologie attendue des dépôts en entraînant la libération d'une partie du carbone accumulé à long terme dans la colonne d'eau et, éventuellement dans l'atmosphère. Ce phénomène se retrouve dans la forte variabilité enregistrée dans l'accrétion de la matte (de 0,6 à 10 mm an⁻¹, voir la synthèse de Serrano *et al.*, 2012, avec ses références).

La plupart des données issues des publications visant à fournir des valeurs globales des puits de carbone associé aux herbiers de magniophytes marines devraient se référer aux puits de carbone

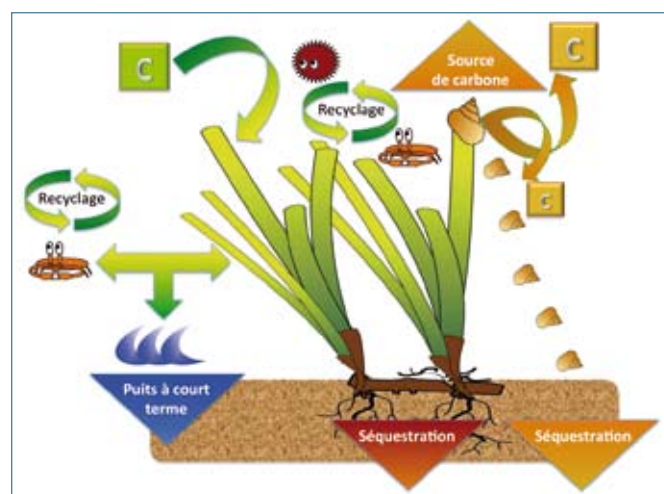


Fig. 41 :

Puits et sources de carbone dans les herbiers à *Posidonia oceanica* (d'après Pergent, inédit).

potentiels (à la fois à court et long terme). Ceci signifie que ces estimations ne présentent que la partie non connue du devenir de la plante, c'est-à-dire, la partie résiduelle du bilan après consommation (re-minéralisation et broutage) et exportation. Il s'agit donc d'estimations indirectes permettant de définir des flux de carbone annuels, à la fois à court et long terme. L'extrapolation au niveau global est peu fiable et doit être présentée avec précaution. Les puits de carbone à long terme sont plus performants pour la compensation des émissions de CO₂ dans l'atmosphère, aussi, il apparaît important d'avoir une idée précise de la partie du carbone, issue des herbiers à *Posidonia oceanica*, qui reste piégée à long terme dans le sédiment. Ceci peut être réalisé par la quantification du carbone au sein de grandes épaisseurs de sédiments ou en appliquant des modèles d'accumulation du carbone sur la base d'études de dépôts sédimentaires couvrant de longues périodes de temps (Mateo *et al.*, 1997).

Flux et stocks associés aux puits de carbone de *Posidonia oceanica*

Plusieurs tombants d'érosion naturels de *Posidonia oceanica* et des carottes de forage (allant de 1 à 6 m de profondeur), provenant de plusieurs secteurs de Méditerranée occidentale, ont déjà été étudiés et la teneur en carbone analysée, notamment le long des côtes orientale d'Espagne, en Italie et à Malte (Romero *et al.*,

1994 ; Mateo *et al.*, 1997, 2010 ; Serrano, 2011 ; Serrano *et al.*, 2011 ; Serrano *et al.*, 2012). A partir de ces études, le flux carbone organique total, piégé sur le long terme est évalué entre 6 et 175 gC m⁻² a⁻¹ (Tableau I).

Tableau I : Estimation du potentiel moyen total, sur le court terme ou sur le long terme, des flux du puits de carbone des herbiers à *Posidonia oceanica* et de la proportion qu'ils représentent par rapport à la production primaire nette (NPP) de *Posidonia oceanica* (valeur supérieure et inférieure). Voir les détails dans le texte.

Puits de Carbone	gC m ⁻² a ⁻¹	% NPP
Total ¹	14 – 662	22 – 94
Court terme ²	8 – 487	13 – 70
Long terme ³	6 – 175	10 – 25

1 Puits de carbone potentiel intégrant les valeurs à court et long termes.

2 Stock de carbone avec un temps de résidence entre 1 et 4-6 ans (calculé sur la base de la différence entre le puits de carbone total et celui à long terme).

3 Carbone stocké entre la période 4-6 ans jusqu'au millénaire. Valeurs estimées sur la base des observations directes des carottes de sédiment de *Posidonia oceanica* (entre 1 et 6m de longueur) ou en utilisant des modèles d'accumulation du carbone.

LES SÉDIMENTS DE *POSIDONIA OCEANICA* : TÉMOIGNAGE DE LA RÉSILIENCE DES ÉCOSYSTÈMES

Outre leur rôle dans la séquestration à long terme du carbone, les sédiments de *Posidonia oceanica* constituent une archive d'information écologique unique concernant un écosystème que nous avons à peine commencé à explorer. Le réseau dense et intriqué des racines et des rhizomes maintient le sédiment en place en minimisant la re-suspension et forme des séquences chronologiques très cohérentes. Cela ouvre des possibilités sans précédent pour la paléocéologie des rivages méditerranéens exposés (Mateo *et al.*, 2002).

Le premier pas dans ce champ fut une paléo-reconstruction des changements à longs termes dans la production nette des feuilles de *Posidonia oceanica* et de l'éclairement de la canopée de l'herbier (Mateo *et al.*, 2010). Ces deux variables écologiques clés ont été reconstituées grâce à des expériences d'ombrage *in situ* destinées à établir de quelle manière elles étaient liées au ratio de l'isotope stable du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) dans les tissus de plantes exposés à différents niveaux de rayonnements lumineux. Particulièrement significatives, ces relations ont permis d'utiliser le $\delta^{13}\text{C}$ des détritiques de *Posidonia oceanica* comme indicateur paléocéologique à l'intérieur d'un échantillon de 150 cm (1 200 ans) de sédiment ancien. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ont montré une baisse faible mais significative vers le temps présent ($R = 0,308$; $P = 0,02$), résultant probablement (1) d'une augmentation du carbone inorganique dissout (DIC, *dissolved inorganic carbon*) disponible, et/ou (2), d'un changement progressif de la signature isotopique du DIC ; les deux étant conformes à une augmentation des émissions anthropiques de CO₂ atmosphérique. L'éclairement de la canopée, reconstitué pour les derniers 1 200 ans, a une valeur moyenne de 128 $\mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ à l'intérieur d'un spectre de 12,5–280 $\mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$. La reconstruction de la production nette des feuilles pour la même période aboutit à une moyenne de 2,5 mg PS jour⁻¹ faisceau⁻¹ pour des valeurs comprises entre 2,0–2,7 mg PS jour⁻¹ faisceau⁻¹ (avec PS pour « poids sec »). Ces deux intervalles s'inscrivent à l'intérieur des ensem-

bles de valeurs constatées pour le temps présent. L'absence de fluctuation significative ou de changement soudain à travers le temps suggèrent une remarquable stabilité de l'écosystème durant le dernier millénaire.

Cette approche paléocéologique permet de comparer des variables environnementales et biologiques pour esquisser une connaissance des réponses apportées par les herbiers à *Posidonia oceanica* aux changements de l'environnement.

Adapté de Mateo *et al.* (2010).



Les rhizomes et les racines de *Posidonia oceanica* s'entremêlent dans le sédiment de l'herbier en constituant une formation qu'on appelle « mat » et qui ressemble à de la tourbe. Elle s'élève du fond vers la surface à une vitesse d'environ 2 mm a⁻¹. Les matériaux, constitués de débris organiques des plantes, de coquilles et de particules de seston, se déposent de manière chronologique et constituent un enregistrement paléocéologique riche et détaillé.

Ces données montrent qu'un équivalent de 10 à 25 % du carbone net fixé par la plante entre dans le puits de carbone à long terme de *Posidonia oceanica*. Le terme « équivalent » est utilisé car tout le carbone mesuré dans les sédiments n'est pas nécessairement dérivé des magnoliophytes marines, en particulier dans les couches supérieures. Une synthèse récente (Kennedy *et al.*, 2010) estime que la matière organique dérivée des magnoliophytes marines pourrait contribuer à hauteur de 51 % (33 à 62 %) du carbone total des sédiments des herbiers. En appliquant cette valeur à l'ensemble de la Méditerranée, cela représenterait une séquestration du carbone à long terme entre 0,15 et 8,75 TgC a⁻¹ ; Tableau II). La contribution des herbiers à *Posidonia oceanica* serait comprise entre 0,5 et 20 % du flux de carbone estimé pour tous les herbiers de magnoliophytes marines présents dans les océans du monde (27 – 44 TgC a⁻¹ ; Nelleman *et al.*, 2009).

Tableau II : Estimations directes de la moyenne du flux de carbone net dans les puits de carbone à long terme des herbiers à *Posidonia oceanica*.

	Flux méditerranéen ¹	
	gC m ⁻² a ⁻¹	TgC a ⁻¹
Puits de C organique ²	6 à 175	0,15 à 8,75
Source inorganique ³	28 à 83	0,7 à 4,2
Bilan	-147 à +77	-8,1 à +4,1

1 Sur la base de la superficie estimée entre 25 000 et 50 000 km² d'herbiers à *Posidonia oceanica* en Méditerranée (Pasqualini *et al.*, 1998).

2 Estimation du piégeage du carbone sur le long terme dans les sédiments des herbiers à *Posidonia oceanica* sous forme de carbone organique dérivé des herbiers ou d'autres sources de matière organique (voir aussi Tableau I).

3 Emissions nettes de carbone vers l'atmosphère, relatives à la précipitation des carbonates (aussi bien chimique que due à l'activités des organismes fixateurs de carbone associés aux herbiers à *Posidonia oceanica* ; en appliquant la règle de « 0,6 » pour le taux de carbone précipité inorganique par rapport au CO₂ émis tel que défini dans Smith & Gattuso, 2009 ; C_{carb} data from De Falco *et al.*, 2008 ; Lo Iacono *et al.*, 2008 ; Serrano, 2011 ; Serrano *et al.*, 2011 ; Serrano *et al.*, 2012).

Si l'on considère que l'épaisseur de la couche de sédiment sous les herbiers à *Posidonia oceanica* varie entre 1 et 4 m, en ajoutant l'ensemble du carbone piégé, on arrive à une valeur du stock située entre 100 et 410 kgC m⁻² (Romero *et al.*, 1994 ; Mateo *et al.*, 1997 ; Mateo *et al.*, 2010 ; Serrano, 2011 ; Serrano *et al.*, 2011 ; Serrano *et al.*, 2012). En comparaison, le stock correspondant aux tourbières en milieu terrestre est d'environ 120 kgC m⁻² (e.g., Warner *et al.*, 1993). De même, si on applique cette valeur à l'ensemble de la Méditerranée, on obtient un stock compris entre 2,5 et 20,5 PgC (en prenant seulement en compte le carbone organique ; voir la synthèse des stocks dans le tableau III). Cette valeur représente entre 11 et 89 % des émissions de carbone relatives au fuel fossile émis par les pays méditerranéens depuis le début de la révolution industrielle (23 PgC entre 1802 et 2006 ; calculé à partir de banque de données de la CDIAC (*Carbon Dioxide Information Analysis Center*), 2010 selon Serrano, 2011).

Table III : Estimations de la valeur moyenne des stocks de carbone accumulés par les herbiers à *Posidonia oceanica*. Vivant au-dessus du sol se réfère aux feuilles, vivant au-dessous du sol se réfère aux pétioles, aux rhizomes et aux racines ; mort au-dessus du sol se réfère aux dépôts de feuilles mortes ; mort au-dessous du sol se réfère aux débris dérivés de la plante vivante et d'autres sources (voir le texte pour plus de détails). C_{carb} se réfère au carbone dérivé du CaCO₃. « Grossier » et « fin » se réfèrent respectivement aux débris organiques > 1mm et < 1mm, respectivement.

Compartiment		spécifique gC m ⁻²	Méditerranée ¹ Pg C (10 ⁹ tC)
Vivant	Dessus	270	0,007 – 0,014
	Dessous	970	0,024 – 0,048
Mort	Dessus	25	0,0006 – 0,0013
	Dessous _{grossier}	4 – 16 x 10 ⁴	1,0 – 8,0
	Dessous _{fin}	6 – 25 x 10 ⁴	1,5 – 12,5
	Dessous _{total}	10 – 41 x 10 ⁴	2,5 – 20,5
C _{carb}		4,7 – 55,2 x 10 ⁴	1,2 – 27,6
Total		14,8 – 96,3 x 10 ⁴	3,7 – 48,2

1 Sur la base de la superficie estimée entre 25 000 et 50 000 km² d'herbiers à *Posidonia oceanica* en Méditerranée (Pasqualini *et al.*, 1998).

Estimations prenant en compte des données de Duarte (1990), Romero *et al.*, (1992), Pergent *et al.*, (1994), Mateo *et al.*, (1997, 2006, 2010), Mateo & Romero (1997), Duarte & Chiscano (1999), Lo Iacono *et al.*, (2008), De Falco *et al.*, (2008), Serrano (2011), et de Serrano *et al.*, 2012. Le carbone mort sous la surface du sol se réfère au stock de carbone issu des herbiers à *Posidonia oceanica* et d'autres sources. La valeur de ce stock est estimée en considérant une épaisseur de sédiment entre 1 et 4 m.

Le stock de carbone de *Posidonia oceanica* en euros

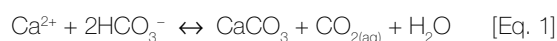
La valeur de la tonne de dioxyde de carbone en Europe est estimée à environ 15 euros sur le marché du carbone (Sijm *et al.*, 2005 ; Point Carbon, 2011). Ceci voudrait dire que le carbone organique retenu dans les sédiments de *Posidonia oceanica* en Méditerranée aurait une valeur comprise entre 138 et 1 128 milliards d'euros, soit entre 6 et 23 euros m⁻². Ceci représente entre 9 et 35 fois plus qu'un mètre carré de forêt tropicale (0,66 euro m⁻², Laffoley & Grimsditch, 2009), ou entre 5 et 17 fois si l'on considère à la fois les compartiments au-dessus et au-dessous du sol de la forêt tropicale. MacCord & Mateo (2010) ont calculé pour les herbiers à *Posidonia oceanica* des îles Baléares une valeur du carbone stocké 35 fois supérieure à celle de la forêt tropicale. Toutes ces valeurs pourraient être doublées lors de la prochaine décennie si les prédictions de croissance de la valeur de la tonne de dioxyde de carbone se réalisaient (Sijm *et al.*, 2005 ; Point Carbon, 2011).

La source de carbone atmosphérique en relation avec les carbonates

Du fait de la haute productivité de l'écosystème à *Posidonia oceanica*, augmentant significativement le pH de l'eau environnante, une importante communauté d'organismes fixateurs de calcaires s'y développe. On dispose de peu de données sur le dépôt de carbonate dans les herbiers à *Posidonia oceanica*, les estimations trouvées dans la littérature se situent entre 47 et 138 gC_{carb} m⁻² a⁻¹, à partir desquelles un stock de 4,7 – 55,2 kgC_{carb} m⁻² peut être déduit (voir les données sur le dépôt des carbonates de De Falco *et al.*, 2008, Serrano, 2011, et Serrano *et al.*, 2011). Pour ramener ces valeurs à un contexte plus simple, le C_{carb} accumulé dans le

sédiments de *Posidonia oceanica* est du même ordre que celui déposé dans les écosystèmes récifaux (environ $144 \text{ gC}_{\text{carb}} \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$; d'après Smith & Gattuso, 2009). Ces estimations mettent en évidence que la production de carbonates dans les herbiers de *Posidonia oceanica* est bien supérieure à celle des autres herbiers ($2 - 60 \text{ gC}_{\text{carb}} \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$; Land, 1970 ; Walker & Woelkerling, 1988 ; Gacia *et al.*, 2003) ainsi que dans les autres écosystèmes benthiques côtiers de Méditerranée (comme les communautés algales ou les fonds de maërl ; $25 - 56 \text{ gC}_{\text{carb}} \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$; Canals & Ballesteros, 1997). Il est important de mentionner ici que le dépôt de carbonates dans les sédiments côtiers sans couverture végétale ($0,065 \text{ gC}_{\text{carb}} \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, Canals & Ballesteros, 1997) est très faible par rapport à celui des sédiments disposant d'une couverture végétale (environ 0,05 à 0,1 %).

Bien que ce C_{carb} représente un stock important de carbone, il a été montré que la calcification représente une source globale de CO_2 dans l'atmosphère. Smith & Gattuso (2009) fournissent une explication claire de ce processus géochimique, résumé dans l'équation suivante :



Ces auteurs font remarquer que cette équation ne représente pas quantitativement la réalité mais la considère comme une approche didactique valide. En pratique, il a été démontré que pour un pCO_2 d'environ 350 ppmv, le rapport molaire « CO_2 évaporation / CaCO_3 précipitation » est d'environ 0,6 (ce que l'on connaît comme la « loi du 0,6 ») ; Ware *et al.*, 1992). Comme la production et la respiration sont approximativement équilibrées dans les récifs coralliens (c'est-à-dire qu'il n'y a pas de puits de carbone significatif), ils ont montré que l'écosystème corallien est en fait une source nette de CO_2 pour l'atmosphère. Ils sont arrivés à un enfouissement de carbone inorganique d'environ $80 \text{ TgC}_{\text{carb}} \text{ a}^{-1}$ dans l'écosystème récifal. Appliquer la loi du 0,6 mène à reconnaître le récif corallien comme une source d'environ 50 TgC a^{-1} . En appliquant cette loi aux taux d'accumulation de C_{carb} dans les sédiments de *Posidonia oceanica*, on obtient un niveau de carbone libéré d'environ $28 - 83 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Table II). Une estimation globale pour toute la Méditerranée indique que la calcification dans les herbiers à *Posidonia oceanica* pourrait être responsable de l'émission de 0,7 à $4,2 \text{ TgC a}^{-1}$ dans l'atmosphère.

Sources organique et inorganique confondue, on obtient un bilan net entre le puits de carbone organique et la source de carbone inorganique de l'herbier à *Posidonia oceanica* compris entre $-8,1$ et $+4,1 \text{ TgC a}^{-1}$ (Table II). Bien que très préliminaires, les estimations présentées ici montrent que les herbiers à *Posidonia oceanica* pourraient constituer, dans certaines conditions, des écosystèmes sources de CO_2 pour l'atmosphère quand la production de carbonate est prise en compte.

Limites de l'analyse et incertitudes

La variabilité dans les valeurs énoncées met en évidence les limites de la connaissance actuelle concernant les variables clefs qui nous permettraient de mieux estimer la potentialité des herbiers à *Posidonia oceanica* dans le piégeage du carbone. Les estimations présentées sont une approche relative à l'état de notre connaissance, mais elles peuvent permettre de tirer certaines conclusions pertinentes (voir plus loin).

Un des points qui limite la précision est la haute variabilité naturelle des écosystèmes à base de magnoliophytes marines. Pour prendre en compte cette variabilité, un grand nombre d'observations et de mesures sont nécessaires. S'il existe un manque de données sur la productivité et les stocks des tissus endogés, les mesures directes de carbone piégé à court ou long terme sont quant à elles presque totalement inexistantes. Les études sur la variabilité de la distribution spatiale des stocks de carbone et sur sa dynamique temporelle manquent complètement.

L'approche méthodologique utilisée est un autre obstacle majeur pour effectuer des estimations adéquates du puits de carbone que représentent les sédiments des herbiers à magnoliophytes marines vis à vis de l'atmosphère. La plupart des estimations indirectes considèrent que toute la production qui n'est pas consommée ou exportée entre dans les puits de carbone. Il est évident qu'un puits estimé de cette manière est sujet à toutes les erreurs et les limitations affectant l'estimation de chacun des autres devenir possibles, comme la consommation par les herbivores, la décomposition ou l'exportation. Les approches méthodologiques pour tous ces devenir possibles sont compliquées et sujettes à controverses (voir Mateo *et al.*, 2006). L'idéal serait que les flux et la taille du puits de carbone soient évalués soit directement, soit par la modélisation d'une épaisseur importante de sédiment, c'est-à-dire couvrant de large période d'accumulation.

Le manque de concept unificateur et de définition des puits de carbone associés aux herbiers a pour résultat la prolifération de tableaux de compilation combinant des données qui ne sont pas obligatoirement comparables. De même, l'utilisation de valeurs provenant d'un seul échantillon ou d'une seule espèce pour proposer une valeur régionale ou globale du piégeage du carbone, va produire des estimations dénuées de sens ou trompeuses pour la communauté scientifique ou les politiques. Par exemple, trois éléments dont l'ignorance serait critique sont, (1) le temps de résidence du puits, (2) l'épaisseur de sédiment considérée (en relation avec la masse de carbone et son âge) et (3) la source du carbone qui alimente le puits considéré.

Il est évident qu'en tentant de produire ces estimations globales ou régionales, la limitation principale est la difficulté intrinsèque pour évaluer la superficie réelle couverte par les herbiers de magnoliophytes marines méditerranéens. Nous ignorons la couverture actuelle des herbiers à *Posidonia oceanica* en Méditerranée (bien qu'une valeur de $35\,000 \text{ km}^2$ soit acceptée par la plupart des spécialistes), mais aucune estimation des surfaces couvertes par *Cymodocea nodosa* ou *Zostera noltii* n'a été réalisée.

Deux autres incertitudes concernent : (1) l'évolution à moyen ou à long terme de la surface couverte par les herbiers de magnoliophytes en Méditerranée et (2) le comportement de l'écosystème

des herbiers à *Posidonia oceanica* en tant que puits de carbone dans un contexte de réchauffement global. La perte annuelle de superficie des herbiers à *Posidonia oceanica* en Méditerranée avait été estimée il y a un peu plus d'une décennie à 5 % a⁻¹ par Marbà *et al.*, (1996), et une estimation plus récente propose des valeurs inférieures avec un taux de réduction estimé à moins de 10 % pour le siècle dernier (Boudouresque *et al.*, 2009). Il est probable que ce taux va augmenter plutôt que décroître dans le futur (Waycott *et al.* 2009). Bien que certains auteurs suggèrent que l'origine de cette diminution sera dominée par des facteurs plutôt locaux que globaux (González-Correa *et al.*, 2007), il n'est pas impossible qu'un effet global comme celui de l'augmentation de la température des eaux de surface en Méditerranée ait une influence importante sur les superficies d'herbiers. D'une part, ceci pourrait affecter la croissance de nouveaux faisceaux (diminuant de ce fait les entrées potentielles de carbone dans le puits ; Marbà & Duarte, 2010), et, d'autre part, augmenter les émissions de CO₂ en raison d'un accroissement des taux de re-minéralisation de la matière organique des sédiments (augmentant de ce fait les pertes en carbone du puits). Des expériences réalisées en milieu contrôlé ont montré que les émissions de CO₂ issues du puits de carbone à long terme associé à *Posidonia oceanica*, augmentaient de 35 % pour chaque augmentation de la température de 1 °C (Pedersen *et al.*, 2011).

Conclusions

Les éléments présentés dans ce chapitre permettent de penser que les herbiers à *Posidonia oceanica* pourraient fonctionner tant comme des sources que comme des puits globaux de carbone atmosphérique (c'est-à-dire, pas seulement un puits dans les conditions actuelles mais peut être une source dans les conditions futures). De ce fait, il est évident que l'intérêt majeur de l'écosystème à *Posidonia oceanica*, dans le contexte du changement climatique, réside plutôt dans l'important stock de carbone accumulé au cours des millénaires que dans les apports de carbone liés à sa croissance annuelle. En quelque sorte, à des échelles différentes de temps et de taille, la fixation de carbone dans les sédiments des herbiers à *Posidonia oceanica* pourrait être comparée à celle des réserves de pétrole : de larges réservoirs de carbone avec une faible capacité de capture et un niveau encore plus bas de remise en circulation. Il convient donc de porter tous nos efforts vers la préservation de l'intégrité de ces réservoirs afin d'éviter que les stocks accumulés à ce jour soit remis en circulation dans l'atmosphère comme cela est le cas pour le pétrole fossile. Gérer les herbiers de magnoliophytes marines pour la résilience globale apparaît donc la recommandation la plus sensée (Björk *et al.*, 2008).

La présente étude fournit une analyse préliminaire de ce qui est connu concernant la séquestration du carbone par les herbiers à *Posidonia oceanica*. Ces estimations peuvent être utiles comme point de départ, mais elles sont susceptibles de changer de manière importante au regard de nouvelles informations ou lorsque la nature des informations disponibles sera précisée.

D. Conclusion

Les herbiers de magnoliophytes marines de Méditerranée reflètent la diversité biogéographique et l'histoire de cette mer. Les pressions multiples exercées aujourd'hui par l'Homme sont de nature à engendrer des bouleversements significatifs dans la répartition et la pérennité de ces peuplements.

Parmi ces bouleversements, les changements climatiques pourraient conduire à un réchauffement général de la Méditerranée, avec une « méridionalisation » voire une « tropicalisation » selon les secteurs, et à une augmentation de la fréquence des événements extrêmes. L'augmentation de la température moyenne des eaux et leur acidification (dissolution du CO_2) ne seraient pas sans conséquence pour les cinq espèces de magnoliophytes marines présentes ni pour les espèces qui leur sont associées.

Posidonia oceanica, qui constitue l'espèce la plus emblématique de la Méditerranée, présente une résilience assez importante vis-à-vis de la température et les quelques régressions enregistrées semblent en relation avec des événements extrêmes (anomalies thermiques) ou contraintes à des régions où les températures estivales sont déjà très élevées. En revanche *Zostera noltii* et surtout *Zostera marina* semblent beaucoup plus sensibles à l'augmentation de la température des eaux, et pour cette dernière espèce plusieurs régressions ont déjà été rapportées depuis quelques décennies. Inversement, *Cymodocea nodosa*, espèce à affinité chaude, et *Halophila stipulacea*, espèce lessepsienne introduite en Méditerranée à la fin du XIX^e siècle, semblent plutôt bénéficier du réchauffement de la Méditerranée.

Les caractéristiques écologiques des magnoliophytes marines présentes en Méditerranée leur permettent de couvrir un large spectre de conditions abiotiques et lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables pour une espèce, elle peut être remplacée par une autre. Toutefois, si ce remplacement peut avoir lieu avec des espèces « indigènes » il peut aussi favoriser des espèces « introduites », plus opportunistes, ou des espèces présentant des capacités structurantes plus faibles de nature à déterminer des changements profonds dans les communautés.

Ainsi, le remplacement d'herbiers d'espèces à complexité structurale moyenne ou forte (*Zostera marina* et *Posidonia oceanica*) par des herbiers d'espèces à affinités chaudes mais à plus faible complexité structurale (*Cymodocea nodosa* et *Halophila stipulacea*) ne serait pas sans conséquence sur la diversité et le rôle des écosystèmes qui leur sont associés. D'autre part, l'augmentation

de la température des eaux de surface de la Méditerranée génère une modification des abondances relatives d'espèces voisines, au profit de celles ayant les affinités les plus méridionales, et favorise la naturalisation d'espèces exotiques, en particulier les espèces originaires de mer Rouge. Cette accélération du processus de colonisation de la Méditerranée par des espèces lessepsiennes, qui apparaît positivement corrélée avec le réchauffement de ses eaux, risque de modifier de façon significative le fonctionnement des herbiers de magnoliophytes.

Parmi leurs nombreuses fonctions, les herbiers jouent un rôle dans l'amortissement de la houle et des vagues et la protection du littoral contre l'érosion. Ainsi, l'accumulation de débris de *Posidonia oceanica* (banquettes) sur les plages offre une protection très efficace contre l'érosion du littoral. Le remplacement d'espèces à forte biomasse, à affinité froide ou tempérée, par des espèces de plus petite taille, à affinité plus chaude pourrait également réduire la capacité de protection du littoral.

A l'instar des mangroves et des prêtres salés, les magnoliophytes marines jouent un rôle majeur dans la fixation et la séquestration du carbone « bleu ». Chez *Posidonia oceanica*, la production primaire est estimée entre 45 et 542 gC m⁻² a⁻¹. De plus, une part importante du carbone organique fixé (10 à 25 %) est enfouie dans le sédiment (matte) et constitue un puits de carbone à long terme (quelques décennies à quelques millénaires). Inversement, les mécanismes biologiques ou chimiques de calcification constituent une source significative (évaluée entre 28 et 83 gC m⁻² a⁻¹) de CO_2 dans l'atmosphère.

Même s'il faut encore rester prudent, au vu des valeurs disponibles à ce jour, la prise en compte des puits de carbone organique (séquestration) et des sources de carbone inorganique (calcification) semblent indiquer que l'herbier à *Posidonia oceanica* apparaît comme un puits majeur de CO_2 . À l'échelle de la Méditerranée, la quantité moyenne de carbone fixée pourrait dépasser huit millions de tonnes par an.

Au delà de ces valeurs, il apparaît évident que l'intérêt essentiel des herbiers à *Posidonia oceanica* réside dans l'accumulation, sur de longues périodes de temps, de quantités considérables de carbone au sein de la matte. Les efforts devront donc porter prioritairement sur la conservation de ces réservoirs pour éviter une remise en circulation du carbone qu'ils contiennent.

E. Références

- Agostini S., Desjobert J.M., Pergent G., 1998. Distribution of phenolic compounds in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Phytochemistry*, 48 (4): 611-617.
- Akçali B., Cirik S., 2007. Alien and invasive seaweeds distribution along the Turkish coast of the Aegean sea. *Commission internationale Mer Méditerranée*: p 38.
- Alheit J., Bakun A., 2010. Population synchronies within and between ocean basins: Apparent teleconnections and implications as to physical-biological linkage mechanisms. *Journal of Marine Systems*, 79: 267-285.
- Alongi D.M., 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 1-13
- Alongi G., Cormaci M., Pizzuto F., 1992. La macroflora epifita delle foglie di *Halophila stipulacea* (Forssk.) Aschers. del porto di Catania. *Biologia Marina*, Supplemento Notiziario Società Italiana di Biologia Marina ,1: 287-288.
- Amoutzopoulou-Schina H., Haritonidis S., 2005. Distribution and phenology of the marine phanerogam *Posidonia oceanica* in the Pagassitikos Gulf, Greece. *Journal of Biological Research*, 4: 203 – 211.
- Anonyme 1982. Environmental conditions of the Farwà lagoon during 1981. *Bulletin Marine Research Center of Tripoli*, 3: 23-75.
- Arrhenius S., 1896. On the influence of Carbonic Acid in the air upon the temperature of the ground. *Philosophical Magazine and Journal of Science*, 5 (41): 237-276.
- Arroyo M.C., Salas C., Rueda J.L., Gofas S., 2006. Temporal changes of mollusc populations from a *Zostera marina* bed in southern Spain (Alboran Sea), with biogeographic considerations. *Marine Ecology*, 27: 417-430.
- Artale V., Calmanti S., Carillo A., Dell'Aquila A., Herrmann M., Pisacane G., Ruti P.M., Sannino G., Struglia M.V., Giorgi F., Bi X., Pal J., Rauscher S., 2010. An atmosphere-ocean regional climate model for the Mediterranean area: assessment of a present climate simulation. *Climate Dynamics*, 35 (5): 721-740.
- Astier J.M., 1984. Impact des aménagements littoraux de la rade de Toulon, liés aux techniques d'endiguage, sur les herbiers à *Posidonia oceanica*. In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First international workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 255-259.
- Astraldi M., Balopoulos S., Candela J., Font J., Gracic M., Gasparini G.P., Manca B., Teocharis A., Tintoré J., 1999. The role of straits and channels in understanding the characteristics of Mediterranean circulation. *Progress in Ocean*, 44 (1-3): 65-108.
- Augier H., Boudouresque C.F., 1970a. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). V. La baie de Port-Man et le problème de la régression de l'herbier de Posidonies. *Bulletin Museum Histoire Naturelle de Marseille*, 30: 145-164.
- Augier H., Boudouresque C.F., 1970b. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). VI. Le récif-barrière de Posidonies. *Bulletin Museum Histoire Naturelle de Marseille*, 30: 221-228.
- Augier H., Robert P., Maffre R., 1980. Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de phanérogames marines de la baie de Port-Cros (îles d'Hyères, Méditerranée, France). *Travaux scientifiques Parc National de Port-Cros*, 6: 69-131.
- Avcin A., Meith-Avcin N., Vukovic A., Vfriser B., 1974. Primerjava bentoskih združb Strunjans kega in koprskega zalira z ozirom na njihove polucijsko pogojene razlike. *Biološki Vestnik: Glasilo Slovenskih Biologov*, Ljubljana, 22 (2): 171-208.
- Azzuro E., Fanelli E., Mostarda E., Catra M., Andaloro F., 2007. Resource partitioning among early colonizing *Siganus luridus* and native herbivorous fish in the Mediterranean: an integrated study based on gut-content analysis and stable isotope signatures. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdoms*, 87: 991-998.
- Baillaud L., 1958. Rythmes endogènes et rythmes exogènes, notamment chez les végétaux. *Année biologique*, 34 (7-8): 299-329.
- Baldauf S.L., 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. *Journal of Systematics and Evolution*, 46 (3): 263-273.

- Ballesteros E., Cebrian E., Alcoverro T., 2007. Mortality of shoots of *Posidonia oceanica* following meadow invasion by the red alga *Lophocladia lallemandii*. *Botanica Marina*, 50: 8–13.
- Barbier E.B., Koch E.W., Silliman B.R., Hacker S.D., Wolanski E., Primavera J., Granek E.F., Polasky S., Aswani S., Cramer L.A., Stoms D.M., Kennedy C.J., Bael D., Kappel C.V., Perillo G.M.E., Reed D.J., 2008. Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *Science*, 319 (5861): 321–323.
- Bariche M., Alwan N., El-Assi H., Zurayk R., 2009. Diet composition of the Lessepsian bluespotted cornetfish *Fistularia commersonii* in the eastern Mediterranean. *Journal of Applied Ichthyology*, 25 (4): 460–465.
- Barrajón A., Moreno D., Pérez Lloréns J.L., 2004. Las praderas de *Zostera marina*. Distribución en Andalucía. In: A.A. Luque & J. Templado (Eds), "Praderas y Bosques marinos de Andalucía". Sevilla: Consejería de Medio Ambiente: 336 p.
- Barrón C., Duarte C.M., Frankignoulle M., 2006. Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Estuaries and Coasts*, 29: 417–426.
- Barsanti M., Delbono I., Ferretti O., Peirano A., Bianchi C.N., Morri C., 2007. Measuring change of Mediterranean coastal biodiversity: diachronic mapping of the meadow of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Gulf of Tigullio (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Hydrobiologia*, 580: 35–41.
- Bas C., 2009. The Mediterranean: a synoptic overview *Contributions to Science*, 5 (1): 25–39.
- Bay D., 1984. A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. *Aquatic Botany*, 20: 43–64.
- Bell J.D., Harmelin-Vivien M.L., 1982. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. I. Community structure. *Tethys*, 10 (4): 337–347.
- Ben Alaya H., 1972. Répartition et conditions d'installation de *Posidonia oceanica* Delile et *Cymodocea nodosa* dans le golfe de Tunis. *Bulletin Institut océanographique Pêche Salammbô*, 2 (3): 331–416.
- Ben Maiz N., Shili A., 2007. Les peuplements phytobenthiques du Lac Nord de Tunis de 1926 À 2006. In: C. Pergent-Martini, S. El Asmi & C. Le Ravallec (Eds), "Proceedings of the third Mediterranean symposium on marine vegetation" Marseilles, 27–29 March 2007, RAC/SPA Publ., Tunis: 247–249.
- Bergamasco A., Malanotte-Rizzoli P., 2010. The circulation of the Mediterranean Sea: a historical review of experimental investigations. *Advances in Oceanography and Limnology*, 1 (1): 11–28.
- Bernard G., Boudouresque C.F., Picon P., 2007. Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 617–629.
- Bernard P., 2005. Tsunamis : les risques dans l'Atlantique et en Méditerranée. *Pour la Science*, 328: 28–34.
- Bernier P., Guidi J.B., Böttcher M.E., 1997. Coastal progradation and very early diagenesis of ultramafic sands as a result of rubble discharge from asbestos excavations (northern Corsica, western Mediterranean). *Marine Geology*, 144: 163–75.
- Béthoux J.P., Gentili A., Morin P., Nicolas E., Pierre C., Ruiz-Pino D., 1999. The Mediterranean Sea: a miniature ocean for climatic and environmental studies and a key for a climatic functioning of the North Atlantic. *Progress in Oceanography*, 44: 131–146.
- Béthoux J.P., Gentili A., Raunet J., Tailliez D., 1990. Warming trend in the Western Mediterranean deep-water. *Nature*, 347 (6294): 660–662.
- Bianchi C.N., 2007. Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. *Hydrobiologia*, 580: 7–21.
- Bianchi C.N., 2008. From bionomic mapping to territorial cartography, or from knowledge to management of marine protected areas. *Biologia Marina Mediterranea* (2007) 14 (2): 22–51.
- Bianchi C.N., Boero F., Fraschetti S., Morri C., 2004. The wildlife of the Mediterranean. In: R. Argano, G. Chemini, S. La Posta S., A. Minelli & S. Ruffo (Eds), "Wildlife in Italy", Touring Editore, Milan: 248–335.
- Bianchi C.N., Cinelli F., Relini G., 2008. Conservation and management. In: G. Relini (Ed.), "Seagrass meadows: flowering plants in the Mediterranean Sea", Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio e del Mare, Rome, Italian Habitats, 19: 113–143.
- Bianchi C.N., Morri C., 1994. Southern species in the Ligurian Sea (northern Mediterranean): new records and a review. *Bollettino Istituto Museo di Biologia Università di Genova*, 58–59: 181–197.
- Bianchi C.N., Morri C., 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: situation, problems and prospects for future research. *Marine Pollution Bulletin*, 40 (5): 367–376.
- Bianchi C.N., Morri C., 2004. Climate change and biological response in Mediterranean Sea ecosystems: a need for broad-scale and long-term research. *Ocean Challenge* (2003), 13 (2): 32–36.
- Bianchi C.N., Morri C., Chiantore M., Montefalcone M., Parravicini V., Rovere A., 2012. Mediterranean Sea biodiversity between the legacy from the past and a future of change. In: N. Stambler (Ed.), "Life in the Mediterranean Sea: A look at habitat changes", Nova Science Publ., New York: 1–55.
- Bianchi C.N., Peirano A., 1995. Atlante delle fanerogame marine della Liguria: *Posidonia oceanica* e *Cymodocea nodosa*. ENEA Centro Ricerche Ambiente Marino, La Spezia: 146 p.
- Björk M., Short F., Mcleod E., Beer S., 2008. Managing seagrasses for resilience to climate change. IUCN Publ., Gland: 56 p.
- Blondel J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100: 223–231.
- Blondel J., Médail F., 2009. Biodiversity and conservation. In: Woodward (Ed.), "The physical geography of the Mediterranean", Oxford University Press. Oxford: 615–650.
- Böhringer C., 2003. The Kyoto Protocol: a review and perspectives. *Oxford Review of Economic Policy*, 19 (3): 451–466.
- Bond W., 2001. Keystone species – Hunting the snark? *Science*, 292: 63–64.

- Bonhomme P., Bonhomme D., Boudouresque C.F., Cadiou G., Charbonnel E., Ruitton S., 2010a. Decline of the *Posidonia oceanica* seagrass meadow at its lower limit in a pristine Mediterranean locality. *Rapport Commission internationale Mer Méditerranée*, 39: p. 457.
- Bonhomme P., Bonhomme D., Boudouresque C.F., Cadiou G., Charbonnel E., Ruitton S., 2010b. Monitoring of the lower limit of *Posidonia oceanica* meadows at Port-Cros Island, Provence, Mediterranean Sea. *Scientific Report Port-Cros national Park*, 24: 87-103
- Boudouresque C.F., 1974. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée Occidentale (fraction algale) : le peuplement épiphyte des rhizomes de posidonies (*Posidonia oceanica* Delile). *Bulletin Museum Histoire Naturelle de Marseille*, 34: 269-283.
- Boudouresque C.F., 1984. Groupes écologiques d'algues marines et phytocénoses benthiques en Méditerranée nord-occidentale. *Giornale Botanico Italiano*, 118 (suppl. 2): 7-42.
- Boudouresque C.F., 1997. Population dynamics of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean, including the mechanisms of interspecific competition. In: Académie des Sciences (Ed.), "Dynamique d'espèces marines invasives: application à l'expansion de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée", Lavoisier Publ., Paris: 145–162.
- Boudouresque C.F., 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 20: 97-146.
- Boudouresque C.F., 2011a. Fluctuations et perturbations, naturelles et anthropiques, des écosystèmes marins. 3. La théorie des perturbations : 1-72 / www.com.univ-mrs.fr/~boudouresque.
- Boudouresque C.F., 2011b. Taxonomie et phylogénie des eucaryotes unicellulaires. In: J.C. Bertrand, P. Caumette & P. Normand (Eds), "Ecologie microbienne", Presses de l'Université de Pau Publ., Pau: 203-260.
- Boudouresque C.F., Arrighi F., Finelli F., Lefevre J.R., 1995. Arrachage des faisceaux de *Posidonia oceanica* par les ancras : un protocole d'étude. *Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée*, 34: 21.
- Boudouresque C.F., Bernard G., Bonhomme P., Charbonnel E., Diviacco G., Meinesz A., Pergent G., Pergent-Martini C., Ruitton S., Tunesi L., 2006a. Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. RAMOGE pub., Monaco: 202 p.
- Boudouresque C.F., Bernard G., Pergent G., Shili A., Verlaque M., 2009. Regression of Mediterranean Seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: a critical review. *Botanica Marina*, 52: 395-418.
- Boudouresque C.F., Cadiou G., Le Diréac'h L., 2005b. Marine protected areas: a tool for coastal areas management. In: E. Levner, I. Linkov & J.M. Proth (Eds), "Strategic management of marine ecosystems", Springer Publ., Dordrecht: 29-52.
- Boudouresque C.F., Charbonnel E., Meinesz A., Pergent G., Pergent-Martini C., Cadiou G., Bertrand M.C., Foret P., Ragazzi M., Rico-Raimondino V., 2000. A monitoring network based on the seagrass *Posidonia oceanica* in the north-western Mediterranean Sea. *Biologia Marina Mediterranea*, 7 (2): 328-331.
- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., 1983. L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée : les interactions entre la plante et le sédiment. *Journal Recherche Océanographique*, 8 (2-3): 99-122.
- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Meinesz A., 1984. Relations entre la sédimentation et l'allongement des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica* dans la baie d'Elbu (Corse). In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 185-191.
- Boudouresque C.F., Jeudy de Grissac A., Meinesz A., 1985. Un nouveau type d'herbier à *Posidonia oceanica* : l'herbier de colline. *Commission Internationale Mer Méditerranée*, 29 (5): 173-175.
- Boudouresque C.F., Mayot N., Pergent G., 2006b. The outstanding traits of the functioning of the *Posidonia oceanica* seagrass ecosystem. *Biologia Marina Mediterranea*, 13 (4): 109-113.
- Boudouresque C.F., Ruitton S., Verlaque M., 2005a. Large-scale disturbances, regime shift and recovery in littoral systems subject to biological invasions. In: V. Velikova & N. Chipev (Eds), "Workshop on regime shifts", 14-16 June 2005, Varna, Unesco-Roste/BAS Publ.: 85-101.
- Boudouresque C.F., Thommeret J., Thommeret Y., 1980. Sur la découverte d'un bioconcrétionnement fossile intercalé dans l'herbier à *Posidonia oceanica* de la baie de Calvi (Corse). *Journées d'Etude de Systématique et Biogéographie Méditerranéenne*, Cagliari, CIESM Publ., Monaco: 139-142.
- Boudouresque C.F., Verlaque M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin*, 44: 32-38.
- Boudouresque C.F., Verlaque M., 2010. Is global warming involved in the success of seaweed introductions in the Mediterranean Sea? In: A. Israel, R. Einav & J. Seckbach (Eds), "Seaweeds and their role in globally changing environments", Springer Publ., Dordrecht: 31-50.
- Bovina G., 2009. Conservazione e restauro delle praterie di *Posidonia oceanica*. In: *Il ripristino degli ecosistemi marino-costieri e la difesa delle coste sabbiose nelle aree protette*. L. Onori (Ed.), ISPRA Publ., Roma: 309-339.
- Briand F. (Ed.), 2000a. The Eastern Mediterranean climatic transient, its origin, evolution and impact on the ecosystem. CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 10: 86 p.
- Briand F. (Ed.), 2000b. Fishing down the Mediterranean food webs? CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 12: 99 p.
- Briand F. (Ed.), 2009. Dynamics of Mediterranean deep waters. CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 38: 132 p.
- Briggs J.C., 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill, New York: 480 p.
- Bull J.C., Kenyon E.J., Edmunds D., Cook K.J., 2010. Recent loss of Gibraltar seagrasses. *Botanica Marina*, 53: 89-92.
- Bussotti S., Guidetti P., 1996. Preliminary data on the fish fauna associated to a *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. and *Zostera noltii* Hornem. mixed meadow in the gulf of Olbia (Sardinia-Tyrrhenian Sea). *Mésogée*, 55: 9-14.

- Cacho I., Grimalt J.O., Canals M., 2002. Response of the Western Mediterranean Sea to rapid climatic variability during the last 50,000 years: a molecular biomarker approach. *Journal of Marine Systems*, 33-34: 253-272.
- Cadiou G., Boudouresque C.F., Bonhomme P., Le Diréach L., 2009. The management of artisanal fishing within the Marine Protected Area of the Port-Cros National Park (northwest Mediterranean Sea): a success story? *ICES Journal of Marine Science*, 66: 41-49.
- Caldeira K., Wickett M.E., 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110: C09S04.
- Camuffo D., Bertolin D., Barriendos M., Dominguez-Castro F., Cocheo C., Enzi S., Sghedoni M., della Valle A., Garnier E., Alcoforado M.-J., Xoplaki E., Luterbacher J., Diodato N., Maugeri M., Nunes M.F., Rodriguez R., 2010. 500-year temperature reconstruction in the Mediterranean Basin by means of documentary data and instrumental observations. *Climatic Change*, 101: 169-199.
- Camuffo D., Secco C., Brimblecombe P., Martin-Vide J., 2000. Sea Storms in the Adriatic Sea and the Western Mediterranean during the last millennium. *Climatic Change*, 46: 209-223.
- Canadell J.G., Le Quéré C., Raupach M.R., Field C.B., Buitenhuis E.T., Ciais P., Conway T.J., Gillett N.P., Houghton R.A., Marland G., 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 18866-18870.
- Canals M., Ballesteros E., 1997. Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research*, 44: 611-629.
- Cancemi G., Guala I., Coppa S., Buron K., 2010. L'impact des ancrages sur les herbiers à *Posidonia oceanica* et sur les populations de Grande Nacre (*Pinna Nobilis*). In: "Le Rôle des Aires Marines Protégées", Programme Interreg IIIB Medocc / Ampamed: 36-57.
- Cardona L., García M., 2008. Beach-cast seagrass material fertilizes the foredune vegetation of Mediterranean coastal dunes. *Acta Oecologica*, 34: 97-103.
- Cardoso P.G., Pardal M.A., Lillebø A.I., Ferreira S.M., Raffaelli D., Marques J.C., 2004. Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 302: 233-248.
- Carvalho-Santos Z., Azimzadeh J., Pereira-Leal J.B., Bettencourt-Dias M., 2011. Tracing the origin of centrioles, cilia and flagella. *Journal of Cell Biology*, 194 (2): 165-175.
- Caye G., 1982. Etude de la croissance de la posidonie, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, formation des feuilles et croissance des tiges au cours d'une année. *Tethys*, 10 (3): 229-235.
- CDIAC, 2010. Carbon Dioxide Information Analysis Center. <http://cdiac.ornl.gov/>
- Cebrian J., 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *American Naturalist*, 154: 449-468.
- Ceccherelli G., Campo D., 2002. Different effects of *Caulerpa racemosa* on two co-occurring seagrasses in the Mediterranean. *Botanica Marina*, 45: 71-76.
- Ceccherelli G., Cinelli F., 1997. Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127 (2): 165-177.
- Celebi B., Gucu A.C., Ok M., Sakinan S., Akoglu E., 2006. Hydrographic indications to understand the absence of *Posidonia oceanica* in the Levant sea (Eastern Mediterranean). *Biologia Marina Mediterranea*, 13 (4): 34-38.
- Cerrano C., Bavestrello G., Bianchi C.N., Cattaneo-Vietti R., Bava S., Morganti C., Morri C., Picco P., Sara G., Schiaparelli S., Siccaldi A., Sponga F., 2000. A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters*, 3 (4): 284-293.
- Charpentier A., Grillas P., Lescuyer F., Coulet E., Auby I., 2005. Spatio-temporal dynamics of a *Zostera noltii* dominated community over a period of fluctuating salinity in a shallow lagoon, Southern France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64: 307-315.
- Chavez F.P., Ryan J., Lluch-Cota S.E., Niquen M., 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 217-221.
- Chen S.N., Sanford L.P., Koch E.W., Shi F.Y., North E.W., 2007. A nearshore model to investigate the effects of seagrass bed geometry on wave attenuation and suspended sediment transport. *Estuaries and Coasts*, 30 (2): 296-310.
- Christensen O.B., Christensen J.H., 2004. Intensification of extreme European summer precipitation in a warmer climate. *Global and Planetary Change*, 44: 107-117.
- Christia C., Tziortzis I., Fytis G., Kashta L., Papastergiadou E., 2011. A survey of the benthic aquatic flora in transitional water systems of Greece and Cyprus (Mediterranean Sea). *Botanica Marina*, 54 (2): 169-178.
- Ciccarelli F.D., Doerks T., Mering C. von, Creevey C.J., Snel B., Bork P., 2006. Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of Life. *Science*, 311: 1283-1286.
- Çinar M.E., Ergen Z., Öztürk B., Kirkim F., 1998. Seasonal analysis of zoobenthos associated with a *Zostera marina* L. bed in Gulbahce Bay (Aegean Sea, Turkey). *Marine Ecology - Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 19 (2): 147-162.
- Cinelli F., Pardi G., Papi I., 1995. Plant biology. In: F. Cinelli, E. Fresi, C. Lorenzi & A. Mucedola (Eds), "La *Posidonia oceanica*". Rivista Marittima Publ., 12 (Suppl.): 17-27.
- Cirik S., 1991. A propos de la végétation marine de la baie d'Akkuyu. *Flora Mediterranea*, 1: 202-212.
- Clabaut P., Pergent-Martini C., Pergent G., Augris C., Pasqualini V., Chamley H., 2010. Les relations entre les herbiers de Posidonies, leur substrat et l'hydrodynamisme. In: W. Belgacem, H. Langar & S. El Asmi (Eds), "Proceedings of the fourth Mediterranean symposium on marine vegetation", Hammamet, 2-4 December 2010, RAC/SPA Publ., Tunis: 49-54.

- Clark P.U., Dyke A.S., Shakun J.D., Carlson A.E., Clark J., Wohlfarth B., Mitrovica J.X., Hostetler S.W., McCabe A.M., 2009. The Last Glacial Maximum. *Science*, 325: 710-714.
- Claverie J.M., Ogata H., Audic S., Abergel C., Suhre K., Fournier P.E., 2006. Mimivirus and the emerging concept of "giant" virus. *Virus Research*, 117: 133-144.
- Coll M., Palomera I., Tudela S., 2009. Decadal changes in a NW Mediterranean Sea food web in relation to fishing exploitation. *Ecological Modelling*, 220 (17): 2088-2102.
- Coll M., Piroddi C., Steenbeek J., Kaschner K., Ben Rais Lasram F., Aguzzi J., Ballesteros E., Bianchi C.N., Corbera J., Dailianis T., Danovaro R., Estrada M., Froglia C., Galil B.S., Gasol J.M., Gertwagen R., Gil J., Guilhaumon F., Kesner-Reyes K., Kitsos M.S., Koukouras A., Lampadariou N., Laxamana E., López-Fé de la Cuadra C.M., Lotze H.K., Martin D., Mouillot D., Oro D., Raicevich S., Rius-Barile J., Saiz-Salinas J.I., San Vicente C., Somot S., Templado J., Turon X., Vafidis D., Villanueva R., Voultsiadou E., 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE*, 5 (8): e11842.
- Collina-Girard J., 2003. La transgression finiglaciaire, l'archéologie et les textes (exemple de la grotte Cosquer et du mythe de l'Atlantide). Human records of recent geological evolution in the Mediterranean basin – historical and archeological evidence. CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 24: 63-70.
- Colloca F., Cardinale M., Belluscio A., Ardizzone G., 2003. Pattern of distribution and diversity of demersal assemblages in the central Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 469-480.
- Coma R., Ribes M., Serrano E., Jiménez E., Salat J., Pascual J., 2009. Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106, 6176–6181.
- Combes C., 1995. Les interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme. Masson Publ., Paris: i-xix + 1-524.
- Connell J.H., Slatyer R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111 (982): 1119-1144.
- Connell J.H., Sousa W.P., 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*, 121 (6): 789-824.
- Conversi A., Umani S.F., Peluso T., Molinero J.C., Santojanni A., Edwards M., 2010. The Mediterranean Sea regime shift at the end of the 1980s, and intriguing parallelisms with other European basins. *PLoS ONE*, 5 (5): e10633.
- Coops H., Van den Brink F.W.B., Van der Velde G., 1996. Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water-depth gradient, *Aquatic Botany*, 54: 11–24.
- Coquillard P., Hill D.R.C., 1997. Modélisation et simulation d'écosystèmes. Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets. Masson publ., Paris: i-xx + 1-273.
- Costello M. J., Bouchet P., Emblow C.S., Legakis A., 2006. European marine biodiversity inventory and taxonomic resources: state of the art and gaps in knowledge. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 257-268.
- Courteau R., 2007. L'évaluation et la prévention du risque du tsunami sur les côtes françaises en métropole et outre-mer. Rapport du Sénat pour l'Office parlementaire d'évaluation des choix scientifiques et technologiques, 117: 168 p.
- Crutzen P.J., Stoermer E.F., 2000. The 'Anthropocene'. *Global Change Newsletter*, 41: 17-18.
- Curran L.M., Leighton M., 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs*, 70 (1): 101-128.
- Cuttelod A., García N., Abdul Malak D., Temple H. J., Katariya V., 2009. The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. In: J.C. Vié, C. Hilton-Taylor & S.N. Stuart (Eds), "Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species", IUCN Publ., Gland: 89-101.
- D'Ortenzio F., Antoine D., Marullo S., 2008. Satellite-driven modeling of the upper ocean mixed layer and air-sea CO₂ flux in the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I*, 55: 405–434.
- D'Ortenzio F., Ribera d'Alcalà M., 2009. On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences*, 6: 139–148.
- Daniel B., Piro S., Charbonnel E., Francour P., Letourneur Y., 2009. Lessepsian rabbitfish *Siganus luridus* reached the French Mediterranean coasts. *Cybium*, 33: 163-164.
- Danovaro R., 1996. Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Marine Biology*, 127: 1-13.
- Danovaro R., Company J.B., Corinaldesi C., 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., Sarda F., Sibuet M., Tselepidis A., 2010. Deep-Sea Biodiversity in the Mediterranean Sea: The Known, the Unknown, and the Unknowable. *PLoS ONE*, 5(8): e11832.
- Danovaro R., Dell'Anno A., Fabiano M., Pusceddu A., Tselepidis A., 2001. Deep-sea ecosystem response to climate changes: the eastern Mediterranean case study. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 505–510.
- Danovaro R., Gambi C., Mirto S., 2002. Meiofaunal production and energy transfer efficiency in a seagrass *Posidonia oceanica* bed in the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 234: 95-104.
- Dauby P., Mosora F., 1988. Analyse à l'aide des isotopes stables du carbone des sources de nutrition des détritivores et suspensivores benthiques. *Bulletin de la Société Royale de Liège*, 4-5: 241-248.
- Dawson S.P., Dennison W.C., 1996. Effects of ultraviolet and photosynthetically active radiation on five seagrass species. *Marine Biology*, 124: 629-638.
- De Falco G., Baroli M., Cucco A., Simeone S., 2008. Intrabasinal conditions promoting the development of a biogenic carbonate sedimentary facies associated with the seagrass *Posidonia oceanica*. *Continental Shelf Research*, 28: 797-812.
- De Juan S., Thrush S. F., Demestre M., 2007. Functional change as indicator of trawling disturbance on benthic community located in a fishing ground (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 334: 117-129.

- De Menocal P., Ortiz J., Guilderson T., Sarnthein M., 2000. Coherent high- and low-latitude climate variability during the Holocene warm periode. *Science*, 288: 2198-2202.
- De Simone R., Bianchi C.N., Cocito S., Forti S., Cagnoli E., 1988. Frammenti plastici nei sedimenti marini dell'Alto Tirreno tra Livorno e La Spezia. Proceedings of the 2nd International Conference on Environmental Protection, 1 (B): 91-98.
- Den Hartog C., 1970. The sea-grasses of the world. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks*, 59 (1): 6-275.
- Den Hartog C., 1987. Wasting disease and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquatic Botany*, 27: 3-14.
- Den Hartog C., 1996. Sudden declines of seagrass beds: 'Wasting disease' and other disasters. In: J. Kuo, R.C. Phillips, D.I. Walker & H. Kirkman (Eds), "Seagrass biology: Proceedings of an international workshop", Rottnest Island, Western Australia, 25-29 January 1996: 307-314.
- Den Hartog C., Kuo J., 2006. Taxonomy and biogeography of seagrasses. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth & C.M. Duarte (Eds), "Seagrasses: biology, ecology and conservation", Springer Publ., New York: 1-23.
- Delgado O., Ruiz J., Perez M., Romero J., Ballesteros E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanologica Acta*, 22 (1): 109-117.
- Déqué M., 2007. Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. *Global and Planetary Change*, 57: 16-26.
- Deudero S., Blanco A., Box A., Mateu-Vicens G., Cabanellas-Reboredo M., Sureda A., 2010. Interaction between the invasive macroalga *Lophocladia lallemandii* and the bryozoan *Reteporella grimaldii* at seagrass meadows: density and physiological responses. *Biological Invasions*, 12: 41-52.
- Di Martino V., Stancanelli B., Molinari A., 2007. Fish community associated with *Halophila stipulacea* meadow in the Mediterranean Sea. *Cybiurn*, 31: 451-458.
- Díaz-Almela E., Marbà N., Álvarez E., Balestri E., Ruiz-Fernández J.M., Duarte C.M., 2006. Patterns of seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering in the Western Mediterranean. *Marine Biology*, 148 (4): 723-742.
- Díaz-Almela E., Marbà N., Duarte C.M., 2007. Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. *Global Change Biology*, 13: 224-235.
- Diffenbaugh N.S., Pal J.S., Giorgi F., Gao H., 2007. Heat stress intensification in the Mediterranean climate change hotspot. *Geophysical Research Letters*, 34: L11706.
- Diviacco G., Spada E., Virno-Lamberti C., 2001. Le Fanerogame marine del Lazio. Descrizione e cartografia delle praterie di *Posidonia oceanica* e dei prati di *Cymodocea nodosa*. ICRAM Publ.: 1-113 + 14 cartes h.t.
- Dolenc Koce J., Vilhar B., Bohanec B., Dermastia M., 2003. Genome size of Adriatic seagrasses. *Aquatic Botany*, 77: 17-25.
- Duarte C.M., 1990. Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 201-207.
- Duarte C.M., 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic Botany*, 40: 363-377.
- Duarte C.M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation*, 29: 192-206.
- Duarte C.M., Chiscano C.L., 1999. Seagrass biomass and production: A reassessment. *Aquatic Botany*, 65: 159-174.
- Duarte C.M., Middelburg J.J., Caraco N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2: 1-8.
- Dumay O., Costa J., Desjobert J.M., Pergent G., 2004. Variations in the concentration of phenolic compounds in the seagrass *Posidonia oceanica* under conditions of competition. *Phytochemistry*, 65: 3211-3220.
- Durrieu de Madron X., Zervakis V., Theocharis A., Georgopoulos D., 2005. Comments on "cascades of dense water around the world ocean". *Progress in Oceanography*, 64: 83-90.
- Eguindi N., Somot S., Déqué M., Ludwig W., 2011. Climate change evolution of the hydrological balance of the Mediterranean, Black and Caspian Seas: impact of climate model resolution. *Climate Dynamics*, 36: 205-228.
- Enriquez S., Marbà N., Cebrian J., Duarte C.M., 2004. Annual variation in leaf photosynthesis and leaf nutrient content of four Mediterranean seagrasses. *Botanica Marina*, 47 (4): 295-306.
- Feagin R.A. 2008. Vegetation's role in coastal protection. *Science*, 320: 176-177.
- Feagin R.A., Mukherjee N., Shanker K., Baird A.H., Cinner J., Kerr A.M., Koedam N., Sridhar A., Arthur R., Jayatissa L.P., Lo Seen D., Menon M., Rodriguez S., Shamsuddoha M., Dahdouh-Guebas F., 2010. Shelter from the storm? Use and misuse of coastal vegetation bioshields for managing natural disasters. *Conservation Letters*, 3: 1-11.
- Fernandez C., Pasqualini V., Boudouresque C.F., Johnson M., Ferrat L., Caltagirone A., Mouillot D., 2006. Effect of an exceptional rainfall event on the sea urchin (*Paracentrotus lividus*) stock and seagrass distribution in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68: 259-270.
- Fernández-Torquemada Y., Sánchez-Lizaso J.L., 2005. Effects of salinity on leaf growth and survival of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 320(1): 57-63.
- Feudale L., Shukla J., 2011. Influence of sea surface temperature on the European heat wave of 2003 Summer. Part I: an observational study. *Climate Dynamics*, 36:1691-1703.
- Finzer P., Poizat C., 1996. Influence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur la sédimentation au Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). In: M.A. Ribera, E. Ballesteros, C.F. Boudouresque, A. Gómez & V. Gravez (Eds), "Second international workshop on *Caulerpa taxifolia*", Universitat Barcelona Publ., Barcelone: 365-373.
- Fodrie F.J., Heck K.L., Powers S.P., Graham W.M., Robinson K.L., 2010. Climate-related, decadal-scale assemblage changes of seagrass-associated fishes in the northern Gulf of Mexico. *Global Change Biology*, 16: 48-59.
- Fonseca M.S., Cahalan J.A., 1992. A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35 (6): 565-576.

- Fourqurean J.W., Duarte C.M., Kennedy H., Marbà N., Holmer M., Mateo M.A., Apostolaki E.T., Kendrick G.A., Krause-Jensen D., McGlathery K.J., Serrano O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*: doi: 10.1038/ngeo1477.
- Fox G.E., Stackbrandt E., Hespell R.B., Gibson J., Maniloff J., Dyer T.A., Wolfe R.S., Balch W.E., Tanner R.S., Magrum L.J., Zablen B., Blakemore R., Gupta R., Bonen L., Lewis B.J., Stahl D.A., Luehrsen K.R., Chen K.N., Woese C.R., 1980. The phylogeny of prokaryotes. *Science*, 209: 457-463.
- Francour P., 1997. Fish assemblages of *Posidonia oceanica* beds at Port-Cros (France, NW Mediterranean): assessment of composition and long-term fluctuations by visual census. *Marine Ecology*, 18: 157-173.
- Francour P., Boudouresque C.F., Harmelin J.G., Harmelin-Vivien M.L., Quignard J.P., 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin*, 28: 523-526.
- Francour P., Ganteaume A., Poulain M., 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (Northwestern Mediterranean Sea). *Aquatic Conservation – Marine and Freshwater Ecosystems*, 9: 391-400.
- Francour P., Pellissier V., Mangialajo L., Buisson E., Stadelmann B., Veillard N., Meinesz A., Thibaut T., De Vaugelas J., 2009. Changes in invertebrate assemblages of *Posidonia oceanica* beds following *Caulerpa taxifolia* invasion. *Vie et Milieu – Life and Environment*, 59: 31-38.
- Frankignoulle M., Bouqueneau J.M., 1987. Seasonal-variation of the diel carbon budget of a marine macrophyte ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 38 (2): 197-199.
- Frankignoulle M., Distèche A., 1987. Study of the transmission of the diurnal CO₂ concentration changes observed above a *Posidonia* seagrass bed: a method to determine the turbulent diffusion coefficient in a 8-m water column. *Continental Shelf Research*, 7 (1): 67-76.
- Fredj G., 1974. Stockage et exploitation des données en écologie marine. C. Considération géographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée. *Mémoires de l'Institut Océanographique de Monaco*, 7: 1-88.
- Fredj G., Bellan-Santini D., Menardi M., 1992. État des connaissances sur la faune marine méditerranéenne. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, n° spécial 9: 133-145.
- Fritsch C., 1895. Über die Auffindung einer marinen Hydrocharidee im Mittelmeer. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologischen-botanischen Gesellschaft in Wien*, 45: 104-106.
- Funk G., 1927. Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 7: 1-507.
- Fumari G., Giaccone G., Cormaci M., Alongi G., Serio D., 2003. Marine biodiversity of Italian coasts: Catalogue of the macrophytobenthos. *Biologia Marina Mediterranea*, 10 (1): 1-482.
- Gacia, E., Duarte, C.M., Marba, N., Terrados, J., Kennedy, H., Fortes, M.D., Tri, N.H., 2003. Sediment deposition and production in SE-Asia seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56, 909–919.
- Galil B.S., 2000. A sea under siege: alien species in the Mediterranean. *Biological Invasion*, 2: 77-186.
- Galil B.S., 2006a. The marine caravan: the Suez Canal and the Erythrean invasion. In: S. Golash, B.S. Galil & A.N. Cohen (Eds), "Bridging divides: maritime canals as invasion corridors", Springer, Heidelberg, *Monographiae Biologicae*: 207-300.
- Galil B.S., 2006b. Species Factsheet: *Halophila stipulacea*. In: Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE), <http://www.europe-alien.org>, 5th November 2006.
- Galil B.S., 2008. Alien species in the Mediterranean Sea – which, when, where, why? *Hydrobiologia*, 606: 105–116.
- Galil B.S., 2009. Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean sea. *Biological Invasions*, 11: 359-372.
- Galil B., Zenetos A., 2002. A sea change – exotics in the eastern Mediterranean. In: E. Leppäkoski, S. Olenin & S. Gollasch (Eds), "Invasive Aquatic Species of Europe: Distributions, Impacts and Management", Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 325-336.
- Gambi M.C., Barbieri F., Bianchi C.N., 2009. New record of the alien seagrass *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) in the western Mediterranean: a further clue to changing Mediterranean Sea biogeography. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom - Biodiversity Marine Biology Records*, 2: e84.
- Gambi M.C., Buia M.C., Casola E., Scardi M., 1989. Estimates of water movement in *Posidonia oceanica* beds: a first approach. In: C.F. Boudouresque, A. Meinesz, E. Fresi & V. Gravez (Eds), "Second International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 101-112.
- Gambi M.C., Dappiano M., Lorenti M., Iacono B., Flagella S., Buia M.C., 2005. Chronicle of a death foretold. Features of a *Posidonia oceanica* bed impacted by sand extraction. In: E. Ozhan (Ed.), "Proceedings of the 7th International Conference on the Mediterranean Coastal Environment - Medcoast 05", Kusadasi, 25–29 October 2005, Middle East Technical University Publ., Ankara: 441–450.
- Gamulin-Brida H., Span A., 1981. Situation biogéographique de la Méditerranée et de l'Adriatique en tant que sous-région distincte. In: J. Rampal (Ed.), "Journées d'études sur la systématique évolutive et la biogéographie en Méditerranée", *Commission Internationale Mer Méditerranée*: 73-80.
- Ganteaume A., Bonhomme P., Bernard G., Poulain M., Boudouresque C.F., 2005. Impact de l'ancrage des bateaux de plaisance sur la prairie à *Posidonia oceanica* dans le Parc national de Port-Cros (Méditerranée nord-occidentale). *Scientific Report of Port-Cros national Park*, 21: 147-162.
- Garcia Raso J.E., Martin M.J., Diaz V., Cobos V., Manjon-Cabeza M.E., 2006. Diel and seasonal changes in the structure of a Decapod (Crustacea: Decapoda) community of *Cymodocea nodosa* from Southeastern Spain (West Mediterranean Sea). *Hydrobiologia*, 557: 59-68.
- García-Ruiz J.M., López-Moreno J.I., Vicente-Serrano S.M., Lasanta-Martínez T., Beguería S., 2011. Mediterranean water resources in a global change scenario. *Earth-Science Reviews*, 105: 121–139.

- Gedan K.B., Kirwan M.L., Wolanski E., Barbier E.B., Silliman B.R., 2011. The present and future role of coastal wetland vegetation in protecting shorelines: answering recent challenges to the paradigm. *Climatic Change*, 106 (1): 7-29.
- Gelin A., Arigoni S., Francour P., Harmelin J.G., Harmelin-Vivien M., 1998. Réponse des populations de certains poissons Serranidae et Labridae à la colonisation des fonds par *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. In: C.F. Boudouresque, V. Gravez, A. Meinesz & F. Palluy (Eds), "Third international workshop on *Caulerpa taxifolia*", GIS Posidonie Publ., Marseille: 197-208.
- GESAMP, 1995. Biological indicators and their use in the measurement of the condition of the marine environment. IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP Joint group of experts on the scientific aspects of marine environmental protection. *GESAMP Reports and Studies*, New York, 55: 1-56.
- Giaccone G., 1999. L'origine della biodiversità vegetale del Mediterraneo. *Notiziario della Società Italiana di Biologia Marina*, 35: 35-51.
- Giannakopoulos C., Le Sager P., Bindi M., Moriondo M., Kostopoulou E., Goodess C.M., 2009. Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 °C global warming. *Global and Planetary Change*, 68: 209-224.
- GIEC, 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au Quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. R.K. Pachauri & A. Reisinger (Eds), GIEC Publ., Genève: 103pp.
- Giorgi F., 2006. Climate change hot-spots. *Geophysical Research Letters*, 33: L08707, doi: 10.1029/2006GL025734.
- Giorgi F., Bi X., 2005. Regional changes in surface climate interannual variability for the 21st century from ensembles of global model simulations. *Geophysical Research Letters*, 32 (L13701): 1-5.
- Giorgi F., Lionello P., 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change*, 63: 90-104.
- Giraud G., 1977. Contribution à la description et à la phénologie quantitative des herbiers de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. PhD Thesis, Univ. Aix-Marseille II, Marseille: 121 p.
- Gobert S., Cambridge M.L., Velimirov B., Pergent G., Lepoint G., Bouqueneau J.-M., Dauby P., Pergent-Martini C., Walker D.I., 2006. Biology of *Posidonia*. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth & C.M. Duarte (Eds), "Seagrasses: biology, ecology and conservation", Springer Publ., New York: 387-408.
- González García J.A., Conde Poyales F., 1994. Catálogo del macrofitobentos del Mediterráneo de Marruecos. *Acta Botanica Malacitana*, 19: 5-27.
- González-Correa J.M., Bayle Sempere J.T., Sánchez-Jerez P., Valle C., 2007. *Posidonia oceanica* meadows are not declining globally. Analysis of population dynamics in marine protected areas of the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 336: 111-119.
- Green E.P., Short F.T., 2003. World atlas of seagrasses. University of California, Berkeley, Los Angeles & London: 298 p.
- Greene C.H., Schoener A., 1982. Succession on marine hard substrata: a fixed lottery. *Oecologia*, 55: 289-297.
- Guiry M.D., Guiry G.M., 2011. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on March 2011.
- Gulia G., 1873. Maltese Botany: Najadaceae. // *Barth*, Malte, Anno II: 239 p.
- Gürlük S., 2009. Economic growth, industrial pollution and human development in the Mediterranean Region. *Ecological Economics*, 68: 2327-2335.
- Hall-Spencer J., Rodolfo-Metalpa R., 2008. Loss of Mediterranean marine biodiversity in a high-CO₂ world. In: Briand F. (Ed.), "Impact of acidification on biological, chemical and physical systems in the Mediterranean and Black Seas", CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 36: 61-64.
- Haritonidis S., Diapoulis A., 1990. Evolution of Greek marine phanerogam meadows over the last 20 years. *Posidonia Newsletter*, 3 (2): 5-10.
- Haritonidis S., Diapoulis A., Nikolaidis G., 1990. First results on the localisation of the herbiers of marine phanerogams in the Gulf of Thermaikos. *Posidonia Newsletter*, 3 (2): 11-18.
- Harmelin-Vivien M.L., 1982. Ichtyofaune des herbiers de Posidonies du Parc national de Port-Cros: 1. Composition et variations spatio-temporelles. *Travaux Scientifiques Parc National de Port-Cros*, 8: 69-92.
- Harmelin-Vivien M.L., Bitar G., Harmelin J.G., Monestiez P., 2005. The littoral fish community of the Lebanese rocky coast (eastern Mediterranean Sea) with emphasis on Red Sea immigrants. *Biological Invasions*, 7: 625-637.
- Harmelin-Vivien M., Francour P., Harmelin J.G., 1999. Impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean fish assemblages: a six year study. In: "Proceedings of the Workshop on Invasive *Caulerpa* species in the Mediterranean", Heraklion, Crete, 18-20 March 1998, UNEP Publ., MTS, 125: 127-138.
- Harmelin-Vivien M., Harmelin J.G., Letourneur Y., 2000. Structure du peuplement de poissons de l'herbier de posidonies du Plateau des Chèvres avant et après la mise en service de la station d'épuration de Marseille. Rapport Ville de Marseille: 52 p.
- Heffernan O., 2006. Souring Seas. *Marine Scientist*, 15: 18-21.
- Heldt H., 1929. Le lac de Tunis (partie Nord): résultats des pêches au filet fin. *Bulletin Institut National Sciences et Techniques Océanographiques de Pêche de Salammbô*, 2: 1-76.
- Hemminga M.A., Duarte C.M., 2000. Seagrass ecology. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York: 1-298.
- Henderson G.M., 2005. Coral clues to rapid sea-level change. *Science*, 308: 361-362.
- Hervé P., Bruslé J., 1981. L'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). Ecologie générale et ichtyofaune. *Vie Milieu*, 31: 17-23.
- Holland J.H., 1992. Adaptation in natural and artificial systems. Second edition. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 1-23.
- Houghton R.A., 2007. Balancing the global carbon budget. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35: 313-347.

- Hsü K.J., Montadert L., Bernouilli D., Cita M.B., Erickson A., Garrison R.E., Kidd R.B., Melieres F., Müller C., Wright R., 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267 (5610): 399-403.
- Hughes A.R., Stachowicz J.J., 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101: 8998-9002.
- Hulme M., Mahony M. 2010. Climate change: what do we know about the IPCC? *Progress in Physical Geography*, 34 (5): 705–718.
- Hurrell J.W., 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation, regional temperatures and precipitation. *Science*, 269: 676–679.
- Hurrell J.W., Deser C., 2010. North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems*, 79: 231–244.
- Jackson E.L., Glanfield S.C., Delacruz J., Langmead O., Arvanitidis C., Attrill M.J., Tyler-Walters H., Mee L., 2006. An objective approach to defining loss of seagrass in the Mediterranean: causal chain analysis and scenario predictions. *Biologia Marina Mediterranea*, 13: 240–244.
- Jacobs S.W.L., Les D.H.L., 2009. New combinations in *Zostera* (Zosteraceae). *Telopea*, 12 (3): 419-423.
- Jacquemart J., Demoulin V., 2006. Inventaire des macroalgues épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la baie de la Revellata (Calvi, Corse). *Lejeunia*, 181: 1-69.
- Jacquemart J., Demoulin V., 2008. Comparison of the epiphytic macroflora of *Posidonia oceanica* leaves in different meadows of the western Mediterranean. *Flora Mediterranea*, 18: 393-420.
- Janzen D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jordán F., 2009. Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364 (1524): 1733-1741.
- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti L., Zechman E.W., Dini F., Di Giuseppe G., Woodfield R., Millar A., Meinesz A., 2000. Invasive alga reaches California. *Nature*, 408: 157-158.
- Kalogirou S., Corsini-Foka M., Sioulas A., Wennhage H., Pihl L., 2010. Diversity, structure and function of fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* beds in an area of eastern Mediterranean and the role of non-indigenous species. *Journal of Fish Biology*, 77: 2338-2357.
- Kashta L., Pizzuto F., 1995. Sulla presenza di *Halophila stipulacea* (Forsskal) Ascherson (Hydrocharitales, Hydrocharitaceae) nelle coste dell'Albania. *Bollettino Accademia Gioenia di Scienze Naturali*, 28: 161–166.
- Kennedy H., Beggins J., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Holmer M., Marbà N., Middelburg J.J., 2010. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, doi: 10.1029/2010GB003848
- Kennedy H., Bjork M., 2009. Seagrass meadows. In: D. Laffoley & G. Grimsditch (Eds), "The management of natural coastal carbon sinks", IUCN Publ., Gland: 23-29.
- Kerkhoff A.J., Enquist B.J., 2007. The implications of scaling approaches for understanding resilience and reorganization in ecosystems. *BioScience*, 58: 489-499.
- Kerr R.A., 2000. A North Atlantic climate pacemaker for the centuries. *Science*, 288: 1984-1986.
- Kiparissis S., Fakiris E., Papatheodorou G., Geraga M., Kornaros M., Kapareliotis A., Ferentinos G., 2011. Illegal trawling and induced invasive algal spread as collaborative factors in a *Posidonia oceanica* meadow degradation. *Biological Invasion*, 13: 669-678.
- Kirsch K.D., Valentine J.F., Heck Jr K.L., 2002. Parrotfish grazing on turtlegrass *Thalassia testudinum*: evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National marine sanctuary. *Marine Ecology Progress Series*, 227: 71-85.
- Klap V.A., Hemminga M.A., Boon J.J., 2000. Retention of lignin in seagrasses: angiosperms that returned to the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 194: 1-11.
- Klein J., Verlaque M., 2008. The *Caulerpa racemosa* invasion: a critical review. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 205–225.
- Knowlton N., 2004. Multiple "stable" states and the conservation of marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 60: 367-396.
- Knutti R., Furrer R., Tebaldi C., Cermak J., Meehl G.A., 2010. Challenges in combining projections from multiple climate models. *Journal of Climate*, 23: 2739–2758.
- Koch E.W., Barbier E.B., Silliman B.R., Reed D.J., Perillo G.M.E., Hacker S.D., Granek E.F., Primavera J.H., Muthiga N., Polasky S., Halpern B.S., Kennedy C.J., Kappel C.V., Wolanski E., 2009. Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7: 29-37.
- Koch M.S., Schopmeyer S., Kyhn-Hansen C., Madden C.J., 2007. Synergistic effects of high temperature and sulfide on tropical seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341: 91–101.
- Kyoto Protocol, 1998. Kyoto protocol to the United Nations framework convention on climate change. United Nations: 20 p.
- Laborel J., Morhange C., Lafont R., Le Campion J., Laborel-Deguen F., Sartoretto S., 1994. Biological evidence of sea-level rise during the last 4500 years on the rocky coasts of continental southwestern France and Corsica. *Marine Geology*, 120: 203-223.
- Lacambra C., Spencer T., Moeller I., 2007 Tropical Coastal Ecosystems as Coastal Defences. In: The Role of Environmental Management in Disaster Risk Reduction and Climate Change Adaptation, ProAct Network 2008.
- Laffoley D., Grimsditch G., 2009. The management of natural coastal carbon sinks. IUCN Publ., Gland: 53 p.
- Land L.S., 1970. Carbonate mud; production by epibiont growth on *Thalassia testudinum*. *Journal of Sedimentary Petrology*, 40: 1361-1363.

- Lawton J.H., 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71: 367-374.
- Le Roy-Ladurie E., 2004. Histoire humaine et comparée du climat. Canicules et glaciers, XIII^e-XVIII^e siècles. Fayard Publ.: 1-740.
- Lecointre G., Le Guyader H., 2006. Classification phylogénétique du vivant. Belin Publ., Paris: 1-559 + pl. h.t.
- Lejeusne C., Chevaldonné P., Pergent-Martini C., Boudouresque C.F., Perez T., 2010. Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (4): 250-260.
- Lelieveld J., Berresheim H., Bormann S., Crutzen P.J., Dentener F.J., Fischer H., Feichter J., Flatau P.J., Heland J., Holzinger R., Kormann R., Lawrence M.G., Levin Z., Markowicz K.M., Mihalopoulos N., Minikin A., Ramanathan V., de Reus M., Roelofs G.J., Scheeren H.A., Sciare J., Schlager H., Schultz M., Siegmund P., Steil B., Stephanou E.G., Stier P., Traub M., Warneke C., Williams J., Ziereis H., 2002. Global air pollution crossroads over the Mediterranean. *Science*, 298 (5594): 794-799.
- Leriche A., Pasqualini V., Boudouresque C.F., Bernard G., Bonhomme P., Clabaut P., Denis J., 2006. Spatial, temporal and structural variations of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow facing human activities. *Aquatic Botany*, 84: 287-293.
- Levin S.A., Lubchenco J., 2008. Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *BioScience*, 58: 27-32.
- Li J., Wang M.W., Ho Y-S., 2011. Trends in research on global climate change: a science citation index expanded-based analysis. *Global and Planetary Change*, 77 (1/2): 13-20.
- Libes M., 1984. Production primaire d'un herbier à *Posidonia oceanica* mesurée *in situ* par la méthode du carbone 14. Thèse Doctorat écologie, Université Aix-Marseille II, Marseille: 1-199.
- Linares C., Coma R., Diaz D., Zabala M., Hereu B., Dantart L., 2005. Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 305: 127-137.
- Lionello P., Malanotte-Rizzoli P., Boscolo R., 2006. Mediterranean Climate Variability. *Developments in Earth & Environmental Sciences*, 4: 421 p.
- Lipkin Y., 1975. *Halophila stipulacea*, a review of a successful immigration. *Aquatic Botany*, 1: 203-215.
- Lipkin Y., Beer S., Zakai D., 2003. The seagrasses of the eastern Mediterranean and Red Sea. In: E.P. Green & F.T. Short (Eds), "World atlas of seagrasses", University of California Press, Berkeley: 65-73.
- Lo Iacono C., Mateo M.A., Gracia E., Guasch L., Carbonell R., Serrano L., Serrano O., Danobeitia J.J., 2008. Very high-resolution seismo-acoustic imaging of seagrass meadows (Mediterranean Sea): implications for carbon sink estimates. *Geophysical Research Letters*, 35: 1-5.
- Loáiciga H.A., 2006. Modern-age buildup of CO₂ and its effects on seawater acidity and salinity. *Geophysical Research Letters*, 33 (L10605): 1-3.
- López-Moreno J.I., Vicente-Serrano S.M., 2008. Positive and negative phases of the wintertime North Atlantic Oscillation and drought occurrence over Europe: A multi-temporal-scale approach. *Journal of Climate*, 21: 1220-1243.
- Loptien U., Eden C., 2010. Multidecadal CO(2) uptake variability of the North Atlantic. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 115: D12113.
- 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 (5781): 1806-1809.
- Luque A.A., Templado J. (Eds), 2004. Praderas y bosques marinos de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla: 336 p.
- Luterbacher J., Xoplaki E., Casty C., Wanner H., Pauling A., Küttel M., Rutishauser T., Brönnimann S., Fischer E., Fleitmann D., Gonzalez-Rouco F.J., García-Herrera R., Barriendos M., Rodrigo F., Gonzalez-Hidalgo J.C., Saz M.A., Gimeno L., Ribera P., Brunet M., Paeth H., Rimbu N., Felis T., Jacobeit J., Dünkloh A., Zorita E., Guiot J., Türkeš M., Alcoforado M.J., Trigo R., Wheeler D., Tett S., Mann M.E., Touchan R., Shindell D.T., Silenzi S., Montagna P., Camuffo D., Mariotti A., Nanni T., Brunetti M., Maugeri M., Zerefos C., De Zolt S., Lionello P., Nunes F., Rath V., Beltrami H., Garnier E., Ley Roy Ladurie E., 2006. Mediterranean climate variability over the last centuries. A review. In: P. Lionello, P. Malanotte-Rizzoli & R. Boscolo (Eds), "Mediterranean Climate Variability", Elsevier, Amsterdam: 27-148.
- MacCord F., Mateo M.A., 2010. Estimating the size of the carbon sink represented by *Posidonia oceanica* meadows along the coasts of the Balearic Island. Proyecto final de investigación, Master en Cambio Global, UIMP-CSIC: 35 p.
- Madsen J.D., Chambers P.A., James W.F., Koch E.W., Westlake D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444: 71-84.
- Marbà N., Duarte C.M., 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Global Change Biology*, 16: 2366-2375.
- Marbà N., Duarte C.M., Cebrián J., Enríquez S., Gallegos M.E., Olesen B., Sand-Jensen K., 1996. Growth and population dynamics of *Posidonia oceanica* on the Spanish Mediterranean coast: elucidating seagrass decline. *Marine Ecology Progress Series*, 137: 203-213.
- Marengo M., 2011. Contribution des sédiments biogènes au stock sédimentaire dans la zone littorale autour du Cap Corse (France). Mémoire Master Université de Corse: 1-26 + ann.
- Mariotti A., 2010. Recent changes in the Mediterranean water cycle: a pathway toward long-term regional hydroclimatic change? *Journal of Climate*, 23: 1513-1525.
- Marlétaz F., Le Parco Y., 2010. Phylogeny of animals: genomes have a lot to say. In: J.M. Cock, K. Tessmar-Raible, C. Boyen & F. Viard (Eds), "Introduction to marine genomics", Springer Publ., Berlin: 119-142.
- Marris E., 2005. Inadequate warning system left Asia at the mercy of tsunami. *Nature*, 433: 3-5.
- Maslin M., 2004. Global Warming, a very short introduction. Oxford University Press, Oxford.

- Masson D., Knutti R., 2011. Climate model genealogy. *Geophysical Research Letters*, 38: L08703.
- Mateo M.A., Cebrián J., Dunton K., Mutchler T., 2006. Carbon flux in seagrass ecosystems. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth & C.M. Duarte (Eds), "Seagrass: Biology, Ecology and Conservation", Springer Publ., New York: 157-191.
- Mateo M.A., Renom P., Michener R.H., 2010. Long-term stability in the production of a NW Mediterranean *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadow. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291: 286-296.
- Mateo M.A., Romero J., 1997. Detritus dynamics in the seagrass *Posidonia oceanica*: elements for an ecosystem carbon and nutrient budget. *Marine Ecology Progress Series*, 151: 43-53.
- Mateo M.A., Romero J., Pérez M., Littler M., Littler D., 1997. Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 103-110.
- Mateo M.A., Sánchez-Lizaso J.L., Romero J., 2002. *Posidonia oceanica* 'banquettes': a preliminary assessment of the relevance for meadow carbon and nutrient budget. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 85-90.
- Mayhoub H., 1976. Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Etude expérimentale sur la morphogénèse et le développement de quelques espèces peu connues. Thèse Doctorat Etat, 26 oct. 1976: 286 p, + 1 carte, + Pl. 1-16 h.t.
- Mayot N., Boudouresque C.F., Leriche A., 2005. Unexpected response of the seagrass *Posidonia oceanica* to a warm Water episode in the Northwestern Mediterranean Sea. *Comptes Rendus Biologies*, 328 (3): 291-296.
- Mazda Y., Magi M., Kogo M., Hong P.N., 1997. Mangrove on coastal protection from waves in the Tong King Delta, Vietnam. *Mangroves and Salt Marshes*, 1: 127-135.
- McKinley G., Fay A., Takahashi T., Metzl N., 2011. Convergence of atmospheric and North Atlantic carbon dioxide trends on multidecadal timescales. *Nature Geoscience*, 4 (9): 606-610.
- Meijer P.T., Dijkstra H.A., 2009. The response of Mediterranean thermohaline circulation to climate change: a minimal model. *Climate of the Past*, 5: 713-720.
- Meinesz A., Cirik S., Akcali B., Javel F., Migliaccio M., Thibaut T., Yüsek A., Procaccini G., 2009. *Posidonia oceanica* in the Marmara Sea. *Aquatic Botany*, 90: 18-22.
- Meinesz A., Hesse B., 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta*, 14 (4): 415-426.
- Meinesz A., Javel F., Longepierre S., de Vaugelas J., Garcia D., 2006. Inventaire et impact des aménagements gagnés sur le domaine marin-côtes méditerranéennes françaises. Laboratoire Ecomers, Université de Nice-Sophia Antipolis. Publication électronique MEDAM: www.medam.org.
- Meinesz A., Laurent R., 1980. Cartes de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans les Alpes-Maritimes (France). Campagne Poséidon 1976. *Annales Institut Océanographique*, 56 (1): 45-54.
- Meinesz A., Lefevre J.R., 1984. Régénération d'un herbier de *Posidonia oceanica* quarante années après sa destruction par une bombe dans la rade de Villefranche (Alpes-maritimes, France). In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 39-44.
- Meinesz A., Lefèvre J.R., Astier J.M., 1991. Impact of coastal development on the infralittoral zone along the southern Mediterranean shore of continental France. *Marine Pollution Bulletin*, 23: 343-347.
- Meling-Lopez A.E., Ibarra-Obando S.E., 1999. Annual life cycles of two *Zostera marina* L. populations in the Gulf of California: contrasts in seasonality and reproductive effort. *Aquatic Botany*, 65: 59-69.
- MerMex Group: Durrieu de Madron X., Guieu C., Sempéré R., Conan P., Cossa D., D'Ortenzio F., Estournel C., Gazeau F., Rabouille C., Stemmann L., Bonnet S., Diaz F., Koubbi P., Radakovitch O., Babin M., Baklouti M., Bancon-Montigny C., Belviso S., Bensoussan N., Bonsang B., Bouloubassi I., Brunet B., Cadiou J.-F., Carlotti F., Chami M., Charmasson S., Charrière B., Dachs J., Doxaran D., Dutay J.-C., Elbaz-Poulichet F., Eléaume M., Eyrolles F., Fernandez C., S. Fowler, Francour P., Gaertner J.C., Galzin R., Gasparini S., Ghiglione J.-F., Gonzalez J.-L., Goyet C., Guidi L., Guizien K., Heimbürger L.-E., Jacquet S.H.M., Jeffrey W.H., Joux F., Le Hir P., Leblanc K., Lefèvre D., Lejeusne C., Lemé R., Loÿe-Pilot M.-D., Mallet M., Méjanelle L., Mélin F., Mellon C., Méricot B., Merle P.-L., Migon C., Miller W.L., Mortier L., Mostajir B., Mousseau L., Moutin T., Para J., Pérez T., Petrenko A., Poggiale J.-C., Prieur L., Pujo-Pay M., Pulido-Villena, Raimbault P., Rees A.P., Ridame C., Rontani J.-F., Ruiz Pino D., Sicre M.A., Taillandier V., Tamburini C., Tanaka T., Taupier-Letage I., Tedetti M., Testor P., Thébaud H., Thouvenin B., Touratier F., Tronczynski J., Ulses C., Van Wambeke F., Vantrepotte V., Vaz S., Verney R., 2011. Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, 91 (2): 97-166.
- Milazzo M., Badalamenti F., Ceccherelli G., Chemello R., 2004. Boat anchoring on *Posidonia oceanica* beds in a marine protected area (Italy, Western Mediterranean): effect of anchor types in different anchoring stages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299: 51-62.
- Millot C., 2005. Circulation in the Mediterranean Sea: evidences, debates and unanswered questions. *Scientia Marina*, 69: 5-21.
- Millot C., Candela J., Fuda J.-L., Tber Y., 2006. Large warming and salinification of the Mediterranean outflow due to changes in its composition. *Deep-Sea Research Part I*, 53: 656-666.
- Missaoui H., Mahjoub S., Chalghaf M., 2003. Sur la présence de la phanérogame marine *Halophila stipulacea* (Forsskal) dans le Golfe de Gabés. *Bulletin Institut National des Sciences et Techniques de la Mer de Salammbô*, 30: 111-114.
- Molenaar H., Meinesz A., Thibaut T., 2009. Alterations of the structure of *Posidonia oceanica* beds due to the introduced alga *Caulerpa taxifolia*. *Scientia Marina*, 73 (2): 329-335.
- Molinier R., Picard J., 1952. Recherches sur les herbiers de Phanérogames marines du littoral méditerranéen français. *Annales Institut Océanographique*, 27 (3): 157-234.

- Molinier R., Picard J., 1954. Éléments de bionomie marine sur les côtes de la Tunisie. *Bulletin Institut National Sciences et Techniques Océanographiques de Pêche de Salammbô*, 49: 1-54.
- Mollo E., Gavagnin M., Carbone M., Castelluccio F., Pozzone F., Roussis V., Templado J., Ghiselin M.T., Cimino G., 2008. Factors promoting marine invasions: A chemoecological approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105 (12): 4582-4586.
- Montefalcone M., Albertelli G., Morri C., Bianchi C.N., 2007b. Urban seagrass: status of *Posidonia oceanica* facing the Genoa city waterfront (Italy) and implications for management. *Marine Pollution Bulletin*, 54: 206-213.
- Montefalcone M., Albertelli G., Morri C., Parravicini V., Bianchi C. N., 2009. Legal protection is not enough: *Posidonia oceanica* meadows in marine protected areas are not healthier than those in unprotected areas of the northwest Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 58: 515-519.
- Montefalcone M., Bertora C., Giovannetti E., Morri C., Peirano A., Albertelli G., Bianchi C.N., sous presse. Flowering of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Ligurian Sea (NW Mediterranean): is there a link with solar activity? *Mediterranean Marine Science*.
- Montefalcone M., Lasagna R., Bianchi C.N., Morri C., Albertelli G., 2006. Anchoring damage on *Posidonia oceanica* meadow cover: a case study in Prelo Cove (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Chemical Ecology*, 22 (Suppl. 1): 207-217.
- Montefalcone M., Morri C., Peirano A., Albertelli G., Bianchi C.N., 2007a. Substitution and phase shift within the *Posidonia oceanica* seagrass meadows of NW Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75: 63-71.
- Montefalcone M., Parravicini V., Bianchi C.N., 2011. Quantification of coastal ecosystem resilience. In: E. Wolanski & D.S. McLusky (Eds), "Treatise on Estuarine and Coastal Science", Elsevier 10 (3): 49-70.
- Montefalcone M., Parravicini V., Vacchi M., Albertelli G., Ferrari M., Morri C., Bianchi C. N., 2010. Human influence on seagrass habitat fragmentation in NW Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86 (2): 292-298.
- Moore K.A., Short F.T., 2006. *Zostera*: biology, ecology and management. In: A.W.D. Larkum, R.J. Orth & C.M. Duarte (Eds), "Seagrasses: biology, ecology and conservation", Springer Publ., New York: 361-386.
- Moranta J., Palmer M., Morey G., Ruiz A., Morales-Nin B., 2006. Multi-scale spatial variability in fish assemblages associated with *Posidonia oceanica* meadows in the Western Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68: 579-592.
- Morat F., Manté A., Drunat E., Dabat J., Bonhomme P., Harmelin-Vivien M., Letourneur Y., 2011. Diet of the Mediterranean European shag, *Phalacrocorax aristotelis desmaretii*, its ecological significance and interaction with local fisheries in the Riou Archipelago (Marseille, France). *Vie Milieu*, 61 (2): 77-86.
- Morgan M.D., Kitting C.L., 1984. Productivity and utilization of the seagrass *Halodule wrightii* and its attached epiphytes. *Limnology and Oceanography*, 29 (5): 1066-1067.
- Morhange C., 2003. Archaeological and biological records of relative sea-level changes in the Mediterranean during the Late Holocene. Two case studies of gradual evolution to instantaneous events, Marseille (France) and Pozzuoli (Italy). Human records of recent geological evolution in the Mediterranean basin – historical and archeological evidence. CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 24: 77-83.
- Morhange C., Laborel J., Hesnard A., Prone A., 1996. Variation of relative mean sea level during the last 4000 years on the northern shores of Lacydon, the ancient harbour of Marseille (chantier J. Verne). *Journal of Coastal Research*, 12 (4): 841-849.
- Mulley J., Holland P., 2004. Comparative genomics: small genome, big insights. *Nature*, 431: 916-917.
- Nakaoka M., Tanaka Y., Mukai H., Suzuki T., Aryuthaka C., 2007. Tsunami impacts on biodiversity of seagrass communities in the Andaman Sea, Thailand: (1) seagrass abundance and diversity. In: P.R. Rigby & Y. Shirayama (Eds), "The Nagisa world Congress 2006", Seto Marine Biological Laboratory Publ., Kyoto: 49-56.
- Navarrete S.A., Castilla J.C., 1990. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series*, 68: 113-119.
- Nellemann C., Corcoran E., Duarte C.M., Valdés L., De Young C., Fonseca L., Grimsditch G., 2009. Blue Carbon - A Rapid Response Assessment. United Nations Environment Programme, GRID-ARENAL: 78 p. / www.grida.no.
- Nienhuis P.H., Groenendijk A.M., 1986. Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. *Marine Ecology Progress Series*, 29: 29-35.
- Nikolić V., Žuljević A., Antolić B., Despalotović M., Cvitković I., 2010. Distribution of invasive red alga *Womersleyella setacea* (Hollenberg) R.E. Norris (Rhodophyta, Ceramiales) in the Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 51 (2): 195-202.
- Noël P., Meunier F., 2010. Le poisson flûte (*Fistularia commersonii*). In: Muséum national d'Histoire naturelle (Ed.), "Inventaire national du Patrimoine naturel", site Web. <http://inpn.mnhn.fr>.
- Novak A.B., Short F.T., 2010. Leaf reddening in seagrasses. *Botanica Marina*, 53: 93-97.
- Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Olesen B., Enriquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K., 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 236: 89-97.
- Orfanidis S., Papathanasiou V., Gounaris S., Theodosiou T.H., 2010. Size distribution approaches for monitoring and conservation of coastal *Cymodocea* habitats. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 20: 177-188.
- Orth R.J., Carruthers T.J.B., Dennison W.C., Duarte C.M., Fourqurean J.W., Heck K.L., Hughes A.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Olyarnik S., Short F.T., Waycott M., Williams S.L., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *BioScience*, 56: 987-996.

- Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P.C., Stenseth N.C., 2001. Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128: 1-14.
- Overland J.E., Alheit J., Bakun A., Hurrell J.W., Mackas D.L., Miller A.J., 2010. Climate controls on marine ecosystems and fish populations. *Journal of Marine Systems*, 79: 305-315.
- Paine R.T., 1969. A note on trophic complexity and species diversity. *American Naturalist*, 103: 91-93.
- Pareschi M.T., Boschi E., Favalli M., 2006. Lost tsunami. *Geophysical Research Letters*, 33 (22): L18607, doi: 10.1029/2006GL027790.
- Parravicini V., Thrush S.F., Chiantore M., Morri C., Croci C., Bianchi C.N., 2010. The legacy of past disturbance: chronic angling impairs long-term recovery of marine epibenthic communities from acute date mussel harvesting. *Biological Conservation*, 143: 2435-2440.
- Paskoff R., 1993. Côtes en danger. Masson Publ., Paris: 1-250.
- Pasotti J., 2006. Ancient cataclysm marred in the Med. *Science*, 314: 1527.
- Pasqualini V., Clabaut P., Pergent G., Benyoussef L., Pergent-Martini C., 2000. Contribution of side scan sonar to the management of Mediterranean littoral ecosystems. *International Journal of Remote Sensing*, 21 (2): 367-378.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Clabaut P., Pergent G., 1998. Mapping of *Posidonia oceanica* using aerial photographs and side-scan sonar: Application of the island of Corsica (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47: 359-367.
- Pasqualini V., Pergent-Martini C., Pergent G., 1999. Environmental impact identification along the Corsican coast (Mediterranean Sea) using image processing. *Aquatic Botany*, 65: 311-320.
- Patten N.L., Mitchell J.G., Middelboe M., Eyre B.D., Seuront L., Harrison P.L., Glud R.N., 2008. Bacterial and viral dynamics during a mass coral spawning period on the Great Barrier Reef. *Aquatic Microbial Ecology*, 30 (3): 209-220.
- Pedersen M.Ø., Serrano O., Mateo M.A., Holmer M., 2011. Temperature effects on decomposition of a *Posidonia oceanica* mat. *Aquatic Microbiology Ecology*, 65: 169-182.
- Peirano A., Bianchi C.N., 1997. Decline of the seagrass *Posidonia oceanica* in response to environmental disturbance: a simulation-like approach off Liguria (NW Mediterranean Sea). In: L.E. Hawkins, S. Hutchinson (Eds), "The Response of marine organisms to their environments", University of Southampton Publ.: 87-95.
- Peirano A., Cocito S., Banfi V., Cupido R., Damasso V., Farina G., Lombardi C., Mauro R., Morri C., Roncarolo O., Saldaña S., Savini D., Sgorbini S., Silvestri C., Stoppelli N., Torricelli L., Bianchi C.N., 2011. Phenology of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: Medium and long-term cycles and climate inferences. *Aquatic Botany*, 94 (2): 77-92.
- Peirano A., Damasso V., Montefalcone M., Morri C., Bianchi C.N., 2005. Effects of climate, invasive species and anthropogenic impacts on the growth of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Liguria (NW Mediterranean Sea). *Marine Pollution Bulletin*, 50: 817-822.
- Pennell C., Reichler T., 2011. On the effective number of climate models. *Journal of Climate*, 24: 2358-2367.
- Pérès J. M., 1984. La régression des herbiers à *Posidonia oceanica*. In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 445-454.
- Pérès J.M., 1985. History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths. In: R. Margalef (Ed.), "Western Mediterranean - Key environments", Pergamon Press, Oxford: 198-232.
- Pérès J.M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 31 (47): 5-137.
- Perez Vallmitjana M., 1989. Fanerogamas marinas en sistemas estuaricos: Produccion, factores limitantes y algunos aspectos del ciclo de nutrientes. PhD Thesis, Universidad de Barcelona, Barcelona: 244 p.
- Pergent G., 1990. Lepidochronological analysis of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: a standardized approach. *Aquatic Botany*, 37: 39-54.
- Pergent G., Aktan Y., Belbacha S., Djellouli A., Dupuy de la Grandrive R., Elagil E.M., El Asmi S., Gucu A.C., Langar H., Laouar S., Pergent-Martini C., Rais C., Semroud C., Sherif M., 2011. Setting up the Medposidonia Programme in the Mediterranean region. In: E. Ozhan (Ed.), "Proceedings of the Tenth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, Medcoast 11", Rhodes, 25-29 October 2011, Middle East Technical University Publ., Ankara: 241-252.
- Pergent G., Bazairi H., Langar H., Sghaier Y.R., 2010. Caractérisation des principales biocénoses présentes le long du littoral du Parc National d'El Kouf. UNEP-MAP-RAC/SPA (Ed.), RAC/SPA-MedMPAnet Project, Tunis: 1-53.
- Pergent G., Ben Maïz N., 2002. Le Lac Nord de Tunis: Exemple de restauration d'une lagune méditerranéenne. In: L. Drévès & M. Chaussepied (Eds), "Restauration des écosystèmes côtiers", Ifremer Publ., Actes de Colloques, 29: 168-178.
- Pergent G., Ben Maiz N., Boudouresque C.F., Meinesz A., 1989. The flowering of *Posidonia oceanica* over the past fifty years: a lepidochronological study. In: C.F. Boudouresque, E. Fresi, A. Meinesz & V. Gravez (Eds), "Second International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 69-76.
- Pergent G., Boudouresque C.F., Dumay O., Pergent-Martini C., Wyllie-Echeverria S., 2008b. Competition between the invasive macrophyte *Caulerpa taxifolia* and the seagrass *Posidonia oceanica*: the shock of strategies. *BMC Ecology*, 8: 20, doi:10.1186/1472-6785-8-20.
- Pergent G., Djellouli A., Hamza A., Ettayeb K., Alkekli A., Talha M., Alkunti E., 2006. Etude des communautés végétales benthiques dans les lagunes côtières d'Ain Al-Ghazala et de Farwa (Libye). Centre d'Activité Régionale pour les Aires Spécialement Protégées: 64 p. + annexes.
- Pergent G., Djellouli A., Hamza A.A., Ettayeb K.S., El Mansouri A.A., Talha F.M., Hamza M.A., Pergent-Martini C., Platini F., 2002. Characterization of the benthic vegetation in the Farwà Lagoon (Libya). *Journal of Coastal Conservation*, 8: 119-126.

- Pergent G., Leonardini R., Lopez Y Royo C., Mimault B., Pergent-Martini C., 2008a. Mise en œuvre d'un Réseau de Surveillance Posidonies le long du littoral de la Corse – Rapport de synthèse 2004-2008. Contrat Office de l'Environnement de la Corse et GIS Posidonie Centre de Corse, GIS Posidonie Publ., Corte: 1-273.
- Pergent G., Pergent-Martini C., Boudouresque C.F., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée: état des connaissances. *Mésogée*, 54: 3-29.
- Pergent G., Pergent-Martini C., Casalta B., Lopez Y Royo C., Mimault B., Salivas-Decaux M., Short F. 2007. Comparison of three seagrass monitoring systems: SeagrassNet, "Posidonia" programme and RSP. In: C. Pergent-Martini, S. El Asmi & C. Le Ravallec (Eds), "Proceedings of the third Mediterranean symposium on marine vegetation", Marseilles, 27-29 March 2007, RAC/SPA Publ., Tunis: 141-150.
- Pergent G., Romero J., Pergent-Martini C., Mateo M.A., Boudouresque C.F., 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 139-146.
- Pergent G., Semroud R., Baba Ahmed R., Delbal F., Khatal Y., Remili A., Robert P., Boudouresque C.F., 1993. Données préliminaires sur la répartition et l'état de l'herbier à *Posidonia oceanica* de la région d'El Kala (Algérie). *Scientific Report Port-Cros National Park*, 15: 253-263.
- Pergent-Martini C., 1998. *Posidonia oceanica*: a biological indicator of past and present mercury contamination in the Mediterranean sea. *Marine Environmental Research*, 45 (2): 101-111
- Pergent-Martini C., 2000. Protection des habitats d'herbiers de phanérogames marines de Méditerranée – Les études d'impacts en milieu marin. CAR/ASP Tunis et EqEL publ.: 1-52 + Annexes.
- Pergent-Martini C., Boudouresque C.F., Pasqualini V., Pergent G., 2006. Impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows: a review. *Marine Ecology - an Evolutionary Perspective*, 27: 310-319.
- Pergent-Martini C., Pasqualini V., Pergent G., 1995. Monitoring of the *Posidonia oceanica* meadow in proximity of the sea outfall from the sewage treatment plant at Marseille (Mediterranean, France). *EARSEL Publications Advances in Remote Sensing*, 4: 128-134.
- Pergent-Martini C., Pasqualini V., Pergent G., Ferrat L., 2002. Effect of a newly set up wastewater-treatment plant on a marine phanerogam seagrass bed – a medium term monitoring program. *Bulletin Marine Sciences*, 71 (3): 1227-1236.
- Pergent-Martini C., Rico-Raimondino V., Pergent G., 1994. Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 120: 9-15.
- Peterson G., Allen C.R., Holling C.S., 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, 1: 6-18.
- Phillips R.C., Meñez E.G., 1988. Seagrasses. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, 34: 104 p.
- Piazzi L., Balata D., Cinelli F., 2001. Incidence des Rhodophyceae exotiques *Acrothamnion preissii* et *Womersleyella setacea* sur le peuplement algal des rhizomes de *Posidonia oceanica*. In: V. Gravez, S. Ruitton, C.F. Boudouresque, L. Le Direac'h, A. Meinesz, G. Scabbia & M. Verlaque (Eds), "Fourth International Workshop on *Caulerpa taxifolia*", GIS Posidonie Publ., Marseille: 403-406.
- Pinardi N., Masetti E., 2000. Variability of the large scale general circulation of the Mediterranean Sea from observations and modelling: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 158: 153-174.
- Piovetti L., Serve L., Combaut G., Gadel F., 1984. Analyse des substances phénoliques des restes de *Posidonia oceanica* (L.) Delile provenant de sédiments holocènes et de dépôts actuels. In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 137-144.
- Planton S., Déqué M., Chauvin F., Terray L., 2008. Expected impacts of climate change on extreme climate events. *Comptes Rendus Geoscience*, 340: 564-574.
- Plus M., Deslous-Paoli J.M., Dagault F., 2003. Seagrass (*Zostera marina* L.) bed recolonisation after anoxia-induced full mortality. *Aquatic Botany*, 77: 121-134.
- PNUE-PAM, 2009. Rapport de la seizième réunion ordinaire des Parties contractantes à la Convention sur la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée et à ses protocoles. Décision IG.19/12 "Amendement de la liste des Annexes II et III du Protocole relatif aux Aires Spécialement Protégées et à la Diversité Biologique en Méditerranée", Marrakech - Maroc, 3-5 Novembre 2009, PAM Publ., Athen, UNEP(DEPI)/MED IG.19/8 Annexe II: 103-108.
- PNUE-PAM-CAR/ASP, 2000. La protection des habitats aux herbiers en Méditerranée. Platini F. (Ed.), Rapport PNUE-PAM-CAR/ASP: 65 p.
- PNUE-PAM-CAR/ASP, 2009a. Synthèse régionale sur la représentativité des Aires Marines Protégées de Méditerranée. Document d'information pour la neuvième réunion des Points focaux pour les ASP, Floriana, Malte, 3-6 Juin 2009, CAR-ASP Publ., UNEP(DEPI)/MED WG.331/Inf.4: 37 p.
- PNUE-PAM-CAR/ASP, 2009b. Rapport sur le projet MedPosidonia. Rais C., Pergent G., Dupuy de la Grandrive R., Djellouli A. (Eds). Document d'information pour la neuvième réunion des Points focaux pour les ASP, Floriana – Malte, 3-6 juin 2009, CAR/ASP Publ., UNEP(DEPI)/MED WG.331/Inf.11: 1-107 + ann.
- PNUE-PAM-CAR/ASP, 2011. Projet de lignes directrices pour la standardisation des méthodes de cartographie et de surveillance des magniophytes marines en Méditerranée. Pergent-Martini C. & Pergent G. (Eds). Document de travail pour la dixième réunion des Points focaux pour les ASP, Marseille – France, 17-20 Mai 2011, CAR/ASP Publ., UNEP(DEPI)/MED WG.359/9: 1-62.
- PNUE-PAM-Plan Bleu, 2005. Méditerranée – Les perspectives du Plan bleu sur l'environnement et le développement. G. Benoit & A. Comeau (Eds), Coll. "Monde en cours", Série "Bibliothèque des territoires", Editions de l'Aube: 427 p.
- PNUE-PAM-Plan Bleu, 2009. Etat de l'environnement et du développement en Méditerranée. PNUE/PAM-Plan Bleu, Athènes: 212 p.

- Point Carbon, 2011. Thomson Reuters Point Carbon's data base. <http://www.pointcarbon.com>
- Por F.D., 1971. One hundred years of Suez Canal—a century of Lessepsian migration: retrospect and viewpoints. *Systematic Zoology*, 10: 138–159.
- Por F.D., 1978. Lessepsian migrations. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal. Springer Publ., Berlin: i-viii + 1-228.
- Por F.D., 1990. Lessepsian migrations. An appraisal and new data. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 7 (numéro spécial): 1-10.
- Por F. D., 2009. Tethys returns to the Mediterranean: success and limits of tropical re-colonization. *Biodiversity and Ecosystem Risk Assessment* 3: 5-19.
- Porcher M., 1984. Impact des mouillages forains sur les herbiers à *Posidonia oceanica*. In: C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac & J. Olivier (Eds), "First International Workshop on *Posidonia oceanica* beds", GIS Posidonie Publ., Marseille: 145-148.
- Power M.E., Mills L.S., 1995. The keystone cops meet in Hilo. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 182-184.
- Preen A.R., Lee Long W.J., Coles R.G., 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrasses in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquatic Botany*, 52: 3-17.
- Procaccini G., Acunto S., Famà P., Maltagliati F., 1999. Structural, morphological and genetic variability in *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) populations of the Western Mediterranean. *Marine Biology*, 135: 181-189.
- Procaccini G., Buia M.C., Gambi M.C., Perez M., Pergent G., Pergent-Martini C., Romero J., 2003. The seagrasses of the Western Mediterranean. In: E.P. Green & F.T. Short (Eds), "World Atlas of Seagrasses", University of California Press Publ.: 48-58.
- Purcell J.E., Uye S., Lo W.T., 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350: 153-174.
- Rahmstorf S., 2007. A semi-empirical approach to projecting future sea-level rise. *Science*, 315: 368–370.
- Ralph P.J., Short F.T., 2002. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 226: 265–271.
- RAMOGE, 2002. La défense des plages contre l'érosion dans la zone Ramoge. Ramoge Publ., Monaco: 1-43.
- Ramos-Esplà A.A., Aranda A., Gras D., Guillen J.E., 1994. Impactos sobre las praderas de *Posidonia oceanica* (L.) Delile en el SE español: necesidad de establecer herramientas de ordenamiento y gestión del litoral. In: Okeanos (Ed.), "Pour qui la Méditerranée au 21^{ème} Siècle - Villes des Rivages et Environnement Littoral en Méditerranée", Maison de l'Environnement de Montpellier Publ., Montpellier: 64–69.
- Ranta E., Lundberg P., Kaitala V., Stenseth N.C., 2002. On the crest of a population wave. *Science*, 298: 973-974.
- Raven J., Caldeira K., Elderfield H., Hoegh-Guldberg O., Liss P., Riebesell U., Shepherd J., Turley C., Watson A., 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. The Royal Society, London. Policy Document 12/05: 58 p.
- Regaudie-de-Gioux A., Vaquer-Sunyer R., Duarte C.M., 2009. Patterns in planktonic metabolism in the Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 6: 3081-3089.
- Rindi F., Maltagliati F., Rossi F., Acunto S., Cinelli F., 1999. Algal flora associated with a *Halophila stipulacea* (Forsskål) Ascherson (Hydrocharitaceae, Helobiae) stand in the western Mediterranean. *Oceanologica Acta*, 22 (4): 421-429.
- Rismondo A., Curiel D., Scarton F., Mion D., Caniglia G., 2003. A new seagrass map for the Venice lagoon. In: E. Ozhan (Ed.), "Proceedings of the Sixth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment - Medcoast 03", Ravenna, Middle East Technical University Publ., Ankara: 843–852.
- Rixen M., Beckers J.M., Levitus S., 2005. The Western Mediterranean Deep Water: a proxy for climate change. *Geophysical Research Letters*, 32: L12608, doi: 10.1029/2005GL022702.
- Robert P., 1983. Dégradation de l'herbier de posidonies dans la zone de mouillage organisé de la baie de Port-Cros. *Travaux Scientifique Parc National de Port-Cros*, 9: 195-197.
- Rögl F., 1999. Mediterranean and Paratethys: facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography. *Geologica Carpathica*, 50 (4): 339-349.
- Romano J.C., Bensoussan N., Younes W.A.N., Arlhac D., 2000. Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés? *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris, Sciences de la vie / Life Sciences*, 323: 415–427.
- Romero J., Pérez M., Mateo M.A., Sala E., 1994. The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquatic Botany*, 47 (1): 13-19.
- Romero J., Pergent G., Pergent-Martini C., Mateo M.A., Regnier C., 1992. The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: Litter features, decomposition rates, and mineral stocks. *Marine Ecology*, 13: 69-83.
- Romero R., Gayà M., Doswell C.A., 2007. European climatology of severe convective storm environmental parameters: A test for significant tornado events. *Atmospheric Research*, 83: 389–404
- Root R.B., 1967. Niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37 (4): 317-350.
- Rovere A., Bellati S., Parravicini V., Firpo M., Morri C., Bianchi C.N., 2009. Abiotic and biotic links work two ways: effects on the deposit at the cliff foot induced by mechanical action of date mussel harvesting (*Lithophaga lithophaga*). *Estuaries and Coasts*, 32: 333-339.
- Ruitton S., Boudouresque C.F., 1994. Impact de *Caulerpa taxifolia* sur une population de l'oursin *Paracentrotus lividus* à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). In: C.F. Boudouresque, A. Meinesz & V. Gravez (Eds), "First international workshop on *Caulerpa taxifolia*", GIS Posidonie Publ., Marseille: 371-378.
- Ruiz H., Ballantine D.L., 2004. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical West Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 75: 131–135.

- Ruiz J. M., Marco-Méndez C., Sánchez-Lizaso J.L., 2010. Remote influence of off-shore fish farm waste on Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Marine Environmental Research* 69 (3): 118-126.
- Ruiz J.M., Pérez M., Romero J., 2001. Effects of fish farm loadings on seagrass (*Posidonia oceanica*) distribution, growth and photosynthesis. *Marine Pollution Bulletin*, 42 (9): 749-760.
- Ruiz J.M., Romero J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 215: 107-120.
- Ruttimann J., 2006. Sick seas. *Nature*, 442: 978-980.
- Sala E., Kizilkaya Z., Yildirim D., Ballesteros E., 2011. Alien marine Fishes deplete algal biomass in the Eastern Mediterranean. *PLoS ONE*, 6 (2): e17356.
- Salat J., Pascual J., 2002. The oceanographic and meteorological station at L'Estartit (NW Mediterranean). In: F. Briand (Ed.), "Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea", CIESM Publ., Monaco, *Workshop Monographs*, 16: 29–32.
- Sánchez E., Gallardo C., Gaertner M.A., Arribas A., Castro M., 2004. Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: a first approach. *Global and Planetary Change*, 44: 163-180.
- Sanchez-Lizaso J.L., Ramos-Esplá A.A., 1994. Incidencia de los herbívoros sobre la fanerógama marina *Posidonia oceanica* en la reserva marina de Tabarca, España. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 9 (2): 103-108.
- Sanchez-Lizaso J.L., Romero J., Ruiz J., Gacia E., Buceta J.L., Invers O., Fernandez Torquemada Y., Mas J., Ruiz-Mateo A., Manzanera M., 2008. Salinity tolerance of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: recommendations to minimize the impact of brine discharges from desalination plants. *Desalination*, 221: 602–607.
- Sanchez-Lizaso J.L., Guillen J.E., Ramos-Esplá A.A., 1990. The regression of *Posidonia oceanica* meadows in El Campello (Spain). *Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée*, 32 (1): B-I 10: p. 7.
- Sarà M., 1985. Ecological factors and their biogeographic consequences in the Mediterranean ecosystem. In: M. Moraitou-Apostolopoulou & V. Kiortsis (Eds), "Mediterranean Marine Ecosystems", NATO Conference Series 8, Plenum, New York: 1-17.
- Sartoretto S., 1996. Vitesses de croissance et de bioérosion des concrétionnements "coralligènes" de Méditerranée nord-occidentale. Rapport avec les variations holocènes du niveau marin. Thèse Doctorat (Ecologie), Univ. Méditerranée (Aix-Marseille II), Marseille: 1-194 + Annexes.
- Saunders D.S., 1977. An introduction to biological rhythms. Blackie Publ., London: 170 p.
- Schröder A., Persson L., De Roos A.M., 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos*, 110: 3-19.
- Serra-Raventós J., 2003. Coastal erosion: causes and actions for its recovery. In: C. Rodríguez-Prieto & G. Pardini (Eds), "The Mediterranean Sea: an overview of its present state and plans for future protection", Servei de Publicacions de la Universitat de Girona: 131-145.
- Serrano O., 2011. Insights in the mat of *Posidonia oceanica*: biogeochemical sink and paleoecological record. PhD Thesis, Ecology Department, University of Barcelona, Barcelona: 38 p.
- Serrano O., Mateo M.A., Renom P., 2011. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. *Marine Ecology Progress Series*, 423: 29-38.
- Serrano O., Mateo M.A., Renom P., Julià R., 2012. Characterization of soils beneath *Posidonia oceanica* meadow. *Geoderma*, 185-186: 26-36.
- Serreze M., 2011. Understanding recent climate change. *Conservation Biology*, 24 (1): 10–17.
- Shili A., Trabelsi E.B., Ben Maïz N., 2002. Benthic macrophyte communities in the Ghar El Melh Lagoon (North Tunisia). *Journal of Coastal Conservation*, 8: 135–140.
- Short F.T., 2003. Loss and restoration of seagrass ecosystems. In: "Environmental future of aquatic ecosystems", ETH, Zurich, 23–27 March 2003: p. 1.
- Short F.T., Coles R.G., Pergent-Martini C., 2001. Global seagrass distribution. In: F.T. Short & R.G. Coles (Eds), "Global Seagrass Research Methods", Elsevier Science Publ.: 5-30.
- Short F.T., Koch E.W., Creed J.C., Magalhães K.M., Fernandez E., Gaeckle J.L., 2006. SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline. *Marine Ecology*, 27: 277–289.
- Short F.T., McKenzie L.J., Coles R.G., Vidler K.P., 2002. SeagrassNet Manual for Scientific Monitoring of Seagrass Habitat. QDPI, QFS, Cairns: 56 p.
- Short F.T., Neckles H.A., 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany*, 63: 169-196.
- Short F.T., Wyllie-Echeverria S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environmental Conservation*, 23: 17-27.
- Short F.T., Wyllie-Echeverria S., 2000. Global seagrass declines and effect of climate change. In: C.R.C. Sheppard (Ed.), "Seas at the millennium: an environmental evaluation", Pergamon, Elsevier, Amsterdam, 3: 10–11.
- Sijm J.P.M., Bakker S.J.A., Chen Y., Harmsen H.W., Lise W., 2005. CO₂ price dynamics: The implications of the EU emissions trading for the price of electricity. Energy Research Centre of The Netherlands. Report ECN-C-05-081.
- Siokou-Frangou I., Christaki U., Mazzocchi M.G., Montresor M., d'Alcala M.R., Vaque D., Zingone A., 2010. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences*, 7 (5): 1543-1586.
- Smith S.V., Gattuso J.P., 2009. Coral reefs. In: D. Laffoley & G. Grimsditch (Eds), "The management of natural coastal carbon sinks", IUCN Publ., Gland: 39-45.
- Soberon J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115–1123.
- Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L., 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York: 996 p.

- Somot S., Sevault F., Déqué M., Crépon M., 2008. 21st Century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere-ocean regional climate model. *Global and Planetary Change*, 63 (2–3): 112–126.
- Steffen W., Crutzen P.J., McNeill J.R., 2007. The Anthropocene: are humans now overwhelming the great forces of nature? *Ambio*, 36: 614–621.
- Sutherland J.P., 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. *American Naturalist*, 108: 859–873.
- Tabeaud M., 1995. Les tempêtes sur les côtes françaises de Méditerranée. *Annales de Géographie* 584: 389–401.
- Taskin E., Öztürk M., Kurt O., Öztürk M., 2008. The check-list of the marine flora of Turkey. Manisa, Turkey: 87 p.
- Taviani M., 2002. The Mediterranean benthos from late Miocene up to present: ten million years of dramatic climatic and geologic vicissitudes. *Biologia Marina Mediterranea*, 9 (1): 445–463.
- Terrados, 1993. Sexual reproduction and seed banks of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadows on the southeast Mediterranean coast of Spain. *Aquatic Botany*, 46 (3–4): 293–299.
- The Royal Society, 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. Policy document 12/05, The Clyvedon Press Ltd. 11: 68 p. <http://royalsoc.ac.uk>.
- Thelin I., Boudouresque C.F., 1983. Longévité des feuilles de *Posidonia oceanica* dans un herbier de la baie de Port-Cros (Var, France). *Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée*, 28 (3): 115–116.
- Thiebaut J., 1953. Flore libano-syrienne. Troisième partie. Centre National de la Recherche Scientifique édit.: 1–360, 7 pl. h.t.
- Tilmant J.T., Curry R.W., Jones R., Szmant A., Zieman J.C., Flora M., Roblee M.B., Smith D., Snow R.W., Wanless H., 1994. Hurricane Andrew's effects on marine resources. *BioScience*, 44 (4): 230–237.
- Tomas F., Turon X., Romero J., 2005. Seasonal and small-scale variability of herbivory pressure on the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 301: 95–107.
- Torchia G., Palandrini G., Cima C., Relini M., Relini G., 2000. La cartografia nello studio dell'invasione dell'alga *Caulerpa taxifolia*. *Biologia Marina Mediterranea*, 7 (1): 517–527.
- Tortonese E., 1969. La fauna del Mediterraneo e i suoi rapporti con quella dei mari vicini. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 37: 369–384.
- Tortonese E., 1978. How is to be interpreted a 'Mediterranean' species? *Thalassographica*, 2 (1): 9–17.
- Tortonese E., 1985. Distribution and ecology of endemic elements in the Mediterranean fauna (fishes and echinoderms). In: M. Moraitou-Apostolopoulou & V. Kiortsis (Eds), "Mediterranean marine ecosystems", NATO Conference Series 8, Plenum, New York: 57–83.
- Touratier F., Goyet C., 2011. Impact of the Eastern Mediterranean Transient on the distribution of anthropogenic CO₂ and first estimate of acidification for the Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research Part I*, 58 (1): 1–15.
- Traer K., 1979. The consumption of *Posidonia oceanica* Delile by Echinoids at the isle of Ischia. In: "Proceeding European Colloquium on Echinoderms", Brussels, 3–8 Sept. 1979: 241–244.
- Trigo I.F., Davies T.D., Bigg G.R., 1999. Objective climatology of cyclones in the Mediterranean region. *Journal of Climate*, 12: 1685–1696.
- Trigo R.M., Xoplaki E., Zorita E., 2006. Relationship between variability in the Mediterranean Region and mid-latitude variability. In: P. Lionello, P. Malanotte-Rizzoli & R. Boscolo (Eds), "Mediterranean Climate Variability", Developments in Earth & Environmental Sciences, Elsevier Publ., 4: 179–226.
- Tsirika A., Haritonidis S., 2005. A survey of the benthic flora in the National Marine Park of Zakynthos (Greece). *Botanica Marina*, 48: 38–45.
- Turk R., Vukovic A., 2000. Status of marine vegetation in Slovenian coastal waters. Proceedings of the 1st Mediterranean Symposium on Marine Vegetation, Ajaccio, 3–4 October 2000, CAR/ASP Publ.: 191–193.
- Turki S., 2005. Distribution of toxic dinoflagellates along the leaves of seagrass *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* from the Gulf of Tunis. *Cahiers de Biologie Marine*, 46: 29–34.
- Vacchi M., Montefalcone M., Bianchi C.N., Morri C., Ferrari M., 2010. The influence of coastal dynamics on the upper limit of the *Posidonia oceanica* meadow. *Marine Ecology - an Evolutionary Perspective*, 31 (4): 546–554.
- Van der Velte C., Den Hartog C., 1992. Continuing range extension of *Halophila stipulacea* (Forssk.) Aschers. (Hydrocharitaceae) in the Mediterranean—now found in Kefallonia and Ithaki (Ionian Sea). *Acta Botanica Neerlandica*, 41: 345–348.
- Vargas-Yáñez M., Moya F., García-Martínez M.C., Tel E., Zunino P., Plaza F., Salat J., Pascual J., López-Jurado J.L., Serra M., 2008. Warming trends and decadal variability in the Western Mediterranean shelf. *Global and Planetary Change*, 63: 177–184.
- Vargas-Yáñez M., Moya F., García-Martínez M.C., Tel E., Zunino P., Plaza F., Salat J., Pascual J., López-Jurado J.L., Serra M., 2010. Climate change in the Western Mediterranean Sea 1900–2008. *Journal of Marine Systems*, 82: 171–176.
- Vela A., El Abed A., Mrabet R., Pasqualini V., Pergent G., Pergent-Martini C., 2004. Caractérisation des Ecosystèmes Littoraux Tunisiens – Rapport d'Activités 2003. Collectivité Territoriale de Corse et Université de Corse, EqEL Publ., Corte: 1–33.
- Verlaque M., 1990. Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Téléostéens, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen. *Oceanologica Acta*, 13: 373–388.
- Verlaque M., Boudouresque C.F., 2004. Invasions biologiques marines et changement global. Actes des 2^e journées de l'Institut français de la biodiversité "Biodiversité et changement global, dynamique des interactions", Marseille, 25–28 Mai 2004: 74–75.
- Verlaque M., Durand C., Huisman J.M., Boudouresque C.F., Le Parco Y., 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpaceae, Chlorophyta). *European Journal of Phycology*, 38: 325–339.

- Villèle X. de, Verlaque M., 1995. Changes and degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the North Western Mediterranean. *Botanica Marina*, 38: 79–87.
- Vizzini S., 2009. Analysis of the trophic role of Mediterranean seagrasses in marine coastal ecosystems: a review. *Botanica Marina*, 52: 383-393.
- Waelbroeck C., Labeyrie L., Michel E., Duplessy J.C., Mcmanus J.F., Lambeck K., Balbon E., Labracherie M., 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews*, 21: 295-305.
- Walker B., Holling C.S., Carpenter S.R., Kinzig A., 2004. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9 (2): 5 [online] / <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5> (accessed March 2011).
- Walker D.I., Woelkerling W.J., 1988. Quantitative study of sediment contribution by epiphytic coralline red algae in seagrass meadows in Shark Bay, Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 43: 71-77.
- Ware J.R., Smith S.V., Reaka-Kudla M.L., 1992. Coral reefs: sources or sinks of atmospheric CO₂? *Coral Reefs*, 11: 127-130.
- Warner B.G., Clymo R.S., Tolonen K., 1993. Implications of peat accumulation at Point Escuminac, New Brunswick. *Quaternary Research*, 39: 245-248.
- Waycott M., Duarte C.M., Carruthers T.J., Orth R.J., Dennison W.C., Olyarnik S., Calladine A., Fourqurean J.W., Heck K.L. Jr, Hughes A.R., Kendrick G.A., Kenworthy W.J., Short F.T., Williams S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106: 12377–12381.
- Willette D.A., Ambrose R.F., 2009. The distribution and expansion of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Dominica, West Indies, with a preliminary report from St. Lucia. *Aquatic Botany*, 91: 137–142.
- Xhulaj M., Kashta L., 2007. *Halophila stipulacea* (Forsskål) Ascherson and *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh in Albania. In: C. Pergent-Martini, S. El Asmi & C. Le Ravallec (Eds), "Proceedings of the third Mediterranean symposium on marine vegetation", Marseilles, 27-29 March 2007, RAC/SPA Publ., Tunis: 299-300.
- Yokes M.B., Meriç E., 2004. Expanded populations of *Amphistegina lobifera* from the southwestern coast of Turkey. Fourth International Congress "Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology": 232-233.
- Yokes M.B., Meriç E., Avsar N. 2007. On the presence of alien foraminifera *Amphistegina lobifera* Larsen on the coasts of the Maltese Islands. *Aquatic Invasions*, 2: 439-441.
- Zahrán M.A., Willis A.J., 2008. The Vegetation of Egypt. Coll. Springer Publ., Plant and Vegetation: 437 p.
- Zaouali J. 1980. Flore et faune benthiques de deux lagunes tunisiennes : le lac de Bizerte, Tunisie septentrionale, et la mer de Bou Grara, Tunisie méridionale. *Bulletin Office National de la Pêche de Tunisie*, 4: 169-200.
- Zaouali J., 1982. Bionomie benthique de la « mer des Bibans » : zone centrale et bassin oriental. Proceedings International Symposium on coastal Lagoons, SCOR/IABO/UNESCO: 457-461.
- Zarranz M.E., Gonzalez-Henriquez N., Garcia-Jiménez P., Robaina R.R., 2010. Restoration of *Cymodocea nodosa* seagrass meadows through seed propagation: germination in vitro, seedling culture and field transplants. *Botanica Marina*, 53: 173–181.
- Zavodnik D., 1965. Dynamics of the littoral phytal on the west coast of Istria. *Slov. Akad. Znan. Umetnosti, Razmišljare*, 10 (1): 1-67.
- Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M.E., Garcia Raso J.E., Bianchi C.N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Frogia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos-Espas A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M.C., Streftaris N., 2010. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010 - A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 11 (2): 381-493.
- Zenetos A., Meriç E., Verlaque M., Galli P., Boudouresque C.F., Giangrande A., Çinar M.E., Bilecenoglu M., 2008. Additions to the annotated list of marine alien biota in the Mediterranean with special emphasis on Foraminifera and parasites. *Mediterranean Marine Science*, 9 (1): 119-165.
- Zupo V., Messina P., 2007. How do dietary diatoms cause the sex reversal of the shrimp *Hippolyte inermis* Leach (Crustacea, Decapoda). *Marine Biology*, 151: 907-917.

F. Annexe

Coordination : C.F. Boudouresque

Le monde vivant comporte trois domaines : les bactéries au sens moderne, les archées (anciennement incluses dans les bactéries, au sens ancien) et les eucaryotes (Fox *et al.*, 1980 ; Ciccarelli *et al.*, 2006 ; Lecointre & Le Guyader, 2006). La position des virus, qu'un nombre croissant d'auteurs s'accorde à placer dans le monde vivant (Claverie *et al.*, 2006) est plus complexe.

Les « végétaux » de la tradition linnéenne, réunis au sein d'un « règne végétal », ne correspondent plus à un concept actuel. Tout d'abord, ils incluent des bactéries (e.g. les anciennes « algues bleues », ou cyanobactéries, et les planctomycètes) ; de plus, au sein des eucaryotes, ils sont dispersés entre 9 des 10 règnes : les Archaeplastida, les Rhizaria, les Alvéolés, les Straménopiles, les Haptobiontes, les Cryptobiontes, les Discicristates, les Opisthochontes et les Amoebobiontes (Figure A ; Baldauf, 2008 ; Boudouresque, 2011).

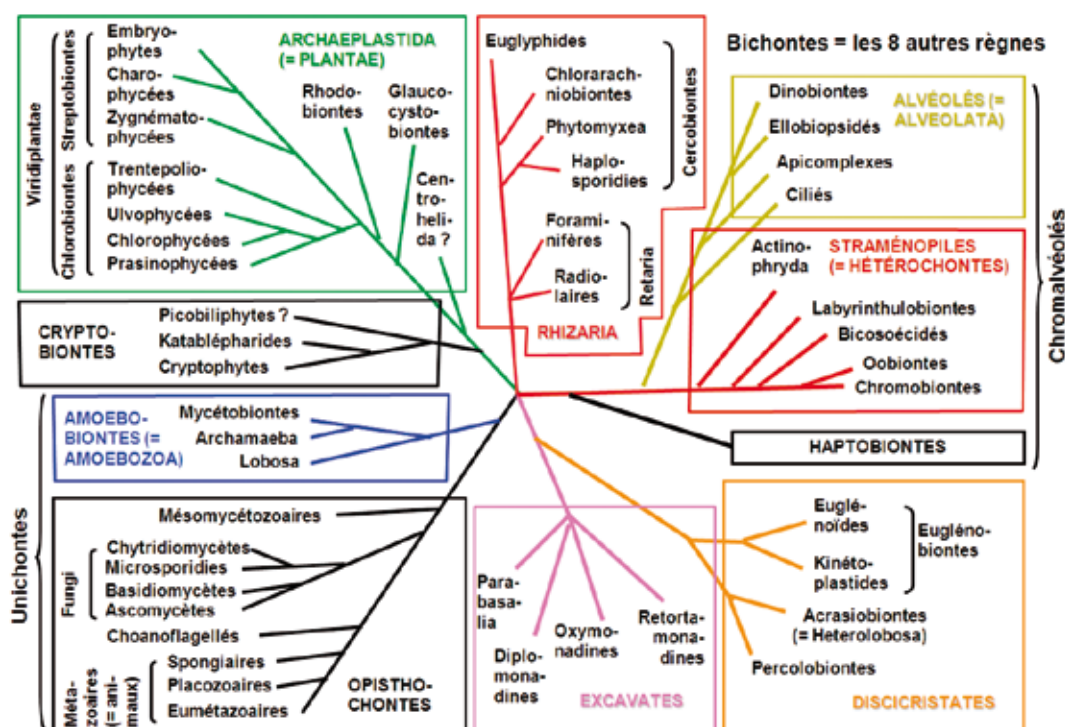


Fig. A :

L'arbre phylogénétique des eucaryotes. Chaque boîte correspond à un taxon de rang supérieur (règne). Au centre (point d'où partent 5 lignées évolutives majeures), se situe LECA (*Last Eukaryotic Common Ancestor*), l'ancêtre commun de tous les eucaryotes, un organisme sans doute unicellulaire qui vivait il y a peut-être 2.6 Ga. D'après Baldauf (2008) et Boudouresque (2011b), mis à jour.

Il en va de même des « algues », des « champignons » et des « protozoaires ». A part quelques caractères ancestraux aux eucaryotes, comme la structure 9+2 de l'appareil cinétique (Carvalho-Santos *et al.*, 2011), il n'y a rien de commun entre ces taxons, qui appartiennent à des règnes qui ont sans doute divergé très tôt, il y a plus de 2 Ga. Ces différences colossales concernent bien sûr les gènes, mais aussi la cytologie, la biochimie, la biologie et la physiologie. Concernant la physiologie, les « végétaux » réunissent par exemple des taxons photosynthétiques, mixotrophes et hétérotrophes obligatoires, ces derniers incluant de redoutables prédateurs (le Dinobionte *Karlodinium* par exemple). Inversement, au sein du règne des Straménopiles, il y a une très grande parenté génétique, cytologique et biochimique entre les Oobiontes (une partie de ce que la tradition nommait « champignons ») et les Phéophycées (algues brunes, Chromobiontes ; une partie de ce que la tradition nommait « algues »).

Dans la littérature ancienne ou « conservatrice », les termes « végétal » ou « algue » désignent des concepts très variables. Selon le cas, il s'agit (i) d'organismes pluricellulaires photosynthétiques, (ii) ou d'organismes pluricellulaires photosynthétiques ou hétérotrophes autres que les métazoaires, (iii) ou d'organismes eucaryotes unicellulaires photosynthétiques, (iv) ou d'organismes eucaryotes unicellulaires photosynthétiques, mixotrophes, parasites ou prédateurs, etc. En fonction du contexte, le lecteur doit deviner le sens que l'auteur a voulu donner à ces termes. L'abandon de termes obsolètes tels que « végétal », « algue », « champignon », etc. n'est pas simple car, n'ayant aucun sens, ou ayant des sens coutumiers « à géométrie variable », il n'est pas possible de les remplacer automatiquement par un autre terme « plus moderne ». Il faut donc remettre à plat les données, reconstruire le contexte et trouver au cas par cas le terme actuel le plus adapté.

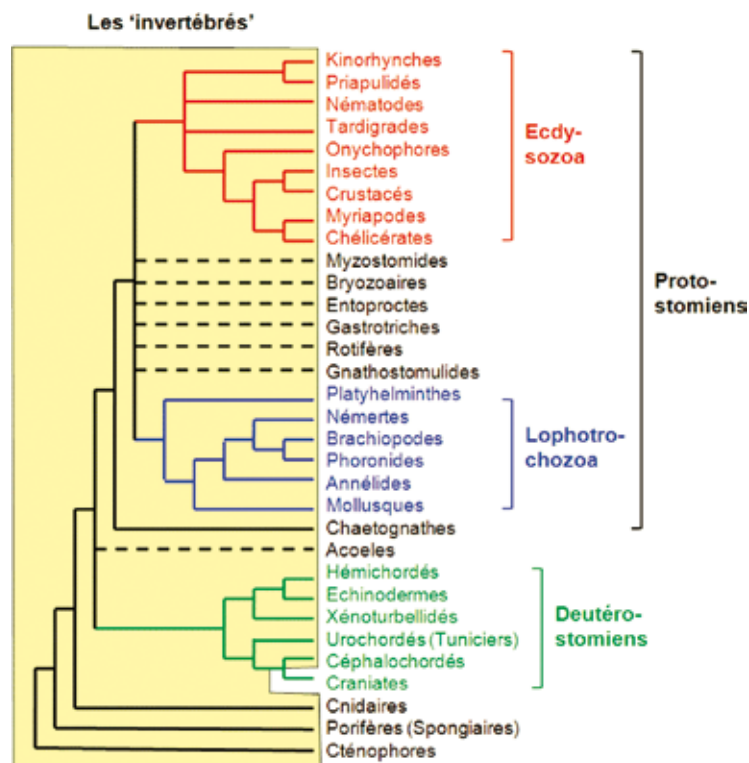


Fig. B :

L'arbre phylogénétique des métazoaires. Le groupe externe (non représenté ici) est constitué par les choanoflagellés.

Dans le cadre jaune : les « invertébrés », un ensemble paraphylétique.

D'après Marlétaz & Le Parco (2010) et Lecointre & Le Guyader (2006), synthétisé et redessiné.

Dans la littérature ancienne, le terme « règne animal » désignait l'ensemble constitué par les métazoaires et par les « protozoaire ». Ces derniers constituent un ensemble polyphylétique, dispersé entre les 10 règnes d'Eucaryotes, et ne sont donc plus considérés. En outre, une partie importante des « protozoaires » était revendiquée à la fois par les botanistes (« règne végétal ») et par les zoologistes (« règne animal »), par exemple les Dinobiontes et les Euglénoïdes. Le terme animal, au sens moderne, constitue un synonyme de métazoaire, un taxon bien défini au sein du règne des Opisthochontes (Figure A).

Au sein des métazoaires (= animaux au sens moderne), les « invertébrés » constituent un ensemble paraphylétique, comprenant tous les embranchements, sauf un, les Craniates (principalement constitué par les vertébrés, dont font partie, en particulier, les mammifères et les « poissons ») (Figure B). Il y a beaucoup moins de parenté entre un Urochordé et un Crustacé (tous deux appartiennent à l'ensemble coutumier des « invertébrés ») qu'entre un Urochordé et un Craniate. Du reste, Craniates, Céphalochordés et Urochordés sont réunis dans un vrai taxon (donc monophylétique), les Chordés (Lecointre & Le Guyader, 2006).

Les « poissons » sont dans le même cas que les « invertébrés » : il s'agit d'un terme coutumier correspondant à un ensemble paraphylétique (Figure C). Si l'on utilise le terme « poissons », il faut accepter que l'Homme en fasse partie, ce qui après tout n'est pas choquant si c'est un océanographe plongeur ! Enfin, les « polychètes », au sein des annélides, constituent un ensemble paraphylétique ; dans le présent ouvrage, quand les auteurs dont les travaux ont été utilisés parlaient de « polychètes », nous avons simplement remplacé par annélides.

La réutilisation de certains termes anciens dans un sens nouveau, plus restrictif, complique les choses. Par exemple, les « bactéries », au sens ancien, incluaient ce que l'on appelle maintenant les archées, et correspondent donc aux procaryotes ; les bactéries au sens moderne excluent les archées. Les « animaux » au sens ancien correspondaient au "règne animal" et incluaient les « protozoaires » ; les animaux au sens moderne désignent un taxon bien défini et monophylétique, les métazoaires. Enfin, les « plantes » au sens ancien désignaient le « règne végétal » ; les plantes (ou Plantae = Archaeplastidia), au sens moderne, désignent l'un des règnes d'eucaryotes (Figure A), qui inclut une partie seulement de ce que la tradition linnéenne nommait « règne végétal » ; pour ne rien simplifier, les plantes au sens moderne incluent sans doute les Centrohelida, un taxon qui faisait partie de l'ancien « règne animal » (Boudouresque, 2011).

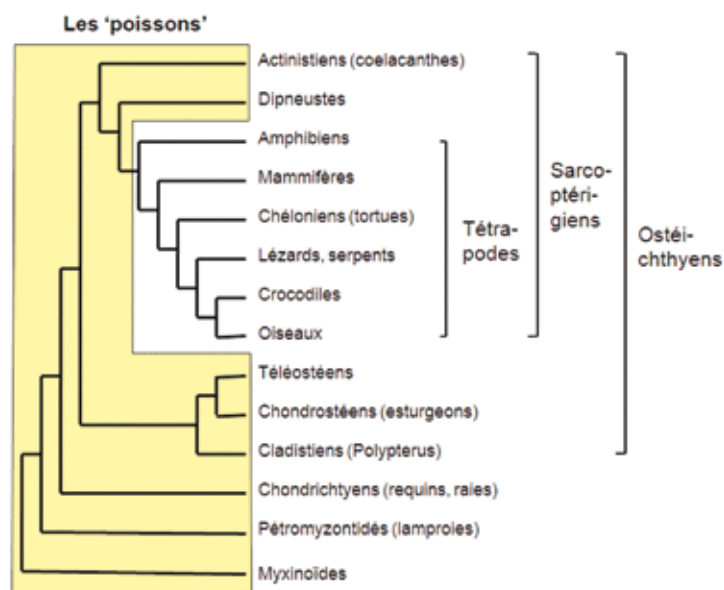


Fig. C :

Les « poissons », au sens coutumier (cadre jaune), dans l'arbre phylogénétique des vertébrés (métazoaires).

D'après Mulley & Holland (2004) et Lecointre & Le Guyader (2006), modifié et redessiné.