

Impacts du changement global sur la biodiversité en mer Méditerranée: une approche par modélisation End-to-End

Fabien Moullec

► To cite this version:

Fabien Moullec. Impacts du changement global sur la biodiversité en mer Méditerranée : une approche par modélisation End-to-End. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2019. Français. NNT : 2019MONTG015 . tel-02276939

HAL Id: tel-02276939 https://theses.hal.science/tel-02276939

Submitted on 3 Sep 2019

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers. L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie Fonctionnelle

École doctorale GAIA

Unité de recherche MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation)

Impacts du changement global sur la biodiversité en mer Méditerranée

Une approche par modélisation End-to-End

Présentée par Fabien MOULLEC Le 10 juillet 2019

Sous la direction de Yunne-Jai SHIN

Devant le jury composé de

François LE LOC'H, Directeur de recherche, IRD Daniel PAULY, Professeur, UBC Laurent BOPP, Directeur de recherche, CNRS Wolfgang CRAMER, Professeur, CNRS Didier GASCUEL, Professeur, Agrocampus Ouest Philippe CURY, Directeur de recherche, IRD François GUILHAUMON, Chargé de recherche, IRD, UMR MARBEC Yunne-Jai SHIN, Directrice de recherche, IRD, UMR MARBEC Rapporteur Rapporteur Membre du jury Membre du jury Membre du jury Président du jury Co-encadrant Directrice de thèse



THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie Fonctionnelle

École doctorale GAIA

Unité de recherche MARBEC (MARine Biodiversity, Exploitation and Conservation)

Impacts du changement global sur la biodiversité en mer Méditerranée

Une approche par modélisation End-to-End

Présentée par Fabien MOULLEC Le 10 juillet 2019

Sous la direction de Yunne-Jai SHIN

Devant le jury composé de

François LE LOC'H, Directeur de recherche, IRD Daniel PAULY, Professeur, UBC Laurent BOPP, Directeur de recherche, CNRS Wolfgang CRAMER, Professeur, CNRS Didier GASCUEL, Professeur, Agrocampus Ouest Philippe CURY, Directeur de recherche, IRD François GUILHAUMON, Chargé de recherche, IRD, UMR MARBEC Yunne-Jai SHIN, Directrice de recherche, IRD, UMR MARBEC Rapporteur Rapporteur Membre du jury Membre du jury Membre du jury Président du jury Co-encadrant Directrice de thèse





Résumé

La Méditerranée représente l'un des plus grands réservoirs de biodiversité à l'échelle mondiale. Ce point chaud de biodiversité se transforme progressivement en un point chaud du changement global sous les effets combinés de la surexploitation des ressources marines et du changement climatique. Pour être en mesure d'émettre des avis scientifiques sur la stratégie à adopter pour une gestion écosystémique des pêches à l'échelle du bassin méditerranéen, il existe un véritable défi scientifique à développer nos capacités de représentation des dynamiques spatiales des espèces exploitées et de leurs interactions sous l'influence combinée de la variabilité climatique et de la pression de pêche.

En dépit d'un grand nombre de modèles développés localement ou régionalement en mer Méditerranée, aucun ne s'est encore attelé aux modifications d'assemblages d'espèces à l'échelle du bassin avec une modélisation intégrée des écosystèmes de la physique jusqu'aux prédateurs et représentant explicitement les dimensions à la fois multi-spécifique, spatiale, et trophique. Ces travaux de thèse visent à mettre en œuvre une telle modélisation de la richesse spécifique en Méditerranée basée sur les traits de vie et représentant le cycle de vie entier d'espèces en interaction.

Dans le premier volet de la thèse, un modèle End-to-End, s'appuyant sur le couplage d'un modèle de hauts niveaux trophiques OSMOSE à des modèles de physique et de biogéochimie NEMOMED12 et ECO3M-S, a été développé. Avec cent espèces modélisées, représentant près de 95 % des captures effectuées en Méditerranée, il s'agit du premier modèle trophique de ce type intégrant une aussi grande richesse spécifique, sur une échelle spatiale aussi vaste (la mer Méditerranée dans son ensemble) et à fine résolution (20x20 km). La paramétrisation du modèle OSMOSE-MED permet une mise en cohérence des meilleures connaissances écologiques et biologiques disponibles en Méditerranée. La distribution spatiale des espèces a été intégrée dans OSMOSE-MED grâce à la construction de modèles de niche basés sur des enveloppes bioclimatiques. A d'aide d'un algorithme d'optimisation évolutionnaire, pour la première fois mis en œuvre sur un système aussi complexe, OSMOSE-MED a été calibré sur des données de biomasses et de captures observées en Méditerranée sur la période 2006-2013. La confrontation des sorties du modèle à des jeux de données indépendants des processus de paramétrisation et de calibration du modèle (campagnes MEDITS, régimes alimentaires et niveaux trophiques) permet d'accréditer le réalisme d'OSMOSE-MED pour représenter les dynamiques et le fonctionnement des écosystèmes en Méditerranée sous l'influence combinée de la pêche et du climat.

Dans le deuxième volet de la thèse, le modèle End-to-End a été utilisé pour appréhender les effets du changement climatique sur la structure et le fonctionnement trophique de l'écosystème méditerranéen. C'est la première étude à l'échelle du bassin méditerranéen à projeter les conséquences des changements physiques (i.e.,

température et salinité) et biogéochimiques (i.e., productions primaire et secondaire) sur la distribution spatiale des espèces et sur le réseau trophique. Selon le scénario d'émissions de gaz à effet de serre RCP8.5 ("business-as-usual"), nos projections mettent en évidence une augmentation globale de la biomasse et des captures, respectivement de 22% et 7% d'ici la fin du siècle. Ces augmentations, qui reflètent les augmentations de la production planctonique projetées par le modèle biogéochimique, masquent de grandes disparités géographiques. Le bassin oriental se démarque par l'augmentation globale de la biomasse associée aux espèces exotiques. Au regard des captures, OSMOSE-MED prévoit des augmentations dans le bassin est et une diminution importante dans sa partie ouest. D'autre part, un changement de la composition spécifique des captures pourrait apparaître au cours du 21^{ème} siècle avec des espèces gagnantes (e.g., anchois) et perdantes (e.g., merlu). Les espèces gagnantes seraient principalement les espèces de petits pélagiques, thermophiles et/ou exotiques, de plus petites tailles et de plus bas niveaux trophiques tandis que les espèces perdantes sont généralement les grands démersaux et pélagiques, pouvant pâtir d'un décalage spatial avec leurs proies potentielles à la suite d'une contraction ou d'un déplacement de leur aire de répartition géographique. L'ensemble des changements projetés selon le scénario RCP8.5 tend à suggérer une réorganisation importante de la structure et du fonctionnement écosystémique de la Méditerranée.

Un troisième volet de la thèse a consisté à utiliser OSMOSE-MED pour explorer des scénarios de gestion des pêches dans un contexte de changement climatique. A travers une diversité d'indicateurs basés sur la taille et sur le niveau trophique, nos projections mettent en évidence les avantages d'une plus grande sélectivité ou d'une réduction de la mortalité par pêche pour reconstituer certains stocks d'intérêts commerciaux, en particulier parmi les organismes appartenant aux groupes des démersaux, benthiques et grands pélagiques. Une réduction de la mortalité par pêche pourrait en outre inverser les tendances projetées à la baisse de la biomasse et des captures totales en Méditerrannée occidentale induites par le changement climatique. En revanche, les mesures de gestion testées ne devraient pas permettre de contrebalancer, mais d'avantage tamponner, l'ensemble des effets négatifs du changement climatique sur la structure et le fonctionnement trophique des écosystèmes.

Ces travaux représentent une avancée significative dans notre capacité à modéliser et à projeter la biodiversité marine méditerranéenne selon des scénarios de changement climatique et de gestion des pêches. Néanmoins, des améliorations sont nécessaires, relatives à la prise en compte des diverses sources d'incertitude associée au processus de modélisation ou à la prise en compte des processus évolutifs et/ou adaptatifs des populations soumises au changement global.

Mots clés : Mer Méditerranée, changement climatique, pêche, modélisation écosystémique, OSMOSE, modèle Endto-End, scénarios

ii

Abstract

The Mediterranean Sea is among the main hotspots of marine biodiversity in the world. This biodiversity hotspot is gradually becoming a hotspot of global change under the combined pressures of marine resources overexploitation and climate change. In order to be able to provide scientific advice on the strategy to be adopted for an ecosystem-based resource management at the whole Mediterranean basin scale, the scientific challenge is to develop our capacities to represent multispecies spatial dynamics under the combined influence of climate variability and fishing pressure.

Despite a large number of models developed locally or regionally in the Mediterranean Sea, no previous studies have yet addressed changes in species assemblages at the basin scale with an integrated ecosystem modelling approach from the physics to the dynamics of forage and predator species and explicitly representing multi-species, spatial, and trophic dimensions. This thesis work aims to implement such a model of species richness in the Mediterranean Sea based on life history traits and representing the entire life cycle of interacting species.

In the first part of the thesis, an End-to-End model, has been developed, based on the coupling of a high trophic level model OSMOSE to the NEMOMED12 physical model and to the ECO3M-S biogeochemical model. Including 100 modelled species, representing about 95% of the total declared catches in the Mediterranean Sea, it is the first trophic model of this type to integrate such a large species richness, on such a large spatial scale (the Mediterranean Sea as a whole) and at fine resolution (20x20 km). The spatial distribution of species has been integrated into OSMOSE-MED through the development of niche models based on bioclimatic envelopes. Using an evolutionary optimization algorithm, for the first time implemented on such a complex system, OSMOSE-MED was calibrated on biomass and catch data observed in the Mediterranean Sea over the 2006-2013 period. All the modelling steps, from the comprehensive representation of key ecological processes and feedbacks, the careful parameterization of the model, the confrontation to observed data, and the positive outcome from the validation process, allowed to strengthen the degree of realism of OSMOSE-MED and its relevance as an impact model to explore the futures of marine biodiversity under scenarios of global change, and as a tool to support the implementation of ecosystem-based fisheries management in the Mediterranean Sea.

In the second part of the thesis, the End-to-End model was used to understand the effects of climate change on the structure and trophic functioning of the Mediterranean ecosystem. It is the first

Mediterranean basin-wide study to project the consequences of physical (i.e. temperature and salinity) and biogeochemical (i.e. primary and secondary productions) changes on the spatial distribution of species and on the food web. According to the RCP8.5 greenhouse gas emissions scenario, our projections show an overall increase in biomass and catches of 22% and 7% respectively by the end of the century. These increases, which reflect the increases in planktonic production projected by the biogeochemical model, mask large geographical disparities. The eastern basin is characterized by an overall increase in biomass associated with exotic species. With regard to catches, OSMOSE-MED projects increase in the eastern basin and a significant decrease in the western part. On the other hand, a change in the specific composition of catches is projected during the 21st century with winner (e.g. anchovy) and loser (e.g. hake) species. Winner species would mainly belong to the small pelagics group, are thermophilic and/or exotic, of smaller size and of low trophic level while loser species are generally large-sized, some of them of great commercial interest, and could suffer from a spatial mismatch with potential prey subsequent to a contraction or shift of their geographic range. All the changes projected under scenario RCP8.5 suggest a major reorganisation of the ecosystem structure and functioning of the Mediterranean Sea.

A third objective of the thesis was to use OSMOSE-MED to explore fisheries management scenarios in a context of climate change. Through a variety of indicators based on size and trophic level, our projections highlight the benefits of greater selectivity or reduced fishing mortality to rebuild certain stocks of commercial interest, particularly among organisms belonging to the demersal, benthic and large pelagic groups. A reduction in fishing mortality could also reverse projected trends of declining biomass and total catches in the Western Mediterranean Sea due to climate change. Using a panel of ecological indicators, our results showed the positive effects of a more sustainable fisheries management on ecosystem structure and functioning. However, a decrease in fishing pressure may not fully compensate climate-induced changes on marine resources and ecosystems, but rather buffer some projected negative impacts.

This work represents a significant advance in our ability to model and project Mediterranean marine biodiversity under climate change and fisheries management scenarios. Nevertheless, improvements are needed in order to take into account the various sources of uncertainty associated with the modelling process or to take into account the evolutionary and/or adaptive processes of populations undergoing global change.

Keywords: Mediterranean Sea, climate change, fishing, ecosystem modelling, OSMOSE, End-to-End model, scenarios

iv

La thèse a été réalisée au sein de l'Unité Mixte de Recherche MARBEC (MARine Biodiversity Exploitation and Conservation) sur le site de l'Université de Montpellier.

En premier lieu, je tiens à remercier ma Directrice de thèse, Yunne-Jai Shin, pour avoir, d'une part, pensé le sujet scientifique qui m'a tenu en haleine et animé pendant plus de trois années et, d'autre part, pour m'avoir laissé l'opportunité de présenter le concours de l'École Doctorale GAIA à l'origine du financement de ces travaux. Yunne, travailler avec toi a été (et sera) un vrai plaisir. Sur le plan personnel, je te remercie pour les qualités humaines dont tu as fait preuve, pour ta gentillesse et ton optimisme sans faille et pour tes encouragements perpétuels lorsque les moments de doute, face à un modèle souvent récalcitrant, pouvaient s'installer. D'un point de vue professionnel, et je l'affirme avec sincérité, tu m'as appris à adopter un raisonnement et une démarche scientifique, à anticiper, à prendre du recul et à pousser ma réflexion dans ses retranchements. Des qualités très probablement nécessaires pour aspirer à devenir un "bon" chercheur. J'espère pouvoir atteindre un jour le niveau scientifique et la rapidité de pensée qui te caractérisent et que tu as tenté de m'inculquer au cours de ces quatre dernières années. Merci également pour la patience que tu as manifesté à mon égard. En guise d'humour, je retiendrai une phrase reçue dans un mail suite à la correction d'un texte le 12 mars 2018 : "fais un effort, c'est ta thèse", phrase qui t'oblige à laisser tomber ta tête sur le bureau en la lisant à 20h00 un soir d'hiver puis, à te ressaisir pour donner le meilleur de toi-même. C'est peut-être cela qu'il faudra retenir, tu m'as obligé et aidé à donner le meilleur de moi-même. Pour cette raison, merci beaucoup.

Mes remerciements s'adressent également à **François Guilhaumon**, mon co-encadrant de thèse, qui a su trouver du temps et m'encourager lorsque cela était nécessaire et dont la droite franchise, pas toujours facile à entendre de prime abord, permet, avec recul, de progresser scientifiquement. François, merci également d'avoir veillé sur mes yeux en allumant inlassablement la lumière du bureau lorsque la luminosité de la pièce déclinait dangereusement (même si je disais à chaque fois "noooonnn").

Je tiens également à remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail en dépit des nombreuses responsabilités qui les incombent. J'ai la chance d'être évalué par des scientifiques de renom et dont les qualités scientifiques sont connues et reconnues à l'échelle internationale : **Daniel Pauly**, qui emplit ma littérature scientifique depuis près de 10 ans et qui est une source d'inspiration pour le chercheur en halieutique et le citoyen engagé que je souhaite devenir ; **François Le Loc'h**, que j'ai eu l'occasion de croiser à de nombreuses reprises et dont les qualités humaines et scientifiques sont indéniables ; **Philippe Cury**, dont les travaux et les récits (par exemple, le livre une mer sans poisson) m'ont convaincu de plonger à corps perdu dans l'écologie marine et l'halieutique ; **Laurent Bopp** et **Wolfgang Cramer**, qui ont intégré un peu plus tardivement ma littérature scientifique mais qui en font désormais partie intégrante. Leurs engagements réciproques au sein de l'IPCC et/ou de l'IPBES représentent une source de motivation pour de plausibles engagements futurs à l'interface science-société ; **Didier Gascuel** a été successivement mon Professeur d'halieutique à Agrocampus Ouest et mon maître de stage de Master 2 entre 2013 et 2015. Didier représente véritablement un modèle humain et scientifique pour tout étudiant en quête d'un mentor scientifique, passionnant à écouter et déterminant dans mon choix de poursuivre dans la recherche en écologie halieutique. Il s'en est d'ailleurs fallu de peu pour que je réalise une thèse sous ta direction. Merci à toi d'examiner mon travail.

Au cours de ces trois années, Marta Coll, Didier Gascuel, David Mouillot et David Grémillet ont pris le temps de m'écouter, de m'orienter et de me conseiller lors des différents comités de thèse organisés. Je tiens à les remercier pour leurs conseils précieux et avisés qui ont permis le bon déroulement de mes travaux.

Sans l'aide de **Nicolas Barrier** et **Philippe Verley** ces travaux de thèse n'auraient pas pu être menés à bien. Nicolas et Philippe, merci beaucoup pour votre soutien et votre appui technique au début de cette aventure. Vos qualités humaines et scientifiques sont remarquables et ont permis de maitriser mon stress de début de thèse face à un modèle OSMOSE et à un calculateur DATARMOR pas toujours faciles à maîtriser. Je retiendrai, par exemple, une phrase à la fin d'un mail (dont les mots clés étaient : parallélisation MPI, C++/MPI, CPUs, monothread, multithread, DATARMOR, OSMOSE, R) envoyé par Philippe le 12 mai 2017, à 11h29, après plus d'un mois de bataille informatique et la sensation que rien ne fonctionnerait : "Message important : on va y arriver, même si ça nous prend du temps et que ça n'est pas facile !". Merci à vous deux.

L'expérience d'une thèse ne se résume pas à l'aspect scientifique, elle s'étend aux rencontres humaines et aux échanges collégiales menés chaque jour autour d'un café, au détour d'un couloir, à l'instant d'une pause déjeuner et surtout lors du partage d'un bureau.

A cette occasion, il n'y aura pas assez de mots pour remercier **Laure Velez**, ma co-encadrante officieuse de thèse et une amie officielle. Laure, tu mériterais l'HDR rien que pour ça (...si tu te motivais à finir ta thèse, entamée il y a plus de 8 ans tout de même...) Avec patience, pédagogie, gentillesse et humour, tu m'as tellement appris ! Je t'adresse le plus grand des mercis pour les instants partagés au bureau comme à l'extérieur (donc également merci à Julien). On ne pouvait rêver d'une meilleure colocataire de bureau.

Tiens à ce propos, le 23 août 2018 à 17h16 (horaire quotidiennement propice au relâchement), j'avais plaisanté en disant : "Laure c'est un peu le phare de ma vie". En tout cas, tes lumières m'auront orienté durant ces quatre années. Merci Laure.

Parmi les personnalités et amitiés marquantes, avec lesquelles j'ai partagé le désormais connu "bureau presque parfait" et constitué la team Run'Up, **Nicolas Loiseau** (Copain toujours là !!! accompagné de Jenni et désormais de Hinatea), **Criscely Lujan** (ma péruvienne préférée), **Clara Péron** (oui j'aurai dû enlever des espèces plus tôt, j'en ai quand même enlevé 14 après ton départ...Pour cette raison, et pour d'autres, tu n'aurais pas dû partir !) et **Romain Pete** (sans conteste le plus drôle). Chacun à votre tour, chacun à votre manière, vous avez rendu mon quotidien agréable et vous êtes à l'origine de la plus grande des motivations à venir travailler, dans la joie et la bonne humeur. Je pourrais écrire un mot sur chacun d'entre vous mais je préfère m'arrêter sur ce que vous avez tous en commun : l'extrême gentillesse, le plus hilarant des humours, la plus grande des générosités, la plus grande bienveillance, l'altruisme le plus total, l'honnêteté la plus sincère, une sportivité sans limite, les doses de calme et de folie idéales pour rendre chaque heure passée au travail la plus agréable possible. Comme dirait Criscely : "le bureau 64 c'est la familiaaa" et elle a totalement raison... C'était bien d'être avec vous, c'était même très, très, bien. Merci.

En dehors du bureau 64, l'UMR MARBEC rassemble des techniciens, des chercheurs, des stagiaires, des ingénieurs, des doctorants et des post-doctorants aux qualités humaines remarquables.

Si je m'attarde au 1^{er} étage du bâtiment 24 de l'Université de Montpellier, je citerais **Béatrice** (une très bonne complice la journée, une partenaire exceptionnelle de soirées studieuses (ou pas) et tardives au laboratoire. Béa désolé d'avoir été une "imposture" pendant plus de trois ans. Merci pour tout...), **Corinne** (d'une gentillesse incroyable ! Merci Corinne), **Claire** (quelle idée de partir au Brésil), **Maud** (une très bonne camarade de bêtise, merci), **Sabrine** (d'une grande sympathie), **Maryline** (toujours prête à discuter), **Patricia** (d'un rire communicatif), **David Mc.** (un humour écossais sans égal), **Eva M.** (mon binôme de début de thèse (que tu as validé bien avant moi) au caractère bien trempé), **Marlène** (merci pour ces longues discussions les deux premières années), **Théo, Anne-Sophie, Nicolas M.** (toujours un mot gentil), **Emilie** (fan de plats surgelés Picard et non dénuée d'humour), **Eva, Sophie, Thibault, Elsa, Masroor, Laura, Jehan-Hervé** (un humour à ne pas prendre à la lettre), **Guy** (d'une grande sagesse) et **Catherine** (accro au café dès 9h00 le matin). Tous, vous avez contribué à rendre ma vie quotidienne au 1^{er} étage des plus agréable.

Au rez-de-chaussée, je n'oublierais pas de citer et de remercier **David M.** (le chercheur brillant passant régulièrement la porte du bureau 64 pour s'assurer que les petits jeunes qui y vivent se portent au mieux), **Sébastien** (d'une extrême gentillesse et culture et avec qui il ne faut pas aller courir sous peine

d'humiliation), **Fabien L.** (qui passait régulièrement discuter gonflette, sciences et boire un café), **Fabien R.** (toujours un mot gentil, un sujet de discussion et une attention), **Yann** (sans qui rien ne fonctionnerait administrativement et toujours prêt à répondre à mes sollicitations de dernières minutes), **Sandrine** (toujours un sourire, un conseil, une touche d'humour avec l'accent du sud).

Au rythme des semestres, les stagiaires vont et viennent au sein du laboratoire, je n'en citerai et remercierai que quelques-uns en gardant en mémoire les autres : **Quentin** (colocataire de bureau pendant quelques semaines, à l'origine de discussions philosophiques et éthiques passionnantes), **Florence**, **Juliette** (ou Justine, je ne sais plus), **Gaël** (colocataire de bureau pendant quelques mois, merci d'avoir troué les feuilles de mes plantes avec les pistolets NERF) et **Margot** (ahah...).

Bien évidemment, c'est l'ensemble des membres de l'UMR MARBEC qui est à l'origine de mon bienêtre et de mon épanouissement personnel quotidien au travail. Je leur adresse toute ma gratitude et mes remerciements à travers ces quelques lignes.

Si ces trois-quatre années ont été mémorables, ce n'est pas uniquement grâce au travail, c'est en grande partie grâce à mes copains colocataires. Ceux qui ne sont restés que quelques mois : **Malicia** et **Fabien** (merci à vous pour tous les bons moments partagés, les soirées, les discussions, les rires...) et surtout le trio magique : **Tangi, Charlotte** et **Yako**. On pense pouvoir trouver aisément les quelques mots qui résumeront et qualifieront la vie partagée à vos côtés dans la maison du 7 rue Gamay mais c'est en réalité bien plus compliqué : vous êtes tous les trois exceptionnels, inclassables et complémentaires ! Même si vous vous moquiez quand je disais que la coloc c'était "la famille", je le pense et continuerai à le penser ! Les navigations sur la Mouche qui Pète, les jeux de société où j'étais toujours le n..., les repas améliorés, les randonnées, Juliette Armanet à la folie, les soirées critiques L'amour est dans le pré ou Top Chef, les week-ends dans les Cévennes, les badmintons, la fête de la soupe à Florac, les films avec une note Allociné inférieure à 2, les discussions autour du comptoir de la cuisine, les retours tardifs sur la route de Ganges, les étapes au Mas de Coulet, la casita... Merci pour tous ces moments, merci pour votre soutien, merci pour tout !

Enfin, je tiens à adresser le plus grand des MERCIS à ma famille : ma mère, ma sœur et mon beaufrère qui, par leur soutien indéfectible, leur patience et leur amour ont permis l'accomplissement de l'ensemble de mes projets personnels et professionnels tout au long de ces années. Vous êtes merveilleux et c'est finalement grâce à vous trois qu'il m'est donné l'occasion de rédiger ces quelques lignes...MERCI.

À mon père.

viii

Table des matières

Résumé	•••••	
Abstract.	•••••	ii
Remercie	ments.	V
<i>Table</i> des	s matiè	resix
Liste des j	figures	xiv
Liste des	tableau	<i>ıx</i> xix
Chapitre	1. Intro	duction générale1
1.	1	L'océan mondial à l'heure de l'Anthropocène 1
	1.1.1	De l'importance de l'océan mondial1
	1.1.2	À un océan mondial en danger
1.	2	La mer Méditerranée, un point chaud de la biodiversité et du changement global
	1.2.1	Biodiversité : Origines et caractéristiques16
	1.2.2	La Méditerranée proche du burn-out ?19
1.	3	La pêche, une activité millénaire en Méditerranée 24
	1.3.1	Bref aperçu historique : le déplacement de la ligne de référence
	1.3.2	État actuel des ressources exploitées26
	1.3.3	Impacts écosystémiques d'une activité millénaire31
1.	4	La Méditerranée sous l'influence du changement climatique
	1.4.1	Profils représentatifs d'évolution de concentration et projections futures

	1.4.2	Impacts "bottom-up" du changement climatique	39
	1.4.3	Impacts du changement climatique sur les ressources marines	46
	1.4.4	Changement climatique et pêcheries	55
	1.5	L'Approche Ecosystèmique des Pêches	67
	1.6	La modélisation, outils clé de l'approche écosystémique	71
	1.7	Enjeux, problématiques et objectifs de la thèse	76
Chanit	na 2 Cat	abing the hig picture of the Mediterraneon Cae biodiversity with an and to and	
Chapit	re z. Calo	ching the big picture of the Mediterranean sea biodiversity with an end-to-end	70
model	of climat	e and fishing impacts	/8
	2.1	Introduction	79
	2.2	Materials and Methods	81
	2.2.1	The low trophic levels model NEMOMED 12 / Eco3M-S	81
	2.2.2	The high trophic levels model OSMOSE	83
	2.2.3	Parameterization of OSMOSE-MED	84
	2.2.4	Modelling high trophic level species distribution	87
	2.2.5	Calibration of the end-to-end model OSMOSE-MED	88
	2.2.6	Evaluation of OSMOSE-MED outputs with independent data	90
	2.3	Results and discussion	91
	2.3.1	Calibration	91
	2.3.2	Confronting OSMOSE-MED to observations and current knowledge	92
	2.3.3	Emerging spatial patterns	100
	2.4	Conclusion and perspectives	103
	2.4.1	The OSMOSE-MED challenge	103
	2.4.2	Limitations of the model	105
	2.4.3	Potential uses of OSMOSE-MED	107

Х

Chapit	.re 3. An i	End-to-End model reveals losers and winners in a warming Mediterranean Sea	109
	3.1	Introduction	110
	3.2	Materials and Methods	113
	3.2.1	General structure of the end-to-end modelling chain	113
	3.2.2	The regional biogeochemistry model Eco3M-S	114
	3.2.3	The high trophic level model OSMOSE	115
	3.2.4	Implementation of the future scenario	116
	3.3	Results	118
	3.3.1	Current and future environmental conditions	118
	3.3.2	Current and future plankton productivity	119
	3.3.3	Current and future species geographic distribution	119
	3.3.4	Projected changes in biomass of the high trophic level species	120
	3.3.5	Projected changes in size structure	124
	3.3.6	Projected changes in trophic indicators	125
	3.3.7	Projected changes of catch	126
	3.4	Discussion	128
	3.4.1	Advances, limits and perspectives	128
	3.4.2	Structure and functioning of the Mediterranean Sea ecosystem under climate change	131
	3.5	Conclusion	135
Chapit	re 4. Reb	uilding Mediterranean marine resources under climate change	136
	4.1	Introduction	137
	4.2	Materials and methods	139
	4.2.1	The End-to-End modelling chain	139
	4.2.2	Fishing scenarios and simulation design	140

Chapitre 3. An End-to-End model reveals losers and winners in a warming Mediterranean Sea ... 109

4.2.3	Indicators of ecosystem structure and functioning	141
4.3	Results	144
4.3.1	Projected changes in biomass and catch	144
4.3.2	Projected changes in trophic indicators	147
4.3.3	Projected changes in size-based indicators	148
4.3.4	Multivariate analysis of fishing and climate change scenarios	150
4.4	Discussion	151
Chapitre 5. Cor	clusion et perspectives	158
5.1	Changement global et modélisation	158
5.2	OSMOSE-MED, une avancée significative pour la gestion écosystémique	159
5.3	Que révèlent les projections futures d'OSMOSE-MED ?	160
5.4	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED	163
5.4 5.5	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED	163 166
5.4 5.5 5.5.1	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED Perspectives de recherche La prise en compte des interactions trophiques modifie-t-elle les projections des changem biogéographiques de la richesse spécifique ?	163 166 ents 167
5.4 5.5 5.5.1 5.5.2	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED Perspectives de recherche La prise en compte des interactions trophiques modifie-t-elle les projections des changem biogéographiques de la richesse spécifique ? Quel avenir pour la diversité fonctionnelle ?	163 166 ents 167
5.4 5.5 5.5.1 5.5.2 5.5.3	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED Perspectives de recherche La prise en compte des interactions trophiques modifie-t-elle les projections des changem biogéographiques de la richesse spécifique ? Quel avenir pour la diversité fonctionnelle ? Quelles sont les conséquences écosystémiques d'une pêche durable face au changement climatique ?	163 166 167 167 167
5.4 5.5 5.5.1 5.5.2 5.5.3 5.5.4	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED	163 ents 167 167 167 eches 169
5.4 5.5 5.5.1 5.5.2 5.5.3 5.5.4 5.6	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED. Perspectives de recherche	163 ents ents 167 167 167 èches 169 169
5.4 5.5.1 5.5.2 5.5.3 5.5.4 5.5.4 5.6 <i>Kéférences bibl</i>	Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED. Perspectives de recherche La prise en compte des interactions trophiques modifie-t-elle les projections des changement biogéographiques de la richesse spécifique ? Quel avenir pour la diversité fonctionnelle ? Quelles sont les conséquences écosystémiques d'une pêche durable face au changement climatique ? Dans un contexte de changement global, quels scénarios de gestion écosystémique des pé envisager ? Conclusion	163 ents 167 167 167 168 èches 169 169 171

Annexes chapitre 2	229
Annexes chapitre 3	259
Annexes chapitre 4	270
Publications	274

Liste des figures

Figure 1 : Impacts anthropiques cumulés sur les écosystèmes marins en 2013. Les scores d'impact sont basés sur 19 pressions anthropiques. Les couleurs représentent les quantiles 10 %, exceptée la couleur rouge représentant 5 % des plus hauts scores. Les régions où il existe une couverture glaciaire permanente ou saisonnière sont grisées en raison de l'incertitude associée au score. D'après Halpern et al. (2015).....5 Figure 2 : A gauche : Tendance des captures marines mondiales déclarées et "reconstruites" sur la période 1950-2010. L'incertitude associée à la reconstruction des données de captures est représentée en pointillé. A droite : Captures Figure 3 : Évolution de l'état des stocks de poissons et macroinvertébrés marins mondiaux de 1974 à 2015. D'après Figure 4 : A gauche : Évolution observée dans les concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre: dioxyde de carbone (CO2, vert), méthane (CH4, orange) et oxyde nitreux (N2O, rouge). A droite : Évolution des températures de surface observé entre 1901 et 2012 (dérivée des tendances des températures déterminées par régression linéaire d'un ensemble de données, voir GIEC (2014)). Seules les régions permettant une estimation robuste sont représentées. Les autres régions apparaissent en blanc. D'après GIEC (2014).....11 Figure 6 : Extraits d'un article du journal "Le Monde", paru le 19 janvier 2016, rédigé par M. Valo et d'un article publié Figure 7 : Évolution du développement humain et de l'empreinte écologique des pays méditerranéens. L'empreinte écologique est une mesure des besoins humains vis-à-vis des écosystèmes. Elle représente entre autre la quantité de zones terrestres et maritimes biologiquement productives nécessaire pour répondre à la consommation humaine. Figure 8 : Évolution des captures totales déclarées (selon FAO-GFCM (1970 – 2016) et Sea Around Us (1950 – 2014), courbes en pointillées) et reconstruites (Sea Around Us) sur la période 1950-2014. NB : les captures "déclarées" selon le Sea Around Us inclues les thons et bénéficient d'un recoupement avec diverses bases de données nationales. Source Figure 9 : A gauche : Forçages radiatifs en fonction des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre RCP. A droite : Anomalies de température en fonction de l'émission et de l'accumulation de CO2 anthropique (gaz à effet de serre).

Figure 16 : Exemples de fonctionnement des contrôles bottom-up et top-down. Dans le contrôle bottom-up (panel de gauche), l'environnement physique (abiotique) est moins favorable au développement du phytoplancton. Par relation trophique, la perturbation induite se propage le long du réseau trophique. Les abondances de chaque niveau trophique sont corrélées positivement entre elles. Dans le contrôle top-down, l'activité de pêche est le principal perturbateur des top-prédateurs. L'effet d'une réduction d'abondance se propage par cascade trophique. D'après Cury et al. (2003).

 Figure 18 : Evolution temporelle de la température moyenne des captures (MTC) en Méditerranée au cours de la période 1970-2010. D'après Tsikliras & Stergiou (2014). L'image en haut, à droite, est issue de Cheung et al. (2013).

Figure 19 : Cartographie de 99 aires marines protégées en Méditerranée. Le plateau continental apparait en gris foncé. La taille des cercles est proportionnelle à la surface de l'aire marine. D'après Guilhaumon et al. (2015). 65

Figure 25 : Comparison of predicted and observed (average FAO-SAU catches) ranks of catches by species. Circle size is proportional to the predicted catches. Predictions and data for the 2006-2013 period. Solid line is 1:1 relationship.

Figure 27 : Diets simulated by OSMOSE-MED and the Mediterranean Ecopath model for four species (two small pelagic fish species (European anchovy and European pilchard) and two dermersal fish species (Red mullet and European

hake)). Functional groups of Ecopath model in which OSMOSE-MED species are grouped are indicate in brackets. In
Figure 28 : Spatial distribution of the simulated total biomass (top) and catches (bottom) (all HTL species confounded) expressed in t.km ⁻² . Upper and right hand side plots respectively represent the meridionally and zonally averaged
Figure 29 : Spatial distribution of mean size (mean size weighted by species abundance) expressed in cm. Margins
represent the meridionally and zonally averaged weighted size
Figure 31 : Projected relative change in biomass between the current period (2006-2013) and the future (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under the emission scenario RCP8.5
Figure 32 : Projected longitudinal and latitudinal changes in total biomass (all high trophic levels species confounded) between current (2006-2013) and future periods (2021-2050 in yellow; 2071-2100 in blue) under emission scenario RCP8.5. The dotted line indicates no change in biomass
Figure 33 : Projected relative changes in total biomass (all high trophic levels species confounded) between the current (2006-2013) and future periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) in continental shelf (depth \leq 200 m) and offshore (> 200 m) under emission scenario RCP8.5. The dotted line indicates no change in total biomass
Figure 34 : Total biomass and biomass of pelagic, demersal and benthic species for current (2006-2013) and future time periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5
Figure 35 : Proportion of total biomass within different size-classes for current (2006-2013; grey bars) and future time periods (2021 - 2050, yellow bars; 2071 - 2100, blue bars) under emission scenario RCP8.5
Figure 36 : Trophic indicators values (HTI and MTLc) for current (2006-2013; grey bars) and future time periods (2021 - 2050, yellow bars; 2071 - 2100, blue bars) under emission scenario RCP8.5
Figure 37 : Relative changes in catches (all exploited species confounded) by Geographical Sub-Area (GSA) between the current period (2006-2013) and the future (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5.
Figure 38 : Total catch and catch of demersal, pelagic and benthic species for current (2006-2013) and future time periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5
Figure 39 : Projected relative changes in catch by the end of the century (2071 – 2100), by Geographical Sub-Area (GSA), resulting from the RCP8.5 climate change scenario combined with three different fishing scenarios (bottom: decrease by 40% of the fishing mortality, middle : status quo or business as usual management, top: increase by 40% of the fishing mortality). Changes were compared to baseline period (2006-2013)

Figure 41 : Projected relative change in the Mean Trophic Level of the community (MTLc, purple points) and the Marine Trophic Index (MTI, yellow points) under climate change (RCP8.5 in middle and right-hand side panels) and various fishing scenarios (in x-axis). Changes were compared to current status quo scenario (dashed line) with climate and fishing conditions in 2006-2013. Lc corresponds to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

Figure 42 : Projected relative change in the Large Fish Indicator (LFI, brown points), the Mean Maximum Length of the community (MMLc, light green points) and the slope of size spectra (dark green) under climate change (RCP8.5) and various fishing scenarios. Changes were compared to current status quo scenario (dashed line) with climate and fishing conditions in 2006-2013. Lc corresponds to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Scénarios RCP (Representative Concentration Pathway) et caractéristiques associées d'après Moss et al.
(2010). Un forçage radiatif est un changement du bilan radiatif, soit une différence entre le rayonnement entrant et
le rayonnement sortant au sommet de la troposphère
Table 2 : Parameters of the seven low trophic level compartments used to build the trophic links with OSMOSE. Other
parameters used to run ECO3M-S are documented in Auger et al. (2011), Ulses et al., (2016) and Kessouri et al., (2017).
Table 3 : Order at which parameters were estimated in the multi-phase calibration of the OSMOSE-MED model, using
the evolutionary optimization algorithm included in the Calibrar R package90
Table 4 : Ecological indicators used to assess the impacts of fishing scenarios on Mediterranean marine resources and
ecosystem structure and functioning

Chapitre 1 Introduction générale

Ce chapitre introductif vise à situer les contextes écologique et scientifique dans lesquels s'inscrivent ces travaux de thèse. Dans un premier temps, Il s'agira de préciser l'importance de l'océan mondial pour nos sociétés puis, de proposer une synthèse à l'échelle globale des pressions et menaces affectant les écosystèmes marins et les biens et services qu'ils fournissent aux sociétés humaines. Dans un second temps, après avoir posé les bases de la situation mondiale, nous détaillerons les enjeux régionaux liés à la mer Méditerranée, une mer archétypale, qui concentre, sur seulement 0.82 % de la surface océanique mondiale, à la fois une très grande diversité biotique et l'ensemble des impacts anthropiques pouvant exister sur la planète. Nous aborderons ensuite le cadre générique de l'approche écosystémique des pêches, une expression se révélant d'abord être un concept, un paradigme et désormais une approche concrète, parfois juridiquement contraignante, de gestion des écosystèmes marins exploités. Finalement, nous nous focaliserons sur un des outils majeurs de la gestion écosystémique, la modélisation. Plus particulièrement, nous nous attacherons à démontrer la nécessité d'une modélisation écosystémique pour évaluer, anticiper et explorer les futurs probables des écosystèmes, de la biodiversité et des ressources halieutiques.

1.1 L'océan mondial à l'heure de l'Anthropocène

1.1.1 De l'importance de l'océan mondial

L'océan mondial couvre 70.8 % de la surface de la Terre, soit 361 millions de km², pour un volume évalué à 1332 millions de km³. Il représente respectivement 97 et 99 % de l'hydrosphère et des espaces de vie disponibles sur Terre en volume, et produisent, grâce au phytoplancton, 50 à 85 % de l'oxygène disponible sur notre planète. Plus de trois milliards de personnes dépendent directement ou indirectement des océans et de la biodiversité marine qui s'y développe pour subvenir à leurs besoins. La FAO (Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture) estime que la pêche et l'aquaculture assurent la subsistance de 10 à 12 % de la population mondiale. Selon Selig et al. (2018), 775 millions de personnes sont dépendantes des écosystèmes marins pour des raisons économiques, de sécurité alimentaire ou encore de protection côtière. Parmi ces 775 millions de personnes, 525 millions le sont pour des raisons nutritives. En 2016, la production halieutique globale, pêche et aquaculture confondues, a atteint une valeur record d'environ 171 millions de tonnes et a généré plus de 362 milliards de dollars américains à la première vente (FAO, 2018d). Au niveau mondiale, la part de la production halieutique destinée à la consommation humaine directe a considérablement augmenté en quelques décennies et est aujourd'hui d'environ 88 %, soit 151 millions de tonnes, le reste (20 millions de tonnes) étant principalement réduit en farine et en huile et utilisé pour les élevages aquacoles et agricoles (FAO, 2018a). Toujours selon la FAO, environ 3.2 milliards de personnes dépendaient en 2016 du poisson (d'origine marine et continentale) comme source de protéine animale. Autrement dit, le poisson représentait au moins 20 % de leur apport moyen en protéines animales. En outre, les ressources halieutiques représentent environ 17 % des protéines animales consommées par la population mondiale. La demande en protéines animales d'origine aquatique n'a cessé de croitre depuis 1961 et l'augmentation annuelle moyenne de la consommation de produits halieutiques (3.2 %) a dépassé non seulement la croissance démographique (1.6 %) mais également la croissance de la consommation de l'ensemble des produits d'origine terrestre (2.8 %) sur la période 1961-2016. Bien qu'une forte disparité géographique existe, la consommation de poisson par personne et par an atteint aujourd'hui en moyenne 20.5 kg. Elle était d'environ 9 kg en 1961. La gestion de la pêche et de l'accès aux ressources halieutiques relève donc d'un enjeu de sécurité alimentaire mondiale, particulièrement pour les pays les plus pauvres pour lesquels les produits halieutiques sont parfois la seule source de protéines animales. Parallèlement à son importance pour la consommation humaine, l'activité de pêche joue également un rôle social et économique majeur. Les statistiques officielles font état de 40.3 millions de personnes engagées totalement, partiellement ou occasionnellement dans le secteur primaire des captures de pêche, 19.3 millions dans l'aquaculture. Les ressources halieutiques comptent parmi les produits alimentaires les plus échangées dans le monde. En 2016, près de 60 millions de tonnes (35 %) de poissons et d'autres produits aquacoles ont été exportées sur les marchés internationaux pour un montant de 143 milliards de dollars (FAO, 2018d). La pêche occupe ainsi une place importante, tant à travers son rôle économique et social qu'à travers la sécurité alimentaire qu'elle peut assurer pour de nombreuses populations.

Les services écosystémiques fournis par l'océan mondial ne se cantonnent pas aux services d'approvisionnement tels que l'activité de pêche. Ce ne sont donc pas 3 milliards mais 7.6 milliards de d'habitants qui dépendent en 2019 des océans pour leur bien-être. Selon le rapport d'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), les services écosystémiques peuvent se décliner en trois autres types : les services de soutien (e.g. cycle des éléments et des nutriments), les services culturels (e.g. tourisme, bénéfices esthétiques et spirituels, loisirs) et les services de régulation (e.g. séquestration et stockage du carbone, prévention de l'érosion, traitement des eaux usées). L'océan mondial est ainsi responsable de l'absorption de plus d'un quart (>25 %) des émissions anthropiques de dioxyde de carbone émises au cours de la période industrielle (DeVries, 2014; Khatiwala et al., 2013; Le Quéré et al., 2018). En outre, en absorbant près de 93 % de la chaleur accumulée dans l'atmosphère, l'océan mondial joue un rôle majeur dans la régulation du climat (Gattuso et al., 2015; GIEC, 2014; Schuckmann et al., 2016). Il est également moteur des grands processus biogéochimiques à l'œuvre sur Terre (Rahmstorf, 2002).

La valeur des services écosystémiques marins et côtiers est ainsi évaluée à plus de 20 900 milliards de dollars annuellement (Costanza et al., 2014). A titre de comparaison, le PIB (produit intérieur brut) des Etats-Unis a atteint 20 200 milliards de dollars en 2018.

Néanmoins, en dépit des services écosystémiques rendus, parfois en raison des services écosystémiques rendus, l'océan mondial se dégrade sous l'influence grandissante du changement global.

1.1.2 À un océan mondial en danger

En 2050, la population mondiale devrait s'établir à 9.7 milliards d'habitants, nous étions 2.6 milliards en 1950, nous serons 11.2 milliards d'ici à 2100 (United Nations, Department of Economic and and Social Affairs, Population Division, 2017). Plus de 40 % de la population mondiale vit actuellement sur une bande côtière de moins de 100 km et ce pourcentage continue à progresser (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). A mesure que la pression démographique et l'activité économique augmentent dans les zones côtières, les pressions anthropiques sur les écosystèmes marins s'accroissent et se cumulent (Butchart et al., 2010; Halpern et al., 2015; Minin et al., 2019). Nos activités affectent directement ou indirectement la quasi-totalité des océans et la biodiversité qui les occupent. Seul 13.2 % de l'océan mondial peut aujourd'hui encore être considéré comme à l'état "sauvage" (Jones et al., 2018). Pour autant, Halpern et al. (2015) ont calculé que 97.7 % des océans faisaient l'objet de multiples perturbations. Le changement global, à travers le changement climatique et des phénomènes massifs de pollution, d'invasion biologique, d'eutrophisation, de perte, de dégradation et/ou de fragmentation d'habitats, de surexploitation des ressources vivantes, tend à altérer le fonctionnement des écosystèmes et réduire les biens et services qu'ils fournissent (Barnosky et al., 2012; Cardinale et al., 2012; Halpern et al., 2015; Hammerschlag et al., 2019; IPCC, 2014; Parmesan and Yohe, 2003; Poloczanska et al., 2016; Smale et al., 2019; Vitousek et al., 1997; Wilcox et al., 2015; Worm et al., 2006). Les activités humaines sont en passe de mener à la 6^{ème} grande crise d'extinction et ce à un rythme encore jamais observé au cours des 550 millions d'années passées (Barnosky et al., 2011; Davis et al., 2018; Dirzo et al., 2014; Dirzo and Raven, 2003; Godet and Devictor, 2018; Leakey and Lewin, 1996; Steffen et al., 2011). Le taux d'extinction des espèces est en effet aujourd'hui 100 à 1000 fois plus élevé gu'il ne l'était avant l'ère pré-humaine (Pimm et al., 1995). A titre d'exemple, Lotze & Worm (2009) ont calculé que les populations marines exploitées auraient décliné de 89 % par rapport à leurs niveaux d'abondance historiques. Au cours des 40 dernières années, l'abondance des poissons marins et de certaines espèces de baleine a respectivement diminué de 38 % et 80-90 % (McCauley et al., 2015). Toujours au cours des 40 dernières années, les vertébrés marins (poissons, oiseaux marins, tortues de mer, mammifères marins) ont, en moyenne, décliné en abondance de 22 % (McCauley et al., 2015). A une échelle d'avantage locale, Roff et al. (2018) ont montré qu'au cours des 55 dernières années, les captures par unité d'effort (CPUE) de trois espèces de requin (requin marteau, requin baleine et requin tigre) ont diminué de 74 à 92 % le long des côtes australiennes. Il s'agit bien sûr, pour les espèces marines, d'extinction le plus souvent d'origine commerciale (McCauley et al., 2015). Néanmoins, ces extinctions commerciales peuvent amener à des extinctions écologiques, l'abondance des espèces devenant insuffisante pour assurer leur rôle fonctionnel au sein des écosystèmes. Au cours des 150-300 dernières années, en zones côtières et estuariennes, les activités humaines, exploitation et dégradation d'habitats en tête, ont entrainé un épuisement rapide de plus de 90 % des espèces autrefois abondantes, ont détruit plus de 65 % des herbiers et des zones humides (35 % des zones humides ont été perdues entre 1970 et 2015), ont dégradé la qualité des eaux et ont accéléré les invasions biologiques (Lotze et al., 2006; Ramsar Convention on Wetlands, 2018). Au regard des zones humides, dont les services rendus bénéficient à plus d'un milliard d'êtres humains, leur disparition est 3 fois plus rapide que celle des forêts (Ramsar Convention on Wetlands, 2018). Dans 45 et 42 % des cas d'épuisement et d'extinction, les facteurs responsables n'agissent pas en isolation mais d'avantage en synergie où, très souvent, exploitation et perte d'habitats sont parties intégrantes du cocktail érosif de la biodiversité (Lotze et al., 2006).

A l'époque de l'Holocène (de 10 000 à 12 000 ans avant le présent) succède donc le temps de l'Anthropocène et de la "grande accélération" (Crutzen, 2002, 2006), période durant laquelle l'influence d'*Homo sapiens* sur la biosphère a atteint un niveau tel, qu'elle est devenue une "force géologique" majeure, capable de rivaliser dans ses impacts sur le fonctionnement du système Terre avec les "grandes forces de la Nature" (Steffen et al., 2011). Ladite période débuterait en 1950, date à laquelle, un changement abrupt d'un ensemble d'indicateurs socio-économiques et écologiques est observé (e.g. population mondiale, utilisation de fertilisants, transport, urbanisation, tourisme ou encore dioxyde de carbone, acidification, captures de pêche, domestication des terres) (Steffen et al., 2015). Néanmoins, Yasuhara et al. (2012)

estiment que la dégradation écologique des systèmes marins aurait commencé bien plus tôt, dès le 18^{ème} siècle en Europe et en Amérique du nord et dès le 19^{ème} siècle en Asie. Selon ces auteurs, le 20^{ème} siècle marque une accélération des processus de dégradation, ceci principalement après la seconde guerre mondiale, période de reprise et de croissance économique importante. Aucune zone de la planète ne semble échapper aux évolutions en cours et aux impacts anthropiques parfois cumulatifs (Halpern et al., 2008, 2015; Stock et al., 2018). Entre 2008 et 2013, Halpern et al. (2015) ont ainsi mis en évidence une augmentation de 66 % des impacts humains sur les océans, la plupart de ces impacts étant majoritairement lié aux effets du changement climatique. Selon ces mêmes auteurs, 5 % de l'océan mondial est fortement impacté par les activités humaines croissantes tandis que 10 %, seulement, semble peu impacté et bénéficie d'une réduction des pressions anthropiques.



Figure 1 : Impacts anthropiques cumulés sur les écosystèmes marins en 2013. Les scores d'impact sont basés sur 19 pressions anthropiques. Les couleurs représentent les quantiles 10 %, exceptée la couleur rouge représentant 5 % des plus hauts scores. Les régions où il existe une couverture glaciaire permanente ou saisonnière sont grisées en raison de l'incertitude associée au score. D'après Halpern et al. (2015).

Parmi les pressions anthropiques majeures menaçant les écosystèmes marins, l'exploitation des ressources vivantes et le changement climatique et ses effets associés arrivent en tête. La pollution, l'eutrophisation des eaux et les invasions biologiques en second (Halpern et al., 2015).

• La pêche en ligne de mire

Fait unique dans un système productiviste de l'ère industrielle, l'activité de pêche a déjà atteint son maximum de production, il s'établissait à 86 millions de tonnes et c'était en 1996. Le pic mondial de capture semble donc derrière nous et la croissance de la production par pêche stagne malgré une demande et une pression de pêche croissante. Par le passé, la croissance de la production de pêche a été rendue possible

par les développements technologiques et par la mise en exploitation progressive de tous les océans, dans des eaux de plus en plus profondes, ciblant un nombre croissant d'espèces et de niveaux trophiques, soit de plus en plus bas dans les chaînes alimentaires (Essington et al., 2006; Galbraith et al., 2017; Gascuel et al., 2014; Morato et al., 2006; Pauly et al., 1998, 2002, 2003; Swartz et al., 2010; Tickler et al., 2018). A partir de 1950, s'opère donc un changement du système d'exploitation, passant de l'exploitation modérée de quelques espèces cibles à une exploitation généralisée à l'ensemble de l'écosystéme. Selon les statistiques officielles, correspondant aux captures déclarées (en réalité aux débarquements officiels puisque les rejets et les captures illégales ou non reportées ne sont pas inclus) par les États et collectées par la FAO, la production halieutique mondiale aurait augmenté progressivement entre 1950 (19 millions de tonnes) et 1996 puis aurait stagné, voire légèrement diminué de 0.38 million de tonnes par an jusqu'à nos jours. Ainsi, en 2016, le total mondial des prises en mer s'élevait à 79.3 millions de tonnes (FAO, 2018d). Cette estimation des captures est entachée d'incertitude et certains scientifiques suggèrent qu'elle correspond à une valeur plancher des captures réalisées. En appliquant une correction des captures, prenant en compte la pêche illicite, non déclarée, non réglementée et les rejets, Pauly & Zeller (2016) ont estimé le pic de captures de 1996 à 133 millions de tonnes (soit 53 % supérieur au pic observé) et le déclin qui s'en est suivi serait plus important, de l'ordre de 1.22 millions de tonnes par an (Figure 2). En outre, le déclin observé des captures ne peut être attribué à la diminution de quotas par certains pays (Pauly and Zeller, 2016).



Figure 2 : A gauche : Tendance des captures marines mondiales déclarées et "reconstruites" sur la période 1950-2010. L'incertitude associée à la reconstruction des données de captures est représentée en pointillé. A droite : Captures déclarées (rouge) et reconstruites (noire) en mer Méditerranée et mer Noire. D'après Pauly & Zeller (2016).

Le constat est donc alarmant. Les activités de pêche industrielle occuperaient aujourd'hui plus de 55 % de la surface océanique¹, soit une surface représentant plus de 4 fois la couverture spatiale de l'agriculture (Kroodsma et al., 2018). Malgré une hausse continue de l'effort de pêche (nominal ou effectif), qui a presque doublé entre les années 1990 et 2000, des coûts énergétiques et des coûts d'exploitation qui augmentent, les captures mondiales stagnent ou plutôt régressent et l'efficacité productive qui en résulte diminue (Tickler et al., 2018; Watson et al., 2013; Worm and Branch, 2012). Dans son dernier rapport sur "la situation mondiale des pêches et de l'aquaculture", la FAO estime que l'état des ressources halieutiques mondiales continue de se dégrader : seulement 66.9 % des stocks seraient exploités à un niveau biologiquement durable, il s'agit des stocks sous ou pleinement exploités (90 % en 1974) et 33.1 % des stocks seraient en situation de surexploitation (10 % en 1974) (Figure 3). En outre, la proportion de stocks sous ou modérément exploités a diminué sur la période 1974-2015. Tous les compartiments trophiques semblent être touchés par ce phénomène de surexploitation, des espèces pélagiques (e.g. Beverton 1990, Daskalov 2002, Fromentin & Powers 2005, Shephard et al. 2014), aux espèces de grands fonds (e.g. Koslow et al. 2000, Roberts 2002, Clark 2017), des bas niveaux trophiques (e.g. Tegner et al. 1996, White et al. 2009, Dong et al. 2014) jusqu'aux prédateurs supérieurs (e.g. Baum et al., 2003; Baum and Myers, 2004; Baum and Worm, 2009; Collette et al., 2011; Ferretti et al., 2008; Myers and Worm, 2003; Worm et al., 2005). Notons que parmi les 16 principales zones statistiques suivies par la FAO, la mer Méditerranée (mer Noire incluse) affiche l'une des plus fortes proportions de stocks évalués surexploités (FAO, 2018d; STECF, 2018).

¹ Selon Amoroso et al. (2018), ce postulat serait principalement dû à la granularité de l'analyse. En considérant une résolution plus fine (≈ 1.23 km), la couverture spatiale de l'activité de pêche, ne représenterait en fait que 4 % de la surface de l'océan mondial.



Figure 3 : Évolution de l'état des stocks de poissons et macroinvertébrés marins mondiaux de 1974 à 2015. D'après FAO (2018a).

Les activités de pêche ont non seulement un impact direct sur les ressources qu'elles exploitent mais également un impact indirect sur les autres espèces, les habitats et la façon dont les écosystèmes fonctionnent. Une des premières conséquences à toutes ces activités de prélèvement est la réduction d'abondance des espèces cibles (Gascuel et al., 2014; Myers and Worm, 2003; Worm et al., 2006). Dans l'océan mondial, Tremblay-Boyer et al. (2011) mettent ainsi en évidence une diminution nette de l'abondance des top-prédateurs de près de 50 % depuis 1950. Selon Christensen et al. (2014), ce déclin de biomasse serait encore plus prononcé puisqu'au cours du siècle, la biomasse de poissons prédateurs aurait diminué de deux tiers. En outre, 54 % du déclin observé aurait eu lieu durant les 40 dernières années. Le constat effectué à l'échelle globale s'applique en Atlantique nord avec une réduction estimée de deux tiers de la biomasse des organismes de hauts niveaux trophique en seulement 50 ans (Christensen et al., 2003). De façon directe, la pêche modifie également la diversité génétique, la structure démographique des stocks ainsi que les traits de vie des espèces tels que la taille moyenne corporelle et l'âge à maturité (Barnett et al., 2017; Bianchi et al., 2000; Frank et al., 2018). Elle opère donc comme une pression sélective, impactant la diversité intraspécifique et accentuant la dérive génétique des populations. Tout cela contribue à augmenter l'instabilité des ressources et à modifier la composition spécifiques des communautés, parfois de manière irréversible (Jackson et al., 2001; Olsen et al., 2004; Worm et al., 2006). Les changements observés alertent sur des bouleversements potentiels du fonctionnement des écosystèmes. On observe ainsi une diminution du niveau trophique moyen des communautés et des captures traduisant une diminution de la biomasse des prédateurs (i.e. hauts niveaux trophiques) et un report de l'effort de pêche vers des compartiments trophiques inférieures autrefois délaissés. Ce processus, débattu au sein de la communauté scientifique en termes d'incertitudes liées aus données de captures commerciales utilisées

pour quantifier ce phénomène vs données indépendantes de la pêche (e.g. Essington et al. 2006, Sethi et al. 2010, Branch et al. 2010), est décrit comme le "fishing down marine food webs" (Pauly et al., 1998). Les activités de pêche ciblent certes des espèces, des tailles et des âges particuliers mais dans un contexte systémique où les interactions trophiques inter et intra spécifiques structurent les communautés, les impacts peuvent se propager entre compétiteurs, proies et prédateurs et altérer les flux énergétiques tout autant que la force des interactions entre espèces (National Research Council (U.S.), 2006). In fine, c'est le fonctionnement global, notamment trophique, et la durabilité des écosystèmes qui peuvent être affectés (Baum and Worm, 2009; Coll et al., 2008a; Jackson et al., 2001; Jennings and Kaiser, 1998; Moullec et al., 2017; Roberts, 1995). Un des exemples les plus connus d'effet cascade engendré par la pêche est probablement celui ayant eu lieu entre la fin des années 1980 et le début des années 1990 sur le plateau continental de la Nouvelle-Écosse (Frank et al., 2005; Scheffer et al., 2005). Le déclin des stocks de morue Gadus morhua à l'occasion de ce que beaucoup nomment un "perfect storm" (i.e. un ensemble de conditions réunies tels que la surpêche et les changements environnementaux conduisant à l'effondrement d'un stock) a conduit à une augmentation rapide des biomasses de nombreux invertébrés benthiques (crevettes, crabe des neiges) et de petits poissons pélagiques (hareng, lançon). Ces organismes ont bénéficié d'un relâchement direct de la prédation par les morues qui jouaient, avec d'autres poissons prédateurs benthiques, un rôle écologique structurant majeur. Par effet top-down, s'en est suivi un changement de la structure de la communauté zooplanctonique : l'abondance des espèces de zooplancton de grande taille (>2 mm), proies préférentielles des invertébrés et petits pélagiques a décliné. A l'inverse, le phytoplancton est devenu plus abondant par le biais d'une réduction de la pression de broutage par le zooplancton. L'élimination virtuelle des top-prédateurs a ainsi conduit à un remaniement total du réseau trophique et à un basculement de l'écosystème canadien vers un état stable alternatif (Frank et al., 2005). Ceux qui étaient autrefois des proies sont devenus des prédateurs de larves de morue ou des compétiteurs de ressources alimentaires communes. Un contrôle, de type "cultivation/depensation", s'est alors mis en place et participe au non, ou au très lent, rétablissement des stocks de morue de Terre-Neuve (Walters and Kitchell, 2001).

Enfin, aux impacts directs sur les populations exploitées s'associent les impacts physiques directs sur les habitats. Les activités de pêche, en particulier le chalutage de fond, peuvent impacter/modifier les habitats et les biocénoses associées et conduire à une réduction de la productivité benthique, à une altération du recyclage de la matière organique et des nutriments, à une perte d'habitats halieutiques essentiels et à une perturbation de la structure et du fonctionnement trophique des écosystèmes (Brown et al., 2019; Buhl-Mortensen et al., 2016; Hamilton and Casey, 2016; Kaiser et al., 2002, 2006; Lotze et al., 2006; Thrush et al., 2016).

• Quand le changement climatique s'en mêle

Trois forces sont capables de modifier significativement le climat. Le soleil, sur une échelle de quelques années (≈ 11 ans selon le cycle des taches solaires), le volcanisme en rejetant des millions de tonnes de particules à très haute altitude à l'échelle d'un an ou plus, et les activités humaines. *Homo* sapiens représente désormais la 3^{ème} force capable d'influencer le climat (Schuckmann et al., 2016), le réchauffement global en particulier. Les probabilités pour que les activités anthropiques ne soient pas à l'origine des changements climatiques observés sont suffisamment faibles pour établir un consensus dans la communauté scientifique : nos activités sont clairement responsables du changement climatique, les émissions de gaz à effet de serre (GES) d'origine humaine sont les plus élevées jamais observées et les changements, déjà perceptibles, sont sans précédent depuis des décennies, voire des siècles ou des millénaires (IPCC, 2014). Basée sur une revue de la littérature scientifique, une étude de 2013 a ainsi estimé que 97.1 % des 11 944 articles scientifiques traitant du changement climatique s'accordaient pour placer les activités humaines comme la principale cause (Cook et al., 2013).

Les concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre atteignent aujourd'hui des niveaux sans précédent depuis au moins 800 000 ans et les concentrations de CO₂, sur la période 2002-2011, ont progressé au rythme décennal le plus rapide jamais observé (IPCC, 2014). En outre, les teneurs en dioxyde de carbone, en méthane et oxyde nitreux ont fortement augmenté depuis 1750, respectivement de 40 %, 150 % et 20 % (Figure 4). Ces émissions de gaz à effet de serre sont responsables d'une augmentation de la température moyenne de surface (terres et océans confondus) de 0.85°C au cours de la période 1880-2012 et la période 1982-2012 a probablement été la période de 30 ans la plus chaude des 1400 dernières années (IPCC, 2014). Selon une étude récente, si les émissions de gaz à effet de serre se poursuivent au niveau actuel, le climat terrestre en 2150 pourrait être équivalent à celui de l'Éocène. Autrement dit, en seulement deux siècles, les activités humaines ont inversé la tendance de 50 millions d'années de refroidissement et ont été capable de réduire significativement, de par la rapidité des changements climatiques, la capacité d'évolution adaptative des espèces et des écosystèmes (Burke et al., 2018).



Figure 4 : A gauche : Évolution observée dans les concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre: dioxyde de carbone (CO₂, vert), méthane (CH₄, orange) et oxyde nitreux (N₂O, rouge). A droite : Évolution des températures de surface observé entre 1901 et 2012 (dérivée des tendances des températures déterminées par régression linéaire d'un ensemble de données, voir GIEC (2014)). Seules les régions permettant une estimation robuste sont représentées. Les autres régions apparaissent en blanc. D'après GIEC (2014).

La température moyenne de surface (0-75 m) de l'océan s'est réchauffée de 0.11°C sur la période 1971-2010. Tandis que l'océan superficiel (0-700m) a absorbé autant d'énergie thermique entre 1997 et 2015 que depuis 1860, et que l'océan profond, au-delà de 2000 m de profondeur se réchauffe à un rythme encore jamais observé (Gleckler et al., 2016; IPCC, 2014). En outre, les évaluations du GIEC, dans le dernier rapport "AR5", pourraient avoir sous-estimés de l'ordre de 40 % la vitesse du réchauffement océanique dans la bande des 0 à 2000m de profondeur (Cheng et al., 2019). Le réchauffement océanique n'entraine pas uniquement l'élévation du niveau de la mer (≈0.19 m sur la période 1901-2010, par fonte des calottes glaciaires et des glaciers et par dilatation thermique) ou encore l'intensification des phénomènes météorologiques extrêmes, il induit aussi un renforcement de la stratification des eaux de surface et une diminution des concentrations en oxygène. Selon une étude récente, les zones anoxiques dites "zones mortes" auraient ainsi quadruplé en taille depuis 1950, avec des conséquences importantes pour la vie océanique (Breitburg et al., 2018). Certaines zones océaniques ont perdu jusqu'à 40 % de leur oxygène et cette désoxygénation participe de plus en plus à la perturbation des écosystèmes marins, à l'altération des ressources halieutiques et de l'aquaculture, à la perte d'habitat et de biodiversité (Kiel Declaration on Ocean Deoxygenation, 2018). Hormis les changements de température, on observe également une modification de la salinité océanique depuis 1950, avec des régions à salinité élevée en surface devenues encore plus salées et des régions à faible salinité encore moins salées en raison de probables changements dans le cycle global de l'eau (IPCC, 2014). L'océan mondial absorbe également une grande partie du CO₂ atmosphérique. Ce phénomène a conduit à une acidification des eaux depuis le début de l'ère industrielle. Le pH de l'eau de
mer a en effet diminué de 0.1, soit une augmentation de 26 % de la concentration en ions hydrogène (IPCC, 2014).

L'ensemble des changements physico-chimique induits par le changement climatique conduit à une évolution des aires de distribution, de la phénologie, des mouvements migratoires, de l'abondance et des interactions interspécifiques pour de nombreuses espèces marines, dulcicoles et terrestres (e.g Albouy et al., 2013; Devictor et al., 2012; Marzloff et al., 2018; Moullec et al., 2016; Parmesan and Yohe, 2003; Pecl et al., 2017; Poloczanska et al., 2016; Sivaperuman et al., 2018; Walther et al., 2002). Bien qu'encore peu étudiées, il est montré que les interactions entre les impacts du changement climatique et d'autres facteurs tels que la pêche, peuvent potentiellement amplifier les changements induits (Fu et al., 2018). En 2018, Cheung et al. ont calculé un indice de "risque d'extinction" pour 825 espèces de poissons marins exploités. Au rythme actuel de pêche et de changement climatique (i.e. business-as-usual, RCP8.5 et niveau actuel de capture), 60 % des espèces évaluées (499 espèces) seraient considérées comme à "risque", soit très vulnérables à ces deux forçages. En 2050, ces espèces auront une chance sur cinq d'être en situation de risque d'extinction élevé selon les critères de l'IUCN (i.e. vulnérable, en danger, en danger critique). Néanmoins, les auteurs indiquent que des solutions sont envisageables. Si la pression de pêche diminue et atteint des niveaux de prélèvements durables et si les émissions de gaz à effet de serre sont limitées (RCP2.6), le nombre d'espèces affichant un risque d'extinction élevé pourrait diminuer de 63 %. Dans une étude récente, Sumaila et al. (2019) estiment que limiter le réchauffement climatique à 1.5°C par rapport à l'ère pré-industrielle, comme définit par les Accords de Paris, pourrait bénéficier à 75 % des pays maritimes et que 90 % des captures bénéficiant de cette limitation du réchauffement se situent dans les eaux territoriales de pays en développement. Au total, ce serait près de 3.3 millions de tonnes par an qui pourraient être capturées (soit 4.6 milliards de dollars générés) en plus d'une situation dite de business-asusual (+3.5°C dans cette étude).

Le message à retenir ici réside peut-être dans l'amplitude et le rythme des changements océaniques observés. On estime qu'aujourd'hui le nombre de jours de vagues de chaleur marine par an a augmenté en moyenne de 50 % par rapport au début du 21^{ème} siècle, avec des conséquences désastreuses pour un grand nombre de taxons et des répercussions sérieuses sur la structure des écosystèmes (Smale et al., 2019). L'océan mondial est désormais plus chaud, plus acide, plus stratifié et moins oxygéné. Ces changements ont induit ou induiront une modification profonde de la productivité océanique, de la dynamique des réseaux trophiques et du fonctionnement global des écosystèmes, qu'ils soient tempérés ou tropicaux (Cheung et al., 2010; Doney et al., 2012; Gattuso et al., 2015; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Hughes et al., 2018; Kumagai et al., 2018; Parmesan et al., 2013; Parmesan and Yohe, 2003; Spalding and Brown, 2015).

• Des pressions parmi tant d'autres

L'ampleur des impacts futurs sur les écosystèmes, marins comme terrestres, et les risques associés pour la biodiversité et les sociétés humaines qui en dépendent, est liée à l'accumulation, aux synergies ou aux antagonismes possibles entre l'ensemble des facteurs agissant sur les compartiments biotiques et abiotiques des écosystèmes. A la surexploitation des ressources et au changement climatique s'ajoutent d'autres forçages comme la pollution des eaux, qu'elle soit chimique, physique ou acoustique, l'eutrophisation des écosystèmes, la perte et/ou la dégradation massive d'habitats ou encore les invasions biologiques.

Les écosystèmes côtiers et océaniques sont continuellement menacés par les problèmes de pollution, incluant l'eutrophisation des eaux, l'apport de substances toxiques tels que les pesticides, les polluants organiques persistants (e.g. les polychlorobiphényles ou PCB), les huiles, les radionucléides ou encore les métaux lourds et les déchets solides (Adams, 2005; Shahidul Islam and Tanaka, 2004; Williams, 1996). La pollution des milieux marins résulte donc de l'introduction par l'humain, directement ou indirectement, de substances ou d'énergies conduisant à un ensemble d'effets délétères à la vie marine, à la productivité des écosystèmes, à la diversité biologique et/ou à l'intégrité des habitats (Lepom et al., 2009; Romero et al., 2007; Tiquio et al., 2017; Williams, 1996). Une étude publiée dans la revue Science en 2018, a ainsi montré les effets négatifs des PCBs sur la reproduction et les capacités immunitaires des populations d'orque évoluant dans des milieux où ces polluants sont en forte concentration (Desforges et al., 2018). Selon l'étude, la viabilité à long terme de plus de la moitié des populations d'orque mondiales est menacée. Par accumulation de ces polluants dans les tissus, l'abondance de certaines populations pourrait ainsi décliner jusqu'à 64.7 % par rapport à des populations non exposées (Desforges et al., 2018). Selon Hildering et al. (2009), 80 % des pollutions en mer proviendraient des activités terrestres, industrielles, agricoles, urbaines ou rurales. Les plastiques, des polymères organiques synthétiques, font partis des pollutions les plus visibles et font l'objet d'une attention particulières ces dernières années (Derraik, 2002; Eriksen et al., 2014; Worm et al., 2017). Entre 4.8 et 12.7 millions de tonnes de micro ou macro plastiques s'accumuleraient dans les océans chaque année et cette quantité devrait être décuplée d'ici à 2025 (Jambeck et al., 2015; Worm et al., 2017). Au-delà des effets directs induits par ingestion ou enchevêtrement (e.g. Wilcox et al. 2015), les plastiques s'accumulent (bioaccumulation) dans les organismes et les sédiments et peuvent être transférés via les interactions trophiques, entre proies et prédateurs, humains inclus, avec des effets potentiellement toxiques (Seltenrich, 2015; Worm et al., 2017). L'eutrophisation, principalement des littoraux, constitue l'une des manifestations de l'anthropisation des écosystèmes marins (Nixon, 1995). L'eutrophisation d'un milieu a lieu dès lors qu'un apport excessif de sels nutritifs du bassin versant (effluents de stations d'épuration, lessivage de terres cultivées et enrichies) tend à augmenter artificiellement la production primaire (Vollenweider, 1992). L'expansion des "zones mortes", zones hypoxiques ou anoxiques, à travers les océans, en lien avec le réchauffement climatique, est une des conséquences les plus sévères de l'eutrophisation (Breitburg et al., 2018; Diaz and Rosenberg, 2008). Ces phénomènes peuvent engendrer une modification de la structure et de la complexité d'un habitat, des cycles biogéochimiques et des équilibres trophiques des écosystèmes (Bužančić et al., 2016; Xiao et al., 2018; Zhu et al., 2018). Avec la croissance démographique, l'urbanisation côtière croissante et le développement constant d'une agriculture intensive, ces phénomènes d'eutrophisation devraient vraisemblablement continuer à augmenter dans le futur, en particulier dans les pays émergents, avec dans leurs sillages des conséquences importantes pour les biotopes et les biocénoses.

Les invasions biologiques, aussi bien en milieu terrestre que marin, progressent à un rythme considérable. Les activités humaines tels que le transport maritime, l'aquaculture, la pêche, le commerce de produits halieutiques, la construction de canaux, la modification d'habitats dans un contexte de changement climatique sont des vecteurs et des facteurs importants à l'introduction et au succès d'établissement d'espèces non indigènes (Molnar et al., 2008; Williams et al., 2013). Seul 16 % des écorégions marines ne seraient pas concernées par ce type de perturbation (Molnar et al., 2008). Les conséquences des invasions sont nombreuses et diverses mais conduisent souvent à des impacts écologiques et économiques profonds (Chan and Briski, 2017; Simberloff et al., 2013). Bien que peu d'espèces parviennent réellement à s'établir dans les habitats réceptacles, les espèces invasives peuvent amener à la raréfaction voire à l'extinction d'espèces natives, perturber le fonctionnement des écosystèmes, accroître la transmission de virus et autres pathogènes et altérer certains services écosystémiques (Chan and Briski, 2017; Cvitković et al., 2016; Marbà et al., 2015; Simberloff et al., 2013). Les invasions biologiques représentent donc un moteur majeur du changement global (Simberloff et al., 2013).

• Les services écosystémiques en péril

Des projections par modélisation et des observations émergent une tendance : à mesure que la population mondiale s'accroît, que les revenus économiques augmentent, la proportion de produits halieutiques dans les régimes alimentaires augmentent (FAO, 2018d; Leadley et al., 2010). Les scénarios élaborés semblent converger vers une même trajectoire : l'augmentation de la demande en poisson,

particulièrement au sein des pays émergents, devrait induire un accroissement de l'effort de pêche, une augmentation de la production aquacole et une perte accrue de biodiversité marine. A l'échelle mondiale, c'est une augmentation de la demande de l'ordre de 30 % qui est envisagée d'ici à 2030 (Cai and Leung, 2017).

L'ensemble des perturbations évoquées ci-dessus, regroupées sous le terme de "changement global", représentent une menace sérieuse au maintien de la biodiversité marine et des services écosystémiques qui en découlent, la production de ressources vivantes pour n'en citer qu'un. De nombreuses études s'attachent aujourd'hui à mettre en évidence la relation étroite qu'il existe entre biodiversité et fonctions écosystémiques (Cardinale et al., 2011, 2012; Díaz et al., 2006; Gamfeldt et al., 2015; Mooney, 2010; Worm et al., 2006; Zari, 2014). Le constat est unanime : la perte de biodiversité réduit la capacité des écosystèmes à assurer les fonctions de production, de protection, de régulation, de décomposition et de recyclage de la matière (Cardinale et al., 2012). Il a également été montré que biodiversité rime avec stabilité temporelle des fonctions écosystémiques. A titre d'exemple, les captures et la production de biomasse sont généralement plus stables dans des communautés diversifiées (Cottingham et al., 2001; Worm et al., 2006). Les impacts d'une perte de biodiversité sur les processus assurés par les écosystèmes ne sont pas linéaires de telle manière que les pertes initiales de biodiversité, par effets de compensation, ont généralement peu d'effets sur les processus écosystémiques. Cependant, dès lors que la perte de diversité s'accélère, la vitesse et l'intensité des impacts augmentent. Cardinale et al. (2012) soulignent également le fait que les communautés les plus diversifiées soit les plus productives en raison de la présence d'espèces clés ayant une influence importante sur la productivité générale et une diversité supérieure de traits fonctionnels parmi les organismes.

La perte de biodiversité affecte donc les services écosystémiques qui bénéficient directement ou indirectement au bien être humain. Lam et al. (2016) projettent qu'en 2050, comparativement aux années 2000, le maximum du potentiel de capture devrait globalement décroître de 7.7 %, et la valeur globale des débarquements (i.e. des revenus) devrait quant à elle baisser de 10.4 %. Ces variations paraissent mineures, elles sont en réalité considérables au regard des enjeux mondiaux de sécurité alimentaire et de pauvreté. Selon le Millenium ecosystem assessment, 60 % des services écosystémiques sont à l'heure actuelle dégradés ou gérés de manière non durable (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La bio-capacité de la Terre et des océans à subvenir aux besoins des organismes vivants diminuent donc d'année en année (Ripple et al., 2017). D'autant qu'avec la croissance démographique mondiale en hausse, la perte globale de biodiversité devrait continuer à s'accélérer dans les années à venir (Butchart et al., 2010; Johnson et al., 2017; Pereira et al., 2010). Selon Steffen et al. (2018), nos activités, et les forçages qu'elles induisent,

dirigent la Terre vers un état général alternatif, jamais encore connu au cours de l'Holocène, proche des conditions observées il y a de cela plusieurs millions d'années et largement inhospitalières aux espèces contemporaines, *Homo sapiens* inclus. Si rien ne change, ni la gouvernance mondiale, ni nos sociétés, ni nos modes de production et de consommation, dans les 10 à 20 prochaines années, la trajectoire empruntée pourrait bouleverser les écosystèmes, les sociétés humaines et les économies associées (Steffen et al., 2018). En outre, le seuil, le point de bascule vers la "Hothouse Earth" décrite par Steffen et al. (2018) pourrait être dépassé dans un futur proche, avec des impacts massifs pour la biodiversité et pour nos sociétés.

Le constat dressé à l'échelle mondiale dans cette section est tout aussi alarmant à une échelle plus régionale. En Méditerranée, peut-être plus qu'ailleurs, les effets délétères du changement global sont à l'œuvre. Cette mer semi-fermée concentre à elle seule l'ensemble des pressions anthropiques agissant sur les écosystèmes marins mondiaux. Elle représente un cas particulier où les effets attendus du changement global, pêche et changement climatique en proue, peuvent servir d'archétype pour l'étude de la biodiversité et des services écosystémiques de l'océan mondial du futur.

1.2 La mer Méditerranée, un point chaud de la biodiversité et du changement global

Après avoir abordé le contexte des changements globaux impactant l'océan mondial, cette partie a pour objectif de présenter quelques éléments factuels relatifs à la biodiversité en mer Méditerranée, ce qui la caractérise et ce qui la menace. Dans un premier temps, un portrait de la diversité biologique à l'échelle du bassin est dressé. Dans un second temps, une synthèse des pressions anthropiques à laquelle fait face la Méditerranée est proposée.

1.2.1 Biodiversité : Origines et caractéristiques

La mer Méditerranée, du latin *Mare Mediterraneum* (littéralement : "la mer au milieu des terres"), est un vestige de l'océan Téthys. Formée il y a de cela 50 à 60 millions d'années par la convergence des plaques continentales africaine et eurasienne, elle est le fruit d'une histoire géologique complexe. Avec une surface de près de 2.5 millions de km² et une profondeur moyenne de 1460 m (profondeur maximale de 5267 m en mer Ionienne), la Méditerranée représente la mer fermée, ou plutôt semi-fermée, la plus large et la plus profonde de notre planète. Elle est connectée à l'océan Atlantique via le détroit de Gibraltar, à la mer Noire par le détroit des Dardanelles puis du Bosphore et sur la mer Rouge par le canal de Suez. Le détroit de Sicile, caractérisé par la présence d'un haut-fond (environ 460 m de profondeur) issu du prolongement du plateau continental tunisien, sépare le bassin en 2 entités relativement distinctes d'un point de vue hydrodynamique et biologique, les bassins occidental (≈ 0.85 million de km²) et oriental (≈ 1.65 millions de km²). Le plateau continental méditerranéen se caractérise quant à lui par son étroitesse. Il ne représente que 20 % seulement de la surface totale du bassin, le reste appartenant à la haute mer (Figure 5).





Des conditions physico-chimiques et de la circulation des masses d'eaux dans le bassin méditerranéen résultent un gradient croissant de température (< 14°C au nord-ouest, > 24°C au sud-est) et de salinité (< 36 à l'endroit de Gibraltar, > 39 dans le bassin Levantin) d'ouest en est. Ces conditions sont également à l'origine de la distribution et de la variabilité temporelle des processus biogéochimiques, l'enrichissement planctonique en surface dépendant principalement des apports extérieurs (bassin versant) et de la stimulation des processus liés à la formation et à la mise en mouvement des masses d'eaux de sub-surface. La disponibilité en sels nutritifs est globalement faible en Méditerranée, ce qui lui confère le statut de mer oligotrophe, caractérisé par un gradient décroissant de production primaire (inverse au gradient de température et de salinité) allant du nord-ouest au sud-est (Bosc et al., 2004). Toutefois, des exceptions existent le long des côtes où des efflorescences massives de phyto et zooplancton, premiers maillons des réseaux trophiques, peuvent survenir au printemps. Ces exceptions sont principalement dues au

déversement de grands fleuves (e.g. le Rhône, le Po, l'Elbre ou encore le Nil) et à des dynamiques physiques complexes (fronts, gyres, convections hivernales par exemple) (Siokou-Frangou et al. 2010).

En dépit de son statut oligotrophe, la mer Méditerranée est un point chaud de la biodiversité marine mondiale (Coll et al., 2010; Costello et al., 2010; Myers et al., 2000). Considérée comme un haut lieu d'endémisme, son histoire géologique tourmentée, associée à une importante diversité climatique et hydrologique a conduit à la coexistence d'espèces issues de milieux tempérés et subtropicaux (Lejeusne et al., 2010). Cet océan miniature abrite plus de 17 000 espèces marines (650 sont des espèces de poisson dont 200 sont d'intérêt commercial) et contribue de l'ordre de 7 % à la biodiversité mondiale, ce qui est considérable sachant que la Méditerranée ne représente que 0.82 % en surface et 0.3 % en volume de l'océan mondiale (Coll et al., 2010; de la Hoz et al., 2018). Le taux d'endémisme avoisine quant à lui les 25 % (Bianchi and Morri, 2000; Coll et al., 2010). 67 % des espèces connues sont recensées dans l'ouest de la Méditerranée, 38 % en mer Adriatique, 35 % en Méditerranée centrale, 44 % en mer Égée et 28 % au cœur du bassin Levantin. En lien avec les gradients de productions primaire et secondaire, il existe un gradient de diversité décroissant entre les régions nord et sud d'une part, ouest et est d'autre part (Coll et al., 2010). Ce grand écosystème marin (LME, Large Marine Ecosystem en anglais) est le siège d'une diversité emblématique et abrite de nombreuses espèces menacées comme la tortue Caretta caretta, le phoque moine Monachus monachus ou encore le rorqual commun Balaenoptera physalus. Autre espèce emblématique et caractéristique du bassin, le thon rouge Thunnus thynnus, pour lequel la Méditerranée constitue l'un des principaux lieux de reproduction à la fin du printemps. La présence d'habitats marins essentiels tel que l'herbier à Posidonia oceanica ou d'habitats sensibles comme les bancs de Maërl et autres récifs coralligènes participent à cette formidable diversité biologique.

Depuis au moins 4000 ans, les écosystèmes du bassin méditerranéen sont le siège d'un ensemble de processus et de fonctions bénéficiant directement aux développement des sociétés humaines. On parle de services écosystémiques ou de contribution des systèmes naturels au bien-être humain. Ces contributions revêtent des formes multiples, allant de la fourniture d'aliments nutritifs à la régulation du climat et des maladies en passant par la fourniture d'avantages récréatifs, culturels ou bien spirituels (Liquete et al., 2016). En dépit de l'importance capitale des services d'ordre culturel, d'approvisionnement, de régulation et de soutien fournis par les écosystèmes pour le développement des civilisations humaines, leur durabilité est, depuis quelques décennies, remise en cause. Les forces motrices conduisant à une disparition ou à une réduction des services écosystémiques sont multiples et interactives. Malgré la difficulté d'isoler une force en particulier comme étant à l'origine d'un changement dans l'écosystème, les changements globaux dans leur ensemble fragilisent les écosystèmes et les services écosystémiques

associés dont les humains dépendent, à travers l'eutrophisation des eaux, la perte ou la dégradation d'habitats, la pollution, les invasions biologiques, la surexploitation des ressources ou encore le changement climatique. Ce constat est valable à l'échelle mondiale, comme l'indique le dernier rapport du *Millenium Ecosystem assessment* (Hassan et al. 2005), tout autant qu'à l'échelle du bassin méditerranéen (Liquete et al., 2016). Avant de poursuivre, il convient donc de dresser un bilan, même non exhaustif, des menaces et pressions s'exerçant sur les biotopes et biocénoses de la mer Méditerranée.

1.2.2 La Méditerranée proche du burn-out?

Le 19 janvier 2016, à la suite d'un rapport du fond mondial pour la nature (World Wide Fund, WWF) alertant sur la situation environnementale alarmante de la Méditerrannée, le journal Le Monde a titré "*La Méditerranée est proche du burn-out*" (Figure 6). L'expression est volontairement provoquante mais a le mérite d'alerter l'opinion publique à ce sujet : la Méditerranée est un point chaud du changement global. Trois ans plus tard, signe d'une prise de conscience publique et politique, le média The Conversation publie "*Surpêche et changement climatique : la Méditerranée et la mer Noire en première ligne*".



Figure 6 : Extraits d'un article du journal "Le Monde", paru le 19 janvier 2016, rédigé par M. Valo et d'un article publié le 22 février 2019 par "The Conversation", rédigé par Y. Shin.

• Le constat démographique

On ne peut pas aborder le sujet des pressions anthropiques sur les milieux naturels sans proposer auparavant un constat démographique. La population totale des pays méditerranéens (21 pays) est passée de 276 millions d'habitants au début des années 1970 à plus de 412 millions dans les années 2000. Soit une augmentation d'environ 1.35 % par an (UNEP/MAP, 2012). La population méditerranéenne devrait atteindre 529 millions d'habitants d'ici à 2025. Plus de la moitié de la population vit actuellement dans les pays du sud de la Méditerranée, 75 % y vivront en 2025 (UNEP/MAP/BP/RAC, 2005). Près d'un tiers de la population se répartit sur la bordure côtière, bordure représentant moins de 12 % de la surface des pays méditerranéens. La population côtière est quant à elle passée de 95 millions d'habitants en 1979 à 143 millions d'habitants en 2000. Elle devrait s'établir autour de 174 millions d'habitants en 2025 (UNEP/MAP/BP/RAC, 2005). La pression démographique côtière est donc particulièrement importante avec une densité d'habitants pouvant atteindre jusqu'à 1000 habitants.km⁻² dans certaines villes du sud comme Le Caire. La croissance démographique s'accompagne d'une urbanisation galopante. Le taux d'urbanisation a ainsi progressé de 54 à 66 % entre 1970 et 2010. Fait marquant, le sud et l'est de la Méditerranée s'urbanisent plus rapidement que le reste du monde. A la pression démographique constante des habitants s'ajoute celle imposée par le tourisme. La Méditerranée est en effet une des premières destinations touristiques mondiale. La région a ainsi accueilli 270 millions de touristes en 2010 et les projections indiquent qu'en 2020, 346 millions de touristes pourraient venir séjourner sur le pourtour méditerranéen (Tosun, 2011). Cette pression démographique croissante, associée à une intensification des activités anthropiques, a conduit, et continuera à conduire à une altération de l'environnement. Il existe donc un véritable enjeu de "croissance bleue" et de développement durable en Méditerranée. Néanmoins, à l'heure actuelle, aucun des 21 pays bordants ne parvient à concilier développement humain (HDI, Human Development Index) et protection de l'environnement (Figure 7).



Figure 7 : Évolution du développement humain et de l'empreinte écologique des pays méditerranéens. L'empreinte écologique est une mesure des besoins humains vis-à-vis des écosystèmes. Elle représente entre autre la quantité de zones terrestres et maritimes biologiquement productives nécessaire pour répondre à la consommation humaine. D'après UNEP/MAP (2012) et Ecological Footprint network.

• Le constat écologique

Depuis plus de 100 000 ans, la Méditerranée est fréquentée et depuis environ 50 000 ans l'homme moderne influence par ses activités cette espace maritime (Lotze et al., 2011). Plus qu'un point chaud de la biodiversité, la Méditerranée est donc désormais un point chaud du changement global. L'influence millénaire des activités humaines a conduit à de profonds changements des écosystèmes marins. Si l'on devait établir une liste décroissante des menaces pesant sur la biodiversité marine en Méditerranée, la perte et/ou la dégradation d'habitats arriveraient en tête, suivi de l'exploitation, de la pollution, du changement climatique, de l'eutrophisation et des invasions biologiques (Coll et al., 2010). Selon Micheli et al. (2013), 20 % de la totalité du bassin et 60 à 99 % des eaux territoriales des états membres de l'UE sont fortement impactés par les forçages directement liés aux activités humaines, parmi lesquelles les émissions de gaz à effet de serre (température et UV en hausse, acidification), la pêche, le transport maritime et la pollution en zone côtière. Selon le dernier rapport d'évaluation des habitats marins de l'UE, sur 47 habitats marins évalués, 83 % sont dans une situation de conservation préoccupante et 63 % sont, dans une certaine mesure, menacés (Gubbay et al., 2016). Le dernier rapport régional de l'IPBES, paru en 2018, fait également état de populations marines d'invertébrés et de poissons décimés au cours des dernières années (IPBES, 2018). Sur 519 espèces de poisson, plus de 8 % sont classées dans les catégories menacées (i.e. en danger critique, en danger ou vulnérable) et parmi les 15 espèces considérées en danger critique, 14 sont des espèces de requins et raies. L'IUCN rappelle que 151 espèces, souvent rares, font l'objet de données insuffisantes pour être évaluées. La proportion réelle d'espèces menacées pourrait donc être beaucoup plus élevée (Abdul Malak et al., 2011). En moins de deux siècles, des espèces comme le requin marteau (Sphyrna spp.), le requin peau bleue (Prionace glauca), le requin taupe (Isurus oxyrinchus) et le requin renard (Alopias vulpinus) auraient ainsi vu décliner l'abondance de leurs populations de 96 à 99.99 % (Ferretti et al., 2008). La pression d'exploitation exercée sur ces espèces est la principale cause de leur déclin. La situation des populations exploitées en Méditerranée est catastrophique : près de 90 % des stocks évalués sont en situation de surexploitation, la pression de pêche est estimée en moyenne plus de deux fois supérieure à l'objectif de rendement maximum durable et la situation générale ne semble pas s'améliorer significativement ces dernières années (Cardinale and Scarcella, 2017; Colloca et al., 2013; Vasilakopoulos et al., 2014). Nous reviendrons plus en détails, dans la section suivante, sur l'activité de pêche en Méditerranée.

La perte ou la dégradation d'habitats représente actuellement l'une des menaces les plus vastes à l'échelle du bassin : plus de 40 % des côtes sont construites, l'aquaculture côtière est en croissance continue et la concentration en nitrate en Méditerranée occidentale a augmenté de 0.5 % par an entre 1975 et 1995 (Benoit and Comeau, 2005). Dans ce contexte, 13 à 38 % de couverture d'herbiers à *Posidonia oceanica*, un habitat marin essentiel, ont été perdu depuis 1960 et il est estimé que la biomasse totale des herbiers de posidonie décline de 6.9 % par an (Marbà et al., 2014). Les herbiers, les bancs de Maërl, les champs de macro-algues ou encore les récifs naturels d'huîtres constituent pourtant des habitats essentiels pour de nombreux organismes et toutes pertes ou dégradations ont des implications majeures pour la conservation de la diversité marine (Coll et al., 2010, 2012; Turley, 1999).

A la dégradation mécanique des habitats peuvent s'associer des phénomènes chroniques de pollution et d'eutrophisation de l'espace côtier. L'eutrophisation des eaux, en parallèle du réchauffement climatique, de la surexploitation des ressources et de la dégradation des habitats, est un des facteurs responsables de l'augmentation de la fréquence, de la durée et de l'étendue spatiale des efflorescences de méduses et d'algues toxiques (Harmful Algal Bloom, ou HAB, en anglais) (UNEP/MAP, 2012). Ces efflorescences peuvent impacter négativement la structure des réseaux trophiques (par prédation exacerbée sur le zooplancton) tout autant que l'économie locale et la santé humaine (Boero, 2013). Au regard de la pollution, la Méditerranée est aujourd'hui l'une des mers qui concentre le plus de plastique (Cózar et al., 2015; UNEP/MAP, 2015). Les concentrations observées de plastiques sont en effet jusqu'à quatre fois plus élevées que celles trouvées dans le gyre du Pacifique nord (Alessi and Di Carlo, 2018). Les pertes économiques, liées au plastique pour les activités de pêche ou de tourisme sont ainsi estimées à 61.7 millions d'euros chaque année (Alessi and Di Carlo, 2018). En Méditerranée, 344 espèces sont menacées par ce type de pollution : 35 % sont des oiseaux, 27 % des poissons, 20 % des invertébrés, 13 % des mammifères marins et 5 % des tortues marines (UNEP/MAP, 2015).

La mer Méditerranée compte parmi les régions océaniques se réchauffant le plus vite : 2 à 3 fois plus vite que l'océan global (Cramer et al., 2018; Marbà et al., 2015). Les observations d'impacts du réchauffement s'accumulent depuis maintenant deux à trois décennies et sont marquées par un biais "d'effort de recherche" nord-sud et ouest-est. Plus de 450 articles scientifiques font état d'impacts du réchauffement climatique sur la faune et la flore marine du bassin, principalement en relation aux "vagues de chaleur marines", véritables canicules sous-marines (Marbà et al., 2015). Ces impacts sont de natures diverses et opèrent à des échelles spatio-temporelles et des niveaux d'organisation écologique variés. Citons, par exemple, des impacts sur la croissance, la survie, la fertilité, les schémas de migration, la distribution spatiale et la phénologie des organismes pélagiques et benthiques, du phytoplancton à la végétation marine, des invertébrés aux vertébrés (Marbà et al., 2015). La problématique associée à ce sujet fait l'objet d'une section détaillée (section 1.4). Une des conséquences du réchauffement, sans en être la

seule cause, est la recrudescence des invasions biologiques, l'une des principales menaces de la diversité endémique du bassin. Le nombre et le taux d'espèces non indigènes présentes en Méditerrannée ont tous deux fortement augmenté ces dernières années : environ 1000 espèces non indigènes ont été identifiées, à raison d'une nouvelle espèce introduite tous les dix jours (UNEP/MAP, 2012). Trois sources principales d'introduction ont été identifiées : le Canal de Suez (47 % des introductions), véritable corridor pour les espèces en provenance de la mer Rouge, le transport maritime via les eaux de ballast ou l'adhésion aux coques (28 % des introductions) et l'aquaculture par fuites intentionnelles ou non (10 % des introductions) (Katsanevakis et al., 2014a; UNEP/MAP, 2012). Toutes les espèces introduites ne deviennent pas invasives mais il est montré qu'un système dégradé offre une plus grande possibilité d'installation. De nombreux travaux font état de pertes de génotypes natifs, de modification d'habitats, de changements de structure de communautés et de propriétés trophiques, d'altération de processus écologiques et services écosystémiques, d'impacts sur la santé humaine et l'économie locale (Galil, 2007; Katsanevakis et al., 2014a; Otero et al., 2013; UNEP/MAP, 2012; Vilà et al., 2010). D'autres études mettent néanmoins en avant l'impact potentiellement positif de ces introductions, pour la pêche par exemple (Coll et al., 2010; Katsanevakis et al., 2014b; Simberloff et al., 2013; Walther et al., 2009). Les biotopes et biocénoses se transforment donc progressivement, conduisant les écosystèmes vers un état stable anthropisé bien différent de celui que les générations passées ont connu et entravant probablement une part des services écosystémiques pour les générations futures.

La Méditerrannée n'est probablement pas au bord de l'effondrement ou du "burn-out". En revanche, elle fait aujourd'hui face à des pressions anthropiques importantes, qui par la force de la croissance démographique, devraient s'exacerber dans le futur. Il est désormais avéré que les écosystèmes marins et la biodiversité en Méditerranée sont hautement impactés pas les activités humaines. La question de cette thèse est alors d'explorer quelles seront les magnitudes des changements globaux dans le futur et quelles conséquences anticiper pour la biodiversité et les services écosystémiques. Nous nous attacherons également à tester différentes mesures de gestion des pêches dans un contexte de changement global.

1.3 La pêche, une activité millénaire en Méditerranée

1.3.1 Bref aperçu historique : le déplacement de la ligne de référence

Au cœur du bassin Méditerranéen, la pêche, comprenez l'exploitation, la transformation et la distribution des ressources, s'inscrit dans une histoire plurimillénaire ; les effets négatifs de cette activité sur la biodiversité marine également.

Les hominidés *neanderthalensis* et *sapiens* consommaient déjà au paléolithique inférieur, soit 300 000 ans avant notre ère, une variété de mollusques le long des côtes méditerranéennes (Colonese et al., 2011). Les traces d'exploitation retrouvées laissent à penser que ces mollusques auraient joué un rôle important dans le développement et le maintien de populations de chasseur-cueilleur hominidés autour du bassin. Près de 150 000 ans plus tard, *H. neanderthalensis* continuait la cueillette de nombreux invertébrés marins comme la moule *Mytillus galloprovincialis* ou la balane *Balanus trigonus* dans la région de Malaga en Espagne (Cortés-Sánchez et al., 2011). A Gibraltar, des traces archéologiques datant du Paléolithique moyen mettent en évidence une exploitation 'non accidentelle' par *H. neanderthalensis* de poissons (*Diplodus sp.*) mais également de mammifères marins comme le phoque moine *Monachus monachus* ou le dauphin commun *Delphinus delphis* et d'oiseaux marins (Stringer et al., 2008).

De façon surprenante, les premières traces d'une exploitation intense voire de surexploitation localisée apparaissent rapidement. A Malaga, Morales & Roselló (2004) ont mis en évidence, via l'analyse d'échantillons archéologiques de poissons, des signes de surpêche remontant au Paléolithique. Au nordouest de la Sicile, dans la grotte dell'Uzzo, la patelle *Patella ferruginea*, la plus grande des espèces de patelles consommées au début du Mésolithique, représentait en nombre 63 % de l'assemblages de patelles découvertes. *P. ferruginea* ne représentait plus que 10 % à la fin du Mésolithique, 0.4 % durant la phase de transition Mésolitique-Néolithique et moins de 0.3 % des espèces de patelles présentes dans la grotte au Néolithique (Colonese et al., 2011). Considérant que les humains de ces époques ciblaient, comme aujourd'hui, les espèces de patelles pourrait donc être le signe d'une surexploitation dès le Mésolithique (Colonese et al., 2011).

Les premiers signes d'une exploitation organisée et structurée remontent quant à eux à l'ère grécoromaine, soit 3 600 ans BP (Stergiou, 2011). A cette époque, plus de 120 espèces (requins, raies, sardines, anchois, poissons plats et de fonds) étaient exploitées et des preuves de surexploitation et d'impacts ont été démontrés. Au 1^{er} siècle de notre ère, sur les marchés romains circulait déjà l'information d'un épuisement des zones côtières, forçant les pêcheries à s'étendre sur les plateaux Corse et Sicilien et obligeant l'interdiction de certaines techniques de pêche (Lotze et al., 2011; Trakadas, 2006). Au 4^{ème} siècle après JC, le philosophe Aristote mentionne que certains coquillages ont disparu de leur principale zone de pêche (en Grèce) depuis que les pêcheurs ont commencé à utiliser un instrument capable de gratter le fond de la mer (Voultsiadou et al. 2010 in Coll et al. 2010). Plus tard encore, à l'époque romaine puis médiévale, les témoignages d'épuisement et de surexploitation des ressources s'accumulent. Ces phénomènes sont liés à l'accroissement démographique et à la hausse de la demande et de la commercialisation des produits halieutiques (Coll et al., 2010). A partir de l'étude d'une fresque datant de l'époque Minoenne et représentant un jeune pêcheur portant dans ses mains une douzaine de dorades coryphène, Stergiou (2005) a estimé la taille moyenne des poissons à environ 50-55 cm. La taille moyenne actuelle des dorades coryphènes capturées sur des dispositifs de concentration est estimée à 40 cm, soit une diminution, principalement liée à la surpêche, de 10 à 15 cm en 3600 ans (Stergiou, 2005, 2011).

Plusieurs siècles plus tard, à l'époque moderne, le travail d'historien tend à montrer que la situation des ressources halieutiques sur les côtes Méditerranéennes était déjà préoccupante à la fin du XVIIIème siècle. De nombreux ouvrages d'érudits utilisent, dès cette période, la rhétorique de la surexploitation pour qualifier l'état des ressources et dépeindre un tableau catastrophique de leurs situations, notamment en France, sur les côtes provençales (Faget, 2017). Cette vision d'une ressource se tarissant et d'un dépeuplement progressif voire brutale de la mer est majoritairement partagée au XVIIIème siècle. Elle apparaît à peu près en même temps que l'autorisation de l'usage de la dreige, ancêtre du chalut (Faget, 2017). L'ordonnance sur les pêches de 1681 aurait ouvert la voie à une exploitation immodérée de la ressource et à son rapide épuisement. Comme l'écrit l'historien Daniel Faget dans son ouvrage *L'écaille et le banc* :

"Idée partout présente en Méditerranée, la hantise du déclin des ressources marines croise donc régulièrement les traits des chaluts"

Néanmoins, il convient de rappeler que les fluctuations spatio-temporelles en abondance des espèces exploitées ne peuvent être uniquement imputées aux activités humaines. Les raréfactions ponctuelles et les périodes dites de 'stérilités' sont, pour bon nombre d'entre elles, le fruit de conjonctures, notamment environnementales affectant certaines espèces de petits pélagiques (e.g. sardine) et leurs prédateurs (e.g. thons) (Faget, 2017). Comme aujourd'hui, la variabilité environnementale créée souvent

chez le pêcheur un sentiment de dégradation (ou inversement) de la ressource en marge de l'activité même d'exploitation.

Néanmoins, plusieurs sources semblent attribuer l'appauvrissement des ressources sur les côtes Méditerranéennes françaises au déploiement de plus en plus important des chaluts. Ces mêmes sources mettent en avant un déplacement progressif des profondeurs de pêche afin de pallier la disparition des ressources. Rapporté par Daniel Faget, l'intendant de Languedoc Saint Priest y voit en 1757 la preuve d'une surexploitation des zones côtières. Il écrit à ce propos :

"Et en effet, si les pêcheurs du Boeuf étaient de bonne foi, ne conviendraient-ils pas qu'à mesure qu'ils ont pratiqué cette pesche, ils ont été successivement obligés de la pratiquer à une plus grande hauteur, et que plus ils la pratiquent, plus ils vont avant dans la mer, toujours exposés à un danger évident. Quelle peut être la cause de ce changement ? Si la mer fournissait toujours du poisson en abondance, ces pescheurs ne seraient sans doute pas obligés de pratiquer successivement leur pesche à différentes hauteurs, et puisqu'ils sont assujettis à ces changements, ne doit-on pas en conclure que la côte n'est plus aussi poissonneuse qu'elle l'était auparavant, et par conséquent que l'augmentation que l'on éprouve sur le prix du poisson est une preuve de sa disette ?²"

La surexploitation des ressources marines vivantes est donc un problème historique et récurrent en Méditerranée. Le terme de surexploitation et le déclin associé des ressources halieutique ne naît pas nécessairement à l'anthropocène. Ce point historique renvoie indubitablement à la notion de shifting baseline décrit par Daniel Pauly en 1995 et il convient avant toute exploration d'un futur possible de fixer une 'ligne de base ' sur laquelle l'écologue pourra s'appuyer afin de s'affranchir d'une vision tronquée des ressources halieutiques en Méditerranée ; pour ne pas oublier l'abondance passée et la diversité marine existante avant la "grande accélération" du 20^{ème} siècle.

1.3.2 État actuel des ressources exploitées

Les pêcheries méditerranéennes se caractérisent par leur grande diversité, tant d'un point de vue des pratiques, de leurs importances culturelles et sociales que des espèces ciblées. Elles sont par nature

² CARAN, C 5-37, Mémoire concernant les observations et l'avis de M. de Saint Priest Intendant de Languedoc, au sujet des différentes représentations qui ont été faites au Conseil en faveur ou contre les pesches du Boeuf et du Ganguy, 8 novembre 1757

pluri-spécifiques. Environ 72 600 unités de pêche opèrent au sein du bassin³ : près de 85.5 % sont associées à la pêche artisanale et à la petite pêche et utilisent une variété d'engins (trémail, filet maillant, palangre, casier), 9 % sont des chalutiers de fond et 5 % des senneurs et des chalutiers pélagiques (Colloca et al., 2017). La majorité de la flotte artisanale se répartit entre le plateau tunisien (GSA 12-14), la mer Égée (GSA 22-23) et l'Adriatique nord (GSA 17) tandis que la concentration en chalutiers est plus importante en Égypte (GSA 26), en Adriatique (GSA 17-18) et en Algérie (GSA 4) (Colloca et al., 2017). Depuis 1991, le nombre de navires opérant n'a cessé de diminuer, 6000 unités ont ainsi disparu au cours des deux dernières années (FAO, 2018c). La pêche est à l'origine de 314 000 emplois directs et génère en valeur environ 5 milliards de dollars à la première vente (FAO, 2016b).

Au regard des débarquements déclarés et enregistrés par la FAO, ils ont augmenté rapidement et quasi continuellement depuis 1970 pour atteindre 1 087 448 tonnes en 1994, puis ont diminué de façon irrégulière pour s'établir aujourd'hui à 764 171 tonnes (en 2016, hors thons), soit moins de 1 % de la capture totale mondiale (Figure 8). Une corrélation linéaire entre le volume annuel des débarquements par GSA et la dimension du plateau continental semble exister (r² = 0.78), ceci indiquant le rôle déterminant du plateau dans la productivité des pêcheries méditerranéennes (Colloca et al. 2017). La répartition des captures à l'échelle du bassin a récemment été décrite par Tsikliras et al. (2015) et Stergiou et al. (2016). En Méditerranée occidentale, le total des captures fluctue autour de 350 000 t avec un maximum de captures de 433 467 tonnes enregistré en 2006. En Méditerranée centrale, les captures ont rapidement augmenté de 228 400 tonnes en 1970 à 466 218 tonnes en 1984, puis ont décliné et se sont stabilisées autour de 350 000 tonnes depuis 1993. Enfin, en Méditerranée orientale, elles ont progressé de 66 318 tonnes en 1970 à 295 870 tonnes en 1994, elles oscillent désormais autour de 200 000 tonnes.

Alors que le déclin des captures s'est amorcé dans les années 1990 pour les pays de l'UE (tous les taxons sont concernés exceptés les crustacés), celui-ci semble seulement avoir commencé au cours des 5-10 dernières années pour les pays non membres (Colloca et al., 2017). La réduction des débarquements a, en effet, été partiellement compensée par une hausse continue des débarquements de céphalopodes et de crustacés. Comme pour le reste du monde, le pic de captures semble donc également derrière nous. Compte tenu du fait que l'effort de pêche global est resté, comme à l'échelle mondiale, constante voire en

³ En 2016, la flotte de pêche de l'UE (28 pays) comptait 83 734 navires. La grande majorité sont des navires inférieurs à 12 m. La Grèce (18 %), l'Italie (15 %) et l'Espagne (11 %) représentent les plus grandes flottilles.

augmentation au cours du temps, un déclin des captures peut être considéré comme un signe de surexploitation globale (Anticamara et al., 2011; Tsikliras et al., 2015).

Les espèces de petits pélagiques dominent les débarquements à l'échelle du bassin. L'anchois (*E. encrasicolus*, ≈ 24 %), la sardine (*S. pilchardus*, ≈ 10 %) et les chinchards (*Trachurus spp.*, ≈ 10 %) représentent les principales espèces débarquées en Méditerranée occidentale, suivis des sardinelles (*Sardinella spp.*) et de la bogue (*B. boops*). En Méditerranée centrale, se sont la sardine (≈ 24 %) et l'anchois (≈ 17 %), suivis des sardinelles et du merlu (*M. merluccius*) qui dominent les débarquements. Enfin, en Méditerranée orientale, la sardine et l'anchois dominent également les débarquements, suivis des crevettes décapodes (*Aristeus spp.* et *Aristaemorpha spp.*), de la bogue et des sardinelles. Parmi toutes les espèces pêchées, le merlu et l'anchois sont, en valeur totale, les deux espèces les plus importantes à l'échelle du bassin.



Figure 8 : Évolution des captures totales déclarées (selon FAO-GFCM (1970 – 2016) et Sea Around Us (1950 – 2014), courbes en pointillées) et reconstruites (Sea Around Us) sur la période 1950-2014. NB : les captures "déclarées" selon le Sea Around Us inclues les thons et bénéficient d'un recoupement avec diverses bases de données nationales. Source des données : Sea Around Us et GFCM.

Au regard des évaluations de stocks menées par la Commission générale des pêches pour la Méditerranée de la FAO (CGPM) et le Comité Scientifique, Technique et Économique pour les Pêches de l'UE (CSTEP) pour l'année 2016, plus de 90 % des stocks évalués (80 stocks) sont en situation de surexploitation plus ou moins sévère, soit au-delà de la limite de rendement maximum durable (Cardinale

29

and Scarcella, 2017; Colloca et al., 2017; FAO, 2016b). Bien que le nombre de stocks évalués ait augmenté significativement ces 10 dernières années (Colloca et al., 2013), un grand nombre, pourtant d'importance commerciale, ne fait toujours pas l'objet d'évaluation, soit par manque de données d'observation permettant celle-ci, soit par manque de fiabilité des modèles mis en œuvre. Pire, pour certains stocks (merlu, rouget barbet, baudroie, merlan), la mortalité par pêche est jusqu'à 6 fois supérieure à celle permettant d'atteindre le rendement maximum durable et une réduction de 60 à 70 % des captures serait nécessaire pour enrayer la situation actuelle de surexploitation (European Commission, 2012). Dans l'ensemble, ces stocks représentent 36 % du volume total des captures déclarées des flottilles de pêche de l'UE (FAO, 2016b). Selon Colloca et al. (2013), toutes les espèces démersales évaluées sont en situation de surexploitation et la plus forte proportion de stocks exploités durablement se trouvent parmi les espèces de petits pélagiques telle que l'anchois et la sardine. Néanmoins, la plupart des stocks de petits pélagiques et crustacés affiche une mortalité par pêche une à deux fois supérieures à la mortalité associée au RMD (Colloca et al., 2017). En outre, pour la plupart des stocks, la taille à première capture est souvent inférieure à la taille à maturité sexuelle et de première ponte. Fait caractéristique des pêcheries méditerranéennes, les pré-recrues des espèces cibles composent une large part des captures (Colloca et al., 2013; Lleonart and Maynou, 2003). Colloca et al. (2013) signalent également que pour plusieurs espèces commerciales, les structures en taille et en âge des stocks sont tronquées. Dans une méta-analyse récente, portant sur 42 stocks méditerranéens situés dans les eaux européennes, Vasilakopoulos et al. (2014) ont mis en évidence que les biomasses ont diminué continuellement au cours des 20 dernières années, que le taux d'exploitation a augmenté et que la sélectivité (i.e. la différence entre l'âge à première capture et l'âge à maturité) s'est dégradée. Ce constat permet d'expliquer, en partie, le déclin des débarquements, en particulier des espèces démersales. En outre, il pourrait s'avérer encore plus pessimiste. Au regard de la nature pluri-spécifique des pêcheries, les taux d'exploitation, encore en augmentation, pourraient en effet affecter davantage de stocks et d'espèces que ceux et celles pris en compte dans la méta-analyse de Vasilakopoulos et al. (2014). Le maintien de nombreux stocks en proie à une situation de surexploitation chronique et leur relative résilience comparée aux stocks de l'Atlantique peut en partie s'expliquer par la subsistance de "poches" de biomasses fécondes, au large, dans des zones refuges de reproduction et de ponte (Caddy, 1993, 1999; Colloca et al., 2013). Souvent évoqué comme le miracle méditerranéen, ces zones refuges, proches des canyons sousmarins et difficilement accessibles aux engins de pêche, permettraient de réduire la mortalité par pêche sur les adultes et d'ensemencer en juvéniles le plateau continental (Caddy, 1993).

Les schémas d'exploitation et l'état général des stocks diffèrent entre les Méditerranée occidentale, centrale et orientale. De fait, c'est en Méditerranée orientale que la situation apparaît la plus préoccupante :

entre 1970 et 2010, les débarquements totaux, le niveau trophique moyen des captures et l'indice 'fishingin-balance" ont décliné et le pourcentage cumulé des stocks surexploités et effondrés est supérieur à celui observé dans les zones occidentale et orientale (Stock et al., 2018; Tsikliras et al., 2015).

Comment expliquer une telle situation des stocks en Méditerranée ? Plusieurs éléments inhérents à la gestion des ressources doivent être abordés.

Pour atteindre les objectifs définis par la PCP (Politique Commune de la Pêche) ou répondre aux engagements internationaux, la stratégie de gestion des pêches en Méditerranée se base essentiellement sur le contrôle de l'effort et de la capacité de pêche. A ce type de contrôle, sont associées des mesures techniques spécifiques tels que la régulation d'engins (e.g. taille de maille), l'établissement de taille minimale à première capture et la restriction d'accès à des zones (habitats sensibles) et/ou saisons (frai). Contrairement aux réglementations prévalant en Atlantique, il n'existe pas de capture totale admissible (TAC pour Total Allowable Catches) et de quota par espèce. Seules deux espèces de grand migrateur pélagique, le thon rouge et l'espadon, évaluées et gérées par l'ICCAT, font l'objet d'une régulation par quotas. Récemment, des limites de captures pour les pêcheries de petits pélagiques ont été mises en œuvre en Adriatique. La simple gestion par le contrôle de l'effort de pêche semble s'avérer inefficace en Méditerranée. Cardinale & Scarcella (2017) expliquent cette inefficacité par la faible relation existante entre la mortalité par pêche et l'effort de pêche. Pour ces auteurs, compte tenu des spécificités des pêcheries méditerranéennes, une gestion basée principalement sur le contrôle de l'effort ne permettra pas d'atteindre les objectifs de gestion au RMD d'ici à 2020 et les cibles définies par la DCSMM (Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin).

En outre, les avis et conseils scientifiques ne sont généralement pas suivis politiquement ou mis en œuvre par les gestionnaires. Preuve par l'exemple, alors que le CSTEP (Comité Scientifique, Technique et Economique des Pêches) fournit pour la Méditerranée, depuis 2008, des recommandations de limitations des captures (i.e. TAC), celles-ci sont, soit ignorées, soit dépassées, avec des captures pouvant dépasser de 178 % la recommandation scientifique (Cardinale and Scarcella, 2017). Il en est de même pour l'effort de pêche. La réduction d'effort, en particulier pour les chalutiers de fond, a toujours été plus faible que celle recommandée par les scientifiques (Colloca et al., 2013). Un écart important existe donc entre l'impérieuse nécessité de préserver les stocks et le faible niveau de conformité et d'application des mesures régulatrices en Méditerranée (Vasilakopoulos et al., 2014). La différence avec la situation des stocks en Atlantique nord-est se joue peut-être ici.

Le partage de stocks avec les pays de la rive sud de la Méditerranée, non soumis à la règlementation de la PCP, constitue une autre explication vis-à-vis de l'échec actuel de gestion. De nombreux stocks sont en effet soumis à une exploitation partagée entre flottilles et entre États et font l'objet d'une gestion par l'intermédiaire de plan nationaux. Hors ce type de gestion ignore la distribution géographique des stocks (dépassant les limites maritimes des juridictions nationales) et l'exploitation multi-flottilles dont ils font l'objet. Comme en Atlantique nord-est, le défi réside dans la mise en œuvre de plans de gestion "transnationaux" enrôlant l'ensemble des états et des flottilles impliqués dans l'exploitation d'un stock ou d'une espèce. Les succès de gestion passeront nécessairement par ce type d'approche.

L'établissement d'Aires Marines Protégées (AMPs), comme outils complémentaires de gestion des ressources exploitées, pourrait permettre l'atteinte de niveaux d'exploitation durable et des objectifs de conservation de la biodiversité. Néanmoins, le réseau actuel d'AMPs, dont la surface totale ne dépasse pas 9.5 % des eaux européennes et se situe principalement en Méditerranée occidentale, ne permet pas, par manque de gouvernance et de considérations écologiques, l'atteinte de ces objectifs (voir section 1.4.4). Les AMPs, lorsqu'établies sur des critères écologiques rigoureux, sont pourtant des outils clés d'une gestion écosystémique.

Selon Vasilakopoulos et al. (2014), les différences de performance de gestion entre l'Europe du nord et celles du sud peuvent s'expliquer par la mise en œuvre d'un système de gestion plus sophistiqué et une plus grande conformité et adhésion aux conseils scientifiques en Atlantique nord-est d'une part, par la complexité socio-économique et le manque d'efficacité du système de gouvernance en Méditerranée d'autre part.

La problématique des pêcheries en Méditerranée ne peut malheureusement pas se résumer à l'impact de la pêche sur les espèces ciblées. Aux conséquences directes de la surexploitation s'ajoutent des impacts indirects, parfois profonds et affectant l'ensemble des composantes des écosystèmes.

1.3.3 Impacts écosystémiques d'une activité millénaire

En 2011, Lotze et al. ont mené une étude d'envergure sur l'évolution écologique de la mer Adriatique de l'époque romaine à aujourd'hui. Les conclusions de la méta-analyse conduite sont édifiantes : (1) 98 % des ressources marines affichent une abondance plus de deux fois inférieure à leur abondance historique, les grands prédateurs (>1m) étant particulièrement touchés, (2) 37 % des espèces étudiées sont devenues rares et 11 % ont disparu localement ou régionalement, (3) la diversité spécifique est désormais dominée par des espèces de petites tailles et/ou de bas niveaux trophiques, (4) les espèces fournissant un habitat ou des fonctions de filtration (épuration de l'eau) ont diminué de 75 %, ceci contribuant à la dégradation de la qualité de l'eau et au phénomène d'eutrophisation, (5) l'exploitation croissante des ressources et les extinctions fonctionnelles ont altéré et simplifié la structure des réseaux trophiques par l'intermédiaire de changement de proportion d'abondance entre les prédateurs supérieurs, les consommateurs intermédiaires et les espèces basales. Les activités de pêche ne sont pas les seules activités humaines responsables mais elles ont donc assurément un rôle majeur dans l'altération observée de la biodiversité et des écosystèmes méditerranéens.

Dans un rapport de la FAO publié en 2000, Sergi Tudela propose une synthèse des impacts écosystémiques de la pêche, à la fois sur les habitats sensibles et vulnérables mais également sur les espèces cibles et accessoires de l'activité en Méditerranée. Sans revenir en détails sur les impacts présentés, notons que les chondrichtyens (requins et raies), les oiseaux marins, les tortues de mer, les populations de phoque moine ou de cétacés ont été particulièrement impactés par les activités de pêche, et ce de façon directe, par capture, le plus souvent accidentelle ou accessoire, ou de façon indirecte, en entrant en compétition pour une même ressource alimentaire, en occasionnant une nuisance sonore ou par collision. A titre d'exemple, à la fin des années 1950, 25 espèces d'Elasmobranches étaient recensées lors de campagne d'échantillonnage au chalut sur le plateau du golfe du Lion. Au milieu des années 1990, seules 13 espèces figuraient dans le recensement, soit une diminution de près de 50 % des espèces observées, touchant principalement des espèces à intérêt commercial. Un constat relativement similaire a été réalisé en mer Tyrrhénienne, en mer d'Alboran ou encore dans les eaux au large de Malte. Le grand requin blanc (*Carcharodon carcharias*), pour lequel le détroit de Sicile est l'une des principales zones d'abondance et de reproduction, est en déclin dans toute la Méditerranée depuis les années 1960 (Tudela, 2000).

Au regard des impacts physiques des engins sur les habitats, nombreuses sont les constatations sur les dommages occasionnés, aussi bien sur les herbiers que sur les fonds meubles ou durs et les communautés benthiques associées (De Biasi, 2004; Farriols et al., 2017; Granger et al., 2015; Paradis et al., 2017; Sánchez-Jerez and Ramos Esplá, 1996; Tudela, 2000). Prenons ici un seul exemple, en 2012, Dimech et al. ont étudié les effets écosystémiques des chaluts de fond ciblant la crevette *Aristaemorpha foliacea* dans le canal de Sicile. En comparant des zones chalutées et non chalutées, les auteurs montrent une absence d'impact sur la biomasse de l'espèce cible mais une réduction des biomasses de *Plesionika martia*, *Nephrops norvegicus, Helicolenus dactylopterus dactylopterus* et *Galeus melastomus* par respectivement 4, 16, 6 et 2 entre les zones chalutées et non chalutées. En outre, à l'échelle des communautés, des biomasses plus importantes et des indices de densité et de diversité plus élevés sont estimés dans les zones non chalutées. Ces résultats suggèrent donc des changements dans les assemblages d'espèces, dans les communautés et dans la structure des écosystèmes exploités dont l'habitat a été modifié par les flottilles de chalutier de fond.

Considérons maintenant les effets d'un point de vue trophique, c'est-à-dire en tenant compte des interactions entre espèces. Ces effets peuvent être notamment étudiés grâce à la mise en œuvre de modèles écosystémiques, plus précisément de modèles trophiques.

A travers l'analyse d'un modèle Ecopath with Ecosim développé à l'échelle de la Méditerranée sur la période 1950 - 2011, Piroddi et al. (2017) observent une réduction importante de l'abondance d'espèces de poissons (démersaux et petits pélagiques) et de top-prédateurs de 34 % et 41 % respectivement. Parallèlement, une augmentation d'abondance des espèces à la base des réseaux trophiques (bas niveaux trophiques, principalement des invertébrés), de l'ordre de 23 %, est constatée. En outre, un ensemble d'indicateurs écologiques calculés (e.g. biomasses, captures, niveau trophique moyen, diversité spécifique) met en évidence la dégradation globale de la Méditerranée sur la période 1950 – 2011 et un changement de structure des écosystèmes. Selon les auteurs, la pression de pêche et la production primaire sont les deux principaux moteurs de la dynamique trophique de la Méditerranée. Par comparaison de deux modèles Ecopath 1950 et 2000, Piroddi et al. (2015a) ont également montré le rôle important de la pêche dans la structure et le fonctionnement trophique de la Méditerranée. Dans les années 1950, les grands pélagiques, les requins et les petits pélagiques jouaient un rôle trophique clé, rôle progressivement mené par des céphalopodes bentho-pélagiques et benthiques. En outre, selon l'analyse des "impacts trophiques mixtes", ce sont les chalutiers de fond et les dragueurs qui ont l'impact le plus important sur le réseau trophique.

Ces résultats à l'échelle du bassin, sont vérifiés à l'échelle locale. Dans la partie sud de la mer Catalane, Coll et al. (2006a) mettent en avant le déclin des captures et des biomasses de pélagiques entre 1994 et 2003. Selon certains indicateurs, inhérents à l'état de maturité d'un système comme définis par Odum (1969), la mer Catalane serait à un stade de faible à moyen développement, les impacts de la pêche étant, en partie, responsables de cet état. En effet, lorsqu'un écosystème "se développe", les biomasses qui le composent et la complexité structurelle qui les caractérisent tendent à s'accroitre. A l'inverse, un écosystème subissant des perturbations répétées ou continues affiche une tendance opposée et reste dans un état "immature" ou "jeune" (Odum, 1969). Dans cette zone, les impacts des activités de pêche, principalement les chalutiers ciblant les petits pélagiques (anchois, sardine), se propageraient à travers l'écosystème par contrôle "wasp-waist" et impacteraient non seulement les proies mais également les prédateurs démersaux de ces espèces. Dans un papier plus récent, via le développement d'un modèle Ecopath à l'échelle du plateau continental de la Méditerranée occidentale (plateau Israélien), Corrales et al. (2015) soulignent que l'ensemble du réseau trophique est fortement impacté par la pêche, principalement par les flottilles chalutières. Les flottilles de pêche apparaissent dans ce modèle, comme souvent dans les modèles Ecopath méditerranéens, comme des top-prédateurs, affectant négativement de nombreux prédateurs, cibles principales ou non des activités de pêche.

En adriatique nord et centrale, l'analyse d'un modèle Ecopath développé pour représenter les années 1990 démontre également un impact fort de la pêche sur la structure trophique de l'écosystème et des taux d'exploitation élevés pour de nombreuses espèces cibles ou non cibles. Là encore divers indicateurs relatifs à la complexité et à la maturité du système tendent à mettre en évidence une situation globale dégradée par une activité de pêche menée de façon intense (Coll et al., 2007). Un couplage important entre les compartiments benthiques et pélagique semble exister et serait considérer comme caractéristique des écosystèmes fortement exploités. Cette hypothèse est également considérée en mer Catalane (Coll et al., 2006a, 2007).

Plus à l'ouest, dans le golfe du Lion, le même type de modélisation a été appliqué (Bănaru et al., 2013). Les flottilles de pêche évoluant sur le plateau exploitent l'ensemble des niveaux trophiques compris entre 2.6 et 4.1, indiquant là encore une exploitation importante de l'ensemble des compartiments trophiques. Sur le plateau, les grands chalutiers (24 – 40 m) représentent la flottille ayant le plus fort impact sur les groupes exploités. A l'inverse, les senneurs (12 -24 m), ciblant les petits pélagiques, représentent la flottille ayant le plus faible impact écosystémique. Les principales proies ou compétiteurs des espèces cibles (e.g. phyto- et zoo-plancton, crustacés benthiques, poissons planctonophages, gélatineux) bénéficient d'un relâchement de prédation ou d'une diminution de la compétition trophique induite par une diminution par la pêche de l'abondance des principales espèces cibles.

Toujours par l'intermédiaire d'un modèle Ecopath, Hattab et al. (2013a) ont montré que le golfe de Gabès était l'écosystème le moins mature en comparaison avec la mer Catalane, la mer Égée et la mer Adriatique. Un résultat en grande partie dû aux impacts de la pêche sur cette écosystème. Le chalutage de fond semble être l'activité la plus impactante pour l'écosystème, de façon directe sur les espèces ciblées par cet engin mais également de façon indirecte sur les proies et compétiteurs de celles-ci. En outre, de nombreux indices d'exploitation montrent que l'écosystème est loin d'atteindre une exploitation considérée comme durable. Les captures globales devraient en effet être réduites de 59 % pour que l'écosystème atteigne une probabilité de 95 % d'être exploité durablement. Autre mer, même modèle et même conclusion : en mer Ionienne, une pression de pêche excessive a conduit au déclin des top-prédateurs et des principales espèces commerciales entre 1970 et à la fin des années 1990 (Piroddi et al., 2010). Néanmoins, en mer Ionienne des changements de production primaire seraient également responsables, par l'intermédiaire d'un contrôle de type bottom-up, des variations d'abondance observées et modélisées des principaux groupes fonctionnels (Piroddi et al., 2010). Ainsi, la détérioration simulée de l'écosystème serait une combinaison de surexploitation des ressources et de changement de productivité primaire. Les indicateurs écosystémiques calculés soulignent les changements structurels ayant opéré entre 1964 et 2003 avec un déclin des hauts niveaux trophiques (e.g. mammifères marins) et une augmentation des organismes de niveaux trophiques inférieurs (e.g. céphalopodes, crustacés, invertébrés benthiques). Au regard du niveau trophique moyen des captures, celui-ci a augmenté linéairement dans le temps, au même titre que le rapport de biomasse démersaux/pélagiques marqué par le déclin des stocks de sardines et d'anchois (Piroddi et al., 2010).

Dans le nord de la mer Égée, le modèle Ecopath développé par Tsagarakis et al. (2010) expose la même problématique : une exploitation trop intense des principaux groupes ciblés, de forts impacts sur des espèces considérées vulnérables et une exploitation par la pêche globalement non durable. Comme pour les autres écosystèmes, les indicateurs de "maturité" et de "stabilité" convergent vers le diagnostic d'un écosystème peu mature, peu stable, à mettre en relation avec l'exploitation intense que subit cet écosystème depuis maintenant quelques siècles (Tsagarakis et al., 2010).

Basées sur les sorties de différents modèles Ecopath, pour la plupart évoqués ci-dessus, Halouani et al. (2015) ont analysé les impacts écosystémiques de la pêche en Méditerranée en comparant les spectres trophiques de biomasses, de captures et de mortalité par pêche issus de modèles EcoTroph (voir Gascuel 2005, Gascuel et al. 2008 et Gascuel & Pauly 2009 pour plus de détails sur la modélisation EcoTroph). Les résultats montrent que la Méditerranée est sévèrement impactée par le déclin des organismes de hauts niveaux trophiques (individus de grandes tailles, mammifères marins). Selon Halouani et al. (2015), 40 % des organismes de hauts niveaux trophiques, soit de niveaux trophiques supérieurs à 4 (démersaux, grands pélagiques), et moins de 10 % des petits pélagiques (bas et niveaux trophiques intermédiaires) sont prélevés chaque année. En simulant une augmentation globale de l'effort de pêche, par simple multiplication de l'effort actuel, les auteurs montrent que les captures et les biomasses de hauts niveaux trophiques diminueront tandis que les captures de niveaux trophiques intermédiaires, caractérisés par une forte productivité, pourront s'accroître. Les niveaux trophiques supérieurs semblent davantage sensibles à toute augmentation de la pression de pêche de par l'état actuel de surexploitation dont ils font l'objet et, de façon indirecte, une diminution de leurs proies situées aux niveaux trophiques inférieurs. Dans cette partie, nous avons ainsi démontré les multiples impacts de l'activité de pêche en Méditerranée. Des impacts qui peuvent être directs, par simples prélèvements des individus cibles et des prises accessoires, mais également des impacts indirects, par l'intermédiaire des interactions trophiques ou de la compétition. L'ensemble des compartiments écosystémiques, qu'ils soient biotiques ou abiotiques, est affecté. Les effets de la pêche diffusent à travers les niveaux trophiques, des plus hauts vers les plus bas (Pauly et al., 1998). Par conséquent, les études mettent en lumière une dégradation globale de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. Une mortalité de pêche excessive et exercée depuis des décennies, voire des siècles, a entraîné des remaniements parfois profonds des assemblages d'espèces, des communautés et, *in fine*, des réseaux trophiques.

Les travaux de modélisation mettent également en avant le rôle clé de la production primaire et secondaire dans la dynamique des populations et des écosystèmes. La Méditerranée est une mer "stressée" et les questions portent désormais sur sa capacité de résilience face à des pressions qui devraient s'exacerber dans le futur. Elles portent également sur la capacité de l'écosystème à absorber les changements futurs sans que son fonctionnement et sa structure ne basculent totalement. Parmi les moteurs des évolutions futures : le changement climatique et ses impacts synergiques avec ceux de la pêche.

1.4 La Méditerranée sous l'influence du changement climatique

Les sections 1.4.2 à 1.4.4 ont fait l'objet de trois chapitres distincts dans l'ouvrage "*The Mediterranean Region under Climate Change : A Scientific Update*" initié et coordonné par l'Alliance nationale de recherche pour l'environnement (Allenvi) à l'occasion de la 22^{ème} Conférence des Parties (COP, Marrakech, 2016) à la Convention-cadre des Nations unies sur les changements climatiques (CCNUCC).

Ont particpé à la co-écriture des chapitres : Fabio Benedetti, Claire Saraux, Elisabeth Van Beveren, Frida Ben Rais lasram, Marta Coll, Ghassen Halouani, Tarek Hattab, François Le Loc'h, François Guilhaumon et Yunne-Jai Shin.

1.4.1 Profils représentatifs d'évolution de concentration et projections futures

Le changement climatique scénarisé

L'évolution du climat, à l'échelle planétaire comme à l'échelle de la Méditerranée, est le fruit d'une combinaison entre variabilité climatique naturelle (e.g. Oscillation Nord Atlantique, Oscillation Atlantique

Multi-décennale) et forçages anthropiques. Les experts du climat sont formels : la probabilité pour que les activités humaines soient responsables du réchauffement global actuel est de 95 %⁴ (IPCC, 2014).

Afin d'améliorer notre compréhension des interactions complexes existant entre le système climatique, les écosystèmes et les activités humaines, la communauté scientifique a développé et utilise des scénarios. Ces scénarios fournissent une description plausible des futurs socio-économiques, technologiques, environnementaux, climatiques et des émissions de gaz à effet de serre et des aérosols (Moss et al., 2010). A l'occasion du 5^{ème} rapport du GIEC "Assessment Report 5", paru en 2014, quatre nouveaux scénarios de référence de l'évolution du forçage radiatif ont été établis sur la période 2006 – 2300 (Tableau 1 et Figure 9).

Tableau 1 : Scénarios RCP (Representative Concentration Pathway) et caractéristiques associées d'après Moss et al. (2010). Un forçage radiatif est un changement du bilan radiatif, soit une différence entre le rayonnement entrant et le rayonnement sortant au sommet de la troposphère.

Nom	Forçage radiatif	Concentration (ppm)	Trajectoire	Équivalent SRES
RCP 8.5	> 8.5 Wm ⁻² en 2100	> 1370 eq-CO ₂ en 2100	Croissante	SRES A2
RCP 6.0	~ 6 Wm ⁻² au niveau de stabilisation après 2100	\sim 850 eq-CO ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement	SRES A1B
RCP 4.5	~ 4.5 Wm ⁻² en 2100 au niveau de stabilisation après 2100	\sim 660 eq-CO ₂ au niveau de stabilisation après 2100	Stabilisation sans dépassement	SRES B1
RCP 2.6	Pic à ~ 3 Wm ⁻² avant 2100 puis déclin	Pic ∼ 490 eq-CO₂ avant 2100 puis déclin	Pic puis déclin	-

Basés non plus sur une approche type séquentielle comme les scénarios SRES (Second Report on Emission Scenario) auparavant utilisés mais sur une approche en parallèle, les scénarios d'émission de gaz à effet de serre, où RCP pour Representative Concentration Pathway, représentent un véritable virage méthodologique (Moss et al. 2010). Désormais, les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre sont définis *a priori* par la communauté scientifique. En parallèle et simultanément, les climatologues produisent des projections climatiques utilisant les RCP comme entrée tandis que les socio-économistes élaborent des scénarios socio-économiques (SSP pour Shared Socio-economic pathway) compatibles avec les scénarios RCP. A titre d'exemple, parmi 300 scénarios publiés dans la littérature scientifique, le scénario RCP 8.5, le

⁴ Selon une étude parue en juillet 2018 dans la revue Science, la probabilité que les activités humaines soient responsables des changements observés est en réalité de 99.9995 % (Santer et al., 2018).

plus pessimiste (ou Business-as-usual), n'est dépassé que par environ 10 % des hypothèses envisagées. A l'inverse, le plus optimiste, ou le plus favorable, le RCP 2.6, ne dépasse que près de 10 % de ces hypothèses. Le RCP 2.6, sans réel équivalent SRES, intègre les effets de politiques de réduction des émissions susceptibles de limiter le réchauffement planétaire à 1.5-2°C d'ici à 2100 par rapport aux niveaux préindustriels, correspondant aux accords de Paris sur le climat à l'issue de la COP21 en 2015 (UNFCCC, 2015) (Figure 9).



Figure 9 : A gauche : Forçages radiatifs en fonction des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre RCP. A droite : Anomalies de température en fonction de l'émission et de l'accumulation de CO2 anthropique (gaz à effet de serre).

Projections des changements physico-chimiques en mer Méditerranée

La mer Méditerranée n'échappe pas à la tendance globale de réchauffement des eaux. Nombreux sont les auteurs à avoir étudié l'évolution de la température de surface au cours des dernières décennies. Malgré quelques variantes spatiales ou temporelles liées principalement aux méthodes utilisées, le constat est similaire : les eaux de surface se sont réchauffées de 0.5°C entre 1980 et 2000 (Rixen et al., 2005), de 1.4°C entre 1978 et 2003 (Belkin, 2009), de 0.06°C par an sur la période 1992-2005 (Criado-Aldeanueva et al., 2008), de 0.89°C sur la période 1985-2008 (Skliris et al., 2012), de 0.36°C par décade entre 1982 et 2012 (Shaltout and Omstedt, 2014) et de 1.27°C entre 1982 et 2016 (Pastor et al., 2018).

La majorité des projections issues des modèles climatiques développés à l'échelle régionale anticipent une diminution progressive des précipitations, une hausse des températures et de la salinité en surface comme dans les strates profondes, une augmentation en fréquence et en intensité des événements extrêmes de chaleur ("marine heatwaves", Darmaraki et al. (2017, 2019)) et des changements de stratification (e.g. Somot et al. 2006, 2008, Macias et al. 2015, Adloff et al. 2015, Barange et al. 2018). A l'échelle du bassin, via le modèle océanique régional NEMOMED8 et l'analyse de six scénarios SRES, Adloff et al. (2015) prévoient une hausse moyenne des températures de surface comprise entre 1.73°C et 2.97°C entre 2070 et 2099 relativement à la période 1961-1990 et une élévation de la salinité de surface entre +0.48 et +0.89 sur la même période. La fréquence des vagues de chaleurs devrait passer de deux jours par été sur la période 1961-1990 à 13 jours en 2021-2050 et 40 jours à la fin du siècle (Fischer and Schär, 2010). La stratification des masses d'eau devrait également évoluer avec une augmentation de la stratification en Méditerranée occidentale et une diminution en Méditerranée orientale (Adloff et al., 2015). Les eaux Atlantiques pénétrant le bassin sont projetées être moins denses et ceci pourraient altérer la formation et la structure de fronts stationnaires ainsi que la dynamique des structures méso-échelles (Adloff et al., 2015). Le niveau de la mer a quant à lui augmenté au cours des décennies récentes, de 2 à 10 mm par an, et les projections indiquent qu'il devrait continuer sur cette tendance croissante au cours du siècle. Enfin, au regard de l'acidification de la Méditerranée, il semble que le processus se soit déjà enclenché avec des observations et des projections indiquant une réduction du pH de 0.002±0.001 unités par an malgré une forte variabilité spatiale (Lacoue-Labarthe et al., 2016).

Les conditions physico-chimiques de la mer Méditerranée résultant des scénarios d'émissions de gaz à effet de serre envisagés, sont donc vouées à changer avec des conséquences possibles de l'échelle individuelle à l'échelle des écosystèmes, des bas niveaux trophiques comme le plancton aux hauts niveaux trophiques comme l'être humain (Barange et al., 2018; Cramer et al., 2018). Ce sont l'ensemble des impacts observés ou attendus que nous proposons d'aborder dans les sections suivantes. En abordant, dans un premier temps, les possibles effets bottom-up du changement climatique sur les écosystèmes méditerranéens, dans un second, les impacts envisagés sur les ressources marines, exploitées ou non, et enfin, dans un troisième et dernier temps, les conséquences de ces changements dans un contexte d'exploitation.

1.4.2 Impacts "bottom-up" du changement climatique

• Effets sur la production planctonique

Le phytoplancton, véritable "moteur" de la pompe biologique, est un ensemble diversifié d'organismes responsables de près de la moitié de la production primaire de la biosphère (Gros, 2011). La quasi-totalité (99 %) de la matière organique utilisée par les réseaux trophiques marins provient de cette source. L'analyse des effets des changements environnementaux sur ces premiers maillons trophiques revêt donc une importance capitale à la compréhension des effets écosystémiques attendus du changement climatique.

A l'échelle globale, en combinant les résultats de quatre modèles de circulation couplée océanatmosphère forcés par le scénario d'émission de gaz à effet de serre A2, l'un des plus pessimistes proposé par le GIEC, Steinacher et al. (2010) suggèrent que le production primaire phytoplanctonique diminuerait globalement de 2 à 20 % entre l'ère préindustrielle (1860-1869) et la fin du 21^{ème} siècle. Très peu d'études ont tenté de projeter les effets du changement climatique sur la production primaire en Méditerranée (Herrmann et al., 2014; Lazzari et al., 2014) et aucun consensus ne semble pour l'heure se détacher (Benedetti, 2016). Quelques études vont dans le sens d'une réduction de cette productivité basale. En effet, le réchauffement des eaux tend à accentuer la stratification thermique et à réduire le mélange vertical limitant l'apport de nutriments en zone euphotique (Marbà et al., 2015). D'autres études suggèrent que le changement climatique ne devrait pas modifier les dynamiques saisonnières et la variabilité du compartiment planctonique, tout au moins en Méditerranée occidentale (Herrmann et al., 2014). Au regard des modèles développés par Herrmann et al. (2014), les biomasses de micro et nanophytoplancton ne devraient pas augmenter d'ici à la fin du siècle. Dans le même temps, une augmentation de la biomasse en zooplancton pourrait avoir lieu en raison d'une augmentation des biomasses de nanozooplancton et picophytoplancton. Les organismes planctoniques de petites tailles seraient donc favorisés et l'activité de la boucle microbienne renforcée. L'augmentation de la part recyclée de la production réduirait le flux de matière organique particulaire exportée vers les réseaux trophiques. La contribution relative des cellules de grandes tailles dans les communautés phytoplanctoniques devrait se réduire au profit d'organismes plus petits de type picophytoplanctoniques et nanoflagellés (Durrieu de Madron et al., 2011). Une recomposition de la communauté phytoplanctonique s'établirait donc.

Néanmoins, de nombreuses incertitudes demeurent quant au niveau d'impact du réchauffement des eaux et de l'acidification sur la production primaire dans le bassin. Ce qui semble plus clair, c'est que les changements physico-chimiques induits affecteront la magnitude, la synchronicité et la composition des efflorescences phytoplanctoniques ainsi que la distribution saisonnière du zooplancton, élément constitutif de la production secondaire.

Productions primaires et secondaires : moteurs de la dynamique des écosystèmes

Il est maintenant très nettement admis que la production primaire est critique au maintien de la biodiversité marine et au rendement des captures de pêche dans l'océan mondial (Brown et al., 2010; Chassot et al., 2010). Plus de 90 % de la productivité océanique est assurée par le phytoplancton, véritable source d'énergie transférée au sein du réseau trophique par activité de broutage et de prédation et perdue via le métabolisme des organismes (Gascuel et al., 2008; Lindeman, 1942). Néanmoins, peu de travaux ont

tenté de prévoir, d'une part les changements potentiels de productions primaire et secondaire et d'autre part les impacts sur les réseaux trophiques et le fonctionnement des écosystèmes marins méditerranéens. Il s'agit là d'intégrer des compétences et des thématiques de recherche différentes, mêlant physique, biogéochimie et écologie. Des incertitudes subsistent donc au regard de l'amplitude des changements écosystémiques induits par l'évolution du climat. Pour envisager un avenir à la Méditerranée, il faut pour l'heure se référer à des études se focalisant sur d'autres écosystèmes mondiaux et extrapoler les conséquences possibles d'une modification des productions primaire et secondaire dans cette région (Les travaux présentés dans les chapitres de cette thèse visent à compléter ce manque).

En 2010, Chassot et al., ont mis en évidence que la production primaire phytoplanctonique influence la production globale des pêcheries à l'échelle d'un "Large Marine Ecosystem". Cette hypothèse a par la suite été confirmée par Blanchard et al. (2012), qui montrent que dans 11 zones côtières étudiées (regional shelf areas), le potentiel de captures est principalement déterminé par la production primaire disponible. De façon similaire, en utilisant un modèle écosystémique, Brown et al. (2010) démontrent que des changements de production primaire affectent, en volume et en valeur, les captures et ont des implications majeures pour la conservation de la biodiversité marine (à travers la résilience de certaines espèces dans le système). Enfin, à l'échelle aussi bien locale, que régionale ou globale, plusieurs auteurs ont établi le lien entre dynamiques (fluctuations) des rendements de pêche et dynamiques des communautés phytoplanctoniques, zooplanctoniques et benthiques (e.g. Darnaude et al. 2004, Edwards & Richardson 2004, Cheung et al. 2010, Barange et al. 2014).

En Méditerranée, des observations passées ont déjà révélé qu'une réduction de la production primaire, liée à une augmentation des températures de surface de la mer (SST en anglais pour "Sea Surface Temperature"), pouvaient avoir un impact négatif sur les volumes de captures et pouvaient exacerber la tendance actuelle à la surexploitation des ressources. Cheung et al. (2011) projettent que si les communautés phytoplanctoniques basculent vers des communautés dominées par des cellules de plus petites tailles, l'énergie transférée par ces producteurs primaires vers des niveaux trophiques supérieurs pourrait se réduire au cours du 21^{ème} siècle et conduire à une diminution du potentiel de capture. En outre, dans un contexte de changement global, une réduction de la production primaire pourrait être préjudiciable pour la conservation de taxons d'intérêt ainsi que pour la biodiversité dans son ensemble où des synergies négatives avec la surexploitation des ressources, la dégradation des habitats et/ou les invasions biologiques peuvent exister.

Variabilité environnementale et dynamique des populations

Au sein des écosystèmes marins, les conditions environnementales jouent un rôle essentiel dans la dynamique de recrutement des populations de poissons (i.e. le nombre de juvéniles intégrant la fraction de population exploitable par la pêche). Les larves étant très vulnérables au phénomène de famine, leur survie dépend en grande partie de la disponibilité en proies. Cette disponibilité se caractérise par la taille moyenne des proies, leurs synchronicités et leurs abondances vis-à-vis des prédateurs (Beaugrand et al., 2003). La théorie "match-mismatch" élaborée par Cushing en 1990 souligne que la première alimentation des larves, après résorption du sac vitellin, doit nécessairement coïncider, dans le temps et dans l'espace, avec la production planctonique (Figure 10). Ainsi, en modifiant les niveaux et les périodes de productions primaire et secondaire, le changement climatique pourrait perturber la distribution et la phénologie des larves de poissons, affecter le recrutement ainsi que la production nette des stocks halieutiques. Par conséquences indirectes, ces modifications pourraient agir sur la structure des réseaux trophiques et plus généralement sur l'organisation des écosystèmes marins (Brander, 2010; Edwards and Richardson, 2004). En mer Méditerranée, les changements attendus de productions primaire et secondaire permettent de penser que les désynchronisations entre les pré-recrues de poissons et leurs proies potentielles pourraient s'accroître dans le futur avec des conséquences négatives pour le succès de recrutement, la durabilité des pêches et in fine pour la conservation de la biodiversité dans son ensemble (Lejeusne et al., 2010; Stergiou et al., 2016).



Figure 10 : Hypothèse de "match-mismatch" et trois effets possibles du changement climatique selon Cury et al. (2008). a) Changement de période du pic de production de proies ; b) Changement de niveau d'abondance de proies ; c) Augmentation de la variabilité interannuelle de la période de production de proies. t_0 et t_1 représentent respectivement le degré de discordance ("mismatch") et la variabilité interannuelle de période de production de production de proies.

• Vers une gélification de la Méditerranée ?

Outre les impacts sur les niveaux et la variabilité de production planctonique, le changement climatique pourrait également amener à des changements de composition spécifique à la base des réseaux trophiques marins. Ainsi, en mer Méditerranée, l'augmentation de la température de l'eau a d'ores et déjà

conduit à des modifications des dynamiques de populations d'organismes gélatineux tels que les méduses (Coll et al., 2010). Depuis plusieurs décennies, l'étendue et l'intensité des efflorescences de méduses ont augmenté, en particulier les efflorescences de *Pelagia noctiluca*, un prédateur planctonique des larves de poisson et de leurs proies zooplanctoniques (Licandro et al., 2010). En méditerranée occidentale, l'accroissement de ces efflorescences peut s'expliquer par une altération de la structure trophique des écosystèmes dont la surexploitation et/ou l'eutrophisation en sont les principales causes d'une part, le réchauffement des eaux et les changements hydrodynamiques de surface d'autre part (Canepa et al., 2014; Licandro et al., 2010). Les conséquences de ces explosions gélatineuses peuvent être importantes pour le fonctionnement des socio-écosystèmes marins. Comme déjà montré en Mer Noire, ces efflorescences de méduses peuvent toucher les pêcheries par processus bottom-up ou top-down agissant sur la survie larvaire des poissons (Daskalov et al., 2007), sur l'aquaculture en raison du caractère venimeux de certaines espèces ainsi que sur le tourisme. Les impacts écologiques, sociétaux et économiques sont par conséquent nombreux. Selon de récentes projections de changement climatique émises par le GIEC, Licandro et al. (2010) suggèrent que les efflorescences de *P. noctiluca*, à l'instar d'autres espèces gélatineuses, pourraient devenir plus fréquentes dans le bassin méditerranéen et s'étaler sur une période temporelle annuelle plus longue qu'observée dans le passé. D'un point de vue écologique puis socio-économique, ces efflorescences peuvent engendrer une altération de la fraction pélagique des réseaux trophiques entraînant une diminution de la production des pêcheries. L'étude développée par Molinero et al. (2005) montre que l'augmentation des efflorescences de méduses dans les années 1980 a été largement favorisée par des anomalies positives de températures élevées. Les auteurs mettent en lumière la "cascade trophique" mise en place au milieu des années 80, caractérisée par une forte abondance de méduses et une chute marquée de l'abondance de copépodes. Les copépodes, organismes zooplanctoniques au même titre que les méduses, jouent un rôle primordial dans la dynamique des populations de petits pélagiques et assure un rôle non négligeable dans le cycle du carbone et le transfert de celui-ci vers l'océan profond (Calbet, 2008; Ohman and Hirche, 2001). Dans ce contexte, une "gélification" de la Méditerranée, comme annoncé par Grémillet et al. (2017), pourrait avoir de sévères conséquences sur les compartiments pélagiques des écosystèmes. Ces derniers basculant vers un état alternatif, caractérisé par une moindre quantité de matière organique exportée de la surface vers les profondeurs et enclins au risque que les prédateurs de hauts niveaux trophiques (exploités par l'activité de pêche) soient remplacés par des organismes gélatineux, non seulement en domaine hauturier mais aussi dans les zones côtières eutrophisées (Gros, 2011). Il s'agirait là d'une restructuration profonde des écosystèmes, amenant les écosystèmes vers un nouvel état.

Conséquences pour la production halieutique

En raison de leur durée de vie courte et de leur mode de nutrition planctonophage, les stocks de petits poissons pélagiques (e.g. anchois, sardine, sardinelle, sprat) représentent d'excellentes espèces sentinelles des effets du changement climatique sur les écosystèmes (Checkley et al., 2009). Cet aspect "sentinelle du changement climatique" n'est pas surprenant compte tenu de la croissance rapide et des taux de renouvellement populationnelle important qui les caractérisent. Les traits d'histoire de vie associés à ces espèces rendent leur dynamique davantage sujette à la variabilité climatique, de façon plus générale, à la variabilité environnementale. A titre d'exemple, en Méditerranée occidentale, une relation significative entre les débarquements de sardinelles (i.e. Sardinella aurita), une espèce à affinité pour les eaux chaudes, et des anomalies de température a été mise en évidence (Sabatés et al., 2006). Depuis une trentaine d'année, les statistiques de pêche tendent à montrer une hausse graduelle de son abondance en direction du nord, le long des côtes ibériques. Tandis qu'au début des années 1980, les débarquements globaux peinaient à dépasser les 5000 tonnes, ils s'établissent aujourd'hui aux environ de 30000 tonnes annuelles. Cet accroissement spectaculaire est en grande partie lié à l'amélioration du succès de reproduction de l'espèce, marqué par une augmentation de l'abondance larvaire dans les eaux nord-ouest de la Méditerranée. Conjointement à cette hausse d'abondance, les débarquements de deux autres petits pélagiques, la sardine (Sardina pilchardus) et l'anchois (Engraulis encrasicolus), ont décliné. Le sprat (Sprattus sprattus), une espèce de petit pélagique à affinité pour les eaux froides, a quant à elle virtuellement disparu des captures commerciales en Méditerranée occidentale (Sabatés et al., 2006). En utilisant un modèle 3D de cycle de vie, selon le scénario d'émission de gaz à effet de serre A1B, Stergiou et al. (2016) ont esquissé une projection des effets du changement climatique sur l'évolution de la biomasse d'anchois en Méditerranée. Les auteurs déterminent que la biomasse globale devrait significativement diminuer de l'ordre de 28 % sur la période 2080-2100 comparée à la période, dite historique, 1980-2000. Ils expliquent ce résultat par une réduction de la biomasse de zooplancton et une augmentation de la température affectant le métabolisme de l'espèce (i.e. une hausse des coûts métaboliques). Dans l'étude présentée, le réchauffement des eaux semble agir sur la croissance somatique nette de l'anchois et affecter de façon indirecte la production d'œufs, dépendante du poids de l'individu. L'augmentation de la température pourrait également entraîner une hausse de la mortalité par famine pour les premiers stades de vie (Stergiou et al., 2016). Les besoins énergétiques nécessaires à la réalisation de nombreux processus métaboliques (la croissance somatique par exemple) augmentent avec la température de l'eau (Cheung et al., 2013a). Les biomasses d'anchois se verraient donc réduites de 33 % en mer Adriatique, de 18 % dans la partie nord de la mer Égée ou encore de près de 15 % dans la zone mer Catalane – golfe du Lion.

Toujours en Méditerranée occidentale, de nombreux autres paramètres environnementaux comme l'apport de nutriments en provenance des rivières ou le brassage de la couche de surface par les vents peuvent expliquer les fluctuations de productivité des stocks de petits pélagiques (Lloret et al., 2001, 2004). A titre d'exemple, une relation significative entre les débarquements mensuels d'anchois et les apports d'eau douce de l'Èbre durant la période de ponte de l'espèce a été observée (Lloret et al., 2004). En ce qui concerne la sardine, les débarquements mensuels semblent corréler positivement avec l'intensité du mélange par le vent durant sa période de ponte (Lloret et al., 2004).

Le changement climatique devrait augmenter la variabilité des régimes de précipitations, accroître les fréquences des phénomènes de sécheresse, de précipitation et d'inondation, augmenter la température des couches d'eau et modifier les processus de mélange par les vents. Dans ce contexte, tout laisse à penser que les populations de petits pélagiques devraient être très fortement impactées (Lloret et al., 2001). A l'inverse, là où le réchauffement des eaux tend à réduire l'abondance de l'anchois et la sardine, il permet l'extension de l'aire de distribution d'une autre espèce : la sardinelle (Palomera et al., 2007; Rijnsdorp et al., 2010). Hormis, la variabilité future induite par le changement climatique, notons que la dynamique des populations pélagiques est également associée à la variabilité climatique interdécennale, tel que l'oscillation Atlantique décennale (AMO en anglais) ou, à une échelle plus locale, à l'oscillation occidentale méditerranéenne (WeMO en anglais) (Alheit et al., 2014; Martín et al., 2012).

Les populations de petits pélagiques sont des compartiments trophiques essentiels au sein des écosystèmes marins. Ils représentent des biomasses importantes à des niveaux intermédiaires des réseaux trophiques et assurent un rôle de transfert de la matière organique, des bas vers les hauts niveaux trophiques (Cury et al., 2000; Moullec et al., 2017; Palomera et al., 2007). De ce fait, les fluctuations d'abondance des poissons planctonophages contrôlées par le changement climatique ou tout autre perturbation de nature anthropique modifieront à la fois la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Cury et al., 2000). Les populations pélagiques ne sont pas les seules populations à être impactées par des modifications de débit des fleuves. Dans le golfe du Lion, Salen-Picard et al. (2002) ont montré que le débit du Rhône influence l'abondance de la sole *Solea solea*, les arrivées plus ou moins massives de matière organique étant suivies de pics de densité de polychètes. En effet, dans deux ports proches du delta du Rhône, selon un décalage temporel de 5 ans, une corrélation positive a été trouvée entre les débarquements moyens annuels de sole et le débit du fleuve (Salen-Picard et al., 2002). Puisque l'intensité du débit du Rhône est liée aux régimes de précipitation en Europe occidentale, régimes eux même contrôlés par l'oscillation nord Atlantique, Salen-Picard et al. (2002) concluent que les fluctuations des rendements de pêche de soles dans le golfe du Lion peuvent être influencées par le climat. Une réduction du débit des

fleuves en Méditerranée pourrait donc conduire à une diminution de la productivité des populations non seulement de soles mais également d'autres espèces de nature benthiques ou démersales (Darnaude et al., 2004; Salen-Picard et al., 2002). Enfin, en couplant un modèle hydrodynamique à un modèle trophique Ecopath with Ecosim, Libralato & Solidoro (2009) ont montré que les changements de débits de rivières ont joué un rôle environnemental clé dans la dynamique des zones côtières en mer Adriatique, particulièrement au sein de la lagune de Venise.

Pour résumer, de nombreuses incertitudes persistent quant aux projections futures de productions primaire et secondaire. L'acquisition massive de données, la mutualisation des ressources et la structuration des systèmes d'information sont les facteurs clés nécessaires à la poursuite des travaux de modélisation à haute résolution de la dynamique de la mer Méditerranée. Évaluer et anticiper soigneusement les impacts du changement climatique sur l'hydrodynamique et la biogéochimie méditerranéenne passe irrémédiablement par le développement et la régionalisation de modèles couplés océan-atmosphère. Les projections, même accompagnées d'incertitude, mettent en lumière l'évolution possible du processus de contrôle "bottom-up" sur les écosystèmes méditerranéens. Les petits pélagiques sont influencés par une multitude de facteurs, chacun pouvant faire l'objet d'une altération par le changement climatique, chacun pouvant agir de façon additive, synergique ou antagoniste avec les autres. A moyen ou long terme, le changement climatique devrait conduire à une diminution du niveau global de production primaire, une altération de la phénologie des efflorescences et à une recomposition des communautés planctoniques. Ces processus, via par exemple la modification des interactions biologiques existantes, pourraient avoir de sévères conséquences sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques, des écosystèmes et de la biodiversité en générale. Pour le secteur des pêches, les changements de productions primaire et secondaire pourraient se traduire par une diminution des captures et/ou une exacerbation des effets de la surexploitation des ressources. Enfin, en agissant sur les régimes de précipitations et par conséquent sur le débit des cours d'eau, le changement climatique pourrait affecter non seulement l'ensemble des réseaux trophiques mais également la production halieutique sur les plateaux continentaux et en milieu hauturier.

1.4.3 Impacts du changement climatique sur les ressources marines

• Changement climatique et traits fonctionnels

De nombreuses études ont démontré que les changements des caractéristiques physico-chimiques des océans affectent la croissance, la reproduction et la physiologie des organismes marins (Pörtner and Knust, 2007; Sumaila et al., 2011). Il a récemment été montré que la taille moyenne corporelle des poissons

pourrait être réduite avec le changement climatique, particulièrement en raison du réchauffement des eaux, de la réduction de la concentration en oxygène dans le milieu et de la disponibilité des proies (Cheung et al., 2013a; Daufresne et al., 2009; Sheridan and Bickford, 2011). Les poissons évoluant dans des eaux plus chaudes devraient également atteindre une taille à maturité plus petite et afficher des taux de mortalité naturelle plus importants (Sumaila et al., 2011). Dans cadre d'une méta-analyse, Daufresne et al. (2009) ont observé une hausse significative de la proportion des espèces de petites tailles et des classes d'âge jeunes et également une diminution des tailles aux âges en lien avec le changement climatique. Ces observations semblaient cohérentes avec la règle de Bergmann, règle corrélant la température de l'environnement avec la masse/taille corporelle des organismes. Selon cette théorie, des tailles supérieures sont observées dans des environnements "froids" et des tailles inférieures dans des environnements plus "chauds". Selon les auteurs, la réduction de la taille corporelle chez les organismes ectothermes serait la troisième réponse écologique universelle au réchauffement global, après les changements de distribution et de phénologie. Selon le dernier rapport du GIEC, quel que soit le scénario d'émission de gaz à effet de serre envisagé, les océans devraient devenir plus chauds et moins oxygénés (IPCC, 2014). En conséquence, le poids moyen maximal des poissons de Méditerranée devrait diminuer de 4 à 49 % entre 2000 et 2050 (Cheung et al., 2013a) (Figure 11). En dépit d'une hétérogénéité locale élevée, c'est en Méditerranée occidentale que la réduction de taille envisagée est la plus importante (20 % à 49 %). A l'inverse, probablement dû à une migration vers le nord d'espèces exploitées de grandes tailles, le poids moyen de l'assemblage devrait augmenter dans le golfe du Lion. Notons tout de même qu'il s'agit là d'analyses régionales issues de modèles développés à l'échelle globale. L'interprétation de simulations d'une échelle globale à une échelle locale voire régionale est donc relativement hasardeuse et implique le développement de modèles régionaux plus robustes.


Figure 11 : Changements attendus de taille corporelle, de l'échelle individuelle à l'échelle de l'assemblage. A noter : le déplacement de l'assemblage vers de plus hautes latitudes. Selon Cheung et al. (2013), en raison de l'invasion/augmentation d'abondance des espèces de petites tailles et de l'extinction/diminution locale des espèces de grandes tailles, le poids moyen corporel maximal devrait diminuer à l'échelle de l'assemblage. Ce phénomène s'accompagnera d'un changement de distribution spatiale des espèces.

En outre, la théorie sous-jacente (Gill-Oxygen Limitation Theory ou GOLT) à ces résultats fait débat dans la communauté scientifique et est loin de faire l'unanimité parmi les écophysiologistes (Lefevre et al., 2018). En effet, pour ces derniers, la théorie GOLT n'a pas les bases mécanistiques nécessaires à une modélisation rationnelle de la taille future des poissons sous contrainte du réchauffement climatique.

Quoi qu'il en soit, ces modifications de structure de taille des assemblages suggèrent que les changements climatiques et océaniques pourraient avoir de sérieuses conséquences sur la dynamique des réseaux trophiques (les relations prédateurs-proies sont très tailles-dépendantes, tout autant que les taux de consommation), sur les taux de mortalité (le taux de mortalité est souvent corrélé négativement avec le poids corporel) ainsi que sur les tailles à maturité (positivement corrélées avec le poids maximum) (Cheung et al., 2013a; Palomares and Pauly, 1998; Pauly, 1980). De plus, tous ces paramètres populationnels déterminent en grande partie les dynamiques de population et la productivité générale d'un système biologique.

Dans le même sens, une méta-analyse récente des effets de l'acidification des océans sur les traits fonctionnels d'une variété d'espèces a mis en évidence la complexité des effets d'une augmentation de CO₂ sur l'éco-physiologie et le comportement des individus. Les effets dose-dépendant du CO₂ sont multiples et peuvent impacter la calcification, le taux métabolique au repos, la réserve énergétique des œufs, le risque de prédation et la recherche de nourriture, particulièrement pour les larves de poissons (Cattano et al.,

2018). Il semble également que de nombreux traits fonctionnels ne confèrent pas aux poissons une tolérance face à des concentrations élevées en CO₂. Au regard de ces effets, les conséquences écologiques pour la reconstitution des populations et la structure des communautés seront, à moyen et/ou long terme, probablement profondes (Cattano et al., 2018).

Réchauffement climatique et changements de distribution et d'assemblages

En Méditerranée, l'augmentation d'abondance des espèces dites thermophiles (à affinités pour des températures élevées) peut s'expliquer par deux processus distincts associés au changement global et impliquant les espèces indigènes comme exotiques (Albouy et al., 2013; Ben Rais Lasram et al., 2010; Boero et al., 2008) : l'extension vers le nord et le renforcement des populations natives thermophiles (i.e. une méridionalisation) d'une part, l'augmentation des introductions d'espèces exotiques et l'extension de leurs aires de distribution (i.e. une tropicalisation) d'autre part.

En raison du réchauffement des eaux, de nombreuses espèces natives thermophiles ont étendu leurs aires de distribution et sont devenues, particulièrement dans le bassin occidental, plus abondantes. Un des cas les plus étudié est celui de la girelle-paon (Thalassoma pavo). Une espèce à l'origine confinée dans la partie sud de la Méditerranée, qui a pénétré en mer de Ligure dans les années 1980, qui s'y est reproduite avec succès et qui y est maintenant considérée comme "naturalisée" (Bianchi, 2007; Sara et al., 2005). Compte tenu de son augmentation d'abondance au cours des 20 dernières années, Sparisoma cretense, une espèce de poisson perroquet, est également considérée comme un indicateur clé du phénomène de méridionalisation. Originellement, l'espèce était commune dans le détroit de Sicile (soit principalement distribuée le long des côtes sud et est) mais absente dans la partie nord de la Sicile (Azzurro et al., 2011). Plusieurs études récentes ont confirmé une hausse des populations au cours de la dernière décennie et désormais l'espèce semble bien établie le long des côtes françaises ainsi qu'en Adriatique central et nord (Azzurro et al., 2011). Autres exemples du processus de méridionalisation, le barracuda Sphyraena viridensis et la dorade coryphène Coryphaena hippurus. Ces deux top-prédateurs ont largement étendu leurs aires de distribution au cours des trois dernières décennies (Azzurro et al., 2011; Lejeusne et al., 2010). Selon Albouy et al. (2013), au vue de l'expansion spatiale de certaines espèces, notamment de grandes tailles comme le barracuda ou la coryphène, le changement climatique devrait non seulement modifier la richesse spécifique des écosystèmes mais également accroître la taille moyenne corporelle des assemblages de poisson sur les plateaux continentaux, avec de possibles effets sur le fonctionnement trophique de ces derniers. Notons tout de même, que ces travaux considèrent uniquement les changements de distribution et négligent les changements physiologiques induit par l'évolution du climat.

La plupart des espèces non indigènes en Méditerranée sont des espèces thermophiles originaires de la région Indo-Pacifique. On parle alors de migrations et d'espèces Lessepsiennes, espèces qui trouvent, après avoir passé le canal de Suez, des conditions thermiques similaires à leurs environnements originels (la "climate match" hypothesis en anglais). Au total, plus de 900 espèces exotiques ont été enregistrées dans le bassin (Zenetos et al., 2012) et ce nombre est en perpétuelle augmentation. En cause, le réchauffement progressif de la Méditerranée orientale, qui crée un corridor maritime favorable à de nouvelles introductions (Raitsos et al., 2010). Le succès de colonisation d'un milieu dépend en effet d'une concordance entre les conditions environnementales d'accueil et le milieu d'origine de l'espèce (Duncan et al., 2001). Depuis 2011, le nombre de macrophytes, de mollusques, de polychètes exotiques a augmenté de 2 à 3 espèces par an, de 3 à 4 espèces de crustacés par an de 6 espèces de poissons par an (Zenetos et al., 2012). Néanmoins, le syndrome de "shifting baseline" décrit par Pauly en 1995 tend à nous faire oublier les espèces réellement originaires du bassin et la diversité d'espèces exotiques présentes est par conséquent largement sous-estimée. En effet, les traditions culturelles ont tendance à intégrer progressivement les espèces nouvellement introduites en leurs attribuant une "valeur" originellement associée aux espèces natives. Ces nouvelles espèces se trouvent ainsi incluses dans un état "normal", voire désirable, d'un système naturel (Clavero, 2014).

La tropicalisation, à savoir l'accroissement des occurrences d'espèces d'eaux chaudes, semble inévitable et irréversible, et ce particulièrement dans le bassin oriental (Ben Rais Lasram and Mouillot, 2009; Bianchi and Morri, 2000). Le processus peut certes conduire localement, et temporairement, à une augmentation de la richesse spécifique mais plusieurs études ont démontré que le réchauffement et les invasions biologiques pouvaient mener à un déclin, voire à un effondrement, de populations marines (Bianchi and Morri, 2003; Occhipinti-Ambrogi, 2007). De court à moyen terme, les espèces exotiques peuvent en effet causer des modifications majeures dans la composition des communautés, mener à des pertes significatives de biodiversité et engendrer des effets cascades au sein des réseaux trophiques (Galil, 2000; Lejeusne et al., 2010; Molnar et al., 2008; Streftaris and Zenetos, 2006; Zenetos et al., 2012). Les preuves d'une expansion géographique des espèces en provenance de la mer Rouge sont particulièrement abondantes (Azzurro et al., 2008). A titre d'exemple, le poisson flûte ou fistulaire à points bleus (Fistularia commersonii), a été observé pour la première fois en 2000 en Israël puis a été recensé, peu de temps après, le long des côtes orientales et méridionales jusqu'à proximité du détroit de Gibraltar (Azzurro et al., 2008; Bilecenoglu et al., 2002; Dulčić et al., 2008; Golani, 2000; Pais et al., 2007). Aujourd'hui, le poisson flûte est l'un des poissons invasifs le mieux établi de Méditerranée et son déploiement peut avoir de sévères conséquences sur le fonctionnement trophique des écosystèmes que ce soit par prédation d'espèces

d'intérêt commercial comme la bogue (*Boops boops*) ou le rouget de vase (*Mullus barbatus*) ou par compétition pour la ressource alimentaire avec des espèces indigènes (Kalogirou et al., 2007).

L'histoire invasive des poissons-lapins *Siganus luridus* et *Siganus rivulatus*, deux espèces herbivores, représentent probablement le meilleur (ou le pire) exemple des impacts engendrés par des espèces exotiques sur l'ensemble d'un écosystème, des producteurs primaires aux plus hauts niveaux trophiques (Galil, 2007). Une étude réalisée sur près de 1000 km de côtes tempérées en Méditerranée orientale a mis en évidence que là où l'abondance de poissons-lapins était la plus importante, la canopée algale était de 65 % moins abondante, l'ensemble de la biomasse benthique (algues et invertébrés confondus) était réduit de 60 % et la richesse spécifique totale avait diminué de 40 % (Vergés et al., 2014) (Figure 12).



Figure 12 : Tendance de la biomasse benthique et de la richesse spécifique en présence ou absence des poissons-lapins. a) Biomasse totale des organismes benthiques dominants ; b) Richesse spécifique totale (algues, invertébrés et poissons confondus) ; c) Biomasse des principaux groupes trophiques ; d) Forêt à *Cystoseira spp*. en absence des poissons-lapins ; e) Zones rocheuse et "stérile" typiques des sites de Méditerranée orientale où les poissons-lapins sont abondants. D'après Vergés et al. (2014).

Le réchauffement climatique produira donc des "gagnants" et des "perdants" parmi les assemblages de poissons. Les espèces gagnantes pourraient bénéficier de taux de survie, de croissance et de reproduction plus importants dans une Méditerranée changeante tandis que pour les perdants, des conditions environnementales davantages stressantes pourraient conduire à des taux de mortalité plus élevés, des taux de croissance et de reproduction réduits et des tailles corporelles plus petites. Pour les

gagnants, réchauffement climatique rime avec extension de l'aire de distribution potentielle (e.g. l'étendue de l'aire de distribution de la girelle paon a augmenté de 1000 km au cours des dernières décennies), pour les autres le réchauffement pourrait être synonyme de contraction de l'aire de distribution. Ceci est particulièrement vrai pour les espèces d'eaux froides ou tempérées.

Via une approche multi-modèles, Ben Rais Lasram et al. (2010) ont modélisé les habitats potentiels de 75 espèces endémiques de poissons, en quasi-totalité côtières (i.e. évoluant sur le plateau continental). Les futures aires de distribution potentielles ont été projetées selon le scénario de réchauffement climatique A2 implémenté avec le modèle climatique régional OPAMED 8. Selon les projections 2041-2060, 25 espèces pourraient être inscrites sur la liste rouge de l'IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources) et 6 pourraient s'éteindre (les esturgeons *Acipenser stellatus* et *Huso huso* par exemple). Au regard des espèces strictement endémiques, les extinctions seraient irréversibles pour certaines, les autres devraient subir une fragmentation importante (i.e. une discontinuité de l'habitat) de leurs aires de distribution (Figure 13). Les projections 2070-2099 s'avèrent encore plus pessimistes puisque les tendances annoncées précédemment seraient presque doublées. D'ici à 2041-2060, 31 espèces devraient étendre leurs aires de distribution tandis que 44 verraient leurs étendues géographiques réduites.





Au milieu du 21^{ème} siècle, les modèles d'enveloppes bioclimatiques prédisent que certaines zones, les plus froides (e.g. mer adriatique, golfe du Lion), pourraient servir de zones refuges pour les espèces d'eau froide ou tempérée. A la fin du siècle, avec l'intensification du réchauffement climatique, ces mêmes zones pourraient devenir des "culs de sac" pour les espèces s'y étant réfugiées. L'extinction de certaines espèces à affinité pour les eaux froides à tempérées semble donc inévitable.

Globalement, les assemblages des poissons endémiques seront alors complètement différents de ceux des années 1980. 25 % du plateau continental méditerranéen pourrait être sujet à une modification complète des assemblages d'espèces endémiques d'ici la fin du 21^{ème} siècle (Ben Rais Lasram et al., 2010). En outre, ces projections sont très probablement conservatives. Selon le scénario SRES A2, une étude plus

récente prévoit qu'à la fin du siècle, 54 espèces (principalement des gobies) auront perdu leurs habitats climatiques favorables, la richesse spécifique associée au plateau continental pourrait être réduite de 70.4 % et la taille moyenne corporelle pourra augmenter localement de 74.8 % (Albouy et al., 2013) (Figure 14).



Figure 14 : Différences de richesse spécifique (poissons) entre la période 1961-1980 et les périodes futures 2041-2060 (a) et 2070-2099 (b) selon le scénario de changement climatique SRES A2. Seul le plateau continental est modélisé. D'après Albouy et al. (2013).

En réduisant l'aire de distribution des espèces de petites tailles, le changement climatique contribuera donc potentiellement à la perte de niveaux trophiques inférieurs, ceci ayant des conséquences majeures, encore trop méconnues, sur le fonctionnement des écosystèmes. Selon Albouy et al. (2012), le fait que les espèces marines suivent leurs niches climatiques en se déplaçant vers le nord et l'est entraînera, notamment en mer Égée et en mer Adriatique, une recomposition importante des assemblages avec un taux élevé de remplacement des espèces et un accroissement de la richesse spécifique. L'accroissement devrait néanmoins être temporaire, la hausse continue des températures entraînant dans ces zones, ainsi que dans le golfe du Lion, une diminution nette de la richesse spécifique à la fin du 21^{ème} siècle. La perte de diversité engendrée par l'effet "cul de sac" décrit par Ben Rais Lasram et al. (2010) ne sera donc vraisemblablement pas compensée par l'arrivée d'espèces en provenance du sud (Albouy et al., 2012).

Au-delà des conséquences à l'échelle spécifique, les changements de distribution spatiale induits pourraient entrainer des changements critiques dans la structure des communautés et des réseaux trophiques, l'ensemble ayant des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et les biens et services qu'ils produisent. Pour prédire cela, Albouy et al. (2014) ont développé un modèle trophique basé sur la taille et couplé avec les aires de répartition présentes et futures de poissons méditerranéens. D'ici à 2080-2099, 54 espèces de poisson, parmi les 256 espèces endémiques côtières incluses dans le modèle, devraient disparaitre du plateau continental, résultant en une diminution généralisée de la richesse spécifique locale. Les disparitions d'espèces entraîneront, selon les auteurs, une réduction de l'ordre de 70 % du nombre de liens trophiques sur le plateau continental. De plus, l'abondance de poissons "proies" devrait être réduite à la fin du 21^{ème} siècle relativement à la période 1961-1980, ce qui pourrait par la suite accroître la probabilité d'extinction de certaines espèces (Albouy et al., 2014).

Changement climatique, migrations et phénologies

Globalement, il s'agit d'illustrer les risques de désynchronisation des interactions biologiques induites par le changement climatique. Le climat influence une variété de processus écologiques tels que les schémas de migration et les phénologies (Stenseth et al., 2002). En effet, les organismes dont la physiologie de la reproduction et du développement dépend étroitement de la température tendent à ajuster leur cycle saisonnier à celui de l'environnement, très souvent "en l'avançant". Plusieurs études ont ainsi mis en avant que les changements de températures modifient ou modifieront la phénologie des migrations annuelles vers les lieux de ponte ou de nourrissage (Huse and Ellingsen, 2008; Rijnsdorp et al., 2009; Sims et al., 2004). Basé sur un examen de données existantes issues de l'Atlantique nord-est, Rijnsdorp et al. (2009) rapportent que les espèces pélagiques présentent des changements marqués de migrations saisonnières en lien avec les changements induits par le climat dans la production secondaire. En Méditerranée, le changement climatique et sa variabilité intrinsèque pourraient être critiques à la ponte saisonnière et au comportement de migration du thon rouge Thunnus thynnus, un grand migrateur d'importance économique et écologique au sein du bassin (Muhling et al., 2011; Ravier and Fromentin, 2004). Il a été suggéré que la température de l'eau est l'élément déclencheur de l'activité de ponte de l'espèce (Muhling et al., 2011). Un réchauffement des eaux plus tôt dans l'année pourrait donc entraîner une ponte plus précoce et une désynchronisation entre des conditions favorables d'alimentation et la reproduction du thon. En outre, les schémas de migration et la distribution spatiale des grands pélagiques, des espèces très mobiles comme le thon rouge, peuvent être indirectement altérés par les changements induits par le climat dans l'abondance des proies (Walther et al., 2002). Les données historiques méditerranéennes suggèrent que le thon rouge peut modifier ses routes de migration et ses comportements de ponte en association avec les fluctuations à long terme de températures (Ravier and Fromentin, 2004). Par conséquent, le thon rouge pourrait varier et adapter ses routes migratoires au changement climatique tout autant qu'aller explorer de nouveaux sites de ponte en Atlantique. Il s'agit d'une capacité d'adaptation relative à la diversité génétique de l'espèce. Néanmoins, certains auteurs ont averti que la surexploitation drastique dont a fait objet l'espèce, jusque dans les années récentes, a probablement contribué à réduire la diversité génétique du stock. Sa capacité à s'adapter au changement climatique pourrait donc être diminuée (Muhling et al., 2011; Perry et al., 2010; Planque et al., 2010).

Le coût énergétique élevé et la fitness potentiellement réduite résultant de l'adaptation au changement climatique pourrait participer à la baisse de productivité des populations exploitées et les rendre davantage vulnérables à des pressions de pêche auparavant considérées comme durables (Brander, 2010). Cette hypothèse peut s'appliquer à toutes les populations de poissons exploitées qui ont, pendant des générations, subi une mortalité par pêche intense et conséquemment une pression sélective d'allèles et génotypes particuliers. De fait, la perte de sous-populations peut réduire la capacité des espèces marines à s'adapter aux changements induits par le climat (Brander, 2010; Planque et al., 2010).

Dans cette partie, le thon rouge a été pris comme exemple principal des effets potentiels du changement climatique sur les migrations et la phénologie de certains processus associés au cycle de vie. Toutefois, il convient de retenir qu'aussi bien en domaine marin que continental, que les changements phénologiques affectent en premier lieu les producteurs et consommateurs primaires, les consommateurs secondaires ne subissant principalement que les conséquences des changements phénologiques de ces derniers (Gros, 2011; Thackeray et al., 2010).

1.4.4 Changement climatique et pêcheries

Au cours des précédentes sections, nous avons mis en évidence que les aires de répartition, les migrations, les phénologies, les abondances et les taux de mortalité évolueront dans un futur proche ou plus lointain sous l'action du changement climatique, plus particulièrement du réchauffement planétaire. De l'échelle individuelle à l'échelle écosystémique, par l'intermédiaire des interactions trophiques, ces changements pourront avoir des conséquences majeures sur le maintien de la biodiversité, sur le fonctionnement des écosystèmes ainsi que sur les biens et services qu'ils nous fournissent, notamment la production de ressources vivantes (Doney et al., 2012; Kirby and Beaugrand, 2009). Mais le changement climatique n'est qu'une pression d'origine anthropique parmi d'autres, l'activité de pêche en est une autre. Ceci est particulièrement vrai en Méditerranée où un éventail d'activités humaines coexistent et interagissent (Coll et al., 2010; Halpern et al., 2008, 2015; Micheli et al., 2013a). Par conséquent, les effets attendus du changement climatique sur les ressources marines vivantes doivent être évalués, considérés et gérés via une approche holistique, en tenant compte des interactions possibles entre les différentes composantes du changement global (Brander, 2010; Perry et al., 2010).

• Une synergie pêche et climat existe-t-elle ?

Les études se focalisant sur les effets synergiques pêche et climat sont relativement rares en Méditerranée. Là encore, pour anticiper les impacts potentiels, il convient de se référer à des travaux menés autre part dans le monde, évoluant à l'échelle régionale comme à l'échelle globale. La pêche est très probablement l'activité anthropique ayant le plus d'impacts sur les écosystèmes marins. Il s'agit d'une activité millénaire qui a conduit à une surexploitation sévère des principales espèces commerciales. De fait, pas moins de 90 % des stocks évalués en Méditerranée sont considérés comme surexploités (STECF, 2017) et les diagnostics ne s'améliorent pas dans les années les plus récentes. La pêche ne réduit pas seulement l'abondance et la productivité des populations exploitées, elle aboutit également à une modification de la structure démographique des populations (par troncature de la structure naturelle d'âge et de taille et par altération de certains traits de vie, une maturité plus précoce par exemple) et à une recomposition des assemblages (Colloca et al., 2013, 2017). Dans un contexte écosystémique, où les interactions inter et intraspécifiques sont les principaux facteurs agissant sur la structure des communautés, la pêche exerce une pression directe sur les espèces cibles d'une part, sur leurs compétiteurs, proies et prédateurs d'autre part, l'ensemble pouvant affecter l'intégralité des réseaux trophiques (Coll et al., 2008a; Daskalov et al., 2007; Scheffer et al., 2005).

La simplification de la structure démographique des populations, par retrait direct des individus les plus âgés, les plus grands, tend à augmenter la sensibilité des populations aux fluctuations environnementales, à la variabilité climatique, de l'échelle interannuelle à l'échelle inter-décennale (Perry et al., 2010; Tu et al., 2018). La réduction du nombre de groupes d'âge, la contraction spatiale des populations, voire la perte de sous-populations et l'altération de certains traits de vie comme l'âge à maturité ou la longévité sont autant de facteurs aggravant la sensibilité des populations marines à la variabilité climatique (Perry et al., 2010; Planque et al., 2010). Ainsi, Hidalgo et al. (2011) ont montré que l'exploitation de long terme qu'a subi le merlu (*Merluccius merluccius*) en mer des Baléares aurait érodé la structure en âge du stock. Le stock est devenu, au fur et à mesure, davantage dépendant du recrutement, soit plus sensible à la variabilité climatique (Figure 15). Ce phénomène a été théorisé par Hsieh et al. (2006, 2008) qui parle d'un "effet de troncature d'âge".



Figure 15 : Selon Hidalgo et al. (2011), la pêche, par altération de la structure démographique d'une population, entraîne des fluctuations forcées, plus chaotiques et suivant plus étroitement la variabilité climatique que les fluctuations internes d'une population pas ou peu exploitée.

De la même manière, Ottersen et al. (2006) ont démontré que les stocks fortement exploités étaient soumis à une variabilité du recrutement plus prononcée liée aux fluctuations environnementales et due aux changements des structures d'âge et taille du stock reproducteur. Dans une étude, parue également en 2006, Hsieh et al. confirment que les espèces exploitées affichent une variabilité temporelle en abondance supérieure aux espèces non exploitées. En effet, la troncature de la structure d'âge des populations peut réduire la capacité des populations exploitées à tamponner certains phénomènes environnementaux, notamment ceux qui relèvent d'anomalies. La pêche augmente donc l'instabilité des ressources cibles. Par ce biais, elle accroît les risques d'effondrement des populations fortement exploitées face à des événements environnementaux stochastiques (Hsieh et al., 2006, 2008; Scheffer et al., 2001). Ces fluctuations, parfois chaotiques, des stocks peuvent avoir des conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes et sur la pérennité de l'activité de pêche (Brander, 2010). In fine, le pêcheur lui-même est menacé, avec la multiplication des situations dites de surexploitation, sous influence du changement climatique.

La composition spécifique et le taux moyen de renouvellement des communautés écologiques sont également affectés par la pêche, avec le développement d'espèces à durée de vie courte, de plus petites tailles, caractérisées par des taux métaboliques plus élevés et l'appauvrissement des principaux prédateurs démersaux affichant des taux de renouvellement plus faibles (Myers and Worm, 2003). Ce changement de dominance dans les écosystèmes tend à rendre la dynamique générale du système davantage dépendante de la variabilité climatique de court terme (Perry et al., 2010). De plus, en favorisant les espèces à durée de vie courte et en éliminant les prédateurs de hauts niveaux trophiques, la pêche modifie les contrôles trophiques à la base de la dynamique des écosystèmes. Il en résulte l'affaiblissement du contrôle "top-down" (par le haut) au profit du contrôle de type "bottom-up" (par le bas), soit une plus grande vulnérabilité des systèmes marins au forçage climatique (Perry et al., 2010) (Figure 16).



Figure 16 : Exemples de fonctionnement des contrôles bottom-up et top-down. Dans le contrôle bottom-up (panel de gauche), l'environnement physique (abiotique) est moins favorable au développement du phytoplancton. Par relation trophique, la perturbation induite se propage le long du réseau trophique. Les abondances de chaque niveau trophique sont corrélées positivement entre elles. Dans le contrôle top-down, l'activité de pêche est le principal perturbateur des top-prédateurs. L'effet d'une réduction d'abondance se propage par cascade trophique. D'après Cury et al. (2003).

Au regard de la situation catastrophique des stocks de poissons en Méditerranée, il semble raisonnable d'imaginer que le changement climatique affectera fortement les ressources marines, les dynamiques trophiques et plus généralement le fonctionnement des écosystèmes.

• Quelles conséquences pour les captures ?

Partout dans le monde, avec une sévérité certes variable, les pêcheries et les économies qui en dépendent seront affectées par les changements d'aires de répartition, de volumes et de compositions spécifiques des captures (Barange et al., 2014; Blanchard et al., 2012; Cheung, 2018; Cheung et al., 2008, 2010; Sumaila et al., 2011). Le changement envisagé du potentiel de capture des pêcheries méditerranéennes est, en partie, lié au déplacement vers le nord et l'ouest des aires de distribution des poissons qui aboutit à des "invasions" d'espèces d'eaux chaudes dans des latitudes plus élevées (en mer Adriatique par exemple) à des "extinctions" locales dans le sud du bassin (dans le golfe de Gabès par exemple). Des espèces commercialement importantes dans certaines zones pourraient ainsi, dans ces mêmes zones, ne plus être disponibles dans un futur relativement proche. Le cas de la sardine *Sardina pilchardus*, autrefois abondante au nord de la Méditerranée et dont la biomasse a drastiquement diminué au cours de la dernière décennie est un bon exemple de ce phénomène (Palomera et al., 2007).

A l'échelle de l'océan mondial, Cheung et al. (2008, 2010, 2016) ont esquissé une projection des effets du changement climatique sur le potentiel des captures. Selon le scénario RCP8.5 (l'équivalent plus récent du scénario A2 dit "business-as-usual"), le plus pessimiste rappelons-le, le potentiel de capture pourrait être réduit de 5 % en Méditerranée en 2050 (Figure 17). Ce résultat est néanmoins conservateur. Les auteurs indiquent qu'en considérant des changements biogéochimiques comme l'acidification ou la réduction en oxygène de l'océan, la croissance des organismes se verrait réduite, les changements de distribution spatiale augmentés et par conséquent la réduction du potentiel de capture accrue (Cheung et al., 2011). Les changements de structure des communautés phytoplanctoniques pourraient en outre réduire de 10 % supplémentaire le potentiel de capture (Cheung et al., 2011).



Figure 17 : Projection à l'horizon 2050 du changement du potentiel de capture selon le scénario RCP 8.5. La Méditerranée n'est pas le "Large Marine Ecosystem" le plus impacté. Les principaux changements ayant lieu en zones tropicales et polaires (Arctique). D'après Cheung et al. (2016).

Cette diminution du potentiel de capture s'accompagnera d'une tropicalisation des captures, comprendre ici une augmentation des espèces d'eaux chaudes dans la composition des captures mondiales. Les preuves de cette tropicalisation s'accumulent. La "température moyenne des captures" (MTC, "Mean Temperature of the Catch" en anglais), un indice quantifiant le préferendum thermique des espèces exploitées pondéré par leur volume annuel de capture, a significativement augmenté depuis 1970 (Cheung et al., 2013b). Il s'agit d'une mise en évidence de l'augmentation des captures d'espèces d'eaux chaudes associée à une diminution des captures d'espèces d'eaux froides ou tempérées. On assiste donc à une recomposition spécifique des captures en lien avec le réchauffement global. Au cours de la période 1970-2010, les MTC de Méditerranée occidentale, centrale et orientale ont respectivement augmenté de 0.56 °C, 1.05 °C et 0.29 °C par décennie (Tsikliras and Stergiou, 2014) (Figure 18). Ces résultats ne prennent toutefois pas en compte les espèces Lessepsiennes. Si tel était le cas, l'évolution du MTC serait supérieure dans toutes les zones.



Figure 18 : Evolution temporelle de la température moyenne des captures (MTC) en Méditerranée au cours de la période 1970-2010. D'après Tsikliras & Stergiou (2014). L'image en haut, à droite, est issue de Cheung et al. (2013).

Avec la prolifération d'espèces invasives non-indigènes, il s'agit alors de redéfinir les marchés économiques et d'explorer de nouvelles voies de valorisation des espèces à valeur économique faible voire nulle. En effet, les changements de composition des captures commerciales ont généralement des implications socio-économiques préjudiciables pour les pêcheries, les marchés et les consommateurs (Weatherdon et al., 2016). Le secteur entier de la pêche est ainsi concerné. Néanmoins, ces changements de composition spécifique des captures ne relèvent pas uniquement d'impacts négatifs et le réchauffement climatique peut offrir des opportunités appréciables d'augmentation de débarquements d'espèces tropicales de grand intérêt commercial, la dorade coryphène (*Coryphaenna hippurus*) par exemple.

Via l'utilisation de connaissance écologique locale (LEK, "Local Ecological Knowledge" en anglais), une étude récente a mis en évidence l'augmentation temporelle des captures d'espèces thermophiles de types Carangidae (e.g. le chinchard à queue jaune) et sphyraenidae (e.g le barracuda Atlantique) et une diminution simultanée des captures de scombridés (e.g. le maquereau commun) et clupéidés (e.g. la sardine) (Azzurro et al., 2011). En méditerranée occidentale, la prise en compte des connaissances écologiques locales, issues des connaissances populaires, a permis l'enregistrement de la prolifération de certains organismes caractéristiques de milieux subissant une pression de pêche importante et/ou un réchauffement progressif des eaux : les céphalopodes, les méduses et les poissons de petites tailles (Coll et al., 2014). Tzanatos et al. (2014) ont ainsi démontré que la majorité des débarquements de pêche affichaient une corrélation interannuelle significative avec la température. Selon eux, 70 % des débarquements étaient négativement corrélés à la température de l'eau (e.g. merlu, sole commune, sardine, langoustine) et avaient diminué en moyenne de 44 % sur la période 1985-2008. A l'inverse, sur cette même période, une tendance à la hausse des débarquements d'espèces à vie courte, comme l'anchois ou la sériole couronnée, a été observée. En outre, un shift, un changement de régime abrupt, des débarquements des 59 principales espèces a été détecté au milieu des années 1990. Ce basculement, parallèle à une augmentation des températures de surface, souligne le changement drastique que certaines populations ont pu subir. A titre d'exemple, une réduction abrupte des débarquements d'anchois et de sardines a été rapporté en même temps qu'une évolution positive des débarquements d'anchois et de sars communs (*Diplodus sargus*).

En réponse au réchauffement climatique, aux déplacements vers le nord des aires de distribution s'ajoute un déplacement bathymétrique des espèces endémiques et invasives. Ceci est d'ores et déjà avéré pour le rouget de vase, le merlu et la squille ocellée, trois espèces respectivement locale, native et indigène, pour lesquelles on observe un déplacement vers des eaux plus froides et plus profondes (Galil and Zenetos, 2002). Ce changement de strates bathymétriques permet d'évoluer dans un milieu plus tempéré d'une part, d'éviter les compétiteurs/prédateurs thermophiles d'autre part. Les changements horizontaux et verticaux des aires de répartition des espèces sont susceptibles d'affecter leurs accessibilités aux pêcheries, de réduire leurs capturabilités et, *in fine*, de diminuer les captures commerciales.

Le réchauffement des eaux n'est pas le seul facteur à prendre en compte dans l'évolution future des captures. L'augmentation de CO₂ atmosphérique et l'acidification des eaux qui en résulte peut également avoir un impact sur les pêcheries méditerranéennes. A titre d'exemple, les pêcheries d'éponges, en raison de la faible capacité de régulation acide-base de la plupart des espèces ciblées, sont particulièrement menacées par le processus d'acidification en cours (Goodwin et al., 2014; Linares et al., 2005). Bien que les effets de l'acidification sur les ressources marines soient encore largement méconnus et peu étudiés, les conséquences de ce phénomène pourraient être catastrophiques pour de nombreux organismes, particulièrement pour les organismes fixant le calcium, le corail rouge (*Coralluim rubrum*) par exemple.

Un des enjeux du Plan Stratégique pour la biodiversité 2011-2020 de la Convention sur la Diversité Biologique (CBD), formulé par l'objectif 11 d'Aichi, repose sur l'établissement d'aires protégées représentant au moins 17 % des zones terrestres et d'eaux intérieures et 10 % des zones marines et côtières d'ici à 2020 (CBD, 2010). Les objectifs de développement durable des Nations Unis, adoptés en 2016, mandatent également la conservation d'au moins 10 % des zones côtières et marines d'ici à 2020 (United Nations, 2015). Les Aires Protégées, notamment marines (AMPs), représentent un des principaux outils de gestion et de conservation de la biodiversité (Garcia et al., 2013). Bien gouvernées et efficacement gérées, elles constituent une méthode éprouvée pour protéger à la fois les habitats et les populations d'espèces et pour fournir des services écosystémiques (UNEP/CBD/COP/10/INF/12/Rev.1, 2011). Lors de la création d'une AMP, les objectifs annoncés sont la conservation des biotopes sensibles et des biocénoses associées, de la biodiversité dans son ensemble, tout en tenant compte des considérations économiques et sociales. Un des effets attendus, hormis la prévention de destruction d'habitats et la mise à l'abri des ressources face à une exploitation massive, consiste en l'export, des zones protégées vers des zones sans protection, de larves et d'œufs pélagiques. On parle alors d'effet spill-over (Garcia et al., 2013; Harmelin-Vivien et al., 2008; Stobart et al., 2009). Plus d'une centaine d'aires marines ont été créées en Méditerranée depuis les années 1960 (Abdulla et al., 2009). Néanmoins, les études les plus récentes suggèrent que les performances de ces AMPs sont loin de répondre aux objectifs fixés (e.g. Dureuil et al. (2018). En premier lieu, le réseau mis en place ne répond que partiellement aux objectifs internationaux de conservation, à savoir, par exemple, la mise en réserve d'au moins 10 % des zones côtières et marines d'ici à 2020. En méditerranée, seul 4.6 % du plateau continental, soit 114 600 km² bénéficie d'un statut de protection. La surface totale chute à 1.1 % si l'on exclut le sanctuaire Pelagos, une zone dédiée à la protection des mammifères marins (www.medpan.org). En second lieu, les AMPs ne sont, pour la plupart, pas établies selon des critères écologiques rigoureux (basés sur la connectivité par exemple) mais davantage basés sur des initiatives locales voire nationales, sans véritable cohérence écologique à l'échelle du bassin (Claudet and Guidetti, 2010; Guidetti et al., 2008). Enfin, une étude a montré que le réseau d'AMPs existant ne fait pas mieux en terme de protection de la biodiversité que s'il avait été placé aléatoirement dans l'espace (Guilhaumon et al., 2015). En effet, 70 % des espèces de poissons, une part substantielle des espèces considérées "à risque" et de nombreuses zones consensuelles d'un point de vue conservation ne bénéficient pas du système de protection mis en place actuellement (Coll et al., 2015; Guilhaumon et al., 2015; Micheli et al., 2013a).

Nous l'avons montré tout au long de ce chapitre, les effets du changement climatique se traduiront de l'échelle individuelle, physiologique, à l'échelle des populations, des écosystèmes. Les potentiels effets bénéfiques des AMPs sur les populations marines en proie au changement climatique dépendront des capacités du réseau mis en place à accroître la résilience de ces populations aux impacts attendus et à s'adapter, à anticiper les changements de distribution spatiale des espèces. Un réseau efficace, connecté, d'aires marines permettrait, par le maintien d'individus de grandes tailles, par le biais d'une production larvaire supérieure et d'un phénomène d'ensemencement des zones hors réserves, d'augmenter la valeur adaptative individuelle et la résilience des populations (Micheli et al., 2012). Les AMPs, établies dans un contexte idéal, pourraient donc contrecarrer les effets synergiques préjudiciables du changement climatique et de la pêche sur les écosystèmes marins. En outre, une protection efficace des diversités génétique et fonctionnelle permettrait de limiter une forme d'érosion génétique et de maintenir un potentiel adaptatif suffisant face au changement global.

Au-delà des faibles performances actuelles du réseau actuel d'AMP en Méditerranée vis-à-vis de la protection de la biodiversité (diversités spécifique, fonctionnelle et phylogénétique), son efficacité future est menacée par les changements attendus d'aires de distribution des espèces. En effet, les actions de conservation, comme la mise en protection de zones terrestres ou marines, sont traditionnellement mises en œuvre sous hypothèse que la distribution géographique des espèces évolue relativement peu au cours du temps, à moins qu'elles ne soient affectées directement par les activités humaines (Araújo, 2009). Au cours du 21^{ème} siècle, les aires de distribution et les assemblages spécifiques devraient être profondément remaniés. Dans ce contexte, les AMPs pourraient voir disparaître en leur sein les espèces qui ont justifié leur établissement préalable (Alagador et al., 2016; Bruno et al., 2018). Ceci remettrait en cause leur raison d'être et leur capacité à conserver la biodiversité. Il existe, en Méditerranée, un fort biais géographique dans la distribution des AMP, caractérisée par une plus forte densité sur les côtes nord comparativement au sud (Figure 19). Selon Guilhaumon et al. (2015), seules huit AMPs sont établies sur le plateau nord continental africain (sur les 99 incluses dans une étude réalisée en 2015).



Figure 19 : Cartographie de 99 aires marines protégées en Méditerranée. Le plateau continental apparait en gris foncé. La taille des cercles est proportionnelle à la surface de l'aire marine. D'après Guilhaumon et al. (2015).

Outre un biais géographique, il pourrait s'agir d'une opportunité pour la conservation future des espèces, amenées à se déplacer vers le nord et l'ouest, soit vers des zones davantage protégées. Cette hypothèse se veut néanmoins optimiste au vue de la taille des aires marines et de leurs faibles connectivités.

L'évolution future du climat devrait également avoir des impacts notables sur les schémas de connectivité entre les AMPs et les autres zones refuges naturelles tels que les canyons profonds ou les zones rocheuses. Bien que cette connectivité soit un des facteurs de réussite majeure pour la conservation de la biodiversité, elle est considérée faible dans le réseau actuellement mis en place et reste très largement non prise en compte dans l'établissement des réserves méditerranéennes (Andrello et al., 2013). Dans une publication récente et selon le scénario de réchauffement climatique A2, Andrello et al. (2015) explorent les effets de la périodicité de la reproduction et de la dispersion larvaire sur la connectivité des AMPs et leurs capacités à ensemencer (à exporter des larves) des zones exploitées en Méditerranée. Les auteurs ont découvert que sur l'ensemble de la période 1970-2099, la distance de dispersion larvaire et la surface de plateau continental ensemencé devrait respectivement décroître de 10 et 3 %. La rétention larvaire, au sein des AMPs, devrait quant à elle augmenter de 5 %, représentant une concentration plus importante de larves sur une zone plus restreinte du plateau continental. Traduction, le réchauffement climatique devrait bénéficier davantage aux zones pêchées adjacentes des AMPs et moins aux zones exploitées plus lointaines.

Il existe donc un véritable enjeu dans la conception future des AMPs. Des AMPs, à l'heure actuelle, géographiquement fixes, de plus en plus isolées par la destruction ou la perte d'habitats pourraient avoir

des impacts positifs relativement limités au cours des prochaines décennies (McLeod et al., 2009). Face au changement global, l'ensemble des systèmes de gestion est à repenser.

La gestion actuelle des stocks halieutiques face au changement climatique

Les changements globaux, le changement climatique en particulier, remettent en question la pertinence des modèles actuellement mis en œuvre dans la gestion des ressources écologiques et des stocks halieutiques (Caputi et al., 2016; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Mills et al., 2013).

Le manque de compréhension face aux origines de la variabilité temporelle d'abondance des populations marines tend à affecter la robustesse des points de référence biologique, la prise de décision et l'évaluation des risques dans le cadre d'une gestion précautionneuse des pêcheries (Hsieh et al., 2006).

Comme déjà mentionné, le changement climatique affecte ou affectera une multitude de processus impliqués dans la dynamique des populations. Les taux de mortalité, de maturité et de croissance, le recrutement ou encore la distribution spatiale font parti de ces principaux processus. Ils sont, en outre, les facteurs déterminant de la production de biomasse et interviennent dans la définition des points de référence biologique, points utilisés comme valeurs seuils ou cibles dans la gestion des pêches et la prise de décision. La production de biomasse devenant de plus en plus incertaine et chaotique, les points de référence et les cibles doivent évoluer et s'adapter à une prise en compte des risques (Grafton, 2010). Ignorer les effets du changement climatique dans les évaluations de stock pourrait compromettre la validité des projections et des plans de rétablissement établis ou envisagés (Perry et al., 2010). A ce sujet, Brander (2010) écrit :

"Reductions in stock productivity mean that levels of fishing to which a stock was previously resilient, become unsustainable. The decline will be exacerbated if underlying changes in growth are not recognised".

Un exemple frappant, bien qu'éloigné de la Méditerranée, est celui de la morue (*Gadus morhua*) du golfe du Maine. Au cours de la décennie passée, la température de surface du golfe a augmenté plus rapidement que 99 % de l'océan global. L'augmentation de température a entraîné une baisse du recrutement et une hausse de la mortalité provoquant l'effondrement du stock malgré la mise en place de quotas de pêche définis de façon responsable et suivis par les pêcheurs (Pershing et al., 2015). La non prise en compte des effets du réchauffement climatique dans les évaluations du stock a donc contribué à sa surexploitation.

De même, ignorer les changements d'aires de répartition et ne pas inclure les dynamiques spatiales pourraient affecter de manière significative les conseils de gestion basés sur les évaluations de stock et les projections associées (Link et al., 2011). Il est donc crucial que les effets du changement climatique sur les propriétés des océans (i.e. température, oxygène, salinité, carbonates) soient intégrés dans les évaluations de stock et que leurs effets combinés avec la pêche soient quantifiés. La mise en œuvre effective de la gestion écosystémique des pêches passe inévitablement par cette étape.

Compte tenu de l'état actuel des ressources exploitées et des impacts prévus du changement climatique, le futur de la mer Méditerranée apparaît comme compromis. Les niveaux d'exploitation de la majorité des stocks évalués sont bien au-delà des limites biologiques durables et de nombreuses populations sont actuellement menacées par l'incidence profonde de cette activité millénaire (Tsikliras et al., 2015). Dans un contexte de changement global, combiné avec d'autres pressions anthropiques telles que la pollution, les invasions biologiques, la perte ou la dégradation d'habitat, les caractéristiques biotiques et abiotiques de la Méditerranée évoluent à un rythme jamais encore observé. Le manque de données et les faibles connaissances au regard du statut des stocks exploités, en particulier dans les parties sud et est du bassin, la forte pression démographique sur les côtes et le manque de gouvernance à l'échelle régionale menacent la conciliation entre conservation de la biodiversité et gestion durable des pêcheries. En outre, la gestion des pêcheries dans un monde en réchauffement sera de plus en plus problématique. C'est pourquoi de nouvelles approches, à vision systémique, doivent être développées ou mises en œuvre.

1.5 L'Approche Écosystémique des Pêches

L'océan mondial est désormais un océan global dont le fonctionnement doit être vu dans sa totalité selon une pensée systémique (e.g Botsford et al. 1997). Nous l'avons démontré au cours des sections précédentes, dans un contexte de changement global, c'est la structure même des écosystèmes qui est modifiée. C'est à cette échelle là qu'il convient donc de raisonner. Si l'on veut assurer un avenir durable à la pêche, il faut immanquablement repenser les méthodes d'exploitation, d'évaluation et de gestion de la biodiversité (Garcia et al., 2003; Garcia and Cochrane, 2005; Pikitch et al., 2004). Ceci implique un changement de paradigme complet, où exploitation et conservation ne sont plus antinomiques mais conformes (Garcia and Cochrane, 2005). Il s'agit alors de passer d'une recherche de la maximisation des captures à la minimisation des impacts et à la maximisation de la résilience des écosystèmes (Gascuel, 2019). Tels sont les enjeux de la gestion écosystémique. Cette idée d'une gestion des ressources non plus à l'échelle d'un stock ou d'une espèce mais à l'échelle d'un écosystème, comme unité de base de la Nature,

n'est pas nouvelle. Elle émerge en parallèle des échecs relatifs à une gestion conventionnelle des pêcheries, dominée par les approches mono-spécifiques et caractérisée par une succession d'effondrement de stocks majeurs tels que la sardinelle indienne (1940), la sardinops du Japon (1940 et 1950), le hareng Atlantique (1968), l'anchois du Pérou (1972) ou encore la morue des bancs de Terre-neuve (1990) (Garcia et al., 2003; Garcia and Moreno, 2001; Myers and Worm, 2003; Pauly et al., 2002; Pershing et al., 2015; Pikitch et al., 2004). En raison notamment des interactions trophiques au sein des écosystèmes, la simple relation poisson-pêcheur ne suffit plus et optimiser l'exploitation stock par stock s'avère désormais inefficace et partiel (Collie and Gislason, 2001; Walters et al., 2005; Worm et al., 2009).

L'approche écosystémique des pêches (AEP) ou gestion écosystémique des pêcheries n'est pas une révolution en soit. Elle ne fait que traduire ou reprendre un certain nombres d'instruments et de conventions internationales ayant vu progressivement le jour entre 1972 et 2002 (e.g. la conférence des Nations Unies sur l'environnement humain en 1972 à Stockholm élabore les prémisses de l'AEP, voir Garcia et al. 2013). Ainsi, la convention pour la conservation des ressources marines vivantes Antarctiques, à l'origine de la création de la CCAMLR (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources) en 1980, est généralement considérée comme l'amorce de l'AEP avec des notions d'approche de précaution, de gestion des prises accessoires et d'impacts écosystémiques. La convention sur le droit de la mer des Nations Unies, signée à Montego Bay en 1982 et appliquée depuis 1994, formule quant à elle les bases de la gestion conventionnelle des pêcheries et de la protection et de la préservation du milieu marin. Elle traite du rendement maximum durable (RMD ou MSY pour les anglos-saxons), de la nécessité de reconstituer les populations appauvries et de l'interdépendance des stocks dans un contexte de protection et de préservation de l'environnement. Dix ans plus tard, en 1992, la conférence des Nations unies sur l'environnement et le développement, faisant suite à la commission internationale sur l'environnement et le développement (1984-1987) et au rapport Brundtland ("Our common futur, WCED 1987), marque vraiment le pas vers la notion de développement durable. Il est ainsi stipulé:

"Fishing activities that do not cause or lead to undesirable changes in biological and economic productivity, biological diversity, or ecosystem structure and functioning from one human generation to the next. Fishing is sustainable when it can be conducted over the long term at an acceptable level of biological and economic productivity without leading to ecological changes that foreclose options for future generation."

L'AEP se présente donc comme un cas particulier du développement durable appliqué au secteur des pêches. L'objectif final étant la maximisation du bien-être humain d'un point de vue économique, social

et environnemental (Garcia et al., 2003; Garcia and Cochrane, 2005). Il s'en suit, en 1995, le code de conduite pour une pêche responsable (FAO, 1995) qui fournit un cadre de référence pour une exploitation durable des ressources aquatiques dans le respect de l'intégrité des écosystèmes. Bien qu'il ne soit pas fait explicitement mention de l'AEP dans ce code de conduite, il comporte déjà l'ensemble des éléments nécessaires à la mise en œuvre effective et pratique de l'AEP : respect de l'écosystème, prise en compte de l'environnement, maintien de la biodiversité et protection des espèces menacées, prise en compte des relations intra et inter-spécifiques, sélectivité et minimisation des rejets et du gaspillage, reconnaissance des autres impacts anthropiques, amélioration de la gouvernance, adoption de l'approche de précaution et gestion du risque et gestion intégrée de la zone côtière (Garcia et al., 2003). En 2001, la déclaration de Reykjavik sur les pêcheries responsables dans les écosystèmes marins entérine quasiment le processus de construction de l'AEP. Dans cette déclaration, l'interdépendance entre pêcheries et écosystèmes marins est mise en avant. En outre, la déclaration confirme :

"that the objective of including ecosystem considerations in fisheries management is to contribute to longterm food security and to human development and to assure the effective conservation and sustainable use of the ecosystem and its resources."

L'approche écosystémique des pêches représente donc un cadre de référence, une ligne directrice pour la gestion et l'évaluation des ressources exploitées qui dépasse les principes du code de bonne conduite de 1995. Il s'agit d'une approche plus globale dont le but consiste en la mise en œuvre d'une gestion holistique du système pêche. Soit un projet ambitieux, formé d'objectifs multiples et de principes inter reliés. Selon Garcia et al. (2003), l'AEP repose sur 17 objectifs conceptuels parmi lesquels la reconnaissance de l'interdépendance du bien-être de l'Homme et des écosystèmes, la reconnaissance du caractère non infini des ressources vivantes, le contrôle de l'activité de pêche (en termes de capacités, d'engins et de pratiques), la reconnaissance du RMD comme un seuil à ne pas franchir, la recherche de la minimisation des impacts pour les espèces non cibles et/ou accessoires, le rétablissement des populations surexploitées, le maintien de l'intégrité des écosystèmes, de la biodiversité et des processus écologiques ou encore la prise en compte des interactions entre espèces. L'humain étant au cœur du concept, l'atteinte de ces objectifs doit se faire selon un principe général d'équité, entre les nations, entre les peuples, entre les générations et entre les cultures (Garcia et al., 2003).

Le problème ne naît pas dans la définition de l'AEP, il naît de la difficulté de la mettre en œuvre, de dépasser, insuffisantes sont-elles, le cadre des approches conventionnelles et de rendre l'approche

opérationnelle (Curtin and Prellezo, 2010; Link, 2010; Link and Browman, 2014; Patrick and Link, 2015; Pitcher et al., 2009). Pour la communauté internationale cela passe indubitablement par la ratification de nombreux traités et conventions au caractère parfois juridiquement contraignant. Citons par exemple, (1) la convention sur la diversité biologique et le plan stratégique pour la biodiversité 2011-2020 dont ont émergé les 20 objectifs d'Aichi visant à prendre des mesures d'urgence d'ici à 2020 pour, entre autres, enrayer l'érosion de la biodiversité marine et terrestre, (2) l'agenda 2030 pour le développement durable des Nations Unies et ses 17 objectifs de développement durable, reformulation des engagements pris au sommet de la Terre de Rio en 1992, visant à éradiquer toutes formes de pauvreté, à combattre les inégalités et à s'attaquer au changement climatique à l'horizon 2030, (3) à l'échelle européenne, la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) dont l'objectif principal est la réalisation ou le maintien d'un bon état écologique du milieu marin au plus tard en 2020 (4) la Politique Commune des Pêches qui prévoit l'atteinte du RMD pour tous les stocks exploités de l'Union Européenne d'ici à 2020 et dont la dernière réforme de 2014 reprend les concepts de l'AEP : garantir la durabilité de la pêche et de l'aquaculture sur le plan environnemental, économique et social et offrir aux citoyens européens une source de produits alimentaires sains.

A l'utopie holistique de l'AEP est donc désormais associée un cadre règlementaire et des objectifs à atteindre. Cette nouvelle approche implique de repenser en profondeur, à la fois pour les acteurs de la pêche, les décideurs et les scientifiques, les méthodes d'évaluation et de gestion des écosystèmes. A la vision de court terme doit se substituer une vision à moyen et long terme. Aux évaluations mono-spécifiques doivent se substituer des évaluations écosystémiques. A à la recherche du profit individuel doit se substituer l'art du compromis. Pour le scientifique, l'approche écosystémique implique le développement (1) de nouveaux outils et méthodes capables de s'appuyer sur l'héritage important des évaluations de stocks, (2) de scénarios d'évolution des socio-écosystèmes marins, (3) d'indicateurs écologiques visant à évaluer et suivre les trajectoires enclenchées, (4) de modèles capables d'intégrer les multiples forçages dont font l'objet les ressources exploitées, la biodiversité en général. Une approche holistique comme celle-ci requiert l'intégration d'une multitude d'informations, issues de champs disciplinaires variés comme l'écologie, la physique, la biogéochimie, l'économie ou la sociologie, le tout à des niveaux d'organisation écologiques et à des échelles spatio-temporelles multiples. Dans ce contexte, les modèles écosystémiques, de par leur capacité de synthèse, ont un rôle essentiel à jouer dans la mise en œuvre effective de la gestion écosystémique des pêches (Cury et al., 2008; Lehuta et al., 2016; Pikitch et al., 2004; Plagányi, 2007; Seidl, 2017).

1.6 La modélisation, outils clé de l'approche écosystémique

En réponse aux multiples forçages, qu'ils soient naturels ou anthropiques, et aux conséquences spatio-temporelles diverses sur les écosystèmes marins, le monde de la recherche a développé et mis en œuvre, en l'espace de seulement 20 ans et en parallèle de l'émergence de moyens de calculs toujours plus puissants, un nombre croissant de modèles dits "écosystémiques" (Collie et al., 2016; Fulton, 2010; Grimm et al., 2017; Hollowed et al., 2000; Lehuta et al., 2016; Piroddi et al., 2015b; Plagányi, 2007; Rose and Allen, 2013; Seidl, 2017). Par le biais d'une représentation mathématique simplifiée, à la fois des composantes biotiques et abiotiques, mais également des processus écologiques régissant les interactions entre ces composantes, les modèles écosystémiques visent à : (1) mieux comprendre la structure et le fonctionnement, notamment trophique, des socio-écosystèmes, (2) comprendre et informer les gestionnaires des conséquences possibles de forçages naturels et/ou anthropiques sur les socio-écosystèmes, (3) tester des mesures de gestion, (4) intégrer des données pluridisciplinaires dans un cadre de modélisation unique afin de synthétiser et mettre en cohérence les connaissances actuelles et identifier les lacunes au regard de ces connaissances, (5) tester des scénarios de gestion et d'évolution de forçages environnementaux pour en évaluer les impacts socio-écosystémiques.

Généralement en appui à des approches mono-spécifiques mobilisant des modèles globaux (e.g. Schaefer (1954) ou Pella and Tomlinson (1969)) ou analytiques (e.g. analyse des cohortes ou VPA pour Virtual Population Analysis) et selon des objectifs définis *a priori*, différentes techniques de modélisation holistique peuvent être sollicitées. Chacune de ces techniques possède des avantages et des inconvénients, en termes de complexité et de réalisme ou de formulation des réponses fonctionnelles. En outre, il existe une certaine confusion, voire un abus de langage, quant à l'utilisation du terme "écosystémique", employé pour désigner tantôt des modèles se focalisant sur une partie de l'écosystème (e.g. modèles biogéochimiques type NPZD (Aumont et al., 2015), modèle de simulation de pêcherie type ISIS-Fish (Mahévas and Pelletier, 2004)), tantôt des modèles trophiques capables de représenter l'écosystème dans son intégralité sans réelle influence de l'environnement (e.g. modèles trophiques type Ecopath (Christensen and Pauly, 1992)) ou tantôt des modèles end-to-end, intégratifs des compartiments biophysiques, économiques et sociaux (e.g. modèle Atlantis (Fulton et al., 2005a)).

Dans le rapport FAO "Models for an ecosystem approach to fisheries", Plagányi (2007) présente quatre grands types de modèles écosystémiques : (1) les modèles écosystémiques intégraux, représentant l'ensemble des niveaux trophiques d'un écosystème, (2) les modèles réalistes minimalistes, intégrant un petit nombre d'espèces en interaction possible avec une espèce cible d'intérêt, (3) les modèles de systèmes dynamiques (biophysique) représentant les interactions entre les forçages bottom-up et top-down au sein d'un écosystème et (4) les modèles classiques d'évaluation mono-spécifiques auxquels sont ajoutés quelques interactions interspécifiques supplémentaires (Figure 20).





Une autre classification des modèles écosystémiques, est possible, basée non plus sur des critères de représentation de l'écosystème et de complexité de la modélisation, mais davantage sur des critères d'intérêt pour la gestion halieutique: (1) les modèles conceptuels, visant à améliorer la compréhension des processus écosystémiques, (2) les modèles stratégiques, axés sur l'évaluation des tendances et des schémas de transition à l'échelle d'un système, (3) les modèles tactiques, développés pour soutenir des décisions de gestion spécifique, le plus souvent à court terme (Plagányi et al., 2014).

Sans revenir sur une description détaillée de tous les modèles écosystémiques existants, arrêtonsnous quelques instants sur les modèles développés en mer Méditerranée, en particulier les approches se focalisant sur la fraction exploitée d'un écosystème.

Parmi les modèles ayant la capacité de représenter l'intégralité d'un système, l'approche Ecopath with Ecosim (EwE) est de loin l'approche trophique la plus employée en Méditerranée (≈20 modèles) et plus généralement dans le monde (≈500 modèles) (Coll and Libralato, 2012; Colléter et al., 2015; Piroddi et al., 2015b). Basé sur un système d'équations linéaires décrivant les interactions trophiques entre différents groupes fonctionnels, Ecopath est un modèle d'équilibre de masse développé pour représenter et analyser l'organisation et le fonctionnement trophique d'un écosystème, des bas (planctons) jusqu'aux hauts niveaux trophiques (prédateurs apicaux) (Christensen and Pauly, 1992; Christensen and Walters, 2004; Polovina, 1994). En 1995, à la version statique d'Ecopath s'est ajoutée la version dynamique Ecosim afin de réaliser des simulations dynamiques et d'explorer les impacts passés et futurs de la pêche ou des changements environnementaux sur un réseau trophique (Christensen and Walters, 2004; Walters et al., 1997, 2000). Quelques années plus tard, le module spatialisé d'EwE, Ecospace, utilisé pour projeter la dynamique du modèle Ecosim sur une grille homogène à deux dimensions, a fait son apparition (Christensen et al., 2008; Walters et al., 2010). Néanmoins, peu de travaux basés sur l'approche EwE en Méditerranée ont fait l'objet d'une spatialisation via EcoSpace (Abdou et al., 2016; Coll et al., 2016b; Coll and Steenbeek, 2017; Halouani et al., 2016a; Liquete et al., 2016; Steenbeek et al., 2013).

Toujours dans la catégorie des modèles capables de modéliser l'intégralité d'un écosystème, citons Atlantis, un modèle end-to-end initialement développé pour l'évaluation de stratégies de gestion (Fulton et al., 2005a). L'environnement physique et biogéochimique, les interactions trophiques entre groupes fonctionnels et les activités de pêche sont spatio-temporellement explicités selon une grille irrégulière 3D et un pas de temps flexible. Malgré son fort potentiel, Atlantis est un modèle écosystémique encore peu utilisé à l'échelle mondiale. Quatre raisons principales sont à mettre en exergue : la complexité de son implémentation, le temps nécessaire imparti à la calibration d'un tel modèle, la quantité d'informations nécessaires à sa paramétrisation et la difficulté à évaluer la sensibilité des sorties du modèles face à l'incertitude relative aux paramètres en entrée (Girardin et al., 2015, 2018). Il n'existe qu'un seul modèle de ce type en Méditerranée, développé à l'échelle du détroit de Sicile pour la mise en œuvre d'une approche écosystémique dans la région (Pinnegar et al., 2014).

Isis-Fish (Integration of Spatial Information for Simulation of FISHeries) est une approche visant davantage à modéliser les dynamiques des flottilles de pêche et des principales populations commerciales exploitées que la dynamique écosystémique dans son intégralité, les interactions trophiques et les forçages environnementaux étant négligés (Mahévas and Pelletier, 2004). Isis-Fish est un modèle dynamique, déterministe et spatialement explicite. Il intègre trois sous modèles capables de simuler les dynamiques de populations (croissance, reproduction, mortalité, recrutement, mouvement selon le sexe, l'âge ou la taille), les schémas d'exploitation (effort de pêche par flottille spatio-temporellement explicite) et les mesures de gestion selon un pas de temps mensuel. Particulièrement adapté aux pêcheries mixtes, le modèle n'a que très peu été implémenté en Méditerranée. Une tentative de développement est en cours à l'échelle du golfe du Lion pour analyser les effets combinés de plan de gestion pluriannuel et de l'obligation de débarquement visant certaines espèces (Projet DiscardLess). Une autre application a été mise en œuvre sur l'espace côtier du golfe du Lion pour analyser les impacts des pêches artisanales et récréatives sur le sar *Diplodus sargus sargus* (Hussein et al., 2011a, 2011b).

Moins complexes, à l'interface entre les approches conventionnelles monospécifiques et la modélisation de l'intégralité des écosystèmes, les modèles minimalistes réalistes (MRM pour Minimum Realistic model) et les modèles de complexité intermédiaires (MICE pour Models of Intermediate Complexity) ont un véritable rôle à jouer dans l'évaluation écosystémique de mesures de gestion (Begley and Howell, 2004; Plagányi, 2007; Plagányi et al., 2014). Appartenant à cette catégorie, les modèles d'analyse multispécifique des cohortes (MSVPA pour MultiSpecies Virtual Population Analysis) ou GADGET (Globally applicable Area Disaggregated General Ecosystem Toolbox) sont des modèles dynamiques quantitatifs combinant les processus de prédation entre un nombre restreint de populations et la méthodologie d'analyse des cohortes (VPA). Les interactions entre espèces et les impacts de la pêche sont ainsi modélisés selon une approche statistique rigoureuse (e.g. Punt et al. 2016). Quelques modèles suivant ces approches ont été mis en œuvre dans le bassin méditerranéen (e.g. Merella et al. 1998, Oliver et al. 1998, Bartolino et al. 2011, Angelini et al. 2016). A titre d'exemple, en Adriatique, un modèle MICE a été développé pour tester l'effet de scénarios de gestion sur deux espèces cibles, le merlu et la langoustine, en compétition pour une ressource alimentaire commune (Angelini et al., 2016). Tandis qu'en mer Tyrrhénienne, un modèle GADGET a permis d'évaluer les effets potentiels sur le merlu de restriction d'accès aux nourriceries (Bartolino et al., 2011).

Une autre approche de modélisation a été mise en œuvre en Méditerranée ces dernières années : le modèle individu centré (IBM) OSMOSE pour "Object-oriented Simulator of Marine EcoSystEms" (Shin and Cury, 2001, 2004; Travers et al., 2009). OSMOSE est un modèle de communauté, multi-spécifique, ciblant les hauts niveaux trophiques, spatialement explicite via une grille 2D, structuré en taille et/ou en âge, considérant l'ensemble du cycle de vie des espèces modélisées et les interactions trophiques. Dans ce modèle, les interactions trophiques sont basées sur un processus de prédation opportuniste régi par une adéquation par la taille et une co-occurrence spatio-temporelle entre la proie et le prédateur. Ainsi, contrairement à l'approche EwE, le réseau d'interactions trophiques est un réseau émergent, non défini a priori. OSMOSE seul ne permet pas de prendre en compte la variabilité environnementale et le forçage spatio-temporel que celle-ci opère sur les communautés de hauts niveaux trophiques. Néanmoins, le modèle a la possibilité d'être couplé ou forcé, en quasi routine, par des modèles de bas niveaux trophiques (modèles couplés hydrodynamique-biogéochimie) (Travers et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014a) devenant ainsi un modèle de type end-to-end (Fulton, 2010; Travers et al., 2007). Trois applications OSMOSE (hormis cette thèse) ont été développées ou sont en cours de développement en Méditerranée : dans le golfe du Lion (Bănaru et al., 2019), en Adriatique (Velez, com. Pers.) et dans le golfe de Gabès (Halouani et al., 2016b).

Nous l'avons vu, il existe un certain nombre de modèles considérés "écosystémiques" en milieu marin, qui, en réalité, se focalisent généralement sur une fraction de l'écosystème considéré (la fraction exploitée ou la fraction "forçante" des organismes de plus hauts niveaux trophiques comme le plancton), en lien avec une guestion de recherche et/ou d'une problématique donnée (Fulton, 2010). Il est désormais reconnu qu'en plus de la pêche et des diverses activités humaines, l'environnement abiotique influence la dynamique des organismes marins. Johan Hjort l'avait déjà démontré en 1914 dans le très connu rapport "Fluctuations in the great fisheries of the northern Europe". Par conséquent, les approches modélisatrices de pointe visent à combiner les effets de facteurs de natures diverses, la pêche et le climat en particulier, en appui à la gestion écosystémique. Les modèles end-to-end d'écosystème marin, par connexion entre des modèles physiques-biogéochimiques et des modèles multi-spécifiques de hauts niveaux trophiques, ont la capacité d'intégrer ces multiples forçages, le processus clé de cette connexion étant la prédation. Dans un même cadre de modélisation, les modèles end-to-end combinent les processus océanographiques physicochimiques et les processus écologiques pour mieux représenter et caractériser l'ensemble des compartiments d'un réseau trophique, des producteurs primaires aux prédateurs apicaux, tout en prenant en compte l'influence des impacts anthropiques, la pêche et le changement climatique par exemple (Cury et al., 2008; Fulton, 2010; Travers et al., 2007). Cependant, le degré de réalisme croissant de la modélisation end-to-end s'accompagne d'une inquiétude relative à la complexité et à l'incertitude associée aux entrées et aux sorties de ces modèles (Cheung et al., 2016; Fulton, 2010; Fulton et al., 2003; Lehuta et al., 2016; Payne et al., 2016; Thuiller et al., 2019). C'est l'une des raisons pour laquelle les modèles end-to-end sont encore peu utilisés dans la gestion courante des ressources halieutiques (Kaplan and Marshall, 2016; Storch et al., 2017). Toutefois, les modèles multi-spécifiques et end-to-end sont les seuls à pouvoir intégrer de manière cohérente une grande variété de forçages et de processus écologiques, les avantages qu'ils suscitent offrent la possibilité de dépasser leurs faiblesses et inconvénients (Fulton et al., 2003). La modélisation est un outil parmi d'autres visant à comprendre, anticiper et explorer les effets de forçages ou de stratégie de gestion sur la biodiversité, les écosystèmes et les services écosystémiques fournis (e.g. Mouquet et al., 2015). Par l'établissement de scénarios exploratoires, normatifs ou visant à évaluer des mesures de gestion envisagées ou déjà mises en œuvre, les modèles visent à comprendre comment les éléments de forçage (e.g. pêche et climat) pourraient impacter la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes à court, moyen ou long terme. Quelles seront les conséquences écosystémiques des perturbations liées au changement global ? Quelle(s) trajectoire(s) emprunter pour atteindre des objectifs de gestion définis ? (IPBES, 2016). Les scénarios et modèles associés ont donc un rôle clé à jouer pour alerter, informer et aider à la décision des politiques environnementales.

1.7 Enjeux, problématiques et objectifs de la thèse

Nous l'avons démontré tout au long de ce chapitre introductif, la mer Méditerranée évolue dans un contexte de changement global, où surexploitation des ressources et changement climatique agissent en synergie pour former dans un futur plus ou moins proche une Méditerranée bien différente de celle que nous connaissons aujourd'hui. Autrefois connue pour être un point chaud de la biodiversité mondiale, cette mer semi-fermée est désormais connue pour être un point chaud du changement global.

Pour être en mesure d'émettre des avis scientifiques sur la stratégie à adopter pour une gestion écosystémique des ressources à l'échelle du bassin méditerranéen, il existe un véritable défi scientifique à développer nos capacités de représentation explicite des dynamiques spatiales multi-spécifiques sous l'influence combinée de la variabilité climatique et de la pression de pêche.

En dépit de l'effort de modélisation important entrepris ces dix dernières années pour projeter les effets potentiels des composantes du changement global sur la biodiversité, la plupart des travaux réalisés en Méditerrannée ont : (1) impliqué des approches mono-spécifiques (e.g. Colloca et al., 2013; Stergiou et al., 2016), (2) développé des approches davantage corrélatives et moins mécanistes (e.g. modélisation d'enveloppes bioclimatiques, Albouy et al., 2012; Ben Rais Lasram et al., 2010), (3) travaillé à des échelles écosystémiques le plus souvent locales et non à l'échelle du bassin Méditerranéen (Corrales et al., 2018; Hattab et al., 2014; Libralato et al., 2015), (4) focalisé sur une des multiples facettes du changement global (e.g. la pêche ou le changement climatique (Abdou et al., 2016; Halouani et al., 2016b)), (5) négligé un grand nombre de processus écologiques structurants comme par exemple les interactions trophiques et les changements ontogéniques induisant une évolution du régime alimentaire (Albouy et al., 2014; Hattab et al., 2016; Woodward et al., 2010), (6) analysé les effets du changement global à un seul niveau d'organisation écologique donné (e.g. Macias et al., 2015; Richon et al., 2019), (7) négligé l'importance des espèces non-natives, thermophiles, déjà présentes en Méditerranée (e.g. Ben Rais Lasram and Mouillot, 2008) (8) négligé les changements d'abondance des espèces, (9) développé des approches trophiques basées sur des interactions inter- et intra-spécifiques prédéfinies (e.g. Corrales et al., 2018), (10) omis l'importance des changements d'intensité des processus bottom-up dans les projections futures de la biodiversité (i.e. les changements de production planctonique, Albouy et al., 2014; Corrales et al., 2018).

Notre capacité à anticiper les effets combinés de la pêche et du climat sur les écosystèmes et les services écosystémiques rendus, à projeter les futurs potentiels de la biodiversité marine et à proposer des scénarios de gestion écosystémique réalistes, dépend de notre habileté à considérer des forçages à la fois

naturels et anthropiques pouvant affecter l'ensemble d'un réseau trophique. Considérés individuellement, les modèles de niche, les modèles trophiques, les modèles d'évaluation de stock, les modèles d'hydrodynamique et de biogéochimie, ne permettent qu'une représentation partielle de la dynamique des écosystèmes et de la biodiversité. Une solution consiste en la combinaison de ces approches dans un cadre de modélisation unique, intégré et cohérent.

Dans ce contexte, il s'agit de développer un modèle écosystémique, capable de considérer des modifications d'assemblages d'espèces à l'échelle du bassin avec une modélisation explicite intégrée, i.e. à la fois multi-spécifique, spatiale, trophique, basée sur les traits de vie et représentant le cycle de vie entier des espèces sous l'influence combinée de la pression de pêche et du changement climatique. Le développement d'un tel modèle permettra d'appréhender les effets des forçages naturels et anthropiques sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème méditerranéen. Il autorisera également la construction de scénarios de changement climatique et de gestion des pêches à l'échelle du bassin, visant à évaluer les futurs plausibles de la biodiversité et des services écosystémiques fournis tels que la production de ressources marines vivantes.

Cette thèse s'articule autour de trois chapitres, en dehors des chapitres d'introduction et de conclusion, chacun d'entre eux faisant l'objet d'un article scientifique :

- Le premier chapitre vise à présenter la chaîne de modélisation End-to-End OSMOSE-MED, développée via le couplage d'un modèle hydrodynamique (NEMOMED), biogéochimique (Eco3M-S) et d'un modèle de communauté (OSMOSE) à l'échelle de la Méditerrannée. L'ensemble des phases de paramétrisation, de calibration et de validation du modèle sont décrites.
- Le second chapitre est une première mise en application du modèle OSMOSE-MED. Les impacts du changement climatique sur les écosystèmes et les ressources halieutiques méditerranéennes, selon un scénario d'émission de gaz à effet de serre (RCP8.5), sont projetés et analysés d'ici le milieu et la fin du 21^{ème} siècle.
- Le troisième chapitre s'attache à explorer les effets sur la biodiversité, les écosystèmes et les ressources halieutiques de mesures de gestion visant à réduire la pression de pêche en Méditerranée dans un contexte de changement climatique.

Le dernier chapitre est consacré à une remise en perspective des principaux résultats obtenus. Les principales limites de la démarche mise en œuvre et les travaux futurs qui devront être menés pour y remédier, sont discutés.

Chapitre 2 Catching the big picture of the Mediterranean Sea biodiversity with an end-to-end model of climate and fishing impacts

"An ecosystem is composed of physical-chemical-biological processes active within a space-time unit" (Lindeman, 1942)

Ce chapitre^{*} présente la chaîne de modélisation OSMOSE-MED développée au cours de la thèse. Trois années de travail ont été nécessaires pour paramétrer, calibrer et valider le modèle. OSMOSE-MED et son approche holistique représente donc le cœur de mes travaux.

Le modèle OSMOSE intègre une centaine d'espèces marines (poissons, céphalopodes et crustacés), représentant environ 95 % des captures déclarées en Méditerranée. C'est la première fois qu'un modèle OSMOSE est développé en incluant une si grande richesse spécifique, à une échelle spatiale aussi grande et à une résolution spatiale élevée (20x20 km). OSMOSE est forcé par le modèle couplé physique/biogéochimie NEMOMED12/Eco3M-S. L'utilisation d'un algorithme évolutionnaire, dédié à la calibration de modèles écologiques complexes, a permis d'ajuster le modèle sur des données observées et estimées de biomasse et de capture. La confrontation des sorties d'OSMOSE-MED, à différents niveaux

^{*} Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique publié à la revue *Progress in Oceanography*. Moullec F., Velez L., Verley P., Barrier N., Ulses C., Carbonara P., Esteban A., Follesa C., Gristina M., Jadaud A., Ligas A., Lopez Diaz E., Maiorano P., Peristeraki P., Spedicato M.T., Thasitis I., Valls M., Guilhaumon F. & Shin Y.J. (2019). Catching the big picture of the Mediterranean Sea with an End-to-End model of climate and fishing impacts.

d'organisations biologiques, à un ensemble de données indépendantes du processus de paramétrisation et de calibration, permet d'appuyer la cohérence et la crédibilité du modèle pour représenter le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes en Méditerranée.

2.1 Introduction

The Mediterranean Sea is the largest of the semi-enclosed European seas and one of the main reservoirs of biodiversity in the world (Coll et al., 2010). It embeds 4 to 18% of identified marine species which is considerable given it only covers 0.82% of the global ocean surface (Coll et al., 2010). The Mediterranean Sea is also a hotspot of global changes (Coll et al., 2010, 2012; Giorgi, 2006; Giorgi and Lionello, 2008; Micheli et al., 2013a; Ramírez et al., 2018; Stock et al., 2018). Overfishing, pollutions from land-based sources, degradation or loss of critical habitats, species introductions and climate change are all pervasive in the Mediterranean Sea and may operate in synergy, leading to deep modifications of the structure, stability and functioning of marine Mediterranean ecosystems (Albouy et al., 2014; Coll et al., 2012; Lotze et al., 2006). Fishing is probably one of the highest threat for biodiversity in the region : Exploitation rate has been steadily and steeply increasing with poor fishing selectivity, and fish stocks have been shrinking (Colloca et al., 2017; Vasilakopoulos et al., 2014). As a consequence, more than 90 % of the assessed stocks were categorized as overfished in 2017 (GFCM, 2017b; STECF, 2017). Nonetheless, while fish stocks are declining on the continental shelf, especially those of long-living species such as European hake (Merluccius merluccius), a few short-living species such as shrimps, cephalopods, and other fish species (e.g., red mullet, Mullus barbatus), have shown increasing trends in biomass (GFCM, 2017b; Maynou et al., 2011). Deep-water rose shrimp, Parapenaeus longirostris, is the most emblematic example: its biomass has increased all over the Mediterranean Sea in the last decade due to increasing temperature and decrease of predatory pressure (i.e. by European hake) (Colloca et al., 2014; Ligas et al., 2011; Sbrana et al., in press).

In the absence (or lack) of strong management plans, the deteriorating status of fisheries and their resources in the Mediterranean Sea is likely to aggravate, especially in a climate change context (Cheung et al., 2018b; FAO, 2018b). The Mediterranean Sea has been identified as one of the most vulnerable regions in future climate change projections (Cramer et al., 2018; Giorgi, 2006; Hoegh-Guldberg et al., 2014). Effects of climate change on marine ecosystems are already clearly perceivable, with impacts reported from low (e.g. macrophytes, phytoplankton) to high (e.g. predatory fish) trophic levels, from individual up to the ecosystem scale (Calvo et al., 2011; Durrieu de Madron et al., 2011; Lejeusne et al., 2010; Marbà et al., 2015; Tzanatos et al., 2014) which could affect biodiversity, commercial fisheries, food web and ecosystem

functioning (Albouy et al., 2014; AllEnvi, 2016; Bosello et al., 2015; Hattab et al., 2014; Jordà et al., 2012; Marbà et al., 2015; Pecl et al., 2017; Piroddi et al., 2017).

Anthropogenic pressures on Mediterranean ecosystems are projected to increase in the future, especially those related to climate change, habitat degradation and exploitation (Butchart et al., 2010; Calvo et al., 2011; Coll et al., 2010). Considering the diversity of human and natural pressures and the possibility that they act in synergy on marine ecosystems, there is an urgent need for scientists and decision-makers to develop more holistic and integrative approaches to quantify, anticipate, mitigate and manage human impacts on natural environments (Colloca et al., 2017; Hilborn, 2011; Link, 2010). Along these lines, Ecosystem-Based Management (EBM) and more specifically the Ecosystem Approach to Fisheries Management (EAFM) emerged in the early 1990s to consider all anthropogenic activities which could affect the sustainability of goods and services provided by ecosystems (Pikitch et al., 2004). In the European Union seas, these approaches are mainly framed by the Common Fisheries Policy (CFP, 2013), and the European Marine Strategy Framework Directive (MSFD; European Commission, 2008) that requires that all member states take the necessary measures to achieve or maintain Good Environmental Status for marine ecosystems, with the explicit regulatory objective that "biodiversity is maintained" by 2020 at the latest (European Commission, 2008). The MSFD thereby requires the development of suitable tools to evaluate the status of marine ecosystems and their responses to human activities, and to manage and harvest sustainably all commercial species. In this regard, it is essential to develop our capacities in projecting the future impacts of a variety of policy interventions and strategic management plans for restoring marine ecosystems and biodiversity while ensuring sustained provision of marine fisheries products to human societies.

In order to propose plausible biodiversity scenarios at the scale of the whole Mediterranean Sea, which would relevantly support management decision in the region, the challenge that is addressed in this paper is to develop a model able to represent in an explicit way the spatial multispecies dynamics of marine resources under the combined influence of climate change and fishing pressure. The most recent End-to-End models (E2E), representing the entire food web, from plankton to top predators as well as their associated abiotic environment, are expected to provide valuable tools for assessing the effects of climate and fishing on ecosystem dynamics (Fulton, 2010; Grimm et al., 2017; Nicholson et al., 2019; Piroddi et al., 2015b, 2017; Rose et al., 2010; Travers et al., 2007). Notwithstanding the state-of-the-art modelling of food webs and multispecies communities in Mediterranean ecosystems, there is still a gap in modelling the dynamics of biodiversity at the scale of the whole Mediterranean Sea, accounting for the complexity of species introductions, multispecies interactions and spatial dynamics in a global change context. While

trophic modelling has improved greatly on coastal marine ecosystems in different parts of the Mediterranean Sea, no study has yet succeeded to model species assemblages at the whole Mediterranean scale with an explicit modelling of the multispecies, spatial, trait-based, whole life cycle dynamics and interactions of a hundred exploited species.

In this paper, we present the individual-based, ecosystem model OSMOSE (Object-oriented Simulator of Marine ecoSystEms) that was used for the first time at large spatial scale (the whole Mediterranean basin), with a high spatial resolution (400 km²), and for as many as 100 marine species (fish, cephalopods and crustaceans) representing about 95 % of total declared catches in the Mediterranean Sea. We built an end-to-end modelling approach of the Mediterranean Sea by coupling the OSMOSE model (representing the higher trophic level species) to the physical model NEMOMED 12, and to the biogeochemical model Eco3M-S (representing the low trophic levels). The resulting end-to-end model OSMOSE-MED was calibrated to represent the Mediterranean Sea during the 2006-2013 period. Here, we: (i) start with a brief description of the NEMOMED 12, Eco3M-S and OSMOSE component models; (ii) detail the parameterization of OSMOSE-MED; (iii) present the methodology implemented to calibrate OSMOSE-MED; (iv) evaluate the capacity of OSMOSE-MED to represent some key indicators of the Mediterranean Sea, namely biomass, catches, trophic levels, at the individual up to the community scales; (v) discuss the challenges incurred by the development of such complex end-to-end models as well as associated limitations.

2.2 Materials and Methods

The individual-based model OSMOSE considers a large proportion of the fishable food web and simulates trophic interactions between several target and non-target marine species, mainly fish species. In order to model the effects of environmental heterogeneity and variability which could affect the entire food web by bottom-up control, OSMOSE has been forced (i.e. one way coupling – offline) by the Low Trophic Levels (LTL) NEMOMED 12 / Eco3M-S model. The end-to-end OSMOSE-MED model thus formed represents the whole food web from primary and secondary producers to main top predators.

2.2.1 The low trophic levels model NEMOMED 12 / Eco3M-S

Eco3M-S is a biogeochemical model that simulates the lower trophic levels of marine ecosystems (phyto- and zoo-plankton), the biogeochemical cycles of carbon and other key elements such as phosphorus

82 Chapitre 2. Catching the big picture of the Mediterranean Sea biodiversity with an end-to-end model of climate and fishing impacts

and nitrogen in the Mediterranean Sea (Auger et al., 2011; Ulses et al., 2016). Independently from our study, Eco3M-S has been coupled to NEMOMED12, a high resolution (\approx 1/12°) hydro-dynamical model adapted to the Mediterranean region (see Beuvier et al., 2012 for more details on the structure and parameterization of NEMOMED 12) (Kessouri, 2015; Kessouri et al., 2017).

NEMOMED12 is a regional circulation model, which is an updated version of the OPAMED 8 and NEMOMED 8 models used by Ben Rais Lasram et al. (2010), Hattab et al. (2014), Albouy et al. (2014, 2013, 2012) and more recently by Halouani et al. (2016c) as input for niche/habitat models at local or regional scale in the Mediterranean Sea. The NEMOMED 12 domain covers the whole Mediterranean Sea and part of the Atlantic Ocean (from 11 °W to 7.5 °W) to take into account the inter-oceans exchanges (Beuvier et al., 2012a; Beuvier et al., 2012b). It does not cover the Black Sea. Based on the standard three-polar ORCA grid of NEMO at $1/12^{\circ}$ (\approx 7 km), NEMOMED 12 resolution varies in latitude and longitude but allows to explicitly resolve most of the mesoscale features. NEMOMED 12 is thus an eddy-resolving model in the major part of the Mediterranean Sea (Beuvier et al., 2012a). It has a time step of 12 minutes, and is daily forced by the atmospheric ARPERA data, obtained by performing a dynamical downscaling of ECMWF (European Centre for Medium-Range Weather Forecasts) products above the European-Mediterranean region (Beuvier et al., 2012a; Herrmann and Somot, 2008).

The coupling between NEMOMED 12 and the biogeochemical Eco3M-S model was done offline (one way coupling). The Eco3M-S model represents several elements' cycles such as carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and silica (Si) in order to reproduce the different limitations and co-limitations observed in the Mediterranean Sea and the dynamics of different plankton groups. Seven planktonic functional types (PFTs) representing the main PFTs and the range of the plankton size spectrum of the Mediterranean Sea were modelled. Thus, the structure of the trophic web base includes three size-classes of phytoplankton (pico-, nano-, and micro-phytoplankton), three size-classes of zooplankton (nano-, micro-, and mesozooplankton), and heterotrophic bacteria as decomposers (Table 2). The representation of the phytoplankton dynamics was derived from the Eco3M model presented in Baklouti et al. (2006). Among primary producers, nanophytoplankton dominated the biomass of phytoplankton communities for most of the year, and microphytoplankton could punctually contribute to a large part of primary production during the spring period in the Northwestern Mediterranean Sea (Auger et al., 2011; Ulses et al., 2016). The structure of Eco3M-S reflects major grazing links such as nanozooplankton preying on the small phytoplankton group and bacteria, microzooplankton consuming microphytoplankton, and mesozooplankton, mainly composed by copepods, grazing on the largest categories of plankton (i.e. microphyto- and microzoo-plankton). Bacteria (i.e. picoheterotroph plankton) are responsible for the remineralization of the dissolved organic matter. The representation of the heterotrophic processes is based on the models developed by Anderson and Pondaven (2003) and Raick et al. (2005). All features, formulations and parameterization of biogeochemical processes integrated in the mechanistic Eco3M-S model were described in details by Auger et al. (2011), Kessouri (2015) and Ulses et al. (2016).

Table 2 : Parameters of the seven low trophic level compartments used to build the trophic links with OSMOSE.	. Other parameters
used to run ECO3M-S are documented in Auger et al. (2011), Ulses et al., (2016) and Kessouri et al., (2017).	

Main Plankton Functional Types (PFTs)	Main species / groups	Min size (µm)	Max size (µm)	Trophic level
Picophytoplankton	Synechococcus spp.	0.7	2	1
Nanophytoplankton	Dinoflagellates	2	20	1
Microphytoplankton	Diatoms	20	200	1
Nanozooplankton	Bacterivorous flagellates and small ciliates	5	20	2
Microzooplankton	Ciliates and large flagellates	20	200	2
Mesozooplankton	Copepods and amphipods	200	-	2
	Based on benthos groups			
Benthos ^a	included in the Ecopath model	2000	50000	2.4
	of Piroddi et al. (2017)			

^aBenthos is considered as a LTL group but is not an output of the Eco3M-S model. This group is included as a black-box in the HTL model OSMOSE.

2.2.2 The high trophic levels model OSMOSE

The OSMOSE model has been applied in different ecosystem types such as upwelling ecosystems (Southern Benguela and Humboldt), temperate ones (West Coast Canada, Jiaozhou Bay), Mediterranean ones (Gulf of Gabes, Gulf of Lions) or subtropical ones (West Florida shelf) in order to assess the impacts of both fishing and climate change scenarios on marine food web functioning and species resilience (Fu et al., 2013; Halouani et al., 2016b; Marzloff et al., 2009; Travers et al., 2009; Xing et al., 2017). OSMOSE is a size-based trophic model that focuses on high trophic levels, mainly fish species. This multispecies and individual-based model is spatially explicit and represents the whole life cycle of several interacting marine species. From eggs to adult fish, major processes of the life cycle, i.e. growth, predation, reproduction, natural and starvation mortalities as well as fishing mortality are modeled step by step. Under
computational time and memory constraints, rather than being truly individual-based, OSMOSE is based on "super-individuals", as proxies for fish schools, defined as group of individuals sharing the same age, length, diet and spatial position and interacting with other schools in a two-dimensional grid. Species interact through predation in a spatial and dynamic way (Shin and Cury, 2004). The model is forced by speciesspecific spatial distribution maps which can vary interannually, seasonally, or depending on ontogenetic stages. OSMOSE allows the emergence of complex trophic interactions from two basic assumptions on predation process: for a given individual (a school), prey consumption depends on the spatio-temporal cooccurrence of the predator and its prey (in the horizontal and vertical dimensions) and is conditioned by size compatibility between a predator and its prey. Thus, unlike other trophic models such as Ecopath with Ecosim (Christensen and Walters, 2004), species dynamics and trophic structures are not modelled from pre-established trophic interactions between species: each fish can potentially be a predator or a prey, regardless of its taxonomy, but depending on size compatibility between a predator and its prey (Shin et al., 2004; Shin and Cury, 2001). A maximum and a minimum predator/prey size ratio are thus defined to rule predator prey interactions (Travers et al., 2009). To integrate a vertical dimension in the food web, accessibility coefficients are defined in the form of a prey-predator accessibility matrix that reflects possible mismatches or overlap between species vertical distributions and/or potential refugia allowing a certain proportion of a fish school to remain inaccessible to predation. At each time step, a predation efficiency rate can be calculated for each fish school (i.e. the food biomass ingested within a time step over the maximum ingestion rate), from which growth, starvation and reproduction rates are determined. In OSMOSE, the functions defining growth and mortality are deterministic. The main source of stochasticity comes from the species movement within their habitat and the order at which schools interact (through predation). Model details and equations are provided in Appendix A and on https://documentation.osmosemodel.org/.

2.2.3 Parameterization of OSMOSE-MED

OSMOSE-MED covers the whole Mediterranean basin, from the Strait of Gibraltar to the Levant basin and from the Northern Adriatic Sea to the Southern Ionian Sea (Figure 21). It extends from approximately 26.9°N to 46.3°N in latitude and from approximately 5.6°W to 36.1°E in longitude. The Marmara Sea and the Black Sea are not included in the model. The OSMOSE-MED is built on a regular grid divided into cells of 20x20 km (for a total 6229 cells). Grid resolution was a compromise between the fine scale ecology of the modelled species and computation time limitations. The time step was set according

to the spatial resolution. Here we adopted a time resolution of 15 days within which species were assumed to have access to the first layer of surrounding cells when foraging for prey.

A 15-daily climatology was constructed from the 2006-2013 outputs of the biogeochemical model Eco3M-S and used to force the HTL model (offline coupling). The forcing model outputs were thus reflecting an average year in the period 2006-2013, characterized by a seasonal and a spatial variability of climate and plankton state variables. The coupling between NEMOMED 12/Eco3M-S and OSMOSE was realized through the predation process. At each time step and location, the biomass of the 6 plankton groups was used as potential prey fields forcing the HTL model. As within OSMOSE, predation upon plankton groups is an opportunistic size-based process (Travers-Trolet et al., 2014a) controlled by a minimum and a maximum predation size ratio parameter. Benthic organisms (mainly invertebrates, crustaceans, polychaetes) are part of the diets of several HTL species included in OSMOSE-MED but they were explicitly modelled neither in ECO3M-S nor in OSMOSE. We therefore created an additional "benthos" compartment for which no life cycle or dynamics were modelled, but a few parameters were provided (size range and trophic level in Table 2) as well as a biomass level (derived from Piroddi et al. 2017) that was considered uniform over the Mediterranean Sea.

Regarding HTL species, 101 fish, cephalopod and crustacean species were explicitly modelled in OSMOSE-MED: 86 fish species, 5 cephalopods and 10 crustaceans (Appendix B). The selection of the 86 fish species was strongly dependent on data availability for model parameterization (biological parameters and life history traits for example) and for confronting model's output to observations (species biomass data for example). Data search and mining for the parameterization of the modelled species life cycles represented a significant time investment. From the 635 fish species included in the FishMed database (Albouy et al., 2015a), we searched the scientific literature and found the life history parameters (i.e. growth, reproduction and mortality) required to parameterize the OSMOSE model for only 86 fish species. Cephalopod and crustacean species were selected for their high commercial value, high contribution to total biomass and data availability. They also play an important role in food web dynamics (Peristeraki et al., 2005; Roberts, 2003) and represent key components in several Ecopath models applied to ecosystems in the Mediterranean Sea (e.g., Bănaru et al., 2013; Corrales et al., 2017; Hattab et al., 2013; Piroddi et al., 2017). All these species represent on average around 95 % of declared fisheries catches in the 2006-2013 period (FAO, 2006-2017). The biological parameters linked to growth (i.e. Von Bertalanffy parameters, lengthweight relationship parameters), mortalities (e.g. maximum age, natural mortality not explicitly represented in OSMOSE, age/size at recruitment), reproduction (i.e. size at maturity, relative fecundity) and predation (minimum and maximum predation size ratios), along with their sources, are detailed in Appendix B and C.

As much as possible, data were specific to Mediterranean ecosystems and were derived from or used by stock assessment working groups in the Mediterranean Sea.

Within each time step (15 days), the following events occur successively in OSMOSE-MED (Figure 21). First, each school is uniformly distributed over space according to a unique distribution map specified for each species (see 2.4). In this application of OSMOSE, due to the lack of observations, we did not account for any seasonal or ontogenic variation in fish distributions. As the maps do not change from one-time step to the next, schools can move to an adjacent cell or remain in the same cell following a random walk process (Shin et al., 2004; Travers-Trolet et al., 2014a). Second, mortalities such as predation mortality, additional natural mortality and fishing mortality are applied to schools. The order at which schools interact as well as the order of mortality events is randomly drawn within each time step. Third, food intake, subsequent to predation events, modulates the growth in weight and size of species and their starvation level. Finally, reproduction occurs for fish having a length greater than the length at sexual maturity and allows the introduction of new schools of age 0 (eggs) in the system (Appendix A).



Figure 21 : Conceptual representation of the End-to-End model "OSMOSE-MED" applied to the whole Mediterranean Sea. The high trophic levels OSMOSE model is forced (1-way coupling) by the biogeochemical Eco3M-S model through the predation by high trophic levels (i.e. fish, cephalopods and crustaceans) on low trophic levels (i.e. phyto and zoo-plankton). Eco3M-S is forced by the NEMOMED 12 hydrodynamic model. Impacts of climate variability and fishing mortality can be taken into account explicitly.

2.2.4 Modelling high trophic level species distribution

A niche modelling approach based on environmental data has been used to generate species distribution maps in the Mediterranean Sea. These distribution maps are then used in input of OSMOSE. Occurrences of the species included in OSMOSE-MED were compiled and merged from multiple sources : the Ocean Biogeographic Information System (OBIS: www.iobis.org), the Global Biodiversity Information Facility (GBIF: www.gbif.org) the Food and Agriculture Organisation's Geonetwork portal (www.fao.org/geonetwork) and the atlas of Fishes of the Northern Atlantic and Mediterranean from the FishMed database (Albouy et al., 2015) (Appendix D). Values of environmental predictor variables at these locations were extracted from the World Ocean Atlas 2013 version 2 for climate data (https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/woa13data.html). To take into account the vertical distribution of species in the water column six environmental metrics were derived from monthly temperature and salinity climatologies: mean sea surface temperature and salinity (0-50 m depth), mean vertical temperature and salinity (0-200m depth) and mean sea bottom temperature and salinity (50m – maximum bathymetry depth). These metrics were used to model bioclimatic envelopes for each species. The use of environmental variables assumed that current species ranges are mainly driven by the abiotic environment, which is a reasonable hypothesis for marine species for which water temperature has been commonly considered as the main driver of fish geographic ranges (Ben Rais Lasram et al., 2010; Ben Rais Lasram and Mouillot, 2009; Cheung et al., 2009; Sabatés et al., 2006).

Present distributions were modelled using eight climate suitability models (generalized linear models, generalized additive models, classification tree analysis, boosted regression trees, random forests, multivariate adaptive regression splines, artificial neural networks and flexible discriminant analysis) embedded in the BIOMOD2 R package (Thuiller et al., 2009).

OBIS and GBIF databases provide only occurrence data at world scale (Hattab et al., 2014). To build reliable species distribution models, pseudo-absences (PAs) were generated in order to better characterize the environmental conditions experienced by species within their current ranges (Hattab et al., 2013b, 2014). PAs were selected randomly, outside the suitable area of the surface range envelope model. The number of simulated PAs was the double of occurrence data and they were equally weighted to the presence points during the fitting process.

In order to assess the accuracy of our final distributions, the True Skill Statistic (TSS, Allouche et al. (2006)) was used to measure the performance of each model. It represents a combined measure of the

sensitivity (i.e. the proportion of correctly predicted presences) and specificity (i.e. the proportion of correctly predicted absences).

For each species, the consensus distribution was obtained with an ensemble forecast approach. Results were weighted according to the True Skill Statistic criterion (Allouche et al., 2006), i.e. weights were calculated on the basis of models' accuracy in independent situations (Thuiller et al., 2009). To derive a consensus prediction, only the "best" model outputs (i.e. models with a TSS > 0.6) were kept (Appendix D). To transform the probabilistic consensus distribution into a presence/absence distribution, we preserved the occurrence probabilities for pixels above the sensitivity–specificity sum maximization threshold (i.e. the threshold that maximized the TSS criterion), and set to zero the occurrence probability for pixels under the threshold (Barbet-Massin et al., 2009). Spatial distribution maps are available in Appendix D.

2.2.5 Calibration of the end-to-end model OSMOSE-MED

An Evolutionary Algorithm (EA), inspired by the process of Darwinian evolution and developed for the calibration of complex stochastic models such as OSMOSE, has been used to calibrate the E2E model OSMOSE-MED (Duboz et al., 2010; Oliveros-Ramos and Shin, 2016). By estimating some unknown parameters (i.e. larval mortality rates of HTL species, availability coefficients of LTL species to all HTL species and fishing mortality for exploited species), the calibration process aims to constrain predicted biomasses and catches of HTL species by OSMOSE-MED within realistic ranges. The model was confronted to observed data using a maximum likelihood approach (Oliveros-Ramos et al. 2017). A log-normal distribution was assumed for the biomass and catch errors.

The aim of the EA is to optimize an objective function over a given search parameter space, a penalized negative log-likelihood function in our case (Oliveros-Ramos et al., 2017). A population of 'individuals', where each individual is a set of parameters (called the genotype) in the search space, is first created. Different unknown combinations of parameters are tested in order to minimize the objective function. Computation of the phenotype (i.e. outputs produced by a run of OSMOSE-MED with a given set of parameters) and of the fitness (i.e. goodness of fit from the minimization of the negative log-likelihood function) is done in a second step. At each generation (i.e. iteration of the optimization process), the algorithm calculates an "optimal parent", which results from the recombination of the parameter sets that provide the best solution for each objective (partial likelihoods for species biomass and catch) (Oliveros-Ramos and Shin, 2016). The optimal parent is then used to produce a new set of parameter combinations (by recombination/mutation) which constitutes the next generation. The EA is run until the convergence of

the objective function or is stopped after a given number of generations (Duboz et al., 2010; Oliveros-Ramos et al., 2017; Oliveros-Ramos and Shin, 2016).

A steady state calibration of the OSMOSE-MED model was performed using the mean of reported and reconstructed catches averaged over the period 2006-2013 (called hereafter "reference state period") as target data. For tuna and other large pelagic species (e.g., the sworfish *Xiphias gladius*), catch data were extracted from ICCAT statistics database. For all other exploited species, reported fisheries landings were provided by the FAO-GFCM database (http://www.fao.org/gfcm/data/capture-production-statistics) and reconstructed catches were obtained from the Sea Around Us project (Zeller and Pauly, 2015). Reconstructed catches from the Sea Around Us were used in order to reduce data gaps and take into account discards and illegal, unreported and unregulated fishing in the Mediterranean Sea, where actual catches are often underestimated (European Commission, 2003; Moutopoulos and Koutsikopoulos, 2014).

Cumulated biomass from stock assessments from different GSAs (Geographical Sub-Area) of the Mediterranean Sea were used when available and realistic (i.e. when cumulated available biomass by species was higher than the average of FAO-SAU catches), and averaged over the reference state period (e.g., for *Merluccius merluccius, Sardina pilchardus or Engraulis encrasicolus*) (Appendix C). Biomass estimates of *Thunnus thynnus* and *Thunnus alalunga* were based on experts' knowledge (Fromentin J.M. and Winker H., personal communications). For all other species for which biomass estimates were not available, we applied strong penalties to the objective function when output biomass from OSMOSE-Med did not stand within plausible ranges. Specifically, we considered FAO reported catches as a minimum threshold for species biomass and the maximum biomass threshold was derived from mean FAO-SAU catches and a fisheries exploitation rate of 15 % that is assumed to be a very low exploitation rate in the context of Mediterranean fisheries (Vasilakopoulos et al., 2014),

The model was run for 100 years for each set of parameters to make sure that OSMOSE-MED reached a steady state and only the last 30 years were analyzed by the EA. The calibration process allowed to estimate a set of parameters for each species represented in the OSMOSE-MED: coefficients of plankton accessibility of the 7 LTL groups considered in the model (7 parameters), larval mortality rates of the 100 HTL species (100 parameters) and fishing mortality rates for species for which catch data were available (87 parameters).

Following the methodology described in Oliveros-Ramos et al. (2017), a sequential multi-phase calibration was applied to estimate the 194 unknown parameters (Oliveros Ramos, 2014), with three successive calibration phases detailed in Table 3.

The optimization process involved the use of Calibrar and OSMOSE R packages (Oliveros-Ramos et al., 2017; Oliveros-Ramos and Shin, 2016) available from the CRAN website (https://cran.r-project.org/web/packages/calibrar). The calculation was performed using DATARMOR, the High Performance Computing (HPC) facilities of "Pôle de Calcul et de Données Marines" of IFREMER (https://wwz.ifremer.fr/pcdm/Equipement). 36 compute nodes representing 1008 cores (2.4Ghz) and around 4 To of RAM (Random Access Memory) were mobilized to perform the calibration, which involved several iterative trials during more than one year.

Table 3 : Order at which parameters were estimated in the multi-phase calibration of the OSMOSE-MED model, using the evolutionary optimization algorithm included in the Calibrar R package.

Phase	Parameters	Number of estimated parameters	Number of generations
1	Coefficients of plankton accessibility	7	100
2	Previous parameters + larval mortalities	107 (including previous 7)	200
3	Previous parameters + fishing mortalities	194 (including previous 107)	600

Due to the inherent stochasticity of OSMOSE, 10 replicated simulations (i.e. with identical set of parameters) were averaged to analyze the outputs of the last 10 years.

2.2.6 Evaluation of OSMOSE-MED outputs with independent data

In order to evaluate the capacity of OSMOSE-MED to predict the spatial distribution of the whole biomass in a realistic way, we confronted the model's output to observed data that were not used neither for the calibration of OSMOSE-MED, its parameterization, nor the climate niche modelling that led to species distribution maps. The ranking of Geographical Sub-Areas (GSAs), based on cumulated biomass estimates by species (in kg.km⁻²) from the MEDITS survey (International bottom trawl survey in the Mediterranean, Bertrand et al., 2002) in 2006-2013 was compared to the ranking predicted from OSMOSE-MED (see Appendix F for the correspondence between GSA number, their names and their sizes). To evaluate the consistency of the OSMOSE-MED model at the community level, the mean trophic level (mTL) of each species has been calculated and compared to three different sources: the FishMed database, a database which contains ecological and biological traits for 635 Mediterranean fish species (Albouy et al., 2015a), the Ecopath model built at the Mediterranean basin scale by Piroddi et al. (2017, 2015a) and a review of feeding habits and trophic levels of 148 Mediterranean fish species (Karachle and Stergiou, 2017; Stergiou and Karpouzi, 2002).

An important step in the validation of the model lied in the confrontation of simulated species diets to observations and to the current knowledge of the trophic functioning of the Mediterranean ecosystem. In OSMOSE, the diet composition of a species is not determined *a priori* in input of the model but it emerges from the assumption of an opportunistic predation process, based on predator-prey size constraints and spatio-temporal co-occurrence. To check whether this size-based predation rule led to realistic and consistent dietary features, we focused on the diet compositions of four of the most important species in terms of volume or value of catches in the Mediterranean Sea, namely the European anchovy, the European pilchard, the Red mullet and the European hake. We specifically compared the diets of the adults from OSMOSE-MED to the diets derived from the mass-balanced Ecopath model of the Mediterranean Sea (Piroddi et al., 2015a) as the functional groups in the latter model were mostly parameterized to represent the adults. The diet matrix used for parameterizing Ecopath was compiled from the available literature and mostly based on empirical data (Piroddi et al., 2015a, 2017) it was thus used as a convenient way to access observed diets and current knowledge on major trophic interactions, at least for the well-studied species.

2.3 Results and discussion

2.3.1 Calibration

OSMOSE-MED reached a steady state after around 50 years of simulation. The evolutionary algorithm converged and stabilized after 500 generations. Both negative log-likelihoods and global AIC improved during each phase but regarding the global evolution of the likelihoods larval mortalities seemed to be the parameters playing the most important role in the calibration process.

Accessibility coefficients of LTL groups to HTL organisms ranged between around 10⁻⁹ and 10⁻¹ (Appendix E). The smallest values were obtained for small size plankton groups (except for picophytoplankton), which could be expected in view of their high biomass and low predation rates by HTL organisms (Jackson and Lenz, 2016; Morote et al., 2010; Pepin and Penney, 2000). In contrast, higher coefficients were found for mesozooplankton and benthos groups, for which around 1 and 0.5 % were respectively available to predation by HTL. These coefficients were in the same order of magnitude than in other modelled ecosystems (e.g Grüss et al., 2015; Marzloff et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014).

Estimated larval mortality rates (M_0) ranged between 0.14 and 10.60 year⁻¹ for the caramote prawn (*Penaeus kerathurus*) and the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*), respectively (Appendix E). The larval mortality rate found for *P. kerathurus* is probably too low compared to the value (M_0 =1.58 year⁻¹)

estimated by Halouani et al. (2016c) with the OSMOSE-GoG model and the biomass estimated by our model stands outside a valid interval. The majority of larval mortalities were comprised between 1.49 and 5.29 $year^{-1}$ (mean = 3.69 ± 2.70 $year^{-1}$; Appendix E). A low larval mortality rate estimated by the evolutionary algorithm for a particular species does not necessarily mean that the total natural mortality is small but may also reflect that most of the sources of mortality (predation by the other modelled species for example) are simulated explicitly in the model (Travers-Trolet et al., 2014a).

Because fishing mortality rates (*F*) estimated by stock assessments were not available for all exploited species, we have chosen to estimate these parameters by confronting the model's output to observed and reconstructed catches during the third phase of the calibration process. Most of the fishing mortality rates were within the range of 0.23 to 0.8 *year*⁻¹ and global fishing mortality rate was on average 0.60 ± 0.48 *year*⁻¹ (Appendix E).

2.3.2 Confronting OSMOSE-MED to observations and current knowledge

• Species biomass

The estimated biomass, averaged over the last ten years of a simulation and over ten replicates, were globally in acceptable intervals (i.e. above FAO reported catch and below a theoretical maximum biomass if we consider an exploitation rate of 15 % for the averaged FAO-SAU catches) (Figure 22). For species for which biomass from stock assessments were available, as is the case for instance for the European pilchard (Sardina pilchardus), the European anchovy (Engraulis encrasicolus) or the European hake (Merluccius merluccius), the total biomass predicted by OSMOSE-MED were slightly higher or very close to previously estimated biomass (Figure 22). Given that stock assessments were mostly available for European waters, a higher estimated biomass for species like Sardina pilchardus, Parapenaeus longirostris or Mullus barbatus barbatus could actually reflect a biomass volume present in the southern part or in areas not assessed in the Mediterranean Sea. Overall, the European anchovy and the European pilchard (around 1.8 millions of tons of biomass) represented, in cumulated, around 50 % of the total biomass of the system (excluding plankton organisms and benthos). The prevalence, in terms of biomass, of pelagic fishes was also found in an Ecopath model of the Mediterranean Sea (Piroddi et al., 2015a). For species like Crangon crangon, Atherina boyeri and Etrumeus teres, due to their highly variable population dynamics (high fecundity, short lifespan, high biomass turnover rate), biomass have been particularly difficult to calibrate and were finally overestimated by OSMOSE-MED. Moreover, for non-native species (e.g. Etrumeus teres), more research is needed on their biology and ecology in their new expansion areas, in order to get robust life history traits estimates, and to improve model predictions (Dimarchopoulou et al., 2017; Katsanevakis et al., 2012, 2014b). The lack of stock assessments and the sometimes difficult access to the results of these assessments constitute some real barriers to the development, parameterization and calibration of ecosystem models in the region (Coll et al., 2013; Katsanevakis et al., 2015; Piroddi et al., 2015a). Around 25 % of landed biomass and less than 10 % of exploited stocks are currently assessed and on an irregular basis (Tsikliras et al., 2015). Moreover, the monitoring of fish stocks is hindered by the lack of biological or ecological observational data for far too many stocks, with approximately 80 % of landings coming from data-deficient stocks (Dimarchopoulou et al., 2017; Le Quesne et al., 2013).



Figure 22 : Average predicted biomass in log scale and associated standard deviation of exploited species (87 species out of the 100 modelled) (orange circles). Blue circles represent cumulated biomass from stock assessments (only cumulated biomass higher than FAO reported catch were represented). Minimum and maximum of grey segments are respectively the FAO reported catch and a theoretical maximum biomass considering an exploitation rate of 15 % and the average between FAO and Sea Around Us catch.

The model properly predicted the spatial distribution of the overall biomass, at least for the northern part of the Mediterranean Sea where MEDITS survey were conducted, as suggested by the significant Spearman's rank correlation coefficient value of 0.71 between MEDITS and OSMOSE-MED biomass ranking. Existing differences between the ranking of some GSAs can be explained in two ways. For instance, in Corsica Island, OSMOSE-MED predicted less relative biomass (rank 15 out of a total of 16 GSAs) than estimated by MEDITS survey (rank 8). This is partly due to the very narrow continental shelf around

Corsica Island and to the resolution of our model (20×20 km²) that could be too coarse to represent the dynamics in this area. Therefore, the climate niche models and resulting distribution maps in input of OSMOSE-MED were not resolving precisely enough the spatial distribution of the species closely associated to the Corsican continental shelf. The development of OSMOSE-MED at a finer resolution scale has been attempted in the early stages of the model configuration, but the computational cost has been judged too high for the calibration process (at least two to three times the necessary computation time for a 10×10km² resolution). On the contrary, for GSAs ranking higher in OSMOSE-MED than in MEDITS ranks (i.e. below the 1:1 line in Figure 23), the differences could be explained by the fact that MEDITS is a demersal trawl survey thereby having a low catchability for small pelagic fishes. Even though trawl survey data were useful for assessing the spatial and temporal trends of pelagic species in the Mediterranean Sea (Brind'Amour et al., 2016), some biases may exist such as the biomass of some small pelagic fishes being potentially largely underestimated by the survey.



Figure 23 : Comparison of predicted and observed ranks of total biomass by Geographical Sub-area (GSA). Observed total biomass are from the MEDITS survey (2006-2013). Circle size is proportional to the total predicted biomass by GSA. Solid line is 1:1 relationship.

• Species catches

Catches predicted by OSMOSE-MED were globally consistent with catch data in the Mediterranean Sea (Figure 24 and Figure 25). Our model predicted a total catch of around 802 470 t at the whole basin

scale that compares well with the 681 243 t recorded by the FAO and with the 952 930 t reconstructed by the Sea Around Us (817 087 t in average). The European pilchard and the European anchovy represented almost 30 % of the total catches in OSMOSE-MED and around 40 % in reported or reconstructed catches over the 2006-2013 period (FAO, 2016a; Pauly and Zeller, 2016). According to Stergiou et al. (2015), small pelagic species, mainly European anchovy and European pilchard, dominate the landings across the entire Mediterranean Sea, with 34 % of cumulated landings in the western Mediterranean, 41 % in the central part and 25 % in the eastern part. The Spearman's correlation coefficient between the rank of the average FAO-SAU catches by species and that estimated by OSMOSE-MED was 0.79 (Figure 25). The main differences between predicted and averaged reported-reconstructed catches came from the under- or over-estimation of species biomass by the model. For instance, the common prawn (*Palaemon serratus*) seemed to be underestimated in terms of predicted biomass and catch. For species for which biomass estimated by stock assessment were available, the OSMOSE-MED model predicted the catches relatively well. The estimated catches for the European anchovy was, for instance, around 118 480 t in OSMOSE-MED while reported and reconstructed catches by the FAO and the SAU over the 2006-2013 period were 103 650 t and 169 870 t, respectively.

In the present version of OSMOSE (Version 3 update 2), fishing effort is homogeneous in space. Catch outputs could be improved with a spatialization of the fishing effort which is implemented in the last version under development. However, in the Mediterranean Sea, data on fishing effort and distribution is either unavailable or difficult to access in some regions (Katsanevakis et al., 2015). One solution could be the use of the new "Global Fishing Watch" database which collects data from the automatic identification system (AIS) of fishing fleets all around the world (Kroodsma et al., 2018). An index of the fishing effort in the Mediterranean Sea could be calculated by evaluating the fishing time by vessel characteristics (Kroodsma et al., 2018). However, as most of the vessels composing the Mediterranean fleet are less than 10 m and AIS is only compulsory for large European vessels, estimations would remain underestimated (Ferrà et al., 2018). Fitting an ecosystem model based on catch data is a difficult task in the Mediterranean Sea due to the poor quality of fisheries statistics (Pauly et al., 2014; Piroddi et al., 2017). A significant quantity of catches is still not recorded or some stocks are data-deficient. The almost twice difference between reported and reconstructed catches highlighted by Pauly and Zeller (2016) illustrates this issue. As suggested by Piroddi et al. (2017), better catch data and improved availability for modelling studies could help to estimate more realistic fishing mortalities and trends in space and time. The new MedFish4Ever initiative, launched by the European Commission in 2017 to rebuild a sustainable fisheries sector, could play a key role in the improvement of such data, at least for the northern Mediterranean (https://ec.europa.eu/fisheries/inseparable/en/medfish4ever).



Figure 24 : OSMOSE-MED average predicted catches on log scale and associated standard deviation of all exploited species (orange circles). Blue dots represent the average FAO – SAU catch which served as target data during the calibration process. Minimum and maximum of grey segments are the FAO reported catch and the SAU reconstructed catch, respectively. Predictions and data for the 2006-2013 period.



Figure 25 : Comparison of predicted and observed (average FAO-SAU catches) ranks of catches by species. Circle size is proportional to the predicted catches. Predictions and data for the 2006-2013 period. Solid line is 1:1 relationship.

• Species trophic levels

In general, the trophic levels from OSMOSE-MED were consistent with the results obtained by other studies in the Mediterranean Sea (Figure 26). 69 % of the OSMOSE-MED mTLs were close to previously estimated mTLs by less than 0.3. Among the 81 species that had several mTL data sources, OSMOSE-MED mTLs stood within the range of previously estimated mTLs for 58 species (72 % of the species). Trophic levels from OSMOSE-MED were generally higher than those of the Ecopath model and generally lower than those of FishMed which were mainly taken from the Fishbase database (Albouy et al., 2015a). The significant Spearman's correlation coefficients between the trophic levels from OSMOSE-MED and the trophic levels coming from FishMed, Ecopath and the review of Karachle and Stergiou (2017) were 0.67, 0.51 and 0.68, respectively. In OSMOSE-MED, Swordfish *Xiphias gladius* had the highest trophic level (mTL = 4.64 ± 0.002) whereas European pilchard had the lowest (mTL = 3.11 ± 0.0003). Large pelagic fish species like Swordfish, Dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), Bluefin and Albacore tunas (*Thunnus thynnus and Thunnus alalunga*), Atlantic bonito (*Sarda sarda*), shark species like Common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos*), Common smooth-hound (*Mustelus mustelus*) and Small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) and demersal species such as European hake (*Merluccius merluccius*) were all identified as top-predators in the OSMOSE-MED model (i.e. mTL > 4.15). These results are consistent with other trophic models built in the Mediterranean

Sea which identified large pelagic fish species and sharks species (except from Common guitarfish) at the top of the food web (Albouy et al., 2010; Coll et al., 2007; Corrales et al., 2015; Halouani et al., 2016b; Hattab et al., 2013a).



Figure 26 : Mean predicted trophic levels of OSMOSE-MED species (orange circles) and trophic levels from the FishMed database of Albouy et al. (2015) (blue circles), the Mediterranean Ecopath model from Piroddi et al. (2017, 2015a) (green circles) and a review proposed by Karachle and Stergiou (2017) (purple circles).

• Species diets

OSMOSE-MED and the Mediterranean Ecopath model were more or less in agreement with regard to the prey composition of the diet of the four species under scrutiny (Figure 27). For European anchovy and the European pilchard, the simulated diets were similar and largely dominated in composition by the zooplankton, a pattern which is in agreement with other observations (Karachle and Stergiou, 2017; Stergiou and Karpouzi, 2002). In OSMOSE-MED, European pilchard consumed less phytoplankton (4.5 %, mainly diatoms) than in the Ecopath model (10 %) but the result remains qualitatively realistic (i.e. the main prey is zooplankton followed by phytoplankton). The dominance of zooplankton prey in the diet of pilchards could be explained in two different ways. Firstly, the availability coefficients of phytoplankton groups to HTL organisms were estimated to be very low by the model calibration (range between 10⁻¹ to 10⁻⁷), which does not allow European pilchard to feed more on these groups. Secondly, it has been shown that populations of European pilchard, living in lower productivity region, as is the case for the Mediterranean Sea, would preferentially capture larger individual prey via particulate feeding and would consume more zooplankton than populations of the Northwest Atlantic (Costalago et al., 2015). Regarding Red mullet (*Mullus barbatus barbatus*) the main difference between the two models lies in the higher proportion of zooplankton preyed in OSMOSE-MED. Some of the crustaceans eaten in the Ecopath model were either included in the benthos group in OSMOSE-MED or explicitly modelled at the species level as is the case for *P. longirostris* and *P. kerathurus* that appeared in the simulated diet of Red mullet. For European hake, most of the prey eaten in OSMOSE-MED were grouped in more aggregated trophic boxes in Ecopath. For instance, shrimps were grouped in the functional group "crustaceans" in Ecopath, Octopus were grouped in the "benthic cephalopods" compartment and some species like *Mullus surmuletus* or *Boops boops* were grouped in the "small demersals" functional group. However, the percent contribution of some prey like European pilchard or European anchovy differs between the two models. The European pilchard represented, for instance, 5.7 % of the diet of the European hake in OSMOSE-MED and 12.5 % in Ecopath. However, hake diet varies greatly as a function of prey availability and abundance, in Mediterranean Sea as well as in other areas of the Atlantic Ocean (Carrozzi et al., 2019; Cartes et al., 2009; Velasco and Olaso, 1998). Carrozzi et al. (2018) found, for instance, that in the central Mediterranean Sea, European pilchard and European anchovy represented 3.78 and 1.32 % of hake diet, respectively.



Figure 27 : Diets simulated by OSMOSE-MED and the Mediterranean Ecopath model for four species (two small pelagic fish species (European anchovy and European pilchard) and two dermersal fish species (Red mullet and European hake)). Functional groups of Ecopath model in which OSMOSE-MED species are grouped are indicate in brackets. In both cases diets are expressed as percentage of prey by mass.

2.3.3 Emerging spatial patterns

The total biomass (all HTL species confounded) was mainly distributed on the continental shelf and in areas where the primary and secondary productions were higher (Figure 28) in line with past studies (Durrieu de Madron et al., 2011, Bosc et al. 2004). The higher biomass found in highly productive areas (the Gulf of Lions, the Catalan Sea or the South Levantine Sea with the Rhône, the Ebro and the Nile rivers enhancing primary productivity through nutrient discharge, hence playing a major role for local food webs) suggested that primary production, by bottom-up control, was one of the main drivers of the biomass distribution of HTL organisms in the Mediterranean Sea. Numerous Ecopath models built at more local scales in the region confirm this assumption (Coll et al., 2006a, 2007; Coll and Libralato, 2012; Halouani et al., 2016b; Hattab et al., 2013a). The control of marine productivity, from plankton to fish, principally mediated through bottom-up processes that could be traced back to the characteristics of riverine discharges has also been demonstrated by Macias et al. (2014). These characteristics render the Mediterranean Sea vulnerable to sources of potential impacts on primary production such as climate change or marine pollution (Cheung et al., 2011; Jochum et al., 2012; Macias et al., 2015; Moullec et al., 2016b) and highlight the need of expliciting the forcing of physicochemical oceanographic drivers on the dynamics of high trophic level organisms in a single modelling framework, to deal with possible bottom-up control and improve our capacity to predict future ecosystem changes (Piroddi et al., 2017; Rose et al., 2010; Travers-Trolet et al., 2014a). On the other hand, since fishing effort was spatially uniform in our model, we could not assess precisely the direct role of fishing in the spatial distribution of the HTL biomass but rather the impacts on species biomass, species composition and interactions which were indirectly reflected by the biomass distribution over the Mediterranean Sea.

A low gradient of biomass is observed from Northwestern to Southeastern regions following already observed gradients of production and biodiversity (Coll et al., 2010; Mouillot et al., 2011). In OSMOSE-MED, the Western Mediterranean Sea accounted for 35 % of the total biomass, the Adriatic Sea 9 %, the Ionian and central Mediterranean Sea 31 % while the Aegean and Levantine Sea accounted for 26 % of the total biomass. The total biomass in the Adriatic Sea may be underestimated in view of the results found with a Mediterranean Ecopath model (Piroddi et al., 2015a). In this latter model, the Adriatic Sea was the area with the highest total biomass, followed by the Western Mediterranean Sea and the Ionian and Eastern Seas. This is partly due to the underestimation by the Eco3M-S biogeochemical model of the concentration in phytoplankton in this area (Kessouri, 2015). The Eastern basin appeared highly oligotrophic with low biomass

values from OSMOSE-MED, with the exception of the Gulf of Gabès and waters surrounding the Nile plume, two regions that have been both characterized by high productivity (Hattab et al., 2013a).



Figure 28 : Spatial distribution of the simulated total biomass (top) and catches (bottom) (all HTL species confounded) expressed in t.km⁻². Upper and right hand side plots respectively represent the meridionally and zonally averaged distribution of biomass and catches. (in color)

The spatial distribution of catches, resulting from uniformly distributed fishing effort, globally followed the spatial distribution of the biomass with relatively less catches in the high sea (Figure 28). As for biomass, a low gradient of catch is predicted from the North to the South and from the West to the East, following the Mediterranean productivity pattern (Bosc et al., 2004; Ignatiades et al., 2009). The Iberian shelf waters, the Balearic Sea, the Gulf of Lions, the North Tyrrhenian Sea, the Adriatic Sea, the south Sicily,

the Gulf of Gabès and the north Aegean Sea were all identified as hotspots of exploitation and concentrated most of the catches at the whole Mediterranean scale. Most of these areas were identified as highly impacted areas (Micheli et al., 2013a), in particular by demersal fishing activities and climate-induced changes, and coincide with the areas of conservation concern identified by Coll et al. (2012).

The analysis of the distribution of the mean size of the community revealed a clear gradient from the Northwestern to the Southeastern regions (Figure 29). Despite the fact that small pelagic fish species were mainly concentrated in the Northwestern region, the mean size weighted by abundance values was higher in the northern part of the basin. Some authors have argued that, the high salinity and temperature, the low productivity or a combination of all these factors were responsible for the "Levantine nanism" phenomenon that induces small body sizes for all species in general. In OSMOSE, the growth in size is linked to the predation success. If the predation success is lower than a critical predation efficiency corresponding to maintenance requirements, fish can starve and growth rate is reduced (Shin and Cury, 2001). Thus, the very oligotrophic conditions of the eastern Mediterranean Sea could lead to reduced growth rates and smaller sizes for some species in OSMOSE-MED. The analysis of the spatial distribution of the mean size also suggested that large individuals were found in the Western high sea where catches were lower (Figure 29). On the one hand, large fish species abundances (e.g. Thunnus thynnus or Xiphias gladius) were more important in the Western high sea locally, which explains the large mean body size. On the other hand, the small sizes found in certain areas (e.g., Balearic Island, Northern Adriatic Sea , Cyprus Island) could be the result of heavy fishing, as fishing preferentially harvest larger-bodied individuals (from a given species, or species with larger mean size) but also induce a selection of slow growing individuals (Jørgensen et al., 2007; Law, 2000; Shin et al., 2005).



Figure 29 : Spatial distribution of mean size (mean size weighted by species abundance) expressed in cm. Margins represent the meridionally and zonally averaged weighted size.

2.4 Conclusion and perspectives

2.4.1 The OSMOSE-MED challenge

In this paper, we described for the first time OSMOSE-MED, an integrated end-to-end model based on the coupling between a physical model (NEMOMED 12), a low trophic levels model (Eco3M-S) and a high trophic levels model (OSMOSE), representing the ecosystem dynamics and the trophic structure of the Mediterranean Sea in the 2006-2013 period. Numerous trophic modelling works have been realized in the Mediterranean Sea, most often at local scale (Bănaru et al., 2013; Coll et al., 2007; Corrales et al., 2017b, 2017a; Halouani et al., 2016b; Hattab et al., 2013a) and rarely at the basin scale (Albouy et al., 2014; Piroddi et al., 2015a, 2017). The present study is the first attempt of an end-to-end trophic approach at the scale of the Mediterranean Sea, with an explicit modelling of the multispecies, spatial, life traits based and whole life cycle of the dynamics of a hundred interacting species. This was a challenge in many respects. The OSMOSE model, originally developed by Shin and Cury (2004, 2001), has never been tested for such a great number of species in interactions and at such a wide spatial scale. As noted by Fu et al. (2017), no more than 10 to 15 key species were usually included in an OSMOSE model. A few reasons could explain the selection of a restricted number of species to be modelled: (i) the extensive information and data required on species life histories to properly parameterize a model, (ii) the computation time and memory capacity to fit the model to observations, (iii) the desire to focus on major species and interactions only to simplify

the complexity of the system. Here, we chose to move the modelling approach a step forward by being much more comprehensive in the explicit modelling of a large number of marine species in the Mediterranean Sea. Our ultimate goal was to build a tool representing the diversity of species and their interactions in a realistic way at the scale of the Mediterranean Sea, to be able to address the future impacts of climate change (e.g., species distribution shifts and plankton production changes) combined with other anthropogenic drivers on biodiversity such as fishing, its spatial dynamics across the whole Mediterranean basin and across Geographical Sub-Areas (GSAs), and the potential cascading effects on food webs and ecosystem services. We could clearly take advantage of existing historical collections of biological and ecological data that were assembled in various databases by the time of the project onset. In addition, the access to the recently upgraded High Performance Calculation (HPC) platform DATARMOR freed us from some technical barriers, and allowed us to envisage the calibration of a complex model such as OSMOSE-MED.

The first challenge, as for most end-to-end models, was to search and integrate a large amount of data and information from various sources, databases, scientific and "grey" literatures as well as outputs from other models (de Mora et al., 2016; Fulton, 2010). To our knowledge, OSMOSE-MED is the most complete model built at the whole Mediterranean Sea scale, in terms of species and process representativeness. It integrates the best ecological knowledge in the Mediterranean Sea despite some gaps can be pointed out, mostly concerning for the fish species in the southern part of the basin (Dimarchopoulou et al., 2017). There is, for instance, no biological information for as many as 43 % of the Mediterranean fish species (Dimarchopoulou et al., 2017). The lack of biological and ecological data for a large number of species as well as the quality of commercial fisheries data, especially in the southern and eastern parts of the Mediterranean Sea, are hindrances to reliable stock assessments, to the development of more integrated ecosystem models, and thus to the implementation of an effective ecosystem-based management to achieve good environmental status in the Mediterranean Sea (Coll et al., 2013; Piroddi et al., 2015a, 2017). A crucial challenge is to increase the number of assessed stocks in order to ensure their sustainable exploitation in a first step, to allow the parameterization and calibration of more integrated ecosystem models that would support the development of ecosystem-based fisheries management at the Mediterranean basin scale in a second (Cardinale and Scarcella, 2017; Coll et al., 2013; Colloca et al., 2013). Moreover, the region is generally suffering from the problem of data ownership, reliability, and accessibility (Katsanevakis et al., 2015).

The second challenge was to maintain in co-existence all HTL species and provide a realistic representation of the biodiversity. It was probably the most critical and time consuming step, given the

stochasticity and the complexity of the model. The number of trophic links, the connectance, and the importance of feedback controls can be large in an OSMOSE model and can render the calibration procedure complicated and fastidious (Halouani et al., 2016b; Marzloff et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014a). We exploited the capacities of the evolutionary optimization algorithm in order to find a set of estimated parameters within a 195-dimensional search space (Oliveros-Ramos et al., 2017; Oliveros-Ramos and Shin, 2016) that reproduced state variables and indicators close to observations. The calibrar R package was used for the first time for such a complex model configuration (large number of parameters, stochastic model with many nonlinearities) and proved its capacity to solve complicated minimization problems (Oliveros-Ramos and Shin, 2016). For computational time reasons, and the need for continuous iterative trials and feedbacks between model's parameterization and observations, the calibration of OSMOSE-MED has taken more than one year and required the use of high performance computing facilities. The development of OSMOSE-MED represents a significant advance for OSMOSE and calibrar user's communities, but also more broadly in the field of ecosystem modelling, as a proof of concept that complex representation of species dynamics and their interactions can be achieved and can produce realistic spatial, multispecies, and whole life cycle dynamics under the influence of climate and anthropogenic drivers.

2.4.2 Limitations of the model

Ecosystem models, despite their increasing complexity, granularity and representativeness are always idealised or simplified conceptual representations of very complex systems (Gunawardena, 2014). As all models involve some simplifications, certain limitations exist and can be discussed:

- Benthos compartment: an important bentho-pelagic coupling exists in the Mediterranean Sea and has been highlighted in several Ecopath models in the region (Bănaru et al., 2013; Coll et al., 2007; Corrales et al., 2015; Hattab et al., 2013a). Moreover, many species included in OSMOSE-MED have omnivorous and carnivorous diets partly based on benthic organisms such as polychaetes, amphipods or crustaceans. This is why a benthos "black box" has been added in OSMOSE-MED, with a constant biomass and a uniform spatial distribution. Given the importance of this trophic compartment in the Mediterranean Sea, this compartment would deserve an improved representation, for example by considering multiple functional groups having common biological and ecological characteristics (e.g. meiofauna, bivalves, echinoderms) (Grüss et al., 2016). As these new developments are clearly impeded by the lack of data for both parameterization and calibration of the model, an intermediate complexity approach could be adopted by modelling these more refined benthic compartments as "background taxa" for which only predation, mean

growth rate and spatial distribution are modelled. This new category of species of intermediate complexity, allowing to cope with limited datasets and to include more species of interest while keeping the model reasonably complex, was recently coded in OSMOSE (Fu et al., 2017).

- Ontogenic changes in habitats: Numerous species included in OSMOSE-MED exhibit clear ontogenic shifts in habitats in the Mediterranean Sea (Cartes et al., 2009; Druon et al., 2015, 2016; Giannoulaki et al., 2013b, 2013a; Macpherson, 1998). These ontogenic range shifts can play a critical role in population dynamics and ecosystem functioning (MacCall, 1990; Macpherson and Duarte, 1991; Methratta and Link, 2007). For instance, Caddy (1990) hypothesized that the sustainability of the majority of Mediterranean fisheries depended on spawners refuging on continental slopes. For most of the major commercial species (including hake, monkfish and shrimps) the continental slope and canyons are used as spawning areas that are less accessible to fishing fleets, while the continental shelf and the strip coast that are more intensively fished, are preferred zones for nurseries (Würtz, 2012). Therefore, including different spatial distribution maps (i.e. spawning and nursery grounds) for some key species like small pelagic fish (e.g. European anchovy, European pilchard or European mackerel) and demersal fish (e.g. European hake, Red mullet) could potentially improve the spatial representation of food webs and population dynamics, and their vulnerability to fishing. Habitat suitability models by stage or size class, that relate abundance information from surveys with environmental variables could be used in this purpose (Druon et al., 2015; Giannoulaki et al., 2013a).

- Spatialized fishing effort/mortality: As discussed above, OSMOSE-MED considered a uniform spatial distribution of fishing effort. Fishing effort being mainly distributed along the coasts and on the continental shelf, this assumption is not realistic (Kroodsma et al., 2018; Leleu et al., 2014; Maynou et al., 2011; Ramírez et al., 2018), though the lower biomass in the open sea enables to counterbalance this potential source of bias (Figure 28). Moreover, most fisheries targeting large pelagic fish such as tunas or swordfish operate in the open sea, due to the target species distribution pattern (Druon et al., 2016). Fishing effort metadata, reported at the species and Geographical-Sub area scales, from the Data Collection Reference Framework (GFCM, 2018) could be available in order to improve the differential pressures exerted by fishing across the Mediterranean sea. Another option to spatialize fishing effort/mortality would be to model as many exploited populations in a species as the number of evaluated stocks. This supposes to know the true number of stocks in the Mediterranean Sea and the possible connectivities between them (Fiorentino et al., 2014; Ragonese et al., 2016).

- Uncertainty: Marine ecosystems are structurally complex, spatially and temporally variable, difficult and costly to observe, all of which can potentially lead to considerable uncertainty in model predictions(Cheung et al., 2016; Hill et al., 2007; Payne et al., 2016). There are many sources of uncertainty in ecosystem models, from the structural (model) uncertainty and the initialization and internal variability uncertainty to the parametric uncertainty (Payne et al., 2016). Assessing these different types of uncertainty would allow to build confidence intervals around our predictions with the OSMOSE-MED model and would clearly increase the relevance of using it in projections and in support of decision-making in the Mediterranean Sea (Gal et al., 2014; Hill et al., 2007; Hyder et al., 2015; Payne et al., 2016).

In the present study, the uncertainty due to the sources of input data (i.e. parametric uncertainty) could be tested as a first step. Most of the data used for parameterizing OSMOSE-MED come from the modelled area but some parameters for data-poor species (e.g., relative fecundity, growth parameters) were obtained from ecosystems outside the Mediterranean region and can differ considerably according to the ecosystem (Halouani et al., 2016b). Sensitivity analysis on such parameters could be tested following the methodology employed in Lehuta et al. (2010) or Ortega-Cisneros et al. (2017).

2.4.3 Potential uses of OSMOSE-MED

The OSMOSE-MED model is an integrated ecosystem model addressing the combined effects of fishing and climate change on marine biodiversity at the whole Mediterranean basin scale to provide scientific support to strategize fisheries management.

The model can for example provide insights on the impacts of climate change on operational fisheries reference levels, such as Maximum Sustainable Yield (MSY) and multi-species MSY at the Mediterranean Sea scale (Lehuta et al., 2016). It has also the capacity to guide the prioritization of multiple spatial conservation plans such as the implementation of coherent Marine protected Areas (MPAs) networks by European states (Lehuta et al., 2016; Liquete et al., 2016; Micheli et al., 2013b) as required by the Marine Strategy Framework Directive (MSFD) (European Commission, 2008). Moreover, numerous biodiversity and food webs MSFD indicators can be directly derived from outputs of OSMOSE-MED, making this model a relevant tool to help the planning and integration of policies like the MSFD that seeks to achieve, for all European seas, "Good Environmental Status", by 2020 (Cardoso et al., 2010; Piroddi et al., 2015b). Model outputs can be used to provide an evidence base to inform decision-making, especially in the frame of the EU's Blue growth strategy that supports sustainable growth in the marine and maritime sectors as a whole (European Commission, 2017), and the General Fisheries Commission for the

Mediterranean (GFCM) mid-term strategy (2017-2020) that has been developed to support the achievement of the United Nations targets (e.g., the Sustainable Development Goal 14) (GFCM, 2017a)

OSMOSE-MED model can also be viewed as a tool to communicate effectively with managers and other non-scientist end users of Mediterranean ecosystems and help incorporating scientific evidence into environmental decision-making (Cartwright et al., 2016; Jönsson et al., 2015; Rose et al., 2010).

Chapitre 3 An End-to-End model reveals losers and winners in a warming Mediterranean Sea

"Le changement, c'est maintenant" (F. Hollande, slogan de campagne présidentielle 2012)

Dans ce chapitre^{*}, la chaîne de modélisation OSMOSE-MED est sollicitée pour projeter les effets du changement climatique (scénario business-as-usual, RCP8.5) sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes d'une part, sur la disponibilité des ressources halieutiques d'autre part. En dépit d'un effort de modélisation important visant à anticiper les effets induits par le changement climatique sur la biodiversité marine méditerranéenne et sur les réseaux trophiques, aucune étude antérieure n'a projeté les conséquences des changements induits par l'évolution du climat sur les écosystèmes de manière intégrée et cohérente, i.e. en considérant des changements de dynamique océanique, des productivités primaire (phytoplancton) et secondaire (zooplancton), de répartition spatiale des espèces et de leurs interactions trophodynamiques, à l'échelle du bassin méditerranéen. Dans le cadre du scénario d'émissions de gaz à effet de serre RCP8.5, nous avons montré que les changements induits pourraient avoir des conséquences majeures sur la biodiversité marine d'ici la fin du 21^{ème} siècle. La biomasse totale des espèces de hauts niveaux trophiques (poissons et macro-invertébrés) pourrait augmenter de 5 % et 22 %, tandis que les captures totales pourraient augmenter de 0.3 % et 7 % d'ici le milieu (2021-2050) et la fin du siècle (2071-2100), respectivement. Ces tendances globales masquent néanmoins des contrastes spatiaux et inter-

^{*} Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique publié dans la revue *Frontiers in Marine Science* dans le cadre d'une édition spéciale *Future Oceans Under Multiple Stressors : from Global to Anthropogenic Impact* (02/05/2019). Moullec F., Barrier N., Drira S., Guilhaumon F., Marsaleix P., Somot S., Ulses C., Velez L. & Shin Y.J. (2019) An End-toend model reveals losers and winners in a warming Mediterranean Sea.

espèces marqués. La majeure partie des augmentations de biomasse et de captures se situe dans le bassin oriental, tandis que les captures devraient diminuer jusqu'à 23 % dans le bassin occidental. Les espèces gagnantes appartiendraient au groupe des petits pélagiques, seraient thermophiles et/ou exotiques, de plus petites tailles et de plus bas niveau trophique. A l'inverse, les espèces perdantes appartiendraient davantage au groupe des grands pélagiques et démersaux, parfois d'intérêt commercial important, qui devraient pâtir d'un décalage spatial avec des proies potentielles suite à une contraction, ou à un déplacement, de leur aire de distribution géographique.

3.1 Introduction

Climate change and ocean acidification are altering oceans at rates that have been unprecedented over the last millennia (Howes et al., 2015; IPCC, 2014; Weatherdon et al., 2016). Such changes in ocean conditions have numerous impacts scaling from individuals up to ecosystems, jeopardizing ecosystem goods and services as well as human societies (Ainsworth et al., 2011; Brown et al., 2010; Cheung et al., 2013a; Pecl et al., 2017). Following environmental changes, the physiology of marine organisms, population dynamics, ecological interactions and entire marine food webs are or will be, directly or indirectly, impacted (Albouy et al., 2014; Cheung et al., 2013a; Henson et al., 2017; Miller et al., 2018; Parmesan and Yohe, 2003; Poloczanska et al., 2016; Selden et al., 2018). Climate change will affect all ocean organisms and primary productivity, change the composition of marine communities, and alter ecosystem functions such as the production of marine living resources (Blanchard et al., 2012; Brown et al., 2010; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Holt et al., 2016).

With growing human populations, rising incomes and changing dietary preferences, the global demand for fish is expected to increase in the future while climate-induced changes are expected to change future fisheries production patterns dramatically, either by shifting spatial patterns of production as species tend to track their suitable environmental niche or as a result of changes in net primary production (Barange et al., 2014; Brander, 2007; Cheung, 2018; Cheung et al., 2010; FAO, 2018d; IPCC, 2014; Merino et al., 2012; Perry et al., 2005). For example, the spatial distribution of fish has been shown to shift towards higher latitude regions or into deeper waters, with rates of range shift of ca. 30-130 km decade⁻¹ towards the poles and 3.5 m decade⁻¹ to deeper waters (Cheung, 2018; Cheung et al., 2010). Regarding global primary production, 10 earth system models projected a mean global decrease of 8.6% (± 7.9%) under the highest emission scenario RCP8.5 (Representative Concentration Pathway) and a decrease of 2% (± 4.1%) under the high mitigation scenario RCP2.6 by 2090, with large regional differences (Bopp et al., 2013). These changes

are likely to trigger a global redistribution of the maximum catch potential (MCP) of fishing areas, with MCP and global revenue projected to decrease by 7.7% and 10.4%, respectively, by 2050 relative to 2000 when considering RCP8.5 (Lam et al., 2016). Using a dynamic size-based food web model forced by a physicalbiogeochemical model, Blanchard et al. (2012) predicted a decline of 30-60% in potential fish production in some tropical and upwelling areas and an increase in the production of pelagic predators by 28-89% in some high latitude shelf seas by 2050 under the SRES A1B scenario (Special Report on Emissions Scenarios). According to Carozza et al. (2018), climate change could decrease the global fish biomass by as much as 30% by 2100 (RCP8.5), because of changes in primary production and a temperature-driven increase of natural mortality. From an ensemble of ecosystem models included in the Fisheries and Marine Ecosystem Model Inter-comparison Project (Fish-MIP), a 15-30% decline of the total marine animal biomass in the North and South Atlantic, Pacific and Indian Ocean is projected by 2100, whereas polar ocean basins would experience a 20-80% increase under a high emission scenario (RCP8.5) (Bryndum-Buchholz et al., 2019). It turns out that climate change can significantly alter the availability and composition of commercial fisheries catches, thereby having socioeconomic implications for fisheries, markets, and consumers worldwide (Weatherdon et al., 2016).

The Mediterranean Sea, bordered by Africa, Europe and Asia (Figure 30), is one of the most responsive regions to climate change (Giorgi, 2006; Marbà et al., 2015), with various sources of disturbance interacting synergistically (Coll et al., 2012; Micheli et al., 2013a; Ramírez et al., 2018). Several studies conducted in the region have already explored the impacts of climate change on marine populations, species assemblages and ecosystem structures (Albouy et al., 2012, 2013, 2014; Ben Rais Lasram et al., 2010; Ben Rais Lasram and Mouillot, 2009; Coll et al., 2012; Halpern et al., 2015; Hattab et al., 2016; Lejeusne et al., 2010; Marbà et al., 2015; Tsikliras and Stergiou, 2014). Under a high emission scenario (SRES A2 scenario), Albouy et al. (2013) showed that by the end of the century, 54 out of 288 coastal fish species are expected to lose their climatically suitable habitat, species richness would decrease across 70.4% of the continental shelf area and mean fish body size would increase over 74.8% of the continental shelf area. Under the same climate change scenario, Ben Rais Lasram et al. (2010) suggested that the coldest areas of the Mediterranean Sea (i.e. the Adriatic Sea and the Gulf of Lions) would first act as refuges for cold-water species then would become a "cul-de-sac", driving those species towards extinction by the end of the century.



Figure 30 : Main biogeographic regions, basins and maximum average depth (m) in the Mediterranean Sea.

Most of the future projections conducted so far at the Mediterranean basin scale have been based on climate niche models, and none have projected future changes in trophic and ecosystem functioning as well as in biomass evolution or fisheries catch at the whole basin scale under climate change. Several local scale scenarios of climate change impacts involved the Ecopath with Ecosim modelling approach (Coll and Libralato, 2012; Corrales et al., 2018; Libralato et al., 2015), focused on trophic fluxes within food webs, with most of the dynamics being non spatially explicit (Brander, 2010; Perry et al., 2010; Urban et al., 2016). A few global scale models provided some quantification of the climate-induced changes to be expected for the Mediterranean Sea, but these were typically developed using physical and biogeochemical models at a spatial resolution probably too low to properly reflect the very complex Mediterranean dynamics (e.g. Cheung et al., 2010, 2016, 2018). Yet, all these studies overlooked the consequences of climate change on Mediterranean marine ecosystems in an integrated way: considering changes in ocean dynamics, in plankton production, shifts in species distributions, their life cycles and their trophodynamic interactions. Consideration of these processes is critical to fully address the future of marine biodiversity, and to explore robust mitigation and adaptation strategies in response to global changes. Representing the strength of food web connections and developing holistic approaches are fundamental to project the response of ecosystems under bottom-up and top-down forcing, such as climate-driven changes or over-exploitation of living marine resources (Cheung, 2018; Grimm et al., 2017; Nicholson et al., 2019; Peck et al., 2018; Perry et al., 2010; Seidl, 2017; Selden et al., 2018). Such scientific progress is needed to support an ecosystembased approach to marine resources management (EAM) (Coll et al., 2013; Coll and Libralato, 2012; Garcia

et al., 2003; Pikitch et al., 2004) and to advance the sustainable use and conservation of the oceans (UN Sustainable Development goal 14; Pecl et al., 2017).

In this context, we used an integrated modelling chain including a high-resolution regional climate model, a regional biogeochemistry model and a community model (Moullec et al., 2019) to project the potential effects of climate change on biomass and catches for a wide array of species in the Mediterranean Sea, by the middle and end of the 21st century under the high-emission RCP8.5 socio-economic scenario and "business as usual" fisheries management. With this modelling chain, primary and secondary production changes and spatial distribution shift of species induced by climate change were considered. We aimed to explore how climate-induced changes could affect the Mediterranean marine biodiversity, as well as the ecosystem structure and functioning, by using a set of ecological indicators relevant at different scales, from individuals to communities and from ecoregions to the whole Mediterranean Sea.

3.2 Materials and Methods

3.2.1 General structure of the end-to-end modelling chain

In this study, we used a consistent end-to-end modelling chain from global climate to regional marine ecosystem under the RCP8.5 scenario. The RCP8.5 scenario from the IPCC AR5 is characterized by increasing greenhouse gas emissions (GHG) over time, leading to high GHG concentration levels in 2100 (Riahi et al., 2011). It assumes a high population growth rate and relatively slow income growth with modest rates of technological change and energy intensity improvements (Riahi et al., 2011). In terms of expected global temperature increase by the end of the century, the RCP8.5 scenario can be considered close to the IPCC SRES A1F1 and A2 scenario (Rogelj et al., 2012). It was chosen here as the range of projected temperatures were the most frequently explored in the region (Albouy et al., 2014; Benedetti et al., 2019; Corrales et al., 2018; Hattab et al., 2016), hence facilitating comparisons with previous findings.

Our modelling chain includes:

(1) a general circulation model (GCM), CNRM-CM5 (Voldoire et al., 2013), that simulates the past and future evolution of the various components (atmosphere, ocean, land surface, river, cryosphere) of the global climate system. (2) a regional climate model, CNRM-RCSM4 (Sevault et al., 2014), that simulates at high spatial resolution various components (atmosphere, ocean, land surface, river) of the Mediterranean regional climate system.

(3) a regional biogeochemistry model, Eco3M-S (Auger et al., 2011) that simulates at high-resolution the biogeochemistry cycles and the lower trophic level species (i.e. plankton) of the Mediterranean Sea.

(4) a multispecies dynamic model (OSMOSE; www.osmose-model.org, Moullec et al., 2019), that represents at high-resolution the spatial dynamics of interacting high trophic level species in the Mediterranean Sea.

In this chain, CNRM-RCSM4 is driven one-way by atmosphere and ocean lateral boundary conditions extracted from CNRM-CM5 (see Supplementary Material 1 for details). Eco3M-S is itself driven one-way by the atmosphere and ocean outputs of CNRM-RCSM4. Finally, OSMOSE is driven one-way by the biogeochemistry outputs of Eco3M-S. This end-to-end model is fully described in Moullec et al. (2019), only a brief presentation of the structure and parameterization is given in the present study. Details on the OSMOSE model can be found at https://documentation.osmose-model.org/index.html.

Despite the complexity of the modelling chain, we consider that it represents the best solution to date to combine in a consistent way and at high-resolution all the drivers required to assess the future evolution of the Mediterranean upper trophic species. We acknowledge however that we are exploring here only one possible modelling chain among a large ensemble of possibility and in particular, we do not explore the uncertainty related to the choice of each modelling block.

3.2.2 The regional biogeochemistry model Eco3M-S

Eco3M-S is a biogeochemical model which simulates the lower trophic part of the food web. It represents several elements' cycles such as carbon, nitrogen, phosphorus and silica in order to reproduce the different limitations and co-limitations observed in the Mediterranean Sea and the dynamics of different plankton groups (Auger et al., 2011). Seven planktonic functional types (PFTs), characterized by a specific size range and representing the main PFTs of the Mediterranean Sea were modelled: Pico- (0.7-2 μ m, mainly Synechococcus spp.), nano- (2-20 μ m, mainly dinoflagellates) and micro-phytoplankton (20-200 μ m, mainly diatoms); nano- (5-20 μ m, mainly bacterivorous flagellates and small ciliates), micro- (20-200 μ m, mainly ciliates and large flagellates) and meso- zooplankton (>200 μ m, mainly copepods and amphipods) and heterotrophic bacteria (not considered in the present study). All features, formulations and parameterization of biogeochemical processes integrated in the mechanistic Eco3M-S model were described in details by Auger et al. (2011) and Ulses et al. (2016).

The coupling between Eco3M-S and OSMOSE was realized through (i) the spatial distribution of high trophic level species (HTL) in OSMOSE and (ii) the predation process with the planktonic organisms from Eco3M-S serving as potential prey fields for the HTL species in OSMOSE. As within OSMOSE, predation upon planktonic groups is an opportunistic size-based process (Travers-Trolet et al., 2014a) controlled by a minimum and a maximum predation size ratio parameter.

3.2.3 The high trophic level model OSMOSE

OSMOSE is a multispecies and individual-based model, spatially explicit and representing the whole life cycle of several interacting marine species from eggs to adult stages. Major processes of the life cycle, i.e. growth, predation, reproduction, natural and starvation mortalities as well as fishing mortality, are modeled with a time step of two-weeks in this study. Species interact through predation in a spatial and dynamic way (Shin and Cury, 2001, 2004). The predation process occurs when there are both spatio-temporal co-occurrence and size compatibility between a predator and its prey. The model is forced by species-specific spatial distribution maps (one unique map per species in this study) (see section 2.4.1). A maximum and a minimum predator/prey size ratio are defined to constrain predator prey interactions. The food web structure thus emerges from these local individual interactions (Travers et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014b).

OSMOSE covers the whole Mediterranean basin with a regular grid of 20 × 20 km² counting 6229 cells. It represents the Mediterranean food web from plankton production to main apex predators on the 2006-2013 period (Moullec et al., 2019). Ninety-seven high trophic level species (82 fish species, 5 cephalopod species and 10 crustacean species, mainly shrimps) were modelled, accounting for around 95% of total declared catches in the region during the 2006-2013 period. Modelled species were selected according to their ecological and economic importance and data availability (Moullec et al., 2019). For this study, three amphihaline fish species (i.e. *Alosa alosa, Alosa fallax* and *Anguilla anguilla*) were removed from the previous version of the model because their complex life cycle characterized by movements between fresh-water and salt-water has not been modelled as being influenced by climate change. A benthos compartment was added and modeled with just a few parameters (i.e. size range, trophic level and biomass) to take into account the diet specificity of some HTL species that partly feed on benthic invertebrates (e.g. crustaceans, polychaetes) (Moullec et al., 2019). The biological parameters linked to

somatic growth (Von Bertalanffy parameters, length-weight relationship parameters), mortalities (longevity, additional natural mortality that is not explicitly represented in OSMOSE, age/size at fisheries recruitment), reproduction (size at maturity, relative fecundity) and predation (minimum and maximum predation size ratios, maximum ingestion rate), along with their sources, are detailed in the Supplementary Material (Supplementary Tables S1 and S2).

3.2.4 Implementation of the future scenario

• Current and future species geographic distributions

A niche modelling approach based on environmental data was used to generate species presence/absence maps in the Mediterranean Sea and drive species spatial distributions in OSMOSE (Moullec et al., 2019). Environmental predictor variables, i.e. temperature, salinity, were extracted from the World Ocean Atlas 2013 version 2 (https://www.nodc.noaa.gov/OC5/woa13/woa13data.html) which provides observed climate data over the 1975-2012 period. To take into account the vertical distribution of species in the water column, six environmental metrics were derived from monthly temperature and salinity climatologies: mean sea surface temperature and salinity (0-50 m depth), mean vertical temperature and salinity (0-200m depth) and mean sea bottom temperature and salinity (50m – maximum bathymetry depth).

Current geographic distributions were modeled using an ensemble forecasting approach involving eight climate suitability models embedded in the freeware BIOMOD2 R package (R Core team, 2015; Thuiller et al., 2009) (see Moullec et al., 2019 for details on models parameterization and assumptions). The niche models developed and calibrated under present conditions were then used to project the environmental niche of species to the 2021-2050 and 2071-2100 periods using future environmental predictors. A threshold approach maximizing the fit with current species distribution was used to predict the geographical range of the species under both current and future environmental conditions.

Sea temperature and salinity values at different depth strata were obtained for the historical period (1970-2005), the middle (2021-2050) and the end of the 21st century (2071-2100) from CNRM-RCSM4. For projecting the future species geographical distribution, a deltas method was used: anomalies between the historical simulated period (1970-2005) and the future projected periods were calculated and applied to current climate temperature and salinity climatologies to create future environmental conditions.

Future plankton productions

The same deltas approach was followed for the biogeochemistry forcing extracted from Eco3M-S: anomalies between the historical and future time periods (2021-2050 and 2071-2100) were calculated and applied to current plankton biomasses.

Transient biogeochemical simulations were performed over historical (1950-2005) and future (2006-2100, RCP8.5 scenario) periods using the Eco3M-S model, forced by the physical model CNRM-RCSM4. The historical simulation was initialized using the MEDAR-MEDAtlas database (Manca et al., 2004) as in Kessouri (2015). The final state of this simulation was then used to initialize the scenario simulation. Terrestrial, atmospheric inputs and nutrient concentrations in the Atlantic have been kept constant from 1950 to 2100. An average of nutrient loads over the period 1960-2000, based on regional estimates by Ludwig et al. (2010), was imposed at the mouths of the 173 rivers considered. The atmospheric deposition of dissolved inorganic nitrogen has been determined on the basis of studies by Powley et al. (2017), Ribera d'Alcalà (2003) and Richon et al. (2018); and the phosphate deposition has been derived from a climatology of Saharan dust deposits simulated by the regional model ALADIN-Climat (Nabat et al., 2015; Richon et al., 2018). Nutrient profiles applied in the Atlantic buffer zone were prescribed using monthly profiles from the World Ocean Atlas 2009 climatology (Garcia et al., 2006).

Assessing climate change effects on Mediterranean marine biodiversity with OSMOSE

We used OSMOSE to project potential changes in biomass and catch of high trophic level species (fish, cephalopods and crustaceans) by the middle (2021-2050) and end of the 21st century (2071-2100) under the high emission RCP8.5 scenario and current fisheries exploitation level (fishing mortality and size of recruitment were held constant). For each future time period (each spanning 30 years), climate and biogeochemical forcing variables were used as climatologies. All the parameters relating to growth, reproduction, predation or mortality of the modelled species were kept similar between scenarios (except predation mortality which varies dynamically and is an outcome of the model). Given the inherent stochasticity of OSMOSE, ten replicated simulations by time period were run and averaged. For each of the three time slices (current, 2021-2050 and 2071-2100), simulations were run for 110 years to ensure sufficient spin-up time and only the last 10 years were averaged to analyze the outputs.

To assess climate change impacts on Mediterranean marine biodiversity, a range of output indicators, including total biomass and catch, were analyzed and compared between the current (2006-2013) and future time periods, 2021-2050 and 2071-2100. Trophic indicators were used to assess potential

changes in food web structure and functioning: the Mean Trophic Level of the community (MTLc) (Pauly et al., 1998), the High Trophic Indicator (HTI), which represents the proportion of biomass of predators with a trophic level higher or equal to 4 (Bourdaud et al., 2016). The percentage of biomass within different body size-classes (<10 cm; [10-20[cm; [20-30[cm; [30-40[cm and >40 cm) was also used to assess climate change impacts on ecosystem structure. Note that the proportion of total biomass that exceeds a threshold length of 40 cm is equivalent to the Large Fish Indicator (LFI) that is a key indicator monitored in European waters to assess ecosystem impacts of fishing (Modica et al., 2014). All analyses were performed using R version 3.5.1 (R Core Team, 2018).

3.3 Results

3.3.1 Current and future environmental conditions

During the historical period (1970-2005), CNRM-RCSM4 estimated that the annual mean Sea Surface Temperature (SST; 0-50 m depth) and the mean Sea Surface Salinity (SSS; 0-50 m depth) of the Mediterranean Sea were 17.6°C (±1.3°C; standard deviation) and 37.9 practical salinity unit (±0.7 PSU; standard deviation), respectively (see Supplementary Figure S1 and S2). The Gulf of Lions and the Northern Adriatic Sea were identified as the coolest areas (with a mean SST of 15.3°C and 15.6°C, respectively) while the Levantine Sea and the Gulf of Gabes were identified as the warmest areas (with mean SST of 19.4°C and 18.9°C, respectively). Under the RCP8.5 emission scenario, CNRMS-RCSM4 projected a spatially homogeneous warming and a more regionally contrasted salinification of the Mediterranean Sea by the end of the century (Supplementary Figures S1 and S2). The Mediterranean Sea was projected to warm by 0.9°C (±0.05°C) globally for 2021-2050 and by 2.51°C (±0.16°C) for 2071-2100 with respect to 1970-2005. By the end of the century, the projected increase in mean SST was highest in the Levantine Sea and the Western Ionian Sea (+2.7°C). In parallel, the SSS is expected to increase, with marked regional differences, by 0.13 PSU (±0.13 PSU) for the 2021-2050 period and to come back to its current global climate value (±0.01 PSU) for the 2071-2100 period (Supplementary Figures S1 and S2). By 2021-2050, the SSS of the Adriatic Sea was projected to increase by 0.35 PSU while that of the Alboran Sea (next to the Strait of Gibraltar) was projected to decrease by 0.1 PSU. By the end of the century (2071-2100), due to the evaporation increase, the precipitation decrease and the strong decrease in the Po freshwater input, SSS was found to increase by 0.55 PSU in the Adriatic Sea, while due to changes in Atlantic waters inflow characteristics, SSS may decrease by 0.65 PSU in the Alboran Sea.

3.3.2 Current and future plankton productivity

Under RCP8.5, projections of Eco3M-S showed a relative stability of the overall biomass of phytoplankton by mid-century (2021-2050) compared to the current period (Supplementary Figure S3). This global stability conceals a biomass increase of the smallest groups of phytoplankton such as the pico- and nano-phytoplankton (by 10% and 4%, respectively) and a decrease of ca. 6% in the biomass of the largest size group (i.e. microphytoplankton). The biomass of zooplankton followed similar trends with a slight increase of the smallest size groups (3% and 4% increase for nano- and micro-zooplankton, respectively) and a very low increase of biomass of 1% for the mesozooplankton group (Supplementary Figure S4). Significant changes of primary and secondary productions appeared towards the end of the century. Projections showed an overall increase of phytoplankton biomass at the whole Mediterranean scale, due to a large gain of biomass for the smaller sized organisms (pico- and nano-phytoplankton biomass were projected to increase by 28% and 13%, respectively), but a decrease by 15% for microphytoplankton biomass was expected (Supplementary Figure S5). Likewise, climate changes are projected to favor the most opportunistic zooplankton class in the model with an increase of biomass of 8%, 19% and 7% for nano-, micro- and meso-zooplankton groups, respectively (Supplementary Figure S6). For both time periods, changes of plankton productivity were spatially heterogeneous and a more pronounced increase of plankton productivity was projected in the eastern basin, compared to the western part.

3.3.3 Current and future species geographic distribution

By 2021-2050, under the RCP8.5 scenario, the geographic range of 12 species (12.4%) was projected to shrink whereas 16 species (16.5%) were projected to increase their geographic range (Supplementary Table S3). By the end of the century (2071-2100), while the number of species gaining in geographic range remained relatively stable (14 species), the proportion of species projected to lose suitable habitat increased by fifty percent (24 species) to reach almost a quarter of the Mediterranean modelled fauna. Among the 24 "losers", *Micromesistius poutassou* was expected to contract its geographic range by 95%, with a distribution becoming extremely fragmented. The projections reported high variations in the size of species distribution areas through time. By 2021-2050, the average loss and gain in species distributional range were 22% and 32%, respectively, whereas by 2071-2100 they were 26 and 174%, respectively. Gains in range size were mainly due to some thermophilic alien species (i.e. *Etrumeus teres, Caranx crysos, Sphyraeana viridensis, Stephanolepis diaspros* and *Upeneus moluccensis*) originally restricted to small areas of the Mediterranean Sea and which found, with changes in environmental conditions, new
suitable habitats across the basin. Some species of high commercial interest exhibited contrasted evolution of their range between the two time periods. For instance, European hake (*Merluccius merluccius*) was expected to gain up to 9% of potential suitable climatic habitat at first (2021-2050), but then to experience a range reduction of 15% towards the end of the century (2071-2100).

3.3.4 Projected changes in biomass of the high trophic level species

At the Mediterranean scale, considering projected changes of plankton productivity and species geographic distribution under the high emission scenario RCP8.5, climate change is projected to increase the total biomass of all high trophic levels species by 5% and 22% by 2021-2050 and 2071-2100, respectively (Figures 31 and 34). Changes in biomass globally reflected the changes in primary and secondary productions. For both future periods, the gain in biomass was more important in the eastern basin and especially in the Levantine Sea (Figure 31). In this area, some thermophilic exotic species, here qualified as "winner" species, such as *Etrumeus* teres, *Saurida undosquamis, Stephanolepis diaspros* and *Upeneus moluccensis*, benefited from an increase in their geographic range, as well as an increase in plankton productivity, especially for the planktivorous fish species such as *Etrumeus teres*. Biomass of this latter species has been found to potentially boom 70-fold by the end of the 21st century while the biomass of *Caranx crysos* or *Saurida undosquamis* could be multiplied by 2 and 48, respectively.



Figure 31 : Projected relative change in biomass between the current period (2006-2013) and the future (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under the emission scenario RCP8.5.

Regional contrasts in biomass changes can be observed in the projections (Figure 32). By the middle of the century, along the longitudinal gradient, from 0° to 32°E, total biomass is expected to increase very moderately by ca. 2.5%. Changes will likely be more pronounced in the most western part, between 0° and 6°E, and in the most eastern part of the Mediterranean Sea with a total biomass gain of up to 27% and 90%, respectively. Overall, by the end of the century, projected changes in biomass showed similar spatial patterns, but with higher magnitudes of changes (Figure 32). With the continued northward and westward expansion of the ranges of some exotic species and higher planktonic productivity towards the end of the 21st century, biomass gain would continue and reach up to + 50% between 15°E and 21°E (South Ionian Sea) and up to + 61% in the Levantine Sea (26°E). Analysis of biomass changes along the latitudinal gradient revealed an increasing trend of biomass from north to south (Figure 32). As with longitudinal changes, projected changes of biomass by 2021-2050 and 2071-2100 showed a similar pattern but of different

magnitude. Between 30°N and 35°N, the increase in biomass is projected to reach up to 25% by 2021-2050 and up to 66% by 2071-2100.



Figure 32 : Projected longitudinal and latitudinal changes in total biomass (all high trophic levels species confounded) between current (2006-2013) and future periods (2021-2050 in yellow; 2071-2100 in blue) under emission scenario RCP8.5. The dotted line indicates no change in biomass.

By mid-century, changes in biomass were rather homogeneous over the continental shelf and the offshore area and along longitudinal and latitudinal gradients except for some local zones. For instance, between 5°E and 7°E, a decrease in biomass of up to 39% was projected on the continental shelf (mainly Balearic island and Algerian coastal zone) while a relative stability in biomass was projected in the offshore area (Figure 33). By the end of the century, the continental shelf and the offshore area exhibited more pronounced differences along longitudinal and latitudinal gradients, especially in the easternmost regions where biomass increases were greater in offshore areas than on the continental shelf. Along the latitudinal gradient, between 36°N and 45°N, biomass increases were found to be generally higher on the continental shelf than in the offshore area. This trend is reversed at latitudes below 36°N where the increase in biomass was much higher offshore.



Figure 33 : Projected relative changes in total biomass (all high trophic levels species confounded) between the current (2006-2013) and future periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) in continental shelf (depth \leq 200 m) and offshore (> 200 m) under emission scenario RCP8.5. The dotted line indicates no change in total biomass.

Future changes in biomass are expected to slightly differ depending on the vertical distribution of species in the water column (Figure 34). By the middle of the century, the biomass of demersal species would increase by ca. 3% whereas benthic biomass would decrease by 2%. Pelagic species, with an increase in biomass of 7%, would benefit the most from the increase in plankton productivity (Figure 34). Nevertheless, the global gain of biomass by 2021-2050 masked some loser species. For instance, biomass would be reduced by 6% for *Dicentrarchus labrax*, by 4% for *Merluccius merluccius*, by 20% for *Spondyliosoma cantharus*, by 6% for *Octopus vulgaris*, by 7% for *Scomber scombrus* and by 5% for *Diplodus vulgaris*. In addition, three species, for which a reduction in range had not been predicted by niche models, were projected to be on the verge of collapse, with a decrease of more than 50% in their biomass, and four species were projected to become quasi extinct with a 90% decrease in their biomass by 2021-2050.



Figure 34 : Total biomass and biomass of pelagic, demersal and benthic species for current (2006-2013) and future time periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5.

By the end of the 21st century, with a projected increase of ca. 3%, the biomass of demersal species remains stable compared to 2021-2050 (Figure 34). However, the biomass of pelagic species was projected to increase by more than 25% and that of benthic species by 32% compared to the baseline period. Despite the global increase, the biomass of some species of high commercial interest are expected to decline, for instance, *Merluccius merluccius* and *Scomber scombrus* biomass would decrease by 26 and 15%, respectively. Among the losers, ten species were projected to suffer from a drastic reduction exceeding 50% of their current biomass, and among these species, 5 were projected to become extinct, following a reduction exceeding 90% of their current biomass. On the other hand, the biomass of other species of commercial interest, mainly pelagic species such as *Engraulis encrasicolus, Coryphaena hippurus, Thunnus thynnus* or *Sardina pilchardus*, are expected to increase by 35%, 34%, 9% and 6%, respectively.

3.3.5 Projected changes in size structure

The analysis of the proportion of biomass within different size-classes showed no substantial change by 2021-2050 but a very slight increase (+3%) of medium-sized individuals ([20-30] cm) and a slight decrease (-6%) of very large-sized individuals (> 40 cm) (Figure 35). By the end of the 21st century, the proportions of biomass in the two smallest size-classes (<10 cm; [10-20[cm) were projected to increase by 3 and 7%, respectively, while the proportions of biomass of medium-sized individuals, large-sized individuals and very large-sized individuals were projected to decrease by 8%, 15% and 15%, respectively (Figure 35).



Figure 35 : Proportion of total biomass within different size-classes for current (2006-2013; grey bars) and future time periods (2021 - 2050, yellow bars; 2071 - 2100, blue bars) under emission scenario RCP8.5.

3.3.6 Projected changes in trophic indicators

The two trophic indicators, namely the High Trophic Indicator (HTI) and the Mean Trophic Level of the community (MTLc) showed the same downward trend for the two future periods (Figure 36). The HTI is projected to decrease by 5% and 15% by 2021-2050 and 2071-2100, respectively. Logically linked to the increase in the biomass of pelagic species (mainly planktivorous fish species), the MTLc is predicted to decrease by 0.4% and 2% by the middle and end of the 21st century, respectively.



Figure 36 : Trophic indicators values (HTI and MTLc) for current (2006-2013; grey bars) and future time periods (2021 - 2050, yellow bars; 2071 - 2100, blue bars) under emission scenario RCP8.5.

3.3.7 Projected changes of catch

Annual fisheries catches simulated by OSMOSE amounted to 788 043 t for the current period. By 2021-2050, under RCP8.5 and "business as usual" fisheries management, the total projected catches in the Mediterranean Sea are expected to remain stable (Figures 37 and 38). By the end of the century, the total catches could rise by ca. 7% to reach 840 008 t. However, this projected increase hides a substantial heterogeneity between species and between management units (i.e. Geographical Sub-Areas; GSA).

By the middle of the century, simulated catches showed either a downward trend in most GSAs (up to -22% in South Tyrrhenian Sea (GSA 10), -9% in Balearic Island and in Southern Adriatic Sea (GSA 5 and 18, respectively) or -7% in South of Sicily (GSA 16)), or a relative stability (i.e. increase of less than 2%) (Figure 37). As with the projections of total biomass, it was in the Levantine Sea (GSA 27) that catches are expected to increase the most (up to +42%), mainly due to the biomass explosion of two exotic species (*Etrumeus teres* and *Saurida undosquamis*). In the Alboran Sea (GSA 1 and 3), Northern Spain (GSA 6), Gulf of Lions (GSA 7) and Aegean Sea (GSA 22), catches were projected to increase by between 7 and 9% mainly due to an increase in the catch of small pelagic species such as *Engraulis encrasicolus* (+6%).

The spatial patterns of catch are projected to change radically by the end of the century (Figure 37). Three regions could be distinguished: the western Mediterranean, the eastern Mediterranean and the Adriatic Sea. By 2071-2100, in all the western Mediterranean Sea, catches are expected to decrease by between 2 and 22% (-22% in Balearic Island, -19% in the southern Tyrrhenian Sea, -14% in Northern Spain and -13% in Algerian and Tunisian waters, for instance). In the Adriatic Sea, catches were projected to remain stable with an increase of ca. 2% in the northern part (GSA 17) and a decrease of ca. 3% in the southern part (GSA 18). By contrast, due to a large increase of catches of some exotic species in the eastern Mediterranean Sea, all the GSAs of this part of the basin were projected to experience an increase in catch by between 8% (eastern Ionian Sea) and 47% (Cyprus Island).



Figure 37 : Relative changes in catches (all exploited species confounded) by Geographical Sub-Area (GSA) between the current period (2006-2013) and the future (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5.

Depending on the vertical distribution of species, differential responses to future climate change could be observed (Figure 38). Projections suggested a moderate to low increase in the catches of demersal and pelagic species, of 2 and 0.6%, respectively and a decrease in the catches of benthic species of ca. 10% by 2021-2050 (Figure 38). Among demersal catches, those of *Merluccius merluccius*, one of the main exploited species, are expected to decrease by 4% while *Boops boops* catches are expected to increase slightly by 2%. Among pelagic species, *Engraulis encrasicolus* catches were projected to increase by 6% while *Sarda sarda* catches were projected to decrease by 7%. Finally, among benthic species, *Mullus barbatus* catches are expected to increase by 3% while *Mullus surmuletus* catches were projected to decrease by up to 2%. By 2071-2100, some trends are expected to be reversed or amplified with a reduction in demersal catches of about 2%, an increase in pelagic catches of 9% and a substantial increase in the catches of benthic organisms by nearly 16% (Figure 38). Among the main exploited species, *Merluccius merluccius* catches are expected to fall by 26% compared to current catches, while *Engraulis encrasicolus* catches could increase by nearly 35% and *Mullus barbatus* catches are expected to decrease by up to 26%. Species are expected to current catches, while *Engraulis encrasicolus* catches could increase by nearly 35% and *Mullus barbatus* catches are expected to decrease by up to 26% compared to current catches, while *Engraulis encrasicolus* catches could increase by nearly 35% and *Mullus barbatus* catches are expected to decrease by just over 3%. The increase in

catches of thermophilic and/or exotic species is the main cause of the overall increase in projected catches by the end of the century. According to the business-as-usual fishing mortality scenario considered in this study, the catches of exotic species modelled in OSMOSE are expected to increase by an average factor of 40.



Figure 38 : Total catch and catch of demersal, pelagic and benthic species for current (2006-2013) and future time periods (2021-2050, top; 2071-2100, bottom) under emission scenario RCP8.5.

3.4 Discussion

3.4.1 Advances, limits and perspectives

Under climate change, the Mediterranean climate is getting warmer and drier, causing large-scale changes in the Mediterranean Sea and associated marine biodiversity with significant implications for marine ecosystems and the livelihoods that they support (Adloff et al., 2015; Coll et al., 2010; Macias et al., 2014, 2015; Marbà et al., 2015; Ramírez et al., 2018; Somot et al., 2006). Many studies have already shown, assessed or modelled potential impacts of climate change on Mediterranean marine ecosystems (Albouy et al., 2013; Cramer et al., 2018; Galil, 2000; Giorgi and Lionello, 2008; Lejeusne et al., 2010). Most of them focused on a specific compartment, whether biotic (e.g. Ben Rais Lasram et al., 2010; Benedetti et al., 2018) or abiotic (e.g. Richon et al., 2019). Most of them were conducted at local scales, at the scale of the continental shelf (e.g. Albouy et al., 2014; Hattab et al., 2014) or for specific ecosystems (e.g. Corrales et al., 2018; Libralato et al., 2015). To our knowledge, the present study is the first attempt to project the effects of climate change at the whole Mediterranean scale in an integrated way, considering explicit and consistent changes in regional climate, ocean dynamics, nutrient cycle, plankton production, shifts in

species distributions, their life cycles and their trophodynamic interactions. Nearly one hundred high trophic level species were explicitly modelled in the modelling chain set for this study. Despite the significant progress that our end-to-end modelling chain represents to project the potential effects of climate change on populations, communities and ecosystems structure, some limits still remain in the model projections as the results presented here are subject to several sources of uncertainty.

The first uncertainty lies in the choice of specific physical (RCSM4) and biogeochemistry (Eco3M-S) models to project the future evolution of the regional climate, the Mediterranean Sea physics and the plankton productivity that were used to force the high trophic level model OSMOSE. These choices were constrained by the existence of a very limited number of consistent hydrodynamic-biogeochemical projections developed at the Mediterranean scale, at high resolution, and for which the most up-to-date greenhouse gas emission scenarios (i.e. IPCC RCPs) were implemented. The low trophic model Eco3M-S simulated a significant increase in phytoplankton (1% and 11% in the western and eastern sub-basins, respectively) and zooplankton (5% and 15% in the western and eastern sub-basins, respectively) biomass, with an increasing contribution of small phytoplankton by the end of the 21st century. The simulated evolution of phytoplankton community structure in response to the extension of the stratified period is consistent with previous observational and modelling studies (Bopp et al., 2005; Herrmann et al., 2014; Karl et al., 2001; Morán et al., 2010). The increase of total plankton biomass obtained can be attributed to an increase in metabolic processes due to surface water warming, as well as by an increasing water inflow and associated nutrient supply at the Gibraltar Strait, accelerated after the 1950s. Primary production, grazing and recycling processes are temperature sensitive in Eco3M-S model (Auger et al., 2011). Their rates are influenced directly by temperature through an Eppley formula (Eppley, 1972). Eco3M-S results are consistent with previous studies in which integrated primary production increased with the direct effect of temperature and an increasing stratification (Herrmann et al., 2014; Karl et al., 2001; Sarmiento et al., 1998; Taucher and Oschlies, 2011). In particular, Taucher and Oschlies (2011) showed that the response of primary production to climate change strongly varies according to the temperature sensitivity in model equations of primary production and recycling processes, with a change of direction in primary production evolution if temperature influence is directly taken into account or not. However, other studies obtained a decline in primary production due to reduced vertical nutrient supply into the photic layer with the weakening of vertical mixing (Bopp et al., 2013; Steinacher et al., 2010). Here, the direct effect of temperature prevailed over the decline of vertical nutrient supply. This is consistent with the study of Herrmann et al. (2014) who obtained no significant change in phytoplankton biomass, but significant increase in zooplankton biomass and primary production in the north-western Mediterranean Sea where a weakening of deep convection was projected under the SRES A2 scenario. This evolution is however in contrast to that simulated by Richon et al. (2019) with a decline in zooplankton biomass for the 21st century in the whole Mediterranean basin, under the SRES A2 scenario. The discrepancies of Eco3M-S results with the latter study may be partly explained by differences in nutrient supply at the Gibraltar Strait. In our study, the annual input of nutrients at the Gibraltar Strait was increasing over the whole future period. Thus, the impacts of climate change on the Mediterranean Sea could be modulated by the choice of the near-Atlantic surface water evolution, an uncertain element in General Circulation Models (Adloff et al., 2015). Furthermore, in this study the future changes in nutrient river loads were not taken into account in the Eco3M-S simulation as no consistent projections until the end of the 21st century were available. However, the study of Lazzari et al. (2014) showed that an increase in nutrient terrestrial inputs could lead to an increasing primary production close to river mouths. Outputs trends of Eco3M-S, related to the structure and parameterization characteristics of the model, influence the overall trends of our results. One approach to overcome individual model uncertainties and limitations would be to force OSMOSE with an ensemble of several hydrodynamic-biogeochemical coupled models when they are available for the Mediterranean sea to estimate mean future trends and associated inter-model spread (Lotze et al., 2018).

Despite the many ecological processes integrated explicitly in OSMOSE, a number of simplifications were mandatory to render the parameterization, the calibration of the model and the simulations tractable. For example, the effects of changes in temperature, oxygen content or pH, on the ecophysiology as well as the feeding and intrinsic mortality rates and behavioral capabilities of marine organisms were not considered in our projections (Cheung et al., 2011, 2013a; Pauly, 2010). Yet, such ecophysiological changes could affect life history traits, life cycles and key ecological processes such as predator-prey interactions (Allan et al., 2017; Cheung et al., 2013a; Mazumder et al., 2015) and thus could dampen or exacerbate the projected effects of climate change on ecosystem structure and functioning (e.g. Beaugrand and Kirby, 2018). Likewise, OSMOSE does not consider the adaptive potential, whether phenotypic or evolutionary, of marine organisms to climate change stressors. When the magnitude and velocity of changes are moderate, adaptation can buffer substantially the effects of climate change on marine organisms and ecosystems (Beaugrand and Kirby, 2018; Boyd et al., 2016; Crozier and Hutchings, 2014).

Our results are most likely conservative with regard to the projections of biomass and catches towards the end of the century. Climate change is only one component of global change. In the Mediterranean Sea, perhaps more than elsewhere, climate change is likely to act in synergy with other increasing anthropogenic disturbances such as pollution, eutrophication, overexploitation of resources and habitat modification and destruction, all of which playing a major role in altering the structure and functioning of ecosystems (Ben Rais Lasram et al., 2010; Crain et al., 2008; Pörtner, 2010; Pörtner and Peck, 2010). Our projections did not consider the effects of climate change on key fish habitats such as seagrass beds which act as nurseries for several species of high commercial interest and are already threatened by the rapid warming of the Mediterranean Sea (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Jordà et al., 2012; Marbà and Duarte, 2010). Changes in the biomass and geographical distribution of benthic invertebrates were also overlooked in the present study, yet subject to climate change effect and playing a major role in marine biogeochemistry and as food source for many high trophic level species (Hiddink et al., 2015). In addition, a recent study suggests that species distribution models such as those used here for forcing OSMOSE may underestimate the potential spread of invasive species (i.e. Lessepsian species) in the Mediterranean Sea thus leading to an underestimation of the subsequent changes on marine biodiversity (Parravicini et al., 2015). Finally, our projections did not consider potential ingression of Atlantic thermophilic species through the Gibraltar Strait or future settlement of new Lessepsian species through the Suez Canal. With the expected changing environmental conditions by the end of the century, it is most likely that the number of invasive species would increase and may have significant environmental, socio-economic and human health impacts (Ben Rais Lasram and Mouillot, 2009; Mannino et al., 2017).

3.4.2 Structure and functioning of the Mediterranean Sea ecosystem under climate change

Our results show that the high greenhouse gas emission scenario RCP8.5 could lead to a warmer Mediterranean Sea with large variations of salinity conditions towards the end of the 21st century relative to the current period. Such physical changes are expected to change the biogeography of marine organisms with many species expanding or shifting their distribution areas northward and westward. These results are in line with previous studies projecting future spatial distributions of fish species on the Mediterranean continental shelf based on global warming scenarios (e.g. Albouy et al., 2012, 2013; Ben Rais Lasram et al., 2010).

The rise of plankton productivity which is projected by Eco3M-S, mainly in the Alboran Sea and in the southeastern of the Mediterranean Sea, associated with species' range shift, could lead to an increase in biomass and total catches at the Mediterranean scale. Two processes were at the origin of these changes: in the most western part, a higher planktonic productivity allowed, by bottom-up effect, an increase in the biomass of high trophic levels species while in the eastern part, the increase of biomass resulted from a higher planktonic productivity combined to the extension of the distribution areas of thermophilic and/or exotic species. Several studies have already shown the importance of bottom-up control of the Mediterranean ecosystem, generally considered as an oligotrophic system in which productivity of higher trophic levels is under the control of primary productivity (Lynam et al., 2017; Macias et al., 2014). Macias et al. (2014) have for instance demonstrated that during the last 50 years the control of marine productivity in the Mediterranean Sea, from plankton to fish, was principally mediated through bottom-up processes.

The general projected increase in total biomass and catch is principally due to the increase in biomass of small pelagic species and thermophilic exotic species such as the lizardfish *Saurida undosquamis* and the red-eye round herring *Etrumeus teres*, indicating that climate change may produce "winners" and "losers" among Mediterranean species. Winners are clearly thermophilic planktivorous species that are projected to benefit both from an increase of their spatial range and an increase of available food within their range. This favorable association of thermal and trophic niches partly explains the projected evolution of biomass and catch in the Levantine Sea. With another trophic model, Corrales et al. (2018) have also shown that according to climate change scenarios, primary producers and alien fish species were expected to increase the total biomass on the Israeli continental shelf, masking the reductions of the biomass of native species. Based on our integrated modelling, two major processes of change emerged, i.e. the meridionalization and the tropicalization of the Mediterranean Sea during the 21st century, in line with previous findings (e.g. Azzurro et al., 2011; Boero et al., 2008).

According to our results, pelagic species, mainly the small ones, would be the main winners of climate-induced changes. This finding is in accordance with the study of Hattab et al. (2016) who projected that the future food webs of the Gulf of Gabes would be composed of smaller-sized species under a high emission scenario. Smaller sized species, with higher biomass turn-over rate, tend to show larger changes in biomass in response to environmental modifications than larger species with slower biomass turn-over (Brown et al., 2010). It has also been shown that short life span species have benefited from the increase in water temperature in the basin over recent decades (Tzanatos et al., 2014). The increase in the prevalence of low trophic levels and small sized species in the ecosystem by the end of the century may have consequences for both ecosystem functioning and fishing sustainability. Indeed, planktivorous fish species play a central role in food webs and have the potential to initiate complex cascading effects across and between trophic levels thus modifying the trophic functioning of ecosystems. Small pelagic species are more sensitive to climate variability and are subject to more pronounced variability in recruitment under environmental fluctuations (Hsieh et al., 2006; Ottersen et al., 2006; Perry et al., 2010). With climate change, the mean turnover rate of marine communities is expected to increase due to the relative increase in the proportion of smaller individuals with higher metabolic rates. Thus, by favoring the dominance of

short-lived prey populations and strengthening the already important bottom-up control in the basin, climate change might increase the vulnerability of the Mediterranean Sea in synergy with other drivers of change, in a context where fishing pressure has already led to an alteration of the life history traits and demographic structure of exploited populations in the Mediterranean Sea (Colloca et al., 2013, 2017).

There will be winner but also loser species under climate change. In our study, the variation in biomass of loser species can be explained by a shift or contraction of their geographic range leading to spatial mismatch between previously interacting predators and prey. Indeed, climate-induced changes have a strong potential to alter interspecific trophic interactions by modifying the degree to which predators and prey overlap in space and by creating or eliminating prey spatial refugia (Chevillot et al., 2017; Schweiger et al., 2008; Selden et al., 2018). This suggests the importance of considering trophic interactions for improving predictions of biodiversity under climate change (Selden et al., 2018; Urban et al., 2016). As an example, according to our niche models, the geographic range of the European hake (*Merluccius merluccius*), one of the main commercial species in the basin, could be reduced by 15% by the end of the century, but when considering trophic interactions, it is a reduction of almost 26% in its biomass and catches that is projected over this period. Our model results thus suggest that trophic interactions can amplify the direct effects of climate on species as already shown locally by Libralato et al. (2015). In addition, even if species distribution models have the potential to predict the westward and northward expansion of thermophilic species, the increase in biomass in the southeastern Mediterranean Sea could not be anticipated without taking into account trophic interactions in the projections.

Under the high emission scenario RCP8.5, with changes in biogeography and productivity of modelled marine organisms, the species composition of communities and the functioning and structure of Mediterranean marine ecosystems are expected to change significantly. There will likely be a reorganization of species assemblages and associated food webs by the end of the century, both on the continental shelf and in offshore area. Other projections focusing on the continental shelf of the Mediterranean sea showed the same patterns but it is the first time that projections are performed on the offshore area of the basin (Albouy et al., 2012, 2013, 2014; Ben Rais Lasram et al., 2010; Hattab et al., 2014, 2016). Our results suggest an increase in the biomass of low trophic levels species, a higher proportion of small-sized individuals, a decrease in top-predators' biomass as evidenced by the decrease in the HTI indicator and associated decline of the mean trophic level of the community. Several studies have already shown such trends in the Mediterranean Sea (e.g. (Albouy et al., 2012, 2014; Ben Rais Lasram et al., 2010; Corrales et al., 2018; Hattab et al., 2014, 2016; Libralato et al., 2012, 2014; Ben Rais Lasram et al., 2010; Corrales et al., 2018; Hattab et al., 2014, 2016; Libralato et al., 2015) and at global scale (Blanchard et al., 2012; Bryndum-Buchholz et al., 2019; Carozza et al., 2019; Cheung et al., 2010, 2011; Lotze et al., 2018) but not reporting at the same

level of resolution in both species responses and spatial scales. In addition, the way species interactions are handled in OSMOSE, i.e. opportunistic and mechanistically formulated (vs. correlative or fixed trophic interactions), makes it appropriate to explore the impacts of future environmental changes, and allows to explore shifts in trophic structure.

The response of the Mediterranean Sea to climate change could have significant consequences for ecosystem productivity and biodiversity and hence for the overall goods and ecosystem services they provide, especially the production of living marine resources. Although our business-as-usual fishing scenario is simplistic (management and conservation plans will most likely be applied before the end of the century and fishing strategies will change), our catch projections showed contrasted patterns during the 21st century. By the middle of the century, most Geographical Sub-Areas (GSAs) exhibited a slight decline in catches as the loss of catch of native species was not compensated by gains in catch of thermophilic and/or exotic species. By the end of the century, the western and eastern part of the Mediterranean showed opposite trends with an increase of catch in all the eastern basin due to an increase in catch of thermophilic/exotic species and a decrease in catch in all the western basin due to the decrease of the biomass of several main exploited native species and the non-replacement by warm-water species. Our results suggest a tropicalization of catch composition in eastern GSAs of the Mediterranean Sea as already shown by Tsikliras and Stergiou (2014). In a context where one-third of the Mediterranean human population is concentrated along the coasts and is projected to grow, the question of the availability of food resources is crucial, especially in the southern countries where food demand is projected to increase most. With the proliferation of non-indigenous invasive species there is a need to explore market options for nontarget species currently of low or no economic value (Weatherdon et al., 2016). Moreover, as shown by Lam et al. (2016), due to the increasing dominance of low value marine resources in the total world catches, an increase in catch does not necessarily translate into increases in revenues for fishing communities. The economic consequences of climate change on fisheries might manifest through changes in the price and value of catches (Sumaila et al., 2011). However, climate-induced changes may also offer new opportunities to some Mediterranean fisheries, with increased landings of warm-water species, some of which of high commercial interest (e.g. Coryphaena hippurus).

The projected increase in plankton production could provide opportunities to rebuild some overfished stocks, but climate change questions the relevance of current stock assessment models and management strategies to reach sustainable exploitation of all living marine resources. Several studies have indeed shown the potential synergistic effects of climate change and fishing on exploited populations and ecosystem functioning in the Mediterranean Sea and other regions of the world (e.g. (Hidalgo et al., 2011;

Hsieh et al., 2006; Ottersen et al., 2006; Perry et al., 2010; Quetglas et al., 2013; Scheffer et al., 2001; Tu et al., 2018). For instance, Hidalgo et al. (2011) showed that the erosion of the age structure of harvested hake populations in the Mediterranean Sea may drastically alter their capacity to dampen environmental fluctuations. Ignoring the effects of climate change in stock assessment could compromise the validity of stock forecasts and affect the robustness of several biological reference points such as the Maximum Sustainable Yield (MSY) (Brander, 2010; Galbraith et al., 2017; Grafton, 2010; Link et al., 2011; Serpetti et al., 2017). However, improved fisheries and ecosystems management in a highly overexploited Mediterranean Sea could have the potential to offset many negative effects of climate change (Gaines et al., 2018; Roberts et al., 2017).

3.5 Conclusion

This study projects climate change impacts on the biomass and fisheries catch at the whole Mediterranean scale under the high emission scenario RCP8.5. It is the first attempt to project future marine biodiversity over the whole Mediterranean Sea at fine resolution, and by explicitly considering climate-induced changes in plankton production, shifts in species distributions and their trophic interactions. Despite various uncertainties associated with projections, our results suggest that the high emission scenario RCP8.5 could result in an increase in total fish and macroinvertebrate biomass by 5% and 22%, and in fisheries catch by 0.3% and 7% by 2021-2050 and 2071-2100, respectively, overall mirroring changes in primary and secondary production in the Mediterranean Sea. These global increases masked several "losers" among modelled species while "winners" were mainly small pelagic species, thermophilic and/or exotic species, of smaller size and of low trophic levels. Projected increase in biomass and catch were expected in the southeastern part of the basin whereas significant decreases are most likely in the western Mediterranean Sea. We also showed that changes in the biogeography of species, associated with changes in productivity, could result in changes of Mediterranean ecosystem structure and trophic functioning by the end of the century. Combined with fishing pressure, climate change has the potential to render marine ecosystems more vulnerable to invasions by non-indigenous species. Finally, our results emphasized the importance of considering trophic interactions to improve predictions of biodiversity changes. The strong spatial contrasts in the projections also call for improved spatial management of marine resources across GSAs and collaboratively among states at the whole Mediterranean scale in order to mitigate global change effects in the region and create new opportunities for fisheries.

Chapitre 4 Rebuilding Mediterranean marine resources under climate change

« Est-ce que les petits pas suffisent à endiguer, inverser et même à s'adapter, parce que nous avons basculé dans la tragédie climatique, et bien la réponse est non » Nicolas Hulot. Sur France Inter, le 28 août 2018

Nous l'avons montré au cours des chapitres précédents, la mer Méditerranée est l'une des régions océaniques les plus surexploitées et où les eaux se réchauffent le plus vite. Un des enjeux majeurs pour l'halieutique méditerranéenne est donc de développer des outils innovants et intégrés en appui à la mise en œuvre d'une gestion écosystémique des ressources à l'échelle du bassin. Ce chapitre^{*} explore les conséquences de changements de pressions de pêche sur les ressources marines ainsi que sur la structure et le fonctionnement trophiques de la Méditerranée pour les périodes actuelle et futures selon le scénario de changement climatique RCP8.5. Les projections menées avec le modèle end-to-end OSMOSE-MED suggèrent qu'une diminution de la mortalité par pêche ou une amélioration de la selectivité pourraient accroître la biomasse et les captures totales d'espèces de hauts niveaux trophiques, en particulier des organismes de type démersal, grand pélagique et benthique, d'ici le milieu et la fin du 21^{ème} siècle. Une diminution de la pression de pêche pourrait en outre inverser la tendance projetée à la baisse en Méditerranée occidentale. L'analyse d'un ensemble d'indicateurs écosystémiques, basés sur la taille ou trophiques révèle les effets bénéfiques d'une gestion plus durable des pêches sur la structure et le fonctionnement trophiques des écosystèmes. Néanmoins, une réduction de la pression de pêche ne devrait

^{*} Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique soumis à la revue *Fish and Fisheries* (26/05/2019). Moullec F., Barrier N., Guilhaumon F., Luján C., Ulses C. & Shin Y.J. (under review) Rebuilding Mediterranean marine resources under climate change.

pas permettre de compenser totalement les effets induits par le climat sur les ressources et les écosystèmes, mais davantage tamponner certains impacts négatifs anticipés.

4.1 Introduction

Mediterranean marine ecosystems are largely impacted by climate change and overexploitation of marine resources (Colloca et al., 2017; Halpern et al., 2015; Marbà et al., 2015; Micheli et al., 2013a). Recent research suggested that fish physiology and life history traits have changed, that spatial distributions of fish are already shifting northward and eastward and that the structure and species composition of Mediterranean communities have been rapidly modifying (Arndt et al., 2018; Damalas et al., 2015; Lejeusne et al., 2010; Piroddi et al., 2017; Vergés et al., 2014). Current fisheries assessments depict a catastrophic situation for marine resources, with more than 78% of the stocks assessed out of safe biological limits (FAO, 2018c). Other anthropogenic pressures such as pollution, biological invasions and habitat losses contribute to the worsening of the health status of Mediterranean ecosystems and biodiversity (Coll et al., 2012, 2010; Katsanevakis et al., 2014; Lotze, Coll, & Dunne, 2011; Ramírez, Coll, Navarro, Bustamante, & Green, 2018). Such pressures may have the potential to act in synergy to shape and modify biodiversity patterns, ecosystem functioning and the overall goods and services they provide, especially seafood production (Bryndum-Buchholz et al., 2019; Carozza et al., 2019; Lotze et al., 2018). It has been shown that climate change and overfishing can negatively impact the productivity and structure of marine ecosystems in a synergistic way (Fu et al., 2018; Hsieh et al., 2008; Kirby et al., 2009; Kuparinen et al., 2016; Ottersen et al., 2006; Poloczanska et al., 2016; Travers-Trolet et al., 2014b; Tu et al., 2018).

In a recent paper, Moullec et al. (accepted) projected that under the high greenhouse gas emission scenario RCP8.5 (Representative Concentration Pathway 8.5), the total biomass and catch of high trophic level species in the Mediterranean Sea would increase by 22% and 7%, respectively by the end of the 21st century. However, these global increases masked strong spatial and inter-species contrasts. Projected increases were mainly due to an increase in the biomass of small pelagic species, thermophilic and/or exotic species, of smaller size, low trophic level and located in the southeastern part of the basin. On the contrary, fisheries catches were projected to decrease in the whole western basin and several species of high commercial interest (e.g. European hake) could decrease in biomass by the end of the century (Moullec et al., accepted).

All of these findings call for an urgent reinforcement of integrated research and assessment capacities as well as the development of global change scenarios and models of marine biodiversity in order to anticipate changes and support ecosystem-based management strategies at the whole Mediterranean scale.

The fisheries management system in the region appears to fail to protect biodiversity and secure fisheries resources for the future generations (Cardinale and Scarcella, 2017; Colloca et al., 2013, 2017; Cramer et al., 2018; STECF, 2016; Tsikliras et al., 2015; Vasilakopoulos et al., 2014). Fisheries selectivity associated with high juvenile mortality is for instance a characteristic feature of Mediterranean fisheries, with the catch composition of most of the commercial stocks dominated by age 1 and 2 specimens and characterized by a low occurrence of large individuals (Colloca et al., 2013). In addition, the current fishing mortality is on average 2.5 times higher than that corresponding to the maximum sustainable yield (MSY) (FAO, 2018c; Vasilakopoulos et al., 2014). Given the poor economic and ecological situation of Mediterranean fisheries, the management strategies in place have largely proved their inefficacy to achieve the objectives of the European Common Fisheries Policy (CFP) and Marine Strategy Framework Directive (MSFD) (e.g., MSY and Good Environmental Status (GES) of ecosystems), and the Sustainable Development Goals (SDGs) of the United Nations (Colloca et al., 2017; FAO, 2018c; Raicevich et al., 2017; Vasilakopoulos et al., 2017). Rebuilding the size and trophic structure of fish communities and preserving species richness are yet critical to increase the resilience and productivity of marine ecosystems under climate change (Brander, 2010; Free et al., 2019; Gaines et al., 2018; Grafton, 2010; Link et al., 2011).

Here we propose to project and assess the effects of fishing scenarios at the whole Mediterranean scale by considering the entire life cycle of several interacting species, species distribution shifts, changes in trophic interactions and in plankton production in a climate change context. So far, most studies assessing the effects of management strategies at the scale of the Mediterranean Sea have been restricted to monospecific approaches or have explored single drivers of change, thus limiting the scope for supporting ecosystem-based fisheries management.

We used a recently developed end-to-end modelling chain at the Mediterranean scale (Moullec et al., 2019, accepted), integrating the dynamics of the physics, of the biogeochemistry and of living organisms from the plankton to fish and macroinvertebrates. We aimed to explore how the Mediterranean marine ecosystem and resources would potentially respond to combined changes in climate and fisheries management strategy by projecting two types of plausible fishing scenarios during the 21st century: a

general improvement of the fishing size selectivity and changes of fishing pressure in a climate change context.

4.2 Materials and methods

4.2.1 The End-to-End modelling chain

In the present study, we used an integrated modelling chain including a high-resolution regional climate model (CNRM-RCSM4; (Darmaraki et al., 2019; Sevault et al., 2014), a regional biogeochemistry model (Eco3M-S; Auger et al., 2011) and a multispecies and individual-based model (OSMOSE; Moullec et al., 2019) to project fishing scenarios under the high greenhouse gas emission scenario RCP8.5, in the Mediterranean Sea (Moullec et al., 2019b). The CNRM-RCSM4 model is driven by atmosphere and ocean lateral boundary conditions extracted from a general circulation model (CNRM-CM5; Voldoire et al., 2013). Eco3M-S is driven by the atmosphere and ocean outputs of CNRM-RCSM4 (Darmaraki et al., 2019). At the upper end of the ecosystem, the multispecies dynamic model OSMOSE is forced by the biogeochemistry outputs (i.e. plankton production) of Eco3M-S and the sea temperature and salinity from CNRM-RCSM4. The present modelling chain is fully described in Moullec et al. (2019), thus only a brief description of OSMOSE is given in the present study.

OSMOSE covers the whole Mediterranean basin under a regular grid of 20 × 20 km² (6229 cells). It represents the Mediterranean food web from plankton functional groups to the main top predator fish and macroinvertebrate species over the 2006-2013 period (Moullec et al., 2019). The coupling between Eco3M-S and OSMOSE was realized through the predation process, plankton organisms (phyto- and zoo-plankton) serving as potential prey fields for the high trophic levels species (Travers-Trolet et al., 2014). Ninety-seven high trophic level species (82 fish species, 5 cephalopod species and 10 crustacean species, mainly shrimps), accounting for around 95% of total declared catches in the region in the 2006-2013 period, were explicitly modelled, i.e., from eggs to adult fish. Major processes of the life cycle, i.e. growth, predation, reproduction, natural and starvation mortalities as well as fishing mortality were modeled step by step (a two-week period in this study) (see Moullec et al. (2019) for more details on the structure and parameterization of OSMOSE and https://documentation.osmose-model.org for a general description of the model). In OSMOSE, species interact through predation in a spatial and dynamic way (Shin and Cury, 2001, 2004). The predation process occurs when there are both spatio-temporal co-occurrence and size compatibility between a predator and its prey. Maximum and minimum predator/prey size ratios were defined to rule predator prey interactions.

The food web structure thus emerges from these local individual interactions (Travers et al., 2009; Travers-Trolet et al., 2014b).

In OSMOSE, a niche modelling approach based on environmental data (i.e. temperature and salinity) has been used to generate species presence/absence maps in the Mediterranean Sea. Species distribution models developed and calibrated under present conditions, were then used to project the environmental niche of species to the 2021-2050 and 2071-2100 periods using future temperature and salinity projections from CNRM-RCSM4 under the high emission RCP8.5 scenario.

To take into account plankton production changes, biogeochemical projections (i.e., plankton production) from Eco3M-S under the RCP8.5 emission scenario were used (Moullec et al. (2019) for further details).

4.2.2 Fishing scenarios and simulation design

Two different plausible fisheries management strategies were simulated and assessed separately.

The first set of fishing scenarios involved the size-selectivity of fisheries, that is one of the main problems encountered with Mediterranean fisheries, especially trawlers which are characterised by a critical combination of high fishing effort and low size at first capture for most commercial species (Colloca et al., 2013, 2017; Vitale et al., 2018). Changes of selectivity could theoretically correspond to changes in mesh size of fishing gears or alternative selection tools and technical solutions (e.g. sorting grids) as requested by international programs (FAO, 2018c). To reflect a change in the overall fishing selectivity, various multipliers λ varying between 1.1 and 1.75 were applied to the length at first catch (*Lc*) of all exploited species (i.e. length at recruitment) that is an input parameter of the OSMOSE model (Shin and Cury, 2001, 2004). Current lengths at first catch have been extracted from the fisheries data collection of the Joint Research Center (https://datacollection.jrc.ec.europa.eu). New lengths at catch were computed as follows :

$Lc_{exploited species} = \lambda \times Lc_{current}$

Where $\lambda \in \{1.1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.75\}$ and $Lc_{current}$ corresponds to the current length at first catch of the targeted species.

In line with previous studies assessing changes in the exploitation schemes of Mediterranean species (Colloca et al., 2013; Maravelias et al., 2014; Tserpes et al., 2016; Vasilakopoulos et al., 2014), two supplementary scenarios of size selectivity were tested with the length at first catch corresponding to either

the size at maturity (*Lmat*) of exploited species or to the optimal length at first catch (*Lopt*). *Lopt* is considered as a target reference point to avoid growth and recruitment overfishing. Following Froese et al. (2016b), *Lopt* was calculated as follows:

$$Lopt = \frac{L_{\infty}(2 + 3F/M)}{(1 + F/M)(3 + M/K)}$$

Where L_{∞} and K are parameters of the von Bertalanffy growth model, M the natural mortality rate and F the current fishing mortality rate. Natural mortality rates of each species were computed from the outputs of the OSMOSE model.

A second set of fishing scenarios involved changes in fishing mortality rates. For each fishing scenario, a multiplier α varying from -1.75 to 1.4 was applied:

$F_{exploited species} = \alpha \times F_{current}$

Where $\alpha \in \{-1.75, -1.5, -1.4, -1.3, -1.2, -1.1, 1.1, 1.2, 1.3, 1.4\}$ and $F_{current}$ corresponds to the current fishing mortality vector of exploited species, that was estimated during the calibration of OSMOSE to observed biomass and catch data in the Mediterranean Sea in 2006-2013 (see Moullec et al. (2019)) for more details on the estimation of fishing mortality rates). A reduction of fishing mortality corresponds to new fishing regulations proposed by the European Commission and consisting in a reduction of fishing effort, spatio-temporal closures and/or a reduction in the fishing fleet capacity overall in the Mediterranean basin (European Commission, 2003, 2018; STECF, 2016). Alternatively, because Moullec et al. (accepted) projected an increase of total biomass and catch by the middle and end of the 21st century under RCP8.5 climate change scenario, and because a growing demand for seafood is anticipated globally (FAO, 2018c), fishing scenarios simulating an increase of up to 40% were also considered.

Given the inherent stochasticity of OSMOSE, ten replicated simulations by time period and scenario were run and averaged. For each of the three time slices (2006-2013 referred here after as baseline, 2021-2050 and 2071-2100), simulations were run for 110 years to ensure sufficient spin-up time and only the last 10 years were averaged to analyze the outputs.

4.2.3 Indicators of ecosystem structure and functioning

A selection of ecological indicators reflecting different levels of biological organization was used to detect a wide range of fishing-induced impacts in a climate change context (Table 4). Most of the retained ecological indicators were selected by the IndiSeas program to track fishing impacts in a context of changing environment. They were tested against several performance criteria, namely sensitivity, specificity and responsiveness (Briton et al., 2019; Halouani et al., 2019; Rice and Rochet, 2005; Shin et al., 2012, 2018).

For each fishing scenario *sc* and each *period*, the relative change in indicators (*Ind*) is calculated as:

$$\Delta Ind_{sc}^{period} = \left(\frac{Ind_{period,sc} - Ind_{Baseline}}{Ind_{Baseline}}\right) * 100$$

Where *Baseline* represents the period 2006-2013, in terms of fisheries pressure and climate conditions.

To assess changes in the spatial distribution of total catches, impacts of fishing scenarios were assessed by mapping relative changes in catches by Geographical Sub-Area (GSA) (i.e. operative areas for which boundaries were established by the General Fisheries Commission for the Mediterranean Sea; www.gfcm.org), and using only two contrasted scenarios simulating a decrease or an increase of 40% in the fishing mortality under the climate change scenario RCP8.5, by the end of the century (2071-2100).

Table 4 : Ecological indicators used to assess the impacts of fishing scenarios on Mediterranean marine resources and ecosystem structure and functioning.

	Indicators	Description
Biomass- and catch-based	Total biomass	Total biomass of all fish and macroinvertebrate species (TL >2) (Hilborn and Walters, 1992)
	Total catch	Total catch of exploited species (Zeller and Pauly, 2007)
	Demersal biomass	Total biomass of demersal species
	Small pelagic biomass	Total biomass of small pelagic species
	Other pelagic biomass	Total biomass of all pelagic species other than small pelagics (mainly large pelagic species such as tunas, dolphinfish or swordfish)
	Benthic species	Total biomass of benthic species

Proportion of the biomass of large fish and macroinvertebrate in the community

$$LFI_{40} = \frac{B_{40}}{B}$$

a sector to the sector of the	Where B_{40} is the biomass of organisms larger than 40 cm and B the total biomass
Large Fish Indicator	of all species. (Greenstreet et al., 2011; Modica et al., 2014)
LFI_{40}	

ised		
Size-ba		Reflects the relative abundances of large and small species
	Mean maximum Length in community MMLc	$MMLc = \sum_{i} N_{i} \overline{L_{max,i}} / N$
		Where N_i is the abundance of species i,N the total abundance and $\overline{L_{max,\iota}}$ the
		maximum average size of species i . (Jennings et al., 1999; Nicholson and Jennings,
		2004; Shin et al., 2005)
		The size spectrum is the distribution of fish by size class. Here we used fish
	Slope of size spectrum	numbers by size class of 5 cm over a range of 20 cm to 200 cm.
	Slope of size spectrum	In \log_{10} scales, the size spectrum was approximated by decreasing linear function.
		(Rice and Gislason, 1996; Shin and Cury, 2004; Shin et al. 2005)
el based	Mean trophic level of community <i>MTL</i> c	Average species trophic levels weighted by species biomass
		$MTLc = \sum_{i} TL_{i}^{B_{i}} / B$
		Where TL_i is the trophic level of species i, B_i the biomass of species i and B the
phic-leve		total biomass (Pauly et al., 1998; Reed et al., 2017; Shannon et al., 2014)
Tro		Mean trophic level of catch excluding all low trophic level species with TLs < 3.25.
	Marine trophic index <i>MT1</i>	$MTI = \sum_{i \ (TL>3.25)} (TL_i)(Y_i) / \sum_{i \ (TL>3.25)} Y_i$
		Where Y_i is the catch of species i (Pauly and Watson, 2005)

A multivariate analysis (standard Principle Components Analysis; PCA) based on ecological indicators' values for the different fishing scenarios and time periods was used to explore potential ecosystem changes in an integrated way. Only the first two dimensions were conserved for the analysis.

All analyses were performed using R version 3.5.1 (R Core Team, 2018).

4.3 Results

4.3.1 Projected changes in biomass and catch

In the baseline period (current environmental conditions), considering a decrease by 40% of the fishing mortality, total biomass and total catch were projected to increase by 3% and 6%, respectively (Supplementary Tables 1 and 2). At the end of the century (2071 – 2100), under the same fishing scenario but considering climate induced-changes (RCP8.5), total biomass and total catch were projected to increase by 27% and 7%, respectively (Supplementary Tables 1 and 2). More surprisingly, under RCP8.5, a 40% increase of the fishing mortality would make total biomass and total catch increase by 20% and 19%, respectively, by the end of the century (Supplementary Tables 1 and 2). However, the projected changes in total biomass and total catch masked strong spatial and inter-species changes. By the end of the century, the bulk of the increase in total biomass and catch is located in the eastern part of the basin while the overall western part could experience a decrease by up to 23% under fishing status quo scenarios (i.e. current management system) (Figure 39, middle panel). However, a 40% decrease of the fishing mortality showed clear benefits for the total catch in the western basin, with most Geographical Sub-Areas (GSAs) experiencing a trend reversal, with an increase of catch up to 20% by the end of the century (Figure 39). For instance, total catch in the Gulf of Lions (GSA7), projected to decrease by 17% by the end of the century under RCP8.5 and fishing status quo scenario, could increase by 10% with a 40% decrease in fishing mortality. In the eastern part of the basin, a decrease in fishing mortality would lead to an additional increase of catch by 14% compared to the fishing status quo scenario projected by the end of the century under climate change. In the western basin, the increase in catch was mainly due to the increase in biomass of demersal, pelagic species other than small pelagics and benthic species while the increase in the eastern part was linked to the boom of thermophilic and/or non-native small pelagic species. By the end of the century, under a scenario combining the climate change RCP8.5 and a 40% decrease in fishing mortality, the decline of the total catch in the Adriatic Sea is projected to be more pronounced due to the decrease of small pelagic species induced by the increase of predator biomass (i.e. demersal biomass). Under the opposite fishing scenario, simulating an increase of fishing mortality by 40%, the decrease in catch in the western basin is projected to be less important than under fishing status quo scenario. This change is due to the increase in biomass of small pelagic species whereas demersal and large pelagic species sharply decrease. In the eastern part of the basin, total catch is projected to increase with a 40% increase in fishing mortality combined with RCP8.5, compared to the fishing status quo scenario by the end of the century.

This global increase is due to the boom of the biomass of small pelagic species, thermophilic and/or nonnative species while the biomass of demersal or other pelagic species (mainly large pelagics) is projected to decline.



Figure 39 : Projected relative changes in catch by the end of the century (2071 - 2100), by Geographical Sub-Area (GSA), resulting from the RCP8.5 climate change scenario combined with three different fishing scenarios (bottom: decrease by 40% of the fishing mortality, middle : status quo or business as usual management, top: increase by 40% of the fishing mortality). Changes were compared to baseline period (2006-2013).

Whatever the considered period, an increase in fishing mortality in the 21st century, even by only 10%, could lead to a decrease in demersal and other pelagic (mainly large pelagic fish species) biomass (Figure 40). In the baseline period, an increase for instance of 40% of the fishing mortality could lead to a decrease in demersal and other pelagic biomass by up to 14% and 4%, respectively, and the yields could decrease by ca. 26% and 4%, respectively. Under the climate change RCP8.5 scenario, the same negative trends were projected but with a higher magnitude. For the two future periods (2021-2050 and 2071-2100), small pelagic species (forage species) and benthic species are expected to benefit from the removal of

demersal and large pelagic species (Figure 40). Considering for instance a 40% increase of the fishing mortality, their biomass was projected to increase by ca. 33% and ca. 50%, respectively, by the end of the century. On the contrary, a global decrease in fishing mortality by 75% would lead to an increase in biomass for demersal, other pelagic and benthic species up to 48%, 104% and 74%, respectively, in the baseline period (i.e. without climate change) and up to 58%, 102% and 122%, respectively, under RCP8.5 by the end of the century. As a comparison, under the status quo fishing scenario combined with RCP8.5, the biomass of demersal and benthic species were projected to increase by ca. 3% and 32%, respectively, by the end of the century. Small pelagic species may not benefit from the global decrease in fishing mortality as a result of increase in plankton production counterbalanced the increase in predation pressure. As a result, the biomass of small pelagic species was projected to increase by 5% at the end of century, under a 75% reduction of the fishing mortality combined with RCP8.5.

Improving size-selectivity is expected to benefit demersal, other pelagic and benthic species which showed an increase in biomass in response to increased length at first catch, whereas an opposite trend was found for small pelagic species. Marked positive changes in biomass appeared only from an increase of at least 30% of the length at first catch (Figure 40).

Our projections suggested that acting on both fishing mortality and fishing selectivity would be beneficial to some species of high commercial interest which were projected to decrease in biomass due to climate change, if no change in management was undertaken. For instance, the biomass of European hake was projected to decrease by 26% by the end of the century as a result of climate change (RCP8.5) and business as usual fisheries management. By contrast, it was projected to increase by 30% if fishing mortality was reduced by 40% thereby offsetting climate change negative effects. On the other hand, due to trophic interactions, the biomass of European anchovy, projected to increase by 35% by the end of the century under climate change (RCP8.5) and status quo fishing scenarios, would only increase by 4% if a decrease of 40% of the fishing mortality would be applied.



Figure 40 : Projected relative change in biomass under climate change (RCP8.5) and various fishing scenarios. Changes were compared to current status quo scenario (dashed line) with climate and fishing conditions in 2006-2013. Lc corresponds to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

4.3.2 Projected changes in trophic indicators

The Mean Trophic Level of the community (MTLc; based on species composition in the ocean) showed an overall positive trend with lower fishing mortalities and larger size at first catch for all considered periods with or without climate change (Figure 41). However, due to climate change, whatever the type of fishing scenarios, the MTLc is globally projected to decrease by the end of the century compared to the baseline period. Only a reduction of at least 50% of the fishing mortality or an increase of at least 75% of the length at first catch would be likely to maintain or slightly increase the MTLc compared to the baseline period (Figure 41). Due to changes in biomass of demersal and benthic species, which are affected by an increasing predation pressure induced by the large increase of large pelagic species, the Marine Trophic Index (MTI; reflecting species composition of the catch) could decrease under the most "impacting" fishing scenarios (i.e. F -50%, F -75%, Lopt, Lmat). In all considered periods, fishing scenarios involving moderate changes in size-selectivity (i.e. an increase of length at first catch from 20% to 75%) appeared to be the most effective to maintain or increase MTLc and MTI simultaneously.



Figure 41 : Projected relative change in the Mean Trophic Level of the community (MTLc, purple points) and the Marine Trophic Index (MTI, yellow points) under climate change (RCP8.5 in middle and right-hand side panels) and various fishing scenarios (in x-axis). Changes were compared to current status quo scenario (dashed line) with climate and fishing conditions in 2006-2013. Lc corresponds to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

4.3.3 Projected changes in size-based indicators

Among the size-based indicators, the Large Fish Indicator (LFI) was clearly the most responsive indicator to changes in fishing pressure (Figure 42). In the baseline period (with current climatic conditions), the LFI was projected to increase by up to 106% with a 75% decrease in fishing mortality and to decrease by up to 18% with a 40% increase in fishing mortality. By the end of the century, under RCP8.5 scenario and considering a decrease by 75% or an increase by 40% of the fishing mortality, the LFI was projected to increase by 32%, respectively. As a comparison, the LFI was projected to decrease by ca. 16% under fishing status quo and RCP8.5 climate change scenario by the end of the century. A decrease in fishing mortality could thus lead to a greater proportion of large size individuals in the system, even in a climate change context. With change in size-selectivity, the LFI remained almost stable or slightly decreasing in all fishing scenarios, except in the two size selectivity scenarios Lopt and Lmat: in all

considered periods (with climate change or under current climatic conditions), only the Lopt and Lmat scenarios were projected to induce a large increase of the LFI, from 121% to 185%.

The Mean Maximum Length of community (MMLc) showed non trivial trends (Figure 42). In the baseline period, an increase in the fishing mortality of 30% could lead to an increase by 7% in the MMLc, resulting from a decrease in the largest individuals, followed by an increase in the medium size fish, and in turn a decrease in small size indivudals. By the middle and end of the century, under RCP8.5 and fishing status quo scenario, the MMLc was projected to decrease by ca. 10% and 5%, respectively. By decreasing the fishing mortality by 75% or by increasing the length at first catch in the same proportion, the MMLc was however projected to increase by 10% and 6%, respectively, by the end of the century under RCP8.5 scenario.



Figure 42 : Projected relative change in the Large Fish Indicator (LFI, brown points), the Mean Maximum Length of the community (MMLc, light green points) and the slope of size spectra (dark green) under climate change (RCP8.5) and various fishing scenarios. Changes were compared to current status quo scenario (dashed line) with climate and fishing conditions in 2006-2013. Lc corresponds to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

The slope of the community size spectrum (from 20 cm to 200 cm) steepened with increasing fishing mortality (the absolute value increased) with or without climate change (Figures 42 and 43). It remained

stable for most fishing scenarios involving a change in size-selectivity, except for Lopt and Lmat scenarios (Figure 42 and 43). There was no clear change of slope between periods. However, increasing the length at first catch up to the length at maturity or to the optimal length reference point was projected to increase oscillations of the community size spectra (Figure 43 and supplementary Figure 1).



Figure 43 : Projected community size spectra (log-log scale; between 20 and 200 cm) under climate change (RCP8.5) and various fishing scenarios. Linear regressions were applied. F corresponds to the fishing mortality rate and Lc to "length at first catch". Lmat: Length at maturity, Lopt: optimal length, Sq: Status quo.

4.3.4 Multivariate analysis of fishing and climate change scenarios

The first two dimensions of the PCA resumed 68.7% of the total inertia (Figure 44 and Supplementary Figures S2-S5). MTLc, MMLc, LFI, demersal biomass, other pelagic biomass and benthic biomass variables were positively correlated with each other and negatively correlated with total catch, small pelagic biomass and MTI. The first axis opposed fishing scenarios leading to an increase in biomass of demersals and pelagic species other than small pelagics (i.e. mainly large pelagic species) and associated with higher values of LFI and MTLc to fishing scenarios inducing an increase in small pelagic biomass and a decrease in the latter indicators. The second axis opposed fishing scenarios leading to a higher total biomass, a higher biomass of small pelagic species, a higher absolute value of the slope of the size spectrum to fishing scenarios leading to higher MTI and MTLc values (Figure 6). The PCA showed that, by the end of

the century, under RCP8.5 climate change scenario combined with any of the fishing scenario, the structure and functioning of the Mediterranean Sea would progressively evolved towards higher total biomass, with an increasing proportion of small pelagic species in the community and a decrease in large-size individuals (LFI, MMLc) and higher trophic level species (MTLc). Fishing scenarios that could slightly buffer such climateinduced changes in species composition were all oriented toward a decrease in the fishing mortality and an increase in the length at first catch (e.g. F -50%, F -75%, Lc +40%, Lc +75%, Lopt or Lmat) (Figure 6 and Supplementary Figure 5). In contrast, an increase in fishing mortality (e.g. F +30% or F +40%) could accentuate the impacts on the structure and functioning of the Mediterranean Sea as showed by the slight shift towards lower values of MTLc, MMLc, LFI or demersal and large pelagic biomass along dimension 1 of the PCA.



Figure 44 : Principal Components Analysis (PCA) of the 54 simulated fishing scenarios (18 fishing scenarios per period) under the baseline (2006-2013, in blue) and future periods under RCP8.5 scenario (2021-2050, in yellow; 2071-2100, in red). Ellipses represent concentration ellipses in normal probability.

4.4 Discussion

Exploratory scenarios, by examining a range of plausible futures based on potential trajectories of drivers (e.g. fishing management strategies, climate change), can contribute to assess and anticipate the impacts of drivers on biodiversity and ecosystem services in order to identify potential solutions to mitigate them(IPBES, 2016). Most conducted studies in the Mediterranean Sea projecting changes in marine populations or biodiversity were restricted to local scales, often focusing on one level of biological

organization, ignoring trophic interactions or considering only one of the many facets of global change (e.g. sea warming or overexploitation), thus neglecting potential interactions between drivers and between species (Albouy et al., 2014; Ben Rais Lasram et al., 2010; Colloca et al., 2013; Maravelias et al., 2014; Stergiou et al., 2016). There is an urgent need to develop new operational tools able to explicit the spatial multispecies dynamics of marine biodiversity under the influence of various pressures, in order to support management decisions and to move toward an effective ecosystem-based fisheries management (EBFM) in the Mediterranean Sea (Coll et al., 2013; Lehuta, Girardin, Mahévas, Travers-Trolet, & Vermard, 2016; Peck et al., 2018). Ecosystem models represent key quantitative tools to project the consequences of future management decisions by integrating available knowledge on the ecosystem across different scales (Collie et al., 2016; Lehuta et al., 2016; Plagányi, 2007). While previous modelling approaches in the Mediterranean Sea have focused on climate change impacts on specific biological compartments (e.g. Albouy, Guilhaumon, Araújo, Mouillot, & Leprieur, 2012; Benedetti, Ayata, Irisson, Adloff, & Guilhaumon, 2018; Chefaoui, Duarte, & Serrão, 2018) or local ecosystems (Corrales et al., 2018; Hattab et al., 2016; Libralato et al., 2015), here we project the effects of climate change and fisheries management strategies at the whole Mediterranean scale and in an integrated way, i.e. considering explicit and consistent changes in regional climate, ocean dynamics, nutrient cycle, plankton production, shifts in species distributions, their life cycles and their trophodynamic interactions (Moullec et al, accepted).

Our results highlight that under current environmental conditions (i.e. baseline), a reduction of fishing mortality or an increase in fishing selectivity could result in an increase in the biomass and catch of demersal, large pelagic species and benthic biomass. The resulting increased predation mortality exerted on small pelagics would reduce their biomass. Such a trophic cascade has already occurred in the Mediterranean Sea (Coll and Libralato, 2012; Lotze et al., 2011), has been projected in the Israeli continental shelf under climate change (Corrales et al., 2018), simulated in a marine protected area under various fishing management scenarios (Albouy et al., 2010), and observed in other ecosystems in the world (Andersen K. H. and Pedersen M., 2010; Daskalov et al., 2007). From an ecosystem perspective, small pelagics may not benefit as much from a global decrease of fishing pressure. Using a monospecific approach, Colloca et al. (2013) showed the positive effect of an exploitation at optimal length (*Lopt*) on the biomass of demersal and large pelagic fish stocks and the negative impact on the biomass of European anchovy stocks. The authors explained their results by the fact that *Lopt* was estimated lower than the current length at catch of European anchovy (Colloca et al., 2013). In our study, *Lopt* was estimated higher than the current length at catch, hence suggesting the major role of trophic interactions in population and community dynamics.

In contrast, for all considered periods, with or without climate change, we found that a global increase of fishing mortality would be beneficial to small pelagic species due to the release of predation by species at the top of the food chain (Baum and Worm, 2009; Steneck, 2012). Our simulations thus emphasized the emergence of winner and loser species from different management strategies. This point questions the relevance of several target reference points (e.g. MSY, Maximum Sustainable Yield) established by single-species assessments (Walters et al., 2005) to reach EBFM goals and highlights the need to consider trade-offs between ecosystem management objectives (Andersen et al., 2015; Essington et al., 2015; Koehn et al., 2017; Moullec et al., 2017). Under current climate conditions and fishing scenarios aiming at reducing fishing impacts, all ecological indicators obtained in our study underlined a potential restoration of the structure and functioning of the Mediterranean ecosystem as well as of marine resources, some of them being of high commercial interest in the region (e.g. European hake). These results are in line with past studies showing the benefits of reducing fishing activities in the Mediterranean Sea (Colloca et al., 2013; Corrales et al., 2018; Maravelias et al., 2014; Tserpes et al., 2016; Vasilakopoulos et al., 2014). On the contrary, our projections showed that an increase in fishing mortality, even moderate, could lead to a decrease in the biomass of demersal or large pelagic species (here included in other pelagic species), estimated to be highly overexploited by our OSMOSE model and by current stock assessments (FAO, 2018c). An increase in fishing pressure could therefore lead to changes of trophic functioning and increases in abundance of species with higher turnover rates, of smaller size and of low trophic level, as suggested by our ecological indicators and as observed by hindcast studies in the Adriatic Sea, the Catalan Sea, the Aegean Sea or at the Mediterranean scale (Coll et al., 2008b, 2009; Lotze et al., 2011; Piroddi et al., 2017). An increase in fishing mortality would then make Mediterranean ecosystem and marine resources more sensitive to climate forcing, with implications for fisheries sustainability and biodiversity conservation (Hidalgo et al., 2011; Perry et al., 2010).

Our projections under climate change (RCP8.5, 2021-2050 and 2071-2100 periods) showed that a reduction in fishing mortality or a larger length at first catch could dampen climate-induced changes on ecosystem structure and functioning and likely rebuild overexploited marine resources by the middle and end of the century. In addition, by the end of the century, climate change and the projected increase in plankton production, which would be beneficial to planktivorous fish (Moullec et al., accepted), could mitigate the negative impact induced by the increase in predation by large demersal and pelagic species on small pelagic biomass under fishing reduction and size-selectivity scenarios. However, we showed that the increase of small pelagic fish is mainly driven by thermophilic and/or non-native fish species such as *Etrumeus teres* in the southeastern part of the basin (Moullec et al., accepted), raising new questions on

the potential of fishers, markets and seafood consumers to adapt to this projected change (Galil, 2008; Lam et al., 2016; Weatherdon et al., 2016).

Recent studies conducted in the Mediterranean sea at local scale (Corrales et al., 2018) and at global scale (Carozza et al., 2019; Cheung et al., 2018b; Free et al., 2019; Gaines et al., 2018; Galbraith et al., 2017; Sumaila et al., 2019) also demonstrated the numerous benefits of a higher regulation of fishing activities on marine ecosystems and resources even, and especially, in a climate change context. Our fishing reduction scenarios showed a global restoration of the Mediterranean Sea, with an increase in the proportion of large fish and of high trophic level species (as suggested by the trend of indicators such as the LFI, the MTLc or the slope of linear size spectra), however our results highlighted that the Mediterranean communities would continue to shift toward an increase of the biomass of small pelagic species, of low trophic levels and of smaller size, thermophilic and/or non-native. In addition, our results warned that an increase in fishing mortality would exacerbate some climate induced-changes such as the decrease in the proportion of large fish species and of high trophic level species, and the increase in the biomass of small pelagics among which some non-native species could increase in proportion (Moullec et al., accepted).

We showed that under climate change, the total catch is projected to decrease in all the western Mediterranean Sea (up to 23%) by the end of the century under climate change and status quo fishing. An increase in fishing mortality could exacerbate the projected trend, with an increase of smaller size and lower trophic level species (forage fishes) and a decrease of demersal and large pelagic species in the community, weakening the fishing activity in this part of the basin. On the contrary, a reduction in fishing mortality would result in more catch by the end of the century than at the baseline period (2006-2013), composed of individuals and species of larger size and higher trophic levels, generally associated with higher prices in the Mediterranean Sea (FAO, 2018c). Reflecting the proportion of large predatory fish in the catch, the Marine Trophic index (MTI) is projected to respond in a non-monotonous way to the reduction of fishing mortality or the increase in size at first catch, first increasing but then decreasing when fishing mortality is reduced by more than 30% or if the size at first catch is at Lopt or Lmat. Species of medium trophic levels, higher than 3.25 and lower than 4, which composed the bulk of the total biomass, were indeed affected by an increasing predation pressure induced by the large increase in large pelagic species, thus driving the decrease in MTI. The projected change will likely be associated to a tropicalization of the catch, which is already taking place in the Mediterranean Sea as shown by Tsikliras & Stergiou (2014).

As shown by previous studies involving monospecific approaches but disregarding climate change impacts, Mediterranean Sea fisheries must necessarily evolve toward a reduction of fishing mortality and

an improvement of fishing selectivity to be sustainable (Cardinale and Scarcella, 2017; Colloca et al., 2013, 2017; Tsikliras et al., 2015; Vitale et al., 2018). Many studies showed the positive effects of an increase of size selectivity on the population dynamics of the main targeted species in the Mediterranean Sea, however management targets could only be achieved through a radical change in fisheries selectivity (Colloca et al., 2013; Maravelias et al., 2014; Tserpes et al., 2016; Vasilakopoulos et al., 2014). With a decrease in fishing mortality and an improvement of selectivity, Mediterranean stocks, especially demersal stocks for which the current selectivity is far from optimal, could be more resistant to fishing and could produce higher longterm yield (Vasilakopoulos et al., 2014). Nonetheless, the beneficial effects of increasing the size at first catch on ecosystem structure and functioning are not fully consensual (e.g., Breen et al., 2016; Froese et al., 2016; Garcia et al., 2012; Law et al., 2016, 2015; Rochet et al., 2011). Some studies demonstrated that the outcome of heavy fishing with minimum-size regulations is major disruption to the structure and function of aquatic ecosystems (Law et al., 2015). Here, using different ecological indicators, we showed that exploiting species at size at maturity (*Lmat* in this study) or at optimal length (*Lmat*, Froese, Winker, et al., 2016) could allow to minimize the impact of fishing on ecosystem structure but could destabilize the biomass flow in the community size spectra by amplifying oscillations of this flow. Moreover, at current fishing mortality level, oscillations have wider amplitude with the increase in size-selectivity. Rochet and Benoît (2012) observed the same pattern with a more simplistic size-spectrum model and highlighted a possible risk for population and community dynamics.

While this study represents a significant progress in assessing the potential ecosystem effects of different fisheries management strategies under climate change, various sources of uncertainty are associated to our projections. The first source of uncertainty lies in the range of fishing scenarios that are rather simplistic as they do not incorporate spatial, seasonal or ontogenic variations in the fishing mortality applied to each species. For example, we did not consider adaptative responses of fisheries to potential changes in species abundance and distribution. As Cheung et al. (2010), we assumed that the exploitable area of a species followed the species distribution. In addition, we simulated global and simultaneous changes of fishing mortality or selectivity for all exploited species which is unlikely, even if Mediterranean fisheries are by nature plurispecific (FAO, 2018c; Stergiou et al., 2003). Moreover, the different fishing fleets operating in the Mediterranean basin, artisanal or industrial, were not distinguished and simulations were performed assuming a unique theoretical fishing fleet targeting all exploited species with current distribution of fishing mortalities across species. Finally, we used a simple knife-edge size selectivity, but as the type of fishing selectivity could influence the outcomes of the simulations, future works with OSMOSE
should consider different selectivity curves either sigmoid functions or gaussian selectivity curves that are more realistic (Rochet and Benoît, 2012)..

There are also uncertainties regarding the whole modelling chain developed in this study, from the regional climate model CNRM-RCSM4 to the high trophic level model OSMOSE. The different uncertainty sources (e.g. structural, linked to model parameterization or to scenarios) need to be addressed in future work to increase the credibility and relevance of ecosystem model projections, but the methods and studies dealing with such challenges are still lacking for complex ecosystem models (IPBES, 2016; Payne et al., 2016).

As we only modelled a small range of drivers and impacts in our study, our results are most likely conservative. We did not consider, for instance, other potential effects of climate change and greenhouse gas emissions on marine ecosystems and resources such as changes in oxygen concentration on the eco-physiology of marine organisms, or ocean acidification on marine organisms, nor the impacts of pollution or habitat destruction (Peck et al., 2018; Pereira et al., 2010). We also did not consider the bathymetric displacement of species in response to climate warming. Such a vertical displacement, towards cooler and deeper waters, has been reported in the Mediterranean Sea for species such as *Mullus barbatus* (Red mullet) or *Merluccius merluccius* (European hake) (Galil and Zenetos, 2002). The shift in vertical distribution is expected to affect species availability to fisheries and could thus exacerbate the projected decline in commercial catches.

Ecosystem level indicators, such as those used in this study, offer the possibility to track ecosystem and marine resources status under climate change and fishing impacts and to support decision-making for an Ecosystem Approach to Fisheries (EAF; (Coll et al., 2016a; Fulton et al., 2005b). The non-linear or low responses of some indicators such as the Mean Maximum Length of the community (MMLc) or the Mean Trophic Level of the community (MTLc), highlight the need to consider a suite of complementary indicators. All indicators used in this study were complementary to provide an overview on ecosystem changes and to detect a large range of impacts from fishing. The use of total biomass or total catch were informative at global scale but masked for instance changes in the species composition of the community or the strong spatial heterogeneity of the impacts. The oscillations along the size spectrum induced by an increase in large size individuals and a decrease in lower size organisms were not captured by changes in MMLc in function of fishing scenarios. Our results also showed that the capacity of an indicator to track fishing effects depends of the fishing management strategy. For example, the slope of the size spectrum remained almost stable for the majority of the scenarios involving size selectivity changes but showed clear changes with fishing mortality scenarios. For all scenarios, the Large Fish Indicator (LFI) appeared as the most suitable to detect a change in ecosystem structure under climate and fishing forcing. This finding is in line with Halouani et al. (2019) who identified the LFI as a key size-based indicator to reflect a change in the status of the Gulf of Gabes ecosystem in the Mediterranean Sea.

Globally, this study highlights the necessity for Mediterranean fisheries to move toward a global decrease of the fishing mortality, meaning the implementation of non-mutually exclusive management measures such as the decrease in the capacity of the most impacting fishing fleets, i.e. bottom and pelagic trawlers (Bănaru et al., 2013; Coll et al., 2006b; Corrales et al., 2015; Hattab et al., 2013a; Maynou, 2014; Piroddi et al., 2015a), the application of Total Allowable Catches (TAC) and quotas regulation for several species and/or spatio/temporal closures of the fishing activity (European Commission, 2018; STECF, 2016). Our results also emphasize the need to improve the size selectivity of fishing gears by fixing and strengthening the control on minimum reference sizes and by establishing more restrictive rules on fishing gears (e.g. mesh size). Fisheries management in the Mediterranean basin needs to adapt to climate change (FAO, 2018b) as we showed that it was impacting marine resources in different ways depending on their location in the basin and in the trophic web, with large demersal and pelagic species in the western Mediterranean sea likely to be more vulnerable to climate-induced changes. Failure to recognize the impact of warming on climate-sensitive fish stocks and ecosystems could indeed contribute to overfishing (Pershing et al., 2015).

Chapitre 5 Conclusion et perspectives

5.1 Changement global et modélisation

Le changement global, à travers le changement climatique, les phénomènes de pollution, d'eutrophisation, de dégradation et/ou de perte d'habitats, d'invasions biologiques et de surexploitation des ressources affecte dès aujourd'hui les écosystèmes et la biodiversité qu'ils hébergent en mer Méditerranée (Coll et al., 2010; Halpern et al., 2015). Ces différents forçages agissent en synergie ou se cumulent (Mora et al., 2007; Sala et al., 2000), affectent tous les niveaux d'organisations écologiques, des compartiments biotiques aux compartiments abiotiques, des individus aux communautés, des processus écologiques aux services écosystémiques fournis (e.g. Barange et al., 2014; Cardinale et al., 2012; Cury et al., 2008). De ce constat émerge la nécessité d'approches holistiques visant à analyser et anticiper les nombreuses surprises écologiques survenant dans les socio-écosystèmes marins (Cury et al., 2008; Nicholson et al., 2019; Rose et al., 2010). Parmi les approches existantes, la modélisation End-to-End, par l'intermédiaire d'une représentation simplifiée de l'intégralité d'un réseau trophique et de l'environnement abiotique associé, occupe une place de choix (Fulton, 2010; Kaplan and Marshall, 2016; Nicholson et al., 2019; Rose and Allen, 2013; Travers et al., 2007). Par le couplage de modèles existants de physique, de biogéochimie et de biodiversité, les modèles End-to-End permettent la prise en compte des forçages dynamiques du climat et des impacts anthropiques (e.g. exploitation par la pêche) sur les différentes composantes trophiques d'un écosystème et sur les multiples interactions qui les unissent (Cury et al., 2008; Travers et al., 2007). Ce type de modélisation intégrée permet le développement de scénarios plausibles d'évolution de la biodiversité marine sous l'influence combinée du climat et de la pêche, par exemple. L'établissement de scénarios d'évolution de la biodiversité et des services écosystémiques est un enjeu capital pour accroître la prise de conscience collective des tendances futures des socio-écosystèmes, guider les stratégies de gestion et inciter la prise de décision dans un monde qui change rapidement (IPBES, 2016; Mouquet et al., 2015; Nicholson et al., 2019; Parmesan et al., 2011; Pereira et al., 2010). Ces considérations sont à la base de la réflexion autour du développement d'un modèle End-to-End dédié à la Méditerranée, OSMOSE-MED, capable de proposer des scénarios de biodiversité à l'échelle du bassin.

5.2 OSMOSE-MED, une avancée significative pour la gestion écosystémique

Le cœur du travail de thèse (Chapitre 2) a porté sur la construction d'un modèle End-to-End qui permette d'intégrer plusieurs années de projets de recherche menés en Méditerranée (e.g. sur les traits d'histoire de vie, sur les niches climatiques, sur les modèles physique et biogéochimique et leurs implémentations sous scénarios IPCC). Le concept "slow science" prend tout son sens face à ce type d'approche modélisatrice (Owens, 2013). Plus de trois années auront été nécessaires pour parvenir à (i) la paramétrisation (ca. 3200 paramètres nécessaires pour initialiser OSMOSE-MED, plus de 140 sources scientifiques mobilisées), (ii) la calibration du modèle via l'utilisation d'un algorithme évolutionnaire (près de 200 paramètres estimés), jamais encore sollicité pour une telle configuration, et le recours à un cluster de calculs haute performance (DATARMOR; 36 nœuds de calculs et 4 To de mémoire physique mobilisés 24h/24 pendant plus de 2 ans) et (iii) la validation et l'utilisation du modèle pour projeter l'évolution de la biodiversité marine en Méditerranée sous l'influence du changement climatique et de la pression de pêche (la 24^{ème} version du modèle est présentée dans cette thèse, plus de 500 Go de fichiers de sorties du modèle ont été analysés pour produire les résultats). A notre connaissance, la chaîne de modélisation mise en œuvre est la plus complète et cohérente développée à l'échelle du bassin. Le modèle se veut rassembler les meilleures connaissances biologiques et écologiques disponibles à l'heure actuelle en Méditerranée. OSMOSE-MED permet une mise en lumière des lacunes scientifiques dans certains domaines de recherche (e.g. selon Dimarchopoulou et al. (2017), il n'existe quasi aucune information bio-écologique pour 58 % des espèces de poissons en Méditerranée), une mise en cohérence de l'information disponible et l'identification de verrous au développement d'approches intégratives, dont le principal consiste probablement en l'accès libre à la donnée (Piroddi, 2016).

Pour des raisons pragmatiques de temps et de coût de calculs, et en raison de la grande quantité d'informations nécessaires pour paramétrer le cycle de vie des espèces, les applications OSMOSE explicitent généralement les processus écologiques de 10 à 15 espèces de hauts niveaux trophiques (Fu et al., 2017). Les précédentes expériences de modélisation avec OSMOSE amenaient à douter de la faisabilité d'une telle application à l'échelle de l'ensemble de la Méditerranée. OSMOSE-MED représente donc la première application OSMOSE construite avec une si grande richesse spécifique (100 espèces) et implémentée à une échelle spatiale aussi vaste (2.5 millions de km²) sans avoir recours à une dégradation importante de la résolution spatiale (20x20 km).

L'approche OSMOSE-MED permet pour la première fois d'appréhender dans un cadre unique : la dynamique spatiale d'une centaine d'espèces en interaction, les traits d'histoire de vie représentant le cycle de vie complet des espèces ainsi que les forçages induits par le climat et la pression de pêche. Les changements de distributions spatiales des espèces, via l'implémentation de modèles d'enveloppe climatique, et l'évolution de la production planctonique, via les projections d'Eco3M-S, sous l'effet du changement climatique sont explicités dans les projections futures. Plusieurs facettes du changement global (surexploitation, changement climatique, expansion géographique des espèces non-natives) sont également considérées.

La grande majorité des espèces considérées dans notre étude n'étant pas endémique au bassin méditerranéen, les enveloppes climatiques ont été inférées, contrairement aux précédents travaux menés en Méditerranée (Albouy et al., 2015a; Ben Rais Lasram et al., 2010), sur la totalité de leur niches thermiques et salines réalisées (i.e. à l'échelle globale, sur des données climatiques observées et non simulées), ceci afin de capter la niche climatique complète des espèces (i.e. l'ensemble des intervalles de variabilité des conditions climatiques où l'espèce est présente) et d'améliorer les capacités prédictives des modèles mis en place (Hattab, 2014; Thuiller, 2004).

Contrairement aux approches types Ecopath with Ecosim ou Ecospace (Coll and Libralato, 2012), les relations interspécifiques ne sont pas pré-établies mais émergent des conditions locales rencontrées par un individu au cours de son cycle de vie. Ce point fait d'OSMOSE un outil clé pour étudier les changements de structure et de dynamique trophique de la Méditerranée au cours du 21^{ème} siècle. Enfin, différents niveaux d'organisations biologiques, de l'individu (le banc dans OSMOSE) à la communauté, sont pour la première fois considérés dans les projections futures.

Certes, l'approche de modélisation entreprise est complexe, chronophage et gourmande en données et en ressources numériques, mais elle reste réaliste et faisable à l'échelle d'un projet de recherche et ouvre, une fois développée, la possibilitée d'exploration d'une multitude de questions de recherche.

5.3 Que révèlent les projections futures d'OSMOSE-MED?

Les précédents travaux de modélisation conduits en Méditerranée ont projeté des changements biogéographiques de la biodiversité marine (des poissons côtiers plus précisément) face au changement climatique (Albouy et al., 2012, 2013; Ben Rais Lasram et al., 2010). Ces travaux alors pionniers, basés principalement sur des approches corrélatives via la modélisation d'enveloppes climatiques, ont toutefois négligé un certain nombre de processus écologiques structurants et ne permettaient pas d'inférer les changements d'abondance des espèces et les flux trophiques qui les relient (Pellissier et al., 2013; Urban et al., 2016). Dès lors, OSMOSE-MED constitue une approche complémentaire à l'étude des réponses écosystémiques de la Méditerranée face aux changements globaux.

Les projections effectuées avec le modèle end-to-end OSMOSE-MED mettent en évidence les changements de biodiversité marine induits par l'évolution du climat au cours du 21^{ème} siècle (Chapitre 3). Au niveau de l'ensemble de la Méditerranée, la biomasse et les captures totales des organismes de hauts niveaux trophiques (poissons et macro-invertébrés) pourraient augmenter respectivement de 22% et 7% d'ici la fin du siècle mais cette tendance est très hétérogène et s'accompagnera d'une réorganisation du réseau trophique, des assemblages d'espèces et des communautés. Des espèces gagnantes, principalement pélagiques, de plus petites tailles, situées dans les étages inférieurs du réseau trophique, thermophiles et/ou exotiques, se démarqueront des espèces perdantes, situées plus haut dans la pyramide trophique, subissant un décalage avec des proies potentielles suite à des contractions et/ou des déplacements de leurs aires de distribution géographique. En outre, l'évolution globale de la biomasse ou des captures en Méditerranée masquent des contrastes spatiaux marqués, le bassin occidental se distinguant du bassin oriental par une réduction importante, jusqu'à 23 %, des captures d'ici la fin du 21^{ème} siècle. Selon la stratégie de pêche actuelle, la composition spécifique des captures évoluera également. Dans l'ensemble, les changements de biogéographie des espèces, associés aux changements de production planctonique projetés, suggèrent des modifications de la structure et du fonctionnement trophique de l'écosystème méditerranéen. Ces changements auraient la capacité d'accentuer la sensibilité des ressources halieutiques, des écosystèmes et des activités humaines qui en dépendent à la variabilité environnementale d'une part, aux invasions d'espèces non indigènes d'autre part. Ces résultats appellent à une gestion plus efficace de l'activité de pêche, plus restrictive, intégrative et transnationale à l'échelle du bassin méditerranéen, une gestion écosystémique visant à atténuer les effets du changement climatique sur les écosystèmes et les ressources.

La situation des ressources halieutiques méditerranéennes a atteint un stade critique (Cardinale and Scarcella, 2017; Colloca et al., 2017). L'intensité de pêche actuelle est en moyenne 2 à 3 fois supérieure à celle produisant le Rendement Maximum Durable (RMD). Bien que des efforts aient été entrepris ces dernières années, à l'instar du projet MedFish4Ever ou du plan pluriannuel pour l'exploitation des démersaux en Méditerranée occidental (European Commission, 2018; STECF, 2016), pour réduire la pression de pêche, la situation ne semble guère s'améliorer et certaines espèces affichent des records de mortalités par pêche (FAO, 2018b). Une telle intensité de pêche n'est pas sans affecter la structure du réseau trophique et le fonctionnement de l'écosystème méditerranéen et sans menacer la durabilité de l'activité de pêche (Coll et al., 2010; Hidalgo et al., 2011; Lotze et al., 2011; Micheli et al., 2013a). Les résultats de travaux menés à l'échelle globale sont clairs ; d'une part la perturbation de pêche pourrait agir en synergie avec le changement climatique exacerbant et accélérant les impacts négatifs (Brander, 2010; Hsieh et al., 2006; Perry et al., 2010; Planque et al., 2010), d'autre part, une amélioration globale de la situation des stocks et de l'état de santé des écosystèmes permettraient une plus grande résilience et productivité de ces derniers (Burgess et al., 2018; Carozza et al., 2019; Gaines et al., 2018; Galbraith et al., 2017; Worm et al., 2009). Dans ce cadre, nous avons montré qu'une diminution de la pression de pêche à l'échelle du bassin méditerranéen, par l'intermédiaire d'une réduction de la mortalité par pêche ou d'une amélioration de la sélectivité (i.e. une plus grande taille à première capture) aurait le potentiel pour reconstituer les biomasses des espèces démersales, pélagiques (autres que les petits pélagiques) et benthiques, sous influence du changement climatique (Chapitre 4). Le panel d'indicateurs écologiques évalué pour chaque scénario de pêche met en avant les effets bénéfiques d'une réduction de la pression de pêche, pour la biodiversité, pour préserver les hauts niveaux trophiques et les individus et/ou espèces de grandes tailles et pour inverser les tendances négatives des captures projetées en Méditerranée occidentale d'ici la fin du siècle. Nos résultats, cohérents avec la situation actuelle des pêches en Méditerranée, alertent également sur les effets néfastes d'une possible augmentation de la mortalité par pêche dans le bassin. Cette augmentation ne ferait qu'exacerber les effets induits par le climat sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, en particulier dans l'ouest du bassin méditerranéen. Par le jeu des interactions trophiques, une augmentation de la mortalité par pêche pourrait conduire à une augmentation d'abondance des espèces de petits pélagiques, bénéficiant d'un relâchement de prédation des prédateurs supérieurs, et d'une diminution des biomasses des espèces démersales et des grands pélagiques. La prise en compte des interactions trophiques et les réponses non-linéaires des espèces, des groupes ou des indicateurs utilisés face à différents scénarios de pêche éclairent sur la notion de compromis inhérente à la gestion écosystémique des ressources halieutiques. Toutes les espèces, tous les niveaux trophiques ne pourront être "gagnants" au même niveau face à une réduction globale de la pression de pêche. En outre nos résultats établissent un constat : les scénarios de gestion des pêches implémentés ne permettront pas de compenser totalement les effets induits par le changement climatique dans le cas d'émissions fortes de gaz à effet de serre (RCP8.5), seulement les atténuer si la pression de pêche diminue. Dès lors, limiter le réchauffement à 1.5-2°C comme signifié par les Accords de Paris apparaît comme une urgente nécessité.

5.4 Les limites de l'approche End-to-End OSMOSE-MED

En dépit du degré croissant de réalisme et d'intégration des modèles écosystémiques, tout processus de modélisation induit inévitablement des simplifications et approximations de la réalité complexe d'un système ; c'est particulièrement vrai en milieu marin (Grimm et al., 2017; Gunawardena, 2014). Notre approche n'échappe pas à la règle, nous en discutons ses limites ici.

Pour des raisons méthodologiques et pratiques, la mortalité par pêche exercée sur les espèces exploitées n'est pas spatialisée dans OSMOSE-MED. Le modèle fait l'hypothèse d'une distribution uniforme dans le temps et l'espace de la mortalité et de l'effort de pêche (exceptée pour le thon rouge Thunnus thynnus pour lequel une saisonnalité de l'activité de pêche est définie). Ce choix constitue probablement le point le plus critique dans une perspective d'utilisation du modèle à des fins de gestion écosystémique. En Méditerranée, comme à l'échelle globale, l'effort de pêche se concentre principalement sur les plateaux continentaux (e.g. Kroodsma et al., 2018; Maynou et al., 2011) et induit donc une pression spatiale hétérogène sur la structure et le fonctionnement trophique des écosystèmes. L'intégration d'une dimension spatiale au paramètre de mortalité par pêche appliquée à chaque espèce est implémentée dans la nouvelle version du modèle OSMOSE. Sa prise en compte dans OSMOSE-MED améliorerait notre représentation actuelle des impacts de la pêche sur les structures (e.g. démographiques) locales des populations et des communautés et nos projections futures dans un contexte de changement climatique (Bianchi et al., 2000; Halouani et al., 2015; Hsieh et al., 2008; Jennings and Kaiser, 1998; Ottersen et al., 2006; Perry et al., 2005; Planque et al., 2010). Toutefois, ce type d'implémentation requiert une grande quantité d'information et de bonne qualité, information le plus souvent inexistante ou difficile d'accès à l'échelle du bassin, notamment dans sa partie orientale (Katsanevakis et al., 2015; Piroddi, 2016; Piroddi et al., 2015b). La seule utilisation des bases de données de la GFCM (General Fisheries Commission for the Mediterranean, GFCM (2018)) pourrait entrainer un biais nord-sud, ouest-est, dans la modélisation. La solution pourrait vraisemblablement passer par l'utilisation des données VMS ou AIS (Vessel Monitoring System et Automatic Identification System, Kroodsma et al. (2018)) pour estimer un indice d'effort de pêche mais là encore, un biais persisterait par l'absence d'équipement de ce type de système sur un grand nombre de navire de pêche opérant en Méditerranée (plus de 80% des unités de pêche sont inférieures à 12 m, FAO (2018c)). Pourrait alors être envisagé la définition de stocks dans la modélisation OSMOSE, avec l'application de mortalités par pêche distinctes, estimées par les évaluations de stock réalisées à l'échelle des GSAs (Geographical Sub-Areas). Ceci impliquerait de modéliser avec OSMOSE autant d'espèces que de stocks identifiés et de considérer ces stocks comme des unités biologiques valides, ce qui n'est pas nécessairement le cas en Méditerrannée (Fiorentino et al., 2014). A titre d'exemple, le projet STOCKMED a identifié sur la base de critères biologiques et écologiques, 4 à 5 stocks distincts de merlu à l'échelle du bassin (27 GSAs en Méditerranée).

Le forçage d'OSMOSE par des cartes uniques de distribution spatiale des espèces, i.e. sans changement spatio-temporel lié à l'ontogénie, constitue également une limite sérieuse à notre approche. Un certain nombres d'espèce modélisées réalisent en effet des changements de distribution ontogéniques pouvant moduler les dynamiques de population et les interactions proie-prédateur locales (Macpherson, 1998; Methratta and Link, 2007). Différentes approches modélisatrices ont été développées en Méditerranée, notamment à travers un des volets du projet MEDISEH (Mediterranean Sensitive habitat, Giannoulaki et al. (2013a)) visant à modéliser la distribution spatiale des zones de nourricerie ou de reproduction des principales espèces exploitées. Les distributions prédites par MEDISEH ont pu être collectées et utilisées dans les premiers développements d'OSMOSE-MED. De même, les distributions spatiales du merlu et du thon rouge, en fonction de la taille des individus (juvéniles et adultes) issues des travaux de Druon et al. (2015, 2016) étaient initialement intégrées à notre modèle. Néanmoins, sans disposer des modèles de distribution développés, l'utilisation de ces distributions pour la période actuelle (2006-2013) ne permettaient pas d'effectuer des projections de changement de répartition spatiale sous l'influence du changement climatique. Les méthodologies distinctes développées par Giannoulaki et al. (2013b) ou Druon et al. (2015) pourraient être employées pour prédire puis projeter les répartitions actuelles et futures des espèces selon différents stades ontogéniques. L'approche utilisée par Hattab et al. (2014) et Halouani et al. (2016b) à l'échelle du golfe de Gabès, basée sur les relations espèce-habitat, les approches classiques d'enveloppes climatiques et le concept de filtre hiérarchique, pourraient également offrir une alternative fiable pour prédire la distribution spatiale des espèces. L'émergence de bases de données européennes telle que EMODnet (http://www.emodnet.eu/) compilant, entre autres, des cartographies d'habitat autorisent désormais ce type de modélisation de niche à l'échelle de la Méditerranée. Enfin, pour affiner la distribution spatiale des espèces, notamment pour les plus côtières, une diminution de la résolution de la grille employée (dans notre étude un pixel équivaut à 400 km²) pourrait être envisagée. Les premières versions d'OSMOSE-MED considéraient une grille de résolution 10 x 10 km correspondant à la grille généralement utilisée pour la planification de stratégie de conservation en Méditerranée (Giakoumi et al., 2013). Cependant, cette résolution est très vite apparue trop haute pour des raisons pragmatiques de temps de calculs et de ressources informatiques nécessaires lors de la phase de calibration. Sans contrainte de temps inhérent à un travail de thèse, l'utilisation d'une grille de 100 km² est théoriquement possible.

OSMOSE-MED ne prend pas en compte les effets induits par le réchauffement climatique sur la physiologie des individus. Pourtant chaque espèce évolue dans une fenêtre environnementale, thermique, dont sa fitness et ses performances physiologiques dépendent. A mesure que le réchauffement climatique s'intensifie, la fenêtre thermique propre à chaque espèce se réduit et les performances liées à la croissance, à la reproduction, à l'alimentation, au comportement ou encore à la compétitivité évoluent et peuvent ne plus être optimales (Mazumder et al., 2015; Pörtner and Farrell, 2008). L'intégration d'un effet de la température, de la salinité, du pH ou de l'oxygène sur les taux de croissance, d'alimentation et/ou de mortalité naturelle permettrait d'évaluer les effets des changements abiotiques de l'échelle spécifique à l'échelle des communautés (Cheung, 2018; Cheung et al., 2009, 2011, 2013a; Sheridan and Bickford, 2011). L'effet de la température sur ces processus pourrait être implémenté via une fonction d'Arrhenius (Brown et al., 2004) comme Blanchard et al. (2012) l'ont mis en place dans un modèle trophique basé sur la taille.

Dans les projections futures, le potentiel adaptatif, phénotypique ou évolutif, des espèces face aux changements climatiques et à la pression de pêche n'est pas pris en compte (e.g. Crozier and Hutchings, 2014; Marty et al., 2015). Or, les espèces marines ont la capacité de s'adapter aux changements globaux, par le biais de la plasticité phénotypique ou de l'évolution, par des modifications des traits d'histoire de vie, des paramètres physiologiques ou bioénergétiques. La prise en compte du potentiel adaptatif des espèces dans un contexte multi-spécifique devrait permettre d'évaluer la capacité des populations marines à s'adapter aux impacts des perturbations anthropiques et d'affiner les projections d'évolution de la biodiversité (Donelson et al., 2019; Lavergne et al., 2010). Le développement du modèle EVO-OSMOSE, débuté en 2019 et basé sur l'ajout de modules évolutif et bioénergétique au modèle OSMOSE, permettra de considérer et d'analyser les dynamiques éco-évolutives des populations et leurs conséquences pour l'exploitation durable des ressources et le futur de la biodiversité. Il pourrait être envisagé d'ajouter ces modules à l'application OSMOSE-MED.

Comme la plupart des modèles écosystémiques à visée opérationnelle, l'incertitude associée à nos projections n'est pas évaluée (Thuiller et al., 2019). Selon Piroddi et al. (2015b), la majorité (61%) des modèles écologiques développés en Europe ne sont pas en mesure de prendre en compte l'incertitude associée à leurs sorties. Pour les 39% restants, l'incertitude est le plus souvent considérée en comparant les sorties des modèles à des données observées. C'est la méthodologie employée dans cette thèse mais elle n'est pas suffisante pour générer un degré de confiance suffisamment élevé pour être employé en routine à des fins de gestion et de conservation (Gal et al., 2014; Hyder et al., 2015; Kaplan and Marshall, 2016). Avec la complexité croissante des modèles écologiques, notamment End-to-End, les différentes sources d'incertitude, structurelles, liées à la qualité et à la variabilité des paramètres en entrée ou au choix des scénarios socio-économiques (RCPs) implémentés, doivent pouvoir être estimées dans les projections (Cheung et al., 2016; Fulton et al., 2003; Payne et al., 2016). La propagation de l'incertitude le long de la chaîne de modélisation, du modèle physique NEMOMED (CNRM-RCSM4) au modèle de communauté OSMOSE n'a également pas pu être évaluée pendant cette thèse et une analyse de sensibilité rigoureuse des principaux paramètres en entrée du modèle OSMOSE n'a pas été conduite, principalement par manque de méthodologies existantes pour ce type de modélisation ou en raison du challenge que représente l'analyse d'incertitude face à des modèles aussi complexes (Fulton, 2010; IPBES, 2016; Kaplan and Marshall, 2016). Ce point constitue un verrou méthodologique certain qui devrait pouvoir être prochainement levé grâce au travaux en cours impliquant le modèle OSMOSE (Lujan, com. pers.) et se basant sur les méthodologies développées par Lehuta et al. (2010) et Hansen et al. (2019) pour identifier les paramètres les plus sensibles du modèle OSMOSE. L'établissement de projections selon différents scénarios socioéconomiques (e.g. RCP2.6, 4.5 ou 6) pourrait constituer une première prise en compte de l'incertitude et permettrait l'identification de bornes d'évolution possible du climat, de la biodiversité et des écosystèmes, l'utilisation d'un ensemble de sorties (e.g. moyennées) de modèles biogéochimiques pour forcer OSMOSE en constituerait une seconde (Araújo and New, 2007; McMahon et al., 2015). A l'échelle globale, la comparaison de sorties de modèles de système terrestre (ESM où Earth-System Model) ou de circulation générale (GCM où General circulation model) est la méthodologie la plus généralement employée (Barange et al., 2014; Bryndum-Buchholz et al., 2019; IPCC, 2014; Lotze et al., 2018) pour produire des projections "consensus" et s'affranchir de l'incertitude inhérente à chaque modèle. En outre, l'inter-comparaison de modèles écosystémiques, émerge progressivement et représente probablement, à l'instar du projet Fish-MIP (Tittensor et al., 2018), l'une des meilleures approches pour produire des projections réalistes et fiables en s'affranchissant des potentiels biais propres à chaque type de modélisation (Cheaib et al., 2012). Ce point appelle au développement de modèles écosystémiques à l'échelle du bassin Méditerranéen, modèles qui permettront une comparaison des sorties et l'établissement de projections d'ensemble.

5.5 Perspectives de recherche

Le développement d'une approche telle qu'OSMOSE-MED offre la possibilité d'explorer une multitude de questions scientifiques. Parmi ces questions, quatre retiennent particulièrement mon attention (et ma curiosité). Une première ébauche de raisonnement et de méthodologie est présentée cidessous.

5.5.1 La prise en compte des interactions trophiques modifie-t-elle les projections des changements biogéographiques de la richesse spécifique ?

L'estimation des aires de répartition des espèces via la modélisation de niche résulte de la quantification des liens entre la distribution géographique des espèces et des variables environnementales (abiotiques). Cette approche permet d'approximer la niche fondamentale ou potentielle des espèces (Thuiller, 2004). Or, la niche écologique d'une espèce, *sensu* Hutchinson (1957), est un hypervolume dans un espace multi-dimensionnel, où les interactions biotiques, en particulier les interactions trophiques, jouent un rôle majeur dans sa structuration. La répartition spatiale d'une espèce est donc influencée localement par les processus de prédation, compétition, mutualisme ou facilitation (Araújo and Luoto, 2007; Pellissier et al., 2013; Wisz et al., 2013). Considérées conjointement, variables abiotiques et interactions trophiques permettent d'approcher la niche réalisée et donc la distribution réalisée d'une espèce. Cette distribution réalisée, tributaire du succès du maintien d'une espèce dans le temps et l'espace, pouvant être plus restreinte géographiquement et plus fragmentée que l'aire fondamentale.

A travers la modélisation OSMOSE, un certain nombre de processus écologiques structurants, telle que la prédation, sont explicités et permettent donc de considérer le principe de Gause (ou principe d'exclusion compétitive). Il est donc possible d'évaluer les écarts entre les distributions prédites et projetées des espèces par les modèles de niche (répartition potentielle, en forçage du modèle OSMOSE) et les distributions de biomasse ou d'abondance simulées par le modèle OSMOSE (approximation de la répartition réalisée, en sortie du modèle OSMOSE). Un certain nombre de caractéristiques biogéographiques liées à la distribution de la richesse spécifique, au turn-over des espèces, aux gains ou pertes d'aire de répartition, ainsi qu'une comparaison entre la proportion de gain ou de perte d'habitat par espèce et la proportion de gain ou de perte de biomasse pourraient être analysés pour évaluer l'impact des interactions trophiques sur les projections de changements biogéographiques dans un contexte de changement climatique. Ce type d'étude permettra d'évaluer plus précisément les impacts du changement global sur la biogéographie future des espèces en Méditerranée.

5.5.2 Quel avenir pour la diversité fonctionnelle ?

La plupart des travaux évaluant les impacts multifactoriels du changement global, en particulier du changement climatique, sur la biodiversité, ont utilisé la richesse spécifique comme variable réponse (Araújo and New, 2007; Cheung et al., 2009; Pecl et al., 2017). Cette approche fait l'hypothèse que toutes les espèces sont équivalentes et possèdent un rôle fonctionnel identique au sein des écosystèmes et dans

les services écosystémiques rendus. Or, l'importance de la diversité fonctionnelle est reconnue, i.e. la valeur et la gamme des traits fonctionnels des organismes (Laureto et al., 2015), pour la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Buisson et al., 2013; Buisson and Grenouillet, 2009; Naeem et al., 2012; Villéger et al., 2008; Violle et al., 2007). Des approches rétrospectives ont démontré les impacts du changement climatique ou de l'exploitation par la pêche sur la réorganisation structurelle et la diversité fonctionnelle des écosystèmes (e.g. Colin et al., 2018; Frainer et al., 2017; McLean et al., 2018, 2019) mais, contrairement au milieu terrestre (Barbet-Massin and Jetz, 2015; Toro et al., 2015), relativement peu d'études ont projeté les changements de diversité et d'organisations fonctionnelles des communautés marines d'ici la fin du 21^{ème} siècle et ce, en tenant compte des variations d'abondance, dans un contexte de changement global (Albouy et al., 2015b; Benedetti et al., 2019). Comprendre comment le changement climatique et l'exploitation par la pêche pourraient affecter le fonctionnement des écosystèmes et évaluer les réponses fonctionnelles des communautés marines face à ces perturbations, représentent pourtant des enjeux cruciaux pour parvenir au maintien des services écosystémiques.

A partir de la construction d'une matrice répertoriant les traits fonctionnels par espèce les plus pertinents (taille corporelle maximale simulée, niveau trophique simulé, morphologie, stratégie démographique, position dans la colonne d'eau, préférendum thermique calculé à partir des modèles de niche, taille à maturité) et d'une matrice d'abondance par espèce, il devient possible de projeter et d'évaluer les changements de diversité fonctionnelle en Méditerranée d'ici la fin du siècle sous l'impact combiné de la pêche et du climat implémenté selon différents scénarios. Ceci pourrait être fait à l'échelle d'une cellule de la grille OSMOSE ou à l'échelle de la Méditerranée. La méthodologie développée par Villéger et al. (2008) pour quantifier et décomposer les multiples facettes de la diversité fonctionnelle à travers trois indices complémentaires (i.e. richesse, équitabilité et spécificité) pourrait être mise en œuvre pour évaluer le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes et pour mettre en lumière l'influence des impacts anthropiques sur la structure future des communautés marines.

5.5.3 Quelles sont les conséquences écosystémiques d'une pêche durable face au changement climatique ?

De nombreux travaux, menés à l'échelle globale ou à des échelles locales, impliquant des approches écosystémiques ou mono-spécifiques, considérant ou non les effets induits par le changement climatique, ont montré la nécessité d'une gestion au rendement maximum durable (RMD) comme étape préliminaire à une gestion durable des ressources et des écosystèmes marins (Colloca et al., 2013; Froese and Quaas, 2013; Gaines et al., 2018; Galbraith et al., 2017; Maynou, 2014; Moullec et al., 2017; Serpetti et al., 2017; Worm et al., 2009). Néanmoins, aucune étude appliquée à la Méditerranée n'a encore évalué les effets d'une pêche au RMD pour un ensemble d'espèces exploitées, dans un contexte écosystémique (i.e. en tenant compte des interactions inter- et intra-spécifiques), sous l'influence de la variabilité climatique, dans un contexte de changement global. Les effets écosystémiques d'une telle gestion n'ont jamais été analysés à l'échelle de la Méditerranée et encore moins en se projetant à l'horizon 2050-2100.

Une fonction a été implémentée sous R permettant d'estimer une courbe de capture par espèce en réponse à une gamme de mortalité par pêche F appliquée (Velez, com. pers.). Il est donc possible d'estimer un F_{RMD} pour chaque espèce exploitée et ce en explicitant un ensemble de forçages et de processus écologiques. Partant de ce point, des scénarios de gestion au RMD peuvent être comparés et évalués à différents niveaux hiérarchiques, de la population à l'échelle de la communauté et de l'écosystème. Il est également possible d'évaluer l'impact du changement climatique sur les estimations des F_{RMD}. Pour dépasser l'approche écologique, les effets d'une gestion au RMD sous contrainte ou non du changement climatique peuvent être évalués en analysant l'évolution des revenus économiques. Nous pourrions nous appuyer sur la base de données *Sea Around Us* fournissant les prix à première vente (historiques) par pays des espèces capturées en Méditerrannée. Jamais encore réalisé, ce type de scénarios pourrait inciter à une gestion plus durable des ressources et éclairer des stratégies de gestion écosystémique à l'échelle du bassin.

5.5.4 Dans un contexte de changement global, quels scénarios de gestion écosystémique des pêches envisager ?

Les scénarios de gestion des pêches envisagés au cours de cette thèse correspondent à des approches traditionnelles visant à limiter la pression de pêche sur les espèces ciblées. D'autres approches, plus novatrices, à dimension écosystémique, peuvent être envisagées pour minimiser l'impact de la pêche sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème méditerranéen :

- Une gestion basée sur la (controversée) stratégie "balanced harvesting" (Jacobsen Nis S. et al., 2014; Kolding et al., 2016; Law et al., 2016), soit une exploitation proportionnée de toutes les espèces, de toutes les classes de taille, en fonction de leur productivité, pourrait être testée en premier. Suggérée en 2010 pour opérationnaliser l'approche écosystémique, en permettant de maximiser les captures et en maintenant l'intégrité structurelle des écosystèmes marins, le

"balanced harvest" pourrait être étudié d'un point de vue théorique (e.g. spectres de taille, spectres trophiques) via la modélisation OSMOSE.

- Puisque des réponses différencielles des niveaux trophiques ont été mises en évidence face aux changements combinés pêche et climat (Fu et al., 2018; Griffith et al., 2012; Heymans and Tomczak, 2016; Travers-Trolet et al., 2014b), des scénarios simulant une exploitation ciblée d'une gamme de niveaux trophiques donnée (e.g. niveaux trophiques intermédiaires associés aux espèces planctivores ou niveaux trophiques supérieurs correspondant au top-prédateurs) pourraient constituer un second panel de stratégies de gestion des pêches (Halouani et al., 2019).
- Partant du principe que la mortalité par pêche ne doit pas excéder la mortalité naturelle d'une espèce pour minimiser l'impact de la pêche sur la structure en taille ou en âge de sa population, Froese et al. (2016) ont synthétisé un certain nombre de points de référence. Ainsi, un F_{RMD} = 0.87.M est estimé comme cible de gestion pour les téléosteens, un F_{RMD} = 0.41.M pour les chondrichtyens (Zhou et al., 2012) et un F_{RMD} = 0.6.M pourrait être la cible pour les petits pélagiques (Patterson, 1992). Dans l'ensemble, une mortalité par pêche équivalente à 50% de la mortalité naturelle d'une espèce représenterait une cible de gestion précautionneuse (Froese et al., 2016b). Ces différentes stratégies pourraient donc également composer un jeu de scénarios à tester pour une approche écosystémique, notamment dans un contexte de changement global.
- Plus de 100 Aires Marines Protégées (AMPs), représentant en superficie moins de 1.1% de la surface méditerranéenne (Sanctuaire Pelagos exclus), ont été établies depuis les années 1960. La surface protégée est faible mais les effets sur le fonctionnement des écosystèmes et les rendements de pêche ne le sont pas nécessairement (Garcia-Rubies et al., 2017; Micheli et al., 2012). Or, la création d'AMPs ne résulte pas nécessairement d'une stratégie globale menée à l'échelle méditerranéenne, mais est généralement liée à un contexte politique et socio-économique local et national (Claudet and Guidetti, 2010; Guidetti et al., 2008). Par conséquent, le réseau actuel d'AMPs est loin de satisfaire les objectifs de conservation (Coll et al., 2015; Guilhaumon et al., 2015; Micheli et al., 2013a). Au plan scientifique, la notion de réseaux d'AMPs en interaction est pourtant cruciale, tant pour leurs potentiels effets source-puits multiples dépendant des patterns de migration des espèces, que pour leurs effets sur les interactions multi-spécifiques et la structuration spatiale de la biodiversité. Dans cette optique, l'algorithme de planification spatiale Marxan pourrait être utilisé à partir des projections réalisées par OSMOSE-MED pour déterminer la taille, le nombre et l'emplacement adéquat d'AMPs nécessaires à la conservation de la biodiversité et à une production de pêche soutenable dans un contexte de changement climatique (e.g. Giakoumi et al., 2011).

5.6 Conclusion

Au cours de ces travaux de thèse, nous avons développé un modèle écosystémique, End-to-End, capable d'expliciter les dynamiques spatiales multi-spécifiques d'un grand nombre d'espèces sous l'influence combinée de la variabilité climatique et de la pression de pêche. L'objectif scientifique était double : (i) construire un modèle intégré à visée opérationnelle, constituant un véritable outil d'aide à la décision pour une mise en œuvre effective de la gestion écosystémique des ressources en Méditerranée et (ii) développer un modèle capable d'explorer les futurs potentiels de la biodiversité marine dans un contexte de changement global.

Loin de remettre en cause les précédentes approches modélisatrices mises en oeuvre dans l'étude du devenir de la biodiversité méditerranéenne, nos travaux se veulent à la fois une synthèse des connaissances acquises au cours des 15 dernières années dans la région, et une approche complémentaire visant à combler les précédentes lacunes liées à l'absence de certains forçages naturels et/ou anthropiques et de processus écologiques clés dans les projections futures.

Dans le cadre d'une Méditerranée en changement, ces travaux représentent donc un pas supplémentaire vers une vision non antinomique de la conservation de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes, et de l'exploitation durable des ressources halieutiques.

Références bibliographiques

A

- Abdou, K., Halouani, G., Hattab, T., Romdhane, M. S., Ben Rais Lasram, F., and Le Loc'h, F. (2016). Exploring the potential effects of marine protected areas on the ecosystem structure of the Gulf of Gabes using the Ecospace model. *Aquat. Living Resour.* 29, 202. doi:10.1051/alr/2016014.
- Abdul Malak, D., Livingston, S., Pollard, D., Polidoro, B. A., Cuttelod, A., Bariche, M., et al. (2011). Overview of the Conservation Status of the Marine Fishes of the Mediterranean Sea. Gland, Switzerland and Malaga, Spain: IUCN. vii + 61pp.
- Abdulla, A., Gomei, M., Hyrenbach, D., Notarbartolo-di-Sciara, G., and Agardy, T. (2009). Challenges facing a network of representative marine protected areas in the Mediterranean: prioritizing the protection of underrepresented habitats. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 66, 22–28.
- Adams, S. M. (2005). Assessing cause and effect of multiple stressors on marine systems. *Mar. Pollut. Bull.* 51, 649–657. doi:10.1016/j.marpolbul.2004.11.040.
- Adloff, F., Somot, S., Sevault, F., Jordà, G., Aznar, R., Déqué, M., et al. (2015). Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios. *Clim. Dyn.* 45, 2775–2802. doi:10.1007/s00382-015-2507-3.
- Ainsworth, C. H., Samhouri, J. F., Busch, D. S., Cheung, W. W., Dunne, J., and Okey, T. A. (2011). Potential impacts of climate change on Northeast Pacific marine foodwebs and fisheries. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.*, fsr043. doi:10.1093/icesjms/fsr043.
- Alagador, D., Cerdeira, J. O., and Araújo, M. B. (2016). Climate change, species range shifts and dispersal corridors: an evaluation of spatial conservation models. *Methods Ecol. Evol.* 7, 853–866. doi:10.1111/2041-210X.12524.
- Albouy, C. (2012). Modélisation de scénarios pour la biodiversité ichtyologique en mer Méditerranée: influence du changement global et conséquences trophiques, application aux réserves marines et aux écosystèmes exploités. Thèse de l'Université de Montpellier. 103p.
- Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Velez, L., Guilhaumon, F., Meynard, C. N., Boyer, S., et al. (2015a). FishMed: traits, phylogeny, current and projected species distribution of Mediterranean fishes, and environmental data. *Ecology* 96, 2312–2313. doi:10.1890/14-2279.1.
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Mouillot, D., and Leprieur, F. (2012). Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages. *Glob. Change Biol.* 18, 2995–3003. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02772.x.
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Leprieur, F., Ben Rais Lasram, F., Somot, S., Aznar, R., et al. (2013). Projected climate change and the changing biogeography of coastal Mediterranean fishes. *J. Biogeogr.* 40, 534–547. doi:10.1111/jbi.12013.

- Albouy, C., Leprieur, F., Le Loc'h, F., Mouquet, N., Meynard, C. N., Douzery, E. J. P., et al. (2015b). Projected impacts of climate warming on the functional and phylogenetic components of coastal Mediterranean fish biodiversity. *Ecography* 38, 681–689. doi:10.1111/ecog.01254.
- Albouy, C., Mouillot, D., Rocklin, D., Culioli, J., and Le Loc'h, F. (2010). Simulation of the combined effects of artisanal and recreational fisheries on a Mediterranean MPA ecosystem using a trophic model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 412, 207–221. doi:10.3354/meps08679.
- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., et al. (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Glob. Change Biol.* 20, 730–741. doi:10.1111/gcb.12467.
- Alessi, E., and Di Carlo, G. (2018). Out of the plastic trap: saving the Mediterranean from plastic pollution. WWF Mediterranean Marine Initiative, Rome, Italy. 28 pp.
- Alheit, J., Licandro, P., Coombs, S., Garcia, A., Giráldez, A., Santamaría, M. T. G., et al. (2014). Reprint of "Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) modulates dynamics of small pelagic fishes and ecosystem regime shifts in the eastern North and Central Atlantic." J. Mar. Syst. 133, 88–102. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.02.005.
- Allan, B. J. M., Domenici, P., Watson, S. A., Munday, P. L., and McCormick, M. I. (2017). Warming has a greater effect than elevated CO2 on predator-prey interactions in coral reef fish. *Proc. Biol. Sci.* 284. doi:10.1098/rspb.2017.0784.
- AllEnvi (2016). Alliance nationale de recherche pour l'environnement (France). The Mediterranean region under climate change: a scientific update. Marseille: IRD editions.
- Allouche, O., Tsoar, A., and Kadmon, R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x.
- Amoroso, R. O., Parma, A. M., Pitcher, C. R., McConnaughey, R. A., and Jennings, S. (2018). Comment on "Tracking the global footprint of fisheries." *Science* 361, eaat6713. doi:10.1126/science.aat6713.
- Andersen, K. H., Brander, K., and Ravn-Jonsen, L. (2015). Trade-offs between objectives for ecosystem management of fisheries. *Ecol. Appl.* 25, 1390–1396. doi:10.1890/14-1209.1.
- Andersen K. H., and Pedersen M. (2010). Damped trophic cascades driven by fishing in model marine ecosystems. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 795–802. doi:10.1098/rspb.2009.1512.
- Anderson, T. R., and Pondaven, P. (2003). Non-redfield carbon and nitrogen cycling in the Sargasso Sea: pelagic imbalances and export flux. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 50, 573–591. doi:10.1016/S0967-0637(03)00034-7.
- Andrello, M., Mouillot, D., Beuvier, J., Albouy, C., Thuiller, W., and Manel, S. (2013). Low Connectivity between Mediterranean Marine Protected Areas: A Biophysical Modeling Approach for the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus*. *PLOS ONE* 8, e68564. doi:10.1371/journal.pone.0068564.

- Andrello, M., Mouillot, D., Somot, S., Thuiller, W., and Manel, S. (2015). Additive effects of climate change on connectivity between marine protected areas and larval supply to fished areas. *Divers. Distrib.* 21, 139–150. doi:10.1111/ddi.12250.
- Angelini, S., Hillary, R., Morello, E. B., Plagányi, É. E., Martinelli, M., Manfredi, C., et al. (2016). An Ecosystem Model of Intermediate Complexity to test management options for fisheries: A case study. *Ecol. Model.* 319, 218–232. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.07.031.
- Anticamara, J. A., Watson, R., Gelchu, A., and Pauly, D. (2011). Global fishing effort (1950–2010): Trends, gaps, and implications. *Fish. Res.* 107, 131–136. doi:10.1016/j.fishres.2010.10.016.
- Araújo, M. B. (2009). Climate change and spatial conservation planning. *Spat. Conserv. Prioritization Quant. Methods Comput. Tools*, 172–184.
- Araújo, M. B., and Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 743–753. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x.
- Araújo, M. B., and New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42–47. doi:10.1016/j.tree.2006.09.010.
- Arndt, E., Givan, O., Edelist, D., Sonin, O., and Belmaker, J. (2018). Shifts in Eastern Mediterranean Fish Communities: Abundance Changes, Trait Overlap, and Possible Competition between Native and Non-Native Species. *Fishes* 3, 19. doi:10.3390/fishes3020019.
- Auger, P. A., Diaz, F., Ulses, C., Estournel, C., Neveux, J., Joux, F., et al. (2011). Functioning of the planktonic ecosystem on the Gulf of Lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition: a field data and 3-D modelling combined approach. *Biogeosciences* 8, 3231–3261. doi:10.5194/bg-8-3231-2011.
- Aumont, O., Ethé, C., Tagliabue, A., Bopp, L., and Gehlen, M. (2015). PISCES-v2: an ocean biogeochemical model for carbon and ecosystem studies. *Geosci. Model Dev.* 8, 2465–2513. doi:10.5194/gmd-8-2465-2015.
- Azzurro, E., Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Mediterranee- CIESM, M., and Briand, F. (2008). The advance of thermophilic fishes in the Mediterranean sea: overview and methodological questions. in *CIESM workshop monographs* (CIESM, Monaco), 39–46. Available at: http://ciesm.org/online/monographs/35/WM_35_39_45.pdf [Accessed May 3, 2016].
- Azzurro, E., Moschella, P., and Maynou, F. (2011). Tracking Signals of Change in Mediterranean Fish Diversity Based on Local Ecological Knowledge. *PLoS ONE* 6. doi:10.1371/journal.pone.0024885.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., and Sciandra, A. (2006). Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. *Prog. Oceanogr.* 71, 34–58. doi:10.1016/j.pocean.2006.05.003.
- Bănaru, D., Diaz, F., Verley, P., Campbell, R., Navarro, J., Yohia, C., et al. (2019). Implementation of an endto-end model of the Gulf of Lions ecosystem (NW Mediterranean Sea). I. Parameterization, calibration and evaluation. *Ecol. Model.* 401, 1–19. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.03.005.

- Bănaru, D., Mellon-Duval, C., Roos, D., Bigot, J.-L., Souplet, A., Jadaud, A., et al. (2013). Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *J. Mar. Syst.* 111, 45–68. doi:10.1016/j.jmarsys.2012.09.010.
- Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M. C. M., Cochrane, K., Funge-Smith, S., and Poulain, F. (2018). Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 627. Rome, FAO. 628 pp.
- Barange, M., Merino, G., Blanchard, J. L., Scholtens, J., Harle, J., Allison, E. H., et al. (2014). Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. *Nat. Clim. Change* 4, 211–216. doi:10.1038/nclimate2119.
- Barbet-Massin, M., and Jetz, W. (2015). The effect of range changes on the functional turnover, structure and diversity of bird assemblages under future climate scenarios. *Glob. Change Biol.* 21, 2917–2928. doi:10.1111/gcb.12905.
- Barbet-Massin, M., Walther, B. A., Thuiller, W., Rahbek, C., and Jiguet, F. (2009). Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaearctic migrant passerines. *Biol. Lett.*, rsbl.2008.0715. doi:10.1098/rsbl.2008.0715.
- Barnes, C., Bethea, D. M., Brodeur, R. D., Spitz, J., Ridoux, V., Pusineri, C., et al. (2008). Predator and Prey Body Sizes in Marine Food Webs. *Ecology* 89, 881–881. doi:10.1890/07-1551.1.
- Barnett, L. A. K., Branch, T. A., Ranasinghe, R. A., and Essington, T. E. (2017). Old-Growth Fishes Become Scarce under Fishing. *Curr. Biol.* 27, 2843-2848.e2. doi:10.1016/j.cub.2017.07.069.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Bascompte, J., Berlow, E. L., Brown, J. H., Fortelius, M., et al. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature* 486, 52–58. doi:10.1038/nature11018.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. doi:10.1038/nature09678.
- Bartolino, V., Colloca, F., Taylor, L., and Stefansson, G. (2011). First implementation of a Gadget model for the analysis of hake in the Mediterranean. *Fish. Res.* 107, 75–83. doi:10.1016/j.fishres.2010.10.010.
- Baum, J. K., and Myers, R. A. (2004). Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico: Pelagic shark declines. *Ecol. Lett.* 7, 135–145. doi:10.1111/j.1461-0248.2003.00564.x.
- Baum, J. K., Myers, R. A., Kehler, D. G., Worm, B., Harley, S. J., and Doherty, P. A. (2003). Collapse and Conservation of Shark Populations in the Northwest Atlantic. *Science* 299, 389–392. doi:10.1126/science.1079777.
- Baum, J. K., and Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. J. Anim. Ecol. 78, 699–714. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01531.x.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S., and Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426, 661. doi:10.1038/nature02164.

- Beaugrand, G., and Kirby, R. R. (2018). How Do Marine Pelagic Species Respond to Climate Change? Theories and Observations. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 10, 169–197. doi:10.1146/annurev-marine-121916-063304.
- Begley, J., and Howell, D. (2004). An overview of Gadget, the Globally applicable Area-Disaggregated General Ecosystem Toolbox. In dst2: development of structurally detailed statistically testable models of marine populations. Technical Report 118. Marine Research Institute, Reykjavik, pp. 64– 72. ICES Available at: https://brage.bibsys.no/xmlui/handle/11250/100625 [Accessed October 10, 2018].
- Belkin, I. M. (2009). Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 81, 207–213. doi:10.1016/j.pocean.2009.04.011.
- Ben Rais Lasram, F., Guilhaumon, F., Albouy, C., Somot, S., Thuiller, W., and Mouillot, D. (2010). The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change. *Glob. Change Biol.* 16, 3233–3245. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x.
- Ben Rais Lasram, F., and Mouillot, D. (2009). Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. *Biol. Invasions* 11, 697. doi:10.1007/s10530-008-9284-4.
- Benedetti, F. (2016). "Climate change impact on planktonic production in the Mediterranean Sea. In: Thiébault S., Moatti J.P. (eds.). The Mediterranean region under climate change – A scientific update. Allenvi / IRD Editions, Marseille. pp: 211-217.," in.
- Benedetti, F., Ayata, S.-D., Irisson, J.-O., Adloff, F., and Guilhaumon, F. (2019). Climate change may have minor impact on zooplankton functional diversity in the Mediterranean Sea. *Divers. Distrib.* 25, 568– 581. doi:10.1111/ddi.12857.
- Benoit, G., and Comeau, A. (2005). A sustainable future for the Mediterranean. The Blue Plan's Environment and Development Outlook, Earthscan, London, UK. 450 P.
- Bertrand, J. A., Sola, L. G. de, Papaconstantinou, C., Relini, G., and Souplet, A. (2002). The general specifications of the MEDITS surveys. *Sci. Mar.* 66, 9–17. doi:10.3989/scimar.2002.66s29.
- Beuvier, J., Béranger, K., Lebeaupin Brossier, C., Somot, S., Sevault, F., Drillet, Y., et al. (2012a). Spreading of the Western Mediterranean Deep Water after winter 2005: Time scales and deep cyclone transport. *J. Geophys. Res. Oceans* 117, C07022. doi:10.1029/2011JC007679.
- Beuvier, J., Brossier, C. L., Béranger, K., Arsouze, T., Bourdallé-Badie, R., Deltel, C., et al. (2012b). MED12, Oceanic component for the modeling of the regional Mediterranean earth system. Mercator Ocean Quarterly Newsletter, 46. <hal-01138958>. Available at: https://hal-ensta.archives-ouvertes.fr/hal-01138958/document [Accessed May 29, 2017].
- Beuvier, J., Sevault, F., Herrmann, M., Kontoyiannis, H., Ludwig, W., Rixen, M., et al. (2010). Modeling the Mediterranean Sea interannual variability during 1961–2000: Focus on the Eastern Mediterranean Transient. J. Geophys. Res. Oceans 115. doi:10.1029/2009JC005950.
- Beverton, R. J. H. (1990). Small marine pelagic fish and the threat of fishing; are they endangered? J. Fish Biol. 37, 5–16. doi:10.1111/j.1095-8649.1990.tb05015.x.

- Bianchi, C. N. (2007). "Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea," in *Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats* (Springer), 7–21. Available at: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-6156-1_1 [Accessed May 3, 2016].
- Bianchi, C. N., and Morri, C. (2000). Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Mar. Pollut. Bull.* 40, 367–376. doi:10.1016/S0025-326X(00)00027-8.
- Bianchi, C. N., and Morri, C. (2003). Global sea warming and" tropicalization" of the Mediterranean Sea: biogeographic and ecological aspects. *Biogeographia* 24, 319–328.
- Bianchi, G., Gislason, H., Graham, K., Hill, L., Jin, X., Koranteng, K., et al. (2000). Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 558–571. doi:10.1006/jmsc.2000.0727.
- Bilecenoglu, M., Taşkavak, E., and Kunt, K. B. (2002). Range extension of three lessepsian migrant fish (*Fistularia commersoni, Sphyraena flavicauda, Lagocephalus suezensis*) in the Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 82, 525–526. doi:10.1017/S0025315402005829.
- Blanchard, J. L., Jennings, S., Holmes, R., Harle, J., Merino, G., Allen, J. I., et al. (2012). Potential consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 367, 2979–2989. doi:10.1098/rstb.2012.0231.
- Boero, F. (2013). *Review of jellyfish blooms in the Mediterranean and Black Sea*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Boero, F., Féral, J.-P., Azzurro, E., Cardin, V., Riedel, B., Despalatović, M., et al. (2008). I–Executive summary of CIESM Workshop 35 'Climate warming and related changes in Mediterranean marine biota.' in *CIESM workshop monographs*, 5–21. Available at: http://ciesm.org/online/monographs/35/WM_35_05_21.pdf [Accessed May 3, 2016].
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., and Gehlen, M. (2005). Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. *Geophys. Res. Lett.* 32. doi:10.1029/2005GL023653.
- Bopp, L., Resplandy, L., Orr, J. C., Doney, S. C., Dunne, J. P., Gehlen, M., et al. (2013). Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences* 10, 6225– 6245. doi:https://doi.org/10.5194/bg-10-6225-2013.
- Bosc, E., Bricaud, A., and Antoine, D. (2004). Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18. doi:10.1029/2003GB002034.
- Bosello, F., Delpiazzo, E., and Eboli, F. (2015). Acidification in the Mediterranean Sea: impacts and adaptation strategies. *Rev. Environ. Energy Econ. Re3 Forthcom.* Available at: http://papers.ssrn.com/sol3/papers.cfm?abstract_id=2585459 [Accessed April 19, 2016].
- Botsford, L. W., Castilla, J. C., and Peterson, C. H. (1997). The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* 277, 509–515. doi:10.1126/science.277.5325.509.

- Bourdaud, P., Gascuel, D., Bentorcha, A., and Brind'Amour, A. (2016). New trophic indicators and target values for an ecosystem-based management of fisheries. *Ecol. Indic.* 61, 588–601. doi:10.1016/j.ecolind.2015.10.010.
- Boyd, P. W., Cornwall, C. E., Davison, A., Doney, S. C., Fourquez, M., Hurd, C. L., et al. (2016). Biological responses to environmental heterogeneity under future ocean conditions. *Glob. Change Biol.* 22, 2633–2650. doi:10.1111/gcb.13287.
- Branch, T. A., Watson, R., Fulton, E. A., Jennings, S., McGilliard, C. R., Pablico, G. T., et al. (2010). The trophic fingerprint of marine fisheries. *Nature* 468, 431–435. doi:10.1038/nature09528.
- Brander, K. (2010). Impacts of climate change on fisheries. J. Mar. Syst. 79, 389–402. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.015.
- Brander, K. M. (2007). Global fish production and climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 19709–19714. doi:10.1073/pnas.0702059104.
- Breen, M., Graham, N., Pol, M., He, P., Reid, D., and Suuronen, P. (2016). Selective fishing and balanced harvesting. *Fish. Res.* 184, 2–8. doi:10.1016/j.fishres.2016.03.014.
- Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., et al. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359, eaam7240. doi:10.1126/science.aam7240.
- Brind'Amour, A., Rochet, M.-J., Ordines, F., Hosack, G. R., Berthelé, O., Mérigot, B., et al. (2016). Environmental drivers explain regional variation of changes in fish and invertebrate functional groups across the Mediterranean Sea from 1994 to 2012. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 562, 19–35. doi:10.3354/meps11912.
- Briton, F., Shannon, L., Barrier, N., Verley, P., and Shin, Y.-J. (2019). Reference levels of ecosystem indicators at multispecies maximum sustainable yield. *ICES J. Mar. Sci.* doi:10.1093/icesjms/fsz104.
- Brown, C. J., Broadley, A., Adame, M. F., Branch, T. A., Turschwell, M. P., and Connolly, R. M. (2019). The assessment of fishery status depends on fish habitats. *Fish Fish*. 20, 1–14. doi:10.1111/faf.12318.
- Brown, C. J., Fulton, E. A., Hobday, A. J., Matear, R. J., Possingham, H. P., Bulman, C., et al. (2010). Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation. *Glob. Change Biol.* 16, 1194–1212. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02046.x.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., and West, G. B. (2004). Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology* 85, 1771–1789. doi:10.1890/03-9000.
- Bruno, J. F., Bates, A. E., Cacciapaglia, C., Pike, E. P., Amstrup, S. C., Hooidonk, R. van, et al. (2018). Climate change threatens the world's marine protected areas. *Nat. Clim. Change* 8, 499–503. doi:10.1038/s41558-018-0149-2.
- Bryndum-Buchholz, A., Tittensor, D. P., Blanchard, J. L., Cheung, W. W. L., Coll, M., Galbraith, E. D., et al. (2019). Twenty-first-century climate change impacts on marine animal biomass and ecosystem structure across ocean basins. *Glob. Change Biol.* 25, 459–472. doi:10.1111/gcb.14512.

- Buhl-Mortensen, L., Neat, F., Koen-Alonso, M., Hvingel, C., and Holte, B. (2016). Fishing impacts on benthic ecosystems: an introduction to the 2014 ICES symposium special issue. *ICES J. Mar. Sci.* 73, i1–i4. doi:10.1093/icesjms/fsv237.
- Buisson, L., and Grenouillet, G. (2009). Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Divers. Distrib.* 15, 613–626. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00565.x.
- Buisson, L., Grenouillet, G., Villéger, S., Canal, J., and Laffaille, P. (2013). Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change. *Glob. Change Biol.* 19, 387–400. doi:10.1111/gcb.12056.
- Burgess, M. G., McDermott, G. R., Owashi, B., Reeves, L. E. P., Clavelle, T., Ovando, D., et al. (2018). Protecting marine mammals, turtles, and birds by rebuilding global fisheries. *Science* 359, 1255–1258. doi:10.1126/science.aao4248.
- Burke, K. D., Williams, J. W., Chandler, M. A., Haywood, A. M., Lunt, D. J., and Otto-Bliesner, B. L. (2018).
 Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 201809600. doi:10.1073/pnas.1809600115.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., et al. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328, 1164–1168. doi:10.1126/science.1187512.
- Bužančić, M., Ninčević Gladan, Ž., Marasović, I., Kušpilić, G., and Grbec, B. (2016). Eutrophication influence on phytoplankton community composition in three bays on the eastern Adriatic coast. *Oceanologia* 58, 302–316. doi:10.1016/j.oceano.2016.05.003.
- Caddy, J. F. (1990). Options for the regulation of Mediterranean demersal fisheries. *Nat. Resour. Model.* 4, 427–475. doi:10.1111/j.1939-7445.1990.tb00219.x.
- Caddy, J. F. (1993). Some future perspectives for assessment and management of Mediterranean fisheries. *Sci. Mar. Espana* 57, 121–130.
- Caddy, J. F. (1999). Fisheries management in the twenty-first century: will new paradigms apply? *Rev. Fish Biol. Fish.* 9, 1–43. doi:10.1023/A:1008829909601.
- Cai, J., and Leung, P. (2017). *Short-term projection of global fish demand and supply gaps*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Calbet, A. (2008). The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES J. Mar. Sci.* 65, 325–331. doi:10.1093/icesjms/fsn013.
- Calvo, E., Simó, R., Coma, R., Ribes, M., Pascual, J., Sabatés, A., et al. (2011). Effects of climate change on Mediterranean marine ecosystems: the case of the Catalan Sea. *Clim. Res.* 50, 1–29. doi:10.3354/cr01040.

- Canepa, A., Fuentes, V., Sabatés, A., Piraino, S., Boero, F., and Gili, J.-M. (2014). "Pelagia noctiluca in the Mediterranean Sea," in *Jellyfish Blooms* (Springer), 237–266. Available at: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-007-7015-7_11 [Accessed June 10, 2016].
- Caputi, N., Kangas, M., Denham, A., Feng, M., Pearce, A., Hetzel, Y., et al. (2016). Management adaptation of invertebrate fisheries to an extreme marine heat wave event at a global warming hot spot. *Ecol. Evol.* 6, 3583–3593. doi:10.1002/ece3.2137.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148.
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., et al. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am. J. Bot.* 98, 572–592. doi:10.3732/ajb.1000364.
- Cardinale, M., and Scarcella, G. (2017). Mediterranean Sea: A Failure of the European Fisheries Management System. *Front. Mar. Sci.* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00072.
- Cardoso, A. C., Cochrane, S., Doerner, H., Ferreira, J. G., Galgani, F., Hagebro, C., et al. (2010). *Scientific* support to the European Commission Marine Strategy Framework Directive: management group report, EUR 24336 EN – 2010. Luxembourg: Publications Office Available at: http://dx.publications.europa.eu/10.2788/86430 [Accessed December 5, 2018].
- Carozza, D. A., Bianchi, D., and Galbraith, E. D. (2019). Metabolic impacts of climate change on marine ecosystems: Implications for fish communities and fisheries. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 158–169. doi:10.1111/geb.12832.
- Carrozzi, V., Di Lorenzo, M., Massi, D., Titone, A., Ardizzone, G., and Colloca, F. (2019). Prey preferences and ontogenetic diet shift of European hake Merluccius merluccius (Linnaeus, 1758) in the central Mediterranean Sea. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 25, 100440. doi:10.1016/j.rsma.2018.100440.
- Cartes, J. E., Hidalgo, M., Papiol, V., Massutí, E., and Moranta, J. (2009). Changes in the diet and feeding of the hake Merluccius merluccius at the shelf-break of the Balearic Islands: Influence of the mesopelagic-boundary community. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 56, 344–365. doi:10.1016/j.dsr.2008.09.009.
- Cartwright, S. J., Bowgen, K. M., Collop, C., Hyder, K., Nabe-Nielsen, J., Stafford, R., et al. (2016). Communicating complex ecological models to non-scientist end users. *Ecol. Model.* 338, 51–59. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.07.012.
- Cattano, C., Claudet, J., Domenici, P., and Milazzo, M. (2018). Living in a high CO2 world: a global metaanalysis shows multiple trait-mediated fish responses to ocean acidification. *Ecol. Monogr.* 88, 320– 335. doi:10.1002/ecm.1297.
- Cavicchia, L., Scoccimarro, E., Gualdi, S., Marson, P., Ahrens, B., Berthou, S., et al. (2018). Mediterranean extreme precipitation: a multi-model assessment. *Clim. Dyn.* 51, 901–913. doi:10.1007/s00382-016-3245-x.

CBD (2010). Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020, Convention on Biological Diversity. Montreal.

- Chan, F. T., and Briski, E. (2017). An overview of recent research in marine biological invasions. *Mar. Biol.* 164, 121. doi:10.1007/s00227-017-3155-4.
- Chassot, E., Bonhommeau, S., Dulvy, N. K., Mélin, F., Watson, R., Gascuel, D., et al. (2010). Global marine primary production constrains fisheries catches. *Ecol. Lett.* 13, 495–505. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01443.x.
- Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., et al. (2012). Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecol. Lett.* 15, 533–544. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x.
- Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., and Roy, C. (2009). *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press Cambridge Available at: https://www.researchgate.net/profile/Juergen_Alheit2/publication/266567677_Climate_Change_ and_Small_Pelagic_Fish/links/54b5057c0cf26833efd05664.pdf [Accessed May 6, 2016].
- Chefaoui, R. M., Duarte, C. M., and Serrão, E. A. (2018). Dramatic loss of seagrass habitat under projected climate change in the Mediterranean Sea. *Glob. Change Biol.* 24, 4919–4928. doi:10.1111/gcb.14401.
- Cheng, L., Abraham, J., Hausfather, Z., and Trenberth, K. E. (2019). How fast are the oceans warming? *Science* 363, 128–129. doi:10.1126/science.aav7619.
- Cheung, W., Bruggeman, J., and Butenschön, M. (2018a). Projected changes in global and national potential marine fisheries catch under climate change scenarios in the twenty-first century. In: Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options. Barange, M., Bahri, T., Beveridge, M.C.M., Cochrane, K.L., Funge-Smith, S. & Poulain, F. (eds) FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper No. 627. Rome, FAO. 628 pp. Available at: http://www.fao.org/3/I9705EN/i9705en.pdf.
- Cheung, W. W. L. (2018). The future of fishes and fisheries in the changing oceans. J. Fish Biol. 92, 790–803. doi:10.1111/jfb.13558.
- Cheung, W. W. L., Close, C., Lam, V., Watson, R., and Pauly, D. (2008). Application of macroecological theory to predict effects of climate change on global fisheries potential. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 365, 187–197. doi:10.3354/meps07414.
- Cheung, W. W. L., Dunne, J., Sarmiento, J. L., and Pauly, D. (2011). Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1008–1018. doi:10.1093/icesjms/fsr012.
- Cheung, W. W. L., Jones, M. C., Reygondeau, G., and Frölicher, T. L. (2018b). Opportunities for climate-risk reduction through effective fisheries management. *Glob. Change Biol.* 24, 5149–5163. doi:10.1111/gcb.14390.
- Cheung, W. W. L., Jones, M. C., Reygondeau, G., Stock, C. A., Lam, V. W. Y., and Frölicher, T. L. (2016). Structural uncertainty in projecting global fisheries catches under climate change. *Ecol. Model.* 325, 57–66. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.12.018.

- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., and Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish*. 10, 235–251. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x.
- Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., Zeller, D., et al. (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Glob. Change Biol.* 16, 24–35. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x.
- Cheung, W. W. L., Sarmiento, J. L., Dunne, J., Frölicher, T. L., Lam, V. W. Y., Palomares, M. L. D., et al. (2013a). Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. *Nat. Clim. Change* 3, 254–258. doi:10.1038/nclimate1691.
- Cheung, W. W. L., Watson, R., and Pauly, D. (2013b). Signature of ocean warming in global fisheries catch. *Nature* 497, 365–368. doi:10.1038/nature12156.
- Chevillot, X., Drouineau, H., Lambert, P., Carassou, L., Sautour, B., and Lobry, J. (2017). Toward a phenological mismatch in estuarine pelagic food web? *PLoS ONE* 12. doi:10.1371/journal.pone.0173752.
- Christensen, V., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Buszowski, J., and Pauly, D. (2014). A century of fish biomass decline in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512, 155–166. doi:10.3354/meps10946.
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J. J., Walters, C. J., Watson, R., Zeller, D., et al. (2003). Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish Fish.* 4, 1–24. doi:10.1046/j.1467-2979.2003.00103.x.
- Christensen, V., and Pauly, D. (1992). ECOPATH II a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.* 61, 169–185. doi:10.1016/0304-3800(92)90016-8.
- Christensen, V., and Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109–139. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003.
- Christensen, V., Walters, C., Pauly, D., and Forrest, R. (2008). Ecopath with Ecosim version 6. User Guide November 2008. Lenfest Ocean Futures Project 2008. 235 pp.
- Clark, M. R. (2009). Deep sea seamount fisheries: a review of global status and future prospects. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37, 501–512. doi:10.3856/vol37-issue3-fulltext-17.
- Claudet, J., and Guidetti, P. (2010). Improving assessments of marine protected areas. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 239–242. doi:10.1002/aqc.1087.
- Clavero, M. (2014). Shifting Baselines and the Conservation of Non-Native Species. *Conserv. Biol.* 28, 1434–1436. doi:10.1111/cobi.12266.
- Colin, N., Villéger, S., Wilkes, M., de Sostoa, A., and Maceda-Veiga, A. (2018). Functional diversity measures revealed impacts of non-native species and habitat degradation on species-poor freshwater fish assemblages. *Sci. Total Environ.* 625, 861–871. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.12.316.

- Coll, M., Carreras, M., Ciércoles, C., Cornax, M.-J., Gorelli, G., Morote, E., et al. (2014). Assessing Fishing and Marine Biodiversity Changes Using Fishers' Perceptions: The Spanish Mediterranean and Gulf of Cadiz Case Study. *PLOS ONE* 9, e85670. doi:10.1371/journal.pone.0085670.
- Coll, M., Cury, P., Azzurro, E., Bariche, M., Bayadas, G., Bellido, J. M., et al. (2013). The scientific strategy needed to promote a regional ecosystem-based approach to fisheries in the Mediterranean and Black Seas. *Rev. Fish Biol. Fish.* 23, 415–434. doi:10.1007/s11160-013-9305-y.
- Coll, M., and Libralato, S. (2012). Contributions of food web modelling to the ecosystem approach to marine resource management in the Mediterranean Sea. *Fish Fish.* 13, 60–88. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00420.x.
- Coll, M., Lotze, H. K., and Romanuk, T. N. (2008a). Structural Degradation in Mediterranean Sea Food Webs: Testing Ecological Hypotheses Using Stochastic and Mass-Balance Modelling. *Ecosystems* 11, 939– 960. doi:10.1007/s10021-008-9171-y.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., and Dowd, M. (2008b). Food-web dynamics in the South Catalan Sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978–2003. *Ecol. Model.* 217, 95–116. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.06.013.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., and Sardà, F. (2006a). Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *J. Mar. Syst.* 59, 63–96. doi:10.1016/j.jmarsys.2005.09.001.
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W. W. L., Christensen, V., et al. (2012). The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 465–480. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x.
- Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., et al. (2010). The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLOS ONE* 5, e11842. doi:10.1371/journal.pone.0011842.
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., and Arneri, E. (2009). Food-web changes in the Adriatic Sea over the last three decades. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 381, 17–37. doi:10.3354/meps07944.
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Tudela, S., and Arneri, E. (2007). An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: Analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *J. Mar. Syst.* 67, 119– 154. doi:10.1016/j.jmarsys.2006.10.002.
- Coll, M., Shannon, L. J., Kleisner, K. M., Juan-Jordá, M. J., Bundy, A., Akoglu, A. G., et al. (2016a). Ecological indicators to capture the effects of fishing on biodiversity and conservation status of marine ecosystems. *Ecol. Indic.* 60, 947–962. doi:10.1016/j.ecolind.2015.08.048.
- Coll, M., Shannon, L. J., Moloney, C. L., Palomera, I., and Tudela, S. (2006b). Comparing trophic flows and fishing impacts of a NW Mediterranean ecosystem with coastal upwelling systems by means of standardized models and indicators. *Ecol. Model.* 198, 53–70.

- Coll, M., and Steenbeek, J. (2017). Standardized ecological indicators to assess aquatic food webs: The ECOIND software plug-in for Ecopath with Ecosim models. *Environ. Model. Softw.* 89, 120–130. doi:10.1016/j.envsoft.2016.12.004.
- Coll, M., Steenbeek, J., Ben Rais Lasram, F., Mouillot, D., and Cury, P. (2015). 'Low-hanging fruit'for conservation of marine vertebrate species at risk in the Mediterranean Sea. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 226–239.
- Coll, M., Steenbeek, J., Sole, J., Palomera, I., and Christensen, V. (2016b). Modelling the cumulative spatial– temporal effects of environmental drivers and fishing in a NW Mediterranean marine ecosystem. *Ecol. Model.* 331, 100–114. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.03.020.
- Colléter, M., Valls, A., Guitton, J., Gascuel, D., Pauly, D., and Christensen, V. (2015). Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecol. Model.* 302, 42–53. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.01.025.
- Collette, B. B., Carpenter, K. E., Polidoro, B. A., Juan-Jordá, M. J., Boustany, A., Die, D. J., et al. (2011). High Value and Long Life—Double Jeopardy for Tunas and Billfishes. *Science* 333, 291–292. doi:10.1126/science.1208730.
- Collie, J. S., Botsford, L. W., Hastings, A., Kaplan, I. C., Largier, J. L., Livingston, P. A., et al. (2016). Ecosystem models for fisheries management: finding the sweet spot. *Fish Fish*. 17, 101–125. doi:10.1111/faf.12093.
- Collie, J. S., and Gislason, H. (2001). Biological reference points for fish stocks in a multispecies context. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 2167–2176. doi:10.1139/f01-158.
- Colloca, F., Cardinale, M., Maynou, F., Giannoulaki, M., Scarcella, G., Jenko, K., et al. (2013). Rebuilding Mediterranean fisheries: a new paradigm for ecological sustainability. *Fish Fish.* 14, 89–109. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00453.x.
- Colloca, F., Mastrantonio, G., Lasinio, G. J., Ligas, A., and Sartor, P. (2014). *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) an early warning indicator species of global warming in the central Mediterranean Sea. *J. Mar. Syst.* 138, 29–39. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.10.007.
- Colloca, F., Scarcella, G., and Libralato, S. (2017). Recent Trends and Impacts of Fisheries Exploitation on Mediterranean Stocks and Ecosystems. *Front. Mar. Sci.* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00244.
- Colonese, A. C., Mannino, M. A., Bar-Yosef Mayer, D. E., Fa, D. A., Finlayson, J. C., Lubell, D., et al. (2011). Marine mollusc exploitation in Mediterranean prehistory: An overview. *Quat. Int.* 239, 86–103. doi:10.1016/j.quaint.2010.09.001.
- Cook, J., Nuccitelli, D., Green, S. A., Richardson, M., Winkler, B., Painting, R., et al. (2013). Quantifying the consensus on anthropogenic global warming in the scientific literature. *Environ. Res. Lett.* 8, 024024. doi:10.1088/1748-9326/8/2/024024.
- Corrales, X., Coll, M., Ofir, E., Heymans, J. J., Steenbeek, J., Goren, M., et al. (2018). Future scenarios of marine resources and ecosystem conditions in the Eastern Mediterranean under the impacts of fishing, alien species and sea warming. *Sci. Rep.* 8, 14284. doi:10.1038/s41598-018-32666-x.

- Corrales, X., Coll, M., Ofir, E., Piroddi, C., Goren, M., Edelist, D., et al. (2017a). Hindcasting the dynamics of an Eastern Mediterranean marine ecosystem under the impacts of multiple stressors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 580, 17–36. doi:10.3354/meps12271.
- Corrales, X., Coll, M., Tecchio, S., Bellido, J. M., Fernández, Á. M., and Palomera, I. (2015). Ecosystem structure and fishing impacts in the northwestern Mediterranean Sea using a food web model within a comparative approach. *J. Mar. Syst.* 148, 183–199. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.03.006.
- Corrales, X., Ofir, E., Coll, M., Goren, M., Edelist, D., Heymans, J. J., et al. (2017b). Modeling the role and impact of alien species and fisheries on the Israeli marine continental shelf ecosystem. *J. Mar. Syst.* 170, 88–102. doi:10.1016/j.jmarsys.2017.02.004.
- Cortés-Sánchez, M., Morales-Muñiz, A., Simón-Vallejo, M. D., Lozano-Francisco, M. C., Vera-Peláez, J. L., Finlayson, C., et al. (2011). Earliest Known Use of Marine Resources by Neanderthals. *PLOS ONE* 6, e24026. doi:10.1371/journal.pone.0024026.
- Costalago, D., Garrido, S., and Palomera, I. (2015). Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines *Sardina pilchardus* of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implications. *J. Fish Biol.* 86, 1348–1362. doi:10.1111/jfb.12645.
- Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., et al. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Glob. Environ. Change* 26, 152–158. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002.
- Costello, M. J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., and Miloslavich, P. (2010). A Census of Marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *PLOS ONE* 5, e12110. doi:10.1371/journal.pone.0012110.
- Cottingham, K. L., Brown, B. L., and Lennon, J. T. (2001). Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4, 72–85. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00189.x.
- Cózar, A., Sanz-Martín, M., Martí, E., González-Gordillo, J. I., Ubeda, B., Gálvez, J. Á., et al. (2015). Plastic Accumulation in the Mediterranean Sea. *PLOS ONE* 10, e0121762. doi:10.1371/journal.pone.0121762.
- Crain, C. M., Kroeker, K., and Halpern, B. S. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecol. Lett.* 11, 1304–1315. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x.
- Cramer, W., Guiot, J., Fader, M., Garrabou, J., Gattuso, J.-P., Iglesias, A., et al. (2018). Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nat. Clim. Change* 8, 972. doi:10.1038/s41558-018-0299-2.
- Criado-Aldeanueva, F., Del Río Vera, J., and García-Lafuente, J. (2008). Steric and mass-induced Mediterranean sea level trends from 14 years of altimetry data. *Glob. Planet. Change* 60, 563–575. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.07.003.
- Crozier, L. G., and Hutchings, J. A. (2014). Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evol. Appl.* 7, 68–87. doi:10.1111/eva.12135.

Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. Nature 415, 23. doi:10.1038/415023a.

- Crutzen, P. J. (2006). "The 'Anthropocene,'" in *Earth System Science in the Anthropocene* (Springer, Berlin, Heidelberg), 13–18. doi:10.1007/3-540-26590-2_3.
- Curtin, R., and Prellezo, R. (2010). Understanding marine ecosystem based management: A literature review. *Mar. Policy* 34, 821–830. doi:10.1016/j.marpol.2010.01.003.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, L. J., et al. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 603–618. doi:10.1006/jmsc.2000.0712.
- Cury, P. M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J. M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., et al. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 23, 338–346. doi:10.1016/j.tree.2008.02.005.
- Cury, P., Shannon, L., and Shin, Y.-J. (2003). "The functioning of marine ecosystems : a fisheries perspective. In : Sinclair M. (ed.), Valdimarsson G. (ed.) Responsible fisheries in the marine ecosystem. Wallingford : CABI, 103-123.," in *The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. In : Sinclair M. (ed.), Valdimarsson G. (ed.) Responsible fisheries in the marine ecosystem. Wallingford : CABI, 103-123.*
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26, 249–293.
- Cvitković, I., Despalatović, M., Žuljević, A., Matijević, S., Bogner, D., Lušić, J., et al. (2016). Structure of epibiontic and sediment meiofauna in the area invaded by invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Mar. Biol.* 164, 4. doi:10.1007/s00227-016-3034-4.
- Damalas, D., Maravelias, C. D., Osio, G. C., Maynou, F., Sbrana, M., and Sartor, P. (2015). "Once upon a Time in the Mediterranean" Long Term Trends of Mediterranean Fisheries Resources Based on Fishers' Traditional Ecological Knowledge. *PLoS ONE* 10. doi:10.1371/journal.pone.0119330.
- Darmaraki, S., Somot, S., Sevault, F., Nabat, P., Cabos Narvaez, W. D., Cavicchia, L., et al. (2019). Future evolution of Marine Heatwaves in the Mediterranean Sea. *Clim. Dyn.* 53, 1371–1392. doi:10.1007/s00382-019-04661-z.
- Darmaraki, S., Somot, S., Sevault, F., Nabat, P., Cavicchia, L., Djurdjevic, V., et al. (2017). Future Evolution of Marine Heat Waves in the Mediterranean: Coupled Regional Climate Projections. in, 2037. Available at: http://adsabs.harvard.edu/abs/2017EGUGA..19.2037D [Accessed November 22, 2018].
- Darnaude, A. M., Salen-Picard, C., Polunin, N. V. C., and Harmelin-Vivien, M. L. (2004). Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia* 138, 325–332. doi:10.1007/s00442-003-1457-3.
- Daskalov, G. M. (2002). Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 225, 53–63. doi:10.3354/meps225053.

- Daskalov, G. M., Grishin, A. N., Rodionov, S., and Mihneva, V. (2007). Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 10518–10523. doi:10.1073/pnas.0701100104.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., and Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12788–12793. doi:10.1073/pnas.0902080106.
- Davis, M., Faurby, S., and Svenning, J.-C. (2018). Mammal diversity will take millions of years to recover from the current biodiversity crisis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 201804906. doi:10.1073/pnas.1804906115.
- De Biasi, A. M. (2004). Impact of experimental trawling on the benthic assemblage along the Tuscany coast (north Tyrrhenian Sea, Italy). *ICES J. Mar. Sci.* 61, 1260–1266. doi:10.1016/j.icesjms.2004.07.024.
- de la Hoz, C. F., Ramos, E., Puente, A., Méndez, F., Menéndez, M., Juanes, J. A., et al. (2018). Ecological typologies of large areas. An application in the Mediterranean Sea. *J. Environ. Manage.* 205, 59–72. doi:10.1016/j.jenvman.2017.09.058.
- de Mora, L., Butenschön, M., and Allen, J. I. (2016). The assessment of a global marine ecosystem model on the basis of emergent properties and ecosystem function: a case study with ERSEM. *Geosci. Model Dev.* 9, 59–76. doi:10.5194/gmd-9-59-2016.
- Derraik, J. G. B. (2002). The pollution of the marine environment by plastic debris: a review. *Mar. Pollut. Bull.* 44, 842–852. doi:10.1016/S0025-326X(02)00220-5.
- Desforges, J.-P., Hall, A., McConnell, B., Rosing-Asvid, A., Barber, J. L., Brownlow, A., et al. (2018). Predicting global killer whale population collapse from PCB pollution. *Science* 361, 1373–1376. doi:10.1126/science.aat1953.
- Devictor, V., Swaay, C. van, Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., et al. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nat. Clim. Change* 2, 121–124. doi:10.1038/nclimate1347.
- DeVries, T. (2014). The oceanic anthropogenic CO2 sink: Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era. *Glob. Biogeochem. Cycles* 28, 631–647. doi:10.1002/2013GB004739.
- Diaz, R. J., and Rosenberg, R. (2008). Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321, 926–929. doi:10.1126/science.1156401.
- Díaz, S., Fargione, J., Iii, F. S. C., and Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLOS Biol.* 4, e277. doi:10.1371/journal.pbio.0040277.
- Dimarchopoulou, D., Stergiou, K. I., and Tsikliras, A. C. (2017). Gap analysis on the biology of Mediterranean marine fishes. *PLOS ONE* 12, e0175949. doi:10.1371/journal.pone.0175949.
- Dimech, M., Kaiser, M. J., Ragonese, S., and Schembri, P. J. (2012). Ecosystem effects of fishing on the continental slope in the Central Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 449, 41–54. doi:10.3354/meps09475.

- Dirzo, R., and Raven, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28, 137–167. doi:10.1146/annurev.energy.28.050302.105532.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. doi:10.1126/science.1251817.
- Donelson, J. M., Sunday Jennifer M., Figueira Will F., Gaitán-Espitia Juan Diego, Hobday Alistair J., Johnson Craig R., et al. (2019). Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 374, 20180186. doi:10.1098/rstb.2018.0186.
- Doney, S. C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J. P., Chan, F., English, C. A., et al. (2012). Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 4, 11–37. doi:10.1146/annurev-marine-041911-111611.
- Dong, Z., Liu, D., and Keesing, J. K. (2014). "Contrasting Trends in Populations of Rhopilema esculentum and Aurelia aurita in Chinese Waters.," in *Jellyfish Blooms* (Springer, Dordrecht), 207–218. doi:10.1007/978-94-007-7015-7_9.
- Druon, J.-N., Fiorentino, F., Murenu, M., Knittweis, L., Colloca, F., Osio, C., et al. (2015). Modelling of European hake nurseries in the Mediterranean Sea: An ecological niche approach. *Prog. Oceanogr.* 130, 188–204. doi:10.1016/j.pocean.2014.11.005.
- Druon, J.-N., Fromentin, J.-M., Hanke, A. R., Arrizabalaga, H., Damalas, D., Tičina, V., et al. (2016). Habitat suitability of the Atlantic bluefin tuna by size class: An ecological niche approach. *Prog. Oceanogr.* 142, 30–46. doi:10.1016/j.pocean.2016.01.002.
- Duboz, R., Versmisse, D., Travers, M., Ramat, E., and Shin, Y.-J. (2010). Application of an evolutionary algorithm to the inverse parameter estimation of an individual-based model. *Ecol. Model.* 221, 840–849. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.11.023.
- Dulčić, J., Scordella, G., and Guidetti, P. (2008). On the record of the Lessepsian migrant Fistularia commersonii (Rüppell, 1835) from the Adriatic Sea. *J. Appl. Ichthyol.* 24, 101–102. doi:10.1111/j.1439-0426.2007.01022.x.
- Duncan, R. P., Bomford, M., Forsyth, D. M., and Conibear, L. (2001). High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *J. Anim. Ecol.* 70, 621–632. doi:10.1046/j.1365-2656.2001.00517.x.
- Dunić, N., Vilibić, I., Šepić, J., Mihanović, H., Sevault, F., Somot, S., et al. (2019). Performance of multi-decadal ocean simulations in the Adriatic Sea. *Ocean Model.* 134, 84–109. doi:10.1016/j.ocemod.2019.01.006.
- Dureuil, M., Boerder, K., Burnett, K. A., Froese, R., and Worm, B. (2018). Elevated trawling inside protected areas undermines conservation outcomes in a global fishing hot spot. *Science* 362, 1403–1407. doi:10.1126/science.aau0561.

- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D'Ortenzio, F., et al. (2011). Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Prog. Oceanogr.* 91, 97–166. doi:10.1016/j.pocean.2011.02.003.
- Edwards, M., and Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430, 881. doi:10.1038/nature02808.
- Eppley, R. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull. Nat. Ocean. Atmos. Adm. 70:1063-85. 1.
- Eriksen, M., Lebreton, L. C., Carson, H. S., Thiel, M., Moore, C. J., Borerro, J. C., et al. (2014). Plastic pollution in the world's oceans: more than 5 trillion plastic pieces weighing over 250,000 tons afloat at sea. *PloS One* 9, e111913.
- Essington, T. E., Baskett, M. L., Sanchirico, J. N., and Walters, C. (2015). A novel model of predator-prey interactions reveals the sensitivity of forage fish: piscivore fishery trade-offs to ecological conditions. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 1349–1358. doi:10.1093/icesjms/fsu242.
- Essington, T. E., Beaudreau, A. H., and Wiedenmann, J. (2006). Fishing through marine food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 3171–3175. doi:10.1073/pnas.0510964103.
- European Commission (2003). Proposal for a Council regulation concerning measures for the sustainable exploitation of fishery resources in the Mediterranean Sea and amending regulations (EC) No 2847/93 and (EC) No 973/2001. Commission of the European Communities. Brussels, 9 October 2003, COM (2003) 589 final, 2003/0229 (CNS), 39 pp.
- European Commission (2008). Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive) Off. J. Eur. Union, L164 (2008), pp. 19–40.
- European Commission (2012). Global Integrated Assessment to Support EU Future Environment Policies (GLIMP). Final Report. Prepared by PBL Netherlands Environmental Assessment Agency, in cooperation with WUR-LEI Agricultural Economics Institute and the Fisheries centre of the University of British Columbia, Vancouver, Canada. DG ENV Service Contract No. 07.0307/2009/550636/SER/F1. Luxembourg: Publications Office.
- European Commission (2017). Report on the Blue Growth Strategy. Towards more sustainable growth and jobs in the blue economy. Commission staff working document. Brussels, 31.3.2017 SWD (2017) 128 final.
- European Commission (2018). Proposal for a regulation of the European Parliament and of the Council establishing a multi-annual plan for the fisheries exploiting demersal stocks in the western Mediterranean Sea. Brussels, COM (2018) 115 final. {SWD(2018) 59 final} {SWD(2018) 60 final}.
- Faget, D. (2017). L'écaille et le banc: ressources de la mer dans la Méditerranée moderne: XVIe-XVIIIe siècle. Aix-en-Provence: Presses universitaires de Provence.
- FAO (1995). Code of Conduct for Responsible Fisheries. FAO, Rome, Italy. Available at: http://www.fao.org/3/a-v9878e.htm [Accessed August 29, 2018].

- FAO (2006). Fisheries and aquaculture software. FishStat Plus Universal software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 28 November 2013.
 [Cited 4 July 2017]. http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en.
- FAO (2016a). Fisheries and aquaculture software. FAO, Fisheries and aquaculture software FishStatJ software for fishery statistical time series. FAO Fisheries and Aquaculture Department, Rome (2016). http://www.fao.org/fishery/.
- FAO (2016b). The State of Mediterranean and Black Sea Fisheries. General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome, Italy. 152p.
- FAO (2018a). Fisheries Topics: Utilization. Utilisation du poisson et des produits de la mer. Topics Fact Sheets. Dans: Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO [en ligne]. Rome. Mis à jour 8 January 2016. [Cité le 14 August 2018]. http://www.fao.org/fishery/.
- FAO (2018b). Impacts of climate change on fisheries and aquaculture. Synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options. FAO fisheries and aquaculture technical paper 627. FAO, Rome, Italy. 654p.
- FAO (2018c). The State of Mediterranean and Black Sea Fisheries. General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome. 172p.
- FAO (2018d). The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 Meeting the sustainable development goals. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
- Farriols, M. T., Ordines, F., Somerfield, P. J., Pasqual, C., Hidalgo, M., Guijarro, B., et al. (2017). Bottom trawl impacts on Mediterranean demersal fish diversity: Not so obvious or are we too late? *Cont. Shelf Res.* 137, 84–102. doi:10.1016/j.csr.2016.11.011.
- Ferrà, C., Tassetti, A. N., Grati, F., Pellini, G., Polidori, P., Scarcella, G., et al. (2018). Mapping change in bottom trawling activity in the Mediterranean Sea through AIS data. *Mar. Policy* 94, 275–281. doi:10.1016/j.marpol.2017.12.013.
- Ferretti, F., Myers, R. A., Serena, F., and Lotze, H. K. (2008). Loss of Large Predatory Sharks from the Mediterranean Sea: Large Sharks in the Mediterranean. *Conserv. Biol.* 22, 952–964. doi:10.1111/j.1523-1739.2008.00938.x.
- Fiorentino, F., Massuti, E., Tinti, F., Somarakis, S., Garofalo, G., Russo, T., et al. (2014). Stock units: Identification of distinct biological units (stock units) for different fish and shellfish species and among different GFCM-GSA. STOCKMED Deliverable 03: FINAL REPORT (1st and 2nd parts), 460 pp.
- Fischer, E. M., and Schär, C. (2010). Consistent geographical patterns of changes in high-impact European heatwaves. *Nat. Geosci.* 3, 398–403. doi:10.1038/ngeo866.
- Flaounas, E., Kelemen, F. D., Wernli, H., Gaertner, M. A., Reale, M., Sanchez-Gomez, E., et al. (2018). Assessment of an ensemble of ocean–atmosphere coupled and uncoupled regional climate models to reproduce the climatology of Mediterranean cyclones. *Clim. Dyn.* 51, 1023–1040. doi:10.1007/s00382-016-3398-7.

- Frainer, A., Primicerio, R., Kortsch, S., Aune, M., Dolgov, A. V., Fossheim, M., et al. (2017). Climate-driven changes in functional biogeography of Arctic marine fish communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 12202–12207. doi:10.1073/pnas.1706080114.
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., and Leggett, W. C. (2005). Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science* 308, 1621–1623. doi:10.1126/science.1113075.
- Frank, K. T., Petrie, B., Leggett, W. C., and Boyce, D. G. (2018). Exploitation drives an ontogenetic-like deepening in marine fish. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6422–6427. doi:10.1073/pnas.1802096115.
- Free, C. M., Thorson, J. T., Pinsky, M. L., Oken, K. L., Wiedenmann, J., and Jensen, O. P. (2019). Impacts of historical warming on marine fisheries production. *Science* 363, 979–983. doi:10.1126/science.aau1758.
- Froese, R., and Quaas, M. (2013). Rio+20 and the reform of the Common Fisheries Policy in Europe. *Mar. Policy* 39, 53–55. doi:10.1016/j.marpol.2012.10.007.
- Froese, R., Walters, C., Pauly, D., Winker, H., Weyl, O. L. F., Demirel, N., et al. (2016a). Reply to Andersen et al. (2016) "Assumptions behind size-based ecosystem models are realistic." *ICES J. Mar. Sci.* 73, 1656–1658. doi:10.1093/icesjms/fsv273.
- Froese, R., Winker, H., Gascuel, D., Sumaila, U. R., and Pauly, D. (2016b). Minimizing the impact of fishing. *Fish Fish*. 17, 785–802. doi:10.1111/faf.12146.
- Fromentin, J.-M., and Powers, J. E. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish Fish.* 6, 281–306. doi:10.1111/j.1467-2979.2005.00197.x.
- Fu, C., Olsen, N., Taylor, N., Grüss, A., Batten, S., Liu, H., et al. (2017). Spatial and temporal dynamics of predator-prey species interactions off western Canada. *ICES J. Mar. Sci.* 74, 2107–2119. doi:10.1093/icesjms/fsx056.
- Fu, C., Perry, R. I., Shin, Y.-J., Schweigert, J., and Liu, H. (2013). An ecosystem modelling framework for incorporating climate regime shifts into fisheries management. *Prog. Oceanogr.* 115, 53–64. doi:10.1016/j.pocean.2013.03.003.
- Fu, C., Travers-Trolet, M., Velez, L., Grüss, A., Bundy, A., Shannon, L. J., et al. (2018). Risky business: The combined effects of fishing and changes in primary productivity on fish communities. *Ecol. Model.* 368, 265–276. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.12.003.
- Fulton, E. A. (2010). Approaches to end-to-end ecosystem models. *J. Mar. Syst.* 81, 171–183. doi:10.1016/j.jmarsys.2009.12.012.
- Fulton, E. A., Fuller, M., Smith, A. D. M., and Punt, A. E. (2005a). Ecological indicators of the ecosystem effects of fishing. Final report. CSIRO; Australian Fisheries Management Authority, Hobart: Canberra.
- Fulton, E. A., Smith, A. D. M., and Johnson, C. R. (2003). Effect of complexity on marine ecosystem models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253, 1–16. doi:10.3354/meps253001.
- Fulton, E. A., Smith, A. D. M., and Punt, A. E. (2005b). Which ecological indicators can robustly detect effects of fishing? *ICES J. Mar. Sci.* 62, 540–551. doi:10.1016/j.icesjms.2004.12.012.
- Gaertner, M. Á., González-Alemán, J. J., Romera, R., Domínguez, M., Gil, V., Sánchez, E., et al. (2018). Simulation of medicanes over the Mediterranean Sea in a regional climate model ensemble: impact of ocean–atmosphere coupling and increased resolution. *Clim. Dyn.* 51, 1041–1057. doi:10.1007/s00382-016-3456-1.
- Gaines, S. D., Costello, C., Owashi, B., Mangin, T., Bone, J., Molinos, J. G., et al. (2018). Improved fisheries management could offset many negative effects of climate change. *Sci. Adv.* 4, eaao1378. doi:10.1126/sciadv.aao1378.
- Gal, G., Makler-Pick, V., and Shachar, N. (2014). Dealing with uncertainty in ecosystem model scenarios: Application of the single-model ensemble approach. *Environ. Model. Softw.* 61, 360–370. doi:10.1016/j.envsoft.2014.05.015.
- Galbraith, E. D., Carozza, D. A., and Bianchi, D. (2017). A coupled human-Earth model perspective on long-term trends in the global marine fishery. *Nat. Commun.* 8, 14884. doi:10.1038/ncomms14884.
- Galil, B. S. (2000). A sea under siege-alien species in the Mediterranean. *Biol. Invasions* 2, 177–186.
- Galil, B. S. (2007). Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 314–322. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.11.008.
- Galil, B. S. (2008). Alien species in the Mediterranean Sea—which, when, where, why? in *Challenges to Marine Ecosystems* Developments in Hydrobiology., eds. J. Davenport, G. M. Burnell, T. Cross, M. Emmerson, R. McAllen, R. Ramsay, et al. (Springer Netherlands), 105–116.
- Galil, B. S., and Zenetos, A. (2002). "A sea change—exotics in the Eastern Mediterranean Sea," in *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management* (Springer), 325–336. Available at: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-015-9956-6_33 [Accessed May 10, 2016].
- Gamfeldt, L., Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E. K., Cardinale, B. J., Duffy, J. E., and Griffin, J. N. (2015). Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? *Oikos* 124, 252–265. doi:10.1111/oik.01549.
- Garcia, H. E., Locarnini, R. A., Boyer, T. P., and Antonov, J. I. (2006). World Ocean Atlas 2005, Volume 4: Nutrients (phosphate, nitrate, and silicate). S. Levitus, Ed. NOAA Atlas NESDIS 64, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 396 pp. Available at: http://www.nodc.noaa.gov/OC5/indprod.html.
- Garcia, S. M., Boncoeur, J., and Gascuel, D. (2013). *Aires marines protégées et la pêche: bioécologie, socioéconomie et gouvernance*. Presses Universitaires de Perpignan Available at: http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=XF2015000579 [Accessed May 11, 2016].
- Garcia, S. M., and Cochrane, K. L. (2005). Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 311–318. doi:10.1016/j.icesjms.2004.12.003.

Garcia, S. M., Kolding, J., Rice, J., Rochet, M.-J., Zhou, S., Arimoto, T., et al. (2012). Reconsidering the Consequences of Selective Fisheries. *Science* 335, 1045–1047. doi:10.1126/science.1214594.

Garcia, S. M., and Moreno, I. D. L. (2001). GLOBAL OVERVIEW OF MARINE FISHERIES. 23.

- Garcia, S. M., Zerbi, A., Aliaume, C., Do Chi, T., and Lasserre, G. (2003). The ecosystem approach to fisheries. Issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook. FAO Fisheries Technical Paper. No. 443. Rome, FAO. 2003. 71 p. Available at: http://www.fao.org/3/ay4773e.pdf.
- Garcia-Rubies, A., Cebrian, E., Schembri, P. J., Evans, J., and Macpherson, E. (2017). "Ecological Effects and Benefits of Mediterranean Marine Protected Areas," in *Management of Marine Protected Areas* (John Wiley & Sons, Ltd), 21–47. doi:10.1002/9781119075806.ch2.
- Gascuel, D. (2005). The trophic-level based model: A theoretical approach of fishing effects on marine ecosystems. *Ecol. Model.* 189, 315–332. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.019.
- Gascuel, D. (2019). Pour une révolution dans la mer De la surpêche à la résilience. Actes Sud Editions.
- Gascuel, D., Coll, M., Fox, C., Guénette, S., Guitton, J., Kenny, A., et al. (2014). Fishing impact and environmental status in European seas: a diagnosis from stock assessments and ecosystem indicators. *Fish Fish.* Available at: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/faf.12090/full [Accessed August 23, 2016].
- Gascuel, D., Morissette, L., Palomares, M. L. D., and Christensen, V. (2008). Trophic flow kinetics in marine ecosystems: Toward a theoretical approach to ecosystem functioning. *Ecol. Model.* 217, 33–47. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.05.012.
- Gascuel, D., and Pauly, D. (2009). EcoTroph: Modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing. *Ecol. Model.* 220, 2885–2898. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.07.031.
- Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W. W. L., Howes, E. L., Joos, F., et al. (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO2 emissions scenarios. *Science* 349, aac4722. doi:10.1126/science.aac4722.
- GFCM (2017a). Mid-term strategy (2017-2020) towards the sustainability of Mediterranean and Black Sea fisheries (Mid-term strategy). FAO-GFCM 2017. Rome.
- GFCM (2017b). Working Group on Stock Assessment of Demersal Species (WGSAD). FAO headquarters, Rome, Italy, 13–18 November 2017. Final Report. 70p.

GFCM (2018). GFCM Data Collection Reference Framework (DCRF). Version: 2018.1. 121p.

Giakoumi, S., Grantham, H. S., Kokkoris, G. D., and Possingham, H. P. (2011). Designing a network of marine reserves in the Mediterranean Sea with limited socio-economic data. *Biol. Conserv.* 144, 753–763. doi:10.1016/j.biocon.2010.11.006.

- Giakoumi, S., Sini, M., Gerovasileiou, V., Mazor, T., Beher, J., Possingham, H. P., et al. (2013). Ecoregion-Based Conservation Planning in the Mediterranean: Dealing with Large-Scale Heterogeneity. *PLOS ONE* 8, e76449. doi:10.1371/journal.pone.0076449.
- Giannoulaki, M., Belluscio, A., Colloca, F., Fraschetti, S., Scardi, M., Smith, C., et al. (2013a). Mediterranean Sensitive Habitats (2013). Edited by Giannoulaki M., A. Belluscio, F. Colloca, S. Fraschetti, M. Scardi, C. Smith, P. Panayotidis, V. Valavanis M.T. Spedicato. DG MARE Specific Contract SI2.600741, Final Report, 557 p.
- Giannoulaki, M., Iglesias, M., Tugores, M. P., Bonanno, A., Patti, B., Felice, A. D., et al. (2013b). Characterizing the potential habitat of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mediterranean Sea, at different life stages. *Fish. Oceanogr.* 22, 69–89. doi:10.1111/fog.12005.
- GIEC (2014). Changements climatiques 2014: rapport de synthèse : contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. GIEC, Genève, Suisse, 161 p. Genève (Suisse): GIEC.
- Giorgi, F. (2006). Climate change hot-spots. *Geophys. Res. Lett.* 33, L08707. doi:10.1029/2006GL025734.
- Giorgi, F., and Lionello, P. (2008). Climate change projections for the Mediterranean region. *Glob. Planet. Change* 63, 90–104. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- Girardin, R., Fulton, E. A., Lehuta, S., Rolland, M., Thébaud, O., Travers-Trolet, M., et al. (2018). Identification of the main processes underlying ecosystem functioning in the Eastern English Channel, with a focus on flatfish species, as revealed through the application of the Atlantis end-to-end model. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 201, 208–222. doi:10.1016/j.ecss.2016.10.016.
- Girardin, R., Vermard, Y., Thébaud, O., Tidd, A., and Marchal, P. (2015). Predicting fisher response to competition for space and resources in a mixed demersal fishery. *Ocean Coast. Manag.* 106, 124–135. doi:10.1016/j.ocecoaman.2015.01.017.
- Gleckler, P. J., Durack, P. J., Stouffer, R. J., Johnson, G. C., and Forest, C. E. (2016). Industrial-era global ocean heat uptake doubles in recent decades. *Nat. Clim. Change* 6, 394. doi:10.1038/nclimate2915.
- Godet, L., and Devictor, V. (2018). What Conservation Does. *Trends Ecol. Evol.* 33, 720–730. doi:10.1016/j.tree.2018.07.004.
- Golani, D. (2000). First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. J. Fish Biol. 56, 1545–1547. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb02163.x.
- Goodwin, C., Rodolfo-Metalpa, R., Picton, B., and Hall-Spencer, J. M. (2014). Effects of ocean acidification on sponge communities. *Mar. Ecol.* 35, 41–49. doi:10.1111/maec.12093.
- Grafton, R. Q. (2010). Adaptation to climate change in marine capture fisheries. *Mar. Policy* 34, 606–615. doi:10.1016/j.marpol.2009.11.011.

- Granger, V., Fromentin, J.-M., Bez, N., Relini, G., Meynard, C. N., Gaertner, J.-C., et al. (2015). Large-scale spatio-temporal monitoring highlights hotspots of demersal fish diversity in the Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 130, 65–74. doi:10.1016/j.pocean.2014.10.002.
- Greenstreet, S. P. R., Rogers, S. I., Rice, J. C., Piet, G. J., Guirey, E. J., Fraser, H. M., et al. (2011). Development of the EcoQO for the North Sea fish community. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1–11. doi:10.1093/icesjms/fsq156.
- Grémillet, D., White, C. R., Authier, M., Dorémus, G., Ridoux, V., and Pettex, E. (2017). Ocean sunfish as indicators for the 'rise of slime.' *Curr. Biol.* 27, R1263–R1264. doi:10.1016/j.cub.2017.09.027.
- Griffith, G. P., Fulton, E. A., Gorton, R., and Richardson, A. J. (2012). Predicting Interactions among Fishing, Ocean Warming, and Ocean Acidification in a Marine System with Whole-Ecosystem Models. *Conserv. Biol.* 26, 1145–1152. doi:10.1111/j.1523-1739.2012.01937.x.
- Grimm, V., Ayllón, D., and Railsback, S. F. (2017). Next-Generation Individual-Based Models Integrate Biodiversity and Ecosystems: Yes We Can, and Yes We Must. *Ecosystems* 20, 229–236. doi:10.1007/s10021-016-0071-2.
- Gros, P. (2011). Ecosystèmes marins (Chapitre 5). In: Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine–synthèse de la bibliographie. Available at: http://archimer.ifremer.fr/doc/00043/15394/ [Accessed June 13, 2016].
- Grüss, A., Schirripa, M. J., Chagaris, D., Drexler, M., Simons, J., Verley, P., et al. (2015). Evaluation of the trophic structure of the West Florida Shelf in the 2000s using the ecosystem model OSMOSE. *J. Mar. Syst.* 144, 30–47. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.11.004.
- Grüss, A., Schirripa, M. J., Chagaris, D., Velez, L., Shin, Y.-J., Verley, P., et al. (2016). Estimating natural mortality rates and simulating fishing scenarios for Gulf of Mexico red grouper (Epinephelus morio) using the ecosystem model OSMOSE-WFS. *J. Mar. Syst.* 154, 264–279. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.10.014.
- Gubbay, S., Sanders, N., Haynes, T., Janssen, J. A. M., Rodwell, J. R., Nieto, A., et al. (2016). European red list of habitats. Part 1. Marine habitats. European Comission. *Publ. Off. Eur. Union*, 52. doi:10.2779/032638.
- Guidetti, P., Milazzo, M., Bussotti, S., Molinari, A., Murenu, M., Pais, A., et al. (2008). Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? *Biol. Conserv.* 141, 699–709. doi:10.1016/j.biocon.2007.12.013.
- Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J.-A., et al. (2015). Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. *Divers. Distrib.* 21, 175–187.
- Gunawardena, J. (2014). Models in biology: 'accurate descriptions of our pathetic thinking.' *BMC Biol.* 12, 29. doi:10.1186/1741-7007-12-29.

- Halouani, G., Abdou, K., Hattab, T., Romdhane, M. S., Ben Rais Lasram, F., and Le Loc'h, F. (2016a). A spatiotemporal ecosystem model to simulate fishing management plans: A case of study in the Gulf of Gabes (Tunisia). *Mar. Policy* 69, 62–72. doi:10.1016/j.marpol.2016.04.002.
- Halouani, G., Ben Rais Lasram, F., Shin, Y.-J., Velez, L., Verley, P., Hattab, T., et al. (2016b). Modelling food web structure using an end-to-end approach in the coastal ecosystem of the Gulf of Gabes (Tunisia). *Ecol. Model.* 339, 45–57. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.08.008.
- Halouani, G., Gascuel, D., Hattab, T., Lasram, F. B. R., Coll, M., Tsagarakis, K., et al. (2015). Fishing impact in Mediterranean ecosystems: an EcoTroph modeling approach. *J. Mar. Syst.* 150, 22–33. doi:10.1016/j.jmarsys.2015.05.007.
- Halouani, G., Le Loc'h, F., Shin, Y.-J., Velez, L., Hattab, T., Romdhane, M. S., et al. (2019). An end-to-end model to evaluate the sensitivity of ecosystem indicators to track fishing impacts. *Ecol. Indic.* 98, 121–130. doi:10.1016/j.ecolind.2018.10.061.
- Halpern, B. S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K. S., Koenig, K., Longo, C., et al. (2015). Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat. Commun.* 6, 7615. doi:10.1038/ncomms8615.
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., et al. (2008). A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948–952. doi:10.1126/science.1149345.
- Hamilton, S. E., and Casey, D. (2016). Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century (CGMFC-21). *Glob. Ecol. Biogeogr.* 25, 729– 738. doi:10.1111/geb.12449.
- Hammerschlag, N., Schmitz, O. J., Flecker, A. S., Lafferty, K. D., Sih, A., Atwood, T. B., et al. (2019). Ecosystem Function and Services of Aquatic Predators in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.* 34, 369–383. doi:10.1016/j.tree.2019.01.005.
- Hansen, C., Drinkwater, K. F., Jähkel, A., Fulton, E. A., Gorton, R., and Skern-Mauritzen, M. (2019). Sensitivity of the Norwegian and Barents Sea Atlantis end-to-end ecosystem model to parameter perturbations of key species. *PLOS ONE* 14, e0210419. doi:10.1371/journal.pone.0210419.
- Harmelin-Vivien, M., Le Diréach, L., Bayle-Sempere, J., Charbonnel, E., García-Charton, J. A., Ody, D., et al. (2008). Gradients of abundance and biomass across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover? *Biol. Conserv.* 141, 1829–1839. doi:10.1016/j.biocon.2008.04.029.
- Harzallah, A., Jordà, G., Dubois, C., Sannino, G., Carillo, A., Li, L., et al. (2018). Long term evolution of heat budget in the Mediterranean Sea from Med-CORDEX forced and coupled simulations. *Clim. Dyn.* 51, 1145–1165. doi:10.1007/s00382-016-3363-5.
- Hassan, R. M., Scholes, R. J., Ash, N., and Millennium Ecosystem Assessment (Program) eds. (2005). Ecosystems and human well-being: current state and trends: findings of the Condition and Trends Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment. Washington, DC: Island Press.

- Hattab, T. (2014). Impacts du changement global sur les assemblages d'espèces exploitées sud méditerranéens, application au golfe de Gabès (Tunisie) : de la modélisation des niches aux conséquences trophiques. PhD Thesis, Université de Montpellier, Institut National Agronomique de Tunisie.
- Hattab, T., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Somot, S., Le Loc'h, F., and Leprieur, F. (2014). Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1417–1429. doi:10.1111/geb.12217.
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Romdhane, M. S., Jarboui, O., Halouani, G., et al. (2013a). An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. *J. Mar. Syst.* 128, 159–174. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.04.017.
- Hattab, T., Ben Rais Lasram, F., Albouy, C., Sammari, C., Romdhane, M. S., Cury, P., et al. (2013b). The Use of a Predictive Habitat Model and a Fuzzy Logic Approach for Marine Management and Planning. *PLOS ONE* 8, e76430. doi:10.1371/journal.pone.0076430.
- Hattab, T., Leprieur, F., Ben Rais Lasram, F., Gravel, D., Le Loc'h, F., and Albouy, C. (2016). Forecasting finescale changes in the food-web structure of coastal marine communities under climate change. *Ecography* 39, 1227–1237. doi:10.1111/ecog.01937.
- Henson, S. A., Beaulieu, C., Ilyina, T., John, J. G., Long, M., Séférian, R., et al. (2017). Rapid emergence of climate change in environmental drivers of marine ecosystems. *Nat. Commun.* 8, 14682. doi:10.1038/ncomms14682.
- Herrmann, M., Estournel, C., Adloff, F., and Diaz, F. (2014). Impact of climate change on the northwestern Mediterranean Sea pelagic planktonic ecosystem and associated carbon cycle. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 5815–5836. doi:10.1002/2014JC010016.
- Herrmann, M. J., and Somot, S. (2008). Relevance of ERA40 dynamical downscaling for modeling deep convection in the Mediterranean Sea. *Geophys. Res. Lett.* 35, L04607. doi:10.1029/2007GL032442.
- Heymans, J. J., and Tomczak, M. T. (2016). Regime shifts in the Northern Benguela ecosystem: Challenges for management. *Ecol. Model.* 331, 151–159. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.10.027.
- Hidalgo, M., Rouyer, T., Molinero, J., Massutí, E., Moranta, J., Guijarro, B., et al. (2011). Synergistic effects of fishing-induced demographic changes and climate variation on fish population dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 426, 1–12. doi:10.3354/meps09077.
- Hiddink, J. G., Burrows, M. T., and García Molinos, J. (2015). Temperature tracking by North Sea benthic invertebrates in response to climate change. *Glob. Change Biol.* 21, 117–129. doi:10.1111/gcb.12726.
- Hilborn, R. (2011). Future directions in ecosystem based fisheries management: A personal perspective. *Fish. Res.* 108, 235–239. doi:10.1016/j.fishres.2010.12.030.
- Hilborn, R., and Walters, C. J. (1992). *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty*. Digital duplication of the orig. ed. 1992. Dordrecht: Springer.

- Hildering, A., Keessen, A. M., and Rijswick, H. F. M. W. van (2009). Tackling pollution of the Mediterranean Sea from land-based sources by an integrated ecosystem approach and the use of the combined international and European legal regimes. *Utrecht Law Rev.* 5, 80–100. doi:10.18352/ulr.96.
- Hill, S. L., Watters, G. M., Punt, A. E., McAllister, M. K., Quéré, C. L., and Turner, J. (2007). Model uncertainty in the ecosystem approach to fisheries. *Fish Fish*. 8, 315–336. doi:10.1111/j.1467-2979.2007.00257.x.
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *ICES J. Mar. Sci.* 20, 228.
- Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. doi:10.1126/science.1189930.
- Hoegh-Guldberg, O., Cai, R., Poloczanska, E. S., Brewer, P. G., Sundby, S., Hilmi, K., et al. (2014). The Ocean Chapter 30. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1655-1731.
- Hollowed, A. B., Bax, N., Beamish, R., Collie, J., Fogarty, M., Livingston, P., et al. (2000). Are multispecies models an improvement on single-species models for measuring fishing impacts on marine ecosystems? *ICES J. Mar. Sci.* 57, 707–719. doi:10.1006/jmsc.2000.0734.
- Holt, J., Schrum, C., Cannaby, H., Daewel, U., Allen, I., Artioli, Y., et al. (2016). Potential impacts of climate change on the primary production of regional seas: A comparative analysis of five European seas. *Prog. Oceanogr.* 140, 91–115. doi:10.1016/j.pocean.2015.11.004.
- Howes, E. L., Joos, F., Eakin, M., and Gattuso, J.-P. (2015). An updated synthesis of the observed and projected impacts of climate change on the chemical, physical and biological processes in the oceans. *Front. Mar. Sci.* 2. doi:10.3389/fmars.2015.00036.
- Hsieh, C., Reiss, C. S., Hewitt, R. P., and Sugihara, G. (2008). Spatial analysis shows that fishing enhances the climatic sensitivity of marine fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 947–961. doi:10.1139/f08-017.
- Hsieh, C., Reiss, C. S., Hunter, J. R., Beddington, J. R., May, R. M., and Sugihara, G. (2006). Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. *Nature* 443, 859–862. doi:10.1038/nature05232.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., et al. (2018). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature* 556, 492–496. doi:10.1038/s41586-018-0041-2.
- Huse, G., and Ellingsen, I. (2008). Capelin migrations and climate change–a modelling analysis. *Clim. Change* 87, 177–197.
- Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., et al. (2011a). Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus*)

sargus sargus) population in the north-western Mediterranean Sea using a simulation model. Part 1: Parameterization and simulations. *Fish. Res.* 108, 163–173. doi:10.1016/j.fishres.2010.12.017.

Hussein, C., Verdoit-Jarraya, M., Pastor, J., Ibrahim, A., Saragoni, G., Pelletier, D., et al. (2011b). Assessing the impact of artisanal and recreational fishing and protection on a white seabream (*Diplodus sargus sargus*) population in the north-western Mediterranean Sea, using a simulation model. Part 2: Sensitivity analysis and management measures. *Fish. Res.* 108, 174–183. doi:10.1016/j.fishres.2010.12.018.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427.

- Hyder, K., Rossberg, A. G., Allen, J. I., Austen, M. C., Barciela, R. M., Bannister, H. J., et al. (2015). Making modelling count increasing the contribution of shelf-seas community and ecosystem models to policy development and management. *Mar. Policy* 61, 291–302. doi:10.1016/j.marpol.2015.07.015.
- Ignatiades, L., Gotsis-Skretas, O., Pagou, K., and Krasakopoulou, E. (2009). Diversification of phytoplankton community structure and related parameters along a large-scale longitudinal east–west transect of the Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.* 31, 411–428. doi:10.1093/plankt/fbn124.
- IPBES (2016). The methodological assessment report on scenarios and models of biodiversity and ecosystem services. S. Ferrier, K. N. Ninan, P. Leadley, R. Alkemade, L. A. Acosta, H. R. Akçakaya, L. Brotons, W. W. L. Cheung, V. Christensen, K. A. Harhash, J. Kabubo-Mariara, C. Lundquist, M. Obersteiner, H. M. Pereira, G. Peterson, R. Pichs-Madruga, N. Ravindranath, C. Rondinini and B. A. Wintle (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany. 348 pages. Available at: https://www.ipbes.net/sites/default/files/downloads/pdf/2016.methodological_assessment_report.
- IPBES (2018). Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services for Europe and Central Asia. IPBES/6/INF/6/Rev.1.
- IPCC (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., et al. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science* 293, 629–637. doi:10.1126/science.1059199.
- Jackson, J. M., and Lenz, P. H. (2016). Predator-prey interactions in the plankton: larval fish feeding on evasive copepods. *Sci. Rep.* 6, 33585. doi:10.1038/srep33585.
- Jacobsen Nis S., Gislason Henrik, and Andersen Ken H. (2014). The consequences of balanced harvesting of fish communities. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20132701. doi:10.1098/rspb.2013.2701.
- Jambeck, J. R., Geyer, R., Wilcox, C., Siegler, T. R., Perryman, M., Andrady, A., et al. (2015). Plastic waste inputs from land into the ocean. *Science* 347, 768–771. doi:10.1126/science.1260352.

- Jennings, S., Greenstreet, S. P. R., and Reynolds, J. D. (1999). Structural change in an exploited fish community: a consequence of differential fishing effects on species with contrasting life histories. *J. Anim. Ecol.* 68, 617–627. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00312.x.
- Jennings, S., and Kaiser, M. J. (1998). "The Effects of Fishing on Marine Ecosystems," in *Advances in Marine Biology*, eds. J. H. S. Blaxter, A. J. Southward, and P. A. Tyler (Academic Press), 201–352. doi:10.1016/S0065-2881(08)60212-6.
- Jochum, M., Schneider, F. D., Crowe, T. P., Brose, U., and O'Gorman, E. J. (2012). Climate-induced changes in bottom-up and top-down processes independently alter a marine ecosystem. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367, 2962–2970. doi:10.1098/rstb.2012.0237.
- Johnson, C. N., Balmford, A., Brook, B. W., Buettel, J. C., Galetti, M., Guangchun, L., et al. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356, 270–275. doi:10.1126/science.aam9317.
- Jones, K. R., Klein, C. J., Halpern, B. S., Venter, O., Grantham, H., Kuempel, C. D., et al. (2018). The Location and Protection Status of Earth's Diminishing Marine Wilderness. *Curr. Biol.* 28, 2506-2512.e3. doi:10.1016/j.cub.2018.06.010.
- Jönsson, A. M., Anderbrant, O., Holmér, J., Johansson, J., Schurgers, G., Svensson, G. P., et al. (2015). Enhanced science–stakeholder communication to improve ecosystem model performances for climate change impact assessments. *Ambio* 44, 249–255. doi:10.1007/s13280-014-0553-4.
- Jordà, G., Marbà, N., and Duarte, C. M. (2012). Mediterranean seagrass vulnerable to regional climate warming. *Nat. Clim. Change* 2, 821–824. doi:10.1038/nclimate1533.
- Jørgensen, C., Enberg, K., Dunlop, E. S., Arlinghaus, R., Boukal, D. S., Brander, K., et al. (2007). Ecology: Managing Evolving Fish Stocks. *Science* 318, 1247–1248. doi:10.1126/science.1148089.
- Kaiser, M. J., Clarke, K. R., Hinz, H., Austen, M. C. V., Somerfield, P. J., and Karakassis, I. (2006). Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311, 1–14. doi:10.3354/meps311001.
- Kaiser, M. J., Collie, J. S., Hall, S. J., Jennings, S., and Poiner, I. R. (2002). Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish Fish.* 3, 114–136. doi:10.1046/j.1467-2979.2002.00079.x.
- Kalogirou, S., Corsini, M., Kondilatos, G., and Wennhage, H. (2007). Diet of the invasive piscivorous fish *Fistularia commersonii* in a recently colonized area of the eastern Mediterranean. *Biol. Invasions* 9, 887–896. doi:10.1007/s10530-006-9088-3.
- Kaplan, I. C., and Marshall, K. N. (2016). A guinea pig's tale: learning to review end-to-end marine ecosystem models for management applications. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 73, 1715–1724. doi:10.1093/icesjms/fsw047.
- Karachle, P. K., and Stergiou, K. I. (2017). An update on the feeding habits of fish in the Mediterranean Sea (2002-2015). *Mediterr. Mar. Sci.* 18, 43–52. doi:10.12681/mms.1968.

- Karl, D. M., Bidigare, R. R., and Letelier, R. M. (2001). Long-term changes in plankton community structure and productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: The domain shift hypothesis. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 48, 1449–1470. doi:10.1016/S0967-0645(00)00149-1.
- Katsanevakis, S., Bogucarskis, K., Gatto, F., Vandekerkhove, J., Deriu, I., and Cardoso, A. C. (2012). Building the European Alien Species Information Network (EASIN): a novel approach for the exploration of distributed alien species data. *BioInvasions Rec.* 1, 235–245. doi:10.3391/bir.2012.1.4.01.
- Katsanevakis, S., Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Ben Rais Lasram, F., Zenetos, A., et al. (2014a). Invading the Mediterranean Sea: biodiversity patterns shaped by human activities. *Front. Mar. Sci.* 1. doi:10.3389/fmars.2014.00032.
- Katsanevakis, S., Levin, N., Coll, M., Giakoumi, S., Shkedi, D., Mackelworth, P., et al. (2015). Marine conservation challenges in an era of economic crisis and geopolitical instability: The case of the Mediterranean Sea. *Mar. Policy* 51, 31–39. doi:10.1016/j.marpol.2014.07.013.
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., et al. (2014b). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat. Invasions* 9, 391–423. doi:10.3391/ai.2014.9.4.01.
- Kessouri, F. (2015). Cycles biogéochimiques de la mer Méditerranée : processus et bilans, PhD thesis, Univ. Toulouse III Paul Sabatier, Toulouse, France.
- Kessouri, F., Ulses, C., Estournel, C., Marsaleix, P., Severin, T., Pujo-Pay, M., et al. (2017). Nitrogen and Phosphorus Budgets in the Northwestern Mediterranean Deep Convection Region. *J. Geophys. Res. Oceans* 122, 9429–9454. doi:10.1002/2016JC012665.
- Khatiwala, S., Tanhua, T., Mikaloff Fletcher, S., Gerber, M., Doney, S. C., Graven, H. D., et al. (2013). Global ocean storage of anthropogenic carbon. *Biogeosciences* 10, 2169–2191. doi:10.5194/bg-10-2169-2013.
- Kiel Declaration on Ocean Deoxygenation (2018). The ocean is losing its breath. Kiel Declaration on Ocean Deoxygenation. Participants of the international conference: Ocean Deoxygenation : Drivers and Consequences–Past–Present–Future. 3-7 September 2018, Kiel, Germany.
- Kirby, R. R., and Beaugrand, G. (2009). Trophic amplification of climate warming. *Proc. Biol. Sci.* 276, 4095–4103. doi:10.1098/rspb.2009.1320.
- Kirby, R. R., Beaugrand, G., and Lindley, J. A. (2009). Synergistic Effects of Climate and Fishing in a Marine Ecosystem. *Ecosystems* 12, 548–561. doi:10.1007/s10021-009-9241-9.
- Koehn, L. E., Essington, T. E., Marshall, K. N., Sydeman, W. J., Szoboszlai, A. I., and Thayer, J. A. (2017). Tradeoffs between forage fish fisheries and their predators in the California Current. *ICES J. Mar. Sci.* 74, 2448–2458. doi:10.1093/icesjms/fsx072.
- Kolding, J., Garcia, S. M., Zhou, S., and Heino, M. (2016). Balanced harvest: utopia, failure, or a functional strategy? *ICES J. Mar. Sci.* 73, 1616–1622. doi:10.1093/icesjms/fsw060.

- Koslow, J. A., Boehlert, G. W., Gordon, J. D. M., Haedrich, R. L., Lorance, P., and Parin, N. (2000). Continental slope and deep-sea fisheries: implications for a fragile ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 548–557. doi:10.1006/jmsc.2000.0722.
- Kroodsma, D. A., Mayorga, J., Hochberg, T., Miller, N. A., Boerder, K., Ferretti, F., et al. (2018). Tracking the global footprint of fisheries. *Science* 359, 904–908. doi:10.1126/science.aao5646.
- Kumagai, N. H., Molinos, J. G., Yamano, H., Takao, S., Fujii, M., and Yamanaka, Y. (2018). Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 201716826. doi:10.1073/pnas.1716826115.
- Kuparinen, A., Boit, A., Valdovinos, F. S., Lassaux, H., and Martinez, N. D. (2016). Fishing-induced life-history changes degrade and destabilize harvested ecosystems. *Sci. Rep.* 6, 22245. doi:10.1038/srep22245.
- Lacoue-Labarthe, T., Nunes, P. A. L. D., Ziveri, P., Cinar, M., Gazeau, F., Hall-Spencer, J. M., et al. (2016).
 Impacts of ocean acidification in a warming Mediterranean Sea: An overview. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 5, 1–11. doi:10.1016/j.rsma.2015.12.005.
- Laevastu, T., and Larkins, H. A. (1981). Marine fisheries ecosystems, its simulation and managment. *Fish. News Book Ltd Farnham Surrey Engl.* 162.
- Lam, V. W. Y., Cheung, W. W. L., Reygondeau, G., and Sumaila, U. R. (2016). Projected change in global fisheries revenues under climate change. *Sci. Rep.* 6, 32607. doi:10.1038/srep32607.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., and Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Nat. Conserv.* 13, 112–116. doi:10.1016/j.ncon.2015.11.001.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., and Ronce, O. (2010). Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 321–350.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES J. Mar. Sci.* 57, 659–668. doi:10.1006/jmsc.2000.0731.
- Law, R., Kolding, J., and Plank, M. J. (2015). Squaring the circle: reconciling fishing and conservation of aquatic ecosystems. *Fish Fish.* 16, 160–174. doi:10.1111/faf.12056.
- Law, R., Plank, M. J., and Kolding, J. (2016). Balanced exploitation and coexistence of interacting, sizestructured, fish species. *Fish Fish.* 17, 281–302. doi:10.1111/faf.12098.
- Lazzari, P., Mattia, G., Solidoro, C., Salon, S., Crise, A., Zavatarelli, M., et al. (2014). The impacts of climate change and environmental management policies on the trophic regimes in the Mediterranean Sea: Scenario analyses. *J. Mar. Syst.* 135, 137–149. doi:10.1016/j.jmarsys.2013.06.005.
- Le Quéré, C., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A. C., et al. (2018). Global Carbon Budget 2017. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 405–448. doi:https://doi.org/10.5194/essd-10-405-2018.

- Le Quesne, W., Brown, M., De oliveira, J., Casey, J., and O'Brien, C. (2013). Data-deficient fisheries in EU waters. Directorate-General for internal policies. Policy department B: Structural ad cohesion policies. IP/B/PECH/IC/2012-118. PE 495.865. June 2013. 74p.
- Leadley, P., Pereira, H. M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, Proença, V., Scharlemann, J. P. W., et al. (2010). *Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no. 50, 132 pages.*
- Leakey, R. E., and Lewin, R. (1996). *The sixth extinction: patterns of life and the future of humankind*. New York: Anchor Books.
- Lefevre, S., McKenzie, D. J., and Nilsson, G. E. (2018). In modelling effects of global warming, invalid assumptions lead to unrealistic projections. *Glob. Change Biol.* 24, 553–556. doi:10.1111/gcb.13978.
- Lehuta, S., Girardin, R., Mahévas, S., Travers-Trolet, M., and Vermard, Y. (2016). Reconciling complex system models and fisheries advice: Practical examples and leads. *Aquat. Living Resour.* 29, 208. doi:10.1051/alr/2016022.
- Lehuta, S., Mahévas, S., Petitgas, P., and Pelletier, D. (2010). Combining sensitivity and uncertainty analysis to evaluate the impact of management measures with ISIS–Fish: marine protected areas for the Bay of Biscay anchovy (Engraulis encrasicolus) fishery. *ICES J. Mar. Sci.* 67, 1063–1075. doi:10.1093/icesjms/fsq002.
- Lejeusne, C., Chevaldonné, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F., and Pérez, T. (2010). Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends Ecol. Evol.* 25, 250–260. doi:10.1016/j.tree.2009.10.009.
- Leleu, K., Pelletier, D., Charbonnel, E., Letourneur, Y., Alban, F., Bachet, F., et al. (2014). Métiers, effort and catches of a Mediterranean small-scale coastal fishery: The case of the Côte Bleue Marine Park. *Fish. Res.* 154, 93–101. doi:10.1016/j.fishres.2014.02.006.
- Lepom, P., Brown, B., Hanke, G., Loos, R., Quevauviller, P., and Wollgast, J. (2009). Needs for reliable analytical methods for monitoring chemical pollutants in surface water under the European Water Framework Directive. J. Chromatogr. A 1216, 302–315. doi:10.1016/j.chroma.2008.06.017.
- Libralato, S., Caccin, A., and Pranovi, F. (2015). Modeling species invasions using thermal and trophic niche dynamics under climate change. *Front. Mar. Sci.* 2. doi:10.3389/fmars.2015.00029.
- Libralato, S., and Solidoro, C. (2009). Bridging biogeochemical and food web models for an End-to-End representation of marine ecosystem dynamics: The Venice lagoon case study. *Ecol. Model.* 220, 2960–2971. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.08.017.
- Licandro, P., Conway, D. V. P., Yahia, M. D., De Puelles, M. F., Gasparini, S., Hecq, J.-H., et al. (2010). A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Biol. Lett.*, rsbl20100150.
- Ligas, A., Sartor, P., and Colloca, F. (2011). Trends in population dynamics and fishery of Parapenaeus longirostris and Nephrops norvegicus in the Tyrrhenian Sea (NW Mediterranean): the relative

importance of fishery and environmental variables. *Mar. Ecol.* 32, 25–35. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00440.x.

- Linares, C., Coma, R., Diaz, D., Zabala, M., Hereu, B., and 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305, 127–137. doi:10.3354/meps305127.
- Lindeman, R. L. (1942). The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23, 399–417. doi:10.2307/1930126.
- Link, J. S. (2010). *Ecosystem-based fisheries management: confronting tradeoffs*. Cambridge ; New York: Cambridge University Press.
- Link, J. S., and Browman, H. I. (2014). Integrating what? Levels of marine ecosystem-based assessment and management. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1170–1173. doi:10.1093/icesjms/fsu026.
- Link, J. S., Nye, J. A., and Hare, J. A. (2011). Guidelines for incorporating fish distribution shifts into a fisheries management context. *Fish Fish*. 12, 461–469. doi:10.1111/j.1467-2979.2010.00398.x.
- Liquete, C., Piroddi, C., Macías, D., Druon, J.-N., and Zulian, G. (2016). Ecosystem services sustainability in the Mediterranean Sea: assessment of status and trends using multiple modelling approaches. *Sci. Rep.* 6. doi:10.1038/srep34162.
- Lleonart, J., and Maynou, F. (2003). Fish stock assessments in the Mediterranean: state of the art. *Sci. Mar.* 67, 37–49. doi:10.3989/scimar.2003.67s137.
- Lloret, J., Lleonart, J., Solé, I., and Fromentin, J.-M. (2001). Fluctuations of landings and environmental conditions in the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Oceanogr.* 10, 33–50. doi:10.1046/j.1365-2419.2001.00151.x.
- Lloret, J., Palomera, I., Salat, J., and Sole, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fish. Oceanogr.* 13, 102–110. doi:10.1046/j.1365-2419.2003.00279.x.
- Lotze, H. K., Coll, M., and Dunne, J. A. (2011). Historical Changes in Marine Resources, Food-web Structure and Ecosystem Functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* 14, 198–222. doi:10.1007/s10021-010-9404-8.
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., et al. (2006). Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science* 312, 1806–1809. doi:10.1126/science.1128035.
- Lotze, H. K., Tittensor, D. P., Bryndum-Buchholz, A., Eddy, T. D., Cheung, W. W., Galbraith, E. D., et al. (2018). Ensemble projections of global ocean animal biomass with climate change. *bioRxiv*, 467175. doi:10.1101/467175.
- Lotze, H. K., and Worm, B. (2009). Historical baselines for large marine animals. *Trends Ecol. Evol.* 24, 254–262. doi:10.1016/j.tree.2008.12.004.

- Ludwig, W., Bouwman, A. F., Dumont, E., and Lespinas, F. (2010). Water and nutrient fluxes from major Mediterranean and Black Sea rivers: Past and future trends and their implications for the basinscale budgets. *Geochem. Geophys. Geosystems* 24. doi:10.1029/2009GB003594@10.1002/(ISSN)1525-2027.NUTRIENT1.
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., Helaouët, P., Bayliss-Brown, G. A., and Stenseth, N. C. (2017). Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 201621037. doi:10.1073/pnas.1621037114.
- MacCall, A. D. (1990). *Dynamic geography of marine fish populations*. Seattle: Washington Sea Grant Program: Distributed by University of Washington Press.
- Macias, D., Garcia-Gorriz, E., Piroddi, C., and Stips, A. (2014). Biogeochemical control of marine productivity in the Mediterranean Sea during the last 50 years. *Glob. Biogeochem. Cycles* 28, 897–907. doi:10.1002/2014GB004846.
- Macias, D. M., Garcia-Gorriz, E., and Stips, A. (2015). Productivity changes in the Mediterranean Sea for the twenty-first century in response to changes in the regional atmospheric forcing. *Front. Mar. Sci.* 2. doi:10.3389/fmars.2015.00079.
- Macpherson, E. (1998). Ontogenetic shifts in habitat use and aggregation in juvenile sparid fishes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 220, 127–150. doi:10.1016/S0022-0981(97)00086-5.
- Macpherson, E., and Duarte, C. M. (1991). Bathymetric trends in demersal fish size: is there a general relationship? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71, 103–112.
- Mahévas, S., and Pelletier, D. (2004). ISIS-Fish, a generic and spatially explicit simulation tool for evaluating the impact of management measures on fisheries dynamics. *Ecol. Model.* 171, 65–84. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.04.001.
- Manca, B., Burca, M., Giorgetti, A., Coatanoan, C., Garcia, M.-J., and Iona, A. (2004). Physical and biochemical averaged vertical profiles in the Mediterranean regions: an important tool to trace the climatology of water masses and to validate incoming data from operational oceanography. *J. Mar. Syst.* 48, 83–116. doi:10.1016/j.jmarsys.2003.11.025.
- Mannino, A. M., Balistreri, P., and Deidun, A. (2017). The Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea in a Changing Climate: The Impact of Biological Invasions. Mediterranean Identities. *Mediterr. Identities - Environ. Soc. Cult.*, 101–127. doi:10.5772/intechopen.69214.
- Maravelias, C. D., Pantazi, M., and Maynou, F. (2014). Fisheries management scenarios: trade-offs between economic and biological objectives. *Fish. Manag. Ecol.* 21, 186–195. doi:10.1111/fme.12060.
- Marbà, N., Díaz-Almela, E., and Duarte, C. M. (2014). Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) loss between 1842 and 2009. *Biol. Conserv.* 176, 183–190. doi:10.1016/j.biocon.2014.05.024.
- Marbà, N., and Duarte, C. M. (2010). Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Glob. Change Biol.* 16, 2366–2375. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02130.x.

- Marbà, N., Jorda, G., Agusti, S., Girard, C., and Duarte, C. M. (2015). Footprints of climate change on Mediterranean Sea biota. *Front. Mar. Sci.* 2. doi:10.3389/fmars.2015.00056.
- Martín, P., Sabatés, A., Lloret, J., and Martin-Vide, J. (2012). Climate modulation of fish populations: the role of the Western Mediterranean Oscillation (WeMO) in sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) production in the north-western Mediterranean. *Clim. Change* 110, 925–939. doi:10.1007/s10584-011-0091-z.
- Marty, L., Dieckmann, U., and Ernande, B. (2015). Fisheries-induced neutral and adaptive evolution in exploited fish populations and consequences for their adaptive potential. *Evol. Appl.* 8, 47–63. doi:10.1111/eva.12220.
- Marzloff, M. P., Oliver, E. C. J., Barrett, N. S., Holbrook, N. J., James, L., Wotherspoon, S. J., et al. (2018). Differential vulnerability to climate change yields novel deep-reef communities. *Nat. Clim. Change*, 1. doi:10.1038/s41558-018-0278-7.
- Marzloff, M., Shin, Y.-J., Tam, J., Travers, M., and Bertrand, A. (2009). Trophic structure of the Peruvian marine ecosystem in 2000–2006: Insights on the effects of management scenarios for the hake fishery using the IBM trophic model Osmose. *J. Mar. Syst.* 75, 290–304. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.10.009.
- Maynou, F. (2014). Coviability analysis of Western Mediterranean fisheries under MSY scenarios for 2020. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1563–1571. doi:10.1093/icesjms/fsu061.
- Maynou, F., Recasens, L., and Lombarte, A. (2011). Fishing tactics dynamics of a Mediterranean small-scale coastal fishery. *Aquat. Living Resour.* 24, 149–159. doi:10.1051/alr/2011131.
- Mayot, N., D'Ortenzio, F., Ribera d'Alcalà, M., Lavigne, H., and Claustre, H. (2016). Interannual variability of the Mediterranean trophic regimes from ocean color satellites. *Biogeosciences* 13, 1901–1917. doi:https://doi.org/10.5194/bg-13-1901-2016.
- Mazumder, S. K., De, M., Mazlan, A. G., Zaidi, C. C., Rahim, S. M., and Simon, K. D. (2015). Impact of global climate change on fish growth, digestion and physiological status: developing a hypothesis for cause and effect relationships. *J. Water Clim. Change* 6, 200–226. doi:10.2166/wcc.2014.146.
- McCauley, D. J., Pinsky, M. L., Palumbi, S. R., Estes, J. A., Joyce, F. H., and Warner, R. R. (2015). Marine defaunation: Animal loss in the global ocean. *Science* 347, 1255641. doi:10.1126/science.1255641.
- McLean, M. J., Mouillot, D., Goascoz, N., Schlaich, I., and Auber, A. (2019). Functional reorganization of marine fish nurseries under climate warming. *Glob. Change Biol.* 25, 660–674. doi:10.1111/gcb.14501.
- McLean, M., Mouillot, D., and Auber, A. (2018). Ecological and life history traits explain a climate-induced shift in a temperate marine fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 606, 175–186. doi:10.3354/meps12766.
- McLeod, E., Salm, R., Green, A., and Almany, J. (2009). Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Front. Ecol. Environ.* 7, 362–370. doi:10.1890/070211.

- McMahon, R., Stauffacher, M., and Knutti, R. (2015). The unseen uncertainties in climate change: reviewing comprehension of an IPCC scenario graph. *Clim. Change* 133, 141–154. doi:10.1007/s10584-015-1473-4.
- McSweeney, C. F., Jones, R. G., Lee, R. W., and Rowell, D. P. (2015). Selecting CMIP5 GCMs for downscaling over multiple regions. *Clim. Dyn.* 44, 3237–3260. doi:10.1007/s00382-014-2418-8.
- Merella, P., Oliver, P., Alemany, F., and Massuti, E. (Instituto E. de O. (1998). Approach to a multispecies VPA considering hake-anchovy trophic interactions in the north-western Mediterranean. in *Cahiers Options Mediterraneennes (CIHEAM)* (CIHEAM-IAMZ). Available at: http://agris.fao.org/agrissearch/search.do?recordID=QC1998606263 [Accessed July 17, 2019].
- Merino, G., Barange, M., Blanchard, J. L., Harle, J., Holmes, R., Allen, I., et al. (2012). Can marine fisheries and aquaculture meet fish demand from a growing human population in a changing climate? *Glob. Environ. Change* 22, 795–806. doi:10.1016/j.gloenvcha.2012.03.003.
- Methratta, E. T., and Link, J. S. (2007). Ontogenetic variation in habitat associations for four flatfish species in the Gulf of Maine-Georges Bank region. *J. Fish Biol.* 70, 1669–1688. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01428.x.
- Micheli, F., Halpern, B. S., Walbridge, S., Ciriaco, S., Ferretti, F., Fraschetti, S., et al. (2013a). Cumulative Human Impacts on Mediterranean and Black Sea Marine Ecosystems: Assessing Current Pressures and Opportunities. *PLOS ONE* 8, e79889. doi:10.1371/journal.pone.0079889.
- Micheli, F., Levin, N., Giakoumi, S., Katsanevakis, S., Abdulla, A., Coll, M., et al. (2013b). Setting Priorities for Regional Conservation Planning in the Mediterranean Sea. *PLOS ONE* 8, e59038. doi:10.1371/journal.pone.0059038.
- Micheli, F., Saenz-Arroyo, A., Greenley, A., Vazquez, L., Montes, J. A. E., Rossetto, M., et al. (2012). Evidence that marine reserves enhance resilience to climatic impacts. *PloS One* 7, e40832.
- Millennium Ecosystem Assessment ed. (2005). *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.
- Miller, D. D., Ota, Y., Sumaila, U. R., Cisneros-Montemayor, A. M., and Cheung, W. W. L. (2018). Adaptation strategies to climate change in marine systems. *Glob. Change Biol.* 24, e1–e14. doi:10.1111/gcb.13829.
- Mills, K., Pershing, A., Brown, C., Chen, Y., Chiang, F.-S., Holland, D., et al. (2013). Fisheries Management in a Changing Climate: Lessons From the 2012 Ocean Heat Wave in the Northwest Atlantic. *Oceanography* 26, 191–195. doi:10.5670/oceanog.2013.27.
- Minin, E. D., Brooks, T. M., Toivonen, T., Butchart, S. H. M., Heikinheimo, V., Watson, J. E. M., et al. (2019).
 Identifying global centers of unsustainable commercial harvesting of species. *Sci. Adv.* 5, eaau2879.
 doi:10.1126/sciadv.aau2879.
- Modica, L., Velasco, F., Preciado, I., Soto, M., and Greenstreet, S. P. R. (2014). Development of the large fish indicator and associated target for a Northeast Atlantic fish community. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 2403–2415. doi:10.1093/icesjms/fsu101.

- Molinero, J. C., Ibanez, F., Nival, P., Buecher, E., and Souissi, S. (2005). North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *Limnol. Oceanogr.* 50, 1213–1220. doi:10.4319/lo.2005.50.4.1213.
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., and Spalding, M. D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Front. Ecol. Environ.* 6, 485–492. doi:10.1890/070064.
- Mooney, H. A. (2010). The ecosystem-service chain and the biological diversity crisis. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 31–39. doi:10.1098/rstb.2009.0223.
- Mora, C., Metzger, R., Rollo, A., and Myers, R. A. (2007). Experimental simulations about the effects of overexploitation and habitat fragmentation on populations facing environmental warming. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 1023–1028. doi:10.1098/rspb.2006.0338.
- Morales, A., and Roselló, E. (2004). Fishing down the food web in Iberian prehistory? A new look at the fishes from Cueva de Nerja (Málaga, Spain). *Petits Animaux Sociétés Hum. Complément Aliment. Aux Ressour. Util. XXIVe Rencontres Int. D'archéologie D'histoire D'Antibes Antibes Éditions APDCA*, 111–123.
- Morán, X. A. G., López-Urrutia, Á., Calvo-Díaz, A., and Li, W. K. W. (2010). Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* 16, 1137–1144. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01960.x.
- Morato, T., Watson, R., Pitcher, T. J., and Pauly, D. (2006). Fishing down the deep. *Fish Fish.* 7, 24–34. doi:10.1111/j.1467-2979.2006.00205.x.
- Morote, E., Olivar, M. P., Villate, F., and Uriarte, I. (2010). A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES J. Mar. Sci.* 67, 897–908. doi:10.1093/icesjms/fsp302.
- Moss, R. H., Edmonds, J. A., Hibbard, K. A., Manning, M. R., Rose, S. K., Vuuren, D. P. van, et al. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747–756. doi:10.1038/nature08823.
- Mouillot, D., Albouy, C., Guilhaumon, F., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Devictor, V., et al. (2011). Protected and Threatened Components of Fish Biodiversity in the Mediterranean Sea. *Curr. Biol.* 21, 1044– 1050. doi:10.1016/j.cub.2011.05.005.
- Moullec, F., Ben Rais Lasram, F., Coll, M., Guilhaumon, F., Halouani, G., Hattab, T., et al. (2016a). "Climate change impacts on marine resources: from individual to ecosystem responses. In: Sabrié ML, Gibert-Brunet E, Mourier T (eds) The Mediterranean region under climate change—a scientific update. AllEnvi / IRD Editions, Marseille, p 229–248," in.
- Moullec, F., Benedetti, F., Saraux, C., Van Beveren, E., and Shin, Y.-J. (2016b). "Climate change induces bottom-up changes in the food webs of the Mediterranean Sea. In: Thiébault S., Moatti J.P. (eds.). The Mediterranean region under climate change A scientific update. Allenvi / IRD Editions, Marseille. pp: 219-228.," in.

- Moullec, F., Gascuel, D., Bentorcha, K., Guénette, S., and Robert, M. (2017). Trophic models: What do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems? *J. Mar. Syst.* 172, 104–117. doi:10.1016/j.jmarsys.2017.03.008.
- Moullec, F., Velez, L., Verley, P., Barrier, N., Ulses, C., Carbonara, P., et al. (2019). Catching the big picture of the Mediterranean Sea biodiversity with an end-to-end model of climate and fishing impacts. *bioRxiv*, 593822. doi:10.1101/593822.
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L. L., Duputié, A., Eveillard, D., et al. (2015). Predictive ecology in a changing world. *J. Appl. Ecol.* 52, 1293–1310. doi:10.1111/1365-2664.12482.
- Moutopoulos, D. K., and Koutsikopoulos, C. (2014). Fishing strange data in national fisheries statistics of Greece. *Mar. Policy* 48, 114–122. doi:10.1016/j.marpol.2014.03.017.
- Muhling, B. A., Lee, S.-K., Lamkin, J. T., and Liu, Y. (2011). Predicting the effects of climate change on bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) spawning habitat in the Gulf of Mexico. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1051–1062. doi:10.1093/icesjms/fsr008.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. da, and Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853. doi:10.1038/35002501.
- Myers, R. A., and Worm, B. (2003). Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280. doi:10.1038/nature01610.
- Nabat, P., Somot, S., Mallet, M., Michou, M., Sevault, F., Driouech, F., et al. (2015). Dust aerosol radiative effects during summer 2012 simulated with a coupled regional aerosol–atmosphere–ocean model over the Mediterranean. *Atmospheric Chem. Phys.* 15, 3303–3326. doi:https://doi.org/10.5194/acp-15-3303-2015.
- Naeem, S., Duffy, J. E., and Zavaleta, E. (2012). The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336, 1401–1406. doi:10.1126/science.1215855.
- National Research Council (U.S.) ed. (2006). *Dynamic changes in marine ecosystems: fishing, food webs, and future options*. Washington, DC: National Academies Press.
- Nicholson, E., Fulton, E. A., Brooks, T. M., Blanchard, R., Leadley, P., Metzger, J. P., et al. (2019). Scenarios and Models to Support Global Conservation Targets. *Trends Ecol. Evol.* 34, 57–68. doi:10.1016/j.tree.2018.10.006.
- Nicholson, M. D., and Jennings, S. (2004). Testing candidate indicators to support ecosystem-based management: the power of monitoring surveys to detect temporal trends in fish community metrics. *ICES J. Mar. Sci.* 61, 35–42. doi:10.1016/j.icesjms.2003.09.004.
- Nixon, S. W. (1995). Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199–219.
- Occhipinti-Ambrogi, A. (2007). Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 342–352. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.11.014.

- Odum, E. P. (1969). The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 164, 262–270. doi:10.1126/science.164.3877.262.
- Ohman, M. D., and Hirche, H.-J. (2001). Density-dependent mortality in an oceanic copepod population. *Nature* 412, 638. doi:10.1038/35088068.
- Oliver, P., Alemany, F., Massuti, E., and Merella, P. (1998). The role of top-predators in resource removal and their interactions with human exploitation. Effects of top-predators on prey species of fisheries interest : The case of hake (*Merluccius merluccius*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Effects of top-predators on prey species of fisheries interest : The case of hake (*Merluccius merluccius*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Northwestern Mediterannean.
- Oliveros Ramos, R. (2014). End-to-end modelling for an ecosystem approach to fisheries in the Northern Humboldt Current Ecosystem. *Inst. MAR PERU - IMARPE*. Available at: http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080///handle/123456789/3047 [Accessed November 14, 2018].
- Oliveros-Ramos, R., and Shin, Y.-J. (2016). Calibrar: an R package for fitting complex ecological models. *ArXiv160303141 Math Q-Bio Stat*. Available at: http://arxiv.org/abs/1603.03141 [Accessed August 21, 2017].
- Oliveros-Ramos, R., Verley, P., Echevin, V., and Shin, Y.-J. (2017). A sequential approach to calibrate ecosystem models with multiple time series data. *Prog. Oceanogr.* 151, 227–244. doi:10.1016/j.pocean.2017.01.002.
- Olsen, E. M., Heino, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Brattey, J., Ernande, B., et al. (2004). Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature* 428, 932–935. doi:10.1038/nature02430.
- Ortega-Cisneros, K., Cochrane, K., and Fulton, E. A. (2017). An Atlantis model of the southern Benguela upwelling system: Validation, sensitivity analysis and insights into ecosystem functioning. *Ecol. Model.* 355, 49–63. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.04.009.
- Otero, M., Cebrian, E., Francour, P., Galil, B., and Savini, D. (2013). Monitoring marine invasive species in Mediterranean marine protected areas (MPAs): a strategy and practical guide for managers. Malaga, Spain: IUCN. 136 pages. *Malaga Spain IUCN* 136.
- Ottersen, G., Hjermann, D. Ø., and Stenseth, N. C. (2006). Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (*Gadus morhua*) stock. *Fish. Oceanogr.* 15, 230–243. doi:10.1111/j.1365-2419.2006.00404.x.
- Owens, B. (2013). Long-term research: Slow science. Nat. News 495, 300. doi:10.1038/495300a.
- Pais, A., Merella, P., Follesa, M. C., and Garippa, G. (2007). Westward range expansion of the Lessepsian migrant Fistularia commersonii (Fistulariidae) in the Mediterranean Sea, with notes on its parasites. *J. Fish Biol.* 70, 269–277. doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01302.x.
- Palomares, M. L. D., and Pauly, D. (1998). Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshw. Res.* 49, 447–453.

- Palomera, I., Olivar, M. P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., García, A., et al. (2007). Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog. Oceanogr.* 74, 377–396. doi:10.1016/j.pocean.2007.04.012.
- Panthou, G., Vrac, M., Drobinski, P., Bastin, S., and Li, L. (2018). Impact of model resolution and Mediterranean sea coupling on hydrometeorological extremes in RCMs in the frame of HyMeX and MED-CORDEX. *Clim. Dyn.* 51, 915–932. doi:10.1007/s00382-016-3374-2.
- Paradis, S., Puig, P., Masqué, P., Juan-Díaz, X., Martín, J., and Palanques, A. (2017). Bottom-trawling along submarine canyons impacts deep sedimentary regimes. *Sci. Rep.* 7, 43332. doi:10.1038/srep43332.
- Parmesan, C., Burrows, M. T., Duarte, C. M., Poloczanska, E. S., Richardson, A. J., Schoeman, D. S., et al. (2013). Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecol. Lett.* 16, 58–71. doi:10.1111/ele.12098.
- Parmesan, C., Duarte, C., Poloczanska, E., Richardson, A. J., and Singer, M. C. (2011). Overstretching attribution. *Nat. Clim. Change* 1, 2–4. doi:10.1038/nclimate1056.
- Parmesan, C., and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286.
- Parravicini, V., Azzurro, E., Kulbicki, M., and Belmaker, J. (2015). Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: an illustration using Mediterranean fish invaders. *Ecol. Lett.* 18, 246–253. doi:10.1111/ele.12401.
- Pastor, F., Valiente, J. A., and Palau, J. L. (2018). Sea Surface Temperature in the Mediterranean: Trends and Spatial Patterns (1982–2016). *Pure Appl. Geophys.* 175, 4017–4029. doi:10.1007/s00024-017-1739-z.
- Patrick, W. S., and Link, J. S. (2015). Myths that Continue to Impede Progress in Ecosystem-Based Fisheries Management. *Fisheries* 40, 155–160. doi:10.1080/03632415.2015.1024308.
- Patterson, K. (1992). Fisheries for small pelagic species: an empirical approach to management targets. *Rev. Fish Biol. Fish.* 2, 321–338. doi:10.1007/BF00043521.
- Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES J. Mar. Sci.* 39, 175–192. doi:10.1093/icesjms/39.2.175.
- Pauly, D. (1995). Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 10, 430. doi:10.1016/S0169-5347(00)89171-5.
- Pauly, D. (2010). *Gasping Fish and Panting Squids: Oxygen, Temperature and the Growth of Water Breathing Animals.* 1st edition. , ed. O. Kinne Ecology Institute.
- Pauly, D., Alder, J., Bennett, E., Christensen, V., Tyedmers, P., and Watson, R. (2003). The Future for Fisheries. *Science* 302, 1359–1361. doi:10.1126/science.1088667.

- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., and Torres, F. (1998). Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279, 860–863. doi:10.1126/science.279.5352.860.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., et al. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418, 689. doi:10.1038/nature01017.
- Pauly, D., Ulman, A., Piroddi, C., Bultel, E., and Coll, M. (2014). 'Reported' versus 'likely' fisheries catches of four Mediterranean countries. *Sci. Mar.* 78, 11–17. doi:10.3989/scimar.04020.17A.
- Pauly, D., and Watson, R. (2005). Background and interpretation of the "Marine Trophic Index" as a measure of biodiversity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 360, 415–423. doi:10.1098/rstb.2004.1597.
- Pauly, D., and Zeller, D. (2016). Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nat. Commun.* 7, 10244. doi:10.1038/ncomms10244.
- Payne, M. R., Barange, M., Cheung, W. W. L., MacKenzie, B. R., Batchelder, H. P., Cormon, X., et al. (2016). Uncertainties in projecting climate-change impacts in marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 73, 1272–1282. doi:10.1093/icesjms/fsv231.
- Peck, M. A., Arvanitidis, C., Butenschön, M., Canu, D. M., Chatzinikolaou, E., Cucco, A., et al. (2018). Projecting changes in the distribution and productivity of living marine resources: A critical review of the suite of modelling approaches used in the large European project VECTORS. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 201, 40–55. doi:10.1016/j.ecss.2016.05.019.
- Pecl, G. T., Araújo, M. B., Bell, J. D., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I.-C., et al. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214. doi:10.1126/science.aai9214.
- Pella, J. J., and Tomlinson, P. K. (1969). A generalized stock production model. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 13, 416–497.
- Pellissier, L., Rohr, R. P., Ndiribe, C., Pradervand, J.-N., Salamin, N., Guisan, A., et al. (2013). Combining food web and species distribution models for improved community projections. *Ecol. Evol.* 3, 4572–4583. doi:10.1002/ece3.843.
- Pepin, P., and Penney, R. (2000). Feeding by a larval fish community: impact on zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 204, 199–212. doi:10.3354/meps204199.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarrés, J. F., et al. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496–1501. doi:10.1126/science.1196624.
- Peristeraki, P., Tserpes, G., and Lefkaditou, E. (2005). What cephalopod remains from *Xiphias gladius* stomachs can imply about predator-prey interactions in the Mediterranean Sea? *J. Fish Biol.* 67, 549–554. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00742.x.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., and Reynolds, J. D. (2005). Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science* 308, 1912–1915. doi:10.1126/science.1111322.

- Perry, R. I., Cury, P., Brander, K., Jennings, S., Möllmann, C., and Planque, B. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing: Concepts, issues and management responses. J. Mar. Syst. 79, 427– 435. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.017.
- Pershing, A. J., Alexander, M. A., Hernandez, C. M., Kerr, L. A., Bris, A. L., Mills, K. E., et al. (2015). Slow adaptation in the face of rapid warming leads to collapse of the Gulf of Maine cod fishery. *Science* 350, 809–812. doi:10.1126/science.aac9819.
- Pikitch, E. K., Santora, C., Babcock, E. A., Bakun, A., Bonfil, R., Conover, D. O., et al. (2004). Ecosystem-Based Fishery Management. *Science* 305, 346–347. doi:10.1126/science.1098222.
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., and Brooks, T. M. (1995). The Future of Biodiversity. *Science* 269, 347–350. doi:10.1126/science.269.5222.347.
- Pinnegar, J. K., Hufnagl, M., Sinerchia, M., Palacz, A. P., Girardin, R., Travers-Trolet, M., et al. (2014). Holistic framework(s) for assessing multiple drivers. VECTORS of Change in Oceans and Seas Marine Life, Impact on Economic Sectors. Project Number:266445. FP7-OCEAN-2010. 117p.
- Piroddi, C. (2016). Ecosystem based management in the Mediterranean Sea: scientific challenges and advances. PhD Thesis, University of Barcelona, 390pp.
- Piroddi, C., Coll, M., Liquete, C., Macias, D., Greer, K., Buszowski, J., et al. (2017). Historical changes of the Mediterranean Sea ecosystem: modelling the role and impact of primary productivity and fisheries changes over time. *Sci. Rep.* 7, 44491. doi:10.1038/srep44491.
- Piroddi, C., Coll, M., Steenbeek, J., Macias Moy, D., and Christensen, V. (2015a). Modelling the Mediterranean marine ecosystem as a whole: addressing the challenge of complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 533, 47–65. doi:10.3354/meps11387.
- Piroddi, C., Giovanni, B., and Villy, C. (2010). Effects of local fisheries and ocean productivity on the northeastern Ionian Sea ecosystem. *Ecol. Model.* 221, 1526–1544. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.03.002.
- Piroddi, C., Teixeira, H., Lynam, C. P., Smith, C., Alvarez, M. C., Mazik, K., et al. (2015b). Using ecological models to assess ecosystem status in support of the European Marine Strategy Framework Directive. *Ecol. Indic.* 58, 175–191. doi:10.1016/j.ecolind.2015.037.
- Pitcher, T. J., Kalikoski, D., Short, K., Varkey, D., and Pramod, G. (2009). An evaluation of progress in implementing ecosystem-based management of fisheries in 33 countries. *Mar. Policy* 33, 223–232. doi:10.1016/j.marpol.2008.06.002.
- Plagányi, É. E. (2007). *Models for an ecosystem approach to fisheries*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Plagányi, É. E., Punt, A. E., Hillary, R., Morello, E. B., Thébaud, O., Hutton, T., et al. (2014). Multispecies fisheries management and conservation: tactical applications using models of intermediate complexity. *Fish Fish*. 15, 1–22. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00488.x.

- Planque, B., Fromentin, J.-M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., et al. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *J. Mar. Syst.* 79, 403–417. doi:10.1016/j.jmarsys.2008.12.018.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., et al. (2016). Responses of Marine Organisms to Climate Change across Oceans. *Front. Mar. Sci.* 3. doi:10.3389/fmars.2016.00062.
- Polovina, J. J. (1994). Model of a coral reef ecosystem. Coral Reefs 3, 1–11.
- Pörtner, H. O., and Farrell, A. P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science* 322, 690–692. doi:10.1126/science.1163156.
- Pörtner, H. O., and Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315, 95–97. doi:10.1126/science.1135471.
- Pörtner, H. O., and Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-andeffect understanding. *J. Fish Biol.* 77, 1745–1779. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x.
- Pörtner, H.-O. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climaterelated stressor effects in marine ecosystems. *J. Exp. Biol.* 213, 881–893. doi:10.1242/jeb.037523.
- Powley, H. R., Krom, M. D., and Cappellen, P. V. (2017). Understanding the unique biogeochemistry of the Mediterranean Sea: Insights from a coupled phosphorus and nitrogen model. *Glob. Biogeochem. Cycles* 31, 1010–1031. doi:10.1002/2017GB005648.
- Punt, A. E., MacCall, A. D., Essington, T. E., Francis, T. B., Hurtado-Ferro, F., Johnson, K. F., et al. (2016). Exploring the implications of the harvest control rule for Pacific sardine, accounting for predator dynamics: A MICE model. *Ecol. Model.* 337, 79–95. doi:10.1016/j.ecolmodel.2016.06.004.
- Quetglas, A., Ordines, F., Hidalgo, M., Monserrat, S., Ruiz, S., Amores, Á., et al. (2013). Synchronous combined effects of fishing and climate within a demersal community. *ICES J. Mar. Sci.* 70, 319– 328. doi:10.1093/icesjms/fss181.
- R Core team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.
- Ragonese, S., Cannizaro, G., Norrito, P., and Jereb, P. (2016). Watch your stock! A warning about the endorsement of the "Stock concept" adopted by the STOCKMED project for the Mediterranean groundfish fisheries. NTR-ITPP, sr72: 20 pp.
- Rahmstorf, S. (2002). Ocean circulation and climate during the past 120,000 years. *Nature* 419, 207. doi:10.1038/nature01090.
- Raicevich, S., Battaglia, P., Fortibuoni, T., Romeo, T., Giovanardi, O., and Andaloro, F. (2017). Critical Inconsistencies in Early Implementations of the Marine Strategy Framework Directive and Common

Fisheries Policy Objectives Hamper Policy Synergies in Fostering the Sustainable Exploitation of Mediterranean Fisheries Resources. *Front. Mar. Sci.* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00316.

- Raick, C., Delhez, E. J. M., Soetaert, K., and Grégoire, M. (2005). Study of the seasonal cycle of the biogeochemical processes in the Ligurian Sea using a 1D interdisciplinary model. J. Mar. Syst. 55, 177–203. doi:10.1016/j.jmarsys.2004.09.005.
- Raitsos, D. E., Beaugrand, G., Georgopoulos, D., Zenetos, A., Pancucci-Papadopoulou, A. M., Theocharis, A., et al. (2010). Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* 55, 1478–1484.
- Ramírez, F., Coll, M., Navarro, J., Bustamante, J., and Green, A. J. (2018). Spatial congruence between multiple stressors in the Mediterranean Sea may reduce its resilience to climate impacts. *Sci. Rep.* 8, 14871. doi:10.1038/s41598-018-33237-w.
- Ramsar Convention on Wetlands (2018). Global Wetland Outlook: State of the World's Wetlands and their Services to People. Gland, Switzerland: Ramsar Convention Secretariat.
- Ravier, C., and Fromentin, J.-M. (2004). Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes? *Fish. Oceanogr.* 13, 145–160. doi:10.1111/j.1365-2419.2004.00284.x.
- Reed, J., Shannon, L., Velez, L., Akoglu, E., Bundy, A., Coll, M., et al. (2017). Ecosystem indicators accounting for variability in species' trophic levels. *ICES J. Mar. Sci.* 74, 158–169. doi:10.1093/icesjms/fsw150.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., et al. (2011). RCP 8.5-A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Clim. Change* 109, 33. doi:10.1007/s10584-011-0149-y.
- Ribera d'Alcalà, M., Civitarese, G., Conversano, F., and Lavezza, R. (2003). Nutrient ratios and fluxes hint at overlooked processes in the Mediterranean Sea. *J. Geophys. Res. Oceans* 108, 8106. doi:10.1029/2002JC001650@10.1002/(ISSN)2169-9291.PBEMD1.
- Rice, J. C., and Rochet, M.-J. (2005). A framework for selecting a suite of indicators for fisheries management. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 516–527. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.003.
- Rice, J., and Gislason, H. (1996). Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES J. Mar. Sci.* 53, 1214–1225. doi:10.1006/jmsc.1996.0146.
- Richon, C., Dutay, J.-C., Bopp, L., Vu, B. L., Orr, J. C., Somot, S., et al. (2019). Biogeochemical response of the Mediterranean Sea to the transient SRES-A2 climate change scenario. *Biogeosciences* 16, 135–165. doi:https://doi.org/10.5194/bg-16-135-2019.
- Richon, C., Dutay, J.-C., Dulac, F., Wang, R., Balkanski, Y., Nabat, P., et al. (2018). Modeling the impacts of atmospheric deposition of nitrogen and desert dust-derived phosphorus on nutrients and biological budgets of the Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 163, 21–39. doi:10.1016/j.pocean.2017.04.009.

- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., and Pinnegar, J. K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES J. Mar. Sci.* 66, 1570–1583. doi:10.1093/icesjms/fsp056.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., and Pinnegar, J. K. (2010). *Resolving climate impacts on fish stocks*. International Council for the Exploration of the Sea Available at: http://www.vliz.be/imisdocs/publications/212493.pdf [Accessed April 26, 2016].
- Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., et al. (2017). World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice. *BioScience* 67, 1026–1028. doi:10.1093/biosci/bix125.
- Rixen, M., Beckers, J.-M., Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., Maillard, C., et al. (2005). The Western Mediterranean Deep Water: A proxy for climate change. *Geophys. Res. Lett.* 32. doi:10.1029/2005GL022702.
- Roberts, C. M. (1995). Effects of Fishing on the Ecosystem Structure of Coral Reefs. *Conserv. Biol.* 9, 988–995. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.9051332.x-i1.
- Roberts, C. M. (2002). Deep impact: the rising toll of fishing in the deep sea. *Trends Ecol. Evol.* 17, 242–245. doi:10.1016/S0169-5347(02)02492-8.
- Roberts, C. M., O'Leary, B. C., McCauley, D. J., Cury, P. M., Duarte, C. M., Lubchenco, J., et al. (2017). Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, 6167–6175. doi:10.1073/pnas.1701262114.
- Roberts, S. M. (2003). Examination of the stomach contents from a Mediterranean sperm whale found south of Crete, Greece. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 83, 667–670. doi:10.1017/S0025315403007628h.
- Rochet, M.-J., and Benoît, E. (2012). Fishing destabilizes the biomass flow in the marine size spectrum. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 284–292. doi:10.1098/rspb.2011.0893.
- Rochet, M.-J., Collie, J. S., Jennings, S., and Hall, S. J. (2011). Does selective fishing conserve community biodiversity? Predictions from a length-based multispecies model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68, 469– 486. doi:10.1139/F10-159.
- Roff, G., Brown, C. J., Priest, M. A., and Mumby, P. J. (2018). Decline of coastal apex shark populations over the past half century. *Commun. Biol.* 1, 223. doi:10.1038/s42003-018-0233-1.
- Rogelj, J., Meinshausen, M., and Knutti, R. (2012). Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates. *Nat. Clim. Change* 2, 248–253. doi:10.1038/nclimate1385.
- Romero, J., Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., and Pérez, M. (2007). A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the water framework directive (WFD). *Mar. Pollut. Bull.* 55, 196–204. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.08.032.
- Rose, K. A., and Allen, J. I. (2013). Modeling marine ecosystem responses to global climate change: Where are we now and where should we be going? *Ecol. Model.* 264, 1–6. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.04.014.

- Rose, K. A., Allen, J. I., Artioli, Y., Barange, M., Blackford, J., Carlotti, F., et al. (2010). End-To-End Models for the Analysis of Marine Ecosystems: Challenges, Issues, and Next Steps. *Mar. Coast. Fish.* 2, 115– 130. doi:10.1577/C09-059.1.
- Ruti, P. M., Somot, S., Giorgi, F., Dubois, C., Flaounas, E., Obermann, A., et al. (2015). Med-CORDEX Initiative for Mediterranean Climate Studies. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 97, 1187–1208. doi:10.1175/BAMS-D-14-00176.1.
- Sabatés, A., Martín, P., Lloret, J., and Raya, V. (2006). Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the western Mediterranean. *Glob. Change Biol.* 12, 2209–2219. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01246.x.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Iii, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., et al. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774. doi:10.1126/science.287.5459.1770.
- Salen-Picard, C., Darnaude, A. M., Arlhac, D., and Harmelin-Vivien, M. L. (2002). Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia* 133, 380–388. doi:10.1007/s00442-002-1032-3.
- Sánchez-Jerez, P., and Ramos Esplá, A. A. (1996). Detection of environmental impacts by bottom trawling on *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadows: sensitivity of fish and macroinvertebrate communities. *J. Aquat. Ecosyst. Health* 5, 239–253. doi:10.1007/BF00662185.
- Santer, B. D., Po-Chedley, S., Zelinka, M. D., Cvijanovic, I., Bonfils, C., Durack, P. J., et al. (2018). Human influence on the seasonal cycle of tropospheric temperature. *Science* 361, eaas8806. doi:10.1126/science.aas8806.
- Sara, G., Bianchi, C. N., and Morri, C. (2005). Mating behaviour of the newly-established ornate wrasse *Thalassoma pavo* (Osteichthyes: Labridae) in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 85, 191–196. doi:10.1017/S0025315405011057h.
- Sarmiento, J. L., Hughes, T. M. C., Stouffer, R. J., and Manabe, S. (1998). Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature* 393, 245. doi:10.1038/30455.
- Sbrana, M., Zupa, W., Ligas, A., Capezzuto, F., Chatzispyrou, A., Follesa, M. C., et al. (in press). Spatialtemporal abundance pattern of deep-water rose shrimp, *Parapenaeus longirostris*, and Norway lobster, *Nephrops norvegicus*, in European Mediterranean waters. *Sci. Mar.*
- Schaefer, M. B. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 1, 23–56.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., and Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596. doi:10.1038/35098000.
- Scheffer, M., Carpenter, S., and Young, B. de (2005). Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 579–581. doi:10.1016/j.tree.2005.08.018.

- Schuckmann, K. von, Palmer, M. D., Trenberth, K. E., Cazenave, A., Chambers, D., Champollion, N., et al. (2016). An imperative to monitor Earth's energy imbalance. *Nat. Clim. Change* 6, 138–144. doi:10.1038/nclimate2876.
- Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O., Klotz, S., and Kühn, I. (2008). Climate Change Can Cause Spatial Mismatch of Trophically Interacting Species. *Ecology* 89, 3472–3479. doi:10.1890/07-1748.1.
- Seidl, R. (2017). To Model or not to Model, That is no Longer the Question for Ecologists. *Ecosystems* 20, 222–228. doi:10.1007/s10021-016-0068-x.
- Selden, R. L., Batt, R. D., Saba, V. S., and Pinsky, M. L. (2018). Diversity in thermal affinity among key piscivores buffers impacts of ocean warming on predator-prey interactions. *Glob. Change Biol.* 24, 117–131. doi:10.1111/gcb.13838.
- Selig, E. R., Hole, D. G., Allison, E. H., Arkema, K. K., McKinnon, M. C., Chu, J., et al. (2019). Mapping global human dependence on marine ecosystems. *Conserv. Lett.* 12, e12617. doi:10.1111/conl.12617.
- Seltenrich, N. (2015). New link in the food chain? Marine plastic pollution and seafood safety. *Environ. Health Perspect.* 123, A34-41. doi:10.1289/ehp.123-A34.
- Serpetti, N., Baudron, A. R., Burrows, M. T., Payne, B. L., Helaouët, P., Fernandes, P. G., et al. (2017). Impact of ocean warming on sustainable fisheries management informs the Ecosystem Approach to Fisheries. *Sci. Rep.* 7. doi:10.1038/s41598-017-13220-7.
- Sethi, S. A., Branch, T. A., and Watson, R. (2010). Global fishery development patterns are driven by profit but not trophic level. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 12163–12167. doi:10.1073/pnas.1003236107.
- Sevault, F., Somot, S., Alias, A., Dubois, C., Lebeaupin-Brossier, C., Nabat, P., et al. (2014). A fully coupled Mediterranean regional climate system model: design and evaluation of the ocean component for the 1980–2012 period. *Tellus Dyn. Meteorol. Oceanogr.* 66, 23967. doi:10.3402/tellusa.v66.23967.
- Shahidul Islam, Md., and Tanaka, M. (2004). Impacts of pollution on coastal and marine ecosystems including coastal and marine fisheries and approach for management: a review and synthesis. *Mar. Pollut. Bull.* 48, 624–649. doi:10.1016/j.marpolbul.2003.12.004.
- Shaltout, M., and Omstedt, A. (2014). Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia* 56, 411–443. doi:10.5697/oc.56-3.411.
- Shannon, L., Coll, M., Bundy, A., Gascuel, D., Heymans, J. J., Kleisner, K., et al. (2014). Trophic level-based indicators to track fishing impacts across marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512, 115–140. doi:10.3354/meps10821.
- Shephard, S., Rindorf, A., Dickey-Collas, M., Hintzen, N. T., Farnsworth, K., and Reid, D. G. (2014). Assessing the state of pelagic fish communities within an ecosystem approach and the European Marine Strategy Framework Directive. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1572–1585. doi:10.1093/icesjms/fsu005.
- Sheridan, J. A., and Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nat. Clim. Change* 1, 401–406. doi:10.1038/nclimate1259.

- Shin, Y.-J., Bundy, A., Shannon, L. J., Blanchard, J. L., Chuenpagdee, R., Coll, M., et al. (2012). Global in scope and regionally rich: an IndiSeas workshop helps shape the future of marine ecosystem indicators. *Rev. Fish Biol. Fish.* 22, 835–845. doi:10.1007/s11160-012-9252-z.
- Shin, Y.-J., and Cury, P. (2001). Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. *Aquat. Living Resour.* 14, 65–80. doi:10.1016/S0990-7440(01)01106-8.
- Shin, Y.-J., and Cury, P. (2004). Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 414–431. doi:10.1139/f03-154.
- Shin, Y.-J., Houle, J. E., Akoglu, E., Blanchard, J. L., Bundy, A., Coll, M., et al. (2018). The specificity of marine ecological indicators to fishing in the face of environmental change: A multi-model evaluation. *Ecol. Indic.* 89, 317–326. doi:10.1016/j.ecolind.2018.01.010.
- Shin, Y.-J., Rochet, M.-J., Jennings, S., Field, J. G., and Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 384–396. doi:10.1016/j.icesjms.2005.01.004.
- Shin, Y.-J., Shannon, L. J., and Cury, P. M. (2004). Simulations of fishing effects on the southern Benguela fish community using an individual-based model: learning from a comparison with ECOSIM. *Afr. J. Mar. Sci.* 26, 95–114. doi:10.2989/18142320409504052.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., et al. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28, 58–66. doi:10.1016/j.tree.2012.07.013.
- Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Genner, M. J., Southward, A. J., and Hawkins, S. J. (2004). Low-temperaturedriven early spawning migration of a temperate marine fish. *J. Anim. Ecol.* 73, 333–341. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00810.x.
- Siokou-Frangou, I., Christaki, U., Mazzocchi, M. G., Montresor, M., Ribera d'Alcalá, M., Vaqué, D., et al. (2010). Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7, 1543–1586. doi:https://doi.org/10.5194/bg-7-1543-2010.
- Sivaperuman, C., Velmurugan, A., Singh, A. K., and Jaisankar, I. (2018). *Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Islands*. Academic Press.
- Skliris, N., Sofianos, S., Gkanasos, A., Mantziafou, A., Vervatis, V., Axaopoulos, P., et al. (2012). Decadal scale variability of sea surface temperature in the Mediterranean Sea in relation to atmospheric variability. *Ocean Dyn.* 62, 13–30. doi:10.1007/s10236-011-0493-5.
- Smale, D. A., Wernberg, T., Oliver, E. C. J., Thomsen, M., Harvey, B. P., Straub, S. C., et al. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nat. Clim. Change* 9, 306. doi:10.1038/s41558-019-0412-1.
- Somot, S., Houpert, L., Sevault, F., Testor, P., Bosse, A., Taupier-Letage, I., et al. (2018). Characterizing, modelling and understanding the climate variability of the deep water formation in the North-Western Mediterranean Sea. *Clim. Dyn.* 51, 1179–1210. doi:10.1007/s00382-016-3295-0.

- Somot, S., Sevault, F., and Déqué, M. (2006). Transient climate change scenario simulation of the Mediterranean Sea for the twenty-first century using a high-resolution ocean circulation model. *Clim. Dyn.* 27, 851–879. doi:10.1007/s00382-006-0167-z.
- Somot, S., Sevault, F., Déqué, M., and Crépon, M. (2008). 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled atmosphere–ocean regional climate model. *Glob. Planet. Change* 63, 112–126. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.10.003.
- Spalding, M. D., and Brown, B. E. (2015). Warm-water coral reefs and climate change. *Science* 350, 769–771. doi:10.1126/science.aad0349.
- STECF (2016). Multiannual plan for demersal fisheries in the Western Mediterranean (STECF-16-21); Publications Office of the European Union, Luxembourg; EUR 27758 EN; doi:10.2788/103428.
- STECF (2017). Reports of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF)-56th Plenary meeting Report (PLEN-17-03). 2017. Publications office of the European union, Luxembourg, ISSN 1831-9424, 162 pp.
- STECF (2018). Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries Monitoring the performance of the Common Fisheries Policy (STECF-Adhoc-18-01). *Publ. Off. Eur. Union*. doi:10.2760/329345.
- Steenbeek, J., Coll, M., Gurney, L., Mélin, F., Hoepffner, N., Buszowski, J., et al. (2013). Bridging the gap between ecosystem modeling tools and geographic information systems: Driving a food web model with external spatial-temporal data. *Ecol. Model.* 263, 139–151. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.04.027.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., and Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *Anthr. Rev.* 2, 81–98. doi:10.1177/2053019614564785.
- Steffen, W., Persson, Å., Deutsch, L., Zalasiewicz, J., Williams, M., Richardson, K., et al. (2011). The Anthropocene: From Global Change to Planetary Stewardship. *Ambio* 40, 739–761. doi:10.1007/s13280-011-0185-x.
- Steffen, W., Rockström, J., Richardson, K., Lenton, T. M., Folke, C., Liverman, D., et al. (2018). Trajectories of the Earth System in the Anthropocene. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 201810141. doi:10.1073/pnas.1810141115.
- Steinacher, M., Joos, F., Frölicher, T. L., Bopp, L., Cadule, P., Cocco, V., et al. (2010). Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences* 7, 979–1005. doi:https://doi.org/10.5194/bg-7-979-2010.
- Steneck, R. S. (2012). Apex predators and trophic cascades in large marine ecosystems: Learning from serendipity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 7953–7954. doi:10.1073/pnas.1205591109.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S., and Lima, M. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297, 1292–1296. doi:10.1126/science.1071281.
- Stergiou (2011). in Mediterranean ecosytems, shifting baselines and databases. In: Gertwagen R., Fortibuoni T., Giovanardi O., Libralato S., Solidoro C. & Raicevich S. (Eds.), 2010. When Humanities Meet

Ecology: Historic changes in Mediterranean and Black Sea marine biodiversity and ecosystems since the Roman period until nowadays. Languages, methodologies and perspectives. Proceedings of the HMAP International Summer School. 31st August – 4th September 2009, Trieste (Italy). ISPRA Serie Atti 2010, Rome, pp. 360.

- Stergiou, K. I. (2005). FishBase Symposium: fish and more. in *FishBase Symposium: Fish and More. Aristotle* University of Thessaloniki, University Studio Press, Thessaloniki, Greece, 1–4.
- Stergiou, K. I., and Karpouzi, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 11, 217–254. doi:10.1023/A:1020556722822.
- Stergiou, K. I., Machias, A., Somarakis, S., and Kapantagakis, A. (2003). Can we define target species in Mediterranean trawl fisheries? *Fish. Res.* 59, 431–435. doi:10.1016/S0165-7836(02)00016-4.
- Stergiou, K. I., Somarakis, S., Triantafyllou, G., Tsiaras, K. P., Giannoulaki, M., Petihakis, G., et al. (2016). Trends in productivity and biomass yields in the Mediterranean Sea Large Marine Ecosystem during climate change. *Environ. Dev.* 17, 57–74. doi:10.1016/j.envdev.2015.09.001.
- Stobart, B., Warwick, R., González, C., Mallol, S., Díaz, D., Reñones, O., et al. (2009). Long-term and spillover effects of a marine protected area on an exploited fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 384, 47– 60. doi:10.3354/meps08007.
- Stock, A., Crowder, L. B., Halpern, B. S., and Micheli, F. (2018). Uncertainty analysis and robust areas of high and low modeled human impact on the global oceans. *Conserv. Biol.* 32, 1368–1379. doi:10.1111/cobi.13141.
- Storch, L. S., Glaser, S. M., Ye, H., and Rosenberg, A. A. (2017). Stock assessment and end-to-end ecosystem models alter dynamics of fisheries data. *PLoS ONE* 12. doi:10.1371/journal.pone.0171644.
- Streftaris, N., and Zenetos, A. (2006). Alien Marine Species in the Mediterranean the 100 'Worst Invasives' and their Impact. *Mediterr. Mar. Sci.* 7, 87–118. doi:10.12681/mms.180.
- Stringer, C. B., Finlayson, J. C., Barton, R. N. E., Fernández-Jalvo, Y., Cáceres, I., Sabin, R. C., et al. (2008). Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 14319–14324. doi:10.1073/pnas.0805474105.
- Sumaila, U. R., Cheung, W. W. L., Lam, V. W. Y., Pauly, D., and Herrick, S. (2011). Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries. *Nat. Clim. Change* 1, 449–456. doi:10.1038/nclimate1301.
- Sumaila, U. R., Tai, T. C., Lam, V. W. Y., Cheung, W. W. L., Bailey, M., Cisneros-Montemayor, A. M., et al. (2019). Benefits of the Paris Agreement to ocean life, economies, and people. *Sci. Adv.* 5, eaau3855. doi:10.1126/sciadv.aau3855.
- Swartz, W., Sala, E., Tracey, S., Watson, R., and Pauly, D. (2010). The Spatial Expansion and Ecological Footprint of Fisheries (1950 to Present). *PLOS ONE* 5, e15143. doi:10.1371/journal.pone.0015143.
- Taucher, J., and Oschlies, A. (2011). Can we predict the direction of marine primary production change under global warming? *Geophys. Res. Lett.* 38. doi:10.1029/2010GL045934.

- Tegner, M. J., Basch, L. V., and Dayton, P. K. (1996). Near extinction of an exploited marine invertebrate. *Trends Ecol. Evol.* 11, 278–280. doi:10.1016/0169-5347(96)30029-3.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., et al. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob. Change Biol.* 16, 3304–3313. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02165.x.
- Thrush, S. F., Ellingsen, K. E., and Davis, K. (2016). Implications of fisheries impacts to seabed biodiversity and ecosystem-based management. *ICES J. Mar. Sci.* 73, i44–i50. doi:10.1093/icesjms/fsv114.
- Thuiller, W. (2004). Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Glob. Change Biol.* 10, 2020–2027. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00859.x.
- Thuiller, W., Guéguen, M., Renaud, J., Karger, D. N., and Zimmermann, N. E. (2019). Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nat. Commun.* 10, 1446. doi:10.1038/s41467-019-09519-w.
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., and Araújo, M. B. (2009). BIOMOD a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x.
- Tickler, D., Meeuwig, J. J., Palomares, M.-L., Pauly, D., and Zeller, D. (2018). Far from home: Distance patterns of global fishing fleets. *Sci. Adv.* 4, eaar3279. doi:10.1126/sciadv.aar3279.
- Tiquio, Ma. G. J. P., Marmier, N., and Francour, P. (2017). Management frameworks for coastal and marine pollution in the European and South East Asian regions. *Ocean Coast. Manag.* 135, 65–78. doi:10.1016/j.ocecoaman.2016.11.003.
- Tittensor, D. P., Eddy, T. D., Lotze, H. K., Galbraith, E. D., Cheung, W., Barange, M., et al. (2018). A protocol for the intercomparison of marine fishery and ecosystem models: Fish-MIP v1.0. *Geosci. Model Dev.* 11, 1421–1442. doi:https://doi.org/10.5194/gmd-11-1421-2018.
- Toro, I. D., Silva, R. R., and Ellison, A. M. (2015). Predicted impacts of climatic change on ant functional diversity and distributions in eastern North American forests. *Divers. Distrib.* 21, 781–791. doi:10.1111/ddi.12331.
- Tosun, M. S. (2011). Demographic Divide and Labor Migration in the Euro-Mediterranean Region. Rochester, NY: Social Science Research Network Available at: https://papers.ssrn.com/abstract=1973917 [Accessed July 17, 2019].
- Trakadas, A. (2006). "Exhausted by Fishermen's Nets" Roman Sea Fisheries and their Management. J. *Mediterr. Stud.* 16, 259–272.
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., and Cury, P. (2007). Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 75, 751–770. doi:10.1016/j.pocean.2007.08.001.

- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J. A., Field, J. G., et al. (2009). Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela. *Ecol. Model.* 220, 3089–3099. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016.
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., and Field, J. G. (2014a). An end-to-end coupled model ROMS-N2P2Z2D2-OSMOSE of the southern Benguela foodweb: parameterisation, calibration and pattern-oriented validation. *Afr. J. Mar. Sci.* 36, 11–29. doi:10.2989/1814232X.2014.883326.
- Travers-Trolet, M., Shin, Y.-J., Shannon, L. J., Moloney, C. L., and Field, J. G. (2014b). Combined Fishing and Climate Forcing in the Southern Benguela Upwelling Ecosystem: An End-to-End Modelling Approach Reveals Dampened Effects. *PLOS ONE* 9, e94286. doi:10.1371/journal.pone.0094286.
- Tremblay-Boyer, L., Gascuel, D., Watson, R., Christensen, V., and Pauly, D. (2011). Modelling the effects of fishing on the biomass of the world's oceans from 1950 to 2006. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 442, 169–185. doi:10.3354/meps09375.
- Tsagarakis, K., Coll, M., Giannoulaki, M., Somarakis, S., Papaconstantinou, C., and Machias, A. (2010). Foodweb traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 233–248. doi:10.1016/j.ecss.2010.04.007.
- Tserpes, G., Nikolioudakis, N., Maravelias, C., Carvalho, N., and Merino, G. (2016). Viability and Management Targets of Mediterranean Demersal Fisheries: The Case of the Aegean Sea. *PLOS ONE* 11, e0168694. doi:10.1371/journal.pone.0168694.
- Tsikliras, A. C., Dinouli, A., Tsiros, V.-Z., and Tsalkou, E. (2015). The Mediterranean and Black Sea Fisheries at Risk from Overexploitation. *PLOS ONE* 10, e0121188. doi:10.1371/journal.pone.0121188.
- Tsikliras, A. C., and Stergiou, K. I. (2014). Mean temperature of the catch increases quickly in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 515, 281–284. doi:10.3354/meps11005.
- Tu, C.-Y., Chen, K.-T., and Hsieh, C. (2018). Fishing and temperature effects on the size structure of exploited fish stocks. *Sci. Rep.* 8, 7132. doi:10.1038/s41598-018-25403-x.
- Tudela, S. (2000). An analysis of the major threats of fishig gear and practices to biodiversity and marine habitats. FAO Fisheries Department (EP/INT/759/GEF). Italy, Rome.
- Turley, C. M. (1999). The changing Mediterranean Sea a sensitive ecosystem? *Prog. Oceanogr.* 44, 387–400. doi:10.1016/S0079-6611(99)00033-6.
- Tzanatos, E., Raitsos, D. E., Triantafyllou, G., Somarakis, S., and Tsonis, A. A. (2014). Indications of a climate effect on Mediterranean fisheries. *Clim. Change* 122, 41–54. doi:10.1007/s10584-013-0972-4.
- Ulses, C., Auger, P.-A., Soetaert, K., Marsaleix, P., Diaz, F., Coppola, L., et al. (2016). Budget of organic carbon in the North-Western Mediterranean open sea over the period 2004–2008 using 3-D coupled physical-biogeochemical modeling. J. Geophys. Res. Oceans 121, 7026–7055. doi:10.1002/2016JC011818.
- UNEP/CBD/COP/10/INF/12/Rev.1 (2011). Strategic Plan for Biodiversity 2011-2020. Further information related to the technical rationale for the Aichi biodiversity targets, including potential indicators

and milestones. Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. CBD. Nagoya, Japan, 18-29 October 2010.

- UNEP/MAP (2012). State of the Mediterranean Marine and Coastal Envir- onment , UNEP/MAP Barcelona Convention, Athens, 201.
- UNEP/MAP (2015). Marine Litter Assessment in the Mediterranean, UNEP/MAP, Athens, 2015. 45p.
- UNEP/MAP/BP/RAC (2005). A sustainable future for the Mediterranean. United Nations Environment Programme, Mediterranean Action Plan, Blue Plan Regional Activity Centre, Vallbone.
- UNFCCC (2015). Adoption of the Paris Agreement. Report No. FCCC/CP/2015/L.9/Rev.1, http://unfccc.int/resource/docs/2015/cop21/eng/l09r01.pdf.
- United Nations (2015). Transforming Our World: The 2030 Agenda for Sustainable Development (UNGA Resolution A/RES/70/1, 25 September 2015) ('2030 Agenda').
- United Nations, Department of Economic and, and Social Affairs, Population Division (2017). World Population Prospects: The 2017 Revision, Key Findings and Advance Tables. Working Paper No. ESA/P/WP/248.
- Urban, M. C., Bocedi, G., Hendry, A. P., Mihoub, J.-B., Pe'er, G., Singer, A., et al. (2016). Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science* 353, aad8466. doi:10.1126/science.aad8466.
- Vasilakopoulos, P., Maravelias, C. D., and Tserpes, G. (2014). The Alarming Decline of Mediterranean Fish Stocks. *Curr. Biol.* 24, 1643–1648. doi:10.1016/j.cub.2014.05.070.
- Velasco, F., and Olaso, I. (1998). European hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations. *Fish. Res.* 38, 33–44. doi:10.1016/S0165-7836(98)00111-8.
- Vergés, A., Tomas, F., Cebrian, E., Ballesteros, E., Kizilkaya, Z., Dendrinos, P., et al. (2014). Tropical rabbitfish and the deforestation of a warming temperate sea. *J. Ecol.* 102, 1518–1527. doi:10.1111/1365-2745.12324.
- Vielmini, I., Perry, A. L., and Cornax, M. J. (2017). Untying the Mediterranean Gordian Knot: A Twenty First Century Challenge for Fisheries Management. *Front. Mar. Sci.* 4. doi:10.3389/fmars.2017.00195.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., et al. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.* 8, 135–144. doi:10.1890/080083.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., et al. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

- Vitale, S., Milisenda, G., Gristina, M., Baiata, P., Bonanomi, S., Colloca, F., et al. (2018). Towards more selective Mediterranean trawl fisheries: are juveniles and trash excluder devices effective tools for reducing undersized catches? *Sci. Mar.* 82, 215–223.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., and Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499. doi:10.1126/science.277.5325.494.
- Voldoire, A., Sanchez-Gomez, E., Salas y Mélia, D., Decharme, B., Cassou, C., Sénési, S., et al. (2013). The CNRM-CM5.1 global climate model: description and basic evaluation. *Clim. Dyn.* 40, 2091–2121. doi:10.1007/s00382-011-1259-y.
- Vollenweider, R. A. (1992). "Coastal marine eutrophication: principles and control," in *Marine coastal* eutrophication (Elsevier), 1–20.
- Voultsiadou, E., Koutsoubas, D., and Achparaki, M. (2010). Bivalve mollusc exploitation in Mediterranean coastal communities: An historical approach. *J. Biol. Res.* 13, 35–45.
- Walters, C., Christensen, V., and Pauly, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.* 7, 139–172. doi:10.1023/A:1018479526149.
- Walters, C., Christensen, V., Walters, W., and Rose, K. A. (2010). Representation of multistanza life histories in Ecospace models for spatial organization of ecosystem trophic interaction patterns. *Bull. Mar. Sci.* 86, 439–459.
- Walters, C. J., Christensen, V., Martell, S. J., and Kitchell, J. F. (2005). Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 558–568. doi:10.1016/j.icesjms.2004.12.005.
- Walters, C., and Kitchell, J. F. (2001). Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 39–50. doi:10.1139/f00-160.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., and Kitchell, J. F. (2000). Representing Density Dependent Consequences of Life History Strategies in Aquatic Ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems* 3, 70–83. doi:10.1007/s100210000011.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. doi:10.1038/416389a.
- Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., et al. (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686–693. doi:10.1016/j.tree.2009.06.008.
- Watson, R. A., Cheung, W. W. L., Anticamara, J. A., Sumaila, R. U., Zeller, D., and Pauly, D. (2013). Global marine yield halved as fishing intensity redoubles. *Fish Fish*. 14, 493–503. doi:10.1111/j.1467-2979.2012.00483.x.
- Weatherdon, L. V., Magnan, A. K., Rogers, A. D., Sumaila, U. R., and Cheung, W. W. L. (2016). Observed and Projected Impacts of Climate Change on Marine Fisheries, Aquaculture, Coastal Tourism, and Human Health: An Update. *Front. Mar. Sci.* 3. doi:10.3389/fmars.2016.00048.

- White, J. M., Buhle, E. R., Ruesink, J. L., and Trimble, A. C. (2009). Evaluation of Olympia Oyster (*Ostrea lurida* Carpenter 1864) Status and Restoration Techniques in Puget Sound, Washington, United States. J. Shellfish Res. 28, 107–112. doi:10.2983/035.028.0101.
- Whitehead, P., Bauchot, L., Hureau, J., Nielsen, J., and Tortonese, E. (1986). *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean, Vols.* 1–3. UNESCO, Paris.
- Wilcox, C., Sebille, E. V., and Hardesty, B. D. (2015). Threat of plastic pollution to seabirds is global, pervasive, and increasing. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 11899–11904. doi:10.1073/pnas.1502108112.
- Williams, C. (1996). Combatting marine pollution from land-based activities: Australian initiatives. *Ocean Coast. Manag.* 33, 87–112. doi:10.1016/S0964-5691(96)00046-4.
- Williams, S. L., Davidson, I. C., Pasari, J. R., Ashton, G. V., Carlton, J. T., Crafton, R. E., et al. (2013). Managing Multiple Vectors for Marine Invasions in an Increasingly Connected World. *BioScience* 63, 952–966. doi:10.1525/bio.2013.63.12.8.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., et al. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 88, 15–30. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x.
- Woodward, G., Benstead, J. P., Beveridge, O. S., Blanchard, J., Brey, T., Brown, L. E., et al. (2010). "Chapter
 2 Ecological Networks in a Changing Climate," in *Advances in Ecological Research* Ecological Networks., ed. G. Woodward (Academic Press), 71–138. doi:10.1016/B978-0-12-381363-3.00002-2.
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., et al. (2006). Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science* 314, 787–790. doi:10.1126/science.1132294.
- Worm, B., and Branch, T. A. (2012). The future of fish. *Trends Ecol. Evol.* 27, 594–599. doi:10.1016/j.tree.2012.07.005.
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J. K., Branch, T. A., Collie, J. S., Costello, C., et al. (2009). Rebuilding Global Fisheries. *Science* 325, 578–585. doi:10.1126/science.1173146.
- Worm, B., Lotze, H. K., Jubinville, I., Wilcox, C., and Jambeck, J. (2017). Plastic as a Persistent Marine Pollutant. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 42, 1–26. doi:10.1146/annurev-environ-102016-060700.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H. K., and Myers, R. A. (2005). Global Patterns of Predator Diversity in the Open Oceans. *Science* 309, 1365–1369. doi:10.1126/science.1113399.
- Würtz, M. (2012). Mediterranean submarine canyons: ecology and governance. Gland, Switzerland and Malaga. Spain: IUCN. 216p. IUCN.
- Xiao, W., Liu, X., Irwin, A. J., Laws, E. A., Wang, L., Chen, B., et al. (2018). Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates. *Water Res.* 128, 206–216. doi:10.1016/j.watres.2017.10.051.

- Xing, L., Zhang, C., Chen, Y., Shin, Y.-J., Verley, P., Yu, H., et al. (2017). An individual-based model for simulating the ecosystem dynamics of Jiaozhou Bay, China. *Ecol. Model.* 360, 120–131. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.06.010.
- Yasuhara, M., Hunt, G., Breitburg, D., Tsujimoto, A., and Katsuki, K. (2012). Human-induced marine ecological degradation: micropaleontological perspectives. *Ecol. Evol.* 2, 3242–3268. doi:10.1002/ece3.425.
- Zari, M. P. (2014). Ecosystem Services Analysis in Response to Biodiversity Loss Caused by the Built Environment. SAPIENS Surv. Perspect. Integrating Environ. Soc. Available at: http://journals.openedition.org/sapiens/1684 [Accessed August 24, 2018].
- Zeller, D., and Pauly, D. (2007). Reconstruction of marine fisheries catches for key countries and regions (1950 2005). doi:10.14288/1.0074755.
- Zeller, D., and Pauly, D. (2015). Reconstructing marine fisheries catch data. In: D. Pauly and D. Zeller (eds). Catch reconstruction: concepts, methods and data sources. Online Publication. Sea Around Us (www.seaaroundus.org). University of British Columbia.
- Zenetos, A., Ballesteros, E., and Verlaque, M. (2012). Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD).
 Part 2. Introduction trends and pathways. Available at: http://digital.csic.es/handle/10261/81536 [Accessed April 29, 2016].
- Zhou, S., Yin, S., Thorson, J. T., Smith, A. D. M., and Fuller, M. (2012). Linking fishing mortality reference points to life history traits: an empirical study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 69, 1292–1301. doi:10.1139/f2012-060.
- Zhu, G., Yuan, C., Di, G., Zhang, M., Ni, L., Cao, T., et al. (2018). Morphological and biomechanical response to eutrophication and hydrodynamic stresses. *Sci. Total Environ.* 622–623, 421–435. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.11.322.
Annexes

Annexes chapitre 2

Appendix A. Details and equations of OSMOSE model

The OSMOSE 3 update 2 used in this paper is freely available on the OSMOSE website (www.osmose-model.org). The OSMOSE model aims at exploring fish community dynamics and the ecosystem effects of fishing and climate change. This Individual-Based Model (IBM) assumes opportunistic predation based on spatio-temporal co-occurrence and size adequacy between a predator and its prey. Individuals are grouped in schools which are characterized by their size, weight, age, taxonomy and geographical location on a 2D grid. At each time step, the main processes of marine species life cycle occur:

• Spatial distribution

The spatial distribution of super individuals/schools at each time step is driven by input maps that are species dependent (ontogenic or seasonal changes of spatial distribution were not considered in this particular study). At each time step t, when new eggs are released, schools are uniformly distributed over their specific distribution area.

In OSMOSE-MED (other case studies differ), the maps do not change from one-time step to the next, therefore schools can move to adjacent cells within their distribution area following a random walk process. The range of the random walk is expressed in number of cells. If range = zero, the school remains in the current cell. If range = 1, the school can either stay in the current cell or move in any of the 8 immediately adjacent cells. If range=2, the school can either stay in the current cell or move in any of the 24 immediately adjacent cells. Random walk movements are meant to represent small-scale foraging movement and diffusion.

Mortalities

By default, the OSMOSE version used to build OSMOSE-MED relies on a stochastic algorithm to implement the different mortality sources: within each time step, the total mortality Z of a given school j (Z_j) is comprised of predation mortality caused by various schools $\{i\}$ ($\sum M_{predation j, i}$), starvation mortality $(M_{starvation j})$, fishing mortality (F_j) and other natural mortality sources not explicitly represented in the model $(M_{nat j})$ (e.g. disease, predation mortality due to predators not included in the model).

• Predation mortality

Super individuals/schools interact locally through predation events in a stochastic manner. In OSMOSE, predation is an opportunistic process based on the spatial overlap between predators and potential prey and size adequacy between the predator and the potential prey (Shin and Cury, 2001, 2004). Predator/prey size ratios are defined by species, and age/stage in case of ontogenic changes in feeding behaviour (e.g., shift from particulate feeding to filter feeding). The amount of prey eaten depends on the local relative biomass of prey, the biomass of potential competitors, and on the maximum food edible by the predator (Travers et al., 2009). An accessibility matrix (between predators and prey), which can depend on the vertical distribution of each species, is also defined. This matrix can also be used to restrict the range of possible prey for more selective predators as is the case for benthic organisms compared to pelagic ones.

The total accessible biomass of prey to school i in a cell (x, y) at time step t $(AP_{i,x,y,t})$ is calculated following equation:

$$AP_{i,x,y,t} = \sum_{j} a_{i,j} \cdot B_{j,x,y,t} \quad | \quad \frac{L_i}{sr_{max}} < L_j < \frac{L_i}{sr_{min}}$$
Equation A.1.

$$\begin{cases} if \ AP_{i,x,y,t} > r_i \cdot B_{i,x,y,t} & PB_{i,j,\Delta t} = a_{i,j} \cdot B_{j,t} \cdot \frac{r \cdot B_{i,t}}{AP_{i,x,y,t}} \\ if \ AP_{i,x,y,t} \le r_i \cdot B_{i,x,y,t} & PB_{i,j,\Delta t} = a_{i,j} \cdot B_{j,t} \end{cases}$$
 Equation A.2.

Where *L* is the length of prey school *j* or predator school *i*, $B_{j,x,y,t}$ is the biomass of prey school *j* in the cell (*x*, *y*) at time step *t*, $a_{i,j}$ is the accessibility coefficient of prey *j* to predator *i*, *sr* is the suitable predator-prey size ratio, r_i is the maximum ingestion rate of species *i*, and $PB_{i,j,\Delta t}$ the biomass of *j* preyed upon by school *i* during a time step *t*.

A predation efficiency is calculated for each school i (ξ_i). This coefficient is determined by the ratio between the food biomass ingested by a group per time step and the maximum food ingestion ($\mathbf{r}_i * Bi, x, y, t$). Depending on the predation efficiency, schools can grow or starve.

• Starvation mortality

When predation efficiency $\xi_{i,t}$ is below the critical value ξ_{crit} (corresponding to maintenance requirements), schools *i* undergo a starvation mortality which increases linearly with the decrease of predation efficiency $\xi_{i,t}$ and leads to a decrease of the school abundance (Shin and Cury, 2001, 2004):

$$M_{starvation \, i,t} = M_{starvation \, i}^{max} - \frac{M_{starvation \, i}^{max}}{\xi_i^{crit}} \xi_{i,t}$$
Equation A.3.

• Fishing mortality

Fishing mortality ($F_{i,t}$) is applied to exploited schools whose individuals are larger than a defined size or older than a defined age at recruitment. $F_{i,t}$ is homogeneous spatially but can vary over time following a fishing seasonality provided as input for each species (Travers et al., 2009).

Natural mortality

An additional source of natural mortality (i.e. mortality due to marine organisms and events that are not explicitly considered in OSMOSE) is applied to schools older than 1 month.

The mortality of eggs and larvae M_0 applied to 0-1 month old individuals accounts for the high mortality undergone by early life stages and critical stages such as first feeding larvae (Travers et al., 2009). This parameter is typically estimated through the calibration of the model to observations.

Growth

Mean growth rate in length of a school *i* of species *s* and of age *a* are calculated from the von Bertalanffy model. The variability around the mean depends on food ingestion at each time step. The von Bertalanffy growth model only applies for schools older than a threshold age (A_{thres}) defined from the literature. Below that threshold, growth is assumed to be linear. Assuming a linear growth between age 0 day and A_{thres} ensures a more realistic computation of mean length increases for early ages of HTL species (Grüss et al., 2015; Travers et al., 2009).

$$\Delta L_{i,s,a} = L_{\infty s} (1 - e^{-K_s}) e^{-K_s(a - a_{0s})}$$
 Equation A.4.

The actual growth rate of a fish takes into account the quantity of food ingested by each school i during a time step t: individuals of school i grow in size and weight when their predation efficiency at t is greater than ξ_{crit} . The threshold ξ_{crit} corresponding to basic maintenance requirements is set by default for all species at 0.57 (Laevastu and Larkins, 1981). For a school i, if $\xi_i \geq \xi_{crit}$, growth rate in length varies linearly with ξ_i such that the median value between ξ_{crit} and 1 (ξ_{max}) corresponds to the mean von Bertalanffy growth rate (Equation A.4). Thus, the growth rate in length of a school i, of age a, of species s, and at time t, follows the expression:

$$\begin{cases} \Delta L_{s,a,i,t} = 0 & \text{if } \xi_{i,t} < \xi_{crit} \\ \Delta L_{s,a,i,t} = \frac{2\Delta L_{s,a,}}{1 - \xi_{crit}} & (\xi_{i,t} - \xi_{crit}) & \text{if } \xi_{i,t} \ge \xi_{crit} \end{cases}$$
 Equation A.5.

The mean body weight of a school (or cohort) i of species s at time t is subsequently calculated from the allometric relationship:

$$W_{i,s,t} = c L^b_{i,s,t}$$
 Equation A.6.

Where the *c* parameter is the condition factor and *b* the allometric power.

Reproduction

At the end of each time step, the spawning stock biomass of a species is calculated (biomass of all fish which length is greater than the length at sexual maturity L_{mat}). The numbers of eggs spawned by a species s at time t ($N_{s.0.t}$) is calculated as follows:

$$N_{s,0,t} = SR_s * \phi_s * \Theta^{time \, step} * (SSB_{s,t})$$
Equation A.7.

With SR_s , ϕ_s , $\Theta^{\text{time step}}$ and $SSB_{s,t}$ representing the female:male sex ratio of the species s, the relative fecundity (number of eggs spawned per gram of mature female per year), the probability for species s to spawn within a given time step (spawning seasonality), the spawning stock biomass of species s at time t, respectively.

As growth variability is implemented in relation to food intake, the reproductive success also depends implicitly on the food conditions that are encountered, locally in time and space, by each school (Shin and Cury, 2004).

References:

Barnes, C., Bethea, D.M., Brodeur, R.D., Spitz, J., Ridoux, V., Pusineri, C., Chase, B.C., Hunsicker, M.E., Juanes, F., Kellermann, A., Lancaster, J., Ménard, F., Bard, F.-X., Munk, P., Pinnegar, J.K., Scharf, F.S., Rountree, R.A., Stergiou, K.I., Sassa, C., Sabates, A., Jennings, S., 2008. Predator and Prey Body Sizes in Marine Food Webs. Ecology 89, 881–881. https://doi.org/10.1890/07-1551.1

Grüss, A., Schirripa, M.J., Chagaris, D., Drexler, M., Simons, J., Verley, P., Shin, Y.-J., Karnauskas, M., Oliveros-Ramos, R., Ainsworth, C.H., 2015. Evaluation of the trophic structure of the West Florida Shelf in the 2000s using the ecosystem model OSMOSE. J. Mar. Syst. 144, 30–47. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.11.004 Laevastu, T., Larkins, H.A., 1981. Marine fisheries ecosystems, its simulation and managment. Fish. News Book Ltd Farnham Surrey Engl. 162.

Shin, Y.-J., Cury, P., 2004. Using an individual-based model of fish assemblages to study the response of size spectra to changes in fishing. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 61, 414–431. https://doi.org/10.1139/f03-154

Shin, Y.-J., Cury, P., 2001. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. Aquat. Living Resour. 14, 65–80. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01106-8

Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Machu, E., Huggett, J.A., Field, J.G., Cury, P.M., 2009. Two-way coupling versus one-way forcing of plankton and fish models to predict ecosystem changes in the Benguela. Ecol. Model., Selected Papers from the Sixth European Conference on Ecological Modelling - ECEM '07, on Challenges for ecological modelling in a changing world: Global Changes, Sustainability and Ecosystem Based Management, November 27-30, 2007, Trieste, Italy 220, 3089–3099. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.08.016

Appendix B. Input parameters of OSMOSE-MED

Table B.1. Input parameters of the OSMOSE-MED for each of the 100 species modelled. L_{∞} , K, t_0 : the von Bertalanffy growth parameters; b: the exponent of the allometric length-weight relationship; Lmat: size at maturity; Θ : relative fecundity; Amax: longevity; D: Mortality rate due to predation from other species that are not explicitly considered in the model; Lrec: size at recruitment; Arec: age at recruitment. (Lpred / Lprey): minimum and maximum predation ratios for juveniles and adults. For the same parameter, if different estimates were available in the Mediterranean Sea, the average was considered. See Appendix C for the corresponding list of references.

Common name	Scientific name	Growth					Reproducti	on	Mortali	ty							Diet			
		L∞	K	to	с	b	Θ	Lmat	D	A _{max}	Lrec	Arec	Mean catch	(Lpred	d / Lpi max	rey)	(Lpred)	/ Lpre	y) min	Lthres
		(cm)	(yr ⁻¹)	(yr)	(g cm ^{- b})		(eggs g⁻ ¹.year⁻¹)	(cm)	(yr ⁻¹)	(yr)	(cm)	(yr)	(t)	juvenil e		adul t	juvenil e	,	adult	(cm TL)
Allis shad	Alosa alosa	70.300	0.351	0.000	0.00359	3.21267	140	40.0	0.24	8	null	1	1605	35	;	35	70	;	70	null
Twaite shad	Alosa fallax	52.100	0.241	-0.580	0.00548	3.28350	143	22.5	0.20	8	null	1	1811	5	;	5	30	;	30	null
European eel	Anguilla anguilla	70.187	0.408	-0.502	0.00125	3.18882	3906	60.0	0.26	13.2	null	1	1053	8	;	8	25	;	25	null
Meagre	Argyrosomus regius	140.000	0.145	-0.225	0.01739	2.85120	900	53.3	0.28	42	null	1	1988	6	;	6	85	;	85	null
Giant red	Aristaeomorpha	7.139	0.444	-0.140	0.00135	2.63000	5477	3.7	0.72	8	2.5	null	65	4.5	;	7.5	50	;	50	3
shrimp Blue and red shrimp	Jollacea Aristeus antennatus	7.433	0.331	-0.078	0.28801	2.46267	9386	2.6	0.90	10	2.5	null	5802	4.5	;	7.5	50	;	50	3
Big-scale sand	Atherina boyeri	14.750	0.210	-0.925	0.00677	3.09347	784	5.4	0.15	4	null	1	420	15	;	15	100	;	100	null
Bullet tuna	Auxis rochei rochei	57.388	0.181	-4.155	0.05420	2.68000	242	35.8	0.21	5	null	1	6753	5	;	5	20	;	20	null
Garfish	Belone belone	54.800	0.351	-1.463	0.00173	2.88150	11	30.6	0.20	8	null	1	1571	8	;	8	82	;	82	null
Bogue	Boops boops	32.400	0.180	-1.363	0.00676	3.13503	1396	13.0	0.40	5	13	null	36904	15	;	15	150	;	150	null
Blue runner	Caranx crysos	41.200	0.350	0.000	0.00890	3.11000	790	23.1	0.30	11	null	1	0	2		2	10		10	null
Tub gurnard	Chelidonichthys	55.057	0.416	-0.467	0.01197	2.95491	587	20.2	0.29	14.8	21.5	null	540	6	;	6	85	;	85	null
Mediterranea	lucerna																	·		
n rainbow wrasse	Coris julis	27.200	0.146	-1.513	0.00788	3.14100	78	16.2	0.20	6	null	1	53	6	;	6	350	;	350	null
dolphin fish	corypnaena hippurus	101.450	1.659	0.036	0.00970	3.01370	120	68.4	0.30	3.66	27.8	null	4866	2.58	;	2.58	10	;	10	null
shrimp	Crangon crangon	7.790	1.170	0.000	0.01020	2.80600	815	2.5	0.55	2	null	1	631	2.5	;	3	200	;	200	0.35
Cristal goby	Crystallogobius linearis	5.400	0.970	-0.300	0.00589	3.13000	8050	2.7	0.20	1	null	1	0	4	;	4	20	;	20	null
Common dentex	Dentex dentex	90.625	0.088	-2.362	0.01150	3.12029	650	38.6	0.23	26	null	1	3705	6	;	6	85	;	85	null
Pink dentex	Dentex gibbosus	107.240	0.120	-0.900	0.00820	3.13000	311	41.5	0.27	16	null	1	47	6	;	6	85	;	85	null
Morocco dentex	Dentex maroccanus	34.900	0.170	-1.720	0.06370	2.73500	448	10.0	0.25	10	null	1	0	6	;	6	35	;	35	null
seabass	labrax	69.620	0.247	-0.666	0.01054	3.07277	417	26.5	0.10	7	22.8	null	6983	8	;	8	60	;	60	null
Annular sea bream	Diplodus annularis	22.252	0.281	-1.229	0.01501	3.12911	400	10.6	0.20	13	10	null	4969	6	;	6	20	;	20	null
Zebra seabream	Diplodus cervinus	68.800	0.110	-0.750	0.01160	3.14000	199	25.0	0.20	17	10	null	1	11	;	11	20	;	20	null
Sharpsnout	Diplodus puntazzo	45.280	0.191	-0.306	0.02450	3.00897	3233	21.9	0.20	18	10	null	108	7	;	7	20	;	20	null
White sea bream	Diplodus sargus sargus	44.200	0.152	-1.483	0.01715	3.08188	200	20.8	0.20	10	15	null	5923	6	;	6	20	;	20	null
Common two- banded sea	Diplodus vulgaris	30.018	0.195	-1.728	0.01861	3.10391	162	17.4	0.10	7	12.5	null	3683	7	;	7	20	;	20	null
bream Horned							-	7.0	0.40	_				_		_				
octopus European	Eledone cirrhosa Engraulis	19.280	0.387	-0.030	0.59682	2.62/00	/	10.5	0.10	2	3.75	null	/126	5	;	10	25	;	25	null
anchovy	encrasicolus Epinephelus	144 225	0.473	-1.745	0.00527	3.162/3	414 C1C	10.5	0.10	4.5	10	nuli	136759	5	;	10	500	;	700	8
Ducky grouper	aeneus Epinephelus	127 467	0.166	-0.767	0.01090	3.01500	234	55.0	0.26	17	null	1	1520	5.5	;	5.5	40	;	30	50
Red-eye	marginatus Etrumous toros	22 770	0.090	-0.767	0.00230	2 12150	196	13.7	0.10	20	null	1	1020	4.5	;	4.5	40 500	;	50	10
round herring	Eutriala	33.770	0.200	-1.051	0.00900	5.12155	150	15.7	0.20	5	nun	1	2	10	,	10	500	,	500	10
Grey gurnard	gurnardus	46.000	0.160	0.000	0.00588	3.14/14	404	21.0	0.32	21	12.5	null	1658	4	;	4	100	;	100	null
mouthed dogfish	Galeus melastomus	64.000	0.150	0.000	0.00250	3.02000	193	44.5	0.35	8	28.5	null	382	4	;	4	14	;	14	null
Black goby	Gobius niger	15.900	0.391	-1.328	0.01241	3.00141	1563	7.8	0.20	4.33	null	1	182	5	;	5	26	;	26	null
Lusitanian toadfish	Halobatrachus didactylus	52.000	0.130	0.000	0.02022	3.02375	9	28.2	0.05	12	null	1	2	1.1	;	1.1	5.82	;	5.82	null
Shortfin squid	Illex coindetii	29.630	2.000	-0.096	0.01880	3.20000	1778	14.1	0.30	1.13	6.25	null	3620	5	;	5	40	;	40	null

Annexes

	Lanidarhamhua																			
Megrim	Lepiaornombus whiffiaaonis	44.800	0.170	-1.070	0.00640	2.99300	603	22.4	0.33	7	10	null	178	2	;	6	15	;	13	15
Golden grey	Liza aurata	43.214	0.247	-0.467	0.01262	2.90264	1152	24.7	0.53	8	null	1	759	15		15	100		100	null
mullet Thinlip grev															,			,		
mullet	Liza ramada	44.335	0.288	-0.411	0.01228	2.95890	553	28.3	0.42	10	null	1	0	40	;	40	100	;	100	null
Leaping mullet	Liza saliens	38.545	0.229	-0.359	0.01750	2.91513	1822	21.9	0.34	4	null	1	0	40	;	40	100	;	100	null
European squid	Loligo vulgaris	23.800	1.740	0.060	0.05000	2.41810	211	13.8	0.40	1.25	3.25	null	96	10.3	;	10.3	116.7	;	116.7	null
Black-bellied	Lophius	103.000	0.150	-0.050	0.02440	2.84570	102	33.5	0.37	7	6.25	null	121	4.1	;	4.1	10.82	;	10.82	null
angler	budegassa Lophius						400			_	_				,			,		
Anglerfish	piscatorius	102.000	0.150	-0.050	0.02113	2.88043	102	34.0	0.27	8	9	null	3608	4.2	;	4.2	7.73	;	7.73	null
Whiting	Merlangius merlangus	39.748	0.143	-1.623	0.01266	3.05593	1700	24.5	0.24	13	7.5	null	4544	1.8	;	1.8	6	;	6	null
European	Merluccius	105.423	0.189	-0.049	0.00434	3.09755	203	28.9	0.10	5.5	7.5	null	26862	1.5	;	2	15	;	12	15
Rive whiting	Micromesistius	49 300	0.207	0.000	0 00 290	3 33267	120	21.0	0.20	85	125	null	0301	2		2	25		25	null
Elathead grey	poutassou	40.000	0.207	0.000	0.00250	5.55207	120	21.0	0.20	0.5	12.5	nun	5501	2	,	2	23	,	23	nun
mullet	Mugil cephalus	63.700	0.315	-0.275	0.00886	3.14745	1680	44.8	0.31	11	null	1	2582	35	;	35	100	;	100	null
Red mullet	Mullus barbatus barbatus	29.205	0.380	-0.443	0.00771	3.12421	341	11.2	0.10	5	9	null	19749	6	;	6	20	;	20	null
Striped red	Mullus	36.023	0.290	-1.279	0.00917	3.10120	786	15.5	0.21	6.2	10	null	10817	6	;	6	16	;	16	null
Smooth	Surmuletus Mustelus	175 000	0.000	2.045	0.00101	2 20050	0	107	0.01	24	50		267	0			20		20	
hound	mustelus Nephrops	175.000	0.090	-2.845	0.00191	3.20650	0	107	0.01	24	50	nuii	507	0	;	0	20	,	20	nuii
lobster	norvegicus	22.700	0.324	-0.290	0.00043	3.17278	68	9.5	0.20	15	1.25	null	6425	10	;	10	50	;	50	null
Common	Octopus vulgaris	29.600	0.560	-0.230	0.42000	2.98700	95	14.5	0.15	1.3	4	null	16796	5	;	5	20	;	20	null
Axillary	Pagellus acarne	28 324	0 287	-1 707	0.00972	3 19022	1134	18.0	0.43	8	12	null	2284	5		5	25		25	null
seabream Common	Pagellus	20.524	0.207	1.707	0.00072	5.15022	1101	10.0	0.15	0	12	nun	2204	5	,	5	25	,	25	nun
pandora	erythrinus	37.351	0.188	-1.147	0.02173	2.94847	156	16.4	0.24	6.6	11	null	11571	5	;	5	25	;	25	null
Common seabream	Pagrus pagrus	63.960	0.144	0.000	0.02217	3.03114	517	24.7	0.29	12	12	null	5743	6	;	6	60	;	60	null
Common	Palaemon	8.596	0.605	0.000	0.00060	1.96950	1500	5.8	0.20	3	null	1	17	6	;	7.5	700	;	242	3
prawn Common	serratus	17.850	0.100	0.200	0.00450	2 62000	116	0 1	0.10	15	0.4	البرم	222	0		0	100		100	2
spiny lobster	Palinurus elepnas	17.850	0.190	-0.260	0.00450	2.62000	110	8.1	0.10	15	0.4	nuli	333	8	;	8	100	;	100	3
rose shrimp	longirostris	4.439	0.539	-0.129	0.18924	2.49554	7486	2.2	0.40	6	1.1	null	18449	8	;	12	100	;	242	2
Caramote	Penaeus kerathurus	18.030	0.690	-0.940	0.00469	2.40600	7705	3.0	0.44	3	7	null	8325	10	;	10	75	;	75	null
Forkbeard	Phycis phycis	67 150	0 195	-0.515	0.00520	3 18800	1833	32.2	0.42	5	null	1	850	5		5	26		26	null
European	Platichthys flesus	07.150	0.155	0.515	0.00520	5.10000	1000	52.12	0.12	5	man	1	850	5	,	5	20	,	20	nun
flounder	flesus	38.500	0.420	-2.222	0.00677	3.10100	2611	25.0	0.19	15	null	1	243	22	;	22	330	;	330	null
European plaice	Pleuronectes platessa	55.635	0.146	-1.504	0.00968	3.03033	206	23.9	0.13	32.5	null	1	0	25	;	25	100	;	100	null
Bluefish	Pomatomus	111.201	0.173	-0.904	0.01394	2.92726	97	37.0	0.35	9	null	1	8294	7	;	7	50	;	50	null
Marklad gaby	saitatrix Pomatoschistus	6 45 3	1 500	0.000	0.00751	2 10022	1025	2.2	0.20	2	البيم	1	0	-		-	15		15	البيم
iviarbied goby	marmoratus Romatoschistus	6.453	1.500	0.000	0.00751	3.19933	1925	3.5	0.20	2	nuli	1	U	5	;	5	15	;	15	nuli
Sand goby	minutus	8.150	1.154	-0.165	0.00370	3.28900	1229	4.0	0.20	2.6	null	1	0	5	;	5	15	;	15	null
Common	Rhinobatos rhinobatos	128.600	0.222	-0.586	0.00127	3.18447	5	74.5	0.15	5	null	1	50	10	;	10	20	;	20	null
Atlantic	Sarda sarda	82.380	0.517	-1.548	0.00656	3.11781	65	40.0	0.27	4	24.5	null	29435	5		5	30		9	10
bonito European	Sardina						250	12.4	0.45						,			,		
pilchard	pilchardus	21.302	0.445	-0.852	0.00638	3.08475	350	13.4	0.45	5.5	11	null	212808	15	;	15	500	;	/00	10
Round sardinella	Sardinella aurita	27.538	0.437	-2.100	0.01112	2.96122	415	15.2	0.10	6.33	10	null	24628	10	;	10	500	;	700	10
Brushtooth	Saurida	41.765	0.232	-0.589	0.00740	2.97890	264	16.3	0.50	7.5	null	1	74	6	;	6	85	;	85	null
Brown meagre	Sciaena umbra	54.050	0 184	-0 394	0.02140	3 05940	279	25.8	0.21	21	null	1	697	6		6	95		95	null
Chub	Scomber	54.050	0.104	0.554	0.02140	5.05540	275	2010	0.21	21	man	1	057	Ū	,	Ū	55	,	55	nun
mackerel	japonicus	39.925	0.315	-0.854	0.00615	3.22250	1567	29.2	0.19	10.5	15	null	12902	6	;	6	50	;	50	null
Atlantic mackerel	Scomber scombrus	37.300	0.431	-0.925	0.00961	3.07767	415	20.8	0.19	17	15	null	9081	5	;	5	50	;	50	null
Turbot	Scophthalmus	63.064	0.290	-0.408	0.02869	2.99830	1078	46.3	0.25	5.3	null	1	1466	19.3	;	19.3	172.7	;	172.7	null
Small red	maximus Scorpaena	16.025	0.310	1.010	0.01776	2 02224	107	11 5	0.20		a call	1	0	4.5		4.5	20		20	
scorpionfish	notata Sculiorhinus	16.925	0.310	-1.810	0.01776	3.02234	197	11.5	0.20	ð	nuli	1	U	4.5	;	4.5	20	;	20	nuli
dogfish	canicula	56.800	0.530	0.000	0.00153	3.19565	182	41.3	0.20	10.5	25	null	440	5	;	5	50	;	50	null
Common	Sepia officinalis	28.383	0.800	-0.060	0.29750	2.64750	7	11.0	0.20	1.5	5	null	14554	5	;	5	30	;	30	null
Greater	Seriola dumerili	174 600	0 190	-0 314	0.02120	2,90550	173	104	0.31	15	pull	1	2975	45		45	17		17	null
amberjack Blacktail	Serranus	1,	0.190	0.514	0.02120	2.555550	_,,,			10		-	2010		,			,		
comber	atricauda	49.500	0.110	-0.760	0.00905	3.17550	5655	19.3	0.31	16	null	1	0	6	;	6	124	;	124	null
Common sole	Solea solea	39.600	0.440	-0.460	0.00700	3.06380	500	20.0	0.20	16.7	16	null	6020	22	;	22	330	;	330	null
Gilthead	Sparus aurata	57.033	0.284	-0.627	0.02598	3.01966	108	32.2	0.05	11	15	null	12004	6	;	6	45	;	45	null
seapream European	Sphyraena	FF 200	0 1 2 2	3 3 40	0.05.000	2 5 2 7 0 0	70	245	0.22	0	النور	-1	2245	2	,	2	0		0	الديور
barracuda	sphyraena	55.300	0.123	-3.248	0.05686	2.52700	70	24.5	0.22	ð	null	T	2245	3	;	3	ŏ	;	ŏ	null

Yellowmouth barracuda	Sphyraena viridensis	100.600	0.089	-0.825	0.00391	3.00000	56	61.0	0.22	8	null	1	0	3	;	3	15	;	15	null
Blotched picarel	Spicara maena	21.990	0.255	-1.160	0.00280	3.50500	350	11.7	0.10	5	13	null	1402	8	;	8	20	;	20	null
Picarel	Spicara smaris	19.600	0.230	-1.970	0.01134	2.93105	349	9.1	0.20	5.5	9	null	5273	11	;	11	30	;	30	null
Black seabream	Spondyliosoma cantharus	41.700	0.161	-0.848	0.03121	2.94075	664	22.0	0.42	13	null	1	1101	6	;	6	45	;	45	null
European sprat	Sprattus sprattus	14.296	0.344	-1.399	0.00866	2.94760	246	10.8	0.60	6	7.5	null	992	8	;	12	100	;	100	null
Spottail mantis shrimp	Squilla mantis	19.690	0.500	-0.370	0.09900	1.73700	1618	14.0	0.50	3.5	1.25	null	7926	5	;	9	100	;	50	2
Reticulated leatherjacket	Stephanolepis diaspros	27.830	0.350	-0.499	0.01753	3.03367	2589	9.3	0.20	4	null	1	0	15	;	15	30	;	30	null
Albacore	Thunnus alalunga	94.700	0.258	-1.354	0.00339	2.88000	130	66.3	0.85	6	39	null	3896	2.78	;	2.78	41.04	;	41.04	null
Atlantic bluefin tuna	Thunnus thynnus	319.000	0.093	-0.970	0.02310	2.93400	93	111	0.37	14	50	null	16405	2.58	;	2.58	21.46	;	21.46	null
Mediterranea n horse mackerel	Trachurus mediterraneus	35.209	0.335	-0.773	0.01140	2.97076	900	18.0	0.01	12	11.5	null	51710	5	;	5	40	;	40	null
Blue jack mackerel	Trachurus picturatus	62.700	0.080	-2.820	0.00890	2.96000	1018	24.8	0.20	18	11	null	787	6	;	6	40	;	40	null
Atlantic horse mackerel	Trachurus trachurus	32.265	0.322	-0.709	0.00956	3.00361	893	16.5	0.05	9	9.25	null	48019	5	;	5	40	;	40	null
Piper gurnard	Trigla lyra	61.466	0.162	-1.028	0.01197	2.91925	178	19.0	0.20	7.5	null	1	24	6	;	6	85	;	85	null
Pouting	Trisopterus Iuscus	44.375	0.351	-0.615	0.01086	3.12462	473	21.5	0.05	5	null	1	742	5	;	5	9.67	;	9.67	null
Poor cod	Trisopterus minutus	25.943	0.399	-2.144	0.00754	3.14413	76	13.3	0.10	4.33	11	null	2377	2.2	;	2.2	10.67	;	10.67	null
Goldband goatfish	Upeneus moluccensis	25.698	0.830	0.000	0.01027	3.21717	6433	11.0	0.20	5	null	1	61	5	;	5	25	;	25	null
Swordfish	Xiphias gladius	238.500	0.185	-1.404	0.00475	3.17100	40	223	0.20	10	50	null	14377	2	;	2	24.18	;	24.18	null
Grass goby	Zosterisessor ophiocephalus	27.400	0.169	-2.120	0.00870	3.10233	500	11.8	0.20	5	null	1	0	9	;	9	35	;	35	null
Euphausiids	-	1.840	1.680	-0.198	0.00900	2.92000	42254	1.0	0.25	2	null	1	0	100	;	100	400	;	200	0.6

Appendix C. Reference list of input parameters.

Table C.1. Reference list of input parameters

Common name	Scientific name	Growth	Size/Age at maturity	Reproduction	Spawning period	Egg size	Feeding	Catches	Biomass	Source of growth data
Allis shad	Alosa alosa	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Aprahamian et al, 2003	Aprahamian et al, 2003	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Twaite shad	Alosa fallax	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Aprahamian et al, 2003	Aprahamian et al, 2003	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European eel	Anguilla anguilla	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	MacNamara et al, 2016	MacNamara et al, 2016	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Meagre	Argyrosomus regius	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2018	Gil et al, 2013	Gil et al, 2013	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Giant red shrimp	Aristaeomorp ha foliacea	STECF 2015b	STECF 2015b	Kapiris and Thessalou-Legaki, 2006	Kapiris and Thessalou-Legaki, 2006	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
Blue and red shrimp	Aristeus antennatus	STECF 2015b	STECF 2015b	Kapiris and Thessalou-Legaki, 2006	Kapiris and Thessalou-Legaki, 2006	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Big-scale sand smelt	Atherina boyeri	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Patimar et al, 2009	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Bullet tuna	Auxis rochei rochei	Kahraman et al, 2011	Kahraman et al, 2011	Macias et al, 2006	Macias et al, 2006	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Garfish	Belone belone	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Zorica et al, 2010	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Bogue	Boops boops	STECF 2012	STECF 2012	Lamrini, 2010	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Blue runner	Caranx crysos	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Tub gurnard	Chelidonichth ys lucerna	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Cicek et al, 2008	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Mediterranean rainbow wrasse	Coris julis	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2018	Alonso-Fernandez et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Alonso- Fernandez et al, 2013	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common dolphin fish	Coryphaena hippurus	STECF 2014	STECF 2014	Massuti and Morales-Nin, 1997	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common shrimp	Crangon crangon	Froese and Pauly, 2017 Kasapoglu et Duzgunes, 2013	Bilgin and Samsun, 2006	Bilgin and Samsun, 2006	Bilgin and Samsun, 2006	Bilgin and Samsun, 2006	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Cristal goby	Crystallogobi us linearis	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Caputo et al, 2003	Tsikliras et al, 2010	Caputo et al, 2003	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		From other ecosytem
Common dentex	Dentex dentex	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Loir et al, 2001	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Pink dentex	Dentex gibbosus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Grubisic et al, 2007	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Morocco dentex	Dentex maroccanus	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2018	Lamrini and Bouymajjane, 2011	Lamrini and Bouymajjane, 2011	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European seabass	Dicentrarchu s labrax	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Mayer et al, 1990 Wassef and Emary, 1989 Kara, 1997	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Annular sea bream	Diplodus annularis	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Chaouch et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Chaouch et al, 2013	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea

Zebra seabream	Diplodus cervinus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Derbal, 2010	Derbal, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		From other ecosytem
Sharpsnout seabream	Diplodus puntazzo	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Papadaki et al, 2008	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
White sea bream	Diplodus sargus sargus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Mouine et al, 2007	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common two- banded sea bream	Diplodus vulgaris	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Hadj Taieb et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Horned octopus	Eledone cirrhosa	Froese and Pauly, 2017	Rjeibi et al, 2014	Rjeibi et al, 2014	Rjeibi et al, 2014	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European anchovy	Engraulis encrasicolus	STECF 2015b	STECF 2015b	Somarakis et al, 2004	Tsikliras et al, 2010	Somarakis et al, 2004	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
White grouper	Epinephelus aeneus	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2018	Bouain and Siau, 1983	Bouain and Siau, 1983	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Dusky grouper	Epinephelus marginatus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Renones et al, 2010	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Red-eye round herring	Etrumeus teres	Yilmaz and Hosucu, 2003	Osman et al, 2011	Osman et al, 2011	Tsikliras et al, 2010	Osman et al, 2011	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Grey gurnard	Eutrigla gurnardus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Gokçe, 1998	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Black-mouthed dogfish	Galeus melastomus	STECF 2011	STECF 2011	Capapé et al, 2008	Tsikliras et al, 2010	Capapé et al, 2008	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Black goby	Gobius niger	Froese and Pauly, 2017	Bouchereau, 1997	Bouchereau, 1997	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Lusitanian toadfish	Halobatrachu s didactylus	Froese and Pauly, 2017	Palazon- Fernandez et al, 2001	Palazon- Fernandez et al, 2001	Palazon- Fernandez et al, 2001	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		From other ecosytem
Shortfin squid	Illex coindetii	Palomares and Pauly, 2017 Belcari, 1996 Sanchez, 1984	Gonzalez et al, 1996	Gonzalez et al, 1996 Laptikhovsky et Nigmatullin et al, 1993	Gonzalez et al, 1996	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Megrim	Lepidorhomb us whiffiagonis	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Macdonald, 2014	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		From other ecosytem
Golden grey mullet	Liza aurata	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Hotos at al, 2000 Abdallah et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Thinlip grey mullet	Liza ramada	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Fazli et al, 2008	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Leaping mullet	Liza saliens	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Koutrakis, 2011	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European squid	Loligo vulgaris	Froese and Pauly, 2017	Laptikhovsky, 2000	Laptikhovsky, 2000	Laptikhovsky, 2000	Laptikhovsky, 2000	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Black-bellied angler	Lophius budegassa	STECF 2015a	STECF 2015a	Colmenero et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Colmenero et al, 2013	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
Anglerfish	Lophius piscatorius	STECF 2015a	STECF 2015a	Colmenero et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Colmenero et al, 2013	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Whiting	Merlangius merlangus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Hislop and Hall, 1974	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European hake	Merluccius merluccius	STECF 2015b	STECF 2015b	Recasens et al, 2008 Al-Absawy et al, 2010	Tsikliras et al, 2010	Recasens et al, 2008	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea

		~		,		q	,	g== == === == == == == == == == == == ==		
Blue whiting	Micromesisti us poutassou	STECF 2014	STECF 2014	Macchi et al, 2005	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Flathead grey mullet	Mugil cephalus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Red mullet	Mullus barbatus barbatus	STECF 2015a	STECF 2015a	Tirasin et al, 2007 Layachi et al, 2007	Tsikliras et al, 2010	Layachi et al, 2007	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
Striped red mullet	Mullus surmuletus	STECF 2013	STECF 2013	Amin et al, 2016	Tsikliras et al, 2010	Amin et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Smooth hound	Mustelus mustelus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Saidi, 2008	Saidi, 2008	Saidi, 2008	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Norway lobster	Nephrops norvegicus	STECF 2015a	STECF 2015a	Briggs et al, 2002	Briggs et al, 2002	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common octopus	Octopus vulgaris	Froese and Pauly, 2017	Zghidi et al, 2004 Cuccu et al, 2013	Zghidi et al, 2004 Cuccu et al, 2013	Zghidi et al, 2004 Cuccu et al, 2013	Cuccu et al, 2013	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Axillary seabream	Pagellus acarne	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Velasco et al, 2011	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common pandora	Pagellus erythrinus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Klaoudatos et al, 2004	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common seabream	Pagrus pagrus	Pajuelo and Lorenzo, 1996	Mylonas et al, 2004 Aristizabal, 2009	Mylonas et al, 2004 Aristizabal, 2009	Mylonas et al, 2004 Aristizabal, 2009	Aristizabal, 2009	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common prawn	Palaemon serratus	Froese and Pauly, 2017	Bilgin and Samsun, 2006	Bilgin and Samsun, 2006	Bilgin and Samsun, 2006	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Common spiny lobster	Palinurus elephas	Froese and Pauly, 2017	Goni et al, 2003	Goni et al, 2003	Goni et al, 2003	Goni et al, 2003	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Deep-water rose shrimp	Parapenaeus Iongirostris	STECF 2015a	STECF 2015a	Sobrino and Garcia, 2007	Sobrino and Garcia, 2007	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
Caramote prawn	Penaeus kerathurus	Ben Meriem et al, 2004	Ben Meriem et al, 2004	Jawadi and Ben Mariem, 2007	Jawadi and Ben Mariem, 2007	Lumare et al, 2011	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Forkbeard	Phycis phycis	Froese and Pauly, 2017	Vieira et al, 2016	Vieira et al, 2016	Vieira et al, 2016	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European flounder	Platichthys flesus flesus	Froese and Pauly, 2017	Aydin et al, 2011	Aydin et al, 2011	Tsikliras et al, 2010	Aydin et al, 2011	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European plaice	Pleuronectes platessa	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Bluefish	Pomatomus saltatrix	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Villegas- Hernandez, 2015	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Marbled goby	Pomatoschist us marmoratus	Froese and Binohan 2000	Tsikliras and Stergiou, 2013	Mazzoldi et al, 2002	Tsikliras et al, 2010	Mazzoldi et al, 2002	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Sand goby	Pomatoschist us minutus	Froese and Pauly, 2017	Bouchereau, 1997	Bouchereau, 1997	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Common guitarfish	Rhinobatos rhinobatos	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Enajjar, 2008	Tsikliras et al, 2010	Enajjar, 2008	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Atlantic bonito	Sarda sarda	Froese and Pauly, 2017		Macias et al, 2005	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	ICCAT 2016		Med Sea
European pilchard	Sardina pilchardus	STECF 2015a	STECF 2015	Somarakis et al, 2002	Tsikliras et al, 2010	Somarakis et al, 2002	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us	http://www.fao. org/gfcm/data/s afs	Med Sea
Round sardinella	Sardinella aurita	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Tsikliras and Antonopoulou, 2006	Tsikliras et al, 2010	Mustac and Sinovcic, 2012	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea

	,					,				
				Mustac and Sinovcic, 2012						
Brushtooth lizardfish	Saurida undosquamis	GFCM 2014	GFCM 2014	Kadharsha et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Brown meagre	Sciaena umbra	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Derbal and Kara, 2007	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Chub mackerel	Scomber japonicus	Froese and Pauly, 2017	Techetach et al, 2010	Techetach et al, 2010	Tsikliras et al, 2010	Techetach et al, 2010	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Atlantic mackerel	Scomber scombrus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Meneghesso et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Turbot	Scophthalmu s maximus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Meneghesso et al, 2013	Meneghesso et al, 2013	By default	Barnes et al, 2008 Scharf et al, 2000	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Small red scorpionfish	Scorpaena notata	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Munoz et al, 2005	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Lesser spotted dogfish	Scyliorhinus canicula	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Capapé et al, 2008	Capapé et al, 2008	Capapé et al, 2008	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Common cuttlefish	Sepia officinalis	Palomares and Pauly, 2017	Ezzeddine- Najai, 1993	Ezzeddine-Najai, 1993; Guera, 2006	Ezzeddine-Najai, 1993; Guera, 2006	Ezzeddine- Najai, 1993; Guera, 2006	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Greater amberjack	Seriola dumerili	Froese and Pauly, 2017	Honebrink, 2000	Honebrink, 2000	Honebrink, 2000	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Blacktail comber	Serranus atricauda	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Neves et al, 2013	Neves et al, 2013	Neves et al, 2013	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Common sole	Solea solea	STECF 2011	STECF 2011	Farrugio and Le Corre, 1986	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Gilthead seabream	Sparus aurata	Froese and Pauly, 2017	Meneghesso et al, 2013	Meneghesso et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	Jeres et al, 2012	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European barracuda	Sphyraena sphyraena	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Meneghesso et al, 2013	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Yellowmouth barracuda	Sphyraena viridensis	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Meneghesso et al, 2013	Meneghesso et al, 2013	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Blotched picarel	Spicara maena	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Matic-Skoko et al, 2004	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Picarel	Spicara smaris	STECF 2012	STECF 2012	karlou-Riga et al, 2007	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Black seabream	Spondylioso ma cantharus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Dulcic et al, 1998	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
European sprat	Sprattus sprattus	Froese and Pauly, 2017	Alheit, 1988	Alheit, 1988	Tsikliras et al, 2010	Neuheimer et al, 2016	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Spottail mantis shrimp	Squilla mantis	STECF 2011	STECF 2012	Mili et al, 2014	Mili et al, 2014	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Reticulated leatherjacket	Stephanolepi s diaspros	Box, 2008	Tsikliras and Stergiou, 2013	Rim and Mohamed- Nejmeddine, 2011	Rim and Mohamed- Nejmeddine, 2011	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Albacore	Thunnus alalunga	ICCAT 2017	ICCAT 2017	Saber et al, 2011	Saber et al, 2011	By default	Barnes et al, 2008 Ménard et al, 2006	ICCAT 2016	Winker Henning (comm. pers.)	Med Sea
Atlantic bluefin tuna	Thunnus thynnus	ICCAT 2017	ICCAT 2017	Medina et al, 2007 Fromentin and Powers, 2005	ICCAT 2016	By default	Barnes et al, 2008 Ménard et al, 2006	ICCAT 2016	Fromentin Jean- Marc (comm. pers.)	Med Sea
Mediterranean horse mackerel	Trachurus mediterraneu s	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Demirel and Yuksek, 2013	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea

Blue jack mackerel	Trachurus picturatus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Vasconcelos et al, 2017	Vasconcelos et al, 2017	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Atlantic horse mackerel	Trachurus trachurus	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Van Damme et al, 2013 Gherram et al, 2013 Abaunza et al, 2003	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Piper gurnard	Trigla lyra	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Agbali et al, 2015	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Pouting	Trisopterus Iuscus	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Merayo, 1998	Merayo, 1998	Merayo, 1998	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Poor cod	Trisopterus minutus	Froese and Pauly, 2017	Froese and Pauly, 2017	Merayo, 1998	Tsikliras et al, 2010	Merayo, 1998	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea
Goldband goatfish	Upeneus moluccensis	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Saad, 1998	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Other
Swordfish	Xiphias gladius	ICCAT 2016	ICCAT 2016	Macias et al, 2005	Tsikliras et al, 2010	Macias et al, 2005	Barnes et al, 2008	ICCAT 2016	ICCAT 2016	Med Sea
Grass goby	Zosterisessor ophiocephalu s	Froese and Pauly, 2017	Tsikliras and Stergiou, 2013	Franco et al, 2002	Tsikliras et al, 2010	By default	Barnes et al, 2008	Mean FAO (GFCM) and Sea Around Us		Med Sea

References :

Abaunza, P., Gordo, L., Karlou-Riga, C., Murta, A., Eltink, A.T.G.W., García Santamaría, M.T., Zimmermann, C., Hammer, C., Lucio, P., Iversen, S.A., Molloy, J., Gallo, E., 2003. Growth and reproduction of horse mackerel, Trachurus trachurus (carangidae). Rev. Fish Biol. Fish. 13, 27–61. https://doi.org/10.1023/A:1026334532390

Abdallah, C., Ghorbel, M., Jarboui, O., 2013. Reproductive biology of the Golden grey mullet Liza aurata, in the Gulf of Gabes (central Mediterranean, Tunisia) in the Gulf of Gabes (central Mediterranean, Tunisia). Mediterr. Mar. Sci. 14, 409–415. http://dx.doi.org/10.12681/mms.367

Agbali, M., El-Mor, M., 2015. Some aspects of the Reproductive Biology of the Piper Gurnard Trigla Lyra (Linnaeus, 1758) in Dernah Coast-Eastern Libya. Int. J. Pharm. Life Sci. 6.

Al-Absawy, M.A.E.-G., 2010. The reproductive biology and the histological and ultrastructural characteristics in ovaries of the female gadidae fish Merluccius merluccius from the Egyptian Mediterranean water. Afr. J. Biotechnol. 9, 2544–2559.

Alheit, J., 1988. Reproductive biology of sprat (Sprattus sprattus): Factors determining annual egg production. ICES J. Mar. Sci. 44, 162–168. https://doi.org/10.1093/icesjms/44.2.162

Alonso-Fernández, A., Alós, J., Palmer, M., 2013. Variability in reproductive traits in the sex-changing fish, Coris julis, in the Mediterranean. Mediterr. Mar. Sci. 15, 106–114. http://dx.doi.org/10.12681/mms.455

Amin, A.M., Madkour, F.F., Abu El-Regal, M.A., Moustafa, A.A., 2016. Reproductive biology of Mullus surmuletus (Linnaeus, 1758) from the Egyptian Mediterranean Sea (Port Said). Int. J. Environ. Sci. Eng. 7, 1–10.

Aprahamian, M.W., Aprahamian, C.D., Baglinière, J.L., Sabatié, R., Alexandrino, P., 2003. Alosa alosa and Alosa fallax spp.: literature review and bibliography. Environ. Agency Warrington UK.

Aristizabal, E., Suárez, J., Vega, A., Bargas, R., 2009. Egg and larval quality assessment in the Argentinean red porgy (Pagrus pagrus). Aquaculture 287, 329–334. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.10.044

Aydin, I., ŞAHİN, T., Polat, H., GÜNEŞ, E., 2011. The reproductive performance of wild and hatchery-reared flounder, Platichthys flesus luscus, in the southern Black Sea coast. Turk. J. Zool. 35, 811–817. https://doi.org/10.3906/zoo-1004-1

Barnes, C., Bethea, D.M., Brodeur, R.D., Spitz, J., Ridoux, V., Pusineri, C., Chase, B.C., Hunsicker, M.E., Juanes, F., Kellermann, A., Lancaster, J., Ménard, F., Bard, F.-X., Munk, P., Pinnegar, J.K., Scharf, F.S., Rountree, R.A., Stergiou, K.I., Sassa, C., Sabates, A., Jennings, S., 2008. Predator and Prey Body Sizes in Marine Food Webs. Ecology 89, 881–881. https://doi.org/10.1890/07-1551.1

Belcari, P., 1996. Length–weight relationships in relation to sexual maturation of Illex coindetii (Cephalopoda: Onunastrephidae) in the northern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). Sci Mar 60, 379–384.

Ben Meriem, S.B., 2004. Première approche de la croissance de Penaeus kerathurus (Decapoda, Penaeidae) dans le golfe de Gabès, Tunisie (First Approach to the Growth of Penaeus kerathurus (Decapoda, Penaeidae) in the Gulf of Gabes, Tunisia). Crustaceana 77, 277–297.

Bilgin, S., Samsun, O., 2006. Fecundity and egg size of three shrimp species, Crangon crangon, Palaemon adspersus, and Palaemon elegans (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. Turk. J. Zool. 30, 413–421.

Bouain, A., Siau, Y., 1983. Observations on the female reproductive cycle and fecundity of three species of groupers (Epinephelus) from the southeast Tunisian seashores. Mar. Biol. 73, 211–220.

Bouchereau, J.-L., 1997. Biodiversity of tactics used by three Gobiidae (Pisces; Teleostei): Pomatoschistus minutus (Pallas, 1770), P. microps (Krøyer, 1838), Gobius niger Linnaeus, 1758, to survive in a Mediterranean lagoon environment. Oceanol. Stud. 153–170.

Box, B.O., 2008. Age, Growth, Mortality and Yield per Recruit of the Filefish Stephanolepis diaspros (Fraser-Brunner, 1940) (Pisces: Monacanthidae), in the Gulf of Suez, Egypt Azza A. EL-Ganainy and Manal MM Sabra. J. Fish. Aquat. Sci. 3, 252–260. https://doi.org/10.3923/jfas.2008.252.260

Briggs, R.P., Armstrong, M.J., Dickey-Collas, M., Allen, M., McQuaid, N., Whitmore, J., 2002. The application of fecundity estimates to determine the spawning stock biomass of Irish Sea Nephrops norvegicus (L.) using the annual larval production method. ICES J. Mar. Sci. 59, 109–119. https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1144

Capapé, C., Guélorget, O., Vergne, Y., Reynaud, C., 2008a. Reproductive biology of the blackmouth catshark, *Galeus melastomus* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the Languedocian coast (southern France, northern Mediterranean). J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 88, 415–421. https://doi.org/10.1017/S002531540800060X

Capapé, C., Guelorget, O., Vergne, Y., Reynaud, C., Quignard, J.P., 2008b. Maturity, fecundity and occurrence of the smallspotted catshark *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the Languedocian coast (southern France, north-western Mediterranean). Vie Milieu 58, 47–56.

Caputo, V., Mesa, M.L., Candi, G., Cerioni, P.N., 2003. The reproductive biology of the crystal goby with a comparison to that of the transparent goby. J. Fish Biol. 62, 375–385. https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00031.x

Chaouch, H., Abdallah, O.H.-B., Ghorbel, M., Jarboui, O., 2013. Reproductive biology of the annular seabream, *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758), in the Gulf of Gabes (Central Mediterranean). J. Appl. Ichthyol. 29, 796–800. https://doi.org/10.1111/jai.12162

Cicek, E., Avsar, D., Ozyurt, C.E., Yeldan, H., Manasirli, M., 2008. Age, growth, reproduction and mortality of Tub Gurnard (*Chelidonichthys lucernus* (Linnaeus, 1758)) inhabiting in Babadillimani Bight (northeastern Mediterranean coast of Turkey). J. Biol. Sci. 8, 155–160. https://doi.org/10.3923/jbs.2008.155.160

Colmenero, A.I., Tuset, V.M., Recasens, L., Sánchez, P., 2013. Reproductive biology of Black Anglerfish (*Lophius budegassa*) in the northwestern Mediterranean Sea. Fish. Bull. 111, 390–401. https://doi.org/10.7755/FB.111.4.8

Cuccu, D., Mereu, M., Porcu, C., Follesa, M.C., Cau, A.L., Cau, A., 2013. Development of sexual organs and fecundity in *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 from the Sardinian waters (Mediterranean Sea). Mediterr. Mar. Sci. 14, 270–277. http://dx.doi.org/10.12681/mms.412

Demirel, N., Yüksek, A., 2013. Reproductive biology of *Trachurus mediterraneus* (Carangidae): a detailed study for the Marmara–Black Sea stock. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 93, 357–364. https://doi.org/10.1017/S0025315412001014

Derbal, F., Kara, M.H., 2007. Cycle sexuel du corb *Sciaena umbra* (Sciaenidae) du littoral d'Annaba (Algerie est). Rapp Comm Int Mer Médit 38, 459.

Derbal, F., Madache, S., Boughamou, N., Kara, M.H., 2010. Length-weight relationships and reproduction of three coastal Sparidae (*Diplodus cervinus cervinus, Boops boops, and Spondyliosoma cantharus*) of the eastern coast of Algeria, in: Global Change: Mankind-Marine Environment Interactions. Springer, pp. 367–369.

Dulcic, J., Skakelja, N., Kraljevic, M., Cetinic, P., 1998. On the fecundity of the Black Sea bream, *Spondyliosoma cantharus* (L.), from the Adriatic Sea (Croatian coast). Sci. Mar. 62, 289–294.

Enajjar, S., Bradai, M.N., Bouain, A., 2008. New data on the reproductive biology of the common guitarfish of the Gulf of Gabes (southern Tunisia, central Mediterranean). J. Mar. Biol. Assoc. UK 88, 1063–1068. https://doi.org/10.1017/S0025315408001550

Ezzeddine-Najai, S., 1993. Etude qualitative et quantitative de la fécondité de la seiche *Sepia officinalis* Linnaeus, 1758.

Farrugio, H., Le Corre, G., 1986. Interactions entre pêcheries de lagunes, pêcheries côtières et pêche au chalut dans le Golfe du Lion.

Fazli, H., Janbaz, A.A., Taleshian, H., Bagherzadeh, F., 2008. Maturity and fecundity of golden grey mullet (Liza aurata Risso, 1810) in Iranian waters of the Caspian Sea. J. Appl. Ichthyol. 24, 610–613. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01098.x

Franco, A., Malavasi, S., Pranovi, F., Franzoi, P., Torricelli, P., 2002. Preliminary data on gonadal development and fecundity in the Grass goby, Zosterisessor ophiocephalus (PALLAS, 1811) from the Venice lagoon (northern Italy). Acta Adriat. 43, 43–48.

Fromentin, J.-M., Powers, J.E., 2005. Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. Fish Fish. 6, 281–306. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2005.00197.x

GFCM, 2014. General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM-FAO). Stock Assessment form of Saurida undosquamis (Demersal sp.) in GSA 26.

Gherram, M., Talet, A.B., El Amine, S.M., Ayad, A., Dalouche, F., 2013. Fecundity and Distribution of Oocyte Diameters of Horse Mackerel Trachurus trachurus from Algerian Western Coast (Oran Bay). J. Life Sci. 7.

Gil, M.D.M., Grau, A., Basilone, G., Ferreri, R., Palmer, M., 2013. Reproductive strategy and fecundity of meagre *Argyrosomus regius* Asso, 1801 (Pisces: Sciaenidae): implications for restocking programs. Sci. Mar. 77, 105–118. https://doi.org/10.3989/scimar.03688.28A

Gökce, M.A., 1998. Reproductive biology and feeding ecology of gurnards (Ph.D.). University of Wales Swansea.

Goñi, R., Quetglas, A., Reñones, O., 2003. Size at maturity, fecundity and reproductive potential of a protected population of the spiny lobster Palinurus elephas (Fabricius, 1787) from the western Mediterranean. Mar. Biol. 143, 583–592. https://doi.org/10.1007/s00227-003-1097-5

Gonzalez, A.F., Guerra, A., 1996. Reproductive biology of the short-finned squid Illex coindetii (Cephalopoda, Ommastrephidae) of the Northeastern Atlantic. Sarsia 81, 107–118.

Grubisic, L., Mrcelic, G.J., Skakelja, N., Katavic, I., Ticina, V., Sliskovic, M., 2007. Reproductive biology of pink dentex Dentex gibbosus (Rafinesque) from the Adriatic Sea, Croatia. Aquac. Res. 38, 991–1001. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01774.x

Guerra, A., 2006. Ecology of Sepia officinalis. Vie Milieu 56, 97–107.

Hislop, J.R.G., Hall, W.B., 1974. The fecundity of whiting, Merlangius merlangus (L.) in the North Sea, the Minch and at Iceland. J. Cons. 36, 42–49.

Honebrink, R.R., 2000. A review of the biology of the family Carangidae, with emphasis on species found in Hawaiian waters. Division of Aquatic Resources, Dept. of Land and Natural Resources.

Hotos, G.N., Avramidou, D., Ondrias, I., 2000. Reproduction biology of Liza aurata (Risso, 1810), (Pisces Mugilidae) in the lagoon of Klisova (Messolonghi, W. Greece). Fish. Res. 47, 57–67. https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00128-9

ICCAT, 2017a. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. Report of the 2017 ICCAT Albacore species group intersessional meeting (incliding assessment of Mediterranean Albacore). Madrid, Spain, 5-9 June 2017.

ICCAT, 2017b. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. Report of the 2017 ICCAT Bluefin stock assessment meeting. Madrid, Spain, 20-28 July 2017.

ICCAT, 2016. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas. Report of the 2016 Mediterranean Sworfish stock assessment meeting. Casablanca, Morocco, 11-16 July 2016.

Jawadi, G., Ben Mariem, S., 2007. Réactualisation des évaluations du stock de la crevette, Penoeus kerathurus (Forskal, 1775), du golf de Gabès, Tunisie.

Kadharsha, K., Mohanchander, P., Lyla, P.S., Khan, S.A., 2013. Feeding and reproductive biology of Saurida undosquamis (Richardson, 1848) from Parangipettai coast, Southeast coast of India. Pak. J. Biol. Sci. PJBS 16, 1479–1487.

Kahraman, A.E., Göktürk, D., Karakulak, F.S., 2011. Age and growth of bullet tuna, Auxis rochei (Risso), from the Turkish Mediterranean coasts. Afr. J. Biotechnol. 10, 3009–3013.

Kapiris, K., Thessalou-Legaki, M., 2006. Comparative fecundity and oocyte size of Aristaeomorpha foliacea and Aristeus antennatus in the Greek Ionian Sea (E. Mediterranean) (Decapoda: Aristeidae). Acta Zool. 87, 239–245. https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2006.00237.x

Kara, M.H., 1997. Cycle sexuel et fécondité du Loup Dicentrarchus labrax (Poisson Moronidé) du golfe d'Annaba. Cah. Biol. Mar. 38, 161–168.

Karlou-Riga, C., Anastopoulos, P., Koulmpaloglou, D.-S., Petza, D., 2007. Batch fecundity of Picarel Spicara smaris (L.) in the Saronikos Gulf (greece). Conference: 40th CIESM Congress. Istanbul, Turkey.

Kasapoglu, N., Duzgunes, E., 2013. Length-weight relationships of marine species caught by five gears from the Black Sea. Mediterr. Mar. Sci. 15, 95–100. https://doi.org/10.12681/mms.463

Klaoudatos, S.D., Iakovopoulos, G., Klaoudatos, D.S., 2004. Pagellus erythrinus (Common Pandora): A Promising Candidate Species for Enlarging the Diversity of Aquaculture Production. Aquac. Int. 12, 299–320. https://doi.org/10.1023/B:AQUI.0000036186.31318.4a

Koutrakis, E.T., 2011. Reproductive biology of two grey mullet species (Actinopterygii: Mugiliformes: Mugilidae) in a northern Aegean Sea estuarine system. Acta Ichthyol. Piscat. 41.

Lamrini, A., 2010. Sexualité de la bogue (Boops boops, Linnaeus, 1758) au sud du détroit de Gibraltar. Rev. Marocaine Sci. Agron. Vét. 18, 5–14.

Lamrini, A., Bouymajjane, A., 2011. Biologie de Dentex maroccanus (Valenciennes, 1830) dans la région de Safi. Rev. Marocaine Sci. Agron. Vét. 22, 11–18.

Laptikhovsky, V., 2000. Fecundity of the squid Loligo vulgaris, Lamarck, 1798 (Myopsida, Loliginidae) off northwest Africa. Sci. Mar. 64, 275–278.

Laptikhovsky, V.V., Nigmatullin, C.M., 1993. Egg size, fecundity, and spawning in females of the genus Illex (Cephalopoda: Ommastrephidae). ICES J. Mar. Sci. 50, 393–403. https://doi.org/10.1006/jmsc.1993.1044

Layachi, M., Melhaoui, M., Srour, A., Ramdani, M., 2007. Contribution à l'étude de la reproduction et de la croissance du Rouget barbet de vase (Mullus barbatus L., 1758) de la zone littorale méditerranéenne de Nador (Maroc). Bull. L'Institut Sci. Rabat Sect. Sci. Vie 29, 43–51.

Loir, M., Le Gac, F., Somarakis, S., Pavlidis, M., 2001. Sexuality and gonadal cycle of the common dentex (Dentex dentex) in intensive culture. Aquaculture 194, 363–381. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00514-7

Macchi, G.J., Pájaro, M., Wöhler, O.C., Acevedo, M.J., Centurión, R.L., Urteaga, D.G., 2005. Batch fecundity and spawning frequency of southern blue whiting (Micromesistius australis) in the southwest Atlantic Ocean. N. Z. J. Mar. Freshw. Res. 39, 993–1000. https://doi.org/10.1080/00288330.2005.9517370

Macdonald, P., 2014. Increasing understanding of a data poor species to improve resource management: megrim (Lepidorhombus whiffiagonis) in the northern North Sea (Ph.D.). University of Aberdeen.

Macías, D., Hattour, A., De la Serna, J.M., Gomez-Vives, M.J., Godoy, D., 2005. Reproductive characteristics of Swordfish (Xiphias gladius) caught in the Southwestern Mediterranean during 2003. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 58(2): 454-469 58, 454–469.

Macias, D., Lema, L., Gomez-Vives, M.J., de la Serna, J.M., 2006. A Preliminary Approach to the Bullet Tuna (Auxis rochei) Fecundity in the Spanish Mediterranean. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 59(2): 571-578.

MacNamara, R., McCarthy, T.K., Wickström, H. akan, Clevestam, P.D., 2016. Fecundity of silver-phase eels (Anguilla anguilla) from different habitat types and geographic locations. ICES J. Mar. Sci. J. Cons. 73, 135–141.

Massutí, E., Morales-Nin, B., 1997. Reproductive biology of dolphin-fish (Coryphaena hippurus L.) off the island of Majorca (western Mediterranean). Fish. Res. 30, 57–65. https://doi.org/10.1016/S0165-7836(96)00562-0

Matić-Skoko, S., Kraljević, M., Dulčić, J., 2004. Fecundity of blotched picarel, *Spicara maena* L. (Teleostei: Centracanthidae), in the eastern central Adriatic Sea. Acta Adriat. Int. J. Mar. Sci. 45, 155–162.

Mayer, I., Shackley, S.E., Witthames, P.R., 1990. Aspects of the reproductive biology of the bass, Dicentrarchus labrax L. II. Fecundity and pattern of oocyte development. J. Fish Biol. 36, 141–148. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05590.x

Mazzoldi, C., Poltronieri, C., Rasotto, M.B., 2002. Egg size variability and mating system in the marbled goby Pomatoschistus marmoratus (Pisces: Gobiidae). Mar. Ecol. Prog. Ser. 233, 231–239. https://doi.org/10.3354/meps233231

Medina, A., Abascal, F., Aragón, L., Mourente, G., Aranda, G., Galaz, T., Belmonte, A., de la Serna, J., García, S., 2007. Influence of sampling gear in assessment of reproductive parameters for bluefin tuna in the western Mediterranean. Mar. Ecol. Prog. Ser. 337, 221–230. https://doi.org/10.3354/meps337221

Ménard, F., Labrune, C., Shin, Y.-J., Asine, A.S., Bard, F.-X., 2006. Opportunistic predation in tuna: a size-based approach. Mar. Ecol. Prog. Ser. 323, 223–231. https://doi.org/10.3354/meps323223

Meneghesso, C., Riginella, E., La Mesa, M., Donato, F., Mazzoldi, C., 2013. Life-history traits and population decline of the Atlantic mackerel Scomber scombrusin the Adriatic Sea. J. Fish Biol. 83, 1249–1267. https://doi.org/10.1111/jfb.12223

Merayo, C.R., 1998. Reproduction and fecundity of the bib Trisopterus luscus (Linnaeus, 1758) (Pisces, Gadidae) in the central region of the Cantabrian Sea (northern Spain). Oceanogr. Lit. Rev. 9, 1597.

Mili, S., Ennouri, R., Jarboui, O., Missaoui, H., 2014. Etude des paramètres microscopiques de la biologie de reproduction chez squille Squilla Mantis des eaux tunisiennes. Bull. Inst. Natl. Sci. Technol. Mer 41, 3–16.

Mouine, N., Francour, P., Ktari, M.-H., Chakroun-Marzouk, N., 2007. The reproductive biology of Diplodus sargus in the Gulf of Tunis (central Mediterranean). Sci. Mar. 71, 461–469. https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n3461

Muñoz, M., Sàbat, M., Vila, S., Casadevall, M., 2005. Annual reproductive cycle and fecundity of Scorpaena notata (Teleostei, Scorpaenidae). Sci. Mar. 69, 555–562.

Mustać, B., Sinovčić, G., 2012. Reproductive cycle of gilt sardine, Sardinella aurita, Valenciennes 1847, in the eastern middle Adriatic Sea. J. Appl. Ichthyol. 28, 46–50. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01908.x

Mylonas, C.C., Papadaki, M., Pavlidis, M., Divanach, P., 2004. Evaluation of egg production and quality in the Mediterranean red porgy (Pagrus pagrus) during two consecutive spawning seasons. Aquaculture 232, 637–649. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00534-9

Neves, A., Sequeira, V., Paiva, R.B., Vieira, A.R., Gordo, L.S., 2014. Reproductive patterns of blacktail comber (Serranus atricauda, Serranidae) from south-west Portugal seamounts. Helgol. Mar. Res. 68, 133–142. https://doi.org/10.1007/s10152-013-0373-0 Osman, A.G., Akel, E.S.H., Farrag, M., Moustafa, M.A., 2011. Reproductive biology of round herring Etrumeus teres (Dekay, 1842) from the egyptian Mediterranean water at Alexandria. ISRN Zool. 2011. http://dx.doi.org/10.5402/2011/215950

Pajuelo, J.G., Lorenzo, J.M., 1996. Life history of the red porgy Pagrus pagrus (Teleostei: Sparidae) off the Canary Islands, central east Atlantic. Fish. Res. 28, 163–177. https://doi.org/10.1016/0165-7836(96)00496-1

Palazón-Fernández, J.L., Arias, A.M., Sarasquete, C., 2001. Aspects of the reproductive biology of the toadfish, Halobatrachus didactylus (Schneider, 1801) (Pisces: Batrachoididae). Sci. Mar. 65, 131–138.

Palomares, M.-L., Pauly, D., 2017. SeaLifeBase. World Wide Web electronic publication. www.sealifebase.org, version (06/2017).

Papadaki, M., Papadopoulou, M., Siggelaki, I., Mylonas, C.C., 2008. Egg and sperm production and quality of sharpsnout sea bream (Diplodus puntazzo) in captivity. Aquaculture 276, 187–197. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.01.033

Patimar, R., Yousefi, M., Hosieni, S.M., 2009. Age, growth and reproduction of the sand smelt Atherina boyeri Risso, 1810 in the Gomishan wetland – southeast Caspian Sea. Estuar. Coast. Shelf Sci. 81, 457–462. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.12.007

Recasens, L., Chiericoni, V., Belcari, P., 2008. Spawning pattern and batch fecundity of the European hake (Merluccius merluccius (Linnaeus, 1758)) in the western Mediterranean. Sci. Mar. 72, 721–732. https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n4721

Reñones, O., Grau, A., Mas, X., Riera, F., Saborido-Rey, F., 2010. Reproductive pattern of an exploited dusky grouper Epinephelus marginatus (Lowe 1834) (Pisces: Serranidae) population in the western Mediterranean. Sci. Mar. 74, 523–537. https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n3523

Rim, Z.-K., Mohamed-Nejmeddine, B., 2011. Reproductive biology of the lessepsian Reticulated leatherjacket Stephanolepis diaspros (Fraser - Brünner, 1940) in the Gulf of Gabes (Eastern Mediterranean Sea). Rev. Fish Biol. Fish. 21, 641–648. https://doi.org/10.1007/s11160-011-9202-1

Rjeibi, M., Ezzedine-Najai, S., Chemmam, B., Missaoui, H., 2013. Reproductive Biology of Eledone cirrhosa (Cephalopoda: Octopodidae) in the Northern and Eastern Tunisian Sea (Western and Central Mediterranean). Malacologia 56, 69–84. https://doi.org/10.4002/040.056.0205

Saad, A., 1998. Reproductive cycle and fecundity of Upeneus moluccensis (Bleeker, 1855), Indo-Pacific species, in Syrian Sea waters (Eastern Mediterranean Sea). Cah. Options Mediterr. CIHEAM.

Saber, S., Vives, M.G., Báez, J.C., Godoy, D., Macías, D., 2011. Estimating batch fecundity of the Mediterranean Albacore. A comparison between quantification of postvitellogenic follicles and postovulatory follicles. Collect Vol Sci Pap ICCAT 66, 1919–1930.

Saidi, B., 2008. Les requins du golfe de Gabès: Diversité et écobiologie de trois espèces à importance économique Carcharhinus plumbeus, Mustelus mustelus & M. punctulatus. Thesis, University of Sfax (Tunisia), 176p.

Sánchez, P., 1984. Determinación de la edad y de los parámetros del crecmiiento de Illex coindetii (Verany, 1837) en el mar Catalán (Mediterráneo occidental). Age and growth of Illex coindetii (Verany, 1837) in the Catalán Sea.

Scharf, F.S., Juanes, F., Rountree, R.A., 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 208, 229–248. https://doi.org/10.3354/meps208229

STECF, 2011. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Assessment of Mediterranean Sea stocks. Part 2 (STECF-11-14). Publications Office of the European Union, Luxembourg, EUR 25053 EN, JRC 67797.

Sobrino, I., García, T., others, 2007. Reproductive aspects of the rose shrimp Parapenaeus longirostris (Lucas, 1846) in the Gulf of Cadiz (southwestern Iberian Peninsula). Bol Inst Esp Ocean. 23, 57–71.

Somarakis, S., Palomera, I., Garcia, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004. Daily egg production of anchovy in European waters. ICES J. Mar. Sci. 61, 944–958. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.07.018

STECF, 2015a. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Mediterranean assessments part 2 (STECF-15-06). Publications Office of the European Union, Luxembourg. EUR 27221 EN, JRC 95822.

STECF, 2015b. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Mediterranean assessments part 1 (STECF-15-18)., Publications Office of the European Union. ed. Publications Office, Luxembourg, EUR 27638 EN, JRC 98676.

STECF, 2014. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Assessment of Mediterranean Sea stocks. Part II (STECF 14-28). Publications Office of the European Union, Luxembourg, EUR 26614 EN, JRC 89860.

STECF, 2013. Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries. Assessment of Mediterranean Sea stocks. Part II (STECF 14-08)., Publications Office of the European Union. ed. Publications Office, Luxembourg, EUR 26614 EN, JRC 89860.

STECF, 2012. Report of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries on assessments of Merluccius merluccius, Mullus barbatus, Mullus surmuletus, Boops boops, Spicara smaris/Spicara flexuosa and Nephrops norvegicus in Aegean and Ionian waters (STECF 12-21). Publications Office of the European Union, Luxembourg, EUR 25635 EN, JRC 77117.

Taieb, A.H., Ghorbel, M., Hamida, N.B.H., Jarboui, O., 2013. Reproductive biology, age and growth of the twobanded seabream Diplodus vulgaris (Pisces: Sparidae) in the Gulf of Gabès, Tunisia. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 93, 1415– 1421. https://doi.org/10.1017/S0025315412001737

Techetach, M., Hernando-Casall, J.A., Saoud, Y., Benajiba, M.H., 2010. Reproductive biology of chub mackerel Scomber japonicus in Larache area, Moroccan North Atlantic coast. Cybium 34, 159–165.

Tirasin, E.M., Unluoglu, A., Cihangir, B., 2007. Fecundity of red mullet (Mullus barbatus L., 1758) along the Turkish coasts of the Mediterranean Sea. Rapp. Comm. Int. Pour L'exploration Sci. Mer Mediterr. 38, 614.

Tsikliras, A.C., Antonopoulou, E., 2006. Reproductive biology of round sardinella (Sardinella aurita) in northeastern Mediterranean. Sci. Mar. 70, 281–290. https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n2281

van Damme, C.J.G., Thorsen, A., Fonn, M., Alvarez, P., Garabana, D., O'Hea, B., Perez, J.R., Dickey-Collas, M., 2014. Fecundity regulation in horse mackerel. ICES J. Mar. Sci. 71, 546–558. https://doi.org/10.1093/icesjms/fst156

Vasconcelos, J., Faria, G., Freitas, R., Gordo, L.S., 2017. Fecundity regulation strategy of the blue jack mackerel, Trachurus picturatus (Bowdich, 1825), off Madeira Island (NE Atlantic). Fish. Res. 190, 150–156. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.02.009

Velasco, E.M., Jiménez-Tenorio, N., Arbol, J.D., Bruzón, M.A., Baro, J., Sobrino, I., 2011. Age, growth and reproduction of the axillary seabream, Pagellus acarne, in the Atlantic and Mediterranean waters off southern Spain. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 91, 1243–1253. https://doi.org/10.1017/S0025315410000305

Vieira, A.R., Sequeira, V., Neves, A., Paiva, R.B., Gordo, L.S., 2016. Reproductive strategy of forkbeard, Phycis phycis, from the Portuguese coast. Helgol. Mar. Res. 70, 3. https://doi.org/10.1186/s10152-016-0455-x

Villegas-Hernández, H., Lloret, J., Muñoz, M., 2015. Reproduction, condition and abundance of the Mediterranean bluefish (Pomatomus saltatrix) in the context of sea warming. Fish. Oceanogr. 24, 42–56. https://doi.org/10.1111/fog.12091

Wassef, E., El Emary, H., 1989. Contribution to the biology of bass, Dicentrarchus labrax L. in the Egyptian Mediterranean waters off Alexandria. Cybium 13, 327–345.

Yilmaz, R., Hosucu, B., 2003. Some biological parameters of round herring, Etrumeus teres (De Kay, 1842) in the Gulf of Antalya (Mediterranean Sea). EU J. Fish. Aquat. Sci. 20, 1–8.

Zghidi, W., Ezzeddine-Najai, S., Charfi-Cheikhrouha, F., El Abed, A., 2004. Reproduction of Octopus vulgaris Cuvier, 1797 in Gabes Gulf (Tunisia, Eastern Mediterranean Sea). Mar Life 14, 31–36.

Zorica, B., Sinovčić, G., Keč, V.Č., 2011. The reproductive cycle, size at maturity and fecundity of garfish (Belone belone, L. 1761) in the eastern Adriatic Sea. Helgol. Mar. Res. 65, 435–444. <u>https://doi.org/10.1007/s10152-</u>010-0233-0

Appendix D. Modelling high trophic level species distribution

Table D.2. Species name, number of used occurrence compiled from the OBIS and GBIF database using the "spocc" R package (https://github.com/iobis/robis). The average True Skill Statistic (TSS) values from the ensemble modelling approach is given. According to the Landis and Koch (1977) accuracy classification scheme, TSS can be classified as follows: excellent, TSS>0.8; good, 0.6<TSS<0.8; fair, 0.4<TSS<0.6; poor, 0.2<TSS<0.4; and no predictive ability, TSS<0.2 (Ben Rais Lasram et al., 2010).

Canadian	Number of OBIC (CDIE records	Mean TSS of
Species	Number of OBIS/GBIF records	the ensemble modelling approach
Alosa_alosa	490	0.689
Alosa_fallax	1014	0.994
Anguilla_anguilla	11902	0.782
Argyrosomus_regius	122	0.788
Aristaeomorpha_foliacea	783	0.95
Aristeus antennatus	345	0.879
Atherina_boyeri	381	0.802
Auxis_rochei_rochei	473	0.823
Belone belone	744	0.811
Boops boops	3302	0.832
Caranx crysos	14902	0.676
Chelidonichthys lucerna	5580	0.823
Coris julis	1291	0.764
Coryphaena hippurus	48490	0.668
Crangon crangon	8734	0.869
Crystallogobius linearis	223	0.802
Dentex dentex	175	0.857
 Dentex gibbosus	499	0.861
Dentex maroccanus	194	0.834
Dicentrarchus Jabrax	1685	0.864
Diplodus annularis	1113	0.734
Diplodus cervinus	254	0.659
Diplodus puntazzo	238	0.759
Diplodus sargus sargus	676	0.82
Diplodus_sulgas_surgas	1035	0.62
Eledone cirrhosa	2009	0.856
Engraulis encrasicolus	3649	0.876
Enjnenhelus aeneus	746	0.793
Epinephelus marginatus	1180	0.708
Etrumeus teres	2935	0.71
Eutrigla gurnardus	2333	0.862
Galeus melastomus	1400	0.302
Gobius niger	3286	0.702
Halobatrachus didactylus	190	0.674
	190	0.851
Lenidorhombus, whiffiagonis	6340	0.851
	257	0.875
	237	0.998
	77	0.855
	6471	0.003
	2222	0.505
	0917	0.875
Lopinus_piscatorius	34004	0.074
Marluosius marluosius	34334	0.857
Mieromosistius, poutossou	F 701	0.778
Mugil conholus	2791	0.007
Mullus barbatus barbatus	24028	0.739
	599	0.822
Muntalua muntalua	5104	0.882
Nonbrong name	2459	0.816
Nephrops_norvegicus	4344	0.804
	2505	0.804
Pagenus_acarne	998 1676	0.556
Pagellus_erythrinus	10/6	0.791
Pagrus_pagrus	1351/	0.64

Palaemon_serratus	3352	0.991
Palinurus_elephas	903	0.968
Parapenaeus_longirostris	1847	0.807
Penaeus_kerathurus	547	0.825
Phycis_phycis	733	0.626
Platichthys flesus flesus	18621	0.804
Pleuronectes platessa	33110	0.869
Pomatomus saltatrix	10309	0.879
Pomatoschistus marmoratus	52	0.763
– Pomatoschistus minutus	5421	0.761
Rhinobatos rhinobatos	242	0.886
Sarda	1479	0.657
Sardinapilchardus	4409	0.701
Sardinella aurita	14094	0.87
Saurida undosquamis	3521	0 788
Sciaena umbra	304	0.805
Scomber japonicus	6230	0.691
Scomber scombrus	34671	0.872
Sconthalmus maximus	7499	0.816
Scorpaena notata	859	0.677
Scyliorhinus, canicula	173/8	0.377
Sonia officinalis	4292	0.81
Seriela dumorili	4252	0.81
Serrapus atricauda	14390	0.900
	11502	0.896
Solea_solea	11592	0.895
Sparus_aurata	922	0.85
sphyraena_sphyraena	489	0.619
Sphyraena_viridensis	256	0.685
Spicara_maena	663	0.805
Spicara_smaris	908	0.999
Spondyliosoma_cantharus	1162	0.762
Sprattus_sprattus	21210	0.764
Squilla_mantis	330	0.981
Stephanolepis_diaspros	32	0.881
Thunnus_alalunga	23142	0.66
Thunnus_thynnus	7316	0.64
Trachurus_mediterraneus	1082	0.861
Trachurus_picturatus	2363	0.884
Trachurus_trachurus	19826	0.655
Trachyrincus_scabrus	350	0.824
Trigla_lyra	1054	0.831
Trisopterus_luscus	8650	0.806
Trisopterus_minutus	18418	0.776
Upeneus_moluccensis	788	0.764
Xiphias_gladius	82441	0.642
Zosterisessor_ophiocephalus	24	0.639

Figure D.45. Species distribution maps of OSMOSE-MED species built with a niche modelling approach using the BIOMOD2 R package (Thuillier et al., 2009). Presence/absence distribution were built by conserving the occurrence probabilities for pixels above the sensitivity-specificity sum maximization threshold (i.e. threshold that maximized the True Skill Statistic criterion).







References:

Ben Rais Lasram, F., Guilhaumon, F., Albouy, C., Somot, S., Thuiller, W., Mouillot, D., 2010. The Mediterranean Sea as a 'cul-de-sac' for endemic fishes facing climate change. Glob. Change Biol. 16, 3233–3245. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x

Landis, J.R., Koch, G.G., 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. Biometrics 33, 159–174.

Appendix E. Estimated parameters during the calibration of OSMOSE-MED

Table E.1. Availability coefficients of low trophic levels organisms (plankton and benthos) to high trophic levels organisms, fishing mortality and larval mortality rate parameters resulting form the calibration of OSMOSE-MED.

Common name	Scientific name	coefficient of plankton	Fishing mortality (year ¹)	Larval mortality (year ¹)
	C	accessibility	.	
Picopnytopiankton	Synechococcus spp.	0.11		
Nanopnytoplankton	Dinoflagellates	5.44.10%		
Microphytopiankton	Diatoms Bacterivorous flagellates and small	3.65.10 °		
Nanozooplankton	ciliates	1 80 10-8		
Microzoonlankton	Ciliates and large flagellates	2 64 10-5		
Mesozoonlankton	Copenods and amphipods	0.099		
Benthos		0.055		
Allis shad	Alosa alosa		0.46	0.38
Twaite shad	Alosa fallax		0.59	4.53
European eel	Anguilla anguilla		1.13	9.02
Meagre	Argyrosomus regius		0.58	4.17
Giant red shrimp	Aristaeomorpha foliacea		0.06	0.21
Blue and red shrimp	Aristeus antennatus		0.68	0.97
Big-scale sand smelt	Atherina boyeri		0.03	0.56
Bullet tuna	Auxis rochei rochei		1.67	8.66
Garfish	Belone belone		1.17	2.50
Bogue	Boops boops		0.64	1.58
Blue runner	Caranx crysos		0.00	5.45
Tub gurnard	Chelidonichthys lucerna		0.18	8.22
Mediterranean rainbow wrasse	Coris julis		0.15	0.60
Common dolphin fish	Coryphaena hippurus		2.42	8.81
Common shrimp	Crangon crangon		0.13	0.44
Cristal goby	Crystallogobius linearis		0.00	0.19
Common dentex	Dentex dentex		1.01	3.31
Pink dentex	Dentex gibbosus		0.35	6.44
Morocco dentex	Dentex maroccanus		0.00	5.09
Annular see broom	Dicentrarchus labrax		0.53	5.87
Annular sea bream	Diplodus annularis		0.53	1.08
Sharpspout seabream	Diplodus cervinus		0.34	3.21
White see breem	Diplodus puntuzzo		0.28	1 21
Common two-banded sea	Diplotus surgus surgus		0.50	1.21
bream	Diplodus vulgaris		0.32	0.96
Horned octopus	Eledone cirrhosa		0.56	3.09
European anchovy	Engraulis encrasicolus		0.15	8.70
White grouper	Epinephelus aeneus		0.34	9.71
Dusky grouper	Epinephelus marginatus		0.79	1.50
Red-eye round herring	Etrumeus teres		0.13	2.54
Grey gurnard	Eutrigla gurnardus		0.11	0.57
Black-mouthed dogfish	Galeus melastomus		0.40	2.24
Black goby	Gobius niger		0.34	2.48
Lusitanian toadfish	Halobatrachus didactylus		0.36	4.03
Shortfin squid	Illex coindetii		0.51	8.70
Megrim	Lepidorhombus whiffiagonis		0.16	3.30
Golden grey mullet	Liza aurata		0.22	5.98
I niniip grey mullet	Liza ramada		0.00	4.51
Leaping mullet	Liza sallens		0.00	2.36
European squid	Longo vulgaris		0.28	2.47
	Lophius budegussu		0.20	5.8U 3.E2
Whiting	Merlangius merlangus		0.77	2.33
Furopean hake	Merluccius merluccius		0.39	8.62
Blue whiting	Micromesistius noutassou		1 43	2 12
Elathead grey mullet	Muail cenhalus		1.15	3 13
Red mullet	Mullus barbatus barbatus		0.97	1.14
Striped red mullet	Mullus surmuletus		0.46	3.38
Smooth hound	Mustelus mustelus		0.74	0.84
Norway lobster	Nephrops norvegicus		0.28	0.41
Common octopus	Octopus vulgaris		0.91	5.00
Axillary seabream	Pagellus acarne		0.79	4.51
Common pandora	Pagellus erythrinus		0.61	1.04
Common seabream	Pagrus pagrus		0.37	0.72
Common prawn	Palaemon serratus		0.40	1.40
Common spiny lobster	Palinurus elephas		0.20	4.72

Deep-water rose shrimp	Parapenaeus longirostris	 0.29	2.01
Caramote prawn	Penaeus kerathurus	 0.75	0.14
Forkbeard	Phycis phycis	 0.61	3.57
European flounder	Platichthys flesus flesus	 0.67	6.83
European plaice	Pleuronectes platessa	 0.00	6.13
Bluefish	Pomatomus saltatrix	 0.84	4.67
Marbled goby	Pomatoschistus marmoratus	 0.00	0.51
Sand goby	Pomatoschistus minutus	 0.00	0.30
Common guitarfish	Rhinobatos rhinobatos	 0.23	7.85
Atlantic bonito	Sarda sarda	 0.90	8.42
European pilchard	Sardina pilchardus	 0.49	3.32
Round sardinella	Sardinella aurita	 1.36	3.66
Brushtooth lizardfish	Saurida undosquamis	 0.14	4.25
Brown meagre	Sciaena umbra	 0.16	3.78
Chub mackerel	Scomber japonicus	 1.00	6.85
Atlantic mackerel	Scomber scombrus	 1.01	3.47
Turbot	Scophthalmus maximus	 0.74	5.20
Small red scorpionfish	Scorpaena notata	 0.00	0.74
Lesser spotted dogfish	Scyliorhinus canicula	 0.17	10.60
Common cuttlefish	Sepia officinalis	 2.06	5.54
Greater amberjack	Seriola dumerili	 2.09	3.72
Blacktail comber	Serranus atricauda	 0.00	6.27
Common sole	Solea solea	 0.63	6.48
Gilthead seabream	Sparus aurata	 1.04	0.56
European barracuda	Sphyraena sphyraena	 1.10	2.78
Yellowmouth barracuda	Sphyraena viridensis	 0.00	0.35
Blotched picarel	Spicara maena	 0.15	0.23
Picarel	Spicara smaris	 0.59	1.13
Black seabream	Spondyliosoma cantharus	 1.34	2.62
European sprat	Sprattus sprattus	 0.21	1.24
Spottail mantis shrimp	Squilla mantis	 0.23	3.73
Reticulated leatherjacket	Stephanolepis diaspros	 0.00	3.61
Albacore	Thunnus alalunga	 0.09	4.30
Atlantic bluefin tuna	Thunnus thynnus	 0.07	2.22
Mediterranean horse mackerel	, Trachurus mediterraneus	 0.80	0.88
Blue jack mackerel	Trachurus picturatus	 0.54	2.66
Atlantic horse mackerel	, Trachurus trachurus	 1.13	3.73
Piper gurnard	Triala Ivra	 0.02	6.68
Pouting	Trisopterus luscus	 0.60	1.68
Poor cod	, Trisopterus minutus	 0.60	0.84
Goldband goatfish	Upeneus moluccensis	 0.07	7.52
Swordfish	Xiphias aladius	 0.54	6.68
Grass goby	Zosterisessor ophiocephalus	 0.00	2.97
Euphausiids		 0.00	2.63



Appendix F. Details on the MEDITS demersal survey

Figure F.46. Study area and sampling sites of trawl surveys based on the MEDITS program protocol. From http://www.sibm.it/SITO%20MEDITS/principalemedits.htm

Table F.5. Details on Geographical Sub-Areas (GSAs) for which biomass estimates from MEDITS survey were available on the 2006-2013 period. MEDITS survey data can be available on request to national coordinators of the program.

GSA numbers	GSA names	GFCM subregions	GSA surfaces (km ²)
1-2	Northern Alboran Sea and Alboran island		35267
5	Balearic island		113921
6	Northern Spain		101577
7	Gulf of Lions		62669
8	Corsica island	western Mediterranean Sea	25736
9	Ligurian and North Tyrrhenian Sea		42410
10	South Tyrrhenian Sea		134365
11	West and East Sardinia		125731
18	Southern Adriatic Sea	Adriatic Sea	52610
16	Southern Sicily		37431
19	Western Ionian Sea	Ionian Soa	167046
20	Eastern Ionian Sea	IOIIIdii Sea	124279
22	Aegean Sea		223337
23	Crete island	Eastern Mediterranean Sea	62680
25	Cyprus island		45100
		Total surface of available GSAs	1366001
		% of the surface of the OSMOSE-MED model	55 %

Annexes chapitre 3

Details on the general circulation model CNRM-CM5 and the regional climate model CNRM-RCSM4

• The global climate model CNRM-CM5

CNRM-CM5 is one of the GCMs participating to CMIP5 international exercise and it is driven by GHG and aerosols concentrations following the observations between 1950 and 2005 and the RCP8.5 scenario from 2006 to 2100. It has a relatively low spatial resolution typically 100-150km depending on the components and can not represent well the Mediterranean Sea complexity. In the CMIP5 GCM ensemble, CNRM-CM5 is known to have an intermediate ECS (Equilibrium Climate Sensitivity) value of 3.3K in the middle of the IPCC likely range [1.5; 4.5] K. Over Europe, CNRM-CM5 is known to be one of the best choices among the CMIP5 GCMs to drive regional climate models (McSweeney et al., 2015), with intermediate warming values in all seasons for the RCP8.5 scenario and with the particularity of simulating an increase in precipitation in Summer (McSweeney et al., 2015). More details about CNRM-CM5 can be found in Voldoire et al. (2013).

• The regional climate system model CNRM-RCSM4

CNRM-RCSM4 is the fourth generation of fully-coupled regional climate system models developed at CNRM and dedicated to the study of the Mediterranean climate and Mediterranean Sea. In its current version, it includes the daily coupling and the high-resolution representation of the atmosphere over the Euro-Mediterranean zone at a 50km resolution, of the land surface and river at the same resolution and of the Mediterranean Sea at about 10 km spatial resolution. The ocean component is constituted by the NEMOMED8 regional ocean circulation model (Beuvier et al., 2010) that covers the whole Mediterranean Sea plus a small part of the Atlantic Ocean but not the Black Sea. It has 43 vertical levels and a spatial resolution varying from 12km in the South to 9km in the North with a 6km zoom at the Strait of Gibraltar. More information about CNRM-RCSM4 can be found in (Sevault et al., 2014).

The CNRM-RCSM4 simulation spans the 1950-2100 period driven by the CNRM-CM5 simulation at its atmosphere and ocean lateral boundaries, by observed GHG and aerosol concentrations up to 2005 and by the RCP8.5 scenario values afterwards. CNRM-RCSM4 is one of the coupled regional climate system models involved in the multi-model Med-CORDEX international initiative (Ruti et al., 2015,

www.medcordex.eu). In this context, CNRM-RCSM4 has been evaluated in various multi-model studies showing state-of-the-art skills to reproduce the Mediterranean climate statistics (Cavicchia et al., 2018; Panthou et al., 2018), the ocean heat content (Harzallah et al., 2018) and some Mediterranean key phenomena such as the intense air-sea fluxes and deep water formation (Dunić et al., 2019; Somot et al., 2018), the regional cyclones (Flaounas et al., 2018), the medicanes (Gaertner et al., 2018) and the marine heatwaves (Darmaraki et al., 2019).

Recently, five RCP8.5 scenario simulations using five different Med-CORDEX coupled regional climate system models have been compared in Darmaraki et al. (2019). CNRM-RCSM4 showed a good representation of the mean Sea Surface Temperature (SST), extreme SST and SST trend for the current climate despite a cold bias (-0.6°C). Concerning the future SST evolution under RCP8.5, CNRM-RCSM4 showed a climate change signal close to the multi-model mean for the mid-21st century and the weakest warming among the 5 models for the end of the 21st century.

References:

Beuvier, J., Sevault, F., Herrmann, M., Kontoyiannis, H., Ludwig, W., Rixen, M., et al. (2010). Modeling the Mediterranean Sea interannual variability during 1961–2000: Focus on the Eastern Mediterranean Transient. J. Geophys. Res. 115. doi:10.1029/2009JC005950.

Cavicchia, L., Scoccimarro, E., Gualdi, S., Marson, P., Ahrens, B., Berthou, S., et al. (2018). Mediterranean extreme precipitation: a multi-model assessment. Clim. Dyn. 51, 901–913. doi:10.1007/s00382-016-3245-x.

Darmaraki, S., Somot, S., Sevault, F., Nabat, P., Cabos Narvaez, W. D., Cavicchia, L., et al. (2019). Future evolution of Marine Heatwaves in the Mediterranean Sea. Clim. Dyn. doi:10.1007/s00382-019-04661-z.

Dunić, N., Vilibić, I., Šepić, J., Mihanović, H., Sevault, F., Somot, S., et al. (2019). Performance of multi-decadal ocean simulations in the Adriatic Sea. Ocean Model. 134, 84–109. doi:10.1016/j.ocemod.2019.01.006.

Flaounas, E., Kelemen, F. D., Wernli, H., Gaertner, M. A., Reale, M., Sanchez-Gomez, E., et al. (2018). Assessment of an ensemble of ocean–atmosphere coupled and uncoupled regional climate models to reproduce the climatology of Mediterranean cyclones. Clim. Dyn. 51, 1023–1040. doi:10.1007/s00382-016-3398-7. Gaertner, M. Á., González-Alemán, J. J., Romera, R., Domínguez, M., Gil, V., Sánchez, E., et al. (2018). Simulation of medicanes over the Mediterranean Sea in a regional climate model ensemble: impact of ocean–atmosphere coupling and increased resolution. Clim. Dyn. 51, 1041–1057. doi:10.1007/s00382-016-3456-1.

Harzallah, A., Jordà, G., Dubois, C., Sannino, G., Carillo, A., Li, L., et al. (2018). Long term evolution of heat budget in the Mediterranean Sea from Med-CORDEX forced and coupled simulations. Clim. Dyn. 51, 1145–1165. doi:10.1007/s00382-016-3363-5.

McSweeney, C. F., Jones, R. G., Lee, R. W., and Rowell, D. P. (2015). Selecting CMIP5 GCMs for downscaling over multiple regions. Clim. Dyn. 44, 3237–3260. doi:10.1007/s00382-014-2418-8.

Panthou, G., Vrac, M., Drobinski, P., Bastin, S., and Li, L. (2018). Impact of model resolution and Mediterranean sea coupling on hydrometeorological extremes in RCMs in the frame of HyMeX and MED-CORDEX. Clim. Dyn. 51, 915–932. doi:10.1007/s00382-016-3374-2.

Ruti, P. M., Somot, S., Giorgi, F., Dubois, C., Flaounas, E., Obermann, A., et al. (2015). Med-CORDEX Initiative for Mediterranean Climate Studies. Bull. Am. Meteorol. Soc. 97, 1187–1208. doi:10.1175/BAMS-D-14-00176.1.

Sevault, F., Somot, S., Alias, A., Dubois, C., Lebeaupin-Brossier, C., Nabat, P., et al. (2014). A fully coupled Mediterranean regional climate system model: design and evaluation of the ocean component for the 1980–2012 period. Tellus Dyn. Meteorol. Oceanogr. 66, 23967. doi:10.3402/tellusa.v66.23967.

Somot, S., Houpert, L., Sevault, F., Testor, P., Bosse, A., Taupier-Letage, I., et al. (2018). Characterizing, modelling and understanding the climate variability of the deep water formation in the North-Western Mediterranean Sea. Clim. Dyn. 51, 1179–1210. doi:10.1007/s00382-016-3295-0.

Voldoire, A., Sanchez-Gomez, E., Salas y Mélia, D., Decharme, B., Cassou, C., Sénési, S., et al. (2013). The CNRM-CM5.1 global climate model: description and basic evaluation. Clim. Dyn. 40, 2091–2121. doi:10.1007/s00382-011-1259-y.

Sneries	Current	2021 - 2050	2071 - 2100
Aravrosomus reaius	468000	486400	515600
Aristaeomorpha foliacea	846400	744400	771600
Aristeus antennatus	847200	861200	866400
Athering boveri	644000	686400	712800
Auxis rochei rochei	2421200	2337200	2060000
Belone belone	547600	515200	428000
Boons boons	757600	770000	775600
Caranx crvsos	1555600	1652400	2346000
Chelidonichthys lucerna	523600	518000	526800
Coris iulis	572400	532800	510000
Corvphaena hippurus	2432000	2442800	2460400
Cranaon cranaon	325200	326400	328400
Crystalloaobius linearis	671600	650400	404000
Dentex dentex	491200	491600	492800
Dentex aibhosus	496400	496000	497600
Dentex maroccanus	634400	806800	939200
Dicentrarchus labrax	336000	334400	337200
Diplodus annularis	672000	662000	652400
Diplodus cervinus	508800	508000	514000
Diplodus puntazzo	440400	443600	407600
Diplodus saraus saraus	323600	323600	325200
Diplodus vulgaris	392400	379200	352400
Eledone cirrhosa	706000	702400	579200
Enargulis encrasicolus	488400	489600	489600
Eninephelus geneus	284800	338400	598400
Epinephelus marainatus	630800	636000	585200
Etrumeus teres	66000	142400	730400
Eutriala aurnardus	493200	496400	496400
Galeus melastomus	553200	569200	565600
Gobius niger	242800	241600	226800
Halohatrachus didactylus	660800	621200	587200
Illex coindetii	568000	579200	566400
Lepidorhombus whiffiagonis	767600	777200	778800
Liza aurata	2491600	2490800	2302000
Liza ramada	682800	841200	882400
Liza saliens	623200	691600	703600
Loliao vulaaris	498400	499200	498800
Lophius budeaassa	1038800	1052400	1052400
Lophius piscatorius	753600	767600	774400
, Merlanaius merlanaus	438400	434800	448800
Merluccius merluccius	380000	413200	323200
Micromesistius poutassou	939600	495200	51600
Muail cephalus	230800	221600	215200
Mullus barbatus barbatus	782000	787600	793600
Mullus surmuletus	774400	778800	781600
Mustelus mustelus	641200	634000	634400
Nephrops norvegicus	881600	690800	505200
Octopus vulgaris	468400	469600	484400
Paaellus acarne	725200	627200	500000
Paaellus ervthrinus	505200	495200	514000
Paarus paarus	326800	331200	339600
Palaemon serratus	338400	294800	205200

Table S3. Distribution ranges of high trophic levels species predicted by species distribution models (values are in km²) for current (2006-2013) and future periods (2021 – 2050; 2071-2100) under RCP8.5 scenario. Area of a cell in OSMOSE is 400 km².

Palinurus elephas	700000	552800	469600
Parapenaeus longirostris	705600	723600	735200
Penaeus kerathurus	208400	207200	204000
Phycis phycis	493200	366800	260400
Platichthys flesus flesus	232000	235200	232000
Pleuronectes platessa	310400	310400	316000
Pomatomus saltatrix	496000	496800	498000
Pomatoschistus marmoratus	280000	296400	280800
Pomatoschistus minutus	494800	502000	502000
Rhinobatos rhinobatos	492800	489600	491200
Sarda sarda	378800	379600	400400
Sardina pilchardus	2334800	2327600	2355600
Sardinella aurita	494400	494000	497200
Saurida undosquamis	283200	501200	786800
Sciaena umbra	346400	359200	361600
Scomber japonicus	2156400	2162800	2162800
Scomber scombrus	467200	468800	479600
Scophthalmus maximus	354800	376800	386400
Scorpaena notata	341600	339600	318400
Scyliorhinus canicula	438800	444000	428400
Sepia officinalis	468800	463200	468800
Seriola dumerili	2490000	2491600	2470800
Serranus atricauda	218000	132800	135600
Solea solea	794800	808000	820000
Sparus aurata	333600	334000	337200
Sphyraena sphyraena	2480000	2488000	2487600
Sphyraena viridensis	63200	121200	486800
Spicara maena	606800	612000	608000
Spicara smaris	2488800	2489600	2424000
Spondyliosoma cantharus	584000	585200	567600
Sprattus sprattus	1390400	1469600	1402400
Squilla mantis	820000	772800	777200
Stephanolepis diaspros	317600	443600	553200
Thunnus alalunga	1922800	1922800	1927600
Thunnus thynnus	1898800	1871600	1868400
Trachurus mediterraneus	502800	501600	502000
Trachurus picturatus	737600	722000	603600
Trachurus trachurus	2446000	2459200	2469200
Trachyrincus scabrus	821600	827200	813600
Trigla lyra	748400	760400	772000
Trisopterus luscus	168800	120800	69600
Trisopterus minutus	222800	121600	77200
Upeneus moluccensis	334000	574000	1055200
Xiphias gladius	2054400	2066000	2101200
Zosterisessor ophiocephalus	192400	202800	199600


Figure S1. Maps showing temperature anomalies (°C) between the 1970-2005 period and two future time periods (2021-2050, left column; 2071-2100, right column) under the RCP8.5 scenario implemented with CNRM-RCSM4. Maps a and d: sea surface temperature (0-50 m depth); Maps b and e: vertical temperature (0-200 m depth); Maps c and f; Sea bottom temperature (50 m-max bathymetry).

Figure S2. Maps showing salinity anomalies (PSU) between the 1970-2005 period and two future time periods (2021-2050, left column; 2071-2100 right column) under the RCP8.5 scenario implemented with CNRM-RCSM4. Maps a and d: sea surface salinity (0-50 m depth); Maps b and e: vertical salinity (0-200 m depth); Maps c and f; Sea bottom salinity (50 m-max bathymetry).



Figure S3. Projected relative changes in phytoplankton biomass (by time step (TS), 15 days) (pico: bottom; nano-: middle and microphytoplankton: top) between historical period and mid-century (2021-2050) obtained with the regional biogeochemical model Eco3M-S, under RCP8.5 scenario.



2021 - 2050



2021 - 2050



Figure S4. Projected relative change in zooplankton biomass (by time step (TS), 15 days) (nano-: bottom; micro-: middle and mesozooplankton: top) between historical period and mid-century (2021-2050) obtained with the regional biogeochemical model Eco3M-S, under RCP8.5 scenario.



267

Figure S5. Projected relative changes in phytoplankton biomass (by time step (TS), 15 days) (pico-: bottom; nano-: middle and microphytoplankton: top) between historical period and end of the century (2071-2100) obtained with the regional biogeochemical model Eco3M-S, under RCP8.5 scenario.



2071 - 2100



2071 - 2100



Figure S6. Projected relative changes in zooplankton biomass (by time step (TS), 15 days) (nano-: bottom; micro-: middle and mesozooplankton: top) between historical period and end of the century (2071-2100) obtained with the regional biogeochemical model Eco3M-S, under RCP8.5 scenario.



0°E 10°E 20°E 30°E 0°E 10°E 20°E 30°E

Annexes chapitre 4

Supplementary material 1. Projected relative changes of total biomass and total catch

Table S6. Projected relative changes in total biomass for the different fishing scenarios and for the RCP8.5 climate change scenario (2021-2050 and 2071-2100) scenarios. Changes (in %) were compared to the current situation (fishing and climate conditions in 2006-2013). F corresponds to fishing mortality, Lc to length at recruitment in the catch, Lmat to Lc=length at maturity, Lopt to Lc=optimal length (sensus Froese, Winker, Gascuel, Sumaila, & Pauly, 2016) and Sq to Status quo.

		Fishing scenarios																		
		F+10%	F+20%	F+30%	F +40%	Sq	F -10%	F -20%	F -30%	F -40%	F -50%	F -75%	Lmat	Lopt	Lc +10%	Lc +20%	Lc +30%	Lc +40%	Lc +50%	Lc +75%
	Baseline (2006-2013)	0	0	1	0	-	1	2	2	3	5	19	17	9	1	1	0	-1	1	5
Time period	2021 - 2050 (RCP8.5)	4	4	5	4	5	4	6	6	7	9	21	20	13	5	5	6	5	4	8
	2071 – 2100 (RCP8.5)	21	21	21	20	22	22	24	25	27	28	38	38	31	23	24	24	23	27	26

Table S7. Projected relative changes in total cacth for the different fishing scenarios and for the RCP8.5 climate change scenario (2021-2050 and 2071-2100) scenarios. Changes (in %) were compared to the current situation (fishing and climate conditions in 2006-2013). F corresponds to fishing mortality, Lc to length at recruitment in the catch, Lmat to Lc=length at maturity, Lopt to Lc=optimal length (sensus Froese, Winker, Gascuel, Sumaila, & Pauly, 2016) and Sq to Status quo.

												0								
		F+10%	F+20%	F +30%	F +40%	Sq	F -10%	F -20%	F -30%	F -40%	F -50%	F -75%	Lmat	Lopt	Lc +10%	Lc +20%	Lc +30%	Lc +40%	Lc +50%	Lc +75%
Time period	Baseline (2006-2013)	3	2	4	8	-	1	1	2	6	2	-17	-57	-55	-13	-23	-32	-42	-48	-62
	2021 - 2050 (RCP8.5)	4	8	8	10	0	0	-1	1	2	2	-18	-56	-54	-12	-22	-30	-40	-50	-64
	2071 - 2100 (RCP8.5)	11	16	15	19	7	6	5	5	7	5	-13	-57	-53	-10	-18	-27	-37	-40	-60

Fishing scenarios



Supplementary material 2. Residuals of linear regressions applied to size spectra

Figure S47. Residuals of the linear regressions applied to the community size spectra resulting from different fishing and climate change scenarios (2021-2050 and 2071-2100). Current period corresponds to fishing and climate conditions in 2006-2013 (grey line).

Supplementary material 3. Principal Component Analysis



Figure S48. Eigenvalues of PCA performed on fishing scenarios (individuals) and ecological indicators (variables).



Figure S49. Graph of individuals (i.e. fishing scenarios). Cos2 corresponds to the quality of representation of individuals in the PCA.



Figure S50. Variable correlation plot and relative contribution of variables in PCA (i.e. ecological indidators).



Figure S51. Principal Components Analysis (PCA) of the 54 scenarios (18 fishing scenarios per time period: current, 2021-2050 and 2071-2100). Ellipses represents concentration ellipses in normal probability. The fisheries "statu quo" scenarios for each time period (statu quo current, statu quo 2050 and statu quo 2100) are considered as supplementary individuals (i.e. they do not contribute to the PCA construction).

Publications

The Mediterranean Region under Climate change A scientific update

A Scientific Update

AllEnvi

Alliance na pour l'Envir

Sub-chapter 2.1.2

Climate change induces bottom-up changes in the food webs of the Mediterranean Sea

Fabien Moullec IRD, UMR MARBEC, France

Fabio Benedetti UPMC, UMR LOV, France

Claire SARAUX IFREMER, UMR MARBEC, France

Elisabeth Van Beveren IFREMER, UMR MARBEC, France

> Yunne-Jai SHIN IRD, UMR MARBEC, France

At the global scale, one of the main effects of climate change on marine ecosystems is changing the rate and patterns of primary production (Brown et al. 2010). In the Mediterranean Sea, although there is no consensus and no clear trends have emerged, several studies expect that, by increasing the vertical stability of the water column and by decreasing nutrient replenishment, seawater warming will cause changes in phytoplankton bloom phenology, biomass and community structure (Goffart et al. 2002, Bosc et al. 2004, Tunin-Ley et al. 2009). What has been clearly demonstrated is that seawater warming will lead to a shift in dominant species towards smaller species (picophytoplankton and nanoflagellates) and a decrease in diatoms (The MerMex Group 2011). Moreover,

acidification in the Mediterranean Sea will strengthen the expected impacts, with an expected decrease in the biomass of calcifying organisms such as coccolithophorids, which are important plankton primary producers (Dias et al. 2010, The MerMex Group 2011). Primary and secondary production (i.e. the production of phytoplankton and zooplankton, respectively) play a key role in biogeochemical cycles, as well as in the structure and functioning of food webs and in global productivity of marine ecosystems. Through bottom-up or waspwaist trophic controls (Cury et al. 2003), changes at the base of the food webs may transfer from low to high trophic levels, with potential impacts on the production of living resources and fisheries. Moreover, since the Mediterranean is a semi-enclosed sea, expected impacts of climate change on phytoplankton communities and their dynamics could affect ecosystems much more rapidly than in other oceanic regions (Lejeusne et al. 2010, Siokou-Frangou et al. 2010). In this chapter, we describe how climate change could affect the functioning of marine systems, and more specifically, the production of living resources by bottom-up control. We use a few typical recent examples to show how the strength of the bottom-up control and the base of the food web in the Mediterranean Sea could be affected by several hydrological changes and how these changes could affect food web dynamics, catch potential, and conservation of the marine biodiversity in the future.

Changes in primary and secondary production affect food web dynamics and recruitment

At the global scale, under the IPCC SRES (Intergovernmental Panel on Climate Change Special Report on Emission Scenarios) A2 scenario, and based on the output of four global coupled carbon cycle-climate models, Steinacher et al. (2010) suggest that global mean primary production may decrease by 2% to 20% by 2100 relative to preindustrial conditions. In the Mediterranean Sea, by increasing the strength of the vertical stratification, warming could affect the turbulent nutrient supply to the photic layer and hence could reduce primary production (Marbà et al. 2015), as well as reduce the relative contribution of larger cells (The MerMex Group 2011). There are still many uncertainties on the level of impact of sea warming and of acidification on primary production in the basin, but it is clear that physical-chemical changes will affect the magnitude, timing and composition of phytoplankton blooms, with associated changes in the seasonal distribution of zooplankton (see sub-chapter 2.1.1 for more details).

Climate change induces bottom-up changes in the food webs of the Mediterranean Sea

It is now recognized that primary production is critical to maintain biodiversity and support fishery catches in the world's oceans (Brown et al. 2010). Indeed, more than 90% of ocean productivity is ensured by phytoplankton, which is then transferred throughout the food webs by grazing and predation and lost through metabolism (Lindeman 1942, Gascuel et al. 2008). Few studies have tried to forecast potential changes in primary and secondary production and the ensuing impacts on food webs and on the functioning of Mediterranean ecosystems. Many uncertainties remain concerning the magnitude of the expected climate-induced changes. Nevertheless, based on studies of other ecosystems in the world, it is possible to extrapolate the consequences of changes in primary production in this region. For instance, Chassot et al. (2010) showed that phytoplankton primary production influences global fisheries production at the scale of Large Marine Ecosystems (LME). This assumption was confirmed by Blanchard et al. (2012), who showed that, in 11 large regional shelf seas, potential marine fisheries production is primarily determined by available primary production. Similarly, using an ecosystem model, Brown et al. (2010) demonstrated that changes in primary production affect fisheries catch and value and have major implications for the conservation of marine biodiversity. Finally, at local, regional and global scales, several authors have established that fluctuations in fishery yields are linked to fluctuations in phytoplankton, zooplankton and benthic communities (e.g. Darnaude et al. 2004, Edwards & Richardson 2004, Cheung et al. 2010, Barange et al. 2014).

In the Mediterranean Sea, previous observations already suggested that a reduction in primary production linked to an increase of sea surface temperature could have negative impacts on fisheries catch and could exacerbate current trends of overfishing. This hypothesis was confirmed by Cheung et al. (2011) whose models predict that if phytoplankton communities shift towards smaller size cells, energy transfer from primary production to higher trophic levels may decline in the future, with an associated reduction in catch potential (see sub-chapter 2.1.4). Moreover, a decrease in primary production could be detrimental for the conservation of taxa of interest and for overall biodiversity in a context of global change, with potential synergies with overfishing, habitat degradation and biological invasions.

In marine ecosystems, environmental conditions play an important role in fish recruitment (i.e. the number of fish that survive from the early larval stage to reach the recruitment stage that can be targeted by fisheries). As fish larvae are very vulnerable to starvation, their survival strongly depends on prey availability, meaning the mean size of prey, their seasonal timing and abundance (Beaugrand et al. 2003) are crucial. The match-mismatch hypothesis (Cushing 1990) emphasizes that the production of first feeding larvae must match the production of planktonic food. Thus, by affecting primary and secondary production and timing, climate change may disrupt the distribution and phenology of fish larvae, affect recruitment and production of fish stocks, with indirect effects on food web structures and ecosystem-level changes (Edwards & Richardson 2004, Brander 2010). In the Mediterranean Sea, projected changes in primary and secondary productions suggest that trophic mismatches between fish pre-recruits

and their prey could increase in the future, with negative consequences for recruitment success, sustainable fisheries and conservation of biodiversity (Lejeusne et al. 2010, Stergiou et al. 2015).



Match-mismatch hypothesis and three possible effects of climate change: (a) Change in the timing of prey peak production; (b) Change in the level of prey abundance; (c) Change in the amplitude of year-to-year variations in prey timing in regions where inter-annual variability in temperature is expected to increase. t₀ is the degree of time mismatch, t₁ is the inter-annual variability in the timing of prey population. From Cury et al. (2008).

In addition to impacts on plankton production and timing, climate change can also lead to changes in the composition of species that form the base of marine food webs. In the Mediterranean Sea, the increase in water temperature has already modified jellyfish population dynamics (Coll et al. 2010). For several decades, the extent and intensity of jellyfish outbreaks have increased, in particular outbreaks of Pelagia noctiluca, a planktonic predator of fish larvae and of their zooplankton prey (Licandro et al. 2010). In the western Mediterranean, the increasing frequency of these outbreaks can be explained by the alteration of the trophic structure of ecosystems due to overfishing and/or eutrophication on the one hand, and by sea warming and changes in surface hydrography on the other (Licandro et al. 2010, Canepa et al. 2014). As already shown in the Black Sea, outbreaks can affect fisheries by bottom-up and top-down controls on fish larvae survival (Daskalov et al. 2007). In fact, jellyfish can affect fish recruitment negatively and as they can be venomous, outbreaks can also be detrimental to aquaculture and have strong ecological and socio-economic impacts. Considering the current IPCC projections, Licandro et al. (2010) suggested that outbreaks of *P.noctiluca*, along with other jellyfish species, may become more frequent in the Mediterranean basin and extend over a longer period of the year than previously, causing alteration of the pelagic food web and thereby reducing fishery production. For instance, in the northwestern Mediterranean Sea, Molinero et al. (2005) found that the increase in jellyfish outbreaks during the 1980s was largely favored by high positive temperature anomalies. They highlighted the trophic cascade that took place during the mid-late 1980s, with the high abundance of jellyfish and a marked drop in the abundance of copepods. However, the variability of copepods has direct implications for pelagic fish populations and for the biological pump of carbon into the deep ocean (Ohman & Hirche 2001, Calbet 2008). Thus, the Mediterranean pelagic ecosystem could shift towards an alternative state with less organic matter exported and prone to the risk of high trophic level predators (exploited by fisheries) being replaced by jellyfish (Gros 2011).

Climate change induces bottom-up changes in the food webs of the Mediterranean Sea

Another consequence of climate change in the Mediterranean Sea, which, at first sight, has less impact on fisheries, is the increase in the mucilage phenomenon. Indeed, surface water warming and the associated increase in water column stability can favor the coalescence of marine snow (i.e. small amorphous aggregates with colloidal properties) into marine mucilage (Danovaro et al. 2009). Danovaro et al. (2009) have shown that the majority of mucilage spreading is linked to climatedriven sea surface warming. The occurrence of mucilage events is increasing and spreading to several regions beyond the Adriatic Sea. Mucilage can act as a controlling factor for microbial diversity and could act as a carrier of specific microorganisms, thereby increasing the spread of pathogenic bacteria (Danovaro et al. 2009). According to these authors, if the mucilage phenomenon continues to increase in frequency and duration and to extend its range in the region, the increased frequency and extension of some marine diseases may have consequences for human health; "a warmer world would be a sicker world" (Harvell et al. 2009). Mucilage, in turn, can induce hypoxic phenomena, extensive anoxia and may reduce the provision of ecosystem services and ecosystem resilience. Indeed, hypoxia or anoxia events can cause the suffocation of benthic and epibenthic organisms on the sea bottom, which, in turn, could result in severe fishery and sanitary problems (Danovaro et al. 2005). Moreover, because of mucilage's properties, the phenomena may clog fishing nets causing serious socio-economic damage for fisheries (Rinaldi et al. 1995).



Figure 2

Relationships between mucilage occurrence in the Mediterranean Sea and climate change (as magnitude of the thermal anomalies) on a decadal basis. Photo of mucilage in surface off-shore waters. Adapted from Danovaro et al. (2009).

Climate change drives commercial fish production

Because of their short life span, their nutrition relying on short plankton-based food chains and their recruitment controlled by the environment, pelagic fish stocks are excellent sentinel species for analysis of the effects of climate change on ecosystems (Checkley et al. 2009). This is not surprising, given that these species have a very high growth and population turnover rate, making them more susceptible to changes in the environment. For example, in the western Mediterranean, a significant relationship was found between round sardinella (Sardinella aurita) landings and temperature anomalies (Sabates et al. 2006). Indeed, a gradual northward increase in the abundance of this warm water species was observed along the Mediterranean Iberian coast. Consequently, an overall increase in landings of round sardinella has been observed over the last 30 years (around 35 000 t), while landings remained below 5000 t year⁻¹ until the early 1980s. This increase is linked to the successful reproduction of the species, marked by an increase in larval abundance, in the northwestern Mediterranean. At the same time and in the same area, landings of two other pelagic species, sardine (Sardina pilchardus) and anchovy (Engraulis encrasicolus), have declined in recent decades. Sprat (Sprattus sprattus), a cold water small pelagic species, has virtually disappeared from commercial catches of the northwestern Mediterranean (Sabates et al. 2006). Using a 3-D full life cycle population model at the Mediterranean Sea LME (large marine ecosystem) scale, under the SRES IPCC A1B scenario, Stergiou et al. (2015) determined that the anchovy biomass would decrease significantly (by around -28 %) in 2080-2100 compared to 1980-2000. This prediction is linked to a decrease in zooplankton biomass and rising temperatures that affect fish metabolic rates (i.e. an increase in maintenance cost). In their study, sea warming was shown to affect net fish somatic growth and to indirectly affect egg production, which is weight dependent. Moreover, with warmer temperatures, fish early life stages could be subject to higher starvation mortalities due to the increased energy required to meet maintenance costs (Stergiou et al. 2015). As a result, anchovy stock biomass is predicted to decrease by 33% in the Adriatic sub-area, by 18% in the north Aegean sub-area and by 15% in the Catalan Sea/Gulf of Lions sub-area.

In the northwestern Mediterranean, numerous changes in environmental conditions such as riverine input or wind mixing can explain fluctuations in the productivity of small pelagic fish (Lloret et al. 2004). For instance, a significant relationship between monthly landings of anchovy and freshwater inputs of the Ebre River during the spawning season of anchovy has been found (Lloret et al. 2004). For sardine, monthly landings were positively correlated with wind mixing during its spawning season (Lloret et al. 2004). Thus, in a context in which climate change is expected to increase variance in rainfall regimes, with increased frequency of droughts paralleled by unusual amounts of rainfall and floods, increasing temperature and changing wind mixing, pelagic fish stocks

in the Mediterranean are likely to be strongly impacted (Lloret et al. 2001). In the northwestern Mediterranean, in contrast to anchovy, sardine abundance was found to be negatively correlated with sea surface temperature, and the warming trend may have contributed both to the decrease in sardine abundance and to the extension of the distribution area of the round sardinella (Palomera et al. 2007, Rijnsdorp et al. 2010). In addition to climate change impacts, fluctuations in small pelagic populations have also been shown to be associated with interdecadal variability of climate indices, such as the well-known Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) and the more local Western Mediterranean Oscillation (WeMO) indices (Martín et al. 2012, Alheit et al. 2014).

Pelagic fish are essential trophic compartments of marine ecosystems due to their high biomass at intermediate levels of the food web, and therefore their key role in the transfer of organic matter from lower to higher trophic levels (Cury et al. 2000, Palomera et al. 2007). Hence, variability in small pelagic fish due to climate change or other anthropogenic disturbances will modify both the structure and functioning of ecosystems (Cury et al. 2000). Pelagic stocks are not the only stocks to be impacted by changes in river discharge. Salen-Picard et al. (2002) showed that the Rhone river flow in the Gulf of Lion also influenced abundances of Solea solea by causing pulses of organic matter that are followed by peaks of polychaetes density. Indeed, a positive correlation was found between the mean annual commercial landings of S. solea, with a time lag of five years, in two fishing harbors close to the Rhone delta (Salen-Picard et al. 2002). The authors of the study concluded that fluctuations in sole fishery yield in the Gulf of Lion can be influenced by climate, as the Rhone river flow is related to the North Atlantic Oscillation, which drives precipitation over Western Europe. In fact, a decrease in run-off into the Mediterranean Sea could reduce the productivity of sole and other demersal fish in this region (Salen-Picard et al. 2002, Darnaude et al. 2004). By coupling a hydrodynamic model to the food web model Ecopath with Ecosim, Libralato & Solidoro (2009) showed that changes in river run-off are the major environmental driver of ecosystem dynamics in coastal areas in the Adriatic, especially the Lagoon of Venice.

To summarize, many uncertainties remain on future change in primary production and more data are needed to carefully assess possible impacts on marine biodiversity and on fisheries production. With this synthesis, we highlight a possible change in the strength of the bottom-up control in the Mediterranean ecosystems. Small pelagics are influenced by a plethora of factors, each of which can be altered by climate change, so that they can have additive, synergistic or antagonistic effects on small pelagics. Climate change is expected to reduce primary production rates at basin scale, to alter the phenology of phytoplankton and zooplankton blooms and to cause shifts in community structures. All these changes will have dramatic impacts on the structure and functioning of ecosystems, and especially on food web dynamics. For fisheries, the change in primary production will likely result in a reduction of catches and/or an exacerbation of the effects of overfishing. Finally, by affecting rainfall regimes, and therefore river outflows, climate change could affect the overall food web and fishery production on the continental shelf.

References

Alheit J, Licandro P, Coombs S, Garcia A, Giráldez A, Santamaría MTG, Slotte A, Tsikliras AC (2014)

Reprint of "Atlantic Multidecadal Oscillation (AMO) modulates dynamics of small pelagic fishes and ecosystem regime shifts in the eastern North and Central Atlantic." J Mar Syst 133:88–102

BARANGE M, MERINO G, BLANCHARD JL, SCHOLTENS J, HARLE J, ALLISON EH, ALLEN JI, HOLT J, JENNINGS S, OTHERS (2014)

Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. Nat Clim Change 4:211–216

BEAUGRAND G, BRANDER KM, LINDLEY JA, SOUISSI S, REID PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North

Sea. Nature 426:661–664

BLANCHARD JL, JENNINGS S, HOLMES R, HARLE J, MERINO G, ALLEN JI, HOLT J, DULVY NK, BARANGE M (2012) Potential consequences of climate change for primary production and fish production in large marine ecosystems. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 367:2979–2989

BOSC E, BRICAUD A, ANTOINE D (2004)

Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. Glob Biogeochem Cycles 18

BRANDER K (2010)

Impacts of climate change on fisheries. J Mar Syst 79:389–402

BROWN CJ, FULTON EA, HOBDAY AJ, MATEAR RJ, POSSINGHAM HP, BULMAN C, CHRISTENSEN V, FORREST RE, GEHRKE PC, GRIBBLE NA, OTHERS (2010)

Effects of climate-driven primary production change on marine food webs: implications for fisheries and conservation. Glob Change Biol 16:1194–1212

CALBET A (2008)

The trophic roles of microzooplankton in marine systems. ICES J Mar Sci J Cons 65:325–331 CANEPA A, FUENTES V, SABATÉS A, PIRAINO S, BOERO F, GILI J-M (2014) Pelagia noctiluca in the Mediterranean Sea. In: Jellyfish Blooms. Springer, p 237–266

CHASSOT E, BONHOMMEAU S, DULVY NK, MÉLIN F, WATSON R, GASCUEL D, LE PAPE O (2010) Global marine primary production constrains fisheries catches. Ecol Lett 13:495–505

CHECKLEY D, ALHEIT J, OOZEKI Y,

Roy C (2009) Climate change and small pelagic fish. Cambridge University Press Cambridge

CHEUNG WW, DUNNE J, SARMIENTO JL, PAULY D (2011)

Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. ICES J Mar Sci J Cons:fsr012

CHEUNG WW, LAM VW, SARMIENTO JL, KEARNEY K, WATSON REG, ZELLER D, PAULY D (2010)

Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. Glob Change Biol 16:24–35

COLL M, PIRODDI C, STEENBEEK J, KASCHNER K, BEN RIAS LASRAM F, AGUZZI J, BALLESTEROS E, BIANCHI CN, CORBERA J, DAILIANIS T, OTHERS (2010) The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. PloS One 5:e11842

CURY P, BAKUN A, CRAWFORD RJ, JARRE A, QUIÑONES RA, SHANNON LJ, VERHEYE HM (2000)

Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "waspwaist" ecosystems. ICES J Mar Sci J Cons 57:603–618

CURY PM, SHIN Y-J, PLANQUE B, DURANT JM, FROMENTIN J-M, KRAMER-SCHADT S, STENSETH NC, TRAVERS M, GRIMM V (2008) Ecosystem oceanography for global change in fisheries. Trends Ecol Evol 23:338–346

Climate change induces bottom-up changes in the food webs of the Mediterranean Sea

CUSHING DH (1990)

Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/ mismatch hypothesis. Adv Mar Biol 26:249–293

DANOVARO R, ARMENI M, LUNA GM, CORINALDESI C, DELL'ANNO A, FERRARI CR, FIORDELMONDO C, GAMBI C, GISMONDI M, MANINI E, OTHERS (2005) Exo-enzymatic activities and dissolved organic pools in relation with mucilage development in the Northern Adriatic Sea. Sci Total Environ 353:189–203

DANOVARO R, UMANI SF, PUSCEDDU A (2009) Climate change and the potential spreading of marine mucilage and microbial pathogens in the Mediterranean Sea. PLoS One 4:e7006

DARNAUDE AM, SALEN-PICARD C, POLUNIN NV, HARMELIN-VIVIEN ML (2004)

Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Oecologia 138:325–332

DASKALOV GM, GRISHIN AN, RODIONOV S, MIHNEVA V (2007)

Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. Proc Natl Acad Sci 104:10518–10523

DIAS BB, HART MB, SMART CW, HALL-SPENCER JM (2010)

Modern seawater acidification: the response of foraminifera to high-CO2 conditions in the Mediterranean Sea. J Geol Soc 167:843–846

EDWARDS M, RICHARDSON AJ (2004)

Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature 430:881–884

GASCUEL D, MORISSETTE L,

PALOMARES MLD, CHRISTENSEN V (2008) Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning. Ecol Model 217:33–47

GOFFART A, HECQ J-H,

LEGENDRE L (2002) Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate? Mar Ecol Prog Ser 236:45–60

GROS P (2011)

Ecosystèmes marins (Chapitre 5). In: Connaissance des impacts du changement climatique sur la biodiversité en France métropolitaine synthèse de la bibliographie.

HARVELL D, ALTIZER S, CATTADORI IM,

HARRINGTON L, WEIL E (2009) Climate change and wildlife diseases: when does the host matter the most? Ecology 90:912–920

LEJEUSNE C, CHEVALDONNÉ P, PERGENT-MARTINI C, BOUDOURESQUE CF, PEREZ T (2010)

Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. Trends Ecol Evol 25:250–260

LIBRALATO S, SOLIDORO C (2009)

Bridging biogeochemical and food web models for an End-to-End representation of marine ecosystem dynamics: The Venice lagoon case study. Ecol Model 220:2960–2971

LICANDRO P, CONWAY DVP, YAHIA MD, DE PUELLES MF, GASPARINI S, HECQ J-H, TRANTER P, KIRBY RR (2010)

A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. Biol Lett:rsbl20100150

LINDEMAN RL (1942)

The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399–417

LLORET J, LLEONART J, SOLÉ I, FROMENTIN J-M (2001) Fluctuations of landings and environmental

conditions in the north-western Mediterranean Sea. Fish Oceanogr 10:33–50

LLORET J, PALOMERA I, SALAT J, SOLE I (2004)

Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). Fish Oceanogr 13:102–110

MARBÀ N, JORDÀ G, AGUSTÍ S, GIRARD C, DUARTE CM (2015) Footprints of climate change on Mediterranean Sea biota. Front Mar Sci

MARTÍN P, SABATÉS A, LLORET J, MARTIN-VIDE J (2012)

Climate modulation of fish populations: the role of the Western Mediterranean Oscillation (WeMO) in sardine (Sardina pilchardus) and

anchovy (Engraulis encrasicolus) production in the north-western Mediterranean. Clim Change 110:925–939

MOLINERO JC, IBANEZ F, NIVAL P, BUECHER E, SOUISSI S (2005)

North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. Limnol Oceanogr 50:1213–1220

OHMAN MD, HIRCHE H-J (2001) Density-dependent mortality in an oceanic copepod population. Nature 412:638–641

PALOMERA I, OLIVAR MP, SALAT J, SABATÉS A, COLL M, GARCIA A, MORALES-NIN B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. Prog Oceanogr 74:377–396

RIJNSDORP AD, PECK MA, ENGELHARD GH, MÖLLMANN C, PINNEGAR JK (2010)

Resolving climate impacts on fish stocks. International Council for the Exploration of the Sea

Rinaldi A, Vollenweider RA, Montanari G, Ferrari CR, Ghetti A (1995)

Mucilages in Italian seas: the Adriatic and Tyrrhenian seas, 1988–1991. Sci Total Environ 165:165–183

SABATES A, MARTÍN P, LLORET J, RAYA V (2006)

Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, Sardinella aurita, in the western Mediterranean. Glob Change Biol 12:2209–2219

SALEN-PICARD C, DARNAUDE AM, ARLHAC D, HARMELIN-VIVIEN ML (2002)

Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. Oecologia 133:380–388 SIOKOU-FRANGOU I, CHRISTAKI U, MAZZOCCHI MG, MONTRESOR M, RIBERA D'ALCALÁ M, VAQUÉ D, ZINGONE A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. Biogeosciences 7:1543–1586

STEINACHER M, JOOS F, FROLICHER TL, BOPP L, CADULE P, COCCO V, DONEY SC, GEHLEN M, LINDSAY K, MOORE JK, OTHERS (2010) Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. Biogeosciences 7

STERGIOU KI, SOMARAKIS S, TRIANTAFYLLOU G, TSIARAS KP, GIANNOULAKI M, PETIHAKIS G, MACHIAS A, TSIKLIRAS AC (2015) Trends in productivity and biomass yields in the Mediterranean Sea Large Marine Ecosystem during climate change. Environ Dev

THE MERMEX GROUP, MADRON XD DE, GUIEU C, SEMPÉRÉ R, CONAN P, COSSA D, D'ORTENZIO F, ESTOURNEL C, GAZEAU F, RABOUILLE C, OTHERS (2011) Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. Prog Oceanogr 91:97–166

TUNIN-LEY A, IBAÑEZ F, LABAT J-P, ZINGONE A, LEMÉE R (2009) Phytoplankton biodiversity and NW Mediterranean Sea warming: changes in the dinoflagellate genus Ceratium in the 20th century. Mar Ecol Prog Ser 375:85–99

Climate change impacts on marine resources

From individual to ecosystem responses

Fabien MOULLEC IRD, UMR MARBEC, France

Frida Ben Rais Lasram INAT, Tunisie, University of Littoral Côte d'Opale, France

> Marta Coll ICM, Spanish National Research Council, Spain

> > François GUILHAUMON IRD, UMR MARBEC, France

Ghassen Halouani INAT.Tunisie, IUEM, France

Tarek HATTAB University of Picardie Jules Verne, UMR EDYSAN, France

François Le Loc'H IRD, UMR LEMAR, IUEM, France

> Yunne-Jai Shin IRD, UMR MARBEC, France

Temperature has a major direct effect on the physiology, growth, reproduction, recruitment and behavior of poikilothermic organisms such as fish. It affects many physiological processes ranging from damaging proteins to disrupting organ function. Environmental changes, especially climate warming, may

thus strongly influence the abundance and biogeography of fish through species-specific physiological thresholds of temperature tolerance, or through responses to changes in other trophic levels (Perry et al. 2005, Sabates et al. 2006, Rijnsdorp et al. 2009). Organisms tend to adapt to local environmental temperatures, with optimal physiological responses matching temperatures that are close to the environmental average (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). In this context, shifts in the spatial distribution range of marine organisms are among the most perceptible consequences of climate change at the world scale, with potentially significant impacts on commercial fisheries (Perry et al. 2005), on food webs and ecosystem functioning (Doney et al. 2012, Albouy et al. 2014), and on biodiversity as a whole (Harley 2011, Bellard et al. 2012).

The warming of the Mediterranean Sea affects the fitness of marine biota as already shown by records of changes in abundance, survival and fertility, phenology and species migration (Marbà et al. 2015). Population abundance and survival are the biological variables are the most frequently reported impacts of Mediterranean warming, followed by migration of native and introduced species (Marbà et al. 2015). However, the sensitivity of Mediterranean biota to warming varies across taxonomic groups (Marbà et al. 2015), from primary producers to high trophic levels, with possible synergistic effects with other anthropogenic impacts such as high exploitation (Harley et al. 2006). In this chapter, we use examples to analyze the expected impacts of climate change on marine organisms in the Mediterranean Sea, with a focus on fish, and to investigate possible responses from individual to ecosystem level. It is important to bear in mind that in the Mediterranean Sea, the effects of climate change occur in parallel with other human-driven effects such as overfishing, pollution, and habitat degradation (Coll et al. 2010), and can have cumulative effects, frequently of synergistic nature (Calvo et al. 2011).

Climate change affects functional traits of fishes

Several studies have shown that changes in temperature and in ocean chemistry affect the growth, reproduction and physiology of marine organisms (Pörtner & Knust 2007, Sumaila et al. 2011). It was recently shown that fish body size may be reduced due to climate change, especially in response to warming, reduction in oxygen, and resource availability (Daufresne et al. 2009, Sheridan & Bickford 2011, Cheung et al. 2013) (Figure 1). In a meta-analysis of the effect of climate on fish body size, Daufresne et al. (2009) showed a significant

increase in the proportion of small-sized species and young age classes and a decrease in size-at-age, in accordance with Bergmann's rule concerning temperature vs. size. According to the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), oceans are projected to become warmer and less oxygenated (IPCC 2014). As a consequence, in the Mediterranean Sea, the average maximum body weight of fish is expected to shrink by 4% to 49% from 2000 to 2050 (Cheung et al. 2013).



According to Cheung et al. (2013), due to the invasion/increased abundance of smaller-bodied species and local extinction/decreased abundance of larger-bodied species, the mean maximum body weight is expected to decrease at the assemblage level, with a vertical distribution shift of species.

Despite relative local heterogeneity, the projected decrease in fish size is largest in the western Mediterranean (20%-49%). In contrast, the mean assemblage body weight is expected to increase in the Gulf of Lion likely due to the northward migration of large exploited species. However, interpreting global scale simulation results at a regional scale can be hazardous and more dedicated fine scale regional studies are needed. Nonetheless, changes in assemblagelevel body size structure suggest that climate and ocean changes will cause dramatic modifications of food web dynamics (predator-prey interactions are strongly dependent on size as well as on food consumption rates), the natural mortality rate of fish populations (negatively correlated with maximum body weight) and size at maturity (positively correlated with maximum body weight) (Pauly 1980, Palomares & Pauly 1998, Cheung et al. 2013). Fishes in warmer waters are expected to have a smaller maximum body size and smaller size at first maturity with possible higher natural mortality rates (Sumaila et al. 2011). All these key population parameters determine population dynamics and productivity.

Sea warming changes fish distribution and associated assemblages

In the Mediterranean Sea, the increasing abundance of thermophilic biota can be described by two major processes of change involving both indigenous and non-indigenous species (Boero et al. 2008): the northward extension and enhancement of native thermophilic species (i.e. meridionalization) and the increasing introductions and range extension of thermophilic non-indigenous species (i.e. tropicalization).

Due to seawater warming, numerous native thermophilic species have greatly extended their distribution range and are becoming more abundant especially in the northwestern part of the basin (box 1). One of the best studied case is the ornate wrasse *Thalassoma pavo*, a species once confined to the southern parts of the Mediterranean Sea, which penetrated into the Ligurian Sea in the 1980s, where it is now able to reproduce, thereby becoming "naturalized" (Sara et al. 2005, Bianchi 2007). *Sparisoma cretense*, a parrotfish species, is considered to be a clear indicator of meridionalization because of its increasing abundance over the last two decades (Azzurro et al. 2011). Originally, this parrotfish was thought to be common in the strait of Sicily (i.e. chiefly distributed along the southern and eastern coasts) but absent from northern Sicily. Several recent studies confirmed the increase in the populations of *Sparisoma cretense* over the last 10 years. Currently, the species is well established along the coast of France and in the central and northern Adriatic (Azzurro et al. 2011).

Box I The effects of climate change on the Catalan Sea ecosystem

The Catalan Sea represents a portion of the Western Mediterranean region and is located between the Balearic Islands to the east and the eastern Iberian Peninsula to the west (Figure B1a).

The region has shown clear signs of climate change, including an increase in sea surface temperature (SST) of approximately 1.1 °C in the last 40 years (Figure B1b), an increase in salinization of the intermediate and deep waters, a rise in sea level over the last century, and strengthening of seasonal stratification in summer (Calvo et al. 2011). A decrease in rainfall and wind, warmer surface waters and hence a longer stratification period is foreseen (Calvo et al. 2011).

The effects of climate change can be clearly seen in all the compartments of the marine ecosystem in the region. There has been an increase in thermophilic species, which are favored by increasing temperatures, in contrast to temperate species. These increases include algal, invertebrate and vertebrate species. For example, an increase in the SST has been linked with the expansion of round sardinella (*Sardinella aurita*) (Sabates et al. 2006), and with the decline of sardine (*Sardina pilchardus*) (Palomera et al. 2007). Declines in freshwater inputs and winds may have had an impact on pelagic fish species (Lloret et al. 2004).







Mass mortality events of sessile invertebrate species have been linked with anomalous warm waters in specific hot years with longer stratification periods (Coma et al. 2009). Significant mortality episodes have been documented for gorgonian and sponge species, which are long-lived and slow growing vulnerable organisms (Garrabou et al. 2009). In addition, the capacity of the ocean to absorb atmospheric CO2 has been linked with increased acidification of the seawater, which can have negative impacts on many pelagic and benthic organisms with calcareous body parts such as corals, mussels, pteropods and coccolithophores (CIESM 2008).

The strengthening of the stratification period of the water column has been linked with changes in primary productivity and with the increase in the smallest phytoplankton species (Calvo et al. 2011). The longer stratification period and the high SST has also been linked with more frequent and abundant proliferations of gelatinous species, including jellyfish (Molinero et al. 2008).

These effects have had marked impacts on food webs in the Catalan Sea, which occur simultaneously with other coastal anthropogenic effects such as overfishing, habitat degradation and pollution (Coll et al. 2010) and can have synergistic impacts (Calvo et al. 2011).

The barracuda *Sphyraena viridensis* and the dolphinfish *Coryphaena hippurus* are two other good examples of the meridionalization process. These two top predator species have greatly extended their natural distribution range over the last 30 years (Lejeusne et al. 2010, Azzurro et al. 2011). Due to the range expansion of these species, besides changes in fish species richness, a recent study predicts that under climate change the mean body size of fish assemblages will increase on the continental shelf with potential effects on trophic functioning (Albouy et al. 2013). However, this study only took distribution range shifts into account, but not the climate-induced physiological changes.

Most of the non-indigenous species in the Mediterranean Sea are thermophilic species originating from the tropical Indo-Pacific region (i.e. Lessespsian migrations). In total, more than 900 alien species have been recorded (Zenetos et al. 2012) and the introduction of warm and tropical alien species has been exacerbated by the warming of the eastern Mediterranean (Raitsos et al. 2010), which creates maritime corridors (box 2). Since 2011, the number of alien macrophyte, mollusk and polychaetes species has increased by two to three species per year, by three to four species per year of crustaceans, and by six species per year of fish (Zenetos et al. 2012). At the same time, the diversity of alien species is largely underestimated due to a "shifting baseline syndrome" (i.e. cultural traditions tend to embrace newly introduced organisms progressively, by attributing to them the values originally associated with native species. The new species are therefore included in the assumed normal or desirable state of a natural system) (Clavero 2014). Thus, the tropicalization of the Mediterranean Sea (i.e. the increased occurrence of warm-water biota), particularly in the eastern Mediterranean, seems inevitable (Bianchi & Morri 2003, Ben Rais Lasram & Mouillot 2009). This phenomenon may locally and temporally increase species richness but several studies demonstrated that warming and aquatic invasions can lead to the decline and even collapse of several marine populations (Bianchi & Morri 2003, Occhipinti-Ambrogi 2007). In the short to medium term, invasive aliens may cause major shifts in community composition and lead to a significant loss in Mediterranean biodiversity and, possibly, to cascade effects on food webs (Galil 2000, Streftaris & Zenetos 2006, Molnar et al. 2008, Lejeusne et al. 2010, Zenetos et al. 2012). Evidence for geographical extension is particularly abundant for species coming from the Red Sea (Azzurro et al. 2008). For instance, the bluespotted cornetfish, Fistularia commersonii, which was observed for the first time in 2000 in Israel, was soon afterwards recorded all over the eastern and central Mediterranean coasts, up to the proximity of the Strait of Gibraltar (Golani 2000, Bilecenoglu et al. 2002, Pais et al. 2007, Azzurro et al. 2008, Dulčić et al. 2008). Today, it is one of the most successful invaders of the Mediterranean Sea and can have strong potential impacts on food web dynamics by preying upon commercially important fish such as the bogue (Boops boops) and the red mullet (*Mullus barbatus*) and by competing for food with native piscivorous fish (Kalogirou et al. 2007).

Box 2 Climate change and exotic fish invasions

Does climate play a key role in the dispersal success of exotic fish species?

The invasion success of some exotic species has been shown to be positively related to the match between native and colonized environments (Duncan et al. 2001). In particular, a species that is introduced in similar thermal conditions is more likely to establish successfully. This is called the "climate match" hypothesis, and it appears to play a key role in the invasion rate in the Mediterranean Sea. The greater dispersal success of Lessepsian species was associated with thermal conditions prior to 1980 (Ben Rais Lasram et al. 2008); crossing the Suez Canal does not necessarily guarantee successful invasion and widespread dispersal of fish populations.

Is the Mediterranean Sea experiencing increasing southern invasions?

Many species have shifted their distribution area by extending northward as a response to climate warming (Cheung et al. 2009). Southern invasions are an indicator of the impact of climate change on biodiversity. Lessepsian species migrating through the Suez Canal inevitably originate from more southern latitudes than the Mediterranean Sea, so their dynamics can be easily correlated to climate warming.

In contrast to the Lessepsian species, Atlantic species do not come necessarily from lower latitudes. Their introduction rate assessed by the number of species that migrated to the Mediterranean Sea, does not therefore indicate whether southern migrations are accelerating during a period of global warming. The original latitude of introduced Atlantic species rather than their abundance can be used as an indicator of the rate of southern invasions. Ben Rais Lasram and Mouillot (2009) showed that the Lessepsian invasion rate and the latitude of Atlantic species entering the Mediterranean Sea both significantly correlated to the Mediterranean SST, positively and negatively respectively. These analyses suggest that southern invasions from the Red Sea and from the Atlantic accelerate with global warming (Figure B2).



Figure B2 The Mediterranean Sea under southern invasions.

Is there an increasing spatial overlap between exotic and endemic Mediterranean fish fauna? Spatial overlap is an indicator of the intensity of interaction between species and the potential hazards coming from exotic species. By comparing the distributions of endemic and exotic species, it appeared that between 1980 and 2006, major exotic species have moved northwards in the Mediterranean Sea by approximately 300 km (Ben Rais Lasram and Mouillot 2009). After the 1980s, some exotic fish species reached the coldest areas of the Mediterranean Sea (western basin), for example the Adriatic Sea, which is a major hotspot of endemism. The number of exotic species in the Mediterranean is now 98.4% higher than it was 20 years ago (Ben Rais Lasram and Mouillot 2009).

What can we learn from the spread of Lessepsian species?

Species move to keep pace with changing climates, but can they move at the required speed? The spread rates of native species may underestimate how fast species can move. The exceptional spread rates of Lessepsian species can give upper estimates to the rate at which native species could spread to colonize suitable habitats under climate change. Hiddink et al. (2012) estimated that about 20% of Lessepsian species could not spread fast enough to keep pace with climate change in about 20% of the global seas, thus suggesting that climate change may lead to biodiversity loss.

Can we predict invasion risk in the Mediterranean Sea?

Species Distribution Models (SDM) have been used intensively to predict range shifts of marine species in the context of climate change (Cheung et al. 2009; Albouy et al. 2013). Parravicini et al. (2015) showed that Lessepsian fish species may spread far beyond their native niches and that SDMs do not predict their new distributions better than null models. This suggests that SDMs may underestimate the potential spread of Lessepsian species.

References

ALBOUY, C., GUILHAUMON, F., LEPRIEUR, F., BEN RAIS LASRAM, F., SOMOT, S., AZNAR, R., VELEZ, L. (2013) Projected climate change and the changing biogeography of coastal Mediterranean fishes. Journal of Biogeography, 40, 534-547.

BEN RAIS LASRAM, F., TOMASINI, J.A., GUILHAUMON, F., ROMDHANE, M.S., DO CHI, T., MOUILLOT, D. (2008) Ecological correlates of dispersal success of Lessepsian fishes. Marine Ecology Progress Series, 363, 273-286.

BEN RAIS LASRAM, F., MOUILLOT, D. (2009) Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. Biological Invasions, 11, 697-711.

CHEUNG, W.W., LAM, V.W., SARMIENTO, J.L., KEARNEY, K., WATSON, R., PAULY, D. (2009) Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. Fish and Fisheries, 10, 235-251.

DUNCAN, R.P., BOMFORD, M., FORSYTH, D.M., CONIBEAR, L. (2001) High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. Journal of Animal Ecology, 70, 621-632.

HIDDINK, J., BEN RAIS LASRAM, F., CANTRILL, J., DAVIES, A. (2012) Keeping pace with climate change: what can we learn from the spread of Lessepsian migrants? Global Change Biology, 18, 2161–2172.

PARRAVICINI, V., AZZURRO, E., MICHEL, KULBICKI M., BELMAKER, J. (2015) Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: an illustration using Mediterranean fish invaders. Ecology Letters, 18(3), 246-253. In the Mediterranean Sea, the history of the invasive of the rabbitfish species *Siganus luridus* and *Siganus rivulatus*, two herbivorous fishes, is probably the best example of impacts caused by invasive alien species on the whole ecosystem, from primary producers to top predators (Galil 2007). For instance, a survey conducted along around 1,000 km of coastline (temperate reefs) in the eastern Mediterranean demonstrated that, in regions with abundant rabbitfish, canopy algae were 65% less abundant, there was a 60% reduction in overall benthic biomass (algae and invertebrates) and a 40% reduction in total species richness (Vergés et al. 2014) (Figure 2).

Therefore, climate warming produces "winners" and "losers" among fish assemblages. Winner species may enjoy higher survival, growth and reproduction



Figure 2

Benthic biomass and species richness patterns in Mediterranean regions with or without rabbitfish. (a) Total biomass of dominant benthic organisms; (b) Total species richness of algae, invertebrates and fish; (c) Fish biomass of major trophic groups; (d) Photo of a Cystoseira spp. forest where tropical rabbitfishes are absent; (e) Barren area typical of the eastern Mediterranean sites where range-shifting tropical rabbitfish are abundant. From Vergés et al. (2014).

rates in a changing Mediterranean while for losers, more stressful conditions may lead to higher mortality rates, reduced growth, smaller size and reduced reproduction (Doney et al. 2012). For winners, climate warming is synonymous with geographic range extensions (e.g. ornate wrasse has increased its range by about 1,000 km in recent decades) while for others it is synonymous with range contraction. This is particularly true for cold-water species. Projecting the potential future distributions of 75 Mediterranean endemic fish species based on a global warming scenario implemented with the OPAMED8 model and Ecological Niche Models (ENMs), Ben Rais Lasram et al. (2010) showed that, by 2041-2060, 25 species would qualify for the IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources) Red List and six species would become extinct (for example, starry sturgeon *Acipenser stellatus* and European sturgeon *Huso huso*). For "narrow" endemic species (i.e. endemic species found strictly in the Mediterranean Sea that do not reach the neighboring Atlantic Ocean and Black Sea) their extinction would be irreversible.



Figure 3 Observed distribution areas of the endemic Mediterranean fish Gobius geniporus (1980s, top) and projected potential future thermal habitats (by 2040-2060 middle; 2070-2099, bottom). The "cul-de-sac" effect is clearly visible for this species. From Ben Rais Lasram et al. (2010).

Box 3 Climate change impacts on the Gulf of Gabes ecosystem

The Gulf of Gabes is located in southern Tunisia, at the junction of the eastern and the western basins. It is the second largest continental shelf in the Mediterranean Sea (36 000 km²) after the Adriatic Sea. The seabed is covered by an extensive *Posidonia oceanica* meadow, the largest in the Mediterranean Sea and one of the largest in the world (Batisse & Jeudy de Grissac 1998). The meadow is a spawning ground for marine organisms and an important nursery for juvenile fish of the region (Hattour et al. 1995), it hosts 247 of the 327 marine fish species of Tunisia of which 44 species have only been recorded in the Gulf of Gabes (Bradai et al. 2004).

The high diversity and production of the Gulf of Gabes and its accessibility (very shallow slope of the continental shelf, soft bottom suitable for bottom trawling) have contributed to a considerable increase in the number of fishing fleets. The Gulf of Gabes has become the main fishing area in Tunisia.

Like the rest of the Mediterranean Sea, the Gulf of Gabes has been undergoing warming: sea surface temperature and salinity have increased by respectively 2 °C and 0.5 over the last 100 years. The warming of the surface layer has resulted in intensification of the thermohaline circulation, and variations in water density have led to a rise in sea level of 1 cm over the last century (Ben Mahmoud & Harzallah 2009).

Climate change has likely caused the observed shifts of the distribution areas of some fish species usually encountered in northern Tunisia: *Brama brama, Trachinotus ovatus, Ariosoma balearicum* and *Oblada melanura* currently inhabit the Gulf of Gabes (Bradai & Capapé 2001). In parallel, the colonization of the waters by some exotic thermophilic species has also been attributed to climate change (e.g. Missaoui & Zaouali 1995, Bradai et al. 2004). The fish species exploited in this coastal region of Tunisia are also strongly impacted by climate change. Species distribution models that include habitat selection processes and the physiological temperature tolerance of exploited marine species, project a decline in species prevalence by an average of 56% by the end of the 21st century (figure B3). The models suggest that the magnitude of the changes caused by climate will be greater than that caused by the loss of the *Posidonia* meadow. This suggests that climate, and particularly temperature, is a key driver of marine species distribution even at a small spatial scale like the Gulf of Gabes (Hattab et al. 2014).



Figure B3 Differences between species richness predicted under current climate conditions (1982-2009, baseline scenario) and values predicted under a mid-century climate scenario (2040-2059, right panel) and an end-century climate scenario (2080-2099, left panel) (Hattab et al. 2014).

In addition, the ENMs showed that by the middle of the 21st century, the coldest areas of the Mediterranean Sea (i.e. Adriatic Sea and Gulf of Lion) would act as a refuge for cold water species. However, by the end of the century, those areas are projected to become a "cul-de-sac" that would drive these species towards extinction. By 2041-2060, 31 species were projected to extend their geographic range, whereas the geographic range of 44 species was projected to contract (e.g. the slender goby *Gobius geniporus*) (Figure 3). The Gulf of Gabes, one of the largest continental shelves in the Mediterranean Sea and a major area of fishing activities is also undergoing a warming phase with marked consequences for the distribution of exploited species (box 3).

Overall, 25% of the Mediterranean continental shelf is predicted to be subject to a total modification of endemic assemblages by the end of the 21st century (Ben Rais Lasram et al. 2010). This projection are likely to be conservative. A more recent study based on the SRES IPCC A2 ("business as usual") scenario suggested that at the end of the century, 54 species (mainly gobiidae) will have lost their climatically suitable habitat (Albouy et al. 2013); species richness is predicted to decrease across 70.4% of the continental shelf area (Figure 4) and mean fish body size to increase over 74.8% of the area. Thus, by reducing the geographic range size of small-bodied species, climate change may contribute to the loss of small and low trophic level fishes, which may have ecosystemwide impacts (Albouy et al. 2013). This last projection disagrees with projections of Cheung et al. (2013) who rather suggested that maximum body weight will decrease at the scale of the Mediterranean basin. However, contrary to Cheung et al. (2013), Albouy et al. (2013) only considered distribution shifts caused by climate warming and not the resulting physiological changes, thus introducing a source of structural uncertainty.

For two exploited species, the allis shad *Alosa alosa* and *Microchirus azevian*, projections highlight possible extinction strengthened by exploitation by fisheries. Other commercially important species such as the European flounder (*Platichtys flesus*), the Danube sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) and the starry sturgeon (*Acipenser stellatus*) are likely to be affected by climatic change both in freshwater and marine habitats. Because marine species track their climate niches from the different parts of the Mediterranean, Albouy et al. (2012) showed that most of the Aegean and Adriatic Sea will be subject to a high rate of species replacement and an increase in species richness by the mid-21st century, as a result of a northward and eastward shift in species ranges. However, by the end of 21st century, with increasing temperature, these same areas, along with the Gulf of Lion, are expected to undergo a net decrease in species richness. The "cul-de-sac effect" described by Ben Rais Lasram (2010) suggests that for many fish species, the loss of their thermal niche may not be compensated for by the arrival of other species from the south (Albouy et al. 2012).

Beyond consequences at the level of individual species, changes in fish distributional range may result in dramatic changes in the structure of the community and of the food web, with potential consequences for ecosystem

Climate change impacts on marine resources



Figure 4

Differences in species richness between a baseline scenario (1961-1980) and two time periods (a: 2040-2059; b: 2080-2099) predicted for the continental shelf of the Mediterranean Sea (all fish species of the continental shelf are represented) according to the SRES IPCC A2 scenario. Adapted from Albouy et al. (2013).

functioning. To capture this phenonemon, Albouy et al. (2014) built a trophic size-based model coupled with current and projected future distributions of Mediterranean fish species. These authors showed that by 2080-2099, 54 fish species among 256 coastal endemic and native species included in the model, would disappear from the Mediterranean continental shelf, resulting in a widespread decrease in local species richness. These disappearances will likely be accompanied by a decrease in the number of trophic links between the fish species (in the order of 70%) of the continental shelf. Moreover, fish prey abundance is expected to be lower at the end of the 21st century compared to the baseline period (1961-1980), which may further increase the probability of
extinction of fish species (Albouy et al. 2014). Projecting species distribution in the future is a simple way to address the effects of climate change on fish communities, but ignores changes in substrates and in physical habitats, for example. The potential impact of climate change on some essential habitats could severely affect the life cycle and the spatial distribution or redistribution of numerous marine species whether indigenous or not (box 4).

Climate Change affects migration patterns and phenologies

Climate influences a variety of ecological processes such as migration patterns and phenologies (Stenseth et al. 2002). Several studies have shown that climate driven changes in temperature modify or will modify the phenology of annual migrations to feeding and/or spawning grounds (e.g. Sims et al. 2004, Huse & Ellingsen 2008, Rijnsdorp et al. 2009). For instance, based on a review of published data in the northeast Atlantic, Rijnsdorp et al. (2009) reported that pelagic species exhibit clear changes in seasonal migration related to climateinduced changes in secondary production. In the Mediterranean Sea, climate change and variability are critical to the seasonal spawning and migration behaviors of the Atlantic Bluefin tuna Thunnus thynnus, a large migratory fish species of high economic and ecological importance (Ravier & Fromentin 2004, Muhling et al. 2011). Indeed, it has been suggested that water temperature triggers the spawning activity of the species (Muhling et al. 2011). If the Mediterranean Sea warms up earlier in the year, spawning may also start earlier, with a potential mismatch between favorable feeding conditions and tuna reproduction. In addition, the migration patterns and spatial distribution of highly mobile large pelagic fish, such as bluefin tuna, may be indirectly altered by climate-induced changes in prey abundance (Walther et al. 2002). Historical data from the Mediterranean Sea suggest that bluefin tuna may change their migration routes and spawning behaviors in association with long-term fluctuations in temperature (Ravier & Fromentin 2004). As a result, the migration routes of bluefin tuna may vary and adapt to climate change and potentially explore new spawning grounds in the Atlantic. However, some authors have also warned that overfishing has likely reduced the genetic diversity of the bluefin tuna, so its ability to adapt to climate change may also be affected (Perry et al. 2010, Planque et al. 2010, Muhling et al. 2011). Moreover, the energy cost and potential reduced fitness resulting from adaptation to a changing climate may reduce the surplus production of exploited stocks and make them more vulnerable to previously sustainable fishing levels (Brander 2010). This assumption applies to all exploited fish populations that experience high and prolonged fishing mortality and consequently a selective pressure of several alleles and genotypes. In fact, the loss of sub-populations may reduce the ability of marine species to adapt to climate change (Brander

Box 4 Climate change will impact essential fish habitats

Climate change reduces habitat complexity and has likely the most pronounced influence on habitatforming species such as seagrass (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). A recent study projected the trajectory of *Posidonia oceanica* meadows under expected sea warming in the western Mediterranean over the 21st century and concluded that warming could lead to the functional extinction of *P. oceanica* meadows by the middle of this century even under a low greenhouse-gas emissions scenario (Jordà et al. 2012) (Figure B4).



Figure B4

Left: percentage of P. oceanica shoot density in the twenty-first century. The pink line represents the projected percentage of shoot density under warming and local impacts, and the blue line represents the projected trend in the absence of warming. From Jordà et al. (2012). *Right*: photo of P. oceanica. Source www.arnaudgrizard.com.

Given the importance of the functional role of seagrass meadows in the ecosystem (as an essential habitat for commercially and recreationally important fishery species, coastal protection from erosion, as a food source for megaherbivores such as sea turtles, nutrient recycling, etc.), the degradation of this key habitat may have dramatic consequences for regional biodiversity, food web dynamics and de facto for human welfare (Beck et al. 2001, Orth et al. 2006, Waycott et al. 2009, Jordà et al. 2012). In addition, Hattab et al. (2014) showed that the habitat loss of P. oceanica in the Gulf of Gabes, replaced by muddy sand, combined with climate change, triggered a high level of species replacement and a significant reduction in the geographical range of several species including the bluespotted seabream Pagrus caeruleosticus, the speckled shrimp Metapenaeus Monoceros and the brown comber Serranus hepatus, and that these species might be replaced by other commercial species such as the black goby (Gobius niger), the European hake (Merluccius merluccius), and the musky octopus (Eledone moschata) (Hattab, et al. 2014). Organisms typically respond to climate change by shifting their biogeographic ranges to maintain their thermal regime (Parmesan & Yohe 2003). However, a recent analysis of the velocity of climate change, as the rate of poleward migration of isotherms with climate change, identified the Mediterranean Sea as a region of concern because the northward displacement of the biogeographic ranges of endemic species, such as P. oceanica, is bounded by the presence of the European continent (Burrows et al. 2011).

In addition to sea warming, ocean acidification (OA) is considered as a major threat to the marine environment in the coming years. Calcifying organisms can be affected by increased seawater acidification, which both reduces the growth of calcareous skeletons and tends to dissolve them (Bramanti et al. 2013). Habitat-forming species such as *Lithophyllum cabiochae* (a crustose coralline alga which constitutes marl beds) could be severely affected by OA. As marl beds are spatially complex habitats that provide shelter for numerous species and trophic groups (Barbera et al. 2003), OA could have major consequences for the biodiversity and biogeochemistry of coralligenous communities (Martin & Gattuso 2009).

2010, Planque et al. 2010). By influencing food abundance and age structure, climate and fishing may also have significant effects on migration route fidelity, population resilience, and colonization of new habitats (Perry et al. 2010).

With this synthesis, we highlight the observed and potential consequences of climate change at different levels, from the individual to the ecosystem level. Climate change is expected to affect the physiology of individuals with consequences for community assemblages and population dynamics. Meridionalization and tropicalization processes have already taken place but appear to have accelerated in recent years with dramatic consequences for the Mediterranean biodiversity in the medium and long term. For several species, in particular those of commercial interest, climate change is expected to modify migration patterns and periodicities with consequences for population dynamics and fisheries management. All these changes are shaping a different Mediterranean Sea in which living resources and human activities will need to adapt in a sustainable way.

References

ALBOUY C, GUILHAUMON F, ARAÚJO MB, MOUILLOT D, LEPRIEUR F (2012) Combining projected changes in species richness and composition reveals climate change impacts on coastal Mediterranean fish assemblages. Glob Change Biol 18:2995–3003.

ALBOUY C, GUILHAUMON F, LEPRIEUR F, BEN RAIS LASRAM F, SOMOT S, AZNAR R, VELEZ L, LE LOC'H F, MOUILLOT D (2013) Projected climate change and the changing biogeography of coastal Mediterranean fishes. J Biogeogr 40:534–547.

ALBOUY C, VELEZ L, COLL M, COLLOCA F, LE LOC'H F, MOUILLOT D, GRAVEL D (2014) From projected species distribution to food-web structure under climate change. Glob Change Biol 20:730–741.

AZZURRO E, COMMISSION INTERNATIONALE POUR L'EXPLORATION SCIENTIFIQUE DE LA MER MEDITERRANEE- CIESM M, BRIAND F (2008) The advance of thermophilic fishes in the Mediterranean sea: overview and methodological questions. In: CIESM workshop monographs. CIESM, Monaco, p 39–46. AZZURRO E, MOSCHELLA P, MAYNOU F (2011) Tracking signals of change in Mediterranean fish diversity based on local ecological knowledge. PLoS One 6:e24885.

BARBERA C, BORDEHORE C, BORG JA, GLÉMAREC M, GRALL J, HALL-SPENCER JM, DE LA HUZ CH, LANFRANCO E, LASTRA M, MOORE PG, OTHERS (2003) Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 13:S65–S76.

BATISSE A, JEUDY DE GRISSAC A (1998) A global representative system of marine protected areas. Volume 1; marine region 3: Mediterranean in www.environment.gov.au/ library/pubs /mpa/03medit.html. 33pp.

BECK MW, HECK KL, ABLE KW, CHILDERS DL, EGGLESTON DB, GILLANDERS BM, HALPERN B, HAYS CG, HOSHINO K, MINELLO TJ, OTHERS (2001) The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. Bioscience 51:633-641.

BELLARD C, BERTELSMEIER C, LEADLEY P, THUILLER W, COURCHAMP F (2012) Impacts of climate change on the future of

biodiversity. Ecol Lett 15:365–377.

BEN MAHMOUD R, HARZALLAH A (2009)

Effet des changements climatique sur la température et la salinité des eaux tunisiennes. Mémoire de master. Institut national des Sciences et Technologies de la mer Salammbô, Ecole nationale d'ingénieurs de Tunis. Tunisie. 51pp.

BEN RAIS LASRAM F, GUILHAUMON F, Albouy C, Somot S, Thuiller W, Moullot D (2010)

The Mediterranean Sea as a "cul-de-sac" for endemic fishes facing climate change. Glob Change Biol 16:3233–3245.

BEN RAIS LASRAM F, MOUILLOT D (2009)

Increasing southern invasion enhances congruence between endemic and exotic Mediterranean fish fauna. Biol Invasions 11:697–711.

BIANCHI CN (2007)

Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. In: Biodiversity in Enclosed Seas and Artificial Marine Habitats. Springer, p 7–21.

BIANCHI CN, MORRI C (2003)

Global sea warming and" tropicalization" of the Mediterranean Sea: biogeographic and ecological aspects. Biogeographia 24:319–328.

BILECENOGLU M, TASKAVAK E, Kunt KB (2002)

Range extension of three lessepsian migrant fish (Fistularia commersoni, Sphyraena flavicauda, Lagocephalus suezensis) in the Mediterranean Sea. J Mar Biol Assoc UK 82:525–526.

BOERO F, FÉRAL J-P, AZZURRO E, CARDIN V, RIEDEL B, DESPALATOVIĆ M, MUNDA I, MOSCHELLA P, ZAOUALI J,

UMANI SF, OTHERS (2008) Executive summary of CIESM Workshop 35 "Climate warming and related changes in Mediterranean marine biota." In: CIESM workshop monographs.p 5–21.

BRADAI MN, CAPAPÉ C (2001)

Captures du diable de mer, Mobula mobular,

dans le golfe de Gabès (Tunisie méridionale, Méditerranée centrale). Cybium 25:389–391.

BRADAI MN, QUIGNARD J-P,

BOUAIN A, JARBOUI O, OUANNES-GHORBEL A, BEN ABDALLAH L, ZAOUALI J, BEN SALEM S (2004) Ichtyofaune autochtone et exotique des côtes tunisiennes: recensement et biogéographie. Cybium 28:315–328.

BRAMANTI L, MOVILLA J, GURON M,

CALVO E, GORI A, DOMINGUEZ-CARRIÓ C, GRINYÓ J, LOPEZ-SANZ A, MARTINEZ-QUINTANA A, PELEJERO C, OTHERS (2013) Detrimental effects of ocean acidification on the economically important Mediterranean red coral (Corallium rubrum). Glob Change Biol 19:1897–1908.

BRANDER K (2010)

Impacts of climate change on fisheries. J Mar Syst 79:389–402.

BURROWS MT, SCHOEMAN DS, BUCKLEY LB, MOORE P, POLOCZANSKA ES, BRANDER KM, BROWN C, BRUNO JF, DUARTE CM, HALPERN BS, OTHERS (2011)

The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. Science 334:652–655.

Calvo EM, Simó R, Coma R, Ribes M, Pascual J, Sabatés A, Gili JM, Pelejero C (2011)

Effects of climate change on Mediterranean marine ecosystems: the case of the Catalan Sea.

CHEUNG WW, SARMIENTO JL, DUNNE J, FRÖLICHER TL, LAM VW, PALOMARES MD, WATSON R, PAULY D (2013)

Shrinking of fishes exacerbates impacts of global ocean changes on marine ecosystems. Nat Clim Change 3:254–258.

CIESM (2008)

Impacts of acidification on biological, chemical and physical systems in the Mediterranean and Black Seas. In: Briand F (ed) CIESM workshop monograph 36. CIESM, Monaco.

CLAVERO M (2014)

Shifting baselines and the conservation of nonnative species. Conserv Biol 28:1434–6.

Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Kaschner K, Ben Rias Lasram F,

AGUZZI J, BALLESTEROS E, BIANCHI CN, CORBERA J, DAILIANIS T, OTHERS (2010) The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. PloS One 5:e11842.

Coma R, Ribes M, Serrano E, Jiménez E, Salat J, Pascual J (2009)

Global warming-enhanced stratification and mass mortality events in the Mediterranean. Proc Natl Acad Sci 106:6176–6181.

DAUFRESNE M, LENGFELLNER K, SOMMER U (2009)

Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. Proc Natl Acad Sci 106:12788–12793.

DONEY SC, RUCKELSHAUS M, DUFFY JE, BARRY JP, CHAN F, ENGLISH CA, GALINDO HM, GREBMEIER JM, HOLLOWED AB, KNOWLTON N, OTHERS (2012)

Climate change impacts on marine ecosystems. Mar Sci 4.

DULČIĆ J, SCORDELLA G, GUIDETTI P (2008)

On the record of the Lessepsian migrant Fistularia commersonii (Rüppell, 1835) from the Adriatic Sea. J Appl Ichthyol 24:101–102.

GALIL BS (2000)

A sea under siege-alien species in the Mediterranean. Biol Invasions 2:177–186.

GALIL BS (2007)

Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. Mar Pollut Bull 55:314–322.

GARRABOU J, COMA R, BENSOUSSAN N, BALLY M, CHEVALDONNÉ P, CIGLIANO M, DÍAZ D, HARMELIN J-G, GAMBI MC, KERSTING DK, OTHERS (2009)

Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. Glob Change Biol 15:1090–1103.

GOLANI D (2000)

First record of the bluespotted cornetfish from the Mediterranean Sea. J Fish Biol 56:1545–1547.

HARLEY CD (2011)

Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. Science 334:1124–1127.

HARLEY CD, RANDALL HUGHES A, HULTGREN KM, MINER BG, SORTE CJ, THORNBER CS, RODRIGUEZ LF, TOMANEK L, WILLIAMS SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecol Lett 9:228–241.

HATTAB T, ALBOUY C, BEN RAIS LASRAM F, SOMOT S, LOC'H L, LEPRIEUR F, OTHERS (2014) Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach. Glob Ecol Biogeogr 23:1417–1429.

HATTOUR A, BEN MUSTAPHA K, TURKI B, MHETLI M, TRITAR B (1995)

L'écosystème du golfe de Gabès: dégradation de son couvert végétal et de sa pêcherie benthique. Rapp. Comm. Int. Mer. Médit 34: 33pp.

HOEGH-GULDBERG O, BRUNO JF (2010)

The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science 328:1523–1528.

HUSE G, ELLINGSEN I (2008)

Capelin migrations and climate change–a modelling analysis. Clim Change 87:177–197.

JORDÀ G, MARBÀ N, DUARTE CM (2012)

Mediterranean seagrass vulnerable to regional climate warming. Nat Clim Change 2:821–824.

KALOGIROU S, CORSINI M, KONDILATOS G, WENNHAGE H AKAN (2007)

Diet of the invasive piscivorous fish Fistularia commersonii in a recently colonized area of the eastern Mediterranean. Biol Invasions 9:887–896.

Lejeusne C, Chevaldonné P,

PERGENT-MARTINI C, BOUDOURESQUE CF, PEREZ T (2010)

Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. Trends Ecol Evol 25:250–260.

LLORET J, PALOMERA I, SALAT J, SOLE I (2004)

Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). Fish Oceanogr 13:102–110.

MARBÀ N, JORDÀ G, AGUSTÍ S, GIRARD C, DUARTE CM (2015)

Footprints of climate change on Mediterranean Sea biota. Front Mar Sci.

MARTIN S, GATTUSO J-P (2009)

Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. Glob Change Biol 15:2089–2100.

MISSAOUI H, ZAOUALI J (1995)

Apparition de nouveaux Crustacés dans les pêches crevettières du golfe de Gabès, Tunisie. Mar Life 5:27–34.

MOLINERO JC, CASINI M, BUECHER E (2008) The influence of the Atlantic and regional climate variability on the long-term changes in gelatinous carnivore populations in the northwestern Mediterranean. Limnol Oceanogr 53:1456–1467.

MOLNAR JL, GAMBOA RL, REVENGA C, SPALDING MD (2008)

Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. Front Ecol Environ 6:485–492.

MUHLING BA, LEE S-K, LAMKIN JT, LIU Y (2011) Predicting the effects of climate change on bluefin tuna (Thunnus thynnus) spawning habitat in the Gulf of Mexico. ICES J Mar Sci J Cons:fsr008.

OCCHIPINTI-AMBROGI A (2007)

Global change and marine communities: alien species and climate change. Mar Pollut Bull 55:342–352.

ORTH RJ, CARRUTHERS TJ, DENNISON WC, DUARTE CM, FOURQUREAN JW, HECK KL, HUGHES AR, KENDRICK GA, KENWORTHY WJ, OLYARNIK S, OTHERS (2006) A global crisis for seagrass ecosystems. Bioscience 56:987–996.

PAIS A, MERELLA P, FOLLESA MC, GARIPPA G (2007)

Westward range expansion of the Lessepsian migrant Fistularia commersonii (Fistulariidae) in the Mediterranean Sea, with notes on its parasites. J Fish Biol 70:269–277.

PALOMARES MLD, PAULY D (1998)

Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Mar Freshw Res 49:447–453.

PALOMERA I, OLIVAR MP, SALAT J, SABATÉS A, COLL M, GARCIA A, MORALES-NIN B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. Prog Oceanogr 74:377–396.

PARMESAN C, YOHE G (2003)

A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421:37–42.

PAULY D (1980)

On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J Cons 39:175–192.

PERRY RI, CURY P, BRANDER K, JENNINGS S,

MÖLLMANN C, PLANQUE B (2010) Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management responses. J Mar Syst 79:427–435.

PERRY AL, LOW PJ, ELLIS JR, REYNOLDS JD (2005)

Climate change and distribution shifts in marine fishes. science 308:1912–1915.

PLANQUE B, FROMENTIN J-M, CURY P, DRINKWATER KF, JENNINGS S, PERRY RI, KIFANI S (2010)

How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? J Mar Syst 79:403–417.

PÖRTNER HO, KNUST R (2007)

Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. science 315:95–97.

RAITSOS DE, BEAUGRAND G,

GEORGOPOULOS D, ZENETOS A, PANCUCCI-PAPADOPOULOU AM, THEOCHARIS A, PAPATHANASSIOU E (2010) Global climate change amplifies the entry of tropical species into the Eastern Mediterranean Sea. Limnol Oceanogr 55:1478–1484.

RAVIER C, FROMENTIN J-M (2004)

Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (Thunnus thynnus) population related to environmental changes? Fish Oceanogr 13:145–160.

RIJNSDORP AD, PECK MA, ENGELHARD GH,

MÖLLMANN C, PINNEGAR JK (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. ICES J Mar Sci J Cons:fsp056.

SABATES A, MARTÍN P, LLORET J, RAYA V (2006)

Sea warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, Sardinella aurita, in the western Mediterranean. Glob Change Biol 12:2209–2219.

SARA G, BIANCHI CN, MORRI C (2005)

Mating behaviour of the newly-established ornate wrasse Thalassoma pavo (Osteichthyes: Labridae) in the Ligurian Sea (north-western

Mediterranean). J Mar Biol Assoc UK 85:191–196.

SHERIDAN JA, BICKFORD D (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. Nat Clim Change 1:401–406.

SIMS DW, WEARMOUTH VJ, GENNER MJ, SOUTHWARD AJ, HAWKINS SJ (2004) Low-temperature-driven early spawning migration of a temperate marine fish. J Anim Ecol 73:333–341.

STENSETH NC, MYSTERUD A, OTTERSEN G, HURRELL JW, CHAN K-S, LIMA M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. Science 297:1292–1296.

STREFTARIS N, ZENETOS A (2006) Alien marine species in the Mediterranean-the

100 "Worst Invasives" and their impact. Mediterr Mar Sci 7:87–118.

SUMAILA UR, CHEUNG WW, LAM VW, PAULY D, HERRICK S (2011)

Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries. Nat Clim Change 1:449–456. VERGÉS A, TOMAS F, CEBRIAN E, BALLESTEROS E, KIZILKAYA Z, DENDRINOS P, KARAMANLIDIS AA, SPIEGEL D, SALA E (2014) Tropical rabbitfish and the deforestation of a warming temperate sea. J Ecol 102:1518–1527.

WALTHER G-R, POST E, CONVEY P, MENZEL A, PARMESAN C, BEEBEE TJ, FROMENTIN J-M, HOEGH-GULDBERG O, BAIRLEIN F (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416:389–395.

WAYCOTT M, DUARTE CM, CARRUTHERS TJ, ORTH RJ, DENNISON WC, OLYARNIK S, CALLADINE A, FOURQUREAN JW, HECK KL, HUGHES AR, OTHERS (2009)

Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proc Natl Acad Sci 106:12377–12381.

ZENETOS A, BALLESTEROS E, VERLAQUE M (2012)

Alien species in the Mediterranean Sea by 2012. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part 2. Introduction trends and pathways.

Sub-chapter 2.1.4

Climate change and fisheries

Fabien Moullec IRD, UMR MARBEC, France Frida Ben Rais Lasram

INAT, Tunisie, University of Littoral Côte d'Opale, France,

Marta Coll ICM, Spanish National Research Council, Spain

> François GUILHAUMON IRD, UMR MARBEC, France

François Le Loc'H IRD, UMR LEMAR, France

Yunne-Jai Shin IRD UMR MARBEC, France

There is considerable evidence that Mediterranean marine species have been shifting their ranges, migration patterns, seasonal activities and periodicities, abundances, growth and mortality rates, and consequently their trophic interactions in response to climate change and variability. These responses may ultimately have significant consequences for ecosystem productivity, biodiversity and functioning and hence for the overall goods and ecosystem services they provide, especially the production of living resources (Kirby & Beaugrand 2009, Doney et al. 2012).

Climate change is an additional pressure on marine ecosystems that are already subject to many anthropogenic disturbances such as fishing activities. This is especially true in the Mediterranean Sea, where a series of human impacts

co-occur and interact (Coll et al. 2010, Micheli, Halpern, et al. 2013). The consequences of climate change for marine resources need to be evaluated in this context and research and management need to take interactions between fishing, other human impacts, and climate into account (Brander 2010, Perry et al. 2010). This chapter thus has three aims: (i) to investigate the synergy between climate and fishing (a major human impact on Mediterranean marine ecosystems) and, using some examples from the Mediterranean Sea, to highlight how these two factors interact, from the individual to the ecosystem scale, (ii) to assess and quantify the consequences of climate change for the composition of fishery catches in the Mediterranean Sea, and (iii) to address the consequences of climate change for the management tools and strategies implemented in the region.

Fishing and climate act in synergy

Studies that specifically assess the synergistic effects of both climate change and fishing on fish resources and ecosystem functioning in the Mediterranean Sea are rare. However, studies conducted in other regions or at global scale describe a range of changes that can be expected in the Mediterranean. Under climate change, fishing is likely the most significant anthropogenic impact on marine fishes. Fishing has been going on in the Mediterranean Sea for a thousand years and has resulted in overexploitation of the main commercial species, with no less than 90% of stocks assessed in 2015 categorized as overfished (STECF 2016). Fishing does not only reduce the abundance and production of fish populations but also results in changes in their population structure (e.g. by truncating the demographic structure with fewer older fish and by altering life history traits such as mean body size and age at maturity) and in species composition (e.g. by removing populations of large sized fish) (Colloca et al. 2013). In an ecosystem context, where inter- and intra-specific interactions are the main drivers of community structure, fishing exerts direct pressure on the main target species but also indirectly affects their competitors, prey and predators, thereby potentially affecting the whole food web (Scheffer et al. 2005, Daskalov et al. 2007, Coll et al. 2008). In addition to reducing the size of target populations, one direct impact of fishing is simplifying the demographic structure of marine populations, making them more sensitive to climate variability at interannual to interdecadal scales (Perry et al. 2010). Fishing of finfishes and invertebrates can reduce the number of age groups in populations, lead to spatial contraction, sometimes to a loss of population sub-units, and alter life-history traits such as age at maturity and longevity (Perry et al. 2010, Planque et al. 2010). All these effects may make populations more susceptible to climate variability at different temporal scales. For instance in the Mediterranean Sea, Hidalgo et al. (2011) showed that the long-term exploitation pattern has likely eroded the age structure of hake (Merluccius merluccius), one of the main

commercially exploited species. Hake subsequently became more recruitmentdependent, and thereby more sensitive to climate variability (Figure 1). This phenomenon is called the "age truncation effect" (Hsieh et al. 2006).

In the same way, Ottersen et al. (2006) demonstrated that heavily fished stocks were subject to more pronounced variability in recruitment linked to environmental fluctuations, due to changes in the spawning stock age and size composition. Hsieh et al. (2006) showed that exploited species exhibit higher temporal variability in abundance than unexploited species. Indeed, truncation of the age structure caused by fishing may reduce the capacity of exploited populations to buffer environmental events, especially anomaly events. Fishing can thus cause higher fluctuations in the abundance of commercially targeted species thereby increasing the risk of collapse of a heavily fished population from stochastic environmental events (Scheffer et al. 2001, Hsieh et al. 2006). Fluctuations in fish stocks may have consequences for both ecosystem functioning and fishing sustainability. In addition, fishing communities that depend on just a few local species have become more vulnerable to fluctuations in stocks, whether due to overfishing or climate variability (Brander 2010).

Under fishing pressure, the mean turnover rate of fish communities is expected to increase due to a relative increase in the proportion of smaller individuals with higher metabolic rates and to the depletion of the major predatory demersal fish resources that have a lower turnover rate (Myers & Worm 2003). In this



According to Hidalgo et al. (2011), fishing "by altering the demographic structure, populations switch from an internally-generated to an externally-forced fluctuation mode, tracking the environmental variability more closely". Adapted from Hidalgo et al. (2011).

context, Perry et al. (2010) pointed out that "these changes are expected to alter how the community responds to climate forcing since exploited fish communities with faster mean turnover times are expected to track more closely the shortterm variability in production that results from variability in climate". In addition, by removing top predators and favoring the dominance of short-lived prey populations with rapid turnover rates, fishing modifies the trophic controls that drive ecosystem dynamics, i.e. generally weakening top-down control and strengthening bottom-up control, which can lead to much greater vulnerability of the marine system to climate forcing (Perry et al. 2010).

In view of the current state of fish stocks in the Mediterranean basin, climate change in the region will strongly affect marine resources with several ramifications in food webs dynamics and ecosystem functioning. The Mediterranean Sea, which for decades has been - and continues to be - subject to intense exploitation of marine resources, is likely to experience stronger bottom-up control. This will lead to greater vulnerability and variability of the system to climate forcing, with implications for fisheries sustainability and biodiversity conservation.

Climate-induced changes in commercial catches

Worldwide, fisheries will be impacted by changes in the distribution and in the catches of exploited marine species (Cheung et al. 2008, 2016, Barange et al. 2014), which will affect the economics of fisheries worldwide (Sumaila et al. 2011). In the Mediterranean Sea, the change in fisheries catch potential is partly due to northward and eastward shifts in fish distribution (see sub-chapter 2.1.3) that result in the invasion of warmer-water species into higher latitudes (e.g. Adriatic Sea) and local extinction in the southern Mediterranean region. Thus, in the near future, species that are commercially important in some areas may no longer be available. This may be already the case of the once abundant sardine (*Sardina pilchardus*), which has decreased drastically in the northern Mediterranean Sea in the last decade (Palomera et al. 2007).

By 2050, under a high emission scenario (Representative Concentration pathway 8.5), Cheung et al. (2016) predicted an up to 5% reduction in the potential catches at the Mediterranean scale (Figure 2). Furthermore, when considering changes in biogeochemistry such as ocean acidification and reduction in oxygen concentration, these authors also predicted a decrease in fish growth performance, which, along with a higher rate of distributional shift, may reduce estimated catch potential (Cheung et al. 2011). Changes in phytoplankton community structure may even reduce the projected catch potential by a further 10% (Cheung et al. 2011).

Climate change and fisheries



Figure 2 Mean percentage changes in potential catch by 2050 relative to present day, under the RCP 8.5 scenario. From Cheung et al. (2016).

This decrease in catch potential will be accompanied by tropicalization of the catch (i.e. an increase in warm-water species in catch composition). Indeed, Cheung et al. (2013) showed that in the Mediterranean Sea, the Mean Temperature of the Catch (MTC, i.e. the average inferred temperature preference of the exploited species weighted by their annual catch) has significantly increased since 1970, evidence for an increase in the catch of warmer water species and a decrease in the catch of colder water species. This index, which reflects changes in the composition of marine fisheries catch is closely linked to warming of the Mediterranean Sea. For the period 1970-2010, the MTC for the western, central and eastern Mediterranean has increased by 0.56 °C, 1.05 °C and 0.29 °C per decade, respectively (Tsikliras & Stergiou 2014) (figure 3). Moreover, if Lessespsian species are included, the MTC rate would be higher in all areas (Tsikliras & Stergiou 2014).

With the proliferation of non-indigenous invasive species (see subchapters 2.1.3), there is a need to explore market options for non-target species currently of low or no economic value. In general, changes in the composition of commercial fisheries catches have detrimental socioeconomic implications for fisheries, markets and consumers (Weatherdon et al. 2016). This is the case of the decline in small pelagic fish species (Van Beveren et al. 2016). However, climate change and the associated increase in sea surface temperature may offer opportunities to some Mediterranean fishermen to increase landings of tropical and subtropical species, some of which are of great commercial interest (e.g. the dolphinfish *Coryphaena hippurus*) (Weatherdon et al. 2016).

From qualitative and quantitative analyses of catch composition of a small tuna trap along the Ligurian coast, Cattaneo-Vietti et al. (2015) showed that in the last few decades there have been notable changes in species composition, with a decrease in the abundance of certain scombroids such

as mackerel (e.g. Scomber scombrus) and bullet tuna (i.e. boreal species) and an increase in the abundance of carangids such as horse mackerel (Trachurus spp.) and amberjacks (e.g. Seriola dumerili) and other typical southern-water fish species (e.g. the dolphinfish Coryphaena hippurus and the east Atlantic barracuda Sphyraena viridensis). Using 'local ecological knowledge' (LEK), a recent study showed an increase in Carangidae and Sphyraenidae (thermophilic species) over time, but a simultaneous decrease in Scombridae and Clupeidae (Azzurro et al. 2011). In the western Mediterranean Sea, LEK information made it possible to record the proliferation of some species, including cephalopods, jellyfish and smallsized fish (Coll et al. 2014). These proliferations may be partly due to the impacts of fishing on the ecosystem and to climate change. Tzanatos et al. (2014) also demonstrated that fisheries landings showed significant year-toyear correlations with temperature for approximately 60% of 59 species. Based on these species, these authors showed that approximately 70% of landings were negatively correlated with temperature (e.g. hake, common sole, sardine and Norway lobster) and had decreased by an average of 44%. However, increasing trends were also found in the landings mainly for species with short life spans (e.g. anchovy, greater amberjack). Finally, Tzanatos et al. (2014) detected a shift in the landings of the 59 most important species/ taxa indicating that most of them had undergone a significant abrupt change in the mid-late 1990s paralleling an increasing SST regime shift during the same period. For instance, a negative shift for hake and sardine has been reported along with a positive shift for anchovy (Engraulis encrasicolus) or white seabream (Diplodus sargus). In addition to northward migration, invasive and endemic populations respond to climate warming by bathymetric displacement. This is particularly true in the case of red mullet (Mullus *barbatus*), hake and spottail mantis shrimp (*Squilla mantis*), three species (local, native and indigenous, respectively) that have been reported to move into cooler and deeper waters to avoid warm-water competitors (Galil & Zenetos 2002). This shift in the distribution of stocks of exploited species is expected to affect their availability to fisheries and possibly to reduce commercial catches. Here, we mainly addressed the effects of warmer temperatures on fish resources and their fisheries, but a rise in CO2 levels also triggers ocean acidification and can affect Mediterranean fisheries. For example, sponge fisheries are seriously threatened by acidification of the sea because of the low capacity of most sponges for acid-base regulation (Linares et al. 2005, Goodwin et al. 2014). Ocean acidification is looked on as a major threat to the marine environment in the coming years and may have dramatic effects on calcifying organisms such as the precious Mediterranean red coral (Corallium rubrum), which is a long lived, slow growing gorgonian endemic species in the Mediterranean Sea. Sold at US\$ 230-300 per kg, it is one of the most valuable corals thanks to its bright red durable skeleton used in the jewelry industry (Tsounis et al. 2010, Bramanti et al. 2013).

Climate change and fisheries



Evolution of the mean temperature of the catch between 1970 and 2010 in the western, central and eastern Mediterranean Sea. From Tsikliras & Stergiou (2014). The picture at the top right is from Cheung et al. (2013).

Adapting the whole management system

Effectiveness of Marine Protected Areas

Marine protected areas (MPAs) are the flagship management tool for conserving biodiversity and ensuring sustainable ecosystem services (Garcia et al. 2013). The objective of creating MPAs is conserving sensitive habitats and associated species and biodiversity, while taking economic and social considerations into account. Beyond preventing habitat destruction resulting from anthropogenic activities by protecting species from exploitation within a defined area, MPAs are also expected to have beneficial effects outside the protected perimeter through the spill-over effect (i.e. net emigration of adult and juvenile fish) and export of pelagic eggs and larvae from restored spawning stocks within the MPA (Harmelin-Vivien et al. 2008; Stobart et al. 2009; Garcia et al. 2013). More than 100 MPAs have been established in the Mediterranean Sea since the 1960s (Abdulla et al. 2009). However, the most recent investigations suggest that Mediterranean MPAs do not perform as expected in several important respects. First, they do not meet international conservation

goals (e.g. Aichi Target 11 of the Nagoya CBD Strategic Plan for Biodiversity, aiming at protecting at least 10% of coastal and marine areas by 2020) with less than 4.6% of the surface area of the Mediterranean continental shelf covered, i.e. 114 600 km² (1.1% if we exclude the Pelagos Sanctuary, which is dedicated to the protection of marine mammals) (http://www.medpan.org). Second, MPAs were established based on national or local initiatives and lack cross-regional consistency (Guidetti et al. 2008, Claudet & Guidetti 2010)). Finally, there is evidence for a mismatch between MPAs and the current state of Mediterranean marine biodiversity, with 70% of fish species failing to benefit from improved protection in the current MPA system than could be expected if MPAs were located at random across the continental shelf (Guilhaumon et al. 2015) and Mediterranean MPAs do not protect a substantial proportion of species at risk (Coll et al. 2015) and consensus areas for conservation (Micheli et al. 2013).

Since climate change affects marine species in a number of ways scaling from individual (e.g. vital rates, mortality, timing of migration) to populations (shifts in abundance-size structure or in spatio-temporal distribution), the potential beneficial effects of MPAs on marine populations facing climate change will depend on their ability to enhance the resistance of the populations to these different impacts and to adapt to changing spatial distributions of marine species.

Regarding individual fitness and population resilience, MPAs can act as enhancers and disrupt the detrimental synergistic effects between climate change and fisheries. By maintaining larger individual sizes and higher larval production and recruitment compared to fished populations outside reserves, MPAs enhance the resilience of exploited populations (Micheli et al. 2012).

Beyond the poor performance of the Mediterranean MPA system with regard to current biodiversity patterns, the efficiency of Mediterranean MPAs in the future is called into question by the impacts of climate change on marine populations. Indeed, conservation actions, such as the protection of land or sea, have traditionally been implemented under the assumption that species geographical distributions change relatively slowly, unless they are directly affected by human activities (Araújo 2009). However, climate change is predicted to have profound impacts on the geographical distribution of Mediterranean organisms over the 21st century. For example, modeling studies predict that 25% of the Mediterranean continental shelf will have undergone a complete modification of the endemic fish assemblages by the end of the 21st century (Ben Rais Lasram et al. 2010) (see sub-2.1.3). In a context in which marine species are shifting their geographical ranges, MPAs can lose the very same species that justified their implementation, therefore calling their future relevance for biodiversity conservation into question (Alagador et al. 2016). In the Mediterranean Sea, we observed a strong bias in the geographical distribution of MPAs, with a higher density of MPAs on the northern coast of the Mediterranean Sea than on the southern coast with only eight MPAs located on the North African continental shelf out of the 99 included in the study (Figure 4) (Guilhaumon et al. 2015).

Climate change and fisheries



Map of the Mediterranean Sea showing the continental shelf in grey and the location of the 99 MPAs mentioned in the study by Guilhaumon et al. (2015) (blue circles whose size is proportional to the size of the MPA).

Although this geographical bias may be responsible for the current poor performance of the Mediterranean MPA system (Guilhaumon et al. 2015), it can also be seen as an opportunity for the future conservation of fish species. Since endemic and native fish are expected to move northward in the Mediterranean due to sea warming (Ben Rais Lasram et al. 2010; Albouy et al. 2012, Cheung et al. 2015), a potential increase is possible in the congruence between native and endemic biodiversity patterns and MPAs. However, the small size of MPAs on the northern Mediterranean coast and the lack of MPAs in the south are not only obstacles to rebuilding overexploited populations but may also prove problematic for the conservation of newly exploited tropical and subtropical species.

Future climate change may also have notable impacts on connectivity patterns between MPAs and other natural refuges of marine species (such as deep sea canyons and rocky areas). But although connectivity between MPAs is a critical criterion in the design of MPAs, it has not yet been taken into account when establishing MPAs in the Mediterranean Sea. In a recent publication based on the SRES IPCC A2 scenario, Andrello et al. (2015) explored the effects of adult reproductive timing and larval dispersal on the connectivity among MPAs and their ability to seed fished areas with larvae in the Mediterranean. These authors show that, over the 1970-2099 period, larval dispersal distances would decrease by 10%, the continental shelf area seeded with larvae will decrease by 3% and larval retention inside MPAs would increase by 5% (i.e. a higher concentration of larvae in smaller areas of the continental shelf). In fact, these results suggest that climate change will produce higher benefits for fished areas surrounding the MPAs but lower benefits for fished areas that are located too far from the MPAs (Andrello et al. 2015).

Climate change could influence the connectivity and the effectiveness of MPA networks via changes in hydrodynamics, adult reproductive timing, larval growth rates and shifts in population range. The fact that Mediterranean protected areas

are geographically fixed, and increasingly isolated by habitat destruction, could be cost-ineffective, as major investments are being made today in areas that will potentially have limited positive impacts in the next several decades (McLeod et al. 2008). Thus, for scientists, managers and planners, designing adaptive and effective MPA networks in the face of climate change is a challenge.

Current stock assessments in the context of climate change

The global climate change context questions the relevance of current models for managing ecological resources and fisheries stocks (Hoegh-Guldberg & Bruno 2010). Lack of understanding of the sources of temporal variability in fish abundance affects the robustness of biological reference points, decision making, and risk assessment in precautionary fisheries management (Hsieh et al. 2006). For instance, Brander (2010) wrote that: "Reductions in stock productivity mean that levels of fishing to which a stock was previously resilient, become unsustainable. The decline will be exacerbated if underlying changes in growth are not recognised". As mentioned above, climate change acts on several population processes including mortality, maturity, growth, distribution and recruitment that influence the levels of biomass produced. However, these processes are involved in the definition of biological reference points used as thresholds and targets in fisheries management strategies and decision making. Since the production of biomass is uncertain in the context of climate change and is subject to greater variability, these targets and biological reference points should be adapted to take these risks into account (Grafton 2010). Ignoring the effects of climate change in stock assessment could compromise the validity of stock forecasts and rebuilding plans (Brander 2010; Link et al. 2011). For example, ignoring the fact that fish may shift their range, and not including spatial dynamics could significantly affect the management advice based on stock assessment and associated projections (Link et al. 2011). It is crucial that the effects of changes in ocean properties (i.e. temperature, oxygen, carbonate system, etc.) are incorporated into stock assessment, and that their combined effects with fishing are quantified, in order to build ecosystem-based fisheries management.

According to the evaluation of the current state of the resources and the projected impacts of climate change, the future of the Mediterranean Sea appears to be jeopardized. The levels of exploitation of most assessed fish stocks are outside safe biological limits and several fish populations are now endangered by the strong impacts of this millennium activity (Tsikliras et al. 2015). In the context of global change, combined with other anthropogenic disturbances such as biological invasions, pollution, habitat losses and in particular, climate change, the biological and physicochemical features of the Mediterranean Sea are changing at an unprecedented rate. The lack of data and the poor knowledge of the status of existing stocks, especially in the southern and eastern parts of the Mediterranean, strong human population pressure along the coasts of the basin, and weak governance at regional scale threaten the conciliations of biodiversity conservation and sustainable fisheries management.

References

Abdulla A, Gomei M, Hyrenbach D, Notarbartolo-di-Sciara G,

AGARDY T (2009)

Challenges facing a network of representative marine protected areas in the Mediterranean: prioritizing the protection of underrepresented habitats. ICES J Mar Sci J Cons 66:22–28

Alagador D, Cerdeira JO, Araújo MB (2016)

Climate change, species range shifts and dispersal corridors: an evaluation of spatial conservation models. Methods Ecol Evol

ANDRELLO M, MOUILLOT D, SOMOT S, THUILLER W, MANEL S (2015)

Additive effects of climate change on connectivity between marine protected areas and larval supply to fished areas. Divers Distrib 21:139–150

Araújo MB (2009)

Climate change and spatial conservation planning. Spat Conserv Prioritization Quant Methods Comput Tools:172–184

AZZURRO E, MOSCHELLA P, MAYNOU F (2011)

Tracking signals of change in Mediterranean fish diversity based on local ecological knowledge. PLoS One 6:e24885

BARANGE M, MERINO G, BLANCHARD JL, SCHOLTENS J, HARLE J, ALLISON EH, ALLEN JI, HOLT J, JENNINGS S, OTHERS (2014) Impacts of climate change on marine ecosystem production in societies dependent on fisheries. Nat Clim Change 4:211–216

BEN RAIS LASRAM F, GUILHAUMON F, Albouy C, Somot S, Thuiller W, Mouillot D (2010)

The Mediterranean Sea as a "cul-de-sac" for endemic fishes facing climate change. Glob Change Biol 16:3233–3245

BRAMANTI L, MOVILLA J, GURON M, CALVO E, GORI A, DOMINGUEZ-CARRIÓ C, GRINYÓ J, LOPEZ-SANZ A, MARTINEZ-QUINTANA A, PELEJERO C, OTHERS (2013) Detrimental effects of ocean acidification on the economically important Mediterranean red coral

(Corallium rubrum). Glob Change Biol 19:1897–1908

BRANDER K (2010)

Impacts of climate change on fisheries. J Mar Syst 79:389-402

CATTANEO-VIETTI R, CAPPANERA V,

CASTELLANO M, POVERO P (2015) Yield and catch changes in a Mediterranean small tuna trap: a warming change effect? Mar Ecol 36:155–166

CHEUNG WW, CLOSE C, LAM V,

WATSON R, PAULY D (2008) Application of macroecological theory to predict effects of climate change on global fisheries potential. Mar Ecol Prog Ser 365:187–197

CHEUNG WW, DUNNE J, SARMIENTO JL, PAULY D (2011)

Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. ICES J Mar Sci J Cons:fsr012

CHEUNG WW, JONES MC,

REYGONDEAU G, STOCK CA, LAM VW, FRÖLICHER TL (2016) Structural uncertainty in projecting global fisheries catches under climate change. Ecol Model 325:57–66

CHEUNG WW, WATSON R,

PAULY D (2013) Signature of ocean warming in global fisheries catch. Nature 497:365–368

CLAUDET J, GUIDETTI P (2010)

Improving assessments of marine protected areas. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 20:239-242

COLL M, CARRERAS M, CIÉRCOLES C, CORNAX M-J, GORELLI G, MOROTE E, SÁEZ R (2014)

Assessing fishing and marine biodiversity changes using fishers' perceptions: the Spanish Mediterranean and Gulf of Cadiz case study. PLoS One 9:e85670

COLL M, PALOMERA I, TUDELA S, DOWD M (2008) Food-web dynamics in the South Catalan Sea ecosystem (NW Mediterranean) for 1978–2003. Ecol Model 217:95–116

COLL M, PIRODDI C, STEENBEEK J,

KASCHNER K, BEN RIAS LASRAM F, AGUZZI J, Ballesteros E, Bianchi CN, Corbera J, Dailianis T, others (2010)

The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. PloS One 5:e11842

COLL M, STEENBEEK J, BEN RAIS LASRAM F, MOUILLOT D, CURY P (2015)

"Low-hanging fruit"for conservation of marine vertebrate species at risk in the Mediterranean Sea. Glob Ecol Biogeogr 24:226–239

COLLOCA F, CARDINALE M, MAYNOU F, GIANNOULAKI M, SCARCELLA G, JENKO K, BELLIDO JM, FIORENTINO F (2013) Rebuilding Mediterranean fisheries: a new paradigm for ecological sustainability. Fish Fish 14:89–109

DASKALOV GM, GRISHIN AN, RODIONOV S, MIHNEVA V (2007)

Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. Proc Natl Acad Sci 104:10518–10523

DONEY SC, RUCKELSHAUS M, DUFFY JE, BARRY JP, CHAN F, ENGLISH CA, GALINDO HM, GREBMEIER JM, HOLLOWED AB, KNOWLTON N, OTHERS (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. Mar Sci 4

GALIL BS, ZENETOS A (2002)

A sea change—exotics in the Eastern Mediterranean Sea. In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Springer, p 325–336

GARCIA SM, BONCOEUR J, GASCUEL D (2013) Aires marines protégées et la pêche: bioécologie, socioéconomie et gouvernance. Presses universitaires de Perpignan

GOODWIN C, RODOLFO-METALPA R, PICTON B, HALL-SPENCER JM (2014) Effects of ocean acidification on sponge

communities. Mar Ecol 35:41–49

GRAFTON RQ (2010)

Adaptation to climate change in marine capture fisheries. Mar Policy 34:606–615

GUIDETTI P, MILAZZO M, BUSSOTTI S, MOLINARI A, MURENU M, PAIS A, SPANO N, BALZANO R, AGARDY T, BOERO F, OTHERS (2008) Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? Biol Conserv 141:699–709

GUILHAUMON F, ALBOUY C, CLAUDET J, VELEZ L, BEN RAIS LASRAM F, TOMASINI J-A, Douzery EJ, Meynard CN, Mouquet N, Troussellier M, others (2015) Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. Divers Distrib 21:175–187

HARMELIN-VIVIEN M, LE DIRÉACH L, BAYLE-SEMPERE J, CHARBONNEL E, GARCÍA-CHARTON JA, ODY D, PÉREZ-RUZAFA A, REÑONES O, SÁNCHEZ-JEREZ P, VALLE C (2008) Gradients of abundance and biomass across reserve boundaries in six Mediterranean marine protected areas: Evidence of fish spillover? Biol Conserv 141:1829–1839

HIDALGO M, ROUYER T, MOLINERO JC, MASSUTÍ E, MORANTA J, GUIJARRO B, STENSETH NC (2011) Synergistic effects of fishing-induced demographic changes and climate variation on fish population dynamics. Mar Ecol Prog Ser 426:1–12

HOEGH-GULDBERG O, BRUNO JF (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science 328:1523–1528

HSIEH C, REISS CS, HUNTER JR, BEDDINGTON JR, MAY RM, SUGIHARA G (2006)

Fishing elevates variability in the abundance of exploited species. Nature 443:859–862

KIRBY RR, BEAUGRAND G (2009)

Trophic amplification of climate warming. Proc R Soc Lond B Biol Sci 276:4095–4103

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. Mar Ecol Prog Ser 305:127–137

LINK JS, NYE JA, HARE JA (2011)

Guidelines for incorporating fish distribution shifts into a fisheries management context. Fish Fish 12:461–469

MCLEOD E, SALM R, GREEN A,

ALMANY J (2008) Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. Front Ecol Environ 7:362–370

MICHELI F, HALPERN BS, WALBRIDGE S, CIRIACO S, FERRETTI F, FRASCHETTI S, LEWISON R, NYKJAER L, ROSENBERG AA (2013)

Cumulative human impacts on Mediterranean and Black Sea marine ecosystems: assessing current pressures and opportunities. PLoS One 8:e79889

MICHELI F, LEVIN N, GIAKOUMI S, KATSANEVAKIS S, ABDULLA A, COLL M, FRASCHETTI S, KARK S, KOUTSOUBAS D, MACKELWORTH P, OTHERS (2013) Setting priorities for regional conservation planning in the Mediterranean Sea. PLoS One 8:e59038

MICHELI F, SAENZ-ARROYO A, GREENLEY A, VAZQUEZ L, MONTES JAE, ROSSETTO M, DE LEO GA (2012)

Evidence that marine reserves enhance resilience to climatic impacts. PloS One 7:e40832

MYERS RA, WORM B (2003)

Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. Nature 423:280–283

OTTERSEN G, HJERMANN DØ, STENSETH NC (2006)

Changes in spawning stock structure strengthen the link between climate and recruitment in a heavily fished cod (Gadus morhua) stock. Fish Oceanogr 15:230–243

PALOMERA I, OLIVAR MP,

SALAT J, SABATÉS A, COLL M, GARCIA A, MORALES-NIN B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. Prog Oceanogr 74:377–396

PERRY RI, CURY P, BRANDER K, JENNINGS S, MÖLLMANN C, PLANQUE B (2010) Sensitivity of marine systems to climate and fishing: concepts, issues and management

PLANQUE B, FROMENTIN J-M, CURY P, DRINKWATER KF, JENNINGS S, PERRY RI, KIFANI S (2010)

responses. J Mar Syst 79:427-435

How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? J Mar Syst 79:403-417

SCHEFFER M, CARPENTER S, FOLEY JA, FOLKE C, WALKER B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413:591–596 SCHEFFER M, CARPENTER S, YOUNG B DE (2005) Cascading effects of overfishing marine systems. Trends Ecol Evol 20:579–581

STECF (2016)

Reports of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries (STECF)-51st Plenary meeting Report (PLEN-16-01). 2016. Publications office of the European union, Luxembourg, EUR 27458 EN, JRC 101442, 95 pp.

STOBART B, WARWICK R, GONZÁLEZ C, MALLOL S, DÍAZ D, REÑONES O, GOÑI R (2009)

Long-term and spillover effects of a marine protected area on an exploited fish community. Mar Ecol Prog Ser 384:47–60

SUMAILA UR, CHEUNG WW, LAM VW,

PAULY D, HERRICK S (2011) Climate change impacts on the biophysics and economics of world fisheries. Nat Clim Change 1:449–456

TSIKLIRAS AC, DINOULI A, TSIROS V-Z, TSALKOU E (2015)

The Mediterranean and Black Sea fisheries at risk from overexploitation. PloS One 10:e0121188

TSIKLIRAS AC, STERGIOU KI (2014)

Mean temperature of the catch increases quickly in the Mediterranean Sea. Mar Ecol Prog Ser 515:281–284

TSOUNIS G, ROSSI S, GRIGG R, SANTANGELO G, BRAMANTI L, GILI J-M, GIBSON RN (2010) The exploitation and conservation of precious corals. Oceanogr Mar Biol 48:161

TZANATOS E, RAITSOS DE, TRIANTAFYLLOU G, SOMARAKIS S, TSONIS AA (2014) Indications of a climate effect on Mediterranean fisheries. Clim Change 122:41–54

VAN BEVEREN E, FROMENTIN J-M, ROUYER T, BONHOMMEAU S, BROSSET P, SARAUX C (2016) The fisheries history of small pelagics in the Northern Mediterranean. ICES J Mar Sci J Cons:fsw023

WEATHERDON LV, MAGNAN AK, ROGERS AD, SUMAILA UR, CHEUNG WW (2016) Observed and projected impacts of climate change on marine fisheries, aquaculture, coastal tourism, and human health: an update. Front Mar Sci 3:48

Résumé : Sous les effets combinés de la surexploitation des ressources marines et du changement climatique la mer Méditerranée se transforme progressivement en un point chaud du changement global. En dépit d'un grand nombre de modèles développés localement ou régionalement en mer Méditerranée, aucun ne s'est encore attelé aux modifications d'assemblages d'espèces à l'échelle du bassin avec une modélisation intégrée des écosystèmes de la physique jusqu'aux prédateurs et représentant explicitement les dimensions à la fois multispécifique, spatiale, et trophique. Ces travaux de thèse présentent donc un triple enjeu : (i) mettre en œuvre une telle modélisation de la richesse spécifique en Méditerranée basée sur les traits de vie et représentant l'intégralité du cycle de vie d'espèces en interaction ; (ii) projeter les conséquences des changements physiques et biogéochimiques induits par le changement climatique sur la distribution spatiale des espèces et sur la structure et le fonctionnement trophique de l'écosystème méditerranéen ; (iii) explorer des scénarios de gestion des pêches visant à reconstituer certains stocks d'intérêt commercial dans un contexte de changement climatique. Pour répondre à ces enjeux, un modèle end-to-end, OSMOSE-MED, s'appuyant sur le couplage d'un modèle de hauts niveaux trophiques OSMOSE à des modèles de physique et de biogéochimie NEMOMED12 et ECO3M-S, a été développé. Avec cent espèces modélisées, représentant près de 95 % des captures effectuées en Méditerranée, il s'agit du premier modèle trophique de ce type intégrant une aussi grande richesse spécifique, sur une échelle spatiale aussi vaste (la mer Méditerranée dans son ensemble) et à fine résolution (20x20 km). Selon le scénario d'émissions de gaz à effet de serre RCP8.5, les projections réalisées avec le modèle OSMOSE-MED mettent en évidence une augmentation globale de la biomasse et des captures, respectivement de 22% et 7% d'ici la fin du siècle. Ces augmentations masquent néanmoins de grandes disparités géographiques. Le bassin oriental se démarque par une augmentation globale de la biomasse associée aux espèces exotiques. Au regard des captures, le modèle prévoit une diminution importante dans la partie occidentale pouvant atteindre -25 %. Un changement de la composition spécifique des captures pourrait apparaître au cours du 21^{ème} siècle avec l'apparition d'espèces gagnantes (e.g. anchois) et perdantes (e.g. merlu). Les espèces gagnantes seraient principalement les espèces de petits pélagiques, thermophiles et/ou exotiques, de plus petites tailles et de plus bas niveaux trophiques tandis que les espèces perdantes seraient généralement les grands démersaux et pélagiques, pouvant pâtir d'un décalage spatial avec leurs proies potentielles à la suite d'une contraction ou d'un déplacement de leur aire de répartition géographique. Dans ce contexte, les projections de scénarios de gestion des pêches mettent en évidence les avantages d'une plus grande sélectivité ou d'une réduction de la mortalité par pêche pour reconstituer certains stocks d'intérêt commercial, en particulier parmi les organismes appartenant au groupe des démersaux, benthiques et grands pélagiques. Une réduction de la mortalité par pêche pourrait en outre inverser les tendances projetées à la baisse de la biomasse et des captures en Méditerrannée occidentale.

Mots clés : Mer Méditerranée, changement climatique, pêche, modélisation écosystémique, OSMOSE, modèle End-to-End, scénarios

Abstract: Under the combined effects of overexploitation of marine resources and climate change, the Mediterranean Sea is gradually becoming a hotspot of global change. Despite a large number of models developed locally or regionally in the Mediterranean Sea, no previous studies have yet addressed changes in species assemblages at the basin scale with an integrated ecosystem modelling approach from the physics to the dynamics of forage and predator species and explicitly representing the multi-species, spatial, and trophic dimensions. This thesis work presents a threefold challenge: (i) implementing such a model of species richness in the Mediterranean Sea based on life history traits and representing the entire life cycle of interacting species; (ii) projecting the consequences of physical and biogeochemical changes induced by climate change on the spatial distribution of species and on the structure and trophic functioning of the Mediterranean ecosystem; (iii) exploring fisheries management scenarios aiming at rebuilding some stocks of commercial interest in a climate change context. To address these challenges, an end-to-end model, OSMOSE-MED, has been developed, based on the coupling of a high trophic level OSMOSE model with NEMOMED12 and ECO3M-S physical and biogeochemical models. Including 100 modelled species, representing nearly 95% of the catches made in the Mediterranean Sea, it is the first trophic model of this type to integrate such a large diversity of species, on such a large spatial scale (the Mediterranean Sea as a whole) and at fine resolution (20x20 km). According to the greenhouse gas emissions scenario RCP8.5, projections made with the OSMOSE-MED model show an overall increase in biomass and catches of 22% and 7% respectively by the end of the century. However, these increases mask large geographical disparities. The eastern basin is characterized by an overall increase in biomass associated with exotic species. With regard to catches, the model projects an increase in the eastern basin but a significant decrease in the western part that could reach -25 %. A change in the species composition of catches is projected during the 21st century with winner (e.g. anchovy) and loser (e.g. hake) species. Winner species would mainly belong to the small pelagics group, are thermophilic and/or exotic, of smaller sizes and of low trophic level while loser species are generally large-sized, some of them of great commercial interest, and could suffer from a spatial mismatch with potential prey subsequent to a contraction or shift of their geographic range. Fisheries management scenario projections highlight the benefits of greater size selectivity or reduced fishing mortality for the recovery of certain stocks of commercial interest, particularly belonging to the demersal, benthic and large pelagic groups. A reduction in fishing mortality could also reverse the projected decline in biomass and catches in the Western Mediterranean.

Keywords: Mediterranean Sea, climate change, fishing, ecosystem modelling, OSMOSE, end-to-end model, scenarios