



**HAL**  
open science

# Modélisation écosystémique des effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne

Marie Le Marchand

► **To cite this version:**

Marie Le Marchand. Modélisation écosystémique des effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2020. Français. NNT : 2020BRES0076 . tel-03552538

**HAL Id: tel-03552538**

**<https://theses.hal.science/tel-03552538>**

Submitted on 2 Feb 2022

**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.

# THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE  
DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598  
*Sciences de la Mer et du Littoral*  
Spécialité : Ecologie Marine

Par

**Marie LE MARCHAND**

**Modélisation écosystémique des effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne**

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 10 Décembre 2020

Unité de recherche : LEMAR

## Rapporteurs avant soutenance :

Yunne - Jai SHIN Directrice de recherche, IRD, UMR MARBEC

Jérémy LOBRY Directeur de recherche, INRAE

## Composition du Jury :

Yunne - Jai SHIN Directrice de recherche, IRD, UMR MARBEC

Jérémy LOBRY Directeur de recherche, INRAE

Laëtitia BUISSON Maître de conférences, Université de Toulouse

### Président du jury

Yves-Marie PAULET Professeur, UBO

### Directeur de thèse

François LE LOC'H Directeur de recherche, IRD, UMR LEMAR

### Co-directrice de thèse

Frida BEN RAIS LASRAM Maître de conférences, Université Côte d'Opale

### Invité

Morgane LEJART Responsable de programme, France Energies Marines



## Remerciements

Ces trois années de thèse ont été un réel plaisir et c'est en majeure partie grâce à l'entourage dont j'ai bénéficié. Je tiens donc à remercier sincèrement toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à l'élaboration de cette thèse, par leurs conseils et leur soutien.

En premier lieu, je souhaite remercier chaleureusement mes deux directeurs de thèse François Le Loc'h et Frida Ben Rais Lasram. Merci de m'avoir fait confiance au début de cette aventure et de m'avoir encouragée avec bienveillance à prendre mes propres décisions. Votre grande disponibilité, malgré vos emplois du temps chargés, et l'encadrement scientifique rigoureux m'ont permis de développer de nombreuses compétences. Nos nombreuses conversations, que ce soit sur le travail de thèse ou non, ont été très enrichissantes. Votre calme et votre professionnalisme ont su me rassurer même dans les moments où rien n'allait comme je voulais. J'espère que nous pourrons continuer à travailler ensemble dans les prochaines années.

Un grand merci aux membres du jury qui ont accepté de lire et d'évaluer mon travail : le Docteur Shin Yunne-Jai, le docteur Lobry Jérémy, le Professeur Paulet Yves-Marie et le Docteur Buisson Laëtitia.

Ensuite, je tiens à remercier les personnes qui ont participé à mon encadrement :

Morgane, merci pour tes nombreux encouragements et ta gentillesse pendant ces trois années. Plus particulièrement, merci d'avoir pris le temps ces dernières semaines pour apporter de nombreuses suggestions à ce manuscrit, malgré tes contraintes. Merci aux membres du comité de thèse qui m'ont suivie et conseillée depuis le début : Géraldine, merci de m'avoir aidée à faire fonctionner ENATools sur les modèles Ecopath ; Boris, merci de m'avoir accueillie au MNHN pour cette formation sur les modèles de niche qui m'a bien aidée à comprendre ces concepts. Et enfin, Tarek, merci de m'avoir accueillie à Sète pour m'expliquer en détail le fonctionnement des modèles de niche et d'avoir toujours répondu patiemment à mes (nombreuses) questions. Merci également à Georges, qui, bien que ne faisant pas partie de mon encadrement, a souvent répondu à mes questions avec pédagogie et bienveillance et d'avoir autant enrichi les discussions sur les indicateurs.

Merci également aux personnes qui ont participé à certains chapitres de ce travail :

Nathalie, un grand merci d'avoir participé aux trois chapitres de cette thèse et d'avoir apporté un si grand nombre de remarques éclairantes, et ce malgré ton emploi du temps chargé. Ghassen, merci pour tes nombreux conseils sur Ecopath et tes encouragements tout au long de la thèse. Camille, merci pour ta forte implication sur le premier chapitre. Tes explications sur la beta diversité ont grandement amélioré les résultats. Blanche, merci d'avoir autant relu

et approfondi la discussion du chapitre 2 et de m'avoir aidée à analyser les ENA. Pierre, merci de m'avoir expliqué le forçage de l'Ecospace. En enfin, Emma, je n'écrirai pas une page complète de remerciements comme j'avais dit, mais un grand merci de m'avoir si souvent aidée dans la modélisation, conseillée, soutenue, d'avoir relu plusieurs fois ce travail et surtout, merci pour tous les bons moments qu'on a passés en dehors en dehors du travail, en espérant qu'ils soient encore nombreux.

Ensuite, merci à mes collègues de FEM, actuels ou anciens, de m'avoir soutenue tous les jours, de m'avoir écoutée raconter mes déboires de modèles qui ne fonctionnent pas, de m'avoir fait rire et de m'avoir appris plein de choses, et en particulier : Maëlle (merci d'avoir su me rassurer dans les moments de stress), Mélusine (ta bonne humeur a été d'une grand aide), Audrey (pour tout ce que tu m'as appris sur le potager), Rhoda (pour toutes nos conversations féministes, qui ne sont pas finies), Rocio (pour nos échanges enrichissants sur un nombre infini de sujets), Sandrine (pour nos nombreuses discussions), Rui (pour toutes les soirées au Tara), Nicolas (merci pour Matlab !!), Nolwenn (merci pour ton calme et tes encouragements). Mais aussi : Aurélien, Cécile, Lydie, Anne-Sophie, Antoine, Maxime, Paul, Jean-François, Youen, Neil, Guillaume, Fabien et Romain. Et bien-sûr : merci Yann-Hervé, Herveline, Hélène et Kelly de m'avoir accueillie à FEM.

Merci aussi aux partenaires du projet APPEAL avec lesquels j'ai collaboré : Emilie, Marie (merci de m'avoir donné envie de faire une thèse lors de mon premier stage en mai 2015), Damien, Gauthier, Jacques et Gérard.

Je remercie également Fatemeh d'avoir partagé ses heures de TP avec moi et de m'avoir rendue incollable sur l'embryologie d'une grenouille.

Merci à l'équipage du Côtes de la Manche pour son accueil chaleureux et les bons moments que nous avons partagés.

Merci à mes copains de toujours : Charlotte, Armeline, Mathilde, Lise, Pauline, Jérémy et Annaëlle pour leur amitié depuis toutes ces années.

Merci à mes beaux-parents, Mireille et Yannick, de m'avoir accueillie dans leur famille comme leur fille.

Merci à ma maman d'avoir toujours été à mes côtés, et de m'avoir aidée à maintenir le cap.

Et surtout, Antoine. Merci d'être à mes côtés depuis 7 ans, de m'avoir toujours tenu la main dans les épreuves que j'ai traversées et qui sont devenues les tiennes, de me faire rire et tout simplement, d'être là. Jamais je ne serais arrivée jusqu'ici sans toi. Et je souhaite te remercier plus particulièrement pour ces dernières semaines, pendant lesquelles tu m'as permis de me concentrer uniquement à la rédaction de ma thèse.



## Résumé

Les effets des changements climatiques sur les écosystèmes et les sociétés actuellement sont indéniables. Aujourd'hui, les recommandations des experts scientifiques vont dans le sens d'une réduction urgente des émissions des gaz à effet de serre à l'origine des changements climatiques. Avec son large domaine maritime, la France dispose de nombreux gisements lui permettant de développer les Energies Marines Renouvelables, et notamment les parcs éoliens. Or, les parcs éoliens en mer sont connus pour transformer les structures des communautés locales *via* (i) l'effet récif suite à la colonisation des parties immergées des machines ; (ii) l'effet Dispositif de Concentration de Poissons induit par l'attraction des poissons autour des éoliennes ; et (iii) l'effet réserve dû à la restriction partielle ou totale des activités de pêche au sein des parcs. Ces parcs éoliens vont s'insérer dans des écosystèmes soumis à de nombreuses autres pressions. Par conséquent, il est important d'avoir une approche holistique de l'écosystème pour estimer l'ensemble des effets directs et indirects de ces pressions combinées sur les communautés marines. L'objectif de cette thèse est de mettre en place une approche écosystémique afin d'estimer les effets combinés de deux pressions, l'implantation d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne et les changements climatiques.

Pour répondre à cet objectif, la thèse se structure en trois parties. Dans un premier temps, un modèle de distribution spatiale des espèces a servi à projeter la niche écologique potentielle des espèces de poissons et de céphalopodes du Golfe de Gascogne sous deux scénarii de changement climatique (RCP2.6 et RCP8.5) aux horizons 2050 et 2100. Les niches écologiques de plusieurs espèces subtropicales ont également été projetées afin d'intégrer les déplacements latitudinaux des espèces dus à l'augmentation de la température de l'eau. Les résultats ont montré que les espèces indigènes benthiques et démersales seraient plus affectées que les espèces pélagiques entraînant une forte perte de richesse spécifique le long des côtes française. Cette perte serait compensée par l'arrivée des espèces non indigènes, aboutissant à une tropicalisation des communautés dans les zones de moins de 50 mètres de profondeur. Dans un deuxième temps, afin de prendre en compte les nouvelles relations trophiques qu'induirait l'arrivée d'espèces non indigènes dans le Golfe de Gascogne, plusieurs modèles Ecospace ont été mis en place. Chaque modèle illustre une hypothèse d'arrivée en termes de groupes trophiques et de biomasses. Une série d'indicateurs a été calculée mettant en évidence que les effets combinés de l'augmentation de la température de l'eau et de l'arrivée d'espèces non indigènes dans le Golfe de Gascogne entraîneraient de profonds changements dans la structure et le fonctionnement du réseau trophique. Enfin, un modèle Ecospace a été créé en le forçant par les résultats des modèles de niche précédents pour intégrer le changement climatique. L'objectif de cette troisième partie était de simuler l'implantation d'un parc éolien flottant, avec ses effets sur la faune marine, dans un écosystème déjà soumis au changement climatique. Ce modèle a montré une cascade trophique à l'intérieur des parcs suite à l'attraction de prédateurs supérieurs ainsi que des conséquences différentes sur les communautés marines selon que les éoliennes soient posées ou flottantes.

**Mots clés :** approche écosystémique ; modèle de niche ; modèle trophique ; parc éolien en mer ; changement climatique ; espèces non indigènes ; réseau trophique ; activités de pêche.

## **Abstract**

The effects of climate change on ecosystems and societies are currently undeniable. Today, the recommendations of scientific experts point towards an urgent reduction of greenhouse gas emissions causing climate change. With its large maritime domain, France has many deposits which permit to develop Renewable Marine Energies, and in particular wind farms. However, offshore wind farms are known to transform the structures of local communities via (i) the reef effect following the colonization of the submerged parts of the machines; (ii) the Fish Aggregating Device effect induced by the attraction of fish around the wind turbines; and (iii) the reserve effect due to the partial or total restriction of fishing activities within the farms. These wind farms will be inserted in ecosystems already submitted to many other pressures. Therefore, it is important to have a holistic ecosystem approach to estimate the overall direct and indirect effects of these combined pressures on marine communities. The objective of this thesis is to implement an ecosystem approach to estimate the combined effects of two pressures, the implementation of a floating wind farm in the Bay of Biscay and the climate change.

To do so, the thesis is structured in three parts. First, a spatial distribution model of species was used to project the potential ecological niche of fish and cephalopod species in the Bay of Biscay under two climate change scenarii (RCP2.6 and RCP8.5) for the horizons 2050 and 2100. The ecological niches of several subtropical species have also been projected in order to integrate the latitudinal movements of species due to the increase in sea temperature. The results showed that native benthic and demersal species would be more affected than pelagic species leading to an important loss of species richness along the French coasts. This loss would be compensated by the arrival of non indigenous species, leading to a tropicalisation of communities in areas less than 50 meters deep. Secondly, in order to take into account the new trophic relationships due to the arrival of non indigenous species in the Bay of Biscay would induce, several Ecopath models have been created. Each model illustrates an arrival hypothesis in terms of trophic groups and biomasses. A series of indicators were calculated showing that the combined effects of increased sea temperature and the arrival of non indigenous species in the Bay of Biscay would lead to deep changes in the structure and functioning of the trophic network. Finally, an Ecospace model was created by forcing it by the results of previous niche models to integrate climate change effects. The objective of this third part was to simulate the implementation of a floating wind farm, with its effects on marine fauna, in an ecosystem already submitted to climate change. This model showed a trophic cascade within the farms following the attraction of top predators as well as different consequences on marine communities depending on whether the wind turbines are fixed or floating.

**Key words:** ecosystem approach ; niche models ; trophic models ; offshore windfarms ; climate change ; non indigenous species ; trophic networks ; fisheries.



## Sommaire

<b>Introduction générale</b>	<b>15</b>
1. Un océan qui change	16
2. Les enjeux de la transition énergétique et l'éolien en mer	18
3. La modélisation écosystémique comme outil de gestion	22
4. Le Golfe de Gascogne	23
5. Les objectifs de la thèse	24
<b>Chapitre I : Climate change in the Bay of Biscay: changes in spatial biodiversity patterns could be driven by the arrivals of southern species</b>	<b>25</b>
1. Introduction	29
2. Materials and methods	30
2.1. Study area	30
2.2. Species data	31
2.3. Environmental data	31
2.3.1. Bioclimatic envelope model	32
2.3.2. Habitat model	32
2.4. Modeling procedure	33
2.4.1. Bioclimatic envelope model	33
2.4.2. Habitat model	34
2.5. Model averaging and hierarchical filtering	34
2.6. Changes in species composition	34
3. Results	36
3.1. Projected environmental data	36
3.2. Model Prediction accuracies	36
3.3. Impacts on Bay of Biscay species	36
3.4. Southern species arrivals	40
3.5. Changes in species composition	41
4. Discussion	42
4.1. Increase in Bay of Biscay temperatures	42
4.2. Differential impact of climate change on Bay of Biscay species	42
4.3. Southern species arriving in the Bay of Biscay	44
4.4. Potential implications of southern species arrivals	45
4.5. Limits of the approach and perspectives	46
<b>Chapitre II : Combined impacts of climate change and non-indigenous species arrivals on the Bay of Biscay trophic network structure and functioning</b>	<b>49</b>
1. Introduction	53
2. Material and methods	55
2.1. Study area	55
2.2. Ecopath model	55

2.3.	Current model: 2007-2016	56
2.3.1.	Structure	56
2.3.2.	Inputs in the Current model	57
2.3.2.1.	Fishes	57
2.3.2.2.	Cephalopods	58
2.3.2.3.	Benthic invertebrates	58
2.3.2.4.	Bacteria, Zooplankton and primary production	59
2.3.2.5.	Mammals and birds	59
2.3.3.	Fisheries	59
2.3.3.1.	Landings	59
2.3.3.2.	Discards	60
2.4.	Projections	60
2.4.1.	Common basis of the 5 future models	60
2.4.1.1.	Future biomasses	60
2.4.1.2.	Future P/B and Q/B	61
2.4.1.3.	Fisheries	61
2.4.2.	Projected models specificities	61
2.4.2.1.	Scenario 1: ClimOnly	61
2.4.2.2.	Scenario 2: NISPel	62
2.4.2.3.	Scenario 3: NISEqual	62
2.4.2.4.	Scenario 4: NIS++	62
2.4.2.5.	Scenario 5: NISFew	62
2.5.	ENA	64
<b>3.</b>	<b>Results</b>	<b>65</b>
3.1.	General trends	65
3.2.	ENA indices	66
3.3.	Network ENA	67
3.4.	Diet ENA	68
<b>4.</b>	<b>Discussion</b>	<b>71</b>
4.1.	The Bay of Biscay trophic network in 2050 under RCP8.5 scenario	71
4.2.	Changes with the arrival of NIS	73
4.3.	Cumulative effects and implications on the trophic network	74
4.4.	Model limitations	75
<b>5.</b>	<b>Conclusion</b>	<b>76</b>
<b>Chapitre III : Effets de l'implantation d'un parc éolien sur les communautés marines dans un contexte de changement climatique</b>		<b>77</b>
<b>1.</b>	<b>Introduction</b>	<b>80</b>
<b>2.</b>	<b>Matériel et méthode</b>	<b>81</b>
2.1.	La zone d'étude	81
2.2.	Le modèle Ecopath	82
2.3.	Le module Ecosim	83
2.3.1.	Entrées du modèle	83
2.3.2.	Calcul de la biomasse du biofouling	83
2.4.	Le module Ecospace	84
2.4.1.	Scenarii	84
2.4.2.	Entrées du modèle	85

2.4.3.	Forçage par les résultats des modèles de niche	85
2.4.4.	L'effet DCP	85
2.5.	Les indicateurs	86
<b>3.</b>	<b>Résultats</b>	<b>87</b>
<b>4.</b>	<b>Discussion</b>	<b>93</b>
4.1.	L'influence des parcs sur les zones voisines	93
4.2.	La taille des parcs	94
4.3.	L'influence des parcs sur les activités de pêche	95
4.4.	Effets du type de parcs : posé ou flottant	95
4.5.	Les limites de la méthode	96
<b>5.</b>	<b>Conclusion</b>	<b>97</b>
<b>Chapitre IV : Discussion générale</b>		<b>99</b>
<b>1.</b>	<b>Principaux résultats et innovations apportés dans la thèse</b>	<b>101</b>
<b>2.</b>	<b>Limites inhérentes au forçage entre les modèles</b>	<b>104</b>
2.1.	Limites spécifiques aux modèles	104
2.2.	Evaluation des biomasses suite au changement climatique	105
2.3.	Forçage par les résultats des modèles de niche	105
<b>3.</b>	<b>Incertitudes et perspectives d'amélioration des modèles</b>	<b>106</b>
3.1.	Focus sur les espèces non indigènes	106
3.2.	Estimation des régimes alimentaires	107
3.3.	Echelle spatiale d'Ecospace	108
3.4.	Vers un modèle end-to-end	109
<b>4.</b>	<b>Nouvelles questions liées aux parcs éoliens</b>	<b>110</b>
4.1.	Comment les parcs éoliens flottants vont-ils s'intégrer dans les socio-écosystèmes ?	110
4.2.	Quels sont les effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant sur le recrutement des organismes marins ?	111
4.3.	Approche écosystémique du cycle de vie d'un parc éolien flottant	113
<b>Schéma-bilan</b>		<b>115</b>
<b>Publication et Communications</b>		<b>115</b>
<b>Références bibliographiques</b>		<b>117</b>
<b>Annexes</b>		<b>143</b>

## Table des figures

### Introduction générale

<b>Figure 1</b> : variations de la concentration en carbone atmosphérique depuis 1960.....	16
<b>Figure 2</b> : projections de l'évolution des anomalies de température moyenne mondiale de la surface des océans .....	17
<b>Figure 3</b> : évolution de la consommation d'énergie mondiale selon les différentes sources ..	19
<b>Figure 4</b> : objectifs de la Programmation Pluriannuelle de l'Energie (PPE) pour 2023 .....	20
<b>Figure 5</b> : parcs éoliens offshore actuellement en projet en France .....	21

### Chapitre I

<b>Figure 1</b> : Current potential species richness in the Bay of Biscay (n = 163 species). .....	37
<b>Figure 2</b> : Projected species richness anomalies (percentage) in the Bay of Biscay for all species (n = 163), bottom species (n = 41); benthopelagic species (n = 83); pelagic species (n = 39) and commercial species (n = 73) under each scenario and period compared with current species richness.....	39
<b>Figure 3</b> : Changes in species richness and composition considering only the Bay of Biscay species (n = 163) calculated for the two projected periods (2041-2050 (a, b) and 2091-2100 (c, d)) and the two RCP scenarii (RCP2.6 (a, c) and RCP8.5 (b, d)) compared with current species richness.....	40
<b>Figure 4</b> : Relative contribution of species nestedness to the TBD when climate-related southern arrivals are considered (n = 210). Results are displayed for each of the two projections (2041-2050 (a, b) and 2091-2100 (c, d)) and each of the two scenarii (RCP2.6 (a, c) and RCP8.5 (b, d)) compared with current species richness. ....	41

### Chapitre II

<b>Figure 1</b> : Geographical location of the study area: in grey, the French part of the Bay of Biscay continental shelf (30 - 200 meter depth).....	55
<b>Figure 2</b> : Diagram of the current model (2007-2016) and the 5 projected scenarios (2041-2050).....	63

<b>Table 1:</b> Description of the ENA indices. ....	64
<b>Figure 3:</b> Current trophic network in the Bay of Biscay.. ....	66
<b>Figure 4:</b> Principal Component Analysis of the six models. ....	67
<b>Figure 5:</b> Boxplots of network ENA indices values ....	68
<b>Figure 6:</b> Boxplots of diet ENA indices.....	70
<b>Table 2:</b> Synthesis of ENA indices.....	70

### Chapitre III

<b>Figure 1 :</b> Emprise spatiale du modèle Ecopath et son module Ecospace.. ....	82
<b>Figure 2 :</b> Taille et position du potentiel parc flottant commercial de Groix-Belle-Ile selon les différents scenarii étudiés .....	85
<b>Figure 3 :</b> anomalies de biomasse (en %) de certains prédateurs supérieurs (niveau trophique > 4).....	88
<b>Figure 4 :</b> anomalies de biomasse (en %) de certains groupes de bas niveau trophique (compris entre 2 et 3).....	89
<b>Figure 5 :</b> anomalies de biomasse (en %) de certains groupes de poissons de niveau trophique intermédiaire (compris entre 3 et 4). ....	90
<b>Table 1 :</b> niveau trophique moyen des groupes de consommateurs supérieurs (MTL3.25) pour chaque zone étudiée.....	91
<b>Figure 6 :</b> niveau trophique moyen des captures par la pêche (MTLc) pour chaque scénario.. ....	92
<b>Table 2 :</b> niveau trophique moyen des captures par métier sur l'ensemble du Golfe de Gascogne.....	93

*La connaissance de la Nature  
engendre un plaisir intellectuel  
et un sentiment de liberté  
qu'aucun coup du destin ne peut anéantir*

Alexander von Humboldt



---

*Introduction générale*

---



## 1. Un océan qui change

Depuis la révolution industrielle au XIX<sup>ème</sup> siècle, les pressions anthropiques sur la planète, et en particulier les émissions de gaz à effets de serre (Figure 1), ont augmenté de manière continue, aboutissant à un changement climatique sans précédents dans l'histoire de l'humanité (Charlson et al., 1992; Ruddiman, 2003; Steffen et al., 2011). Les conséquences sont déjà visibles à échelle globale depuis plusieurs années (Walther et al., 2002; Parmesan et Yohe, 2003; Root et al., 2003) : augmentation de la température atmosphérique mondiale, des événements extrêmes, des précipitations (Trenberth, 2011)... Pour étudier les tendances du changement climatique, le GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) a été créé en 1988 par l'Organisation Météorologique Mondiale et le Programme des Nations Unies pour l'Environnement. Il établit régulièrement des rapports de synthèse des avancées scientifiques sur l'évolution du climat, dans le but d'éclairer les politiques et la société civile sur les enjeux climatiques. Pour permettre l'utilisation des projections standardisées dans les études scientifiques, des scénarii de forçage radiatif ont été modélisés par les experts du GIEC, considérant ainsi l'ensemble des possibilités de l'évolution du climat. Les Representative Concentration Pathway (RCP) illustrent la quantité d'énergie supplémentaire (en  $W.m^{-2}$ ) que recevra la Terre en 2100, par rapport à ce qu'elle recevait à l'ère préindustrielle. Il existe quatre RCP, nommés selon leur forçage radiatif : RCP2.6 (« strong mitigation » ;  $+2,6 W.m^{-2}$ ), RCP4.5, RCP6 et RCP8.5 (« business as usual »).

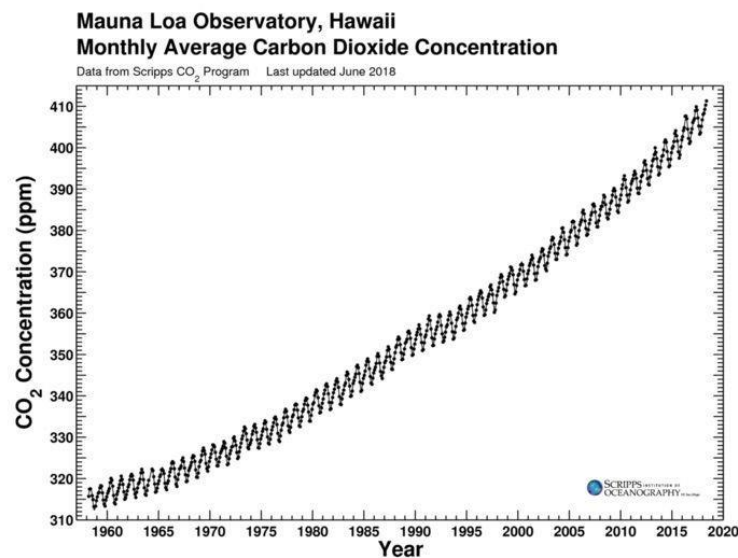


Figure 1 : variations de la concentration en carbone atmosphérique depuis 1960 (Keeling et al., 2005)

Les océans ne sont pas épargnés par le changement climatique (Hansen et al., 2006; Hoegh-Guldberg et al., 2018). Les experts du GIEC ont modélisé une augmentation de 0,6°C de la température moyenne de la surface des océans en 2060 sous le scénario RCP2.6 et de 1,5°C sous le scénario RCP8.5 (Figure 2). Avec l'augmentation de la température, Lotze et al.

(2019) ont projeté une diminution de la biomasse moyenne de la faune marine au niveau mondial, qui va de -5% sous le RCP2.6 jusqu'à -17% sous le RCP8.5 en 2100, sans tenir compte des activités de pêche. Cette diminution est particulièrement élevée dans les hauts niveaux trophiques et aura des conséquences sur les pêcheries. Cheung et al. (2016) prévoient une perte de 3 millions de tonnes de captures par degré d'augmentation de la température. Couplée à la forte capacité d'absorption du CO<sub>2</sub> par les océans (Sabine, 2004), l'augmentation de la température entraîne de profondes conséquences : acidification (Doney et al., 2009), diminution de l'oxygène dissous (Schmidtko et al., 2017) et expansion thermique (et donc augmentation du niveau des mers (Hoegh-Guldberg et al., 2018), auxquelles les organismes marins doivent s'adapter.

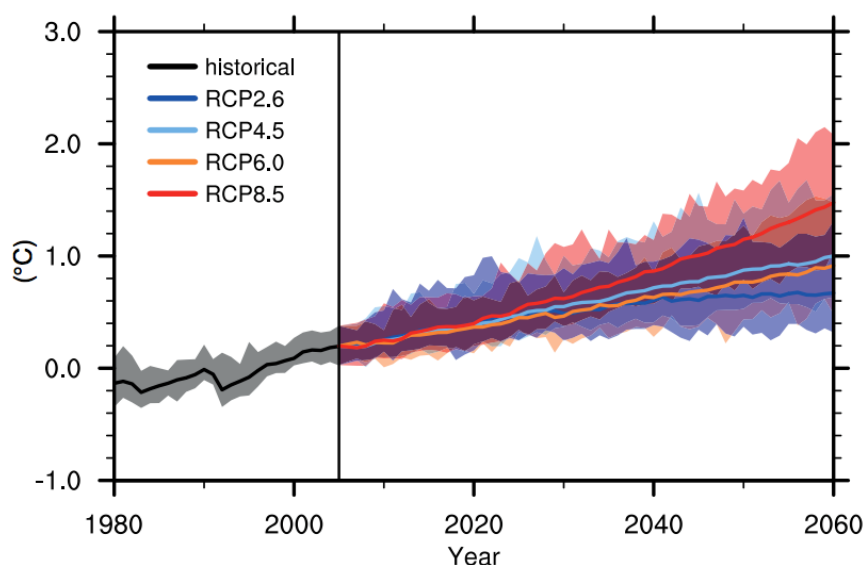


Figure 2 : projections de l'évolution des anomalies de température moyenne mondiale de la surface des océans, depuis 1980 jusqu'à 2060 selon les quatre scénarii du GIEC : RCP2.6 (« strong mitigation »), RCP4.5, RCP6 et RCP8.5 (« business as usual »). Source : climatesignals.org

Au changement climatique s'ajoutent les pressions dues à la démographie humaine croissante : alors qu'il y avait 2,5 milliards de personnes sur Terre en 1950, le seuil des 7 milliards a été franchi en 2011 et la population humaine est aujourd'hui de 7,7 milliards. Or, en 2017, 60% de la population mondiale vivait sur le littoral, c'est-à-dire à moins de 100 km de la mer. La pression démographique sur les côtes a des conséquences radicales sur les écosystèmes marins : pollution (organique, chimique et plastique), destruction des habitats et surexploitation des stocks en sont les principales (Halpern et al., 2015). Egalement, la dégradation des écosystèmes terrestres agit directement sur les écosystèmes marins. Par exemple, l'artificialisation des sols et la déforestation entraînent un lessivage important, cause de l'eutrophisation, ainsi qu'un transport des métaux lourds et des déchets dans les océans (Anderson et al., 2002; Diaz et Rosenberg, 2008). Enfin, l'évolution croissante des besoins humains, exacerbe les pressions exercées sur les écosystèmes, qu'ils soient terrestres ou

marins (Gupta et Ogden, 2009). La demande croissante d'un confort toujours plus grand (e.g. désir de nouvelles technologies gourmandes en terres rares, consommation importante de produits d'origine animale, banalisation des voyages très longue distance, utilisation démesurée d'énergies) se fait au détriment des écosystèmes.

De la même manière que le GIEC regroupe des experts sur l'évolution du climat, il existe une organisation intergouvernementale spécialisée dans les pertes de la biodiversité. La Plateforme Intergouvernementale Scientifique et Politique sur la Biodiversité et les Services écosystémiques (IPBES en anglais) a été créée en 2012 par 94 gouvernements. Elle regroupe un ensemble d'experts qui travaillent sur quatre thèmes liés à l'érosion de la biodiversité : fournir des évaluations sur des sujets spécifiques, apporter un soutien aux politiques, apporter des connaissances en priorisant les besoins des différents gouvernements et sensibiliser le grand public.

Les effets combinés des trois menaces majeures dans les océans (surpêche, pollutions et changement climatique) entraînent une forte dégradation des écosystèmes marins (Jackson, 2008). Tous ces changements ont un impact sur les organismes marins, entraînant la modification des métabolismes et des comportements (Doney et al., 2012), ainsi que le déplacement des aires de distribution des espèces (Poloczanska et al., 2013). Lenoir et al. (2020) ont démontré que les espèces marines se déplacent six fois plus vite vers les pôles que les espèces terrestres.

Les nombreuses recommandations des experts, et en particulier des membres du GIEC et de l'IPBES, insistent sur la nécessité de développer rapidement des solutions qui puissent réduire les émissions de gaz à effets de serre ainsi que les pressions auxquelles sont soumis les écosystèmes (Scheffer et al., 2001; Nicholson et al., 2019).

## **2. Les enjeux de la transition énergétique et l'éolien en mer**

Avec le développement des sociétés, la consommation énergétique dans le monde augmente drastiquement. Bien que les conséquences environnementales des émissions des gaz effets de serre soient aujourd'hui reconnues par tous les pays, la consommation d'énergies fossiles (pétrole et charbon) est encore majoritaire (Figure 3).

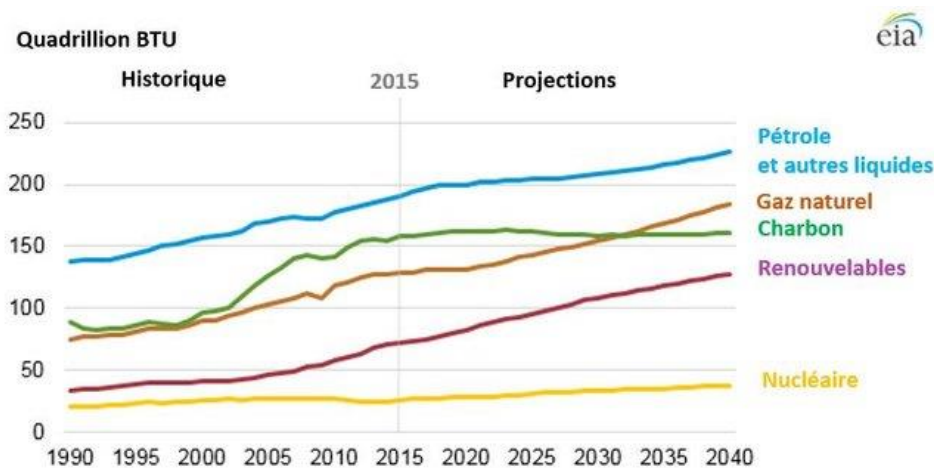


Figure 3 : évolution de la consommation d'énergie mondiale selon les différentes sources (Dufour, 2018).

Depuis 1973, la production d'énergie primaire française est passée de 44 Mtep (millions de tonnes équivalent pétrole) à 134 Mtep en 2019. Les énergies fossiles étaient majoritaires jusque dans les années 2000. L'énergie nucléaire s'est largement développée à partir des années 1980 pour atteindre aujourd'hui 77% de la production d'énergie primaire en France. Bien qu'émettant moins de gaz à effets de serre, le nucléaire n'est pas une énergie renouvelable et les contraintes associées à son utilisation (i.e. limitations des ressources d'uranium et gestion des déchets) n'en font pas la solution adéquate sur le long terme.

Dans le cadre des Accords de Paris, entrés en vigueur en 2016, les 195 pays signataires se sont engagés à diminuer fortement leurs émissions de gaz à effets de serre pour limiter l'augmentation de la température moyenne mondiale à 1,5°C à la fin du siècle (Rogelj et al., 2016), ce qui correspondrait au scénario du GIEC RCP2.6. Afin de respecter ses engagements, la France a pour objectif une diminution de 40% des émissions de gaz à effet de serre en 2030 par rapport à 1990. Cela implique la réduction des émissions de nombreux secteurs : énergie, bâtiments, transports, agriculture, industrie et gestion des déchets. La transition énergétique française se traduit par deux mesures : réduire de 50% la consommation énergétique en 2050 et instaurer 32% d'énergie renouvelable dans la consommation énergétique finale en 2030. En 2019, la part d'énergie renouvelable était de 17,2%, majoritairement représentée par l'hydraulique (60%), l'éolien terrestre (32%) et le solaire (11%).

Afin de faciliter la transition énergétique et d'atteindre l'objectif du mix énergétique fixé pour 2050, la France a mis en place la Programmation Pluriannuelle de l'Énergie (PPE), qui fixe depuis 2018 et renouvelle tous les 5 ans la trajectoire nationale à suivre en matière d'énergie (Figure 4). Les prochains objectifs de la PPE pour 2023 montrent le désir de la France de développer rapidement les énergies marines renouvelables (EMR). En effet, avec 11 millions

de km<sup>2</sup> de domaine maritime, la France a potentiellement une très grande réserve d'énergie marine à exploiter.

	Réalisé 2016	Réalisé 2017	Objectifs 2018	Objectifs 2023	
				Fourchette basse	Fourchette haute
<b>Électricité renouvelable (puissance en MW)</b>					
Éolien terrestre	11 755	13 550	15 000	21 800	26 000
Solaire photovoltaïque/thermodynamique	6 808	7 690	10 200	18 200	20 200
Hydraulique (y compris usine marémotrice et stations de transfert d'énergie par pompage (Step))	25 371	25 449	25 300	25 800	26 050
Éolien en mer posé	0	0	500	3 000	
Énergies marines (dont éolien flottant, hydrolien, etc.), hors usine marémotrice	0	0	nd	100	
Géothermie électrique	1	1	8	53	
Bois-énergie	490	559	540	790	1 040
Méthanisation	125	147	137	237	300
Déchets, biogaz de décharge et Step	848	864	1 350	1 500	
<b>Total</b>	<b>45 398</b>	<b>48 260</b>	<b>53 035</b>	<b>71 480</b>	<b>78 243</b>

Figure 4 : objectifs de la Programmation Pluriannuelle de l'Energie (PPE) pour 2023 concernant l'ensemble des énergies renouvelables. Les énergies marines renouvelables sont regroupées dans le rectangle noir. Source : statistiques.developpement-durable.gouv.fr

Aujourd'hui, 11 parcs éoliens offshore sont en cours de développement en France (Figure 5) : 7 parcs posés (totalisant 3500 MW) et 4 parcs flottants en démonstration. L'éolien flottant n'existe nulle part encore dans le monde sous forme de parcs commerciaux. Il présente plusieurs avantages par rapport aux éoliennes posées, et notamment la possibilité de s'affranchir de la profondeur, de par leur installation entre 50 et 200 mètres de profondeur. Cela permettrait d'installer les éoliennes plus loin des côtes, dans des zones où les vents sont plus forts et plus réguliers. De nombreux gisements exploitables existent en Atlantique et en Méditerranée. Cette thèse prend pour contexte le parc de Groix-Belle-Ile. C'est un projet de ferme pilote constitué de trois éoliennes flottantes de 180 mètres de hauteur qui seront installées pour essai en 2021 à 22 km de la côte.

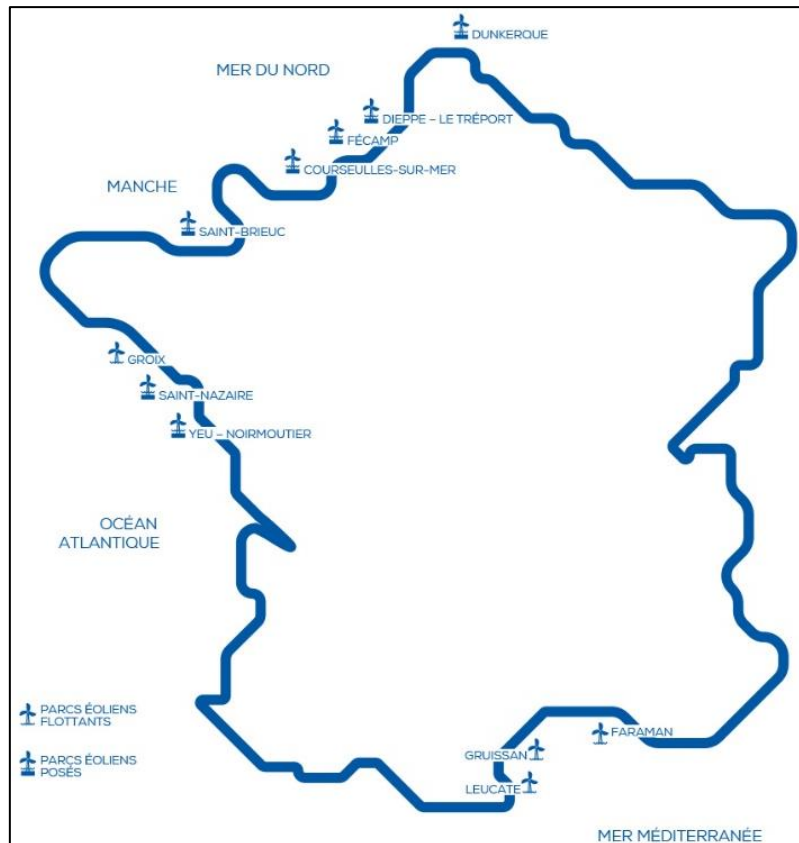


Figure 5 : parcs éoliens offshore actuellement en projet en France  
 Source : Syndicat des Energies Renouvelables

Les parcs éoliens en mer, qu'ils soient posés ou flottants, affectent le fonctionnement de l'écosystème (Inger et al., 2009) :

- L'effet récif se caractérise par la colonisation par des organismes fixés de toutes les surfaces immergées, qui offrent de nouveaux substrats (Wilson et Elliott, 2009) : pieux pour les éoliennes posées, câbles et flotteurs pour les éoliennes flottantes. Les principales espèces retrouvées sur ces structures sont des bivalves filtreurs, et notamment les moules (Wilhelmsson et Malm, 2008; Langhamer et al., 2009; Krone et al., 2013).
- L'effet DCP (Dispositif de Concentration de Poissons) est l'attraction des poissons autour des éoliennes, attirés par la forte biomasse liée à l'effet récif. Ce sont principalement des poissons démersaux, benthophages et/ou piscivores, (Wilhelmsson et al., 2006; Reubens et al., 2013; Raoux et al., 2017).
- L'effet réserve est induit par la restriction partielle ou l'interdiction totale des activités de pêche dans les parcs. Si ce point est source de nombreuses controverses par rapport à ses conséquences pour l'économie locale, elle peut être un bon compromis pour permettre d'atteindre les objectifs fixés par la Convention sur la Diversité Biologique dont la France est signataire depuis 1994. En effet, la mise en réserve de la zone

pourrait induire une augmentation des biomasses de poissons (Coates et al., 2016). A long terme, ceci pourrait être bénéfique pour les activités de pêche à proximité du parc grâce au spill-over (Halouani et al., 2020), mais aussi permettre la reconstitution de stocks de poissons surexploités (Fayram et de Risi, 2007).

Cependant, les énergies tirées des parcs éoliens sont souvent accusées de ne pas être totalement vertes, et d'avoir des impacts négatifs importants sur la faune marine (Wright et al., 2020). Les éléments les plus notables étant le bruit émis lors de l'installation des éoliennes et durant la phase d'exploitation (Middel et Verones, 2017), la destruction de l'habitat due au battage de pieu (Miller et al., 2013) et les stratégies d'évitement opérées par l'avifaune (Lindeboom et al., 2011) et les mammifères marins. Il est nécessaire de tenir compte de ces impacts lors du choix des sites de parcs éoliens (Gasparatos et al., 2017). Enfin, bien que les parcs éoliens une fois installés soient neutres en émissions de carbone, les coûts de construction et d'installation des éoliennes, notamment en termes d'énergie, sont aussi à prendre en considération.

La mer est le lieu d'un nombre croissant d'activités : pêche (professionnelle ou récréative), aquaculture, activités touristiques, transport de marchandises, extraction de granulats, extraction d'énergies fossiles... Par conséquent, les parcs éoliens vont s'insérer dans des territoires soumis à de fortes pressions anthropiques (Pinarbaşı et al., 2020) et viennent cristalliser ces conflits d'usage. Oiry (2015) classe les arguments d'opposition en quatre catégories : (i) critique de la concertation avec les différents acteurs du milieu ; (ii) cadre de vie (e.g. détérioration des paysages, conséquences négatives pour la qualité de vie et la santé); (iii) environnement (e.g. perturbations du milieu marin); (iv) socio-économie (e.g. baisse des activités de tourisme et de pêche). Il est donc nécessaire de développer des méthodes qui évaluent l'ensemble des impacts des parcs éoliens sur les écosystèmes, afin de répondre aux interrogations des différents acteurs.

### **3. La modélisation écosystémique comme outil de gestion**

Les études d'impact environnemental ont longtemps été focalisées sur quelques espèces ou groupes trophiques d'intérêt (de Jonge et al., 2019). Cependant, la complexité des réseaux trophiques et des flux qui les relient mettent en évidence la nécessité d'une approche holistique (Curtin et Prellezo, 2010). La modélisation écosystémique consiste à étudier l'ensemble de l'écosystème, ses paramètres biotiques et abiotiques, afin d'évaluer et de qualifier les effets directs et indirects d'une perturbation, ainsi que les modifications qu'ils engendrent sur les services écosystémiques (Plagányi et al., 2014). L'approche écosystémique est surtout utilisée dans le domaine de la gestion des pêches (Pikitch, 2004), mais elle peut être adaptée à l'ensemble des perturbations qui touchent les écosystèmes. Elle est

aujourd'hui recommandée par la Commission Européenne dans le cadre du descripteur 4 de la Directive-Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) dans le but d'atteindre le bon état écologique des écosystèmes marins (Rombouts et al., 2013).

Le développement d'indicateurs qui traduisent les changements et les pressions auxquels sont soumis les écosystèmes est nécessaire pour permettre aux gestionnaires de prendre des décisions adéquates sur le long terme (De Jonge et al., 2003). Ces indicateurs permettent de faire le lien entre les écosystèmes et le domaine socio-économique. Parmi ces indicateurs, les ENA (Ecological Network Analysis) servent à analyser les flux de carbone qui traversent l'ensemble d'un réseau trophique et traduisent son organisation et son fonctionnement (Ulanowicz, 1986, 2004). Par exemple, ce sont des indices qui quantifient le taux de recyclage, l'omnivorie ou la façon dont l'énergie évolue dans le réseau trophique. Ce sont des outils d'aide à la décision pertinents car ils traduisent l'écosystème de façon simple et holistique (Safi et al., 2019). Ils sont utilisés depuis plusieurs années pour étudier les effets directs et indirects de différents types de perturbations : l'extension de système portuaire (Tecchio et al., 2016), eutrophisation (Schückel et al., 2015) ou encore chalutage (de Jonge et Schückel, 2019).

#### 4. Le Golfe de Gascogne

Le Golfe de Gascogne est une baie ouverte sur l'océan située à l'Est de l'Atlantique Nord et qui longe la côte française entre 43°N et 48°N. Il est constitué par un large plateau continental d'une profondeur maximale de 200 mètres et bordé par le talus continental. Plusieurs fleuves français débouchent dans le Golfe de Gascogne : la Vilaine, la Sèvre, la Loire, la Charente et la Gironde. Les températures de surface varient de 8 à 13°C en hiver et de 14 à 21°C en été. Les eaux du Golfe de Gascogne sont influencées par le Gulf Stream, qui les réchauffe, ce qui est une spécificité de cette région (Palter, 2015).

Le Golfe de Gascogne est soumis à d'importantes pressions anthropiques, de par la forte densité de population qui vit sur cette côte (228 habitants.km<sup>-2</sup> en 2016). Ainsi, les facteurs de dégradation des écosystèmes sont nombreux. Par exemple, une forte eutrophisation est due aux nombreux fleuves, notamment la Loire et la Gironde, qui provoque des blooms algaux (Labry et al., 2001; Pingree and Garcia-Soto, 2014). A cela s'ajoute une importante pression de pêche. En effet, le golfe de Gascogne est la première zone de pêche française en Europe, avec les deuxième et troisième plus grands ports de pêche en termes de tonnage en France (Lorient et Le Guilvinec) situés au nord du Golfe de Gascogne. Les principaux poissons pêchés sont : le merlu, le chinchard, le maquereau, la baudroie, la sole, l'anchois, la sardine et le bar. De nombreux engins de pêche sont utilisés dans la zone dont les principaux sont le chalut de fond, le filet, le chalut pélagique, la senne tournante et la palangre.



Le changement climatique est déjà observé dans le Golfe de Gascogne. Malgré le ralentissement du Gulf Stream, la température moyenne annuelle du Golfe de Gascogne a augmenté d'environ 0,3°C par décennie depuis 1986 (Michel et al., 2009). Cette augmentation serait due à un allongement de la saison chaude, ainsi qu'à une augmentation du nombre de jours très chauds (Costoya et al., 2015). Les effets du changement climatique sur les poissons indigènes ont été observés, notamment par des modifications de leur biomasse (Hermant et al., 2010), de leur migration (Dufour et al., 2010), de leur physiologie (Huret et al., 2016) ou encore de leur reproduction (Erauskin-Extramiana et al., 2019). Avec l'augmentation des températures, plusieurs espèces subtropicales ont été enregistrées dans le Golfe de Gascogne. C'est le cas par exemple du sanglier *Capros aper* (Blanchard et Vandermeirsch, 2005) et du pageot à tâches rouges *Pagellus bellotti* (Iglésias et Lorange, 2016). Ces changements entraînent des modifications des communautés marines (Quero, 1998; Poulard et Blanchard, 2005; Punzón et al., 2016; Delgado et al., 2018).

## 5. Les objectifs de la thèse

L'objectif principal de ma thèse est de comprendre les conséquences d'un parc éolien flottant sur un écosystème côtier dans le contexte du changement climatique. Pour cela, j'ai développé une approche écosystémique sur le parc flottant de Groix-Belle-Ile, situé dans le Golfe de Gascogne. La thèse est structurée en trois grands axes qui peuvent être résumés sous forme de questions :

- Quelles espèces de poissons et de céphalopodes seraient présentes dans le Golfe de Gascogne en 2050 et 2100 sous les scénarii RCP2.6 et RCP8.5 ?
- Comment seraient agencés les nouveaux réseaux trophiques suite à ces changements de communautés ?
- Quelles seraient les conséquences sur les communautés marines de l'implantation d'un parc éolien flottant dans ces conditions ?

Ce manuscrit est composé de quatre chapitres. Les trois premiers répondent chacun à une des questions précédentes, et font ou feront chacun l'objet d'une publication. Le premier chapitre a été publié en 2020 dans Marine Ecology Progress Series. Le deuxième sera soumis en 2020 et est rédigé en anglais. Le troisième chapitre est une première version rédigée en français d'un manuscrit qui sera soumis en 2021. Enfin, le quatrième chapitre est une discussion générale des résultats de ces trois articles, ainsi qu'une présentation des améliorations et perspectives liées à ces problématiques.

---

*Chapitre I : Climate change in the Bay of Biscay:  
changes in spatial biodiversity patterns could be driven  
by the arrivals of southern species*

---



Pour ce chapitre, nous nous sommes intéressés à la première question de notre problématique, à savoir quels poissons et céphalopodes seraient potentiellement présents dans le Golfe de Gascogne en 2050 et en 2100 sous les deux scénarios extrêmes du GIEC : RCP2.6 et RCP8.5. L'utilisation d'un modèle de niche écologique a permis de caractériser d'une part les effets du changement climatique sur les espèces indigènes du Golfe de Gascogne, comme des déplacements d'habitats favorables vers de plus hautes latitudes, ou bien, dans une moindre mesure, une diminution de la surface de l'habitat favorable des espèces indigènes. D'autre part, le déplacement potentiel de l'habitat favorable de certaines espèces subtropicales (actuellement présentes le long de la côte marocaine) dans le Golfe de Gascogne pourrait être attendu. Elles deviendraient alors des espèces non indigènes (NIS). Avec l'ensemble de ces projections, nous avons étudiés les modifications qu'induirait le changement climatique dans les communautés marines du Golfe de Gascogne.

Pour ce faire, nous avons utilisé la méthode des filtres hiérarchiques élaborée par Hattab et al (2014) et améliorée par Ben Rais Lasram et al (2020). Notre contribution au développement de cette méthode a été d'y intégrer les arrivées potentielles d'espèces subtropicales. Cette modélisation consiste à superposer deux filtres. Le premier, de résolution grossière, est une enveloppe bioclimatique qui prend en compte les deux variables structurantes à l'échelle des océans : la température de l'eau, en tenant compte des différentes couches de profondeur, et la salinité. Elle est projetée pour toutes les espèces à l'échelle mondiale afin de capter l'ensemble des réponses possibles de chaque espèce. Le deuxième filtre, de résolution plus fine et à l'échelle du Golfe de Gascogne, ne concerne que les espèces benthiques et démersales inféodées au fond. Il utilise des variables environnementales locales : la profondeur, la nature de fond, la pente et l'orientation de la pente.

Les résultats ont mis en évidence que les espèces indigènes du Golfe de Gascogne ne seraient pas impactées de la même manière par le changement climatique. Les espèces benthiques et démersales seraient les plus concernées, avec une réduction de la surface de leur niche écologique potentielle, ainsi qu'une forte perte de richesse spécifique, en particulier le long des côtes françaises, dans les 50 premiers mètres de profondeur. En revanche, les espèces pélagiques verraient une plus faible perte de leur richesse spécifique et un déplacement latitudinal de leur niche écologique potentielle. Enfin, l'addition des projections des niches écologiques potentielles des NIS indique qu'il y aurait un fort changement de communautés de long des côtes, qui, couplée à la perte de richesse spécifique entraînerait une tropicalisation des communautés dans cette région.

## Climate change in the Bay of Biscay: changes in spatial biodiversity patterns could be driven by the arrivals of southern species

M. Le Marchand\* <sup>1,2</sup>, T. Hattab <sup>3</sup>, N. Niquil <sup>4</sup>, C. Albouy <sup>5</sup>, F. Le Loc'h <sup>2</sup> and F. Ben Rais Lasram <sup>6</sup>

<sup>1</sup> France Energies Marines, 525 avenue Alexis de Rochon, 29280 Plouzané, France. Marie.Lemarchand@univ-brest.fr

<sup>2</sup> IRD, Univ Brest, CNRS, Ifremer, LEMAR, IUEM, F-29280 Plouzane, France. francois.le.loch@ird.fr

<sup>3</sup> MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD Sète, avenue Jean Monet, 34200 Sète, France. Tarek.Hattab@ifremer.fr

<sup>4</sup> UMR BOREA, Team Ecofunc, Université de Caen, CNRS, MNHN, IRD, SU, UACS 14032, 14000 Caen, France. nathalie.niquil@unicaen.fr

<sup>5</sup> IFREMER, unité Ecologie et Modèles pour l'Halieutique, 44200 Nantes, France. Camille.Albouy@ifremer.fr

<sup>6</sup> Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F 62930 Wimereux, France. frida.lasram@univ-littoral.fr

### Abstract

Under climate change, future species assemblages will be driven by the movements and poleward shift of local species and the arrivals of more thermophilic species from lower latitudes. In order to evaluate the impacts of climate change on marine communities in the Bay of Biscay, we used the hierarchical filters modelling approach. Models integrated three vertical depth layers and considered two IPCC scenarii (RCP2.6 and RCP8.5) and two periods (2041–2050 and 2091–2100) to simulate potential future species distributions. Results predicted the potentially suitable future ranges for 163 species as well as future arrivals of non-indigenous southern species. We aggregated these results to map changes in species assemblages. Results revealed that coastal areas would undergo the highest species loss among the Bay of Biscay species, depending on their vertical habitat (benthic, demersal, benthopelagic or pelagic). Benthic and demersal species were projected to experience a westward shift, which would induce a deepening of those species. On the contrary, pelagic species were projected to shift northward. Half of the studied species potential ecological niche, mostly benthic and demersal ones, were projected to decrease under climate change. In addition, a high rate of southern species arrivals is expected (+28%). Assessment of community's composition showed high species replacement within 0-50 m isobath, driven by replacement of native species by southern ones. This could lead to a major reorganization of trophic networks and have socio-economic impacts.

**Keywords:** climate change, ecological niche model, habitat model, hierarchical filters, species turnover, species distribution.

## 1. Introduction

Impacts of climate change on biodiversity have been extensively explored and documented in the literature over the last two decades (Harvell et al., 2002; Root et al., 2003; Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010; Poloczanska et al., 2013; Pecl et al., 2017; Lenoir et al., 2020). There is now firm evidence that the climate is warming and will continue to warm (Hoegh-Guldberg et al., 2018). In the marine realm, the world upper-ocean mean temperature increased by 0.4°C between 1955 and 2008 (Levitus et al., 2009) and global mean surface temperatures are projected to increase from 1.64 to 3.51°C by the end of the century (Hoegh-Guldberg et al., 2018). Temperature changes impact marine diversity at different levels (Perry, 2005; Doney et al., 2012), including life history traits (e.g. Genner et al., 2010), abundances (e.g. Hermant et al., 2010), range shifts (e.g. Brander, 2003) and in consequence, the related trophic networks (e.g. Doney et al., 2012; Albouy et al., 2014).

In order to evaluate climate change impacts on biodiversity and on ecosystem goods and services, species distribution models (SDMs) have become relevant tools (Cheung et al., 2009; Robinson et al., 2017). Marine SDMs can be built at the global (Cheung et al., 2009), regional (Morley et al., 2018) or local scale (e.g. Guillaumot et al., 2018; Wabnitz et al., 2018). They can be applied to emblematic species (Vestbo et al., 2018), endemic species (Guillaumot et al., 2018) or those of commercial interest (Alabia et al., 2016; Butzin and Pörtner, 2016), from corals (Cacciapaglia and van Woosik, 2018) to seabirds (Krüger et al., 2018), including copepods (Brun et al., 2016) and fishes (Cheung et al., 2016b). Species distribution models are useful tools for detecting areas where climate change could deeply impact the biodiversity (Jones and Cheung, 2015), therefore also allowing an evaluation of the possible implications for fisheries (Weatherdon et al., 2016) or conservation decisions (Vestbo et al., 2018). Most marine SDMs confirm a global poleward shift under climate change (Cheung et al., 2009; Chust et al., 2014; Weatherdon et al., 2016). However, shifts differ depending on the vertical habitat of the species in question. Indeed, in the marine realm, species are distributed in three dimensions and one species response to rising temperature is deepening (Dulvy et al., 2008; Lenoir and Svenning, 2015). Despite the importance of this vertical dimension, the majority of marine SDM studies have only used sea surface environmental layers for both pelagic and benthic species range projections (Duffy and Chown, 2017).

Marine fauna spatial responses to climate change are expected to be: deepening (Dulvy et al., 2008; Lenoir and Svenning, 2015), habitat fragmentation, making the species persisting in a climatic trap (Ben Rais Lasram et al., 2010) and poleward shifts (Chust et al., 2014; Guillaumot et al., 2018; Lenoir et al., 2020). Latitudinal shifts would imply the arrival of non-indigenous thermophilic species, leading to a tropicalisation of marine communities (Cheung

et al., 2012). Tropicalisation has already been observed at the global scale, especially in temperate marine ecosystems (Vergés et al., 2014) and at the local scale (Sorte et al., 2010; Vasilakopoulos et al., 2017).

The northern Atlantic and its neighbouring seas, the North Sea and Baltic Sea, have been the subject of development of several SDMs (Gogina et al., 2010; Bucas et al., 2013). The Bay of Biscay, located on the eastern side of the northern Atlantic, is an area of particular interest due to potential cold species emigration to higher latitudes, but also to the arrival of thermophilic species originating from the southern Atlantic. Such outcomes are even more realistic because a temperature increase of  $0.2^{\circ}\text{C}\cdot\text{decade}^{-1}$  was proved in the upper 200 meters layer between 1965 and 2004 (Dulvy et al., 2008; Michel et al., 2009) in the Bay of Biscay. In addition, Hily et al. (2008) showed that some macrobenthic species, common in the south of the Bay of Biscay but unusual in the area as a whole in 1960, are now frequent and more abundant in the north. These potential species range shifts are still more challenging to predict because the Bay of Biscay is the France's top fishing area.

In this study, we used the hierarchical filters modelling approach (Hattab et al., 2014) and explicitly considered the vertical gradient of temperature (Ben Rais Lasram et al., 2010) to assess the potential impacts of climate change on the spatial distribution of fish and cephalopod species in the Bay of Biscay. More precisely, we investigated the vulnerability of species to climate change in the periods 2041-2050 and 2091-2100 under two IPCC Representative Concentration Pathways (RCP) scenarii: 2.6 (optimistic) and 8.5 (pessimistic). We also investigated climate-related arrivals from the southern Atlantic. Changes in species richness and composition were analyzed together to fully examine the potential effects of climate change on species assemblages.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The Bay of Biscay is a large gulf located on the eastern side of the North Atlantic Ocean. It is bordered by the Spanish ( $43.5^{\circ}\text{N}$ ) and French coasts and by the English Channel in the north ( $48.3^{\circ}\text{N}$ ) (Figure 1). The continental shelf is narrow in the south and becomes broader in the north. The total study area was about 80 000 km<sup>2</sup>. As a part of the North Atlantic, Bay of Biscay waters are warmed by the Gulf Stream (Palter, 2015). Furthermore, combined with Atlantic Ocean influences, the Bay of Biscay receives a large quantity of freshwater from French rivers, especially the Loire and Gironde. Consequently, the Bay of Biscay is a complex and highly productive area, sustaining a high level of fishing activity (Hily et al., 2008). The main species exploited are the sardine *Sardina pilchardus*, the hake *Merluccius merluccius*, the horse

mackerel *Trachurus trachurus*, the anchovy *Engraulis encrasicolus* and the mackerel *Scomber scombrus* (Moullec et al., 2017).

## 2.2. Species data

Our modelling procedure requires species data at both global and local scales. Species data at global scale will be used to fit bioclimatic envelope models (BEM) and species data at local scale will be used to fit habitat models (HM).

A total of 198 coastal fishes and cephalopods, from Brittany to north Spain, were selected from Obis (Ocean Biogeographic Information System; [www.iobis.org](http://www.iobis.org)) and Gbif (Global Biodiversity Information Facility; [www.gbif.org](http://www.gbif.org)) databases. This list encompasses about 40% of the fish and cephalopod species of the Bay of Biscay, according to Fishbase ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)). We did not model any crustaceans because, apart from some commercially targeted species, their distribution areas are insufficiently known. We also selected 127 species whose northern limits of distribution are found between Spain (43.5°N) and south Morocco (27.0°N) to project their potential arrival in the Bay of Biscay. For each of those 325 species (198 in the Bay of Biscay and 127 southern), occurrences at the global scale were uploaded from OBIS, GBIF, iNaturalist ([www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org)) and VertNet ([vertnet.org](http://vertnet.org)) databases, as well as from Ecoengine (UC Berkeley's Natural History Data; <https://ecoengine.berkeley.edu/>). The species' vertical habitats were then specified according to Fishbase: pelagic and benthopelagic species, with no substratum requirements, and benthic and demersal species, with specific substratum requirements. Species with less than 20 occurrences were discarded, leaving 300 species (190 in the Bay of Biscay and 110 more southern area limited by the 27°N latitude) that were used for modelling. To build habitat models (applied to only benthic and demersal species) at local scale, we used occurrences from DATRAS – ICES ([https://datras.ices.dk/Data\\_products/Download/Download\\_Data\\_public.aspx](https://datras.ices.dk/Data_products/Download/Download_Data_public.aspx)) data sets. We used these data sets because working at local scale requires a spatial resolution of 300 meters or smaller. Occurrences previously downloaded for the first filter were selected to keep only the ones smaller than 300 meters and were combined together to the ones from DATRAS-ICES. The whole procedure of the study was carried out with the R software (v3.6.1) using the script by Ben Rais Lasram et al. (2020) available here <https://github.com/TarekHattab/SDM>.

## 2.3. Environmental data

The modelling procedure had two main steps: a BEM applied at the global scale and calibrated with coarse resolution climatic grids, and a HM applied at the local scale and calibrated with fine-grained habitat variables. We selected the two extreme scenarii among the set of RCPs to explore the impact of different socio-economic climate policies on climatic



projections. The RCP8.5 is a high-carbon emission, business-as-usual scenario with a net radiative forcing by year 2100 of  $8.5 \text{ W/m}^2$  and a simulated global atmospheric surface temperature change of about  $3.7 \pm 0.7^\circ\text{C}$  relative to 1986–2005. The RCP2.6 is a strong emission mitigation scenario with a global mean net radiative forcing by year 2100 of  $2.6 \text{ W/m}^2$  and a simulated global atmospheric surface temperature change of about  $1.0 \pm 0.4^\circ\text{C}$ .

### **2.3.1. Bioclimatic envelope model**

The BEM was built on the occurrences downloaded for the 300 species at the global scale, to capture the entire bioclimatic niche of each species. To calibrate the BEM, decadal means of temperature and salinity were downloaded from the World Ocean Database (WOD) 2013 V2, for periods between 1955 and 2012 (1955-1964, 1965-1974, 1975-1984, 1985-1994, 1995-2004 and 2005-2012) with a  $\frac{1}{4}^\circ$  resolution and divided into 40 depth layers. The data were then interpolated to a 5 arcmin resolution ( $1/12^\circ$ ) using a bilinear interpolation. We aggregated them on the first 50 m depth (pelagic species), 200 first meters depth (benthopelagic species) and 50 meters from the bottom (benthic and demersal species). Climatic projections for the two periods (2041-2050 and 2091-2100) and two scenarii (RCP2.6 and RCP8.5) were downloaded from three global circulation model (GCM) from CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project Phase 5): GFDL-ESM2G (National Oceanic and Atmospheric Administration), IPSL-CM5A-MR (Université Pierre et Marie Curie) and MPI-ESM-MR (Max Planck Institut). We considered 2005-2012 as a baseline decade and calculated projected anomalies between this baseline decade and 2091-2100 and 2041-2050. These anomalies were then added to the observed average temperatures and salinities for the same period from WOD 2013 data.

### **2.3.2. Habitat model**

The HM was built on the occurrences downloaded at local scale. The habitat was characterized by five variables: depth, seafloor type, slope and slope orientation (eastness and northness). Those environmental datas were downloaded from the studied area for the species currently present in the Bay of Biscay, and from their native range for the southern species. Because habitat variables can be strongly intercorrelated, we removed multicollinearity by using the ordination method of Hill and Smith (1976). The resulting orthogonal and uncorrelated principal components were used as predictive variables in the HM. This data is available from EMODnet-bathymetry and EMODnet-seabedhabitats (<http://www.emodnet-seabedhabitats.eu/>) and has a 250 m spatial resolution. The seafloor type was aggregated into eight EUNIS categories: rock, coarse sediment, sand, sandy mud, muddy sand, fine sand, mud and fine mud. The southern species variables were taken from their native ranges.

## **2.4. Modeling procedure**

### **2.4.1. Bioclimatic envelope model**

The BEM constituted the first climate filter. To model species' bioclimatic envelopes, a spatiotemporal match-up between climatology and species occurrence was realized taking into account the geographic coordinates of occurrences and their corresponding decade (to remove the climate trends over the past 58 years) and the correct vertical layer corresponding to the vertical habitat of the focal species. There were 3 vertical layers: the first 50 meters depth for pelagic species, the first 200 meters depth for benthopelagic species and the last 50 meters depth for benthic and demersal species. Thereafter, to account for the risk of oversampling, and consequent over-representation of environmental features (Kramer-Schadt et al., 2013), we first homogenized species data sets to assign the same weight to over- and under-sampled regions. To do this, we created a grid encompassing all the combinations of temperature and salinity occurring at the global scale for the 1955-2012 period with a resolution of  $0.3\text{ }^{\circ}\text{C} \times 0.3\text{ psu}$  (which represents  $100 \times 100$  bins). Then, species occurrences were overlapped on this grid (according to their temperature and salinity values) and one data occurrence was retained when more than one observation was made in the crossed intervals of temperature and salinity. This threshold was fixed to eliminate the influence of unbalanced sampling (Schickele et al., 2020).

For each species, eight algorithms were run individually with the "BIOMOD2" R package using the default settings (Thuiller et al., 2009): Generalized Linear Model (GLM), Generalized Additive Model (GAM), Multiple Adaptive Regression Splines (MARS), Boosted Regression Tree (GBM), Random Forest (RF), Classification Tree Analysis (CTA), Flexible Discriminant Analysis (FDA) and Artificial Neural Network (ANN). These models required both presence and absence data. However, as we downloaded only presence data, our datasets did not contain absences. Thus, we needed to generate pseudo-absence, which was done using the convex hull method (Getz and Wilmers, 2004; Cornwell et al., 2006). We defined the convex hull as the smallest surface in the environmental space containing all species records. A restricted convex hull has been defined as a convex hull excluding occurrence points within the 1% and 99% percentiles for each environmental parameter. We used the percentiles to exclude observations in the most extreme environmental conditions. Thus, pseudo-absences were randomly selected outside the environmental space delimited by this restricted convex hull, which is a proxy of the suitable climatic conditions. Based on the statistical theory of model-based designs (d-designs; Hengl et al., 2009), we simulated for each species as many pseudo-absences, randomly selected, as the number of occurrences (Hengl et al., 2009). After modelling, we evaluated the models using a three-fold cross-validation. For each species, we evaluated the eight models by using a three-fold cross-validation procedure by using 75% of a random sample of the initial data for calibration and we used the remaining 25% for validation. We assessed predictive performance of the models using the True Skill Statistic

(TSS) and the Continuous Boyce Index (CBI). For each species, 24 predictions of the current climate envelopes (8 algorithms × 3 permutations) can be obtained. Only algorithms with CBI > 0.5 for the 3 permutations (i.e. models resilient to the occurrence permutations) were retained. In order to generate current and projected binary (presence/absence) outputs, a threshold was used that maximized the TSS score of the eight algorithms (Thuiller et al., 2009).

#### 2.4.2. Habitat model

The habitat filter was applied only for benthic and demersal species, in the same way as for the BEM and pseudo-absences were generated based on the “Surface Range Envelope” (Thuiller et al., 2009). In this approach, we applied a rectilinear hypervolumes limiting the 1% and 99% quantiles of the cells containing presences instead of the convex hull.

#### 2.5. Model averaging and hierarchical filtering

After validation, we retained 210 species (199 fishes and 11 cephalopods – Annexe 1) from the 300 species considered: 163 that occur currently in the Bay of Biscay and 47 southern species (from the area between Morocco and Spain). The selected species were the ones with algorithms with a CBI value higher than 0.5. Among them, 73 are targeted by fishery activities (<https://www.fishbase.in/search.php>). Combined BEM and HM can give markedly different projections for the same dataset, and model evaluations often cannot demonstrate which projection is better (Araujo and New, 2007). To overcome these limitations, we used the Weighted Average Consensus (WAC) method (Thuiller et al., 2009), which account for model-based uncertainty. For each grid cell and time period, we calculated a probability of occurrence ( $W$ ) according to the weight of each model, based on TSS values:

$$W_i^{TSS} = \frac{\sum_j (TSS_j \times m_{ji})}{\sum_j TSS_j} \quad (1)$$

where  $i$  is a given grid cell,  $j$  is a given model, and  $m_{ji}$  is the projected probability of occurrence in cell  $i$  according to model  $j$ . Finally, we resampled maps derived from BEM and HM approaches to obtain the same spatial resolution (the finest one, 250 meters). Indeed, habitat variables must be integrated at fine scale (250 meters) and there is no bioclimatic maps at this fine scale. Once combined, we considered a species was considered as present only if both filters, climate and habitat, predicted its presence.

#### 2.6. Changes in species composition

To explore modifications of species assemblages through time, we first calculated the pairwise Jaccard dissimilarity index  $\beta_{jac}$  through times (Albouy et al., 2012):

$$\beta_{jac} = \frac{b+c}{a+b+c} \quad (2)$$

where  $a$  is the number of species present at both periods,  $b$  is the number of species lost,  $c$  is the number of species gained and  $a + b$  is the baseline species richness. The pairwise Jaccard dissimilarity index ranges from 0 (the species composition is identical between both baseline and projection) to 1 (it is completely different).

The Jaccard's dissimilarity index combines two components (Baselga, 2010) that are important to understanding climate change impacts on biodiversity at a given location through time: (i) changes in assemblage composition caused by the loss or gain of species (i.e. the nestedness component of  $\beta$  diversity); and (ii) changes in assemblage composition caused by a process of species replacement independently of the species richness variations (i.e. the species turnover component of  $\beta$  diversity, Albouy et al., 2012).

Next, by applying this partition we calculated both the species replacement ( $\beta_{jtu}$  - equation 3) and the nestedness components ( $\beta_{jne}$  - equation 4) as follow:

$$\beta_{jtu} = \frac{2\min(b,c)}{a+2\min(b,c)} \quad (3)$$

where  $a$ ,  $b$  and  $c$  are identical to equation 2.

- and  $\beta_{jne}$  was calculated by the difference between  $\beta_{jac}$  and  $\beta_{jtu}$  (Baselga, 2010):

$$\beta_{jne} = \beta_{jac} - \beta_{jtu} \quad (4)$$

Although  $\beta_{jac}$ ,  $\beta_{jtu}$  and  $\beta_{jne}$  can be studied separately, the ratio between  $\beta_{jne}$  and  $\beta_{jac}$  enables an appreciation of the contribution of both replacement and nestedness components (Dobrovolski et al., 2012):

$$\beta_{ratio} = \frac{\beta_{jne}}{\beta_{jac}} \quad (5)$$

Cells with a  $\beta_{ratio} < 0.5$  are dominated by the replacement process and cells with a  $\beta_{ratio} > 0.5$  are dominated by the nestedness process. To represent more informative projections, we simultaneously mapped  $\beta_{ratio}$  values and the changes in species richness with a specific color range. Hereafter we will call the pairwise Jaccard dissimilarity index  $\beta_{jac}$  through times, temporal beta diversity (TDB).

### 3. Results

#### 3.1. Projected environmental data

According to the three CMIP5 Earth system models – GFDL, IPSL and MPI - and both RCP scenarii, the annual mean sea surface (SST) and sea bottom (SBT) temperatures were projected to increase during the 21<sup>st</sup> century (Annexe 2). At the middle of 21<sup>st</sup> century (2041-2050), the models suggested that in average the SST would increase of  $0.55 \pm 0.07^{\circ}\text{C}$  (RCP2.6) and  $0.55 \pm 0.09^{\circ}\text{C}$  (RCP8.5). In the same way, CMIP5 Earth system models suggest that in average the SBT would increase of  $0.43 \pm 0.12^{\circ}\text{C}$  (RCP2.6) and  $0.44 \pm 0.20^{\circ}\text{C}$  (RCP8.5). At the end of the 21<sup>st</sup> century (2091-2100), CMIP5 Earth system models predicted that in average the SST would increase by  $0.56 \pm 0.10^{\circ}\text{C}$  (RCP2.6) and  $1.56 \pm 0.28^{\circ}\text{C}$  (RCP8.5). Considering the SBT, the models suggested in average an increase of  $0.57 \pm 0.13^{\circ}\text{C}$  (RCP2.6) and  $0.82 \pm 0.49^{\circ}\text{C}$  (RCP8.5) for the end of the century. The projected increase in mean temperatures was predicted to be highest in the coastal region up to 50 m isobath, especially close to the Gironde estuary. There was not any change in the mean salinity for both periods and both scenarii.

#### 3.2. Model Prediction accuracies

Considering only reliable models (i.e. models that are resilient to the occurrence permutations), based on the CBI index, we checked their performance using the TSS criterion. For the BEM, the predictive accuracy over all modelling techniques was classified as 'excellent', with a mean TSS criterion of  $0.901 \pm 0.035$ . The most accurate model was the RF (mean TSS =  $0.930 \pm 0.032$ ) and the least accurate was the FDA (mean TSS =  $0.857 \pm 0.044$ ). Within habitat models, the predictive accuracy among all modelling techniques was classified as 'high', with a mean TSS criterion of  $0.708 \pm 0.002$ . The most accurate model was the RF (mean TSS =  $0.795 \pm 0.103$ ) and the least accurate was the GAM (mean TSS =  $0.650 \pm 0.110$ ).

#### 3.3. Impacts on Bay of Biscay species

By considering 163 species currently present in the Bay of Biscay, the current potential species richness per cell (Figure 1) ranged from 96 to 158 species and we predicted a species richness gradient from the coast to the open sea.

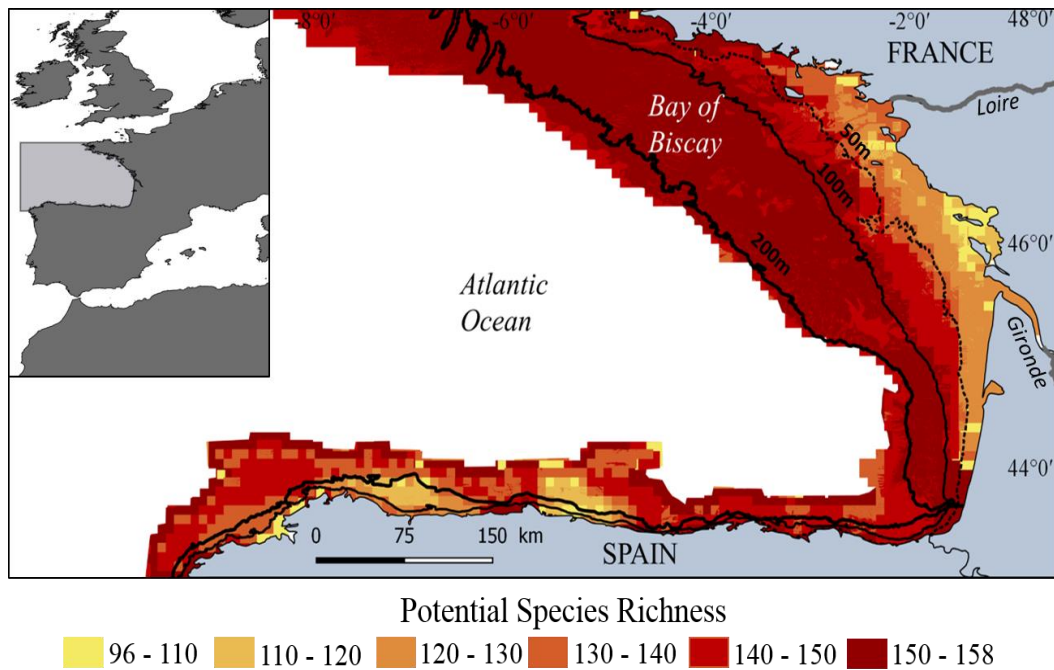


Figure 1: Current potential species richness in the Bay of Biscay (n = 163 species).

Under the RCP2.6 scenario, mid-century model projections suggested that geographical ranges in the Bay of Biscay would increase for 25 species (15%) and decrease for 59 species (36%). Moreover, by the end of the century, geographical ranges would increase for four species (5%) and decrease for 68 species (41%). Under the RCP8.5 scenario, mid-century projections suggested that geographical ranges would increase for 21 species (12%) and decrease for 68 species (41%). By the end of the century, geographical ranges would increase for 6 species (3%) and decrease for 75 species (46%).

Among the 163 modelled Bay of Biscay species, 12 were benthic, 29 were benthopelagic, 83 were demersal and 39 were pelagic. Model outputs revealed different responses for fish and cephalopods according to their vertical habitat (Figure 2). We projected that under the RCP2.6 scenario, bottom species (*i.e.* benthic and demersal, n = 95) would be the most negatively impacted: 45 species (47%) and 54 species (56%) would lose range by 2041-2050 and 2091-2100, respectively. Under the RCP8.5 scenario, 50 bottom species (52%) would lose range by 2041-2050 and 56 species (59%) would lose range by 2091-2100. Moreover, future ranges of benthic and demersal species seem to shift westward (Figure 2). In contrast, we projected that pelagic species would be less impacted by climate change. Indeed, under the RCP2.6 scenario, only two species (10%) would lose range by the middle of the century and four species (5%) by the end of the century. Under the RCP8.5 scenario, three species (17%) would lose range by the middle of the century and eight species (10%) by the end of the

century. These species seem to undergo a northward shift (Figure 2). Finally, under the RCP2.6 scenario, 10 benthopelagic species (34%) and 12 (41%) would lose range by both the middle and the end of the century, respectively. Under RCP8.5 scenario, 11 species (38%) would lose ranges by 2041-2050 and 15 species (51%) by 2091-2100.

In our data set, 73 species are targeted by fishing activities in the Bay of Biscay. For the RCP2.6 scenario, 23 of these species (34%) are projected to lose future range by the middle of the century. By the end of the century, 25 species of commercial interest (39%) are projected to lose range in the future. Among these species, the common dab (*Limanda limanda*), the whiting (*Merlangius merlangus*), the plaice (*Pleuronectes platessa*) and the Atlantic Pollock (*Pollachius Pollachius*) are expected to lose more than 10% of their current range for the two periods. For the RCP8.5 scenario, 26 species (35%) were projected to lose range by the mid-century, and 30 species (43%) by the end of the century. Some species, like the great sand seel (*Hyperoplus lanceolatus*), were projected to gain more than 10% in future range under both scenarii and over the two periods. Commercial species were projected to loss suitable habitats in French coastal areas, especially in the “Pertuis Charentais” (Figure 2).

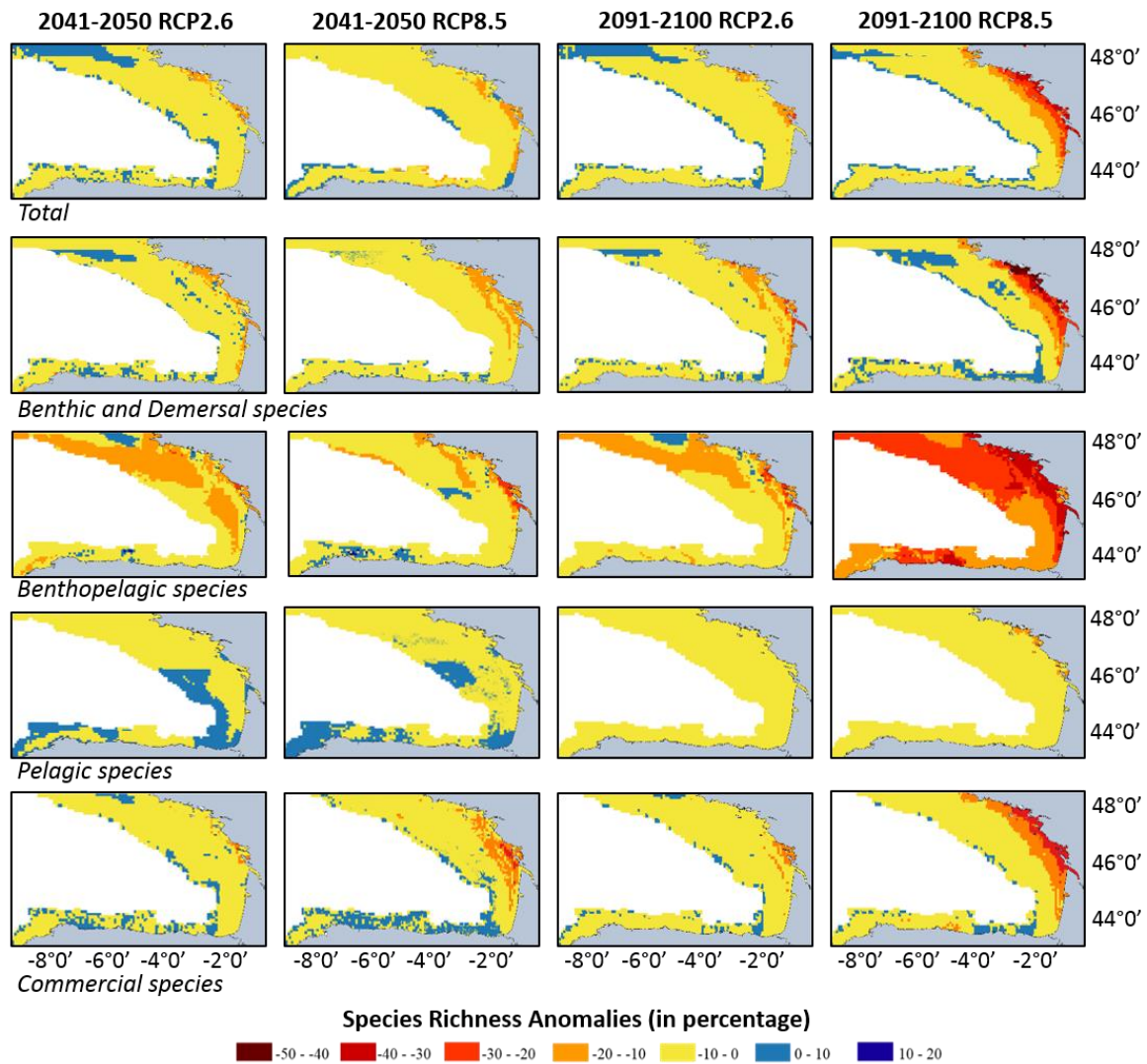


Figure 2: Projected species richness anomalies (percentage) in the Bay of Biscay for all species ( $n = 163$ ), bottom species ( $n = 41$ ); benthopelagic species ( $n = 83$ ); pelagic species ( $n = 39$ ) and commercial species ( $n = 73$ ) under each scenario and period compared with current species richness. Warm colors represent a decrease in species richness and the cold colors represent an increase in specific richness.

Model projections indicated a gain in species richness in the north of the Bay of Biscay (Figure 3). In the studied area as a whole, by the middle of the century (Figure 3a and b), replacement ( $\beta_{ratio} < 0.5$ ) would affect a larger area than nestedness under scenario RCP2.6 (61% cells) and RCP8.5 (66% cells). By the end of the century (Figure 3c and d), nestedness ( $\beta_{ratio} > 0.5$ ) is dominant under the RCP2.6 scenario (87% of cells) and under the RCP8.5 scenario (86% of cells). Focusing on the different regions close to French coasts, by the middle of the century, a high rate of nestedness combined with a loss of species richness is observed (Figure 3: red color). This area with a nestedness driven by species richness loss then expands to the entire continental shelf by the end of the century.



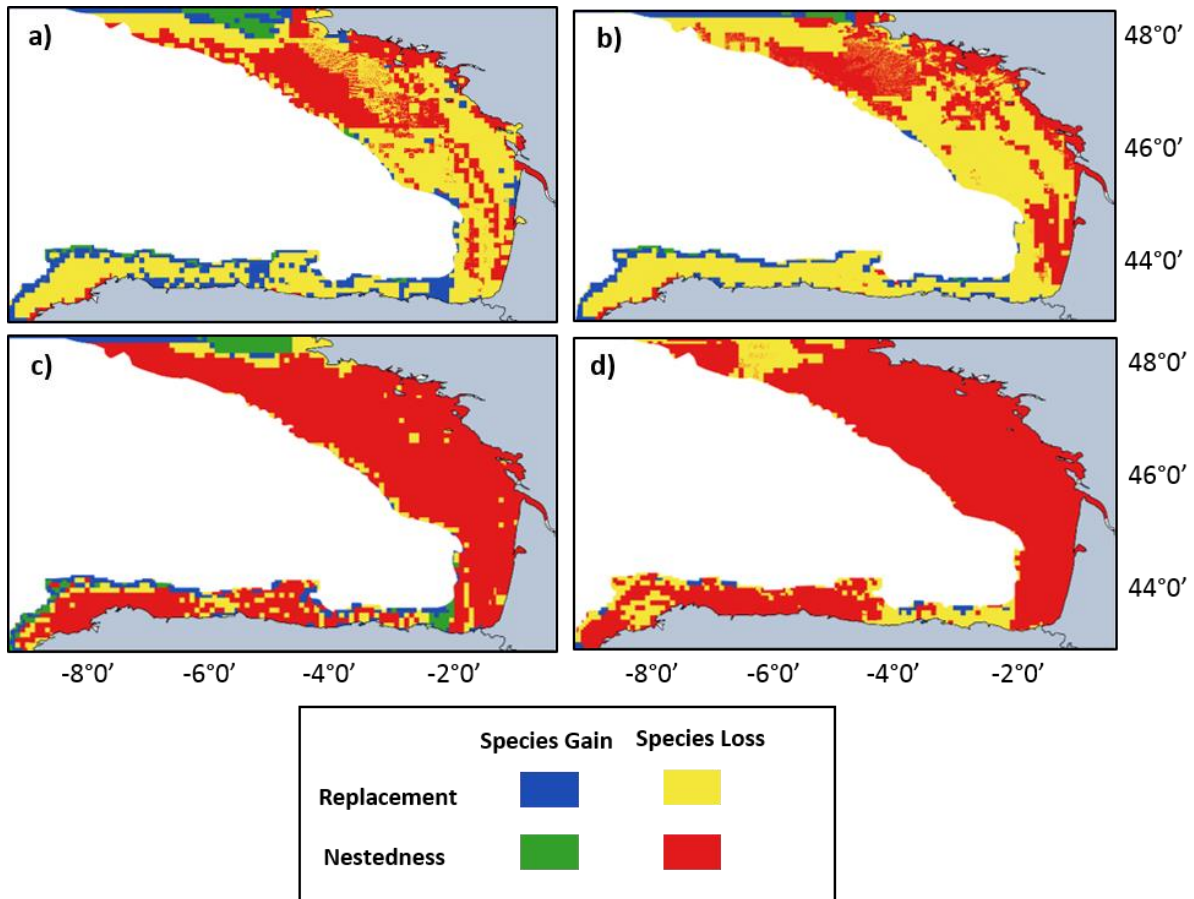


Figure 3: Changes in species richness and composition considering only the Bay of Biscay species ( $n = 163$ ) calculated for the two projected periods (2041-2050 (a, b) and 2091-2100 (c, d)) and the two RCP scenarii (RCP2.6 (a, c) and RCP8.5 (b, d)) compared with current species richness. Changes in species composition are quantified using the  $\beta_{ratio}$  index. The two color gradients show the difference in species richness compared with the current situation: cold colors represent cells that would gain species and warm colors represent cells that would lose species. Blue and yellow colors indicate the species replacement contribution to the temporal  $\beta$  diversity ( $\beta_{ratio} < 0.5$ ) whereas green and red colors indicate the species nestedness contribution to the TBD ( $\beta_{ratio} > 0.5$ ).

### 3.4. Southern species arrivals

We modelled 47 southern species currently limited to the area between north Spain and south Morocco: eight benthic, four benthopelagic, 19 demersal and 16 pelagic species. Among these species, 23 are targeted by fishing activities. Under the RCP2.6 scenario, 33 species (70%) would be expected to expand their future range of distribution to the whole of the Bay of Biscay by mid-century and 35 species (74%) by the end of the century. Under the RCP8.5 scenario, 36 species (77%) would be concerned by 2041-2050 and 35 species (74%) by 2091-2100. Our results highlighted that arrivals of southern species would balance the decrease in species richness in the Bay of Biscay, however, more southern species were modelled to occur over the continental shelf than along the French coast.

### 3.5. Changes in species composition

The species turnover ( $\beta_{jtu}$ ) calculated between observed and projected time periods on assemblages including both Bay of Biscay and southern species ( $n = 210$ ) revealed that the highest values occurred close to French and Spanish coasts (Figure 4). Under the RCP2.6 scenario, the mean species turnover was projected to be 28% by mid-century and 30% by the end of the century. Considering the whole studied area and under the RCP8.5 scenario, the mean species turnover is expected to be 27% by 2041-2050 and 30% by 2091-2100. In the whole studied area, under the RCP2.6 scenario, 91.4% of the cells would be concerned by nestedness (Figure 4 -  $\beta_{ratio} > 0.5$ ) by 2041-2050 and 86.6% by 2091-2100. Under the RCP8.5 scenario, 95.8% of the cells would be concerned by 2041-2050 and 71.7% by 2091-2100. Finally, we projected that species replacement would mostly occur in the coastal region up to the 50 m isobath.

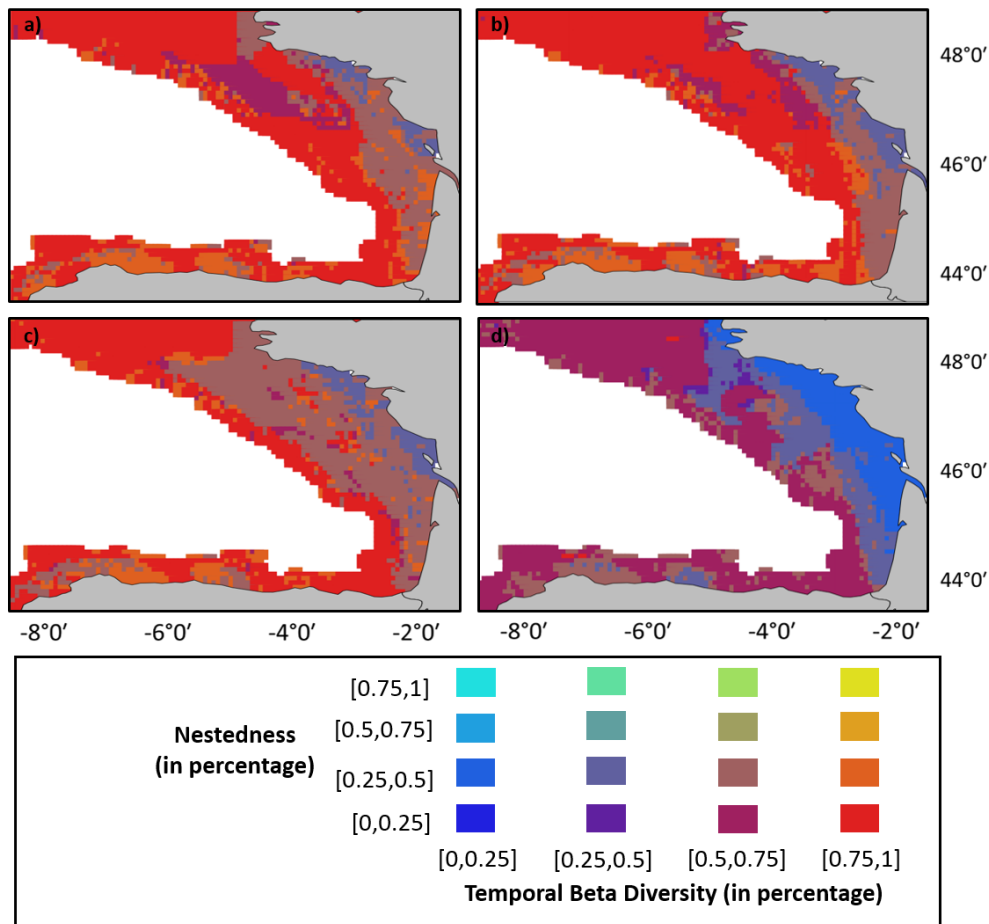


Figure 4: Relative contribution of species nestedness to the TBD when climate-related southern arrivals are considered ( $n = 210$ ). Results are displayed for each of the two projections (2041-2050 (a, b) and 2091-2100 (c, d)) and each of the two scenarii (RCP2.6 (a, c) and RCP8.5 (b, d)) compared with current species richness. A nestedness lower than 0.5 indicates a species replacement.

## 4. Discussion

The main goal of this study was to predict future species range shifts likely to occur in the Bay of Biscay under IPCC scenarios RCP2.6 and RCP8.5, by 2041-2050 and 2091-2100. To achieve this purpose, we applied a methodological framework, combining the hierarchical filters approach (Ecological Niche Model and Habitat Model).

### 4.1. Increase in Bay of Biscay temperatures

The averaged projection of the three CMIP5 Earth system models highlighted an increase in annual mean temperature of the sea surface and bottom, under both IPCC scenarios and for both periods, in accordance with others studies (Chust et al., 2011; Bruge et al., 2016). It is worth noting that the 2041-2050 RCP2.6 and 2041-2050 RCP8.5 scenarios projected a very similar increase in SST and SBT that may be explained by Gulf Stream influence. Indeed, over the course of the 21<sup>st</sup> century, we expect a decrease in the strength of the Atlantic meridional overturning circulation, including the Gulf Stream, which would mitigate the climate warming by exporting cooler waters in some parts of the North Atlantic (Bryden et al., 2005). Here, the averaged results of the three CMIP5 Earth systems models suggested that the Bay of Biscay waters may experience a slower warming in the most pessimistic scenario, as observed in other studies (Vellinga and Wood, 2002; Gierz et al., 2015). Under both scenarios and for both periods, the maxima of the SST and SBT occurred in the coastal region up to the 50 m isobath. This increase in ocean SST and SBT is expected to have important impacts on ecological systems because temperature is the most important driver explaining shifts in marine species (Pinsky et al., 2013; Cheung et al., 2016a). Salinity was not projected to change from current concentrations.

### 4.2. Differential impact of climate change on Bay of Biscay species

Our results revealed local changes in species richness in the Bay of Biscay. Projected changes involve reductions in range size of some species in the bay, coupled with a northward shift. This result is in agreement with other empirical modelling studies that have explored the responses of marine species to climate change scenarios at the global scale (Cheung et al., 2009; Weatherdon et al., 2016).

Bottom species (i.e. benthic and demersal) are expected to be highly impacted by climate change, as already projected in deep-ocean (Brito-Morales et al., 2020). Indeed, over half of these species are likely to experience a reduction of their future potential range, combined with a westward shift. Specifically, models projected a greater decrease of species richness in the coastal region, up to the 50 m isobath, than in the rest of the continental shelf. This shift may be explained by a westward shift to deeper areas where the temperatures are cooler (Dulvy et al., 2008). For example, we modelled a decrease in the extent of the future

potential range of the snake pipefish *Entelerus aequoreus* (Annexe 3) that results in a westward shift under the RCP8.5 scenario. Van Damme and Couperus (2008) observed an increase of the abundance of this species in oceanic areas of north-east Atlantic since 2004. Besides, we predicted a westward shift for the future potential range of the plaice *Pleuronectes platessa* in the Bay of Biscay under both scenarii and for both periods. The same phenomenon was noticed with this species in the North Sea by moving deeper but not changing in latitude (Perry, 2005). Demersal species seemed to undergo both northward and westward shifts, which is similar to previous studies highlighting changes in demersal species communities. For example, Punzón et al. (2016) showed increases in occurrence of 37 demersal species from the Lusitanian province, out of which 60% could be explained by temperature increase of intermediate waters in the southern Bay of Biscay. Moreover, the highest decrease of species richness was projected to occur in the inner coastal areas. This is in accordance with a recent study conducted on the Gibraltar Strait, where demersal species living in shallow waters were observed to be more sensitive to climate variability and tended to experience longitudinal shifts to deeper waters (Delgado et al., 2018).

Our results highlighted that pelagic and benthopelagic species are less impacted by climate change than bottom species. These species are expected to undergo a northward shift (see for example *Merlangius merlangus*, Annexe 3), in accordance with predictions for the Pacific Ocean (Cheung et al., 2015). For example, pelagic fishes of the north-east Pacific have been modelled to shift at an average rate of  $30.1 \pm 2.3$  km.decade<sup>-1</sup> by 2050, which would mean new species arrivals in the Gulf of Alaska and the Bering Sea (Jones and Cheung, 2015). In addition, the decrease in species richness could be weaker for pelagic species than for bottom species. The greater impacts of climate change on bottom species than on pelagic ones may be explained by the ability of pelagic species to exploit the entire water column. The space limitation of bottom species does not allow them searching for better isotherms. On the contrary, pelagic species have more available space. Besides a northward shift, benthopelagic species richness is also projected to greatly decrease in the coastal region up to the 50 m isobath. For example, according to Punzón et al. (2016), *Phycis blennoides* abundances are projected to increase at deeper levels in the south of the Bay of Biscay. Our results corroborate these earlier ones by providing an outline of the distancing of such effects from the French coasts for the two IPCC scenarii and two periods.

For both scenarii and both periods, 60 Bay of Biscay species (36%) were projected to be unaffected by climate change. For these cases, temperature anomalies induced by climate change did not exceed the thermal ranges where the species occurs. These results agree with those from other empirical studies that explored the responses of marine species to climate change (Poloczanska et al., 2013).

The future potential range shifts under different ocean warming scenarios will have effects on the future availability of resources for fisheries (Cheung et al., 2016b). Indeed, among the 73 commercially targeted marine fishes and cephalopods modelled in this study, 29 species would show a northward shift (e.g. *Merlangius merlangus*), a westward shift (e.g. *Microstomus kitt*) or both (e.g. *Pollachius pollachius*). Additionally, climate change is now known to impact suitable spawning areas. For example, the optimal SST for *Engraulis encrasicolus* spawning is around 17°C and for *Sardina pilchardus* it ranges from 12 to 15°C (Planque et al., 2007). Consequently, even if ocean warming does not induce a future range shift for these species at the adult stage, it may induce a shift in spawning area, and change egg production (Erauskin-Extramiana et al., 2019). In the same way, our results did not reveal a shift of suitable area for *Scomber scombrus*. However, its thermal spawning range shifted northward by 180 km between 1992 and 2013, and is projected to continue this way under RCP8.5 (Bruge et al., 2016). This species is expected to be influenced by climate change, even if its spatial distribution at the adult stage is not impacted.

#### **4.3. Southern species arriving in the Bay of Biscay**

The arrival of more thermophilic species from the south would induce a tropicalisation of marine communities, an already documented phenomenon over recent decades in the Bay of Biscay. Indeed, Hily et al. (2008) studied the effects of global warming on macrobenthic fauna and concluded that some species, common in the south of the Bay of Biscay in 1960 but unusual in the whole Bay of Biscay, were now more common and abundant in the north. Likewise, the sub-tropical species *Capros aper* (boarfish) was rare in the Bay of Biscay in the 1970s but is now a common species in this area, which can be explained by the increase of sea bottom temperature and by the species' biology (Blanchard and Vandermeirsch, 2005). In our study, potential range of *Capros aper* was projected to be maintained over the entire continental shelf, except in the inner coastal areas, for both scenarios and both periods. Moreover, in the Bay of Somme (France), a tropicalisation of fish communities has been observed since mid-1990 because of the decrease in abundances of cold-water species (Auber et al., 2017).

The 47 southern species modelled here are expected to experience a northward shift in their future potential range. The arrival of southern species would also lead to trophic interactions with the native species, such as competition and predation. For example, trophic competition would occur with the arrival of piscivorous species like the bigeye tuna *Thunnus obesus*, the Guinean pike conger *Cynoponticus ferox* or the pastel ring wrasse *Hologymnosus doliatus*. These new top predators would feed on the prey of native predators, such as *Thunnus alalunga* or *Conger conger*. We also project that *Lagocephalus lagocephalus* (Annexe 3), a benthopelagic species with flesh toxicity, will show a northward shift in the Bay of Biscay,

potentially causing a public health problem (Saoudi et al., 2008). Moreover, in this study, we outlined the shifting of the leading edge of the range for southern species of commercial interest such as the Klein's sole (*Synapturichthys kleinii*), the greater amberjack (*Seriola dumerili*) and the round sardinella (*Sardinella aurita*). Moreover, the red pandora (*Pagellus bellottii*) has already been recorded in the southern Bay of Biscay (Iglésias and Lorange, 2016). Our results for this species revealed an extension of its future potential range to the entire Bay of Biscay continental shelf for both scenarii and both periods.

Our projections of arrivals of southern species revealed notable changes in the Bay of Biscay fish and cephalopod assemblages by the middle and end of the century, under both IPCC scenarii. Indeed, the average TDB in fish and cephalopod assemblages are projected to exceed 25% under both scenarii and for both periods. These rates would reach a maximum of almost 50% in the coastal region up to the 50 m isobath, which is similar to the mean turnover, predicted at over 60% worldwide for 2050 (Cheung et al., 2009). The measurement of TDB highlighted that changes in biodiversity in projected assemblages in the Bay of Biscay are driven by two main processes. The first of process is the species replacement: species currently present in the area are projected to no longer be there in the future and could be replaced by southern species. The second one is the nestedness: some of the species currently present in the area are projected to stay in the future, and coexist with southern species (Albouy et al., 2012). Under both scenarii and for both periods, assemblage changes are mainly driven by nestedness, explained by the arrivals of southern species that would coexist with the remaining Bay of Biscay species. However, biodiversity changes along the French coast up to the 50 m isobath are driven by species replacement, because southern species are projected to move into those areas, and the native Bay of Biscay species to shift away. This dominance of southern species in French inner coastal areas would induce a tropicalisation of current marine communities.

#### **4.4. Potential implications of southern species arrivals**

It is noteworthy that, because SDM predict changes in habitat suitability and not changes in the actual distribution per se, there are uncertainties about the arrival of southern species. Indeed, most of the time the SDM method focused only on climatic variables and does not take account biotic species interactions like competition, predation or mutualism (Wisiz et al., 2013; Albouy et al., 2014; Fernández and Hamilton, 2015). Whereas a species ecological niche is also delimited by their prey and/or predator distribution areas (Elith and Leathwick, 2009), or by a parasite distribution area (Mack et al., 2000). In this study, most of the habitat and environmental conditions (sea temperature and salinity) suitable for southern species already exists in the Bay of Biscay, but such species have not yet been observed, because of biotic interactions or abiotic parameters not accounted for in our model (e.g. biogeographical barriers). Consequently, some southern species arrivals projected for the Bay of Biscay might

not occur. Nevertheless, SDM remain a useful tool for predicting future assemblages because temperature is the main driver in marine communities (Dulvy et al., 2008). Furthermore, sea temperature also increase dimensions of the native areas of many southern species, which would induce a northward shift of the southern limit of their present ecological niche. Moreover, marine species shift have already been observed on the East Atlantic coasts (Iglésias and Lorange, 2016), which leads us to conclude that our results are reliable.

The southern species studied here cannot be considered as invasive (Urban, 2020). However, we cannot exclude that some of them could, in the future, act in the same way as introduced species and cause damage to native communities (e.g. altering ecosystem functions and habitat, reducing native species fitness or causing economic loss (Mack et al., 2000). Climate change and its consequences have already been seen to benefit invasive species (Walther et al., 2009). On this basis, our results raise questions about the ability of Bay of Biscay fish and cephalopod communities to resist the arrival of new species. In addition to the trophic competition previously discussed, damage caused by invasive species can also be related to the species richness of the new area. Indeed, (Elton, 2000) suggested that a community's resistance to invaders increases with its species richness. This means that invaders may proliferate not only because of advantageous traits but also because of the lack of predators (Mack et al., 2000). In our case, the potential loss of species richness within the 50 m isobath would lead to empty ecological niches, which southern species could settle in. The lack of predators in such areas could lead to an invasion, with consequences for native species.

#### **4.5. Limits of the approach and perspectives**

SDMs are useful and reliable tools to predict past, present and future species ranges but they are subject to some limits and uncertainties that are well documented in the literature (Planque et al., 2007; Goberville et al., 2015; Yalcin and Leroux, 2017). The hierarchical filters approach can for example be improved by considering mechanistic information such as species' physiological response to abiotic conditions (e.g. Feng et al., 2020) or by applying a dispersal filter (Allouche et al., 2008). Here, we focus on the limits that are specific to the Bay of Biscay. First, for projections, we considered annual mean environmental parameters and did not take into account the seasonal variability. Second, some pelagic fishes are migratory species and thus are not present in the Bay of Biscay throughout the year. For example, juvenile and pre-adult *Thunnus alalunga* are only present in the Bay of Biscay during summer and early autumn (Sagarminaga and Arrizabalaga, 2010). Third, species occurrences were downloaded from online databases and were therefore not obtained from a well-designed sampling survey, which may have induced an under-representation of non-commercial species, like Gobiidae.

Some studies (e.g. Bruge et al., 2016) revealed that thermal niches for spawning of some commercially targeted species would experience a northward shift. For these species at adult-stage (e.g., *Sardina pilchardus*, *Scomber scombrus*), our results did not project any impact on their future range. Our study could be improved by exploring the potential shifts in the ranges of the juvenile stage of species, such as *Scomber scombrus*, *Sardina pilchardus* and *Engraulis encrasilocus*. Moreover, our modelling approach does not consider a primary productivity filter, which fishes depend on (Cheung et al., 2016a). Finally, genetic plasticity and natural selection, which allow species to adapt to environmental changes, should be taken into account, because they may moderate species shifts. Such phenomena have already been observed in coral reef fishes facing ocean warming and acidification, with results indicating the acclimation and adaptation of some fishes (Rummer and Munday, 2017). In addition, the human pressures on the environment (e.g. industrial fishing, shipping traffic or ocean acidification) are also an important consideration in the shifts of marine species (Lenoir et al., 2020). Finally, to gain a better understanding of the changes in marine communities induced by climate change, trophic interactions resulting from the new assemblages should be investigated.





---

*Chapitre II: Combined impacts of climate change and  
non-indigenous species arrivals on the Bay of Biscay  
trophic network structure and functioning*

---



Dans le premier chapitre, nous avons vu que le changement climatique entrainerait une modification des communautés marines du Golfe de Gascogne, avec des pertes de richesse spécifique dans les communautés actuelles et l'arrivée potentielle d'espèces subtropicales (NIS). Cependant, les modèles de niche ont un certain nombre de limites, et notamment ils ne prennent pas en compte les relations trophiques qui jouent pourtant un rôle majeur dans les limites d'aires de distribution des espèces. Dans ce deuxième chapitre, nous avons exploré les réponses que pourrait avoir le réseau trophique du Golfe de Gascogne suite à l'augmentation de la température de l'eau, entraînant une diminution de la biomasse des groupes les plus impactés par le changement climatique et une accélération des métabolismes, ainsi qu'à l'arrivée potentielle des NIS.

Nous avons pour cela créé six modèles ECOPATH : un modèle actuel servant de référence, un modèle ne comprenant que l'effet du changement climatique sur les espèces indigènes, et quatre modèles simulant également l'arrivée des NIS sous différentes hypothèses de biomasse. Ces modèles comportent 44 groupes trophiques indigènes allant de la production primaire jusqu'aux prédateurs supérieurs, dont 13 groupes monospécifiques d'intérêt commercial, et deux groupes non vivants. Nous y avons ajouté 8 groupes trophiques non indigènes. Nous avons également intégré 11 flottilles de pêche afin de modéliser les principaux métiers exerçant aujourd'hui dans le Golfe de Gascogne. Pour chaque modèle, la routine ENATools, créée par Guesnet et al (2015), a été utilisée afin de calculer huit ENA (Ecological Network Indicators) en faisant sensiblement varier les paramètres de biomasse, P/B, Q/B et régime alimentaire de chaque groupe trophique. Avec ces résultats, nous avons pu comparer statistiquement les six modèles trophiques pour chaque ENA.

Le changement climatique dans le Golfe de Gascogne entrainerait une moindre résistance et résilience du réseau trophique actuel. En effet, la perte de richesse spécifique, notamment chez les démersaux benthophages et piscivores, provoquerait de profonds changements dans le fonctionnement du réseau, avec, par exemple, une augmentation du recyclage et une baisse du ratio détritivorie/herbivorie. Les conséquences de l'arrivée des NIS seraient très variables en fonction du type de groupe trophique et de la biomasse considérée, mais entraineraient de fortes modifications dans la structure du réseau trophique, par exemple avec l'augmentation de la compétition trophique, ou la création d'une cascade trophique. Enfin, les effets cumulés du changement climatique et de l'arrivée des NIS montrent que ces dernières ne compenseraient pas les conséquences dues à la perte de richesse spécifique, mais qu'au contraire, elles pourraient accentuer les modifications du réseau trophique, et complexifier la réponse de l'écosystème aux perturbations.

## **Combined impacts of climate change and non-indigenous species arrivals on the Bay of Biscay trophic network structure and functioning**

Le Marchand M.<sup>1,2</sup>, Ben Rais Lasram F.<sup>3</sup>, Aраignous E.<sup>2</sup>, Saint-Béat B.<sup>4</sup>, Lassalle G.<sup>5</sup>, Michelet N.<sup>2</sup>, Serre S.<sup>2</sup>, Safi G.<sup>2</sup>, Lejart M.<sup>2</sup>, Niquil N.<sup>6</sup> and Le Loc'h F.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzane, France*

<sup>2</sup> *France Energies Marines, 525 avenue Alexis de Rochon, 29280 Plouzané, France. Marie.Lemarchand@univ-brest.fr*

<sup>3</sup> *Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F 62930 Wimereux, France. frida.lasram@univ-littoral.fr*

<sup>4</sup> *IFREMER, Dyneco Pelagos, BP 70, 29208 Plouzané, France*

<sup>5</sup> *INRAE, UR EABX, 50 avenue de Verdun, Cestas Cedex 33612, France*

<sup>6</sup> *Lab BOREA, Team Ecofunc, Université de Caen, CNRS, MNHN, IRD, SU, UA CS 14032, 14000 Caen, France. nathalie.niquil@unicaen.fr*

### **Abstract**

Climate change is known to induce consequences in the ocean realm. In the Bay of Biscay, a previous work has shown that the potential ecological niches of subtropical non-indigenous species (NIS) are projected to expand as a response to the sea temperatures increase by the mid-century under the RCP8.5 IPCC scenario. In this context, the aim of this study is to project the combined effects of changes in indigenous species distribution and metabolism, and NIS arrivals on the functioning of the Bay of Biscay trophic network. To do so, we created six different Ecopath foodweb models, i.e. a “current situation” trophic model and five “future” trophic models. The latest five models included various NIS biomass combinations to reflect different potential scenarii. For each model, 8 Ecological Networks Analysis (ENA) indices, describing the properties of the food web resulting of the whole interactions between organisms, have been calculated. Our results highlighted that the rising temperature increased the quantity of energy passing through the system, due to the productivity increase. A decrease in the biomass of some trophic groups due to the reduction of their potential ecological niches has also led to changes in the structure of the food network. The arrival of NIS was projected to change the fate of the organic matter within the ecosystem, with higher cycling, relative ascendancy and a chain-like food web. It would also cause a new trophic competition which would modify the current trophic interaction and thus the foodweb structure, with a lower omnivory and a higher detritivory. The combined impacts (increasing temperatures and NIS arrivals) would induce a less resilient and less resistant system.

**Key words:** climate change, non-indigenous species, Ecological Network Analysis, foodweb modeling, emerging properties, fisheries

## 1. Introduction

Impacts of climate change on marine biodiversity and ecosystem functioning have been extensively studied over the last two decades (Harvell et al., 2002; Poloczanska et al., 2013; Lenoir et al., 2020). At global scale, several studies predicted the effects of climate change on marine ecosystems (Parmesan and Yohe, 2003; Butchart et al., 2010; Poloczanska et al., 2013; Lotze et al., 2019). Yet, there is a need of local studies, which would respond to environmental drivers, in order to adapt the management policies (Lopez y Royo et al., 2009; Riera et al., 2016), especially in coastal areas that are already submitted to various human-induced pressures (i.e. eutrophication, fishing, recreational activities, pollutions, marine structures such as windfarms...). Besides, climate change is expected to have greater impacts on coastal areas than in open ocean (Wong, 2014). As a consequence of the temperature increase and the arrival of subtropical species (Cheung et al., 2012) marine communities in temperate coastal areas are increasingly subject to tropicalisation.

The Bay of Biscay is located in the northeastern part of the Atlantic Ocean, along the French coast, in the temperate latitudes, already submitted to temperature warming (Michel et al., 2009; Irigoien et al., 2011; Costoya et al., 2015). This change in temperature induced a modification of the local fish' communities, with a decrease in their abundance and a shift in their distribution range (Costoya et al., 2015; Iglésias and Lorange, 2016; Delgado et al., 2018). Indeed, a recent study modeling the projected potential ecological niche of 163 indigenous species revealed that some of them would perform westward or northward shifts by 2050 under RCP scenarii 2.6 and 8.5 (Le Marchand et al., 2020). This study also projected the arrival of southern non-indigenous species (NIS) in the Bay of Biscay as a consequence of a northward shift from their native ranges. For example, some subtropical species have already been recorded in the south of the Bay of Biscay, such as *Pagellus bellottii* (Iglésias and Lorange, 2016). However, one of the major limits of this study was the lack of consideration of trophic interactions. Indeed, species trophic interactions create a complex network of fluxes, translating organism's behaviors such as predation or herbivory (Montoya et al., 2006). There are now evidences that warming temperatures affect the ecosystem trophic dynamics (Lercari et al., 2018; Kwiatkowski et al., 2019; Baird et al., 2019), notably due to the effects of trophic cascades (Doney et al., 2012). For example, in upwelling area of North California, an end-to-end model projected a decrease of productivity for all trophic levels due to climate change (Ruzicka et al., 2016). Furthermore, it has been proved that the arrival of invasive species may alter the structure and functioning of food webs (Baxter et al., 2004; Nehls et al., 2006; Baird et al., 2012).

In the Bay of Biscay, Le Marchand et al. (2020) revealed that 54% of fish and cephalopod species would not undergo any range shift by 2050 under RCP8.5 scenario even if NIS would arrive during the same period. It is worth noting that these authors defined NIS as

species currently out of the southern border of the Bay of Biscay and which presence area is about to expand with climate change. They are not invasive species *stricto sensu* (i.e. introduced by humans, having no predator, opportunistic, fast and drastic increase in abundance (Mack et al., 2000)). In the context of climate change, the combined impacts of changes in indigenous species distribution and metabolism, and NIS arrival on trophic network properties are poorly investigated, although they are crucial for ecosystem management and policies (Halpern et al., 2015).

Given the impacts of climate change on the structure and functioning of the marine ecosystems, it is necessary to have reliable indicators that make possible to follow and anticipate ecosystems changes. Several types of indicators, such as Ecological Network Analysis indices describe ecosystems functioning. Ecological Network Analysis (ENA) are a set of indicators based on the analysis of the quantified flux (i.e. carbon or energy) within a trophic network (Ulanowicz, 1986; Niquil et al., 2012). The main goal of these indicators is to characterize the functioning of a system (Niquil et al., 1999) and to emphasize the foodweb holistic properties (Fath et al., 2007). They permit to compare the trophic network through different conditions (Baird et al., 1991). For instance, ENA indices enable exploring the evolution of a system as a result of an environmental change (Paar et al., 2019) or anthropogenic pressure (Bueno-Pardo et al., 2018). ENA indicators can also be applied through the modeling of the effects of coastal structures (e.g. the construction of a port, a windfarm...) to anticipate environmental assessment (Raoux et al., 2018). In recent years, ENA indices have been proposed as very promising indicators for assessing marine ecosystems' Good Environmental Status (Niquil et al., 2012), as targeted by the "Food Webs" descriptor of the Marine Strategy Framework Directive and proposed as tools for managers of the environment (Safi et al., 2019; Fath et al., 2019).

The aim of this study is to investigate the possible consequences of climate change, coupling the decrease of the potential ecological niche of indigenous species and a change in their metabolism with the arrival of NIS. The Bay of Biscay ecosystem trophic functioning will be assessed following various biological hypotheses by the mid-century and under the IPCC scenario RCP8.5. To do so, Ecopath models and ENA indicators were applied to the Bay of Biscay. To take into account uncertainties in the potential NIS biomasses, six models which progressively vary the NIS biomasses were built.

## 2. Material and methods

### 2.1. Study area

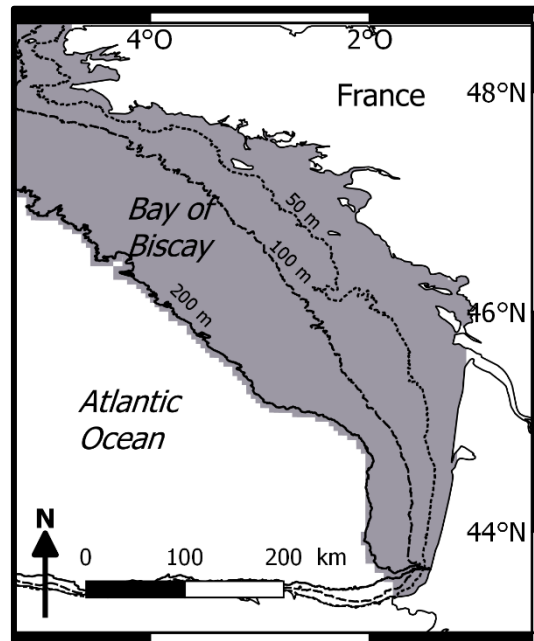


Figure 1: Geographical location of the study area: in grey, the French part of the Bay of Biscay continental shelf (30 - 200 meters depth).

The Bay of Biscay is a large gulf located on the Eastern side of the North Atlantic Ocean (Figure 1). It is bordered by the Spanish (43.5°N) and French coasts and by the English Channel in the North (48.3°N). It is the first fishing area in Europe with about 100 000 tons of fish and shellfish caught every year by French and European fishermen (<http://ices.dk/marine-data>). Our study is focused on the French part of the Bay of Biscay continental shelf (30 - 200 meters depth). The Bay of Biscay is already impacted by climate change, as the sea temperature increased by  $0.2^{\circ}\text{C}\cdot\text{decade}^{-1}$  from 1965 to 2004 in the upper 200m layer (Michel et al., 2009).

### 2.2. Ecopath model

The Ecopath with Ecosim (EwE) software is a worldwide used tool for modeling marine trophic networks. The Ecopath routine provides a snapshot of energy fluxes between different functional groups, from plankton to marine mammals (Christensen and Walters, 2004). A functional group is composed of one to several species with identical trophic behavior.

With Ecopath, the energy fluxes are modeled with two main equations. The first one calculates the production and is defined as:

$$\text{Production} = \text{fishery catch} + \text{predation mortality} + \text{net migration} + \text{biomass accumulation} + \text{other}$$



Formally, for a functional group  $i$  and a predator  $j$ , this equation can be written as:

$$B_i \times (P/B)_i = Y_i + \sum_j (B_j \times (Q/B)_j \times DC_{ij}) + Ex_i + Bacc_i + B_i(1 - EE_i) \times (P/B)_i \quad (1)$$

where  $B$  is the biomass density ( $t.km^{-2}$ ),  $P/B$  is the production rate ( $year^{-1}$ ),  $Y$  is the total catch ( $t.km^{-2}$ ),  $Q/B$  is the consumption rate ( $year^{-1}$ ),  $DC$  is the diet composition ( $DC_{ij}$  is the proportion of  $i$  in the diet of  $j$ ),  $Ex$  is the net migration rate ( $year^{-1}$ ),  $Bacc$  is the biomass accumulation ( $year^{-1}$ ) and  $EE$  is the ecotrophic efficiency.

The second equation is related to the consumption:

$$\text{Consumption} = \text{production} + \text{respiration} + \text{unassimilated food}$$

Formally, this equation for a functional group  $i$  and a predator  $j$  can be written as:

$$B_i \times (Q/B)_i = B_i \times (P/B)_i + R_i + U_i \quad (2)$$

where  $R$  is the respiration ( $t.km^{-2}$ ) and  $U$  is the unassimilated food rate.

The models are then balanced by adjusting the  $EE$  when it is greater than 1. Indeed, the  $EE$  represents the part of the biomass group that is consumed or fished, so  $EE$  cannot be higher than 1.  $EE$  are adjusted by modifying the predation pressure in the diet composition matrix.

## 2.3. Current model: 2007-2016

### 2.3.1. Structure

The current model is composed of 52 compartments from mammals and seabirds to detritus, based on pre-existing models: Lassalle et al. (2011) and Moullec et al., (2017). Forty-four compartments are currently composed of species indigenous to the Bay of Biscay. Marine mammals were divided in two groups, according to their size: the baleen whales are more than 10 m long and the toothed whales are less than 10 m long. Seabirds were also divided in two groups, according to their feeding strategies. The plunge and pursuit divers are composed by gulls and kittiwakes and the surface feeders by gannets and auks. There are 21 groups of fishes: two groups of chondrichthyans (large piscivorous sharks and small sharks and rays), 13 monospecific groups of fishes targeted by fisheries (i.e. seabass, blue whiting, hake, whiting, megrim, sole, plaice, horse mackerel, sardine, anchovy and pout) and 8 plurispecific groups (i.e. anglerfishes (two species), mackerels (two species), flatfishes (benthos feeders), demersal benthos feeders, demersal piscivorous, demersal planctonivorous, pelagic piscivorous and

pelagic planctonivorous). Cephalopods are separated in two groups. The benthic ones are represented by octopus and cuttlefishes and the pelagic ones by squids. There are 8 benthic invertebrate groups (i.e. Norway lobster, lobsters/crabs, shrimps, carnivorous and necrophagous benthic invertebrates, subsurface deposit feeders invertebrates, surface suspension and deposit feeders, benthic meiofauna and suprabenthic invertebrates). Zooplankton is divided in 3 groups according to their size: microzooplankton (<200  $\mu\text{m}$ ), mesozooplankton (200-2000  $\mu\text{m}$ ) and macrozooplankton (>2000  $\mu\text{m}$ ). Phytoplankton is divided in two groups (small and large), in addition to a primary benthic producers group. There is also a group of bacteria, a group of detritus and a group of discards.

Added to these 44 compartments, there are 8 groups of NIS fishes: 3 monospecific groups of fishes targeted by fisheries in their original habitat and which would be potentially targeted by the Bay of Biscay fisheries (i.e. hake, horse mackerel and gilt sardine) and 5 plurispecific groups (i.e. flatfishes, demersal benthos feeders, demersal piscivorous, pelagic piscivorous and pelagic planctonivorous).

These groups have the same trophic function (same prey and same predators) than those already present in the Bay of Biscay, which we named “mirror group” in this study.

The consistency of the Current model was checked with the Ecopath PREBAL tool (Link, 2010).

### **2.3.2. Inputs in the Current model**

#### **2.3.2.1. Fishes**

The current biomasses of monospecific fish groups targeted by fisheries were calculated from stocks assessments (<http://www.ifremer.fr/SIH-indices-campagnes/>). Following Lassalle et al. (2011) and due to a lack of data, the current biomasses of the six plurispecific fish groups were estimated by Ecopath using an EE of 0.8 for pelagic piscivorous and of 0.95 for the other groups. The current biomasses of large piscivorous sharks and small sharks and rays were estimated by Ecopath with an EE of 0.6 and 0.8 respectively (Moulllec et al., 2017) (Annexe 4). The diet matrix was obtained from previous Ecopath models of the Bay of Biscay (Lassalle et al., 2011; Moulllec et al., 2017).

To maintain the same model structure for the different models, because ENA indices are sensitive to model topology (Fath et al., 2013), the NIS were considered in the Current model with biomasses close to 0 (i.e.  $0.0001\text{t.km}^{-2}$ ). The NIS plurispecific group diets were the same as their current mirror groups. The diet of the three monospecific NIS groups were compiled from Fishbase (<https://www.fishbase.de/>).

For all of the 29 fish groups, the P/B ratios (Annexe 6) were calculated with the empirical equation, for a fish species  $i$ :

$$P/B = M_i + F_i = (K_i^{0.65} \times L_{\infty_i}^{-0.279} \times T^{0.463}) + (Y_i / B_i) \quad (3)$$

where  $k$  is the growth parameter from the Von Bertalanffy Growth Function ( $\text{year}^{-1}$ ) for each species ([www.fishbase.fr](http://www.fishbase.fr)),  $L_{\infty}$  is the asymptotic length (cm),  $T$  is the mean temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) over the current model period (i.e. 2007-2016),  $Y$  is the yield ( $\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}$ ) and  $B$  is the biomass ( $\text{kg}\cdot\text{year}^{-1}$ ). The temperature assigned depended on the species vertical habitat, which was provided by Le Marchand et al. (2020):  $9.74^{\circ}\text{C}$  for benthic and demersal (bottom temperature),  $11.66^{\circ}\text{C}$  for benthopelagic (mean water column temperature) and  $12.26^{\circ}\text{C}$  for pelagic species (surface temperature).

For all of the 29 fish groups, the Q/B ratios (Annexe 6) were calculated with the empirical equation, for a species  $i$ :

$$\text{Log}_{10}(Q/B) = 6.37 - 1.5045 \times \text{log}_{10}T' - 0.168 \times \text{log}_{10}W_{\infty_i} + 0.1399 \times \text{Pf} + 0.2765 \times \text{HD} \quad (4)$$

where  $T'$  is the mean temperature of sea water calculated by  $1000/(T + 273.75)$ ,  $W_{\infty}$  is the asymptotic weight (g),  $\text{Pf}$  and  $\text{HD}$  are two dimensionless variables ( $\text{Pf} = 0$  for herbivorous and detritivorous species, 1 for others;  $\text{HD} = 0$  for carnivorous species, 1 for others).

However, for five plurispecific groups (i.e. southern flatfishes, southern demersal benthos feeders, southern piscivorous, demersal planctonivorous and southern pelagic planctonivorous), some of the group's species were not documented enough to calculate the Q/B. So, the choice was made to use the default P/Q ratio of 0.25 instead (Annexe 4) (Christensen et al., 2005).

### **2.3.2.2. Cephalopods**

Given that no stock estimation was available for cephalopods, their biomasses were estimated by Ecopath in the current model, using an EE of 0.95 (Lassalle et al., 2011). The current P/B and Q/B ratios were taken from Sánchez and Olaso (2004), as did Lassalle et al. (2011).

### **2.3.2.3. Benthic invertebrates**

The Norway lobster, lobsters/crabs and shrimps biomasses, P/B, Q/B and diets were obtained from Moullec et al. (2017). The biomasses used by Lassalle et al. (2011) were estimated from non-spatialized data and were inadequate for our models. Consequently, the current biomasses of the others five groups of benthic invertebrates (i.e. carnivorous and

necrophageous benthic invertebrates, subsurface deposit feeders invertebrates, surface suspension and deposit feeders, benthic meiofauna and suprabenthic invertebrates) were estimated by Ecopath using an EE of 0.95.

#### **2.3.2.4. Bacteria, Zooplankton and primary production**

The bacteria and detritus inputs were taken from Lassalle et al. (2011). The zooplankton and primary production groups' biomass, P/B, Q/B and zooplankton diets were obtained from Moullec et al. (2017). The zooplankton biomasses were estimated by their Ecopath model, and the primary production was estimated according to SeaWifs data, assuming an EE of 0.95.

#### **2.3.2.5. Mammals and birds**

Mammals and birds' biomass inputs, P/B, Q/B and diets' composition are identical as those from Moullec et al. (2017) (for mammals) and Lassalle et al. (2011) (for seabirds). Mammals feed mainly on pelagic fishes. Birds' biomasses were estimated from ROMER and ATLANCET surveys, which are aerial census surveys.

### **2.3.3. Fisheries**

The fisheries data were obtained from the International Council for the Exploration of the Sea (ICES; <http://ices.dk/marine-data/Pages/default.aspx>), from 2007 to 2016. To get a more realistic Ecopath model, we integrated the 10 main fleets in the area: bottom trawlers targeting demersal fishes (23% of French total catches over the period), purse seine (15%), bottom trawlers targeting Norway lobster (13%), gillnets larger than 15 meters (13%), pelagic trawlers targeting small pelagic fishes (10%), gillnets lower than 15 meters (7%), pelagic trawlers targeting demersal fishes (6%), long-lining and line (5%), pelagic trawlers targeting tunas (4%) and Danish seine (4%). European fishermen were also included, mostly coming from Spain (29% of catches from foreign ships), United Kingdom (10%) and Belgium (6%). This information was included in the ICES dataframes.

#### **2.3.3.1. Landings**

The proportions of each fleet in the landings were calculated from OBSMER/Ifremer reports (<https://archimer.ifremer.fr/doc/00619/73122/>). ICES dataframes provide total biomass caught for every species per year. We applied the percentage calculated from OBSMER to ICES data and obtained for each Ecopath group the total biomass caught by every fleet, from 2010 to 2016. The landings inputs are an annual mean of those results.

### **2.3.3.2. Discards**

Discards were calculated similarly to landings. Indeed, OBSMER reports includes the discards' rates for each species and each fleet, from 2010 to 2016. Those rates were applied on ICES catches to get annual means over the period.

## **2.4. Projections**

In order to study the effects of NIS arrivals, we developed a comparative approach by creating 5 other Ecopath models based on different communities' changes from the current one (2007 – 2016), previously described. We built these models for the mid-century (2041 – 2050) under the IPPC scenario RCP8.5. We integrated in these models the impacts of climate change on the Bay of Biscay species by taking into account (i) the evolution of fish and cephalopod biomasses (based on Chaalali et al. (2016)) due to the evolution (gain or loss) of their potential ecological niche (calculated in Le Marchand et al. (2020)); and (ii) the changes in the organism's production and consumption. The 5 hypotheses of the future evolution of the Bay of Biscay foodweb illustrate both climate change effects and a variation in the NIS biomasses.

### **2.4.1. Common basis of the 5 future models**

The 5 hypotheses simulate a progressive variation of the NIS biomasses, which are therefore the only parameters to change between the 5 models. The common basis of the 5 hypotheses integrates the effects of climate change on fish and cephalopod distributions predicted for the mid-century under RCP8.5 as presented in the previous section.

#### **2.4.1.1. Future biomasses**

Species that are projected with no range shift keep the same biomass as in the Current model. For the species that are projected to undergo a range loss (Le Marchand et al., 2020), a reduction in their biomass is applied according to the reduction of their potential ecological niche by 2050 under RCP8.5 (see Chaalali et al. (2016)): anglerfishes (-3.12%), whiting (-17.15%), megrim (-3.75%), plaice (-9.73%), flatfishes (-4.89%), demersal benthos feeders (-0.21%), demersal piscivorous (-18.64%), pelagic planctonivorous (-1.21%) and sharks & rays (-0.07%) (Annexe 5).

The biomass of cephalopods, benthic invertebrates, zooplankton, phytoplankton and bacteria estimated by the current model were used as inputs for the 5 future hypotheses, without any change since their potential ecological niche were not modeled in this study.

#### **2.4.1.2. Future P/B and Q/B**

As temperature is a parameter of both equations ((3) and (4)), the future P/B and Q/B ratios were different from current ones. The projected water temperatures by mid-century under RCP8.5 have already been calculated in Le Marchand et al. (2020) by averaging the outputs of three general circulation models, and according to fishes habitat depth: 10.03°C for benthic and demersal, 12.34°C for benthopelagic and 13.03°C for pelagic species. The temperature depend on the depth at which the species is found. For groups with several species, the P/B and Q/B were averaged and weighted by the biomass of each species (Annexe 6).

For the cephalopods, benthic invertebrates, zooplankton and primary producers, we decided to apply the same alteration of the P/B and Q/B ratios than those observed for fishes. Thus the anomalies between current and projected P/B and Q/B values for fishes were calculated and it appeared that the future P/B and Q/B were 2% greater than current ones. As a consequence, an increase of 2% of the P/B and Q/B was applied to the cephalopods, benthic invertebrates, zooplankton and primary producers (Annexe 6).

Finally, as homeotherms, mammals and seabirds' P/B and Q/B ratios remained unchanged under climate change scenarii.

#### **2.4.1.3. Fisheries**

For future models, we made the hypothesis that fishing effort would be the same as current model. The NIS were hypothesized to be fished at the same rate and by the same fleet than their mirror group. However, discards were out to zero for species under quota in the 2050 models, to take into account the European "zero discard" objective. Consequently, landed discards were added to landings inputs.

### **2.4.2. Projected models specificities**

#### **2.4.2.1. Scenario 1: ClimOnly**

No NIS arrive in the Bay of Biscay. This model integrates only the effects of climate change on the species present in the current model in the Bay of Biscay (i.e. decrease of some fish biomasses due to the reduction of potential ecological niche and increased P/B and Q/B ratios). For the ClimOnly model, the NIS biomasses were fixed at 0.0001 t.km<sup>-2</sup> and maintained fully consumed (EE > 0.95) (Figure 2).

The following four scenarii are added to the conditions of ClimOnly.

#### **2.4.2.2. Scenario 2: NISPel**

Only pelagic NIS arrive in the Bay of Biscay. For the NISPel model, the flatfishes and demersal NIS biomasses were fixed to 0.0001 t.km<sup>-2</sup> and the NIS pelagic biomasses were estimated by Ecopath, using an EE of 0.8 for piscivorous and 0.95 for other groups (Figure 2).

#### **2.4.2.3. Scenario 3: NISEqual**

The NIS arrivals balance the loss of biomass due to species impacted by climate change in the Bay of Biscay. The biomasses of main functional groups remain the same than in the current model. As the groups impacted by climate change are mainly demersal and benthic species, this hypothesis models mostly the arrival of demersal and benthic NIS. For the NISEqual model, the southern group biomasses were equal to the biomass reduction of their mirror current trophic groups due to climate change (Figure 2).

#### **2.4.2.4. Scenario 4: NIS++**

No restriction in the NIS arrivals. For the NIS++ model, biomasses have been estimated by Ecopath, with an EE of 0.8 for pelagic piscivorous NIS and 0.95 for other groups, as we supposed their EE would be the same than the indigenous groups (Figure 2).

#### **2.4.2.5. Scenario 5: NISFew**

The NIS biomasses estimated in the NIS++ were divided by 5, as the NIS++ scenario projected very high biomasses of NIS, which seems unlikely. We divided the NIS biomasses by 5 to find an intermediate situation between the absence of species and high biomasses (Figure 2). Thus, NISFew is related to NISEqual and NISPel but integrating pelagic and demersal species in a moderate way.

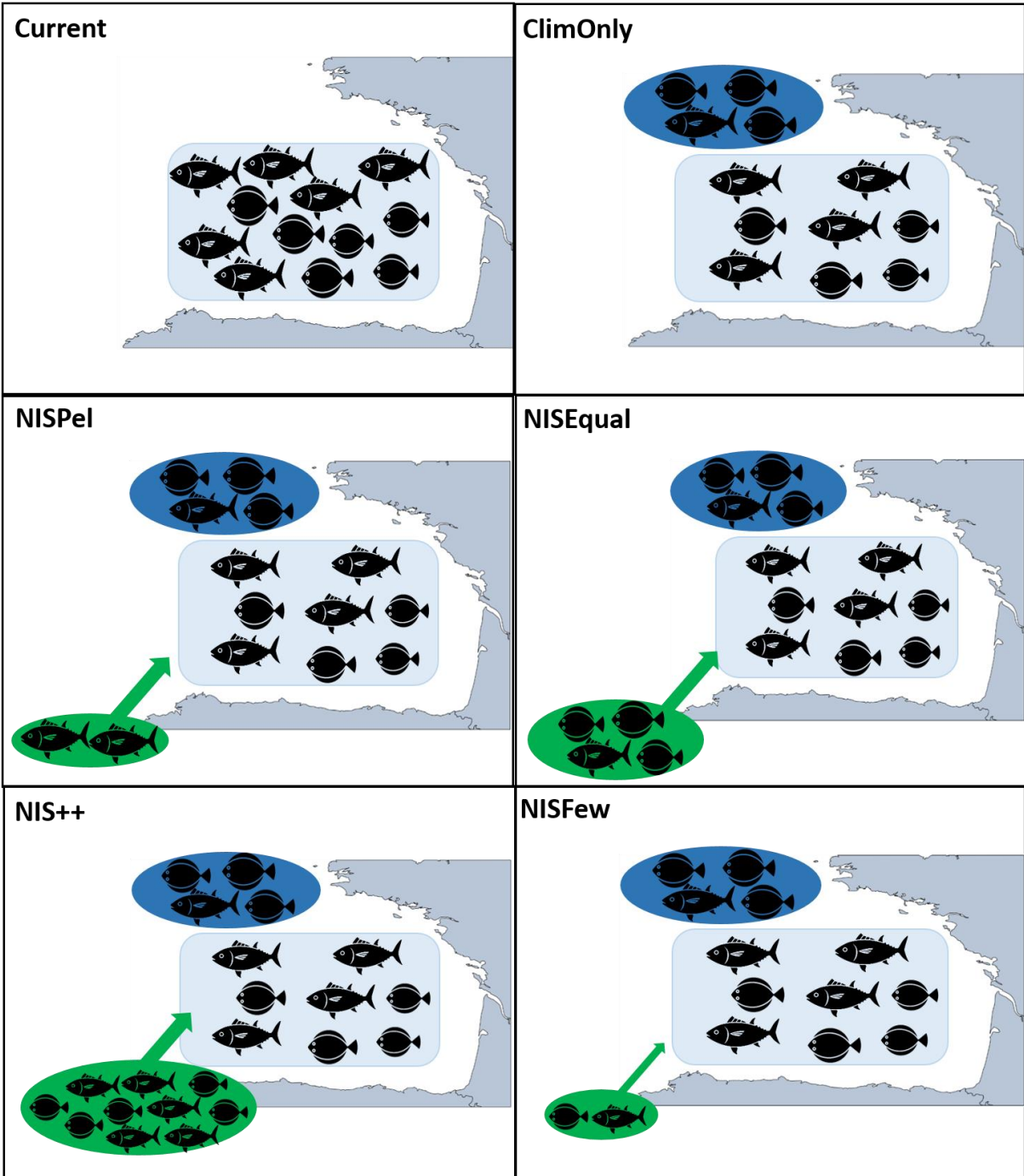


Figure 2: Diagram of the current model (2007-2016) and the 5 projected scenarii (2041-2050). The blue shapes represent the Bay of Biscay species (light blue for species not impacted by climate change and deep blue for species with a reduced biomass due to climate change). The green shapes represent the non-indigenous species (NIS). Tuna shape represents the pelagic and benthopelagic species, flatfish shape represents the benthic and demersal species. The size of the green circle is function of the NIS biomass.



## 2.5. ENA

The Ecological Network Analysis indices (ENA), which reveal the hidden properties of food webs were used to highlight the effect of climate change and arrivals of new species in the Bay of Biscay. A set of 5 indices currently calculated in the Matlab routine ENATools (Guesnet et al., 2015) were selected: mean trophic level of captures (MTL<sub>c</sub>), total system throughput (TST), Finn cycling index (FCI), relative ascendancy (A/C), and system omnivory index (SOI), and 3 new indices (Averaged Mutual Information (AMI), Mean Trophic Level 3.25 (MTL<sub>3.25</sub>) and Detritivory/Herbivory ratio (D/H)) added to this routine were calculated in order to obtain a detailed description of the foodweb structure and functioning (Table 1).

The Matlab routine ENATools, takes account of the inputs uncertainties. It runs Monte-Carlo simulations to create a group of different versions of one Ecopath model, which inputs parameters vary according to the Ecopath pedigree. The pedigree stands for the percentage of uncertainty of every inputs: it varies from 1 (the data is reliable: 0% of variation in ENATools) to 0 (the data was estimated by Ecopath and not coherent: 100% of variation in ENATools) (Guesnet et al., 2015) (Annexe 7). For each model, the ENATools routine created 100 simulations varying the inputs for biomasses, P/B and Q/B ratios and the diet composition accordingly to the pedigree. For each model, we obtained 100 values for each ENA indicator.

The significant difference between ENA values of each scenario was tested by a non-parametrical test of Wilcoxon-Mann-Whitney, as conditions of normality were not met.

For greater clarity in the results, we separated the ENA into two groups according to what they reflect: the network ENA (TST, FCI, AC and AMI) and the diet ENA (MTL<sub>c</sub>, MTL<sub>3.25</sub>, SOI and D/H).

Table 1: Description of the ENA indices.  $T_{ij}$  is the flow from a group  $i$  to a group  $j$ ;  $TL_i$  trophic level of the group  $i$ ;  $z_i$  is the import into the system;  $y_i$  is the export from the system;  $B_i$  is the biomass of the group  $i$ ;  $Q_i$  is the consumption of the group  $i$ ;  $O_i$  omnivory index of the group  $i$ ;  $D$  is the flows from detritus and  $H$  is the flows from primary producers. The \* indicates the indicators that have been added to the basic ENATools routine.

Indicators	Definition	Formula	Reference
Total System Throughput (TST) /t.year <sup>-1</sup>	Sum of all fluxes in the system	$\sum_{ij} T_{ij} + z_i + y_i$	Ulanowicz (1986)
Finn's cycling (FCI) %	Fraction of all system fluxes that are recycled	$\sum_j \frac{\sum_i T_{ij} + z_i}{TST}$	Finn (1976)

Relative Ascendency (A/C) no units	Quantification of the degree of organization of the system	$-\frac{\sum_{i,j} T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij} TST}{T_i T_j}\right)}{\sum_{i,j} T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij}}{TST}\right)}$	Ulanowicz (1986)
Averaged Mutual Information* (AMI) no units	Quantification of the exchange between compartments	$K \sum_{i,j} \left(\frac{T_{ij}}{TST}\right) T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij} TST}{T_i T_j}\right)$	Hirata and Ulanowicz (1984)
Mean Trophic Level 2 (MTL2) no units	Mean trophic level of consumers	$\frac{\sum_i TL_i \times B_i}{\sum_i B_i}$	Pauly et al (1998)
Mean Trophic Level 3.25* (MTL <sub>3.25</sub> ) no units	Mean trophic level of predators (all species with > 3.25)	$\frac{\sum_i TL_i \times B_i}{\sum_i B_i}$	(Shannon et al., 2014)
System Omnivory Index (SOI) no units	Mean consumer omnivory index	$\frac{\sum_i \sum_j [TL_j \times (\sum_j TL_j \times DC_{ji})] \times \log T_j}{\sum_i \log T_j}$	Christensen and Pauly (1993)
Detritivory/Herbivory* (D/H) no units	Ratio between detritivory and herbivory	$\sum Detritivory / \sum Herbivory$	Kay et al (1989)

Moreover, we explore the ENA behavior according to the different scenarii using a Principal Component Analysis (PCA). The PCA was performed with the ade4 package of the R software (v 3.6.1).

### 3. Results

#### 3.1. General trends

In the current model, the trophic levels ranged from 1 to 4.49 (large pelagic sharks) (Figure 3). The TL I was composed of 5 groups (i.e. 3 groups of primary producers, detritus and discards) and represented 63.59% of the total biomass. The TL II encompassed heterotrophic bacteria, zooplankton and a part of the zoobenthos species, mainly subsurface deposit feeders, and represented 26.76% of the total biomass. The TL III was composed of the major part of fish groups (e.g. demersal piscivorous, *Trachurus trachurus*, *Solea solea*...) and represented 9.29% of total biomass. The TL IV corresponded to top-predators and represented only 0.96% of total biomass.

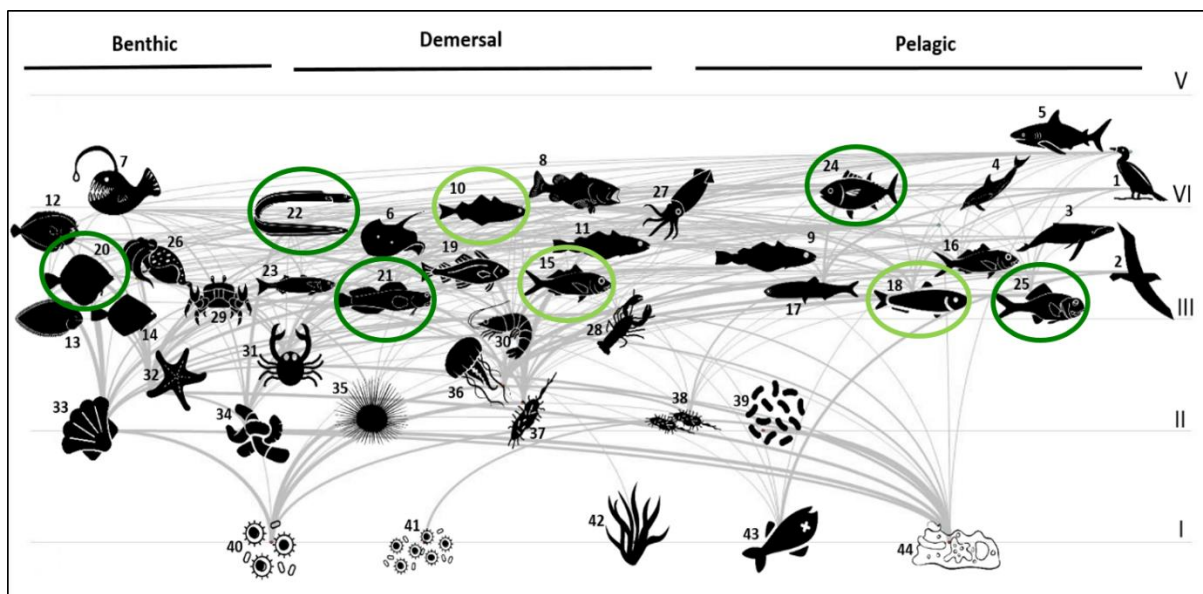


Figure 3: Current trophic network in the Bay of Biscay. The grey links illustrates the fluxes between functional groups and roman numbers correspond to the trophic levels. The circles correspond to the indigenous groups with an NIS mirror: dark green for plurispecific groups and light green for monospecific groups. The numbers correspond to species or functional groups: 1: plunge and pursuit seabirds; 2: surface feeders seabirds; 3: baleen whales; 4: toothed whales; 5: large pelagic sharks; 6: demersal sharks and rays; 7: anglerfish; 8: sea bass; 9: blue whiting; 10: hake; 11: whiting; 12: megrim; 13: sole; 14: plaice; 15: horse mackerel; 16: mackerel; 17: anchovy; 18: sardine; 19: pout; 20: flatfishes; 21: demersal benthos feeders; 22: demersal piscivorous; 23: demersal planctonivorous; 24: pelagic piscivorous; 25: pelagic planctonivorous; 26: cephalopods benthic; 27: cephalopods pelagic; 28: Norway lobster; 29: lobsters/crabs; 30: shrimps; 31: carnivorous and necrophageous benthic invertebrates; 32: subsurface deposit feeders; 33: surface suspension and deposit feeders; 34: benthic meiofauna; 35:suprabenthic invertebrates; 36-37-38: macro-mezo-microoplankton; 39: bacteria; 40-41: large and small phytoplankton; 42: benthic primary producers; 43: discards; 44: detritus.

Pictograms credits: ©Noun Project: Brand Mania; Laymik; Philipp Lehmann; Vrijlansier; Parkjisun; Jessica Smith; Ealancheliyan s; Örn Smari Gislason; Vega Asensio; Pixelz Studio; Krishna Creative; Creative Stall; Mario Bieh; Glyph.faisalovers; monkik; Made; Vladimir Belochkin; Gemma Evans; mindgraphy.

### 3.2. ENA indices

The first two axes of the PCA (Figure 4) explain 69% of the variance, only those ones are presented. The first axis (horizontal – 51.5% of the variance) was carried by the indices  $MTL_{3,25}$  (18.21%), AMI (18.07%), A/C (16.86%), SOI (16.63%) and TST (13.02%). The second axis (vertical – 17.9% of the variance) was carried by FCI (55.78%) and D/H (21.78%). The Current and NISPel models stood out from all the other models. The Current model stands out with a lower TST, FCI and  $MTL_{3,25}$  than the other models but a stronger SOI. On the other hand, NISPel stands out with high values of A/C and AMI and low values of SOI and  $MTL_{3,25}$ . In addition, the SOI and AMI indices are in opposition. There is also a strong independence of  $MTL_{3,25}$  on  $MTL_c$ .

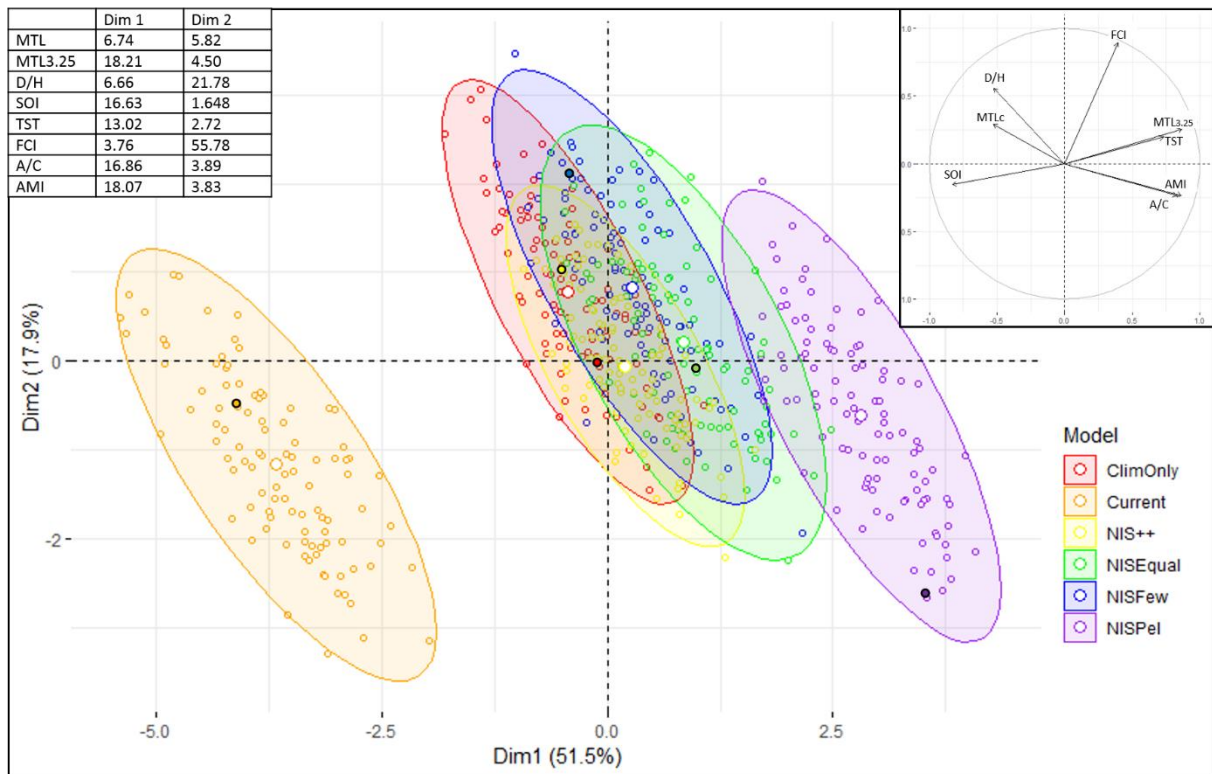


Figure 4: Principal Component Analysis of the six models (Current, ClimOnly, NISPel, NISEqual, NIS++, NISFew) and the 8 ENA indices (Total System Throughput (TST), Finn’s cycling (FCI), Relative Ascendency (AC), Averaged Mutual Information (AMI), Mean Trophic Level catches (MTLc), Mean Trophic Level 3.25 (MTL<sub>3.25</sub>), System Omnivory Index (SOI) and Detritivory/Herbivory (DH)). Each model includes all 100 simulations made with ENATools. The solid dots framed in black represent the initial models before applying any changes to parameters based on the ENATools routine. The white dots represent the average model (i.e. the centroid of each model). The table at the top left shows the absolute contributions of each ENA for the two axes (in %).

### 3.3. Network ENA

The TST increased significantly between the current model and the projected ones (Figure 5 – Table 2). The total flux in the system was 6076 ( $\pm 204$ ) t.km<sup>-2</sup>.year<sup>-1</sup> in the current model and increased by 15% under the future hypotheses. However, there were no significant differences in the TST between the projected hypotheses.

The mean A/C ratio in the current model was 0.222 and it significantly increased up to 0.231 under ClimOnly (Figure 5 – Table 2). Significant differences were observed between projected models. The highest A/C ratio values were recorded under NISPel and NISEqual hypotheses, with a mean of 0.248 and 0.242 respectively. While lower A/C ratio values models were recorded for the ClimOnly, NISFew and NIS++ hypotheses.

The AMI increased significantly between the current model and ClimOnly (Figure 5 – Table 2). There were significant differences between the projected hypotheses. The NISPel

and NISEqual hypotheses got the highest values (mean of 1.194 and 1.172 respectively), whereas the ClimOnly, NISFew and NIS++ got lower values (mean of 1.129 and 1.143 respectively).

A significant increase of the FCI was obtained with the projected scenarii (Figure 5 – Table 2). The Current scenario had significantly lower FCI value than all the other scenarii (16.85%). The ClimOnly, NISEqual and NISFew models had the highest FCI values and the values were not significantly different between each other. The NISPel and NIS++ models had intermediate values between current and the other three scenarii.

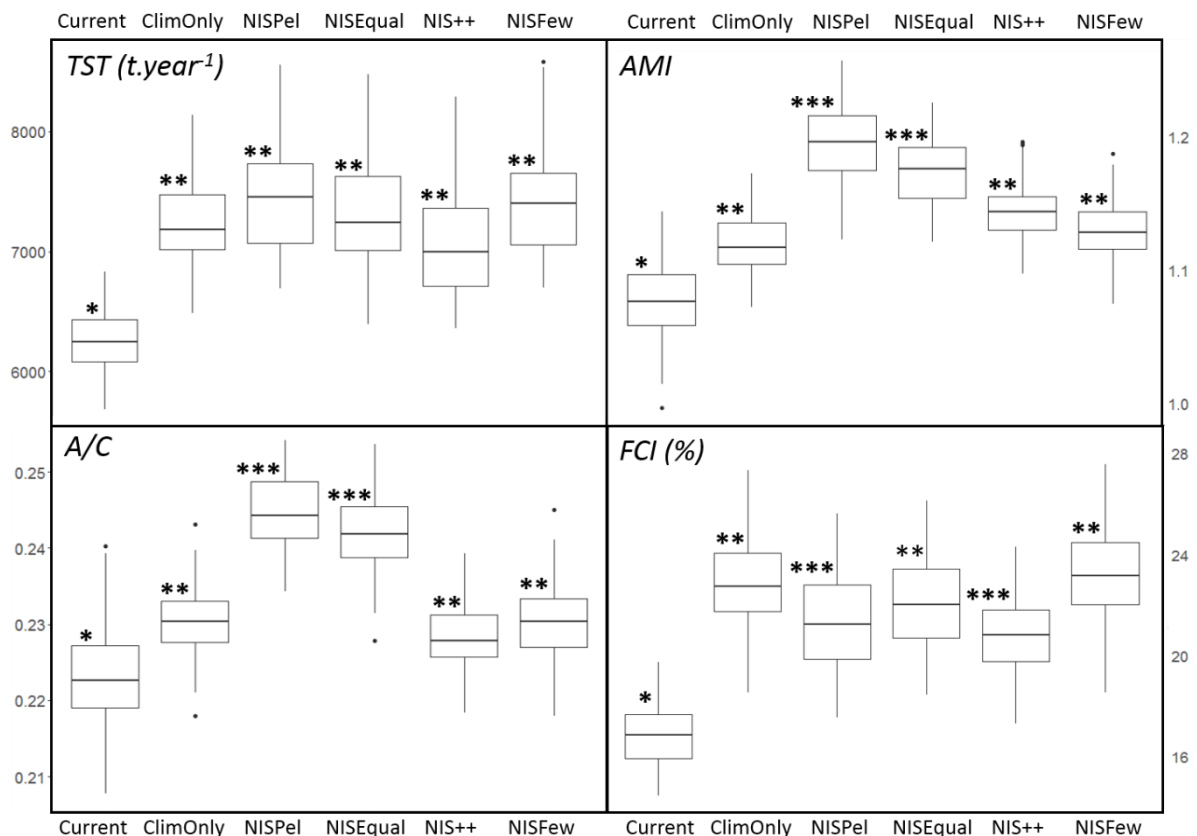


Figure 5: Boxplots of network ENA indices values (Total System Throughput (TST), Averaged Mutual Information (AMI), Relative Ascendency (AC) and Finn’s cycling (FCI), comparing the Current model and the 5 projected scenarii (ClimOnly, NISPel, NISEqual, NIS++, NISFew). The symbols correspond to the significance of the differences between the scenarii, with a Wilcoxon-Mann-Whitney t-test ( $p$ -value  $< 0.05$ ): two models with a different symbol are significantly different.

### 3.4. Diet ENA

There was a significant increase in the MTLc of the ClimOnly model: it was significantly higher compared to the current one (Figure 6 – Table 2). A significant decrease of the MTLc was recorded for the NISPel and NIS++ hypotheses (mean of 3.181 and 3.413 respectively),

due to the strong increase in biomass of small pelagic fish of low trophic level such as *Sardinella aurita*. A significant increase was calculated for the NISEqual hypothesis (mean of 3.609), due to the arrival of non-indigenous demersal piscivorous fishes, which replaced indigenous demersal piscivorous heavily impacted by climate change. The NISFew MTLc was significantly identical to the current one.

The current  $MTL_{3.25}$  value (3.479) significantly increased with climate change to reach 3.624 in the ClimOnly model (Figure 6 – Table 2). NISPel and NISEqual models showed the highest  $MTL_{3.25}$  (mean of 3.698 and 3.686 respectively). The lowest  $MTL_{3.25}$  calculated were obtained under NISFew and NIS++ hypotheses (mean of 3.613 and 3.651 respectively).

The SOI presented a significant decrease from the current model to the ClimOnly and all the other projected models (Figure 6 – Table 2). There were also significant differences among the futures hypotheses. The NISPel model presented the lowest SOI (decrease of 29% compared to Current model) whereas the NISEqual model had registered the highest among the 5 future hypothesis values. However, the NISFew was projected to decrease by 23% and the NIS++ by 19% compared to the current model. The groups with the most marked decrease in omnivory were the top predators (e.g. seabirds, mammals, sharks) and the pelagic fishes (e.g. planctinivorous and piscivorous).

The D/H ratio was significantly lower for the future hypotheses compared to the current model, which is related to a higher increase in the flux from primary producers. The detritivory was projected to increase by 4% in the future and herbivory by 22%.

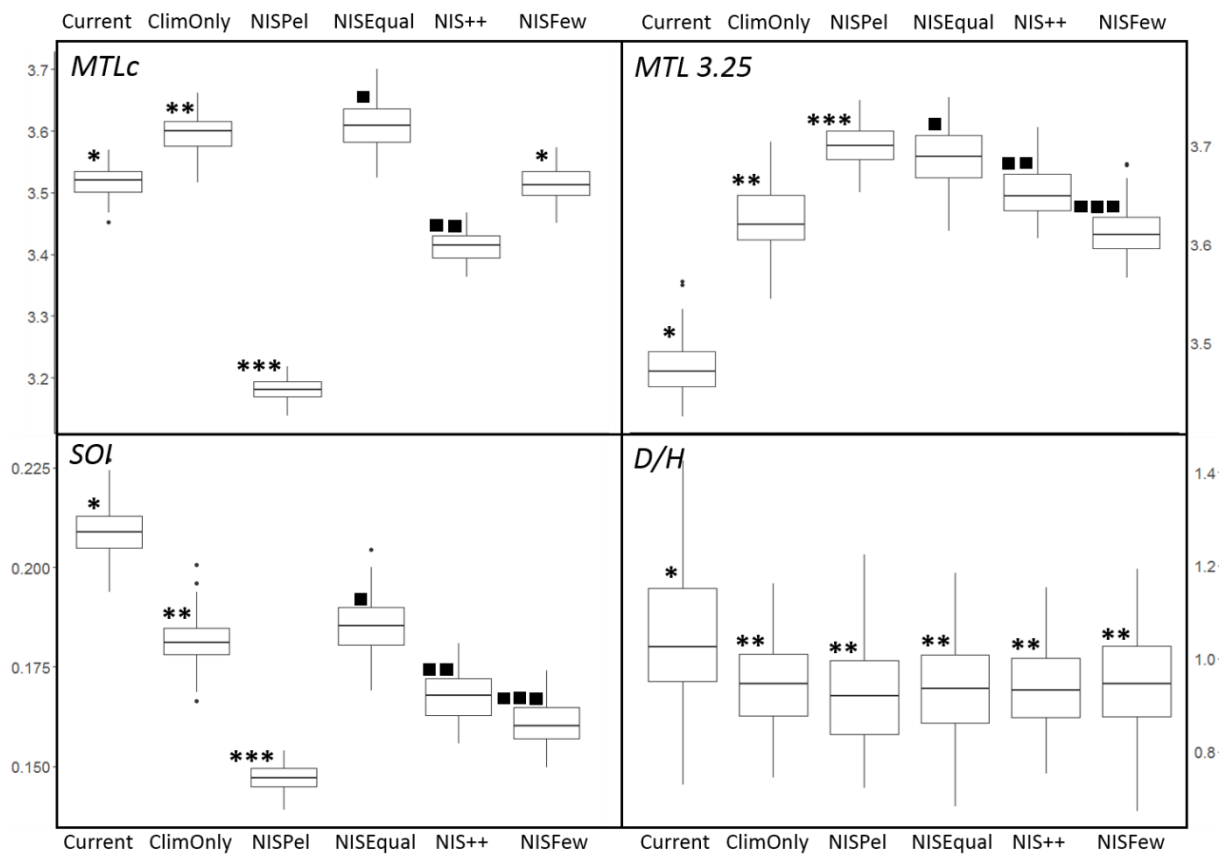


Figure 6: Boxplots of diet ENA indices (Mean Trophic Level catches (MTLc), Mean Trophic Level 3.25 (MTL<sub>3.25</sub>), System Omnivory Index (SOI) and Detritivory/Herbivory (DH)) values, comparing the Current model and the 5 projected scenarii (ClimOnly, NISPel, NISEqual, NIS++, NISFew). The symbols correspond to the significance of the differences between the scenarii, with a Wilcoxon-Mann-Whitney t-test (p-value <0.05): two models with a different symbol are significantly different.

Table 2: Synthesis of ENA indices (Total System Throughput (TST), Finn’s cycling (FCI), Relative Ascendency (A/C), Averaged Mutual Information (AMI), Mean Trophic Level catches (MTLc), Mean Trophic Level 3.25 (MTL<sub>3.25</sub>), System Omnivory Index (SOI) and Detritivory/Herbivory (D/H)) trends, comparing each future model (2041 – 2050) to the Current model (2007 – 2016). The ↗ means a significant increase of the index value in the future model, the ↘ means a significant decrease and the = means the Current model and the future one are significantly identical.

ENA	ClimOnly	NISPel	NISEqual	NIS++	NISFew
TST	↗	↗	↗	↗	↗
FCI	↗	↗	↗	↗	↗
A/C	↗	↗	↗	↗	↗
AMI	↗	↗	↗	↗	↗

MTLc	↗	↘	↗	↗	=
MTL <sub>3,25</sub>	↗	↗	↗	↗	↗
SOI	↘	↘	↘	↘	↘
D/H	↘	↘	↘	↘	↘

#### 4. Discussion

In this study, we projected the potential response of the Bay of Biscay trophic network to changes in species composition and relative abundances driven by a rise in sea temperature. Our results have a three-level interpretation. Firstly, the comparison of ENA indices between the Current model and the ClimOnly hypothesis which informs about the combined effects of sea warming on the Bay of Biscay's species range reduction and increasing metabolism. Secondly, the comparison of ENA indices between the ClimOnly hypothesis and the four others (i.e. NISPel, NISFew, NISEqual and NIS++) inquiries about the consequences of NIS arrivals. Finally, the comparison of ENA indices between the Current and the four NIS hypotheses reveals the combined effects of biomass decreases of some local species and biomass increases of NIS. While several studies investigated the consequences of the arrival of invasive species (Miehls et al., 2009; Baird et al., 2012; Libralato et al., 2015; Goren et al., 2016) or of climate change (Albouy et al., 2014; Raoux et al., 2018 ; Bourdaud et al, 2021) in food webs structured by native species, no study dealt with such an issue in temperate ecosystems subject to the arrival of sub-tropical species due to climate change. These species would arrive as a result of a northward shift of their range, following an increase in water temperature and will not necessarily become invasive (Lenoir et al., 2020).

##### 4.1. The Bay of Biscay trophic network in 2050 under RCP8.5 scenario

In this section, we focus on the comparison of the Current model with the ClimOnly model. Considering the first level of interpretation described above, our results highlighted that these ecosystem alterations would increase the quantity of matter flowing through the food web as suggests the TST increase by 15% in 2050 under RCP8.5 (+0.77°C at the surface). In the Sylt-Romo Bight, Baird et al. (2019) modeled an increase of 21% of the total system flux in a +3°C system. First, this can be explained by the rise in P/B and Q/B. Indeed, despite an observed decrease in total biomass, increasing P/B and Q/B lead to higher flux in the system. This phenomena is well-known, as marine organisms metabolic activity is related to the temperature (Brown et al., 2004). Warming water is expected to increase the P/B and Q/B ratios (Brown et al., 2004). Indeed, the respiration and excretion fluxes are projected to rise with sea warming, as already modeled for the small pelagic fishes in the Bay of Biscay (Chaalali et al., 2016). Moreover we forced an increase in the phytoplankton P/B in our model, leading



to a higher net primary production in Bay of Biscay by mid-century. Thus a higher quantity of matter supported the whole ecosystem. However, a mean global loss of net primary production of  $3.3\% \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$  under RCP8.5, was forecasted by several marine biogeochemical models associated to a lower diatom biomass (Bopp et al., 2005). However, a linear inverse model previously performed on the Bay of Biscay food web (Chaalali et al., 2016) projected an increase in the net primary production of small pelagics.

The intensification of the quantity of matter in the system, following temperature increase under RCP8.5, was associate with an increase in recycling index (i.e. FCI) as previously projected by Chaalali et al. (2016), with an increase of 23% in the Bay of Biscay by the end of the century under RCP8.5. A rise in FCI is commonly observed in a disturbed ecosystem (Saint-Béat et al., 2015). This increase in FCI index values (calculated as the ratio between recycled matter on the TST) despite an increase in TST, means an higher amount of recycled matter. Fath and Hanes, (2007) highlighted that flows to and from detritus compartment are a major part of the total structural cycling and thus an increasing FCI results to an increase in the detritivory (Fath et al., 2019). Indeed, an increase in the detritivory was projected in the Bay of Biscay and associated to a greater rise in the herbivory, which lowered the D/H ratio. The Bay of Biscay would become more dependent on the primary production, despite an increase of detritivory. The drop of D/H ratio is also an indicator of a stressed ecosystems (Costanza et al., 1992). In our case, the higher rate of herbivory is explained by the increase of primary production. This would be in favor of herbivorous species. Regarding the European landing obligation (i.e. no discards) that was applied in our projected models, this evolution did not show any influence on the trophic network structure at the scale of the whole Bay of Biscay ecosystem, because its participation in the current flow from detritus was only of 0.021%.

The loss of biomass due to climate change in some functional groups would modify the diet, directly impacting the MTL indicators. The MTL of both catches and predators are expected to increase under climate change. This may be explained by the biomass reduction of some trophic groups of intermediate trophic position. Indeed, the demersal piscivorous fishes (TL = 3.7) were projected to lose 18% of their potential ecological niche by the mid-century under RCP8.5 (Le Marchand et al., 2020). As a result, we reduced their biomass of 18% between the current model and the future hypotheses. In the same way, the flatfish's biomass (TL = 3.4) was reduced by 4%. The decrease of those groups' biomass and the stability of the top predators' biomasses (TL > 4), such as pelagic fishes and sharks, combined to the increase of productivity, resulted in an increase of the MTLc with warming. We can note this study did not take account for the evolution of the fishing pressure. However, the significant increase of the trophic level of demersal fishes observed in the Bay of Biscay, associated to higher biomasses of high trophic level predators (Arroyo et al., 2019), confirms our results. The SOI in the Bay of Biscay was projected to deeply decrease by mid-century. Our results can be

explained by the loss of some trophic group biomasses. For example, the decrease of the demersal benthos feeders fishes biomass would decrease the omnivory of their predators (i.e. demersal piscivorous fishes). Indeed, the demersal piscivorous omnivory indicator decreased by 70% under the ClimOnly hypothesis. This reduced omnivory would induce less resistance to environmental perturbation (Fagan, 1997). Indeed, omnivorous species can adapt their diet in case of the collapse of one of their prey. In addition, in this study, the relative ascendancy increased, which means that parallel pathways (the fact to feed on a group by direct and indirect way) tend to disappear. Therefore a predator focuses on less preys, which makes the SOI decreases (Saint-Béat et al., 2015). A strong SOI (Current model) is characterized by a web-like food web, while a strong AMI translates a chain-like food web (Safi et al., 2019). So, the increase of AMI index with a decrease of SOI index indicates a system that simplifies itself by moving towards a chain-like food web under the effect of climate change by 2050 under RCP8.5.

#### **4.2. Changes with the arrival of NIS**

The arrival of NIS would change the way the energy is transferred in the system. The A/C and AMI indices were very sensitive to the arrival of NIS. Indeed, significant differences were calculated for the two indices between the ClimOnly model and the four NIS hypotheses. The NISPel and NISEqual are expected to provide higher A/C and AMI values. This means that those two scenarii would increase the full foodweb organization and favor direct pathways to reach higher trophic levels with potentially more efficiency. Those results are in accordance with Miehl et al. (2009) regarding the invasion of a mussel in the Lake Oneida, USA, where an increase by 5.4% of the A/C was observed after the mussel installation. Although, the two other hypotheses, NISFew and NIS++ were expected not to change the A/C and slightly increase the AMI. Baird et al. (2012), showed a decrease of the A/C and a stagnation of the AMI with increased biomasses of invasive species (one oyster and one barnacle) in the Sylt-Romo Bight. This apparent inconsistency proves that the effect of invasive species depend on the initial structure of the ecosystem impacted. ENA indicators are known to be sensitive to the environmental specificities and physical parameters, making difficult to compare ENA values among different ecosystems, but efficient for a “before/after” comparison (Niquil et al., 2012). Indeed, ecosystems are distinguish by specific network properties resulting from interactions between organisms and between them and their environment. These properties affect the ecosystem response face to a perturbation, hence the diversity of effect on invasive species. Concerning the FCI, the significant differences between the NIS hypotheses highlighted the effects of community composition. Indeed the FCI is deeply correlated to the type of communities (Baird et al., 2007). It is worth noting that high biomasses of pelagic species (i.e. NISPel and NIS++ hypotheses) induce lower cycling rates. On the contrary, hypotheses with high biomasses of demersal species (i.e. NISEqual scenario) showed high rates of cycling. Finally, the NISFew scenario with a low biomass of both pelagic and demersal

species seems not to change the cycling rates. The largest contributors to the flow to detritus under the ClimOnly model are the microzooplankton (41%). However, this proportion is highly dependent on the structure of the trophic network. The major predator of microzooplankton is the mesozooplankton. A high consumption of the mesozooplankton by planktonivorous fishes induced a decrease of the predation on microzooplankton. This induces a lower flow to detritus from the small phytoplankton, diet of microzooplankton.

The arrival of NIS would deeply impact the trophic network structure in the Bay of Biscay, because the marine fish's biomasses control production and consumption on lower trophic levels, due to the trophic cascade (Carpenter et al., 1985). Indeed, the massive arrival of fishes would induce a top-down control, as the demersal piscivorous fishes are keystone species. The MTL of both catches and top predators ( $TL > 3.25$ ) seem deeply impacted by the change in the trophic composition. For example, the NISPel is characterized by a drop of the MTLc. This is explained by the arrival of exploited planktonivorous pelagic fishes like *Sardinella aurita* and *Trachurus trachae*, with high biomasses and low trophic level. The  $MTL_{3.25}$  was on the contrary very high, indicating arrival of top predators such as tunas. The MTLc would increase due to massive arrival of demersal piscivorous species, main target of fisheries in the Bay of Biscay. The significant differences calculated in the SOI index highlighted that the arrival of NIS would change the trophic network structure and especially increase the trophic competition between NIS and indigenous species. In Baltic Sea, the arrival of a new predator, an invasive crab (*Rhithropanopeus harrisi*), in a bottom-up controlled ecosystem, has deeply impacted both lower trophic levels (by a drop of species richness) and pelagic phytoplankton (by larger biomasses) (Kotta et al., 2018). The NISEqual hypothesis proved that a simple change in the marine communities would deeply affect the trophic functioning. Paar et al. (2019) observed community changes in the sublittoral area due to the kelp expansion. This induced a change in the trophic structure and its associated flows, bringing to a more mature and resilient system.

#### **4.3. Cumulative effects and implications on the trophic network**

We could expect that the loss of total biomass and trophic functions due to reduced potential ecological niche under climate change would be compensated by the arrival of NIS. On the contrary, our results highlighted that whatever the biomass and species arriving into the warmed Bay of Biscay, some consequences would be observed on the trophic networks. Even in the case of NISEqual, where the functional groups losses were replaced in quantity, the trophic network was not projected to come back to current structure. Climate change effects in the marine realm are often studied individually, whereas the combination of those effects are more likely to occur and would more deeply impact the ecosystems and fisheries (Ainsworth et al., 2011; Halpern et al., 2015). Our results are in favor of the idea that with the

combination of different consequences of climate change, the ecosystem response is more complex when associating two or more stressors.

The cumulative effects of both sea warming and arrival of NIS would lead to less resistant and resilient ecosystems in the Bay of Biscay. Indeed, sea warming and arrivals of NIS are deeply correlated to the system structure and functioning (Chapin, 1997). Even if the interpretation of ENA indicators is often complex (Saint-Béat et al., 2015), our results illustrated major trends. According to Saint-Béat et al. (2015), the FCI, SOI and A/C can be used to estimate the response of a system to a perturbation. In our case, the increase in FCI in projected models is typical of stressed ecosystems. The disruption of initial recycling has a strong impact on the ecosystem due to the large number of indirect effects associated with cycling (Fath and Haines, 2007). The omnivory permits the system to adapt to a perturbation by predator's diet shifting. Our results showed a deep decrease of the omnivory index in the future. The ecosystem would thus be more impacted by the decrease or the loss of a species or a trophic group as the ability of a consumer to modulate its diet according to the present prey dropped. A decrease in omnivory reduces the flexibility of the system and therefore makes it more vulnerable to the disappearance or reduction of biomass of a trophic group. In that way, the trophic cascade consequences would be more impacting (Spiers et al., 2016).

#### **4.4. Model limitations**

We tried to build the more exhaustive models as possible. However, some elements are not taken into account, even if they would play an important role to predict the future ecosystems. Firstly, the models we used did not integrate the organism's adaption capability. For example, generalist species could experiment a diet shift, which would redesign trophic network. This study may also be improved by forcing the higher trophic level food web to biogeochemical models. This would permit to fit the trophic networks with more realistic phytoplankton and zooplankton biomasses variation. Then, our models suggested that the fishing mortalities remain constant until the mid-century. However, the fisheries management would probably adapt to the situation (Badjeck et al., 2010; Quentin Grafton, 2010). This method also did not integrate the effects of overfishing of some groups, which can favor NIS to the detriment of native species (Saygu et al., 2020). Besides, we assumed that the biomass of native species would decrease in proportion to the reduction of their potential ecological niche, but the biomasses and the ecological niche are not necessarily linked. Finally, we could not integrate the effects of warming on the organisms recruitment and spawning, while this has been recorded for example, on the herring in the Celtic Sea (Lauria et al., 2012). This could indirectly impact biomasses and productivity.

## 5. Conclusion

This study was timely and important because the cumulative impacts of climate change and NIS arrivals are barely studied in the marine realm. Given the uncertainties of the NIS arrivals, simulation of several scenarii is relevant. Indeed, we cannot predict when and which species will be coming from southern regions under climate change. The scenarii we modeled in this study could all occur, but at different times in the near future. It is possible that the NISPel happens first, then the arrival of demersal with NISEqual and finally the establishment of NIS with high biomass: NIS++. The ENA indicators are increasingly used to quantify changes in ecosystems in order to adapt management strategies (Safi et al., 2019). They allow to compare one ecosystem at different levels of changes and to compare trends with other ecosystems. The ENATools routine (Guesnet et al., 2015) permitted to fulfill the lack of data, especially on the organism's biomasses. Our results revealed a negative impact of sea warming on the current trophic network due to the loss of functional groups biomasses, even if the productivity is rising. The arrival of NIS would imply changes in communities, deeply restructuring the trophic network, and the cumulative effects of both would accentuate the trophic network degradation.

---

*Chapitre III : Effets de l'implantation d'un parc éolien sur  
les communautés marines dans un contexte de  
changement climatique*

---



Dans les deux premiers chapitres, nous avons modélisé les communautés du Golfe de Gascogne telles qu'elles pourraient être en 2050 suite aux effets du changement climatique. La perte de richesse spécifique, en particulier dans les 50 premiers mètres de profondeur le long des côtes françaises, couplée à l'arrivée d'espèces subtropicales (NIS) provoqueraient des changements dans les communautés de poissons et de céphalopodes, ainsi qu'une profonde modification dans la structure et le fonctionnement du réseau trophique, le rendant moins résistant. Pour ce dernier chapitre, nous avons modélisé l'implantation d'un parc éolien flottant au large des îles de Groix et Belle-Ile, dans ce contexte de changement climatique. L'objectif de ce chapitre était de modéliser les conséquences sur les communautés locales d'un parc éolien avec certains effets qui lui sont connus : l'effet récif, via la colonisation des surfaces immergées par des organismes fixés ; l'effet DCP dû à l'agrégation de certaines espèces de poissons autour des câbles et sous les flotteurs ; et enfin, l'effet réserve, suite à l'interdiction partielle ou totale des activités de pêche à l'intérieur du parc.

Nous avons pour cela utilisé le module ECOSPACE, qui permet de faire une projection spatiale du réseau trophique. Ce modèle a été forcé avec les résultats des modèles de niche écologique calculés dans le premier chapitre, en définissant chaque carte de probabilité de présence projetée comme habitat préférentiel de l'espèce, selon la méthode établie par Bourdaud et al (2021). Nous avons voulu savoir ici si la taille et l'agencement du parc pouvaient avoir des effets sur les communautés, et s'il y aurait des différences selon que les parcs soient posés ou flottants. Pour cela, nous avons créé trois scénarios, que nous avons comparés à un scénario de référence sans parc : un parc flottant de surface réduite (126 km<sup>2</sup>, soit une soixantaine d'éoliennes), un parc flottant d'une surface double (253 km<sup>2</sup>, soit environ 120 éoliennes), et deux parcs de surface réduite (126 km<sup>2</sup> chacun), séparés par une zone de 60 km<sup>2</sup> permettant de voir les effets entre deux parcs. Nous avons également modélisé les parcs posés de Saint-Nazaire et des Deux-Iles. Pour chaque scénario, nous avons calculé des résultats d'anomalies de biomasse et de MTL3.25 à l'intérieur des parcs, mais également dans les zones de voisinage immédiat.

Les résultats ont montré qu'il y aurait peu d'effets de la taille et de l'agencement des parcs sur les biomasses pour l'ensemble des groupes. En revanche, l'effet DCP que nous avons appliqué entraînerait une augmentation de la biomasse de certains groupes trophiques, en particulier des consommateurs supérieurs, ce qui induirait une cascade trophique sur les niveaux trophiques inférieurs. De fortes différences entre les parcs posés et les parcs flottants ont été observées, qui mettent en évidence la nécessité d'étudier les impacts environnementaux de chaque parc indépendamment. Enfin, l'effet réserve aurait pour conséquence l'augmentation des biomasses des groupes trophiques qui étaient projetés comme fortement impactés par le changement climatique.



# Effets de l'implantation d'un parc éolien sur les communautés marines dans un contexte de changement climatique

Le Marchand M.<sup>1,2</sup>, Le Loc'h F.<sup>1</sup>, Araignous E.<sup>2</sup>, Niquil N.<sup>3</sup>, Halouani G.<sup>4</sup>, Bourdaud P.<sup>1</sup>, Safi G.<sup>2</sup>, Lejart M.<sup>2</sup>, and Ben Rais Lasram F.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzané, France

<sup>2</sup> France Energies Marines, 525 avenue Alexis de Rochon, 29280 Plouzané, France.

<sup>3</sup> Lab BOREA, Team Ecofunc, Université de Caen, CNRS, MNHN, IRD, SU, UA CS 14032, 14000 Caen, France.  
nathalie.niquil@unicaen.fr

<sup>4</sup> Ifremer, Unité halieutique Manche-Mer du Nord Ifremer, HMMN, F-62200 Boulogne sur mer, France

<sup>5</sup> Univ. Littoral Côte d'Opale, Univ. Lille, CNRS, UMR 8187, LOG, Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences, F 62930 Wimereux, France. frida.lasram@univ-littoral.fr

## 1. Introduction

Dans les deux chapitres précédents, nous avons tenté d'anticiper dans quelle mesure le changement climatique modifierait les communautés de poissons et de céphalopodes du Golfe de Gascogne. Nous avons vu dans le chapitre 1 que près de la moitié des espèces indigènes subiraient une réduction, plus ou moins forte, de leur niche écologique potentielle. Puis, dans le chapitre 2, nous avons montré que l'arrivée d'espèces subtropicales, dont la niche écologique potentielle se déplacerait vers de plus hautes latitudes, modifierait également les communautés, en agissant directement sur la structure des réseaux trophiques. L'objectif de ces deux chapitres était donc de modéliser les communautés de poissons et de céphalopodes, telles qu'elles pourraient être en 2050.

Ce sont ces résultats que nous avons utilisés comme base pour ce chapitre 3, dont l'objectif est de modéliser les impacts potentiels de l'implantation de parcs éoliens sur les communautés marines du Golfe de Gascogne en 2050, ayant préalablement intégré l'effet du changement climatique. En effet, les parcs éoliens modifient localement les communautés marines par un effet réserve dû à la restriction partielle ou totale des activités de pêche (Coates et al., 2016), par un effet récif suite à la colonisation des structures par des espèces fixées provoquant un effet récif (Raoux et al., 2017), et enfin par la création d'un Dispositif de Concentration de Poissons (DCP) (Krone et al., 2013) sous les flotteurs. Les deux premiers effets peuvent être induits par des parcs éoliens posés mais aussi, dans une moindre mesure, par des parcs éoliens flottants. Ces derniers induisent un effet récif plus important que les parcs posés, lié notamment à la présence de câbles et d'ancrages dans la colonne d'eau ainsi que des surfaces de flotteurs bien supérieures aux fondations des éoliennes posées. L'effet DCP, quant à lui, est spécifique à l'éolien flottant. Plusieurs études récentes ont porté

sur l'influence d'un parc éolien posé sur les communautés marines locales (Raoux et al., 2017; Halouani et al., 2020). Le but de la présente étude sera de voir quelles influences un parc éolien flottant peut avoir sur ces communautés et si ces effets sont différents des parcs éoliens posés.

Dans cette étude, nous avons créé un modèle Ecospace pour le Golfe de Gascogne en 2050, à partir de l'un des scénarii du chapitre 2 (NISFew), et nous avons forcé la biomasse des espèces de poissons et céphalopodes qui arrivent et de celles qui sont impactées par le changement climatique, selon la méthode établie par Bourdaud et al. (2021). Plusieurs scénarii de parcs éoliens flottants, qui diffèrent les uns des autres par leur taille et/ou le type de structure d'éolienne - flottante ou posée - utilisée, ont été mis en œuvre afin de répondre à deux questions : (i) la taille du parc éolien a-t-elle une influence sur les communautés à l'intérieur et au voisinage du parc ? ; (ii) les parcs flottants et posés ont-ils les mêmes effets sur le fonctionnement de l'écosystème ?

## 2. Matériel et méthode

### 2.1. La zone d'étude

La zone d'étude sur laquelle est projetée le réseau trophique est la même que celle du chapitre 2, à savoir la partie française du plateau continental du Golfe de Gascogne (Figure 1). Le parc de Saint-Nazaire est constitué de 80 éoliennes posées (78 km<sup>2</sup>), qui devraient être mises en service en 2022. Le parc des Deux Iles est constitué de 62 éoliennes posées entre l'île d'Yeu et Noirmoutier (111 km<sup>2</sup>) dont la mise en service est prévue en 2023. Selon la carte sédimentaire (Shom : <https://diffusion.shom.fr/pro/amenagement/sedimentologie/natures-de-fond.html>) que nous avons utilisée pour cette étude, ces deux parcs posés sont situés principalement sur de la roche et du sédiment grossier, avec un peu de sable fin dans le parc des deux Iles. Le parc pilote de Groix-Belle-Ile possède trois éoliennes flottantes, qui seront mise en service en 2022. Il est situé principalement sur du sable et sable fin envasé.

La ferme pilote de Groix-Belle-Ile n'ayant que trois éoliennes, nous avons choisi de modéliser dans cette étude un parc éolien flottant commercial qui n'est pas en projet à l'heure actuelle. Il est représenté par un carré rouge en face du site pilote (Figure 1).

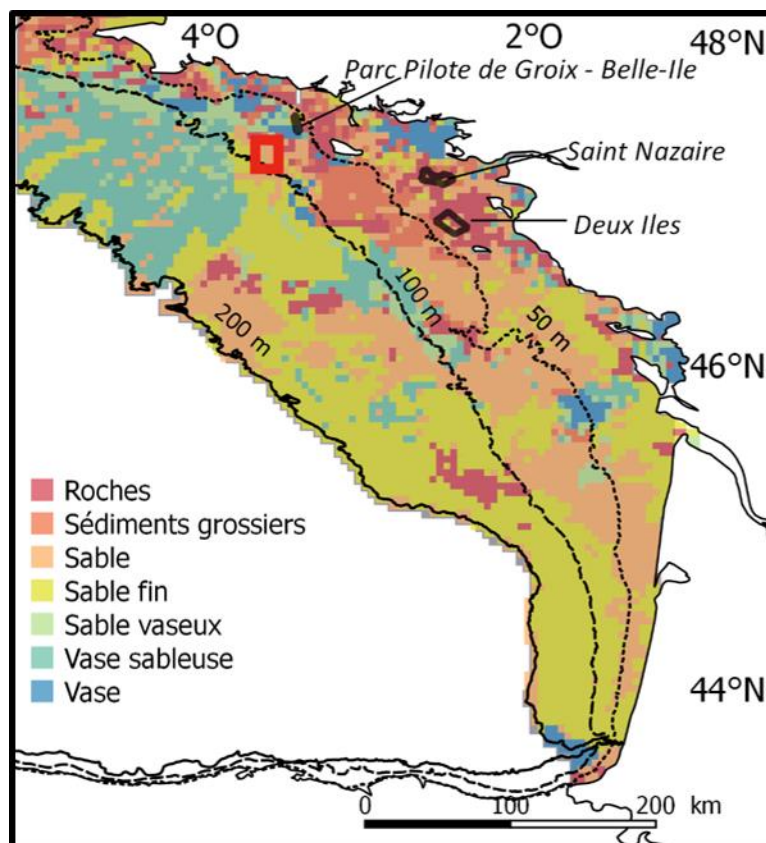


Figure 1 : emprise spatiale du modèle Ecopath et son module Ecospace. Les couleurs représentent les types de sédiments utilisés dans Ecospace. Les polygones noirs indiquent les parcs éoliens en projet à l'heure actuelle sur la façade Atlantique : Saint-Nazaire et les Deux Iles (posés), ainsi que le parc pilote de Groix – Belle-Ile (flottant). Le rectangle rouge indique la zone théorique dans laquelle nous avons placé les parcs commerciaux flottants modélisés.

## 2.2. Le modèle Ecopath

Le modèle Ecopath utilisé pour cette étude est l'une des projections futures créées dans le chapitre 2. Nous avons choisi le scénario NISFew, qui nous paraissait le plus pertinent car il s'agit d'un scénario intermédiaire qui permet la présence de tous les groupes de NIS (espèces non indigènes) sans que leurs biomasses ne soient excessives. Ce modèle contient 54 groupes : 52 issus du modèle original du chapitre 2 (2 oiseaux marins, 2 mammifères marins, 21 poissons indigènes du Golfe de Gascogne, 8 poissons non indigènes, 2 céphalopodes, 8 invertébrés benthiques, 3 zooplanctons, 3 producteurs primaires, 1 pour les bactéries et 2 non-vivants (rejets et détritiques)) (Annexe 4). Afin d'intégration dans Ecopath l'effet récif lié à l'installation des parcs éoliens, nous avons ajouté deux groupes de biofouling, un pour les parcs posés et un autre pour les parcs flottants, car les éoliennes flottantes ont une surface colonisable plus importante. Ce sont des organismes filtreurs, consommés principalement par des poissons démersaux et pélagiques benthophages, ainsi que des invertébrés benthiques carnivores. Les entrées de l'ensemble des groupes trophiques sont les

mêmes que dans le modèle NISFew du chapitre précédent. La biomasse des deux groupes de biofouling a été placée à  $0,01 \text{ t.km}^{-2}$ , leur P/B à 3 et leur Q/B à 11, qui sont des moyennes des valeurs des groupes trophiques auxquelles ces espèces appartiennent (i.e. suspensivores et deposivores). Pour ces deux groupes, les valeurs de P/B et Q/B ainsi que la matrice des consommateurs ont été ajustées afin d'équilibrer le modèle.

### **2.3. Le module Ecosim**

Ecosim est un module dynamique du modèle Ecopath qui permet de modéliser l'évolution temporelle de biomasses et de captures.

#### **2.3.1. Entrées du modèle**

Nous avons intégré une série temporelle avec une seule valeur de biomasse relative et la mortalité par pêche pour chaque espèce, de sorte que les biomasses soient les mêmes que l'Ecopath (Annexe 8).

Afin de simuler l'implantation des différents parcs, nous avons forcé dans la série temporelle les biomasses des deux groupes de biofouling, qui ont été augmentées sur les trois années suivant une date théorique de mise en service du parc afin de simuler une colonisation progressive des éoliennes (Annexe 8). La production primaire mensuelle a également été instaurée comme fonction forçante. Les données satellitaires ont été extraites pour l'année 2007, qui était la première année du modèle Current au chapitre 2 (2007-2016) (<http://orca.science.oregonstate.edu/1080.by.2160.monthly.hdf.cafe.m.php>), puis les valeurs journalières ont été moyennées à l'échelle du Golfe de Gascogne pour obtenir une valeur mensuelle. Ce modèle étant tiré d'une des projections étudiées au chapitre 2 (NISFew), les effets du changement climatique sur la production primaire sont déjà intégrés. Nous avons donc conservé ces valeurs mensuelles de production primaire constantes sur toute la série temporelle et nous avons considéré qu'il n'y aurait pas de fortes variations interannuelles.

#### **2.3.2. Calcul de la biomasse du biofouling**

Dans un premier temps, nous avons calculé les biomasses de biofouling théorique dans les parcs éoliens, en se basant sur les dimensions des structures des éoliennes fournies par les constructeurs dans les rapports publics, afin d'estimer les surfaces colonisables selon le type d'éoliennes (flottantes ou posées). Dans les parcs flottants, nous avons utilisé les dimensions des éoliennes prévues pour le parc pilote de Groix- Belle-Ile : des flotteurs semi-submersibles composé d'une embase de 42 m de diamètre, surmontée de quatre colonnes de 9 m de diamètre et immergées sur 18 m. De plus, chaque éolienne flottante est attachée au fond par 6 câbles de 875 m (dont 275 m en pleine eau). La surface colonisable par le biofouling par éolienne flottante est de  $7891 \text{ m}^2$  (flotteur + câbles). En revanche, pour les éoliennes posées, la structure en monopieu d'un diamètre de 7 m dans une zone limitée à 60 m de profondeur,

la surface colonisable a été estimée à 1319 m<sup>2</sup> par machine. La biomasse des espèces fixées a été estimée à environ 10 kg.m<sup>-2</sup> dans la zone euphotique (les flotteurs et les premiers mètres de câbles) et 0,5 kg.m<sup>-2</sup> dans la zone aphotique (le reste des câbles) (Castric and Chasse, 1991). Ces données concernent des structures rocheuses immergées, que nous avons appliquées à notre étude, faute de données de biomasse de biofouling en Golfe de Gascogne plus récentes et spécifiques aux éoliennes. Pour cette étude, nous avons considéré que l’emprise spatiale d’une éolienne flottante est de 1,5 km<sup>2</sup>. Après calculs, il y aurait 72 tonnes de biofouling sur une éolienne flottante (environ 48 t.km<sup>-2</sup> à l’échelle du parc) et 11 tonnes sur une éolienne posée (environ 10 t.km<sup>-2</sup> à l’échelle du parc).

## **2.4. Le module Ecospace**

Le module Ecospace hérite des données issues d’Ecosim pour faire une projection sur une carte en deux dimensions représentant l’ensemble de la zone étudiée.

### **2.4.1. Scenarii**

Sur la base des 3 parcs bientôt installés (Groix-Belle-Ile, Saint-Nazaire et les Deux Iles), nous avons établi quatre scenarii dans lesquels des parcs flottants commerciaux projetés de dimensions variables ont été placés dans la zone délimitée par le rectangle rouge de la figure 1 :

- Pas de parc : un scénario servant de référence dans lequel il n’y a aucun parc commercial.
- Un parc de taille réduite, de 6 cellules (une cellule mesurant 21 km<sup>2</sup>), soit 126 km<sup>2</sup> (une soixantaine d’éoliennes) (Figure 2a).
- Un parc plus étendu de 12 cellules, soit 253 km<sup>2</sup> (environ 120 éoliennes) (Figure 2b).
- Deux parcs de 6 cellules chacun, séparés d’une bande de trois cellules (Figure 2c), afin d’étudier la zone située entre les deux parcs.

Pour chaque scénario, nous avons analysé plusieurs zones : les cellules situées à l’intérieur du parc flottant (en bleu foncé sur la figure 2) et celles situées dans le voisinage immédiat (en rouge sur la figure 2). Pour le scénario « 2 parcs », nous avons séparé la zone entre les parcs, que nous avons appelé la zone partagée (en vert sur la figure 2c). A ces scenarii de parcs flottants, nous avons choisi d’ajouter les analyses des parcs posés : il y a donc deux zones de plus, l’intérieur des parcs posés (en bleu clair sur la figure 2) et leur voisinage (en rose sur la figure 2).

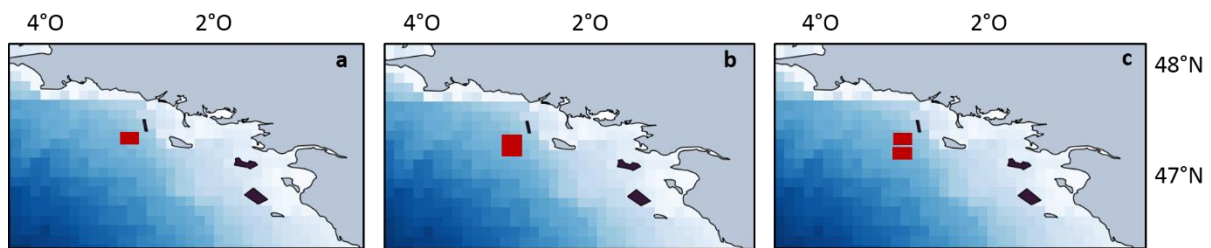


Figure 2 : taille et position du potentiel parc flottant commercial de Groix-Belle-Ile (en rouge) selon les différents scénarii étudiés : un parc de taille réduite (126 km<sup>2</sup>) (a), un grand parc (253 km<sup>2</sup>) (b) et deux parcs (2x126 km<sup>2</sup>) (c). Le parc le plus au nord représente le parc pilote de Groix-Belle-Ile et les deux parcs au sud représentent les parcs posés de Saint-Nazaire et des Deux-Iles.

#### 2.4.2. Entrées du modèle

Les entrées du modèle Ecospace sont les mêmes pour les quatre scénarii. Les données spatialisées de bathymétrie et de production primaire relative ont été intégrées. La bathymétrie est issue du site EMODNET Bathymetry (<https://www.emodnet-bathymetry.eu/>) et la production primaire moyenne relative est issue des données satellitaires MODIS (<http://orca.science.oregonstate.edu/1080.by.2160.monthly.hdf.cafe.m.php>). Les natures de fond (Figure 1) ont été téléchargées depuis le site du SHOM. Concernant la pêche, l'hypothèse que nous avons retenue et prise en compte dans les simulations est une interdiction de tous les métiers à l'intérieur des parcs flottants, mais une autorisation des arts dormants (filets, palangre et lignes) dans les parcs posés. Enfin, un taux de dispersion a été fixé pour chaque groupe (Annexe 9).

#### 2.4.3. Forçage par les résultats des modèles de niche

Afin de prendre en compte les effets du changement climatique sur les communautés du Golfe de Gascogne, nous avons effectué un forçage de l'Ecospace par les résultats des modèles de niche calculés dans le premier chapitre, selon la méthode établie par Bourdaud et al. (2021). Cette méthode consiste à créer une carte d'habitat préférentiel par groupe trophique sur la carte d'Ecospace, dont la valeur de chacune des cellules est corrélée à la probabilité de présence de l'espèce, prédite en 2050 avec le scénario RCP8.5, qui est le résultat de la projection de sa niche écologique potentielle. Chaque carte créée est ensuite indiquée comme habitat préférentiel du groupe correspondant dans la section « Habitat foraging usage » d'Ecospace. Ainsi, un groupe trophique dont la probabilité de présence a été projetée comme faible dans une zone donnée, aura une faible préférence dans les cellules concernées et donc une faible biomasse dans cette zone.

#### 2.4.4. L'effet DCP

Deux autres habitats ont également été créés sur la carte de base de l'Ecospace, et restreints aux parcs : un habitat pour l'éolien flottant et un autre pour l'éolien posé,

représentant la préférence de la zone pour certains groupes. Concernant les deux groupes de biofouling, présents uniquement sur ces deux habitats, l'« Habitat foraging usage » a été placé à 1 exclusivement dans les deux habitats « Parcs », ce qui a pour effet que ces groupes ne se retrouvent que dans les cellules du parc. Les groupes de poissons concernés par l'effet DCP sont les pélagiques piscivores (indigènes ou non), les grands requins pélagiques, le bar, le merlan, le tacaud et les poissons démersaux benthophages et piscivores (indigènes ou non). La valeur de l'« Habitat foraging usage » pour les deux habitats « Parcs » a dans leurs cas été estimée à 25% de plus que leur probabilité de présence initiale dans les cellules entourant le parc.

## 2.5. Les indicateurs

Bien que le modèle simule une période de 31 années (de 2020 à 2050), dans cette étude, les indicateurs ont été calculés uniquement pour la dernière année (2050).

Trois indices seront présentés dans la partie résultats de ce chapitre. Tout d'abord, nous avons calculé des anomalies de biomasse (en pourcentage) de chaque cellule par rapport à la même cellule dans le scénario sans parc supplémentaire, et ce pour chaque groupe trophique. Les anomalies de biomasses pour chaque scénario de parc (intérieur et extérieur) sont représentées sous la forme de boxplots, à raison d'une figure par groupe trophique. Pour des raisons de clarté, les 52 groupes ne sont pas présentés ici, mais uniquement 18 groupes, répartis en trois niveaux trophiques (prédateurs supérieurs, poissons de niveaux intermédiaires et bas niveaux trophiques) qui présentent des tendances d'anomalies de biomasses bien marquées. Les autres groupes sont présentés en annexe (Annexe 11).

Puis, nous avons calculé le niveau trophique moyen des captures de pêche (Mean Trophic Level of catches : MTLc), grâce à la formule de Pauly (1998) :

$$MTLc = \frac{\sum_i TLi \cdot Y_i}{\sum_i Y_i}$$

avec  $i$  un groupe trophique donné, TL son niveau trophique et  $Y$  sa biomasse pêchée (=captures). Le MTLc a été estimé pour chaque zone, et pour chaque métier de pêche.

Enfin, nous avons calculé le niveau trophique moyen des consommateurs supérieurs (Mean trophic Level 3.25 :  $MTL_{3,25}$ ), dont le niveau est supérieur à 3,25, selon la même formule de Pauly (1998) :

$$MTL_{3,25} = \frac{\sum_i TLi \cdot B_i}{\sum_i B_i}$$

Avec  $i$  un groupe donné de consommateurs supérieurs, et  $B$  sa biomasse.

### 3. Résultats

Le niveau trophique moyen des consommateurs supérieurs ( $MTL_{3,25}$ ) est systématiquement plus élevé à l'intérieur des parcs éoliens (posé ou flottant) par rapport à la zone du voisinage. En effet, la valeur moyenne du  $MTL_{3,25}$  à l'intérieur des parcs flottant est de 3,77 versus 3,67 aux alentours (Table 1). La même tendance est enregistrée pour le parc posé avec une valeur de  $MTL_{3,25}$  de 3,71 au sein du parc versus 3,61 dans le voisinage. Cette différence dans les niveaux trophiques moyens semble être essentiellement liée à la concentration de hauts prédateurs dans la zone des parcs. En effet, l'analyse des anomalies de biomasse (pour rappel, le pourcentage de différence par rapport au scénario de référence avant installation des parcs) indique que la biomasse moyenne des prédateurs supérieurs, dont le niveau trophique est de 4 et plus (Figure 3), augmente à l'intérieur des parcs, quel que soit le scénario. Certains groupes de poissons voient leur biomasse doubler par rapport à la même zone sans parc : c'est le cas des grands requins pélagiques, du merlan ainsi que des espèces démersales et pélagiques piscivores. En revanche, leur biomasse est stable à l'extérieur des parcs. D'autres espèces de prédateurs démersaux, comme la baudroie et le merlu, ont une augmentation moins prononcée de leur biomasse à l'intérieur des parcs, mais qui augmente dans le voisinage immédiat. Ces espèces présentent également des augmentations de biomasses plus importantes dans les parcs flottants que dans les parcs posés.



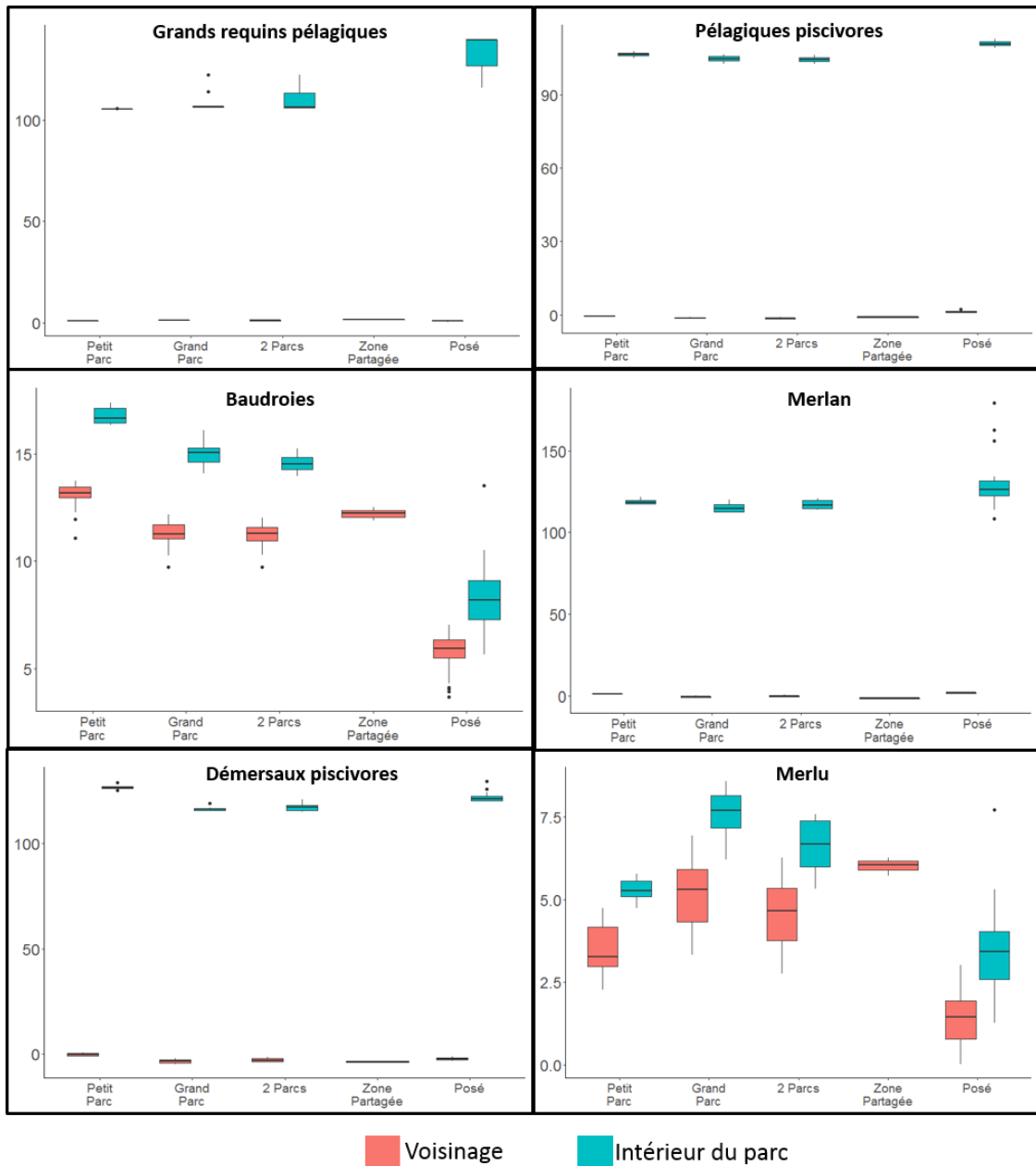


Figure 3 : anomalies de biomasse (en %) de certains prédateurs supérieurs (niveau trophique > 4). Les boxplots représentent l'ensemble des cellules concernées pour chaque scénario par rapport au scénario de référence (i.e. la même zone sans parc), avec en rose l'intérieur même du parc et en bleu le voisinage de la zone. Les scénarii « petit parc », « grand parc » et « 2 parcs » concernent les parcs éoliens flottants. La « zone partagée » illustre la zone située entre les deux parcs.

Les anomalies de biomasses des invertébrés benthiques (niveaux trophiques compris entre 2 et 3) montrent une tendance à la diminution des biomasses plus importante à l'intérieur des parcs qu'à l'extérieur, excepté pour la méiofaune benthique (composée de nématodes) qui voit une augmentation de sa biomasse à l'intérieur du parc (Figure 4). Également, les anomalies de biomasses semblent identiques entre les parcs flottants pour

tous les groupes présentés, mais présentent des différences importantes avec l'intérieur des parcs posés. En effet, il y a une diminution plus importante de la biomasse pour les invertébrés suprabenthiques et les déposivores de subsurfaces, une diminution moins importante pour les suspensivores et déposivores de surface, une augmentation plus importante pour les carnivores et les nécrophages et une augmentation moins importante pour la méiofaune benthique.

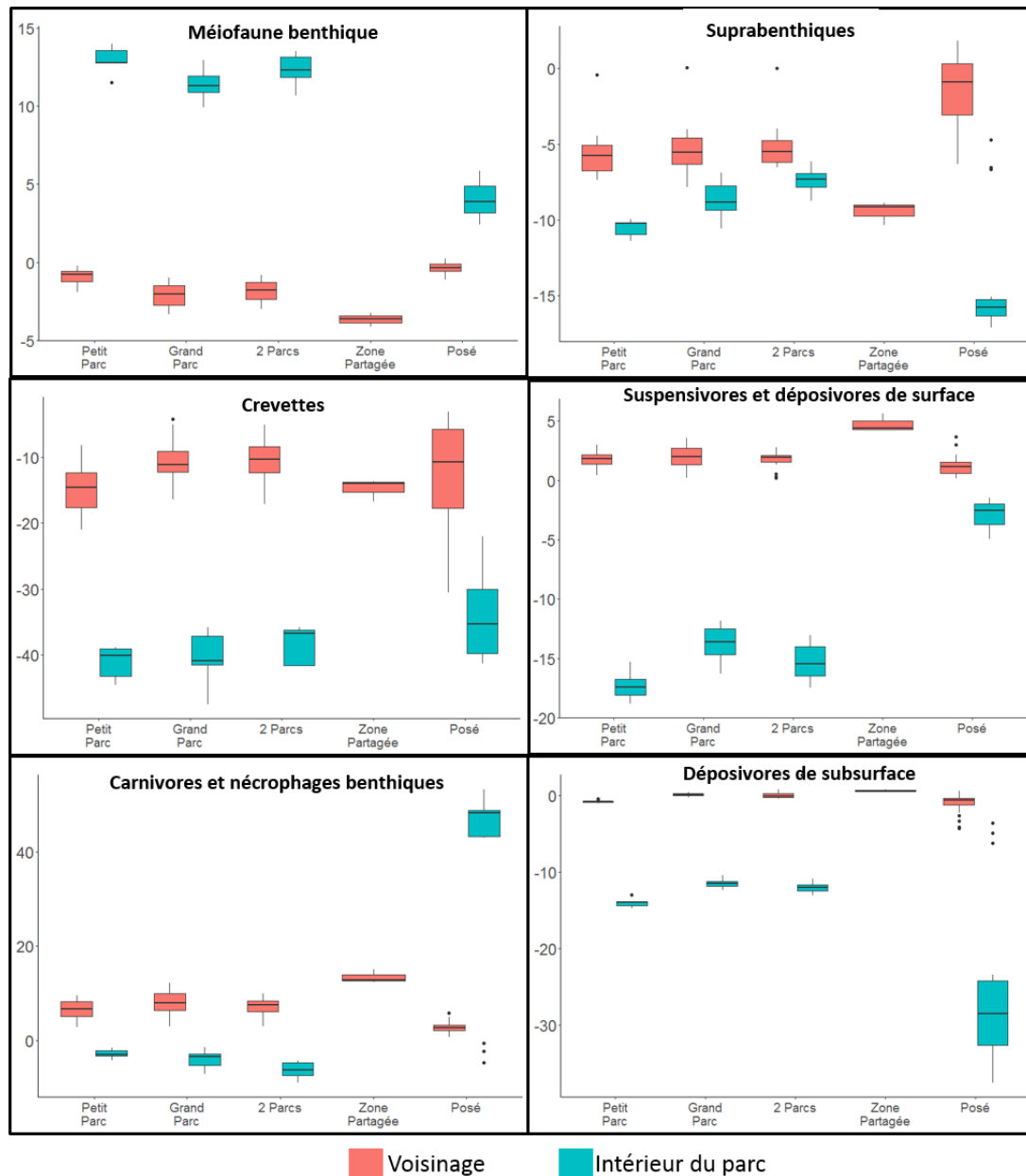


Figure 4 : anomalies de biomasse (en %) de certains groupes de bas niveau trophique (compris entre 2 et 3). Les boxplots représentent l'ensemble des cellules concernées pour chaque scénario par rapport au scénario de référence (i.e. la même zone sans parc), avec en rose l'intérieur même du parc et en bleu le voisinage de la zone. Les scénarii « petit parc », « grand parc » et « 2 parcs » concernent les parcs éoliens flottants. La « zone partagée » illustre la zone située entre les deux parcs.

Concernant les niveaux trophiques intermédiaires (compris entre 3 et 4), une tendance à la diminution de la biomasse des espèces pélagiques (exemple du merlan bleu, de la sardine et de l’anchois – Figure 5) et benthiques (exemple de la sole – Figure 5) a été modélisée à l’intérieur et à l’extérieur des parcs, en particulier dans les parcs flottants. Cette diminution a tendance à être plus forte à l’intérieur des parcs qu’à l’extérieur. En revanche, les espèces consommatrices de biofouling (exemple des démersaux benthophages et des tacauds) montrent de fortes augmentations de biomasses à l’intérieur des parcs, posés ou flottants.

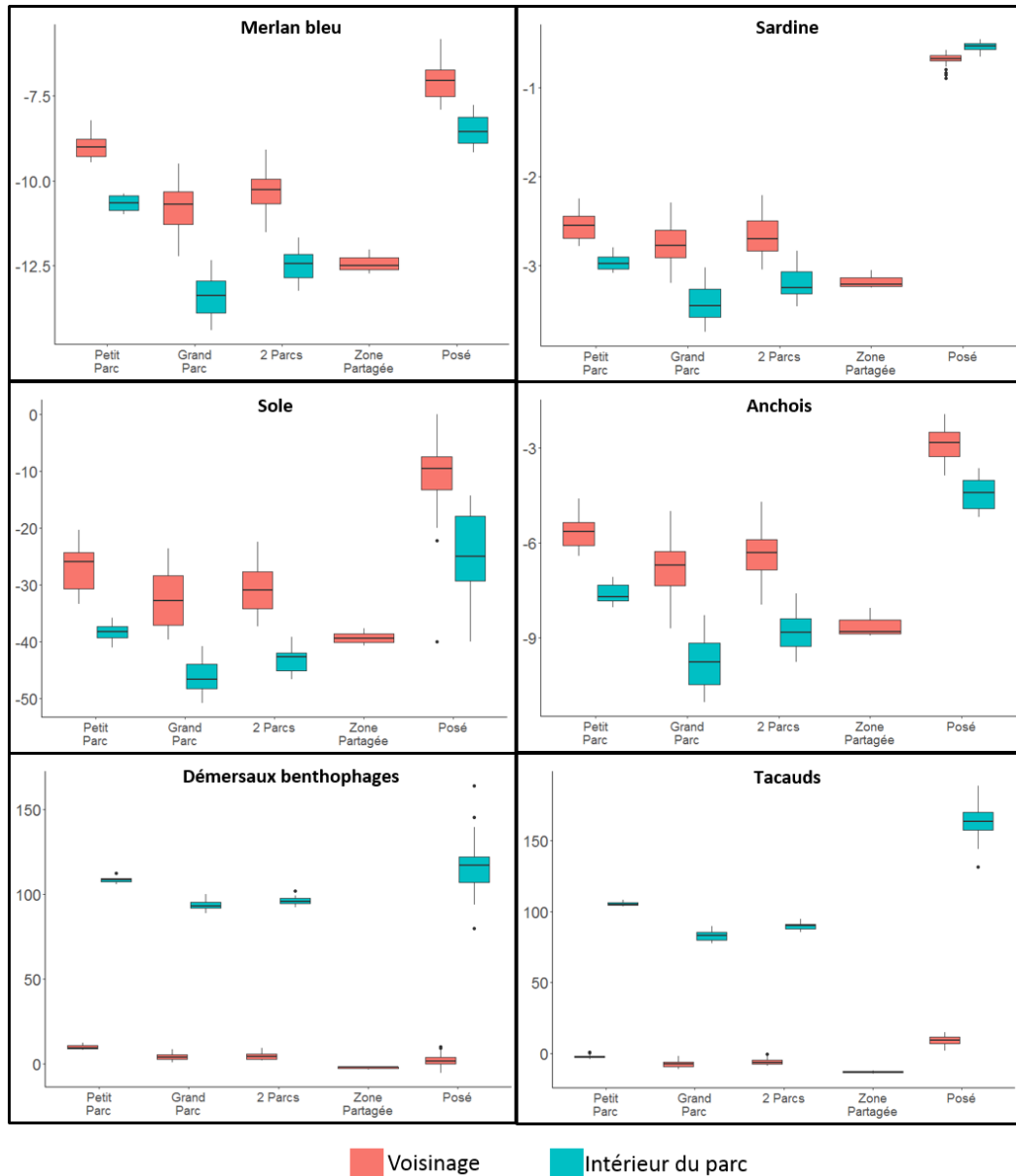


Figure 5 : anomalies de biomasse (en %) de certains groupes de poissons de niveau trophique intermédiaire (compris entre 3 et 4). Les boxplots représentent l’ensemble des cellules concernées pour chaque scénario par rapport au scénario de référence (i.e. la même zone sans parc), avec en rose l’intérieur même du parc et en bleu le voisinage de la zone. Les scénarii « petit parc », « grand parc » et « 2 parcs » concernent les parcs éoliens flottants. La « zone partagée » illustre la zone située entre les deux parcs.

Table 1 : niveau trophique moyen des groupes de consommateurs supérieurs (MTL<sub>3,25</sub>) pour chaque zone étudiée.

<b>Scénario / Zones</b>		<b>MTL<sub>3,25</sub></b>
Petit Parc flottant	Voisinage	3,67
	Intérieur	3,77
Grand Parc flottant	Voisinage	3,67
	Intérieur	3,78
2 Parcs flottants	Voisinage	3,67
	Intérieur	3,77
	Partagée	3,68
Parcs Posés	Voisinage	3,61
	Intérieur	3,71

Une tendance à l'augmentation du niveau trophique moyen des captures (MTLc) est observée dans les zones mitoyennes des parcs flottants, par rapport à la même zone sans parc (Figure 6). Le MTLc n'a pas été calculé à l'intérieur des parcs flottants car l'hypothèse de cette étude est qu'aucun métier n'est autorisé dans ces parcs. Le MTLc ne varie pas selon les différents scénarii des parcs flottants (Figure 6a, b, c et d), mais il y a une différence entre les parcs flottants et les parcs posés. Le MTLc est plus élevé à l'intérieur des parcs posés et plus bas à l'extérieur, par rapport aux parcs flottants. De plus, une différence importante par rapport au scénario de référence sans parc est observée pour les parcs posés, à l'intérieur desquels le niveau trophique moyen des captures a tendance à augmenter (Figure 6e) alors qu'il est identique à la zone de référence dans les zones voisines du parc (Figure 6f).

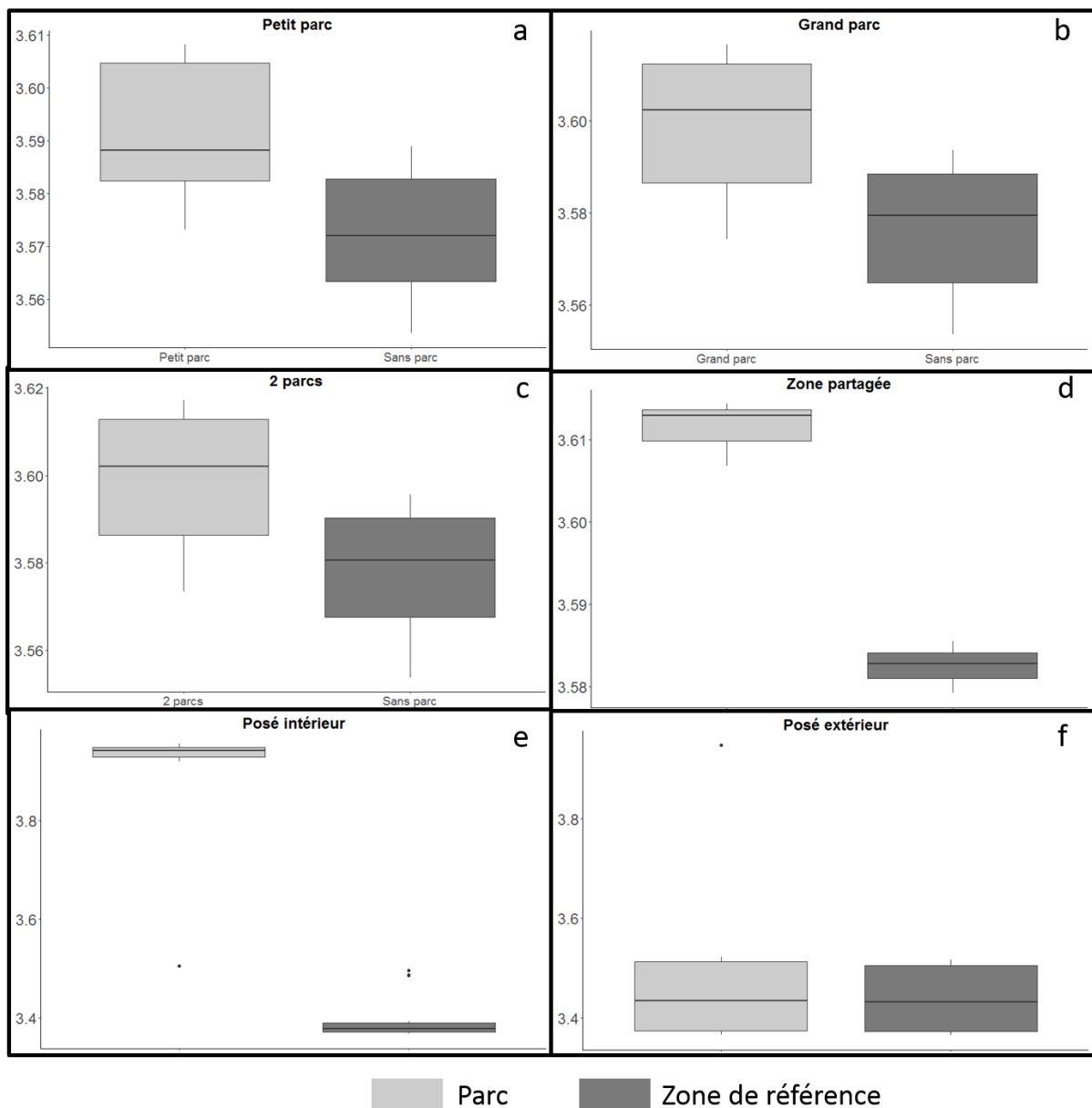


Figure 6 : niveau trophique moyen des captures par la pêche (MTLc) pour chaque scénario. Les quatre premières figures concernent les parcs flottants. Pour notre étude, la pêche est interdite à l'intérieur des parcs flottants, c'est pourquoi seules sont représentées les zones voisines, dans lesquelles tous les métiers sont autorisés. En revanche, les arts dormants (palangre, lignes et filets) sont autorisés à l'intérieur des parcs posés. Chaque boxplot représente l'ensemble des cellules concernées par la zone.

Les niveaux trophiques moyens des captures de pêche varient d'un métier à l'autre. Les plus élevés sont obtenus avec les chaluts pélagiques, les palangres et les lignes, alors que les plus bas sont obtenus avec la bolinche et le chalut pélagique ciblant les petits pélagiques (Table 2).

Table 2 : niveau trophique moyen des captures par métier sur l'ensemble du Golfe de Gascogne.

Métier	MTLc
Bolinche	3,13
Chalut pélagique ciblant les petits pélagiques	3,18
Seine Danoise	3,57
Filet de plus de 15 m	3,59
Chalut de fond ciblant la langoustine	3,62
Chalut de fond ciblant les démersaux	3,79
Filet de moins de 15 m	3,88
Chalut pélagique ciblant les démersaux	3,90
Palangre et Ligne	4,05
Chalut pélagique ciblant les thons	4,34

#### 4. Discussion

L'objectif de cette étude est de simuler les possibles effets du développement des parcs éoliens sur les écosystèmes marins en fonction (i) de la taille des parcs et (ii) du type d'éolienne (flottante/posée). Ces effets sont étudiés dans un contexte de changement climatique établi. Pour répondre à ces questions, nous avons croisé deux méthodologies existantes. La première est la spatialisation de l'Ecopath NISFew qui intègre un des scénarii de l'effet du changement climatique, à savoir l'arrivée modérée d'espèces non indigènes dans le Golfe de Gascogne. Cette spatialisation via le module Ecospace intègre ainsi l'effet du changement climatique à l'horizon 2050 sous RCP8.5. La deuxième correspond à la modélisation de l'effet de l'intégration des parcs éoliens. Ceci a été simulé en forçant l'installation des biomasses du biofouling dans les cases de l'Ecospace où les parcs sont intégrés et à l'augmentation de la biomasse des espèces pélagiques attirées par l'effet DCP dans le cas des parcs éoliens flottants.

##### 4.1. L'influence des parcs sur les zones voisines

L'effet DCP des parcs flottants et l'interdiction de la pêche permettent de fortes biomasses autour des éoliennes, et donc une attraction des espèces des cellules extérieures vers les cellules au sein des parcs (Rowley, 1994). Les biomasses des poissons pélagiques et démersaux piscivores doublent à l'intérieur des parcs éoliens. La même observation a été faite en Mer Baltique, avec une augmentation de la densité de poissons piscivores autour des structures (Bergström et al., 2013). Dans notre cas, cette attraction pourrait être d'autant plus forte que le forçage par les résultats des modèles de niches rend l'environnement peu favorable en dehors du parc pour les espèces les plus sensibles au changement climatique. L'abondance de ces espèces entraîne une cascade trophique, par la forte consommation et

donc la diminution de l'abondance de leurs proies. Cela se traduit par une tendance à la diminution des biomasses des groupes de plus bas niveaux trophiques à l'intérieur des parcs. Cependant, une étude similaire à la nôtre, effectuée en Baie de Seine, a démontré un effet spill-over (i.e. un débordement de la biomasse à l'extérieur du parc) dans les zones proches du parc éolien suite à son implantation (Halouani et al., 2020). Dans notre cas, l'effet DCP que nous avons simulé entraîne un habitat très favorable pour les espèces prédatrices, ce qui augmente fortement leur biomasse à l'intérieur du parc.

#### **4.2. La taille des parcs**

Bien que nos résultats montrent peu de différences selon la taille du parc, celle-ci pourrait en revanche avoir des influences sur la structure et le fonctionnement du réseau trophique à l'intérieur du parc. Par exemple, il existe à Hawaï un réseau de petites réserves marines de taille différentes (de 0,14 km<sup>2</sup> à 1,24 km<sup>2</sup>) créées à des fins de sensibilisation du public. Une étude comparative de cette zone a montré que la taille de la réserve était corrélée aux paramètres de communautés de poissons, comme le nombre d'espèces, la biomasse et l'indice de diversité de Shannon (Friedlander et al., 2007). Pourtant, dans sa revue sur plusieurs aires marines protégées et leurs conséquences, Halpern (2003) souligne que la taille du parc n'agit pas sur la biomasse et l'abondance des individus, ce qui n'exclut pas qu'il y ait des effets sur la structure du réseau trophique.

Certaines conditions environnementales sont également indirectement liées à la taille du parc. Ainsi, un grand parc aura probablement une plus grande diversité d'habitats benthiques, et une plus grande diversité d'espèces benthiques et démersales. Il a, par exemple, été montré au Mexique qu'une zone mise en réserve avec une forte complexité d'habitats benthiques aura une grande diversité  $\beta$  (Rioja-Nieto et Sheppard, 2008). On peut donc s'attendre à avoir un réseau trophique plus complexe, avec un plus grand nombre de flux entre compartiments, ce qui pourrait avoir une influence sur le taux d'omnivorie et de recyclage, ainsi que la robustesse et la résilience de ces zones (Saint-Béat et al., 2015).

Il est possible d'imaginer que plus le parc est grand, plus les groupes trophiques avec une forte capacité de dispersion y sont inféodés. C'est-à-dire que ces groupes ne se contentent plus de passer à travers le parc, ils y restent, de sorte que la biomasse maximale de la zone finisse par être atteinte, entraînant ainsi un spill-over. De plus, parmi ces groupes à forte capacité de dispersion, nous retrouvons les petits pélagiques, comme la sardine et l'anchois, et dans notre cas simulant l'arrivée des espèces subtropicales, la sardinelle. Ces espèces comptent pour une part importante de la biomasse. Il faut aussi tenir compte du fait que la capacité de dispersion des prédateurs supérieurs (les odontocètes, les grands requins pélagiques et les pélagiques piscivores comme les thons) est également forte. Il a été

démonstré qu'une réserve trop petite n'avait pas d'effet de conservation pour les espèces de grande taille très mobiles (Friedlander et DeMartini, 2002).

Enfin, la réflexion pourrait être menée quant à l'influence de la taille d'une zone mise en réserve sur le taux de survie des larves. En effet, à l'intérieur d'une aire marine protégée, l'interdiction de la pêche entraîne une augmentation en taille et en abondance des poissons adultes, prédateurs des larves. Ceci réduirait le taux de recrutement (Planes et al., 2000). Cependant, en Mer du Nord, l'emplacement des futurs parcs éoliens se superpose avec les zones de ponte des principales espèces de poissons plats et il est à craindre que cette perturbation n'influence négativement les comportements reproducteurs des adultes (Barbut et al., 2020). L'effet des parcs éoliens sur le recrutement des poissons est une question complexe, et le peu d'études sur le sujet donnent des pistes contradictoires, du fait de conditions et de sujets d'étude très différents : les espèces considérées sont des poissons ou des invertébrés benthiques et certaines études observent le recrutement quand d'autres étudient le taux de survie des larves (Harrison et al., 2012; Ludford et al., 2012; Barbut et al., 2020).

#### **4.3. L'influence des parcs sur les activités de pêche**

Étant donné qu'il n'y a pas d'augmentation drastique de la biomasse, seule une légère augmentation du niveau trophique moyen des captures a été simulée dans le voisinage des parcs flottants, par rapport à la même zone sans parc. Cela présenterait un intérêt économique pour les métiers ciblant des poissons de haut niveau trophique (Colléter et al., 2014; Abdou et al., 2016), comme les thons ou les bars, comme c'est déjà le cas en Mer du Nord (Reubens et al., 2013). Enfin, Ecopath ne permet pas de modéliser la destruction de l'habitat par les engins de pêche, et notamment les effets du chalutage sur le sédiment et les groupes trophiques qui y sont inféodés. Cependant, l'arrêt de ces métiers dans la zone du parc pourrait avoir un impact positif non négligeable sur les biomasses d'invertébrés benthiques (Hiddink et al., 2019; Kaiser, 2019)

#### **4.4. Effets du type de parcs : posé ou flottant**

Les résultats de notre étude ont montré que les anomalies de biomasses des groupes de niveaux trophiques inférieurs à 4 par rapport à la même zone sans parc sont moins marquées pour les parcs posés que pour les parcs flottants. Il est à noter que cette différence des parcs de Saint-Nazaire et des Deux Iles avec les parcs flottants ne tient pas seulement au type d'éoliennes, mais également à ce qu'implique l'utilisation d'éoliennes posées sur le fond : une plus forte proximité à la côte, l'autorisation de pratiques pour les arts dormants (filets, lignes et palangres) et une plus faible profondeur d'eau (maximum 60 m). Les structures des éoliennes flottantes sont plus grandes que celles des éoliennes posées, ce qui induit des effets



récifs et DCP plus forts. De plus, nous avons discuté dans le premier chapitre que les zones situées entre 0 et 50 mètres (dans lesquelles seront implantés les parcs posés) verraient une diminution de la richesse spécifique des espèces de poissons benthiques et démersaux à cause de l'augmentation de la température de l'eau. Or, ce sont les poissons démersaux (piscivores et benthophages) qui représentent les plus fortes biomasses de vertébrés dans le Golfe de Gascogne dans notre étude. On peut donc imaginer que la plus faible cascade trophique observée dans et à l'extérieur des parcs posés soit expliquée par une plus faible abondance de proies, due au changement climatique. De plus, les métiers autorisés dans les parcs posés sont ceux qui visent les hauts niveaux trophiques (4,05 pour les palangres et les lignes ; 3,88 pour les fileyeurs de moins de 15 m et 3,59 pour les fileyeurs de plus de 15 m). Ces observations sont corrélées avec les résultats du MTL<sub>3,25</sub> qui est plus bas pour les parcs posés que pour les parcs flottants. Par ailleurs, c'est l'autorisation des arts dormants qui permet au MTLc d'être plus élevé dans les parcs posés qu'ailleurs. En revanche, le MTLc plus bas dans les zones voisines des parcs posés par rapport aux parcs flottants pourrait plutôt trouver son explication dans les résultats des modèles de niches et donc à la diminution de biomasse suite à la hausse des températures de l'eau. Également, ces deux parcs sont positionnés sur plusieurs types de substrats, dont la roche, contrairement aux parcs flottants que nous avons choisi de placer sur du sable uniquement. Par conséquent, la mosaïque d'habitats entrainerait plus de diversité d'espèces, avec certaines spécifiques à la roche qui ne seraient pas présentes dans les parcs situés sur du sable. Cependant, nous avons vu au chapitre 2 que le MTLc et le MTL<sub>3,25</sub> sont très dépendants de l'arrivée des espèces non indigènes et varient beaucoup en fonction de la structure du réseau trophique. Ici, nous n'avons modélisé qu'un seul scénario d'arrivée d'espèces non indigènes (NISFew), il est évident que la même étude avec les autres scénarii du chapitre 2 montrerait des résultats différents.

#### **4.5. Les limites de la méthode**

Plusieurs hypothèses ont été choisies afin de modéliser les conséquences d'un parc éolien flottant sur la structure des communautés marines. Il convient d'en décrire les limites. Tout d'abord, une plus petite échelle permettrait d'utiliser une carte plus fine de nature de fonds. En effet, le type de sédiments influence à la fois les espèces présentes, mais également l'activité de pêche. Dans notre cas nous avons utilisé la même carte de sédiments que pour les modèles de niche du chapitre 1, de sorte que tous les résultats restent cohérents, et nous l'avons mise à la même résolution que la carte de base d'Ecospace, ce qui a pu induire une perte d'information. De plus, nous avons estimé l'effet DCP de manière arbitraire, en augmentant de 25% la préférence des zones correspondant aux parcs pour les groupes trophiques concernés par l'effet DCP, ce qui peut entrainer des risques de sur ou de sous-estimation de son effet. Enfin, les résultats que nous présentons ici ne tiennent pas compte de la saisonnalité puisque toutes les données ont été moyennées sur l'année. C'était également le cas pour les modèles de niches écologiques, la température projetée étant une

moyenne sur l'année. Or, la saisonnalité joue un rôle non négligeable dans la structure des communautés du Golfe de Gascogne (Lambert et al., 2017).

## 5. Conclusion

Les résultats de ce chapitre 3 ont montré que la méthode que nous avons mise en place permet de prendre en compte à la fois les changements de communautés liés à l'augmentation de la température de l'eau ainsi que les conséquences connues des parcs éoliens sur les écosystèmes (effets réserve, effet récif et effet DCP). Nos résultats ont montré que l'installation d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne pourrait entraîner une cascade trophique à l'intérieur des parcs. De plus, cette étude avance que les changements induits par les parcs éoliens flottants que nous avons modélisés seraient moindres que ceux des parcs éoliens posés, et ce quel que soit la taille de ces parcs. Ceci s'explique probablement par la plus forte distance à la côte ainsi que la grande profondeur à laquelle les éoliennes sont installées. En revanche, cette étude confirme l'importance de faire des études d'impacts spécifiques à chaque parc.



---

*Chapitre IV : Discussion générale*

---

Le changement climatique transforme les écosystèmes marins à différentes échelles spatiale et temporelle et à travers toutes ses composantes (Worm et Lotze, 2016; Lotze et al., 2019) : paramètres physico-chimiques (Guinotte et Fabry, 2008), températures (Doney et al., 2012), courants (Palter, 2015), productivité primaire (Taucher et Oschlies, 2011; Moore et al., 2018) et biodiversité. Ces modifications des écosystèmes sont autant de pressions évolutives auxquelles sont soumis les organismes marins (Bellard et al., 2012). Leurs adaptations sont nombreuses et variées (Henson et al., 2017; Vargas et al., 2017). La température de l'eau est un des principaux facteurs régissant la distribution des espèces marines (Dulvy et al., 2003). Une des conséquences à son augmentation est le déplacement des aires de distribution des espèces, suivant l'évolution des isothermes (Punzón et al., 2016). Lenoir et al. (2020) ont montré que les espèces marines se déplacent en moyenne six fois plus vite que les espèces terrestres. Au changement climatique s'ajoutent d'autres pressions d'origine anthropique aboutissant à ce qui est considéré aujourd'hui comme la 6<sup>ème</sup> extinction de masse (Chapin III et al., 2000; Barnosky et al., 2011). Elle est la conséquence d'une transformation radicale des habitats, notamment par les rejets de polluants chimiques et plastiques, et la destruction des paysages (Ceballos et al., 2015; Young et al., 2016). Particulièrement connue sur terre, elle est également présente dans les océans (Jackson, 2008; Poloczanska et al., 2013) où les taux d'extinction des espèces actuels sont des dizaines, voire des centaines, de fois supérieurs à ce qu'ils étaient ces derniers millions d'années (IPBES, 2019).

Face à ces changements rapides et sans précédents dans l'histoire de l'humanité (Schmidtko et al., 2017; Stock et al., 2017), les sociétés doivent prendre des décisions et agir à temps pour limiter les dégâts de cette crise majeure (Lacroix et al., 2019). En effet, malgré des technologies de plus en plus performantes, les sociétés restent étroitement dépendantes de la bonne santé des écosystèmes qui les abritent (Pecl et al., 2017). Il est connu depuis plusieurs décennies que le changement climatique est la conséquence des émissions de gaz à effet de serre dues à la combustion d'énergies fossiles. Les énergies marines renouvelables (EMR) représentent une alternative intéressante à la production par les énergies fossiles, en particulier pour la France qui dispose d'un large territoire maritime. Cependant, la construction de structures de production d'EMR (éoliennes et hydroliennes) est souvent controversée (Oiry, 2015; Wawrzyczek et al., 2018) en raison de leur intrusion dans des écosystèmes déjà soumis à de nombreuses pressions (Gasparatos et al., 2017), ainsi que des conflits d'usage qu'elles entraînent (Haraldsson et al., 2020). Si les conséquences des parcs éoliens sur les écosystèmes marins sont de mieux en mieux connues, la majorité des études concerne les parcs posés et non les parcs flottants. Or, leurs impacts sont différents (Kausche et al., 2018). En effet, les parcs éoliens flottants seront plus éloignés des côtes car installés entre 50 et 200 mètres de profondeur. Ainsi, les espèces concernées ne seront pas les mêmes. De plus, cet éloignement des côtes entraînera également un conflit d'usage avec des acteurs différents, en majorité des pêcheurs de métiers spécifiques à la haute mer. Egalement, les

dimensions des flotteurs supportant les éoliennes seront plus grandes, ce qui entraîne une surface colonisable plus importante que les éoliennes posées et des communautés fixées différentes dues à leur emplacement. Enfin, les éoliennes seront ancrées dans le sol, ce qui induit qu'il n'y ait pas de battage de pieu. Or, cette opération d'installation génère de fortes perturbations avec la remise en suspension de sédiment et la production de nuisances sonores (Lippert et al., 2013; Miller et al., 2016). Afin d'appliquer correctement la séquence ERC (Eviter – Réduire – Compenser), définie en 2012 par le Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie, il est nécessaire d'évaluer l'ensemble des incidences que peuvent avoir les parcs éoliens sur les écosystèmes et leur fonctionnement. Dans ce contexte, l'approche écosystémique répond à cette demande (Echave et al., 2019). Cette méthode consiste à étudier l'ensemble de l'écosystème et non pas chaque compartiment indépendamment les uns des autres, et de traduire son fonctionnement à travers la mise en place d'indicateurs (Fu et al., 2019).

Les objectifs de ma thèse étaient de modéliser, à l'échelle écosystémique, les répercussions du changement climatique sur les communautés marines dans le Golfe de Gascogne, et d'y incorporer les impacts d'un parc éolien flottant. Dans ce chapitre, je procéderai à une synthèse des principaux résultats puis j'exposerai les limites des différents modèles, je discuterai de l'approche écosystémique abordée dans ma thèse, et enfin des perspectives qui en découlent.

## **1. Principaux résultats et innovations apportés dans la thèse**

La première partie de la thèse a permis de modéliser les niches écologiques potentielles des espèces, en considérant 163 espèces de poissons et de céphalopodes indigènes du Golfe de Gascogne. Afin de prendre en compte l'arrivée d'espèces non-indigènes plus méridionales, 47 espèces subtropicales ont été ajoutées, dont la limite nord de la niche écologique potentielle serait amenée à se déplacer vers de plus hautes latitudes dans les prochaines années. Les résultats ont montré que l'augmentation de la température de l'eau ne modifierait pas drastiquement la richesse spécifique du Golfe de Gascogne, contrairement à ce qui est attendu dans les hautes latitudes, les basses latitudes ou dans des mers fermées (Worm et Lotze, 2016). Il s'agirait plutôt ici d'un remplacement des espèces d'eaux froides par des espèces subtropicales, ce qui a déjà été modélisé dans les zones tempérées (Cheung et al., 2012; Vergés et al., 2014; Montero-Serra et al., 2015). Ainsi, les travaux réalisés dans la première partie de la thèse mettent en avant une arrivée des espèces non indigènes dans le Golfe de Gascogne, due au réchauffement des eaux de leur habitat d'origine. Elles remplaceraient les espèces indigènes, en particulier dans les zones peu profondes (0 – 50 mètres), qui sont les zones dans lesquelles seront implantés les parcs éoliens posés. Il était donc pertinent de faire cette étude en amont de la construction des parcs afin d'explorer les

évolutions des assemblages d'espèces sous contrainte climatique. Ce remplacement serait facilité par une perte de richesse spécifique indigène dans ces zones, en particulier pour les espèces benthiques et démersales. Cependant, les niches écologiques des espèces ne sont pas seulement liées à des paramètres abiotiques mais dépendent également des relations trophiques.

C'est pour cela que, dans la deuxième partie de la thèse, un ensemble de modèles trophiques a été mis en place, en utilisant le modèle d'équilibre de masse Ecopath, afin de simuler différents scénarii d'arrivées d'espèces non indigènes dans le Golfe de Gascogne. En effet, les modèles de niches écologiques ne permettent pas de savoir dans quelle proportion, ni à quelle période les espèces non indigènes arriveront. Nous avons donc modélisé différentes hypothèses réalistes d'arrivées d'espèces non indigènes afin d'étudier les interactions avec le réseau trophique déjà existant. Nous avons mis en évidence que même en l'absence d'arrivée de nouvelles espèces, le réseau trophique actuel serait déjà modifié par l'augmentation de la température de l'eau, qui accélère le métabolisme des organismes marins tout en diminuant les biomasses des espèces les plus sensibles à la température de l'eau. Ces deux paramètres entraîneraient une augmentation du recyclage et de la détritivorie, caractéristiques des systèmes stressés, ainsi qu'une diminution de l'omnivorie, altérant la flexibilité du réseau trophique en cas de perturbation. De plus, suite à la modélisation des scénarii d'arrivées de NIS, nos résultats ont d'une part confirmé que les conséquences sur le réseau trophique ne seraient pas les mêmes selon l'habitat du groupe trophique. En effet, avec l'arrivée d'espèces pélagiques, le réseau trophique deviendrait plus contraint (moins de chemins parallèles, l'énergie arrive plus directement dans les hauts niveaux trophiques) et il y aurait moins de recyclage. Ce serait le contraire avec l'arrivée des groupes démersaux. Dans tous les cas, l'arrivée massive de nouvelles espèces entraînerait un effet top-down et une compétition trophique avec les espèces indigènes. D'autre part, ces travaux ont mis en évidence la nécessité de l'approche écosystémique. En effet, nous avons vu dans le chapitre 2 que l'arrivée de certains groupes, notamment celle des espèces de petits pélagiques (modèle NISPel) avait des effets non intuitifs au premier abord, comme par exemple une forte augmentation du recyclage. Enfin, nous avons montré que l'arrivée des espèces non indigènes ne compensait pas les changements de fonctionnement du réseau trophique dus à l'augmentation de la température de l'eau, mais qu'au contraire les effets combinés aboutiraient à un écosystème moins résistant.

Dans la troisième partie de la thèse, nous nous sommes intéressés à la question des conséquences d'un parc éolien flottant sur les communautés marines dans un contexte d'écosystème ayant déjà été transformé par le changement climatique. Nous avons donc créé plusieurs scénarii pour répondre à deux questions : (i) la taille et l'agencement du parc éolien ont-ils une influence sur les communautés à l'intérieur et au voisinage du parc ? ; (ii) les parcs

flottants et posés engendrent-ils les mêmes fonctionnements ? Dans ce chapitre nous avons forcé le modèle Ecospace avec les résultats des modèles de niche du chapitre 1, et les arrivées des espèces non indigènes du chapitre 2. De plus, nous avons reproduit les trois conséquences documentées des parcs éoliens : (i) l'effet DCP (Dispositif de Concentration de Poissons) en augmentant la préférence pour cet habitat des groupes de poissons concernés (i.e. pélagiques piscivores, requins pélagiques, bar, merlan, tacaud, démersaux benthophages et démersaux piscivores) dans la zone des parcs ; (ii) l'effet récif en créant des groupes trophiques « Biofouling » (créé dans Ecopath spécialement pour ce chapitre) dans les parcs et en tenant compte des différences de surface colonisable entre les parcs posés et les parcs flottants ; et (iii) l'effet réserve en simulant l'interdiction de pêche pour tous les métiers dans les parcs flottants et pour les arts traînants dans les parcs posés. Cette méthode nous a permis de montrer que la présence d'un parc éolien dans le Nord du Golfe de Gascogne aurait des conséquences sur les communautés marines locales, et ce quelle que soit la taille du parc. L'habitat créé par le parc entraîne une augmentation de la biomasse, notamment des prédateurs supérieurs, à l'intérieur du parc, provoquant une cascade trophique. Egalement, des différences de biomasses ont été projetées entre les parcs posés et les parcs flottants, qui s'expliquent par une différence de distance à la côte, de bathymétrie et d'autorisation de pêche.

L'intérêt de l'approche écosystémique adoptée dans cette thèse est de modéliser les effets directs du changement climatique (i.e. augmentation de la température de l'eau et arrivées des espèces non-indigènes) et de l'implantation d'un parc éolien flottant (effets récif, réserve et DCP), mais aussi les répercussions indirectes qu'ils auront sur tous les compartiments du réseau trophique. L'approche écosystémique de type EwE (Ecopath with Ecosim) est une modélisation holistique du fonctionnement de l'écosystème. La méthodologie qui a été mise en place a permis de modéliser plusieurs perturbations séparément, puis de les combiner : la hausse de la température de la mer, l'arrivée des espèces non indigènes et l'implantation de parcs éoliens flottants. L'approche écosystémique permet également de voir les réponses de chaque compartiment et non pas seulement de quelques groupes. Nous avons ainsi pu observer des réactions différentes selon chaque perturbation, puis en les combinant. Par exemple, les poissons démersaux benthophages ont subi dans le chapitre 1 une réduction de leur niche écologique potentielle, due à l'augmentation de la température de l'eau dans les zones de moins de 50 mètres de profondeur. Puis, nous avons évoqué dans le chapitre 2 l'augmentation de la compétitivité pour les ressources suite à l'arrivée d'espèces non indigènes. Enfin, nous avons vu dans le chapitre 3 les conséquences positives locales que pourraient avoir l'effet récif et l'arrêt de la pêche dans la zone du parc sur leurs biomasses. Les ENA n'ont pas été déclinés à l'échelle locale, mais ils auraient pu compléter les résultats de biomasses et de captures, d'autant plus qu'ils montrent des résultats intéressants sur les



effets cumulés du changement climatique et de l'effet récif des parcs éoliens sur la structure du réseau trophique (Noguès et al, soumis).

## 2. Limites inhérentes au forçage entre les modèles

### 2.1. Limites spécifiques aux modèles

Les modèles de niche projettent les niches écologiques potentielles de chaque espèce en ne tenant compte que de certains paramètres abiotiques (température de l'eau, salinité, profondeur, nature du fond, pente et orientation de la pente). Cependant, d'autres paramètres limitent la distribution des espèces, comme par exemple la dispersion larvaire, les relations trophiques et les barrières biogéographiques. Les modèles ne tiennent pas compte non plus du cycle de vie des espèces et de leurs besoins aux différents stades de leur vie. Enfin, la capacité d'adaptation, via la sélection naturelle, n'est pas non plus intégrée. Cela questionne la capacité des espèces non indigènes à s'installer durablement dans le Golfe de Gascogne. De plus, une des limites à notre méthode porte sur les espèces qui ont été (ou non) utilisées dans le modèle de niche. La liste des poissons et céphalopodes non indigènes que nous avons modélisés dans le chapitre 1 a été choisie sur le critère du nombre d'occurrences, élément primordial pour calibrer le modèle d'enveloppe bioclimatique. Par conséquent, le pool d'espèces non indigènes de cette étude n'est pas exhaustif et la richesse spécifique réelle des poissons différente de celle prise en compte dans le modèle. De plus, pour l'enveloppe bioclimatique modélisée pour chaque espèce (i.e. le premier filtre), nous avons utilisé les deux principaux paramètres contrôlant la répartition des espèces, à savoir la température moyenne annuelle de l'eau (en tenant compte du gradient vertical) et la salinité moyenne annuelle. D'autres paramètres abiotiques pourraient être ajoutés à ce filtre car ils influencent fortement la niche écologique des organismes marins, comme par exemple l'oxygène dissous (Breitburg et al., 2018), ou encore l'acidité (Doney et al., 2009). Ces paramètres seront impactés par le changement climatique (Brierley et Kingsford, 2009).

Les limites générales du modèle Ecopath sont liées aux équations d'équilibre de masses (Christensen et Walters, 2004), comme par exemple la capacité des équations de production et de consommation, à retranscrire la réalité ou encore la capacité du modèle à pallier au manque d'information. Dans le modèle que nous avons mis en place, plusieurs limites sont dues au manque de données et aux estimations des calculs de production et de consommation. Ainsi, des incertitudes liées aux données d'entrées subsistent. Les biomasses sont estimées à partir de modèles existants (Lassalle et al., 2011; Moullec et al., 2017). La fixation de la matrice des régimes alimentaires est source d'erreur car elle requiert des informations d'une grande précision, souvent difficiles à obtenir, qui sont ensuite ajustées pour équilibrer le modèle. Or, ce sont ces paramètres qui génèrent les flux entre compartiments et donc qui contrôlent les sorties du modèle. Egalement, les variations

ontogéniques n'ont pas été intégrées. Or, les régimes alimentaires diffèrent selon les stades de croissance. Enfin, la saisonnalité n'est pas prise en compte alors qu'elle joue un rôle majeur dans les zones tempérées. Par exemple, des analyses isotopiques sur le merlan en mer du Nord et Manche Orientale ont montré des variations saisonnières de son régime alimentaire (Timmerman et al., 2020).

Par ailleurs, si chaque modèle a ses propres limites, les forçages que nous avons effectués en ont engendré de nouvelles, qui sont détaillées ci-dessous.

## **2.2. Evaluation des biomasses suite au changement climatique**

Une des principales difficultés du couplage entre un modèle de niche et un modèle trophique est la façon dont la distribution d'une espèce peut être reliée à sa biomasse potentielle. Dans cette étude, pour intégrer les effets du changement climatique sur les communautés indigènes du Golfe de Gascogne, nous avons utilisé une méthode qui consiste à diminuer la biomasse d'un groupe trophique proportionnellement à la réduction de la projection de sa niche écologique potentielle, selon l'hypothèse que la biomasse est proportionnelle à l'aire de distribution (Chaalali et al., 2016). Cette méthode conditionne en grande partie nos résultats puisque dans les modèles trophiques nous avons estimé les biomasses des poissons et des céphalopodes en fonction de l'évolution de leur niche écologique potentielle. Cette méthode, si elle semblait pertinente pour répondre à nos problématiques, n'en reste pas moins critiquable dans le sens où la biomasse d'une espèce et sa niche écologique ne sont pas nécessairement liées. D'une part, une espèce ne va pas forcément utiliser l'ensemble de sa niche écologique, ce qui nous ramène aux limites des modèles de niche évoquées au chapitre 1 : même si les conditions de température et de salinité sont adéquates à un endroit donné, l'espèce peut ne pas être présente pour des raisons abiotiques (e.g. barrières géographiques) ou biotiques (e.g. présence d'un prédateur ou absence d'une proie (Wisiz et al., 2013), présence d'un pathogène (Fernández et Hamilton, 2015), migration ontogénique). De plus, les variations de biomasses ne dépendent pas seulement des paramètres environnementaux, mais également de facteurs trophiques et anthropiques. Un exemple est la variation des stocks de poissons d'intérêt commercial, qu'il est difficile de prévoir d'une année à l'autre (Brander, 2003; Schickele et al., 2020). Il en va de même pour l'ensemble des espèces.

## **2.3. Forçage par les résultats des modèles de niche**

Le forçage de l'Ecospace par les résultats des modèles de niche, sans être une limite à part entière, est un point de réflexion qui mérite d'être discuté. Nous avons considéré les parcs comme des zones favorables à certains organismes, en particulier pour plusieurs espèces de poissons (i.e. nouveaux habitats, restriction de la pêche, abondance de nourriture) : les tacauds (Reubens et al., 2011), les démersaux piscivores et benthophages (Reubens et al.,

2013), les pélagiques piscivores... Dans les hypothèses que nous avons modélisées, les parcs posés et flottants, sont placés dans des zones qui ne sont pas optimales pour une partie des espèces, selon les résultats des modèles de niche (c'est-à-dire une faible probabilité de présence projetée). Par conséquent, des cellules de la grille Ecospace peu favorables sont moyennes de cellules très favorables (les parcs), d'où l'apparition d'une migration des espèces de l'extérieur vers l'intérieur des parcs. Il est difficile d'estimer dans quelle mesure chaque habitat est favorable à une espèce. Ainsi la biomasse d'une espèce dans un parc en limite de son aire de distribution ne va pas évoluer de la même manière que si le parc était placé dans une zone où la température est optimale. A l'aide d'EwE, il est difficile de prédire lequel de ses deux paramètres (le parc favorable ou la température défavorable) aura le plus d'impact sur l'évolution de la biomasse de l'espèce, ou même de sa présence dans la zone. Il pourrait en effet y avoir des effets synergétiques, positifs ou négatifs (Fu et al., 2018). La réponse de l'espèce à ces conditions est sans doute spécifique et mériterait une étude détaillée. Par exemple, le bar (*Dicentrarchus labrax*) au chapitre 3, pour qui la différence entre l'extérieur du parc (très peu favorable du fait de la température et de la pêche) et l'intérieur très favorable (du fait de l'effet DCP et de l'absence de pêche) était très importante, ce qui a entraîné une très forte augmentation de la biomasse du bar dans les parcs posés (Annexe 11).

### 3. Incertitudes et perspectives d'amélioration des modèles

#### 3.1. Focus sur les espèces non indigènes

Nous avons vu dans le chapitre 1 que les modèles de niche ne permettent pas de prédire avec certitude l'arrivée d'une espèce dans une zone, mais de projeter l'évolution spatiale de leur niche écologique potentielle selon différents scénarii. Il est donc possible que certaines espèces subtropicales que nous avons modélisées n'arrivent finalement pas dans le Golfe de Gascogne. Cette interrogation est d'autant plus légitime que la niche écologique de nombreuses espèces est déjà, du moins en partie, présente dans le Golfe de Gascogne, alors que ces espèces n'ont pas été enregistrées dans les bases de données que nous avons utilisées, ou alors avec des occurrences très faibles qui n'ont pas permis leur prise en compte dans le modèle. Mais il est important de considérer que si la température de l'eau dans le Golfe de Gascogne n'augmente pas drastiquement, ce n'est pas forcément le cas partout (Belkin, 2009). On peut donc s'attendre à ce que les espèces subtropicales remontent vers le nord, non pas parce que l'habitat y devient plus favorable, mais parce que leur habitat d'origine ne l'est plus.

Nous avons essayé de limiter les incertitudes liées aux projections des températures par l'utilisation de trois modèles climatiques (GFDL, IPSL et MPI) et en moyennant les sorties des trois modèles sur 10 ans (2041-2050 et 2091-2100). Le fait d'avoir choisi les deux scénarii extrêmes (optimiste : RCP2.6 et pessimiste : RCP8.5) nous a permis de nous affranchir des

incertitudes liées au changement climatique. Cependant, les moyennes annuelles ne nous permettent pas de prendre en compte la saisonnalité. Or, c'est un paramètre important, car en tant que zone tempérée, les températures de l'eau dans le Golfe de Gascogne varient entre l'hiver et l'été. Ainsi, les espèces subtropicales ne supporteront peut-être pas les températures hivernales, de même pour les espèces indigènes avec les températures estivales. Il serait pertinent de faire à nouveau des modèles de niche, non pas avec les températures moyennes annuelles, mais avec les températures moyennes minimales et maximales. Cela permettrait de projeter les changements dans les communautés en tenant compte de la saisonnalité.

Dans le chapitre 2, nous avons souligné la difficulté de prévoir à quel moment arriveront les espèces non indigènes, et si certaines arriveront avant d'autres. C'est la raison pour laquelle nous avons choisi de faire plusieurs scénarii d'arrivée. Mais il serait possible de se faire une idée plus précise sur la question en calculant la vitesse de déplacement des barycentres des enveloppes bioclimatiques de chaque espèce. Il faudrait pour cela modéliser le premier filtre du modèle de niche à l'échelle de l'Océan Atlantique pour en déterminer le barycentre et calculer sa vitesse de déplacement en fonction des différents scénarii. Nous aurions ainsi une idée du moment auquel ces espèces arriveront dans le Golfe de Gascogne, ainsi que les différences de déplacement selon le groupe trophique et l'habitat de l'espèce (démersales, pélagiques, prédateurs supérieurs ou bas niveaux trophiques), car cela impacte différemment le réseau trophique indigène, selon nos résultats au chapitre 2. De plus, cela permettrait de faire des comparaisons avec les vitesses de déplacements d'autres organismes et dans d'autres régions du monde.

Enfin, il est important de ne pas confondre les espèces non indigènes avec les espèces invasives (Urban, 2020). Dans cette étude, nous avons montré que si une arrivée massive d'espèces non indigènes entraîne un changement dans le fonctionnement des écosystèmes et la structure des réseaux trophiques, elle ne provoque pas pour autant une transformation radicale de l'écosystème. Cependant, il est possible que parmi ces espèces non-indigènes, certaines présentent un caractère invasif (Walther et al., 2009; Gobler et al., 2017). Cela a déjà été le cas dans d'autres zones du globe, y compris dans des régions qui semblent isolées par la présence de barrières biogéographiques, comme par exemple l'Antarctique protégé par le courant circumpolaire (Avila et al., 2020).

### **3.2. Estimation des régimes alimentaires**

Afin de respecter l'hypothèse de l'équilibre de masses, Ecopath nécessite d'entrer le régime alimentaire exact de chaque groupe trophique du modèle, dans des proportions précises. Cela pose deux problèmes : d'une part le manque de connaissances et de données entraîne un biais d'autant plus important que les outputs du modèle sont justement basés sur

les flux qui circulent entre les compartiments. D'autre part, cela empêche d'intégrer l'adaptabilité des régimes alimentaires (Hughes et al., 2013; Supraba et al., 2016; Donaton et al., 2019). Or, si le changement climatique provoque un déplacement des aires de répartition d'une grande partie des espèces marines vers de plus hautes latitudes, les prédateurs ne vont pas nécessairement suivre leurs proies si la température de l'habitat d'origine leur reste favorable. Par exemple, une étude menée sur le tassergal (*Pomatomus saltatrix*) au sud de l'Angola et en Afrique du Sud à deux périodes distinctes (2006 et 2012) a montré la plasticité du régime alimentaire de ce prédateur supérieur : bien que la sardinelle (*Sardinella aurita*) soit restée sa proie de prédilection, la richesse spécifique des bols alimentaires des individus pêchés était bien plus diversifiée en 2012. Cela confirme sa capacité à changer de proies en cas de baisse de biomasse (Potts et al., 2016).

Dans notre cas, Ecopath ne nous a pas permis de visualiser l'adaptation du régime alimentaire dont pourraient faire preuve les espèces indigènes face à l'arrivée des espèces non-indigènes qui provoquent une hausse de la compétition trophique pour les ressources déjà présentes, en plus d'un stock de nouvelles proies. De plus, le régime alimentaire des espèces non-indigènes a été estimé par rapport à ce qu'elles consomment dans leur habitat d'origine, pour les groupes monospécifiques, et par rapport à leur groupe miroir indigène, pour les groupes plurispécifiques. Enfin, nous avons estimé que le biofouling était consommé par des poissons benthophages sans plus de distinction. Ainsi, les espèces composant le biofouling que nous avons modélisé sur les éoliennes n'ont pas été détaillées dans cette étude. Cela ne nous permet donc pas de savoir dans quelle mesure les consommateurs seront inféodés aux éoliennes.

Il serait pertinent pour compléter cette étude de développer un modèle trophique basé sur d'autres hypothèses, comme OSMOSE, afin de mieux appréhender l'étendue de l'adaptabilité des régimes alimentaires suite au changement climatique et aux spécificités créées par les éoliennes. En effet, OSMOSE se base sur une prédation opportuniste et la co-occurrence spatio-temporelle d'un prédateur et de sa proie. Ce modèle individu-centré est structuré selon la taille des organismes (Shin et Cury, 2004). Il suggère que le critère de sélection d'une proie par un prédateur est sa taille, ce qui permet de s'affranchir de cette limite que constitue l'ignorance du futur régime alimentaire des espèces dans les parcs. En revanche, cela suggère aussi qu'il y ait une meilleure connaissance du biofouling associée à cette zone.

### **3.3. Echelle spatiale d'Ecospace**

Nous avons choisi de mener cette étude sur l'ensemble du plateau continental du Golfe de Gascogne. Cette échelle était adéquate pour modéliser les modifications de communautés marines dues au changement climatique dans le chapitre 1. Nous avons

conservé cette même échelle spatiale pour le chapitre 2 étant donné qu'il existait déjà un modèle Ecopath sur cette zone (Lassalle et al., 2011) et que nous travaillions à cette échelle précédemment. Cependant, les résultats du chapitre 3 ont démontré que les impacts des parcs éoliens étaient détectés à leur proximité immédiate.

Il serait donc pertinent de développer un modèle local. Une emprise spatiale de la taille de la Bretagne Sud nous permettrait de faire des simulations de parcs éoliens avec plus de cellules. Il y aurait également la possibilité de faire des cellules spéciales pour les éoliennes ce qui spatialiserait mieux le biofouling. La carte des sédiments serait mieux intégrée, permettant de faire une meilleure spatialisation des espèces. De plus, cela permettrait de faire un zoom sur un spill-over régionalisé (Halouani et al., 2020) : dans notre étude, les cellules ont une taille de 4,6 km de côté, par conséquent la biomasse générée par le spill-over est « diluée » dans la cellule. Enfin, cela permettrait de calculer les ENA à l'intérieur et l'extérieur du parc grâce à une meilleure visualisation des flux.

Un tel modèle demanderait plus d'informations sur la zone. Mais la petite taille de l'aire d'étude permettrait aussi d'avoir des données plus exhaustives et détaillées avec une moindre contrainte qu'une échelle plus grande. Il serait également plus facile d'avoir une estimation correcte des captures. De plus, des analyses isotopiques faciliteraient la détermination de la matrice des régimes alimentaires. Enfin, la saisonnalité pourrait être prise en compte grâce à des échantillonnages à chaque saison. Un état initial de la zone permettrait de comparer les résultats des analyses isotopiques et d'étudier en détail les changements dans les régimes alimentaires.

### **3.4. Vers un modèle end-to-end**

Ecopath est un modèle écosystémique qui nous a permis de modéliser l'ensemble du réseau trophique du Golfe de Gascogne et de l'activité de pêche. Cependant, il n'a pas été créé pour modéliser les effets directs de l'environnement (Travers et al., 2007). Le forçage par les résultats des modèles de niche a permis d'intégrer la composante du changement climatique. Nous n'avons impacté que les hauts niveaux trophiques, puisque les modèles de niche n'ont été pratiqués que sur les poissons et les céphalopodes, et aucun forçage n'a été effectué sur les bas niveaux trophiques (excepté une augmentation de leur P/B et Q/B dans le chapitre 2). Or, les conséquences du changement climatique, et notamment les variations de température de l'eau, ont une influence sur la productivité primaire (Taucher et Oschlies, 2011; Moore et al., 2018), la distribution du zooplancton (Hallegraeff, 2010; Feng et al., 2014), qui se répercute sur l'ensemble du réseau trophique (Beaugrand et Reid, 2003). Un couplage avec un modèle biogéochimique intégrerait mieux la variabilité environnementale due au changement climatique sur les bas niveaux trophiques (Steinberg et Landry, 2017), similairement à ce qui est pratiqué dans les modèles end-to-end. Le modèle end-to-end se

caractérise par quatre éléments (Travers et al., 2007) : (i) représenter tous les compartiments du réseau trophique en les liant avec les paramètres abiotiques qui leur sont associés ; (ii) prendre en compte les processus physiques et biologiques à toutes les échelles spatiales ; (iii) intégrer des interactions dans les deux sens entre les différents compartiments de l'écosystème ; (iv) intégrer les pressions anthropiques et climatiques sur plusieurs niveaux trophiques, en les faisant varier dans le temps. Il y a en effet un réel manque d'informations quant aux conséquences des parcs éoliens sur les bas niveaux trophiques, qui ont pourtant une implication majeure dans le fonctionnement de l'écosystème et les services qu'il fournit (Dannheim et al., 2020).

Un forçage avec un modèle NPZD qui représente les flux entre les nutriments (N), le phytoplancton (P), le zooplancton (Z) et les détritus (D) pourrait être envisagé (Franks, 2002). Par exemple, le modèle ECO-MARS3D permet de modéliser les concentrations de plancton et de nutriments dans le Golfe de Gascogne et la Manche. Le forçage du module Ecospace par les sorties de ce modèle intégrerait mieux les effets du changement climatique sur les bas niveaux trophiques et notamment les variations de la production primaire. Dans cette étude, les évolutions de la production primaire dans les années à venir n'ont pas été prises en compte, malgré plusieurs études qui attestent de changements (Sarmiento et al., 2004; Bopp et al., 2005; Taucher et Oschlies, 2011; Cheung et al., 2016a).

#### 4. Nouvelles questions liées aux parcs éoliens

L'ensemble de ma thèse a permis de répondre à des questions liées au changement climatique et à l'implantation de parcs éoliens à l'échelle du Golfe de Gascogne. Nos résultats ont soulevé de nombreuses nouvelles questions pour lesquelles un focus sur les parcs serait nécessaire.

##### 4.1. Comment les parcs éoliens flottants vont-ils s'intégrer dans les socio-écosystèmes ?

L'intérêt de l'approche écosystémique est de pouvoir intégrer des indicateurs écosystémiques et socio-économiques dans une même analyse et fournir de meilleurs outils d'aide à la gestion ainsi que d'avoir une vision plus globale des effets cumulés (Tam et al., 2019). Le socio-écosystème considère que l'Homme et la Nature ont une position équilibrée l'une par rapport à l'autre, et qu'elles sont reliées ensemble par des liens (Busch et al., 2011). Nous avons donc deux groupes : d'un côté l'Homme, qui constitue tout un réseau d'acteurs concernés par le projet de parc éolien; et de l'autre la Nature, représentée par l'écosystème avec son réseau trophique et les paramètres abiotiques, eux aussi impactés par le parc éolien. Ces deux groupes sont reliés par un réseau d'interactions dont certaines sont en faveur et d'autres en défaveur de l'implantation du parc (Haraldsson et al., 2020). L'apport de mes travaux de thèse au socio-écosystème est d'établir les impacts qu'auront les parcs éoliens sur

les espèces d'intérêt commercial et les espèces emblématiques. Ainsi, la capacité potentielle du parc, par sa mise en réserve, à préserver l'écosystème et à renouveler les stocks de poissons peut également être intégrée au socio-écosystème comme une interaction entre certains compartiments. Il y a aujourd'hui une réelle nécessité d'étudier en profondeur les écosystèmes et leur fonctionnement afin d'anticiper les impacts socio-écologiques que le changement global va engendrer et d'aider les décideurs à prendre les bonnes décisions (Scheffer et al., 2001; Bax et al., 2019).

L'intérêt majeur de modéliser un socio-écosystème dans son ensemble est de pouvoir comprendre les interactions entre les différents maillons et mettre en avant les potentiels conflits d'usage. Le principal conflit d'usage que le parc éolien de Groix-Belle-Ile va générer concerne les activités de pêche, puisque leur restriction dans le parc va contraindre les pêcheurs à déplacer leur activité (Tissière et al., 2020). De plus, cette thèse a montré que plusieurs espèces d'intérêt commercial seraient affectées par le changement climatique et seraient donc susceptibles de se déplacer vers l'ouest à des profondeurs plus importantes, ce qui aura également des conséquences pour la pêche. Cependant, ces pertes peuvent être compensées par la tropicalisation des eaux côtières et donc l'arrivée de nouvelles espèces exploitables, comme par exemple la sardinelle (*Sardinella aurita*), le chinchard noir (*Trachurus trcaae*) ou le merlu d'Afrique tropicale (*Merluccius polli*).

#### **4.2. Quels sont les effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant sur le recrutement des organismes marins ?**

Beaucoup de questions peuvent se poser quant aux effets combinés des parcs éoliens, qu'ils soient flottants ou posés, et du changement climatique, sur les différents stades de vie permettant le recrutement des organismes marins. Dans le chapitre 1, nous avons mentionné que l'augmentation de la température de l'eau, si elle n'affecte pas nécessairement les espèces indigènes au stade adulte, peut entraîner un déplacement des zones de ponte. C'est le cas par exemple pour la sardine et l'anchois (Planque et al., 2007). Des effets de la température de l'eau sur la période de ponte et sur la densité des œufs ont également été observés et modélisés (Erauskin-Extramiana et al., 2019).

De plus, une étude effectuée en mer du Nord, où les parcs éoliens se superposent avec les aires de ponte de certaines espèces de poissons plats, soulevait la question de l'influence que pourraient avoir les changements de conditions environnementales induites par les parcs (i.e. changement de substrat et de communautés), à la fois sur le comportement reproducteur des adultes mais aussi sur les conditions de nurserie dans lesquelles vont grandir les larves (Barbut et al., 2020). Le peu d'études qui portent sur le taux de recrutement des poissons et des invertébrés benthiques dans les parcs éoliens montrent que la présence des structures n'a pas d'impact sur le recrutement (Lindeboom et al., 2011). Pourtant, les aires marines protégées



ont un impact, positif ou négatif selon les espèces présentes dans la zone (Planes et al., 2000), sur le taux de recrutement des poissons qui y vivent ainsi que sur les activités de pêche alentour (Harrison et al., 2012). La question se pose donc de l'influence sur le recrutement d'une zone mise en réserve qui comporterait en plus un fort effet récif.

L'effet récif, très important dans les parcs éoliens flottants du fait de leur grande surface colonisable, soulève de nombreuses questions. Nous avons vu dans le chapitre 3 que l'effet récif était intéressant en termes de conservation puisque, combiné à l'effet DCP, il permet l'attraction des organismes dans la zone mise en réserve. Les parcs éoliens pourraient alors jouer un rôle non négligeable dans la préservation des espèces et le renouvellement des stocks de poissons (Fayram et de Risi, 2007). Cependant, la multiplication des parcs éoliens, qu'ils soient flottants ou posés, risquerait aussi de permettre la propagation d'espèces invasives qui ont au moins un stade de vie fixée (De Mesel et al., 2015; Coolen et al., 2016). C'est ce que traduit l'effet relais, c'est-à-dire que les larves vont se fixer de parc en parc et étendre leur aire de distribution beaucoup plus rapidement que s'il n'y avait pas de parc (De Mesel et al., 2015). A partir de ces constatations, une nouvelle problématique peut être soulevée : quelle distance entre les parcs est nécessaire au maintien de l'effet relais ? Cette question est spécifique à chaque espèce et devrait être étudiée en amont de l'implantation d'un réseau de parcs éoliens en France. La réponse est d'autant plus complexe que parmi les espèces non indigènes qui arriveront potentiellement dans le Golfe de Gascogne dans les années à venir, certaines pourront présenter un comportement de type invasif dans leur nouvel habitat.

De plus, les spécificités océanographiques créées dans les parcs éoliens peuvent influencer la capacité des larves à se fixer. C'est le cas par exemple des tourbillons autour des éoliennes créés par la structure elle-même. Une étude complémentaire à très petite échelle serait envisageable pour modéliser ces tourbillons et comprendre dans quelle mesure ils impactent la fixation des larves. Il serait aussi intéressant de prendre en compte les effets des anodes sacrificielles (i.e. anode qui protège une structure métallique immergée grâce à sa propre oxydation) qui seront accrochées sur les flotteurs des éoliennes et pourraient entraîner une mortalité des larves dans la zone d'immédiate proximité des anodes, via le relargage des métaux lourds. La question serait alors de savoir si ces deux effets des éoliennes à très petite échelle (les tourbillons et les métaux lourds) induiraient une sélection de certaines espèces du biofouling.

Les études actuelles qui projettent la dispersion larvaire utilisent un couplage entre des modèles océanographiques et des modèles biologiques individus-centrés (Romagnoni et al., 2020). Il serait intéressant de les forcer par les paramètres océanographiques modifiés par le changement climatique, ainsi que d'intégrer dans les modèles biologiques l'influence

qu'auraient les parcs éoliens sur le comportement reproducteur des adultes (comme par exemple les dates et lieux de reproduction, ou bien le nombre d'œufs émis) et la capacité de fixation des larves de poisson afin d'évaluer le taux de recrutement des principales espèces de poissons ciblées par la pêche.

#### **4.3. Approche écosystémique du cycle de vie d'un parc éolien flottant**

Dans cette étude nous n'avons regardé que la phase la plus longue, c'est-à-dire l'exploitation du parc éolien, mais bien-sûr la construction et le démantèlement auront aussi des conséquences sur les communautés marines. Développer un modèle Ecosim et Ecospace du début à la fin de l'utilisation d'un parc éolien flottant anticiperait l'évolution du réseau trophique et des communautés, suite à un ensemble de perturbations que nous n'avons pas pris en compte dans cette thèse, et de modéliser le cycle de vie du parc de manière écosystémique :

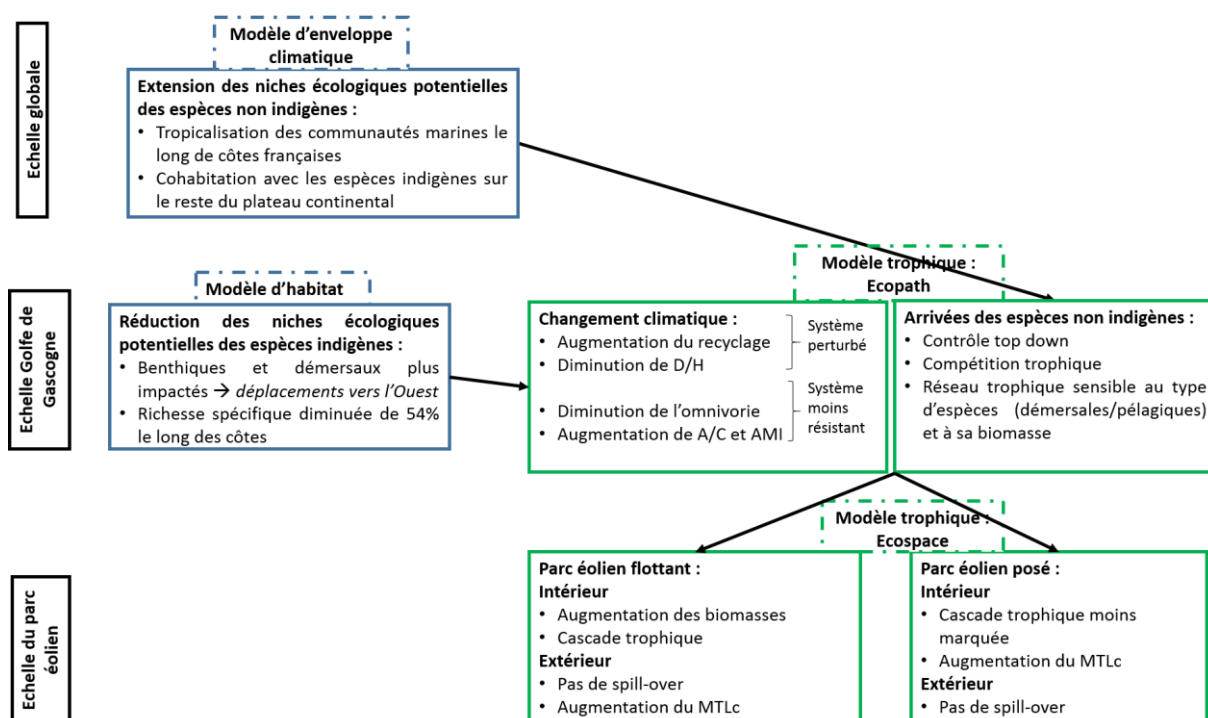
- La phase de construction est connue pour être celle qui provoque le plus de nuisances : fortes émissions sonores lors de l'installation des structures (Middel et Verones, 2017; Jones et al., 2020) et destruction d'habitat. Cependant, dans notre cas, les éoliennes sont flottantes, ce qui induit qu'il n'y ait pas de battage de pieu, principale raison de ces deux perturbations dans le cas d'éoliennes posées. En revanche, chaque éolienne possède 6 ancres, dont le soc ferait 6 × 4 mètres, pour une profondeur d'enfouissement de 8 à 12 mètres, selon les données publiques fournies par le constructeur des éoliennes de Groix-Belle-Ile. L'ancrage peut entraîner une destruction partielle de l'habitat avec une forte remise en suspension du sédiment, entraînant toutes sortes de conséquences : destruction de la faune endogée, perturbation du recyclage ou encore étouffement des œufs de poissons. De nouvelles questions se posent alors : dans quelle proportion et pour combien de temps l'écosystème en serait perturbé ? De plus, sachant que les flotteurs seraient colonisés dès leur installation (une première colonisation dans le port pouvant même être envisagée), le système serait perturbé au niveau du sol, couplé à une colonisation en surface : quels impacts cela induirait sur le réseau trophique ? Notamment pour le recyclage, pour lequel le chapitre 2 a montré une grande sensibilité aux changements de communautés. Si l'ancrage détruit temporairement une partie des dépositives sous l'éolienne, mais que les flotteurs colonisés apportent une grande quantité de matière organique qui va sédimenter, comment se passera le recyclage ?
- Phase d'exploitation : nous n'avons pas tenu compte ici des successions écologiques de la colonisation et donc de l'évolution progressive du réseau trophique suite à la mise en place des structures (Lord, 2017; Mavraki et al., 2020). De plus, dans cette étude, nous avons choisi de considérer qu'il n'y aurait pas de changement une fois le

biofouling installé dans le parc. Il serait intéressant de tester la résistance et la résilience de cet écosystème particulier en cas de perturbation inattendue.

- Phase de démantèlement : c'est sans doute la phase la moins étudiée. Dans le cas des éoliennes posées, il peut être envisagé de laisser en place les fondations afin qu'elles continuent leur rôle de récifs artificiels (Fowler et al., 2018). Dans le cas des parcs éoliens flottants, il semble impossible de laisser en place les structures une fois les éoliennes démantelées. Nous ferions donc face à une suppression des récifs artificiels ainsi qu'une réouverture à la pêche qui pose la question des conséquences pour les réseaux trophiques qui s'y sont formés. Peu d'études ont montré les conséquences d'un retrait de récif artificiel sur la biodiversité qui s'y est développée, puisque, justement, les récifs artificiels étudiés dans les questions de conservation ne sont pas retirés.

L'intérêt de modéliser les conséquences écosystémiques des trois phases de vie d'un parc éolien serait de pouvoir faire des analyses de cycle de vie. Cette étude permettrait d'apporter des réponses dans le débat sur l'utilité de l'éolien à atténuer le changement climatique au regard de l'énergie et des matériaux nécessaires à leur construction, leur installation et leur démantèlement en tenant compte de l'ensemble des émissions de CO<sub>2</sub>. Ces impacts sont étudiés et quantifiés depuis quelques années mais ils ne prennent en compte que les émissions de CO<sub>2</sub> (Arvesen et Hertwich, 2011) ou bien seulement quelques perturbations (Mann et Teilmann, 2013; Middel et Verones, 2017). Une approche écosystémique du cycle de vie d'un parc éolien offshore pourrait être modélisée, en l'intégrant dans un socio-écosystème (Benoît et al., 2010).

## Schéma-bilan



## Publication et Communications

- Le Marchand, M., Hattab, T., Niquil, N., Albouy, C., Le Loc'h, F., Ben Rais Lasram, F., 2020. Climate change in the Bay of Biscay: changes in spatial biodiversity patterns could be driven by the arrivals of southern species. Marine Ecology Progress Series
- **Conférence IMBeR**, Brest (Juin 2019) : communication orale : Global warming impacts on Bay of Biscay marine communities by the arrival of southern species.
- **Association Française Halieutique**, Caen (Juin 2019) : communication orale : changement climatique dans le Golfe de Gascogne : les assemblages de poissons et de céphalopodes seront modifiés par le réchauffement et l'arrivée de nouvelles espèces.
- **Conférence Species on the Move**, Afrique du Sud (Juillet 2019) : poster : Climate change in the Bay of Biscay: indigenous marine communities would be impacted by both sea warming and new species arrival.
- **Colloque Ancre**, Paris (Octobre 2019) : communication orale : changement climatique dans le Golfe de Gascogne : les assemblages de poissons et de céphalopodes seront modifiés par le réchauffement et l'arrivée de nouvelles espèces.



---

*Références bibliographiques*

---

- Abdou, K., Halouani, G., Hattab, T., Romdhane, M.S., Ben Rais Lasram, F., 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. <https://doi.org/10.1051/alr/2016014>
- Ainsworth, C.H., Samhuri, J.F., Busch, D.S., Cheung, W.W.L., Dunne, J., Okey, T.A., 2011. Potential impacts of climate change on Northeast Pacific marine foodwebs and fisheries. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1217–1229. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr043>
- Alabia, I.D., Saitoh, S.-I., Igarashi, H., Ishikawa, Y., Usui, N., Kamachi, M., Awaji, T., Seito, M., 2016. Future projected impacts of ocean warming to potential squid habitat in western and central North Pacific. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 73, 1343–1356. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv203>
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Araújo, M.B., Mouillot, D., Leprieux, 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02772.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/gcb.12467>
- Allouche, O., Steinitz, O., Rotem, D., Rosenfeld, A., Kadmon, R., 2008. Incorporating distance constraints into species distribution models. *J. Appl. Ecol.* 45, 599–609. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01445.x>
- Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25, 704–726. <https://doi.org/10.1007/BF02804901>
- Araujo, M., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* 22, 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- Arroyo, N.-L., Safi, G., Vouriot, P., López-López, L., Niquil, N., Le Loc'h, F., Hattab, T., Preciado, I., 2019. Towards coherent GES assessments at sub-regional level: signs of fisheries expansion processes in the Bay of Biscay using an OSPAR food web indicator, the mean trophic level. *ICES J. Mar. Sci.* 76, 1543–1553. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz023>
- Arvesen, A., Hertwich, E.G., 2011. Environmental implications of large-scale adoption of wind power: a scenario-based life cycle assessment. *Environ. Res. Lett.* 6, 045102. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045102>
- Auber, A., Gohin, F., Goascoz, N., Schlaich, I., 2017. Decline of cold-water fish species in the Bay of Somme (English Channel, France) in response to ocean warming. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 189, 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.03.010>

- Avila, C., Angulo-Preckler, C., Martín-Martín, R.P., Figuerola, B., Griffiths, H.J., Waller, C.L., 2020. Invasive marine species discovered on non-native kelp rafts in the warmest Antarctic island. *Sci. Rep.* 10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58561-y>
- Badjeck, M.-C., Allison, E.H., Halls, A.S., Dulvy, N.K., 2010. Impacts of climate variability and change on fishery-based livelihoods. *Mar. Policy* 34, 375–383. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2009.08.007>
- Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., 2012. Effect of invasive species on the structure and function of the Sylt-Rømø Bight ecosystem, northern Wadden Sea, over three time periods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 462, 143–161. <https://doi.org/10.3354/meps09837>
- Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., 2007. Trophic dynamics of eight intertidal communities of the Sylt-Rømø Bight ecosystem, northern Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 351, 25–41. <https://doi.org/10.3354/meps07137>
- Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Horn, S., de la Vega, C., 2019. Ecosystem response to increasing ambient water temperatures due to climate warming in the Sylt-Rømø Bight, northern Wadden Sea, Germany. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 228, 106322. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106322>
- Baird, D., McGlade, J., Ulanowicz, R.E., 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 333, 15–29. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0058>
- Barbut, L., Vastenhoud, B., Vigin, L., Degraer, S., Volckaert, F.A.M., Lacroix, G., 2020. The proportion of flatfish recruitment in the North Sea potentially affected by offshore windfarms. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 1227–1237. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz050>
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity: Partitioning beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Bax, N.J., Miloslavich, P., Muller-Karger, F.E., Allain, V., Appeltans, W., Batten, S.D., Benedetti-Cecchi, L., Buttigieg, P.L., Chiba, S., Costa, D.P., Duffy, J.E., Dunn, D.C., Johnson, C.R., Kudela, R.M., Obura, D., Rebelo, L.-M., Shin, Y.-J., Simmons, S.E., Tyack, P.L., 2019. A Response to Scientific and Societal Needs for Marine Biological Observations. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00395>
- Baxter, C.V., Fausch, K.D., Murakami, M., Chapman, P.L., 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* 85, 2656–2663. <https://doi.org/10.1890/04-138>
- Beaugrand, G., Reid, P.C., 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Glob. Change Biol.* 9, 801–817. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00632.x>



- Belkin, I.M., 2009. Rapid warming of Large Marine Ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 81, 207–213. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.04.011>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecol. Lett.* 15, 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- 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: a marine endemic hotspot under threat. *Glob. Change Biol.* 16, 3233–3245. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02224.x>
- Ben Rais Lasram, F., Hattab, T., Nogues, Q., Beaugrand, G., Dauvin, J.C., Halouani, G., Le Loc’h, F., Niquil, N., Leroy, B., 2020. An open-source framework to model present and future marine species distributions at local scale. *Ecol. Inform.* 101130. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101130>
- Benoît, C., Norris, G.A., Valdivia, S., Ciroth, A., Moberg, A., Bos, U., Prakash, S., Ugaya, C., Beck, T., 2010. The guidelines for social life cycle assessment of products: just in time! *Int. J. Life Cycle Assess.* 15, 156–163. <https://doi.org/10.1007/s11367-009-0147-8>
- Bergström, L., Sundqvist, F., Bergström, U., 2013. Effects of an offshore wind farm on temporal and spatial patterns in the demersal fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 485, 199–210. <https://doi.org/10.3354/meps10344>
- Blanchard, F., Vandermeirsch, F., 2005. Warming and exponential abundance increase of the subtropical fish *Capros aper* in the Bay of Biscay (1973–2002). *C. R. Biol.* 328, 505–509. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2004.12.006>
- Bopp, L., Aumont, O., Cadule, P., Alvain, S., Gehlen, M., 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study: diatoms and climate change. *Geophys. Res. Lett.* 32, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2005GL023653>
- Bourdaud, P., Ben Rais Lasram, F., Aраignous, E., Champagnat, J., Grusd, S., Halouani, G., Hattab, T., Leroy, B., Noguès, Q., Raoux, A., Safi, G., Niquil, N., 2021. Impacts of climate change on the Bay of Seine ecosystem: forcing a spatio-temporal trophic model with predictions from an ecological niche model. *Fisheries Oceanography*.
- Brander, K., 2003. What kinds of fish stock predictions do we need and what kinds of information will help us to make better predictions? *Sci. Mar.* 67, 21–33. <https://doi.org/10.3989/scimar.2003.67s121>
- Breitburg, D., Levin, L.A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F.P., Conley, D.J., Garçon, V., Gilbert, D., Gutiérrez, D., Isensee, K., Jacinto, G.S., Limburg, K.E., Montes, I., Naqvi, S.W.A., Pitcher, G.C., Rabalais, N.N., Roman, M.R., Rose, K.A., Seibel, B.A., Telszewski, M., Yasuhara, M., Zhang, J., 2018. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359, eaam7240. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>

- Brierley, A.S., Kingsford, M.J., 2009. Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. *Curr. Biol.* 19, R602–R614. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.046>
- Brito-Morales, I., Schoeman, D.S., Molinos, J.G., Burrows, M.T., Klein, C.J., Arafeh-Dalmau, N., Kaschner, K., Garilao, C., Kesner-Reyes, K., Richardson, A.J., 2020. Climate velocity reveals increasing exposure of deep-ocean biodiversity to future warming. *Nat. Clim. Change* 10, 576–581. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0773-5>
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.
- Bruge, A., Alvarez, P., Fontán, A., Cotano, U., Chust, G., 2016. Thermal Niche Tracking and Future Distribution of Atlantic Mackerel Spawning in Response to Ocean Warming. *Front. Mar. Sci.* 3. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00086>
- Brun, P., Kiørboe, T., Licandro, P., Payne, M.R., 2016. The predictive skill of species distribution models for plankton in a changing climate. *Glob. Change Biol.* 22, 3170–3181. <https://doi.org/10.1111/gcb.13274>
- Bryden, H.L., Longworth, H.R., Cunningham, S.A., 2005. Slowing of the Atlantic meridional overturning circulation at 25° N. *Nature* 438, 655–657. <https://doi.org/10.1038/nature04385>
- Bucas, M., Bergstrom, U., Downie, A.-L., Sundblad, G., Gullstrom, M., von Numers, M., Siauly, A., Lindegarth, M., 2013. Empirical modelling of benthic species distribution, abundance, and diversity in the Baltic Sea: evaluating the scope for predictive mapping using different modelling approaches. *ICES J. Mar. Sci.* 70, 1233–1243. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst036>
- Bueno-Pardo, J., García-Seoane, E., Sousa, A.I., Coelho, J.P., Morgado, M., Frankenbach, S., Ezequiel, J., Vaz, N., Quintino, V., Rodrigues, A.M., Leandro, S., Luis, A., Serôdio, J., Cunha, M.R., Calado, A.J., Lillebø, A., Rebelo, J.E., Queiroga, H., 2018. Trophic web structure and ecosystem attributes of a temperate coastal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal). *Ecol. Model.* 378, 13–25. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.03.009>
- Busch, M., Gee, K., Burkhard, B., Lange, M., Stelljes, N., 2011. Conceptualizing the link between marine ecosystem services and human well-being: the case of offshore wind farming. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 7, 190–203. <https://doi.org/10.1080/21513732.2011.618465>
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C., Watson, R., 2010. Global

Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328, 1164–1168. <https://doi.org/10.1126/science.1187512>

Butzin, M., Pörtner, H.-O., 2016. Thermal growth potential of Atlantic cod by the end of the 21st century. *Glob. Change Biol.* 22, 4162–4168. <https://doi.org/10.1111/gcb.13375>

Cacciapaglia, C., van Woesik, R., 2018. Marine species distribution modelling and the effects of genetic isolation under climate change. *J. Biogeogr.* 45, 154–163. <https://doi.org/10.1111/jbi.13115>

Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience* 35, 634–639. <https://doi.org/10.2307/1309989>

Castric, A., Chasse, C., 1991. Factorial Analysis in the Ecology of Rocky Subtidal Areas Near Brest (West Brittany, France). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 71, 515–536. <https://doi.org/10.1017/S0025315400053121>

Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>

Chaalali, A., Beaugrand, G., Raybaud, V., Lassalle, G., Saint-Béat, B., Le Loc'h, F., Bopp, L., Tecchio, S., Safi, G., Chifflet, M., Lobry, J., Niquil, N., 2016. From species distributions to ecosystem structure and function: A methodological perspective. *Ecol. Model.* 334, 78–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.04.022>

Chaalali, A., Saint-Béat, B., Lassalle, G., Le Loc'h, F., Tecchio, S., Safi, G., Savenkoff, C., Lobry, J., Niquil, N., 2015. A new modeling approach to define marine ecosystems food-web status with uncertainty assessment. *Prog. Oceanogr.* 135, 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.03.012>

Chapin, F.S., 1997. Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science* 277, 500–504. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500>

Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242. <https://doi.org/10.1038/35012241>

Charlson, R.J., Schwartz, S.E., Hales, J.M., Cess, R.D., Coakley, J.A., Hansen, J.E., Hofmann, D.J., 1992. Climate Forcing by Anthropogenic Aerosols. *Science* 255, 423–430. <https://doi.org/10.1126/science.255.5043.423>

Cheung, W.W.L., Brodeur, R.D., Okey, T.A., Pauly, D., 2015. Projecting future changes in distributions of pelagic fish species of Northeast Pacific shelf seas. *Prog. Oceanogr.* 130, 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.09.003>

Cheung, W.W.L., Frölicher, T.L., Asch, R.G., Jones, M.C., Pinsky, M.L., Reygondeau, G., Rodgers, K.B., Rykaczewski, R.R., Sarmiento, J.L., Stock, C., Watson, J.R., 2016a. Building confidence in projections of

the responses of living marine resources to climate change. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 73, 1283–1296. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv250>

Cheung, W.W.L., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Kearney, K., Watson, R., Pauly, D., 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* 10, 235–251. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x>

Cheung, W.W.L., Meeuwig, J.J., Feng, M., Harvey, E., Lam, V.W.Y., Langlois, T., Slawinski, D., Sun, C., Pauly, D., 2012. Climate-change induced tropicalisation of marine communities in Western Australia. *Mar. Freshw. Res.* 63, 415. <https://doi.org/10.1071/MF11205>

Cheung, W.W.L., Reygondeau, G., Frölicher, T.L., 2016b. Large benefits to marine fisheries of meeting the 1.5°C global warming target. *Science* 354, 1591–1594. <https://doi.org/10.1126/science.aag2331>

Christensen, V., Pauly, D., International Center for Living Aquatic Resources Management, International Council for the Exploration of the Sea, DANIDA (Eds.), 1993. Trophic models of aquatic ecosystems, ICLARM conference proceedings. International Center for Living Aquatic Resources Management ; International Council for the Exploration of the Sea : Danish International Development Agency, Makati, Metro Manila, Philippines : Copenhagen K., Denmark.

Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.* 172, 109–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>

Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. *Fish. Cent. Univ. Br. Columbia Vanc.* 154.

Chust, G., Borja, á, Caballero, A., Irigoien, X., Sáenz, J., Moncho, R., Marcos, M., Liria, P., Hidalgo, J., Valle, M., Valencia, V., 2011. Climate change impacts on coastal and pelagic environments in the southeastern Bay of Biscay. *Clim. Res.* 48, 307–332. <https://doi.org/10.3354/cr00914>

Chust, G., Castellani, C., Licandro, P., Ibaibarriaga, L., Sagarminaga, Y., Irigoien, X., 2014. Are Calanus spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 241–253. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst147>

Coates, D.A., Kapasakali, D.-A., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2016. Short-term effects of fishery exclusion in offshore wind farms on macrofaunal communities in the Belgian part of the North Sea. *Fish. Res.* 179, 131–138. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.02.019>

Colléter, M., Gascuel, D., Albouy, C., Francour, P., Tito de Morais, L., Valls, A., Le Loc'h, F., 2014. Fishing inside or outside? A case studies analysis of potential spillover effect from marine protected areas, using food web models. *J. Mar. Syst.* 139, 383–395. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.07.023>

Coolen, J., Lengkeek, W., Degraer, S., Kerckhof, F., Kirkwood, R., Lindeboom, H., 2016. Distribution of the invasive *Caprella mutica* Schurin, 1935 and native *Caprella linearis* (Linnaeus, 1767) on artificial

hard substrates in the North Sea: separation by habitat. *Aquat. Invasions* 11, 437–449. <https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.4.08>

Cornwell, W.K., Schwikl, D.W., Ackerly, D.D., 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87, 1465–1471.

Costanza, R., Norton, B.G., Haskell, B.D. (Eds.), 1992. *Ecosystem health: new goals for environmental management*. Island Press, Washington, D.C.

Costoya, X., deCastro, M., Gómez-Gesteira, M., Santos, F., 2015. Changes in sea surface temperature seasonality in the Bay of Biscay over the last decades (1982–2014). *J. Mar. Syst.* 150, 91–101. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2015.06.002>

Curtin, R., Prellezo, R., 2010. Understanding marine ecosystem based management: A literature review. *Mar. Policy* 34, 821–830. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2010.01.003>

Dannheim, J., Bergström, L., Birchenough, S.N.R., Brzana, R., Boon, A.R., Coolen, J.W.P., Dauvin, J.-C., De Mesel, I., Derweduwén, J., Gill, A.B., Hutchison, Z.L., Jackson, A.C., Janas, U., Martin, G., Raoux, A., Reubens, J., Rostin, L., Vanaverbeke, J., Wilding, T.A., Wilhelmsson, D., Degraer, S., 2020. Benthic effects of offshore renewables: identification of knowledge gaps and urgently needed research. *ICES J. Mar. Sci.* 77, 1092–1108. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz018>

De Jonge, V., Schückel, U., Baird, D., 2019. Subsets of food webs cannot be used as a substitute to assess the functioning of entire ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 613, 49–66. <https://doi.org/10.3354/meps12863>

De Jonge, V.N., Kolkman, M.J., Ruijgrok, E.C.M., de Vries, M.B., 2003. The need for new paradigms in integrated socio-economic and ecological coastal policy making, in: *Proceedings of 10th International Wadden Sea Symposium*. Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, Department North ..., pp. 247–270.

De Jonge, V.N., Schückel, U., 2019. Exploring effects of dredging and organic waste on the functioning and the quantitative biomass structure of the Ems estuary food web by applying Input Method balancing in Ecological Network Analysis. *Ocean Coast. Manag.* 174, 38–55. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.013>

De Mesel, I., Kerckhof, F., Norro, A., Rumes, B., Degraer, S., 2015. Succession and seasonal dynamics of the epifauna community on offshore wind farm foundations and their role as stepping stones for non-indigenous species. *Hydrobiologia* 756, 37–50. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2157-1>

Delgado, M., Hidalgo, M., Puerta, P., Sánchez-Leal, R., Rueda, L., Sobrino, I., 2018. Concurrent changes in spatial distribution of the demersal community in response to climate variations in the southern Iberian coastal Large Marine Ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 607, 19–36. <https://doi.org/10.3354/meps12791>

Diaz, R.J., Rosenberg, R., 2008. Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321, 926–929. <https://doi.org/10.1126/science.1156401>

Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F.A.S., Diniz-Filho, J.A.F., 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity: Climatic history and beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>

Donaton, J., Durham, K., Cerrato, R., Schwerzmann, J., Thorne, L.H., 2019. Long-term changes in loggerhead sea turtle diet indicate shifts in the benthic community associated with warming temperatures. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 218, 139–147. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.12.008>

Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A., Kleypas, J.A., 2009. Ocean Acidification: The Other CO<sub>2</sub> Problem. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1, 169–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163834>

Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 4, 11–37. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>

Duffy, G., Chown, S., 2017. Explicitly integrating a third dimension in marine species distribution modelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 564, 1–8. <https://doi.org/10.3354/meps12011>

Dufour, F., 2018. Les coûts et implications de notre demande d'énergie: une analyse comparée et complète des ressources énergétiques disponibles: La crise d'énergie imputable aux combustibles fossiles/Exploration de nos options/L'avenir de l'énergie. MBA, DESS.

Dufour, F., Arrizabalaga, H., Irigoien, X., Santiago, J., 2010. Climate impacts on albacore and bluefin tunas migrations phenology and spatial distribution. *Prog. Oceanogr.* 86, 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.04.007>

Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmiller, V., Dye, S.R., Skjoldal, H.R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45, 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x>

Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D., 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish Fish.* 4, 25–64. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x>

Echave, C., Ceh, D., Boulanger, A., Shaw-Taberlet, 2019. An ecosystemic approach for energy transition in the Mediterranean Region. 1st International Conference on Energy Transition in the Mediterranean Area SyNERGY MED 2019.

Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>

Elton, C.S., 2000. The ecology of invasions by animals and plants, University of Chicago Press ed. ed. University of Chicago Press, Chicago.

Erauskin-Extramiana, M., Alvarez, P., Arrizabalaga, H., Ibaibarriaga, L., Uriarte, A., Cotano, U., Santos, M., Ferrer, L., Cabré, A., Irigoien, X., Chust, G., 2019. Historical trends and future distribution of anchovy spawning in the Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 159, 169–182. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.07.007>

Fagan, W.F., 1997. Omnivory as a Stabilizing Feature of Natural Communities. *Am. Nat.* 150, 554–567. <https://doi.org/10.1086/286081>

Fath, B.D., Asmus, H., Asmus, R., Baird, D., Borrett, S.R., de Jonge, V.N., Ludovisi, A., Niquil, N., Scharler, U.M., Schückel, U., Wolff, M., 2019. Ecological network analysis metrics: The need for an entire ecosystem approach in management and policy. *Ocean Coast. Manag.* 174, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.007>

Fath, B.D., Halnes, G., 2007. Cyclic energy pathways in ecological food webs. *Ecol. Model.* 208, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.020>

Fath, B.D., Scharler, U.M., Baird, D., 2013. Dependence of network metrics on model aggregation and throughflow calculations: Demonstration using the Sylt–Rømø Bight Ecosystem. *Ecol. Model.* 252, 214–219. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.06.010>

Fath, B.D., Scharler, U.M., Ulanowicz, R.E., Hannon, B., 2007. Ecological network analysis: network construction. *Ecol. Model.* 208, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.029>

Fayram, A.H., de Risi, A., 2007. The potential compatibility of offshore wind power and fisheries: An example using bluefin tuna in the Adriatic Sea. *Ocean Coast. Manag.* 50, 597–605. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2007.05.004>

Feng, J., Stige, L., Durant, J., Hessen, D., Zhu, L., Hjermann, D., Llope, M., Stenseth, N., 2014. Large-scale season-dependent effects of temperature and zooplankton on phytoplankton in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 502, 25–37. <https://doi.org/10.3354/meps10724>

Feng, X., Liang, Y., Gallardo, B., Papeş, M., 2020. Physiology in ecological niche modeling: using zebra mussel's upper thermal tolerance to refine model predictions through Bayesian analysis. *Ecography* 43, 270–282. <https://doi.org/10.1111/ecog.04627>

Fernández, M., Hamilton, H., 2015. Ecological Niche Transferability Using Invasive Species as a Case Study. *PLOS ONE* 10, e0119891. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119891>

Finn, J.T., 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.* 56, 363–380. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(76\)80080-X](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(76)80080-X)

Fowler, A.M., Jørgensen, A.-M., Svendsen, J.C., Macreadie, P.I., Jones, D.O., Boon, A.R., Booth, D.J., Brabant, R., Callahan, E., Claisse, J.T., Dahlgren, T.G., Degraer, S., Dokken, Q.R., Gill, A.B., Johns, D.G., Leewis, R.J., Lindeboom, H.J., Linden, O., May, R., Murk, A.J., Ottersen, G., Schroeder, D.M., Shastri, S.M., Teilmann, J., Todd, V., Van Hoey, G., Vanaverbeke, J., Coolen, J.W., 2018. Environmental benefits of leaving offshore infrastructure in the ocean. *Front. Ecol. Environ.* <https://doi.org/10.1002/fee.1827>

Franks, P.J.S., 2002. NPZ Models of Plankton Dynamics: Their Construction, Coupling to Physics, and Application. *J. Oceanogr.* 58, 379–387. <https://doi.org/10.1023/A:1015874028196>

Friedlander, A., DeMartini, E., 2002. Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 253–264. <https://doi.org/10.3354/meps230253>

Friedlander, A.M., Brown, E.K., Monaco, M.E., 2007. Coupling ecology and GIS to evaluate efficacy of marine protected areas in Hawaii. *Ecol. Appl.* 17, 715–730. <https://doi.org/10.1890/06-0536>

Fu, C., Travers-Trolet, M., Velez, L., Grüss, A., Bundy, A., Shannon, L.J., Fulton, E.A., Akoglu, E., Houle, J.E., Coll, M., Verley, P., Heymans, J.J., John, E., Shin, Y.-J., 2018. Risky business: The combined effects of fishing and changes in primary productivity on fish communities. *Ecol. Model.* 368, 265–276. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.12.003>

Fu, C., Xu, Y., Bundy, A., Grüss, A., Coll, M., Heymans, J.J., Fulton, E.A., Shannon, L., Halouani, G., Velez, L., Akoglu, E., Lynam, C.P., Shin, Y.-J., 2019. Making ecological indicators management ready: Assessing the specificity, sensitivity, and threshold response of ecological indicators. *Ecol. Indic.* 105, 16–28. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.055>

Gasparatos, A., Doll, C.N.H., Esteban, M., Ahmed, A., Olang, T.A., 2017. Renewable energy and biodiversity: Implications for transitioning to a Green Economy. *Renew. Sustain. Energy Rev.* 70, 161–184. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2016.08.030>

Genner, M.J., Sims, D.W., Southward, A.J., Budd, G.C., Masterson, P., Mchugh, M., Rendle, P., Southall, E.J., Wearmouth, V.J., Hawkins, S.J., 2010. Body size-dependent responses of a marine fish assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Glob. Change Biol.* 16, 517–527. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02027.x>

Getz, W.M., Wilmers, C.C., 2004. A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27, 489–505.

Gierz, P., Lohmann, G., Wei, W., 2015. Response of Atlantic overturning to future warming in a coupled atmosphere-ocean-ice sheet model: Response of AMOC in a coupled GCM-ISM. *Geophys. Res. Lett.* 42, 6811–6818. <https://doi.org/10.1002/2015GL065276>



- Goberville, E., Beaugrand, G., Hautekèete, N.-C., Piquot, Y., Luczak, C., 2015. Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecol. Evol.* 5, 1100–1116. <https://doi.org/10.1002/ece3.1411>
- Gobler, C.J., Doherty, O.M., Hattenrath-Lehmann, T.K., Griffith, A.W., Kang, Y., Litaker, R.W., 2017. Ocean warming since 1982 has expanded the niche of toxic algal blooms in the North Atlantic and North Pacific oceans. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 4975–4980. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619575114>
- Gogina, M., Glockzin, M., Zettler, M.L., 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 2. Modelling and prediction. *J. Mar. Syst.* 80, 57–70. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2009.10.001>
- Goren, M., Galil, B.S., Diamant, A., Stern, N., Levitt-Barmats, Y., 2016. Invading up the food web? Invasive fish in the southeastern Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* 163, 180. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2950-7>
- Guesnet, V., Lassalle, G., Chaalali, A., Kearney, K., Saint-Béat, B., Karimi, B., Grami, B., Tecchio, S., Niquil, N., Lobry, J., 2015. Incorporating food-web parameter uncertainty into Ecopath-derived ecological network indicators. *Ecol. Model.* 313, 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.036>
- Guillaumot, C., Fabri-Ruiz, S., Martin, A., Eléaume, M., Danis, B., Féral, J.-P., Saucède, T., 2018. Benthic species of the Kerguelen Plateau show contrasting distribution shifts in response to environmental changes. *Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1002/ece3.4091>
- Guinotte, J.M., Fabry, V.J., 2008. Ocean Acidification and Its Potential Effects on Marine Ecosystems. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134, 320–342. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.013>
- Gupta, S., Ogden, D.T., 2009. To buy or not to buy? A social dilemma perspective on green buying. *J. Consum. Mark.* 26, 376–391. <https://doi.org/10.1108/07363760910988201>
- Hallegraeff, G.M., 2010. Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. *J. Phycol.* 46, 220–235. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00815.x>
- Halouani, G., Villanueva, C., Raoux, A., Dauvin, J.C., Ben Rais Lasram, F., Foucher, E., Le Loc’h, F., Safi, G., Aраignous, E., Robin, J.P., Niquil, N., 2020. A spatial food web model to investigate potential spillover effects of a fishery closure in an offshore wind farm. *J. Mar. Syst.* 103434. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103434>
- Halpern, B.S., 2003. The impacts of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecol. Appl.* 13, 117–137. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0117:TIOMRD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0117:TIOMRD]2.0.CO;2)
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world’s ocean. *Nat. Commun.* 6, 7615. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>

- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., Medina-Elizade, M., 2006. Global temperature change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 14288–14293. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606291103>
- Haraldsson, M., Raoux, A., Riera, F., Hay, J., Dambacher, J.M., Niquil, N., 2020. How to model social-ecological systems? – A case study on the effects of a future offshore wind farm on the local society and ecosystem, and whether social compensation matters. *Mar. Policy* 119, 104031. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104031>
- Harrison, H.B., Williamson, D.H., Evans, R.D., Almany, G.R., Thorrold, S.R., Russ, G.R., Feldheim, K.A., van Herwerden, L., Planes, S., Srinivasan, M., Berumen, M.L., Jones, G.P., 2012. Larval Export from Marine Reserves and the Recruitment Benefit for Fish and Fisheries. *Curr. Biol.* 22, 1023–1028. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.008>
- Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, A.P., Ostfeld, R.S., Samuel, M.D., 2002. Climate Warming and Disease Risks for Terrestrial and Marine Biota. *science* 1063699, 296.
- Hattab, T., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Somot, S., Le Loc’h, F., Leprieur, F., 2014. Towards a better understanding of potential impacts of climate change on marine species distribution: a multiscale modelling approach: Threatened coastal region under global change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1417–1429. <https://doi.org/10.1111/geb.12217>
- Hengl, T., Sierdsema, H., Radović, A., Dilo, A., 2009. Spatial prediction of species’ distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging. *Ecol. Model.* 220, 3499–3511. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.06.038>
- Henson, S.A., Beaulieu, C., Ilyina, T., John, J.G., Long, M., Séférian, R., Tjiputra, J., Sarmiento, J.L., 2017. Rapid emergence of climate change in environmental drivers of marine ecosystems. *Nat. Commun.* 8. <https://doi.org/10.1038/ncomms14682>
- Hermant, M., Lobry, J., Bonhommeau, S., Poulard, J.-C., Le Pape, O., 2010. Impact of warming on abundance and occurrence of flatfish populations in the Bay of Biscay (France). *J. Sea Res.* 64, 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.001>
- Hiddink, J.G., Jennings, S., Sciberras, M., Bolam, S.G., Cambiè, G., McConnaughey, R.A., Mazor, T., Hilborn, R., Collie, J.S., Pitcher, C.R., Parma, A.M., Suuronen, P., Kaiser, M.J., Rijnsdorp, A.D., 2019. Assessing bottom trawling impacts based on the longevity of benthic invertebrates. *J. Appl. Ecol.* 56, 1075–1084. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13278>
- Hill, M.O., Smith, A.J.E., 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *TAXON* 25, 249–255. <https://doi.org/10.2307/1219449>
- Hily, C., Le Loc’h, F., Grall, J., Glémarec, M., 2008. Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited: Long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78, 413–425. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.01.004>

Hirata, H., Ulanowicz, R.E., 1984. Information theoretical analysis of ecological networks. *Int. J. Syst. Sci.* 15, 261–270. <https://doi.org/10.1080/00207728408926559>

Hoegh-Guldberg, O., Bruno, J.F., 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328, 1520–1523.

Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Taylor, M., 2018. Chapter 3: Impacts of 1.5°C global warming on natural dan human systems. IPCC SR15.

Hughes, J.M., Stewart, J., Lyle, J.M., McAllister, J., Stocks, J.R., Suthers, I.M., 2013. Latitudinal, ontogenetic, and historical shifts in the diet of a carnivorous teleost, *Arripis trutta*, in a coastal pelagic ecosystem altered by climate change. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 70, 1209–1230. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0083>

Huret, M., Bourriau, P., Gatti, P., Dumas, F., Petitgas, P., 2016. Size, permeability and buoyancy of anchovy (*Engraulis Encrasicolus*) and sardine (*Sardina Pilchardus*) eggs in relation to their physical environment in the Bay of Biscay. *Fish. Oceanogr.* 25, 582–597. <https://doi.org/10.1111/fog.12174>

Iglésias, S.P., Lorance, P., 2016. First record of *Pagellus bellottii* (Teleostei: Sparidae) in the Bay of Biscay, France. *Mar. Biodivers. Rec.* 9. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0007-8>

Inger, R., Attrill, M.J., Bearhop, S., Broderick, A.C., James Grecian, W., Hodgson, D.J., Mills, C., Sheehan, E., Votier, S.C., Witt, M.J., Godley, B.J., 2009. Marine renewable energy: potential benefits to biodiversity? An urgent call for research. *J. Appl. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01697.x>

IPBES (2019): Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondízio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. Agard, A. Arneth, P. Balvanera, K. A. Brauman, S. H. M. Butchart, K. M. A. Chan, L. A. Garibaldi, K. Ichii, J. Liu, S. M. Subramanian, G. F. Midgley, P. Miloslavich, Z. Molnár, D. Obura, A. Pfaff, S. Polasky, A. Purvis, J. Razzaque, B. Reyers, R. Roy Chowdhury, Y. J. Shin, I. J. Visseren-Hamakers, K. J. Willis, and C. N. Zayas (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 56 pages.

Irigoien, X., Chust, G., Fernandes, J.A., Albaina, A., Zarauz, L., 2011. Factors determining the distribution and betadiversity of mesozooplankton species in shelf and coastal waters of the Bay of Biscay. *J. Plankton Res.* 33, 1182–1192. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr026>

Jackson, J.B.C., 2008. Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 11458–11465. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802812105>

Jones, I.T., Stanley, J.A., Mooney, T.A., 2020. Impulsive pile driving noise elicits alarm responses in squid (*Doryteuthis pealeii*). *Mar. Pollut. Bull.* 150, 110792. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110792>

- Jones, M.C., Cheung, W.W.L., 2015. Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 741–752. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu172>
- Kaiser, M.J., 2019. Recent advances in understanding the environmental footprint of trawling on the seabed. *Can. J. Zool.* 97, 755–762. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0248>
- Kausche, M., Adam, F., Dahlhaus, F., Großmann, J., 2018. Floating offshore wind - Economic and ecological challenges of a TLP solution. *Renew. Energy* 126, 270–280. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2018.03.058>
- Kay, J.J., Graham, L.A., Ulanowicz, R.E., 1989. A Detailed Guide to Network Analysis, in: Wulff, F., Field, J.G., Mann, K.H. (Eds.), *Network Analysis in Marine Ecology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 15–61. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-75017-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-642-75017-5_2)
- Keeling, C.D., Piper, S.C., Bacastow, R.B., Wahlen, M., Whorf, T.P., Heimann, M., Meijer, H.A., 2005. Atmospheric CO<sub>2</sub> and <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> Exchange with the Terrestrial Biosphere and Oceans from 1978 to 2000: Observations and Carbon Cycle Implications, in: Baldwin, I.T., Caldwell, M.M., Heldmaier, G., Jackson, R.B., Lange, O.L., Mooney, H.A., Schulze, E.-D., Sommer, U., Ehleringer, J.R., Denise Dearing, M., Cerling, T.E. (Eds.), *A History of Atmospheric CO<sub>2</sub> and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems*. Springer-Verlag, New York, pp. 83–113. [https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5\\_5](https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5_5)
- Kotta, J., Wernberg, T., Jänes, H., Kotta, I., Nurkse, K., Pärnoja, M., Orav-Kotta, H., 2018. Novel crab predator causes marine ecosystem regime shift. *Sci. Rep.* 8, 4956. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23282-w>
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J.D., Schröder, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Stillfried, M., Heckmann, I., Scharf, A.K., Augeri, D.M., Cheyne, S.M., Hearn, A.J., Ross, J., Macdonald, D.W., Mathai, J., Eaton, J., Marshall, A.J., Semiadi, G., Rustam, R., Bernard, H., Alfred, R., Samejima, H., Duckworth, J.W., Breitenmoser-Wuersten, C., Belant, J.L., Hofer, H., Wilting, A., 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Divers. Distrib.* 19, 1366–1379. <https://doi.org/10.1111/ddi.12096>
- Krone, R., Gutow, L., Joschko, T.J., Schröder, A., 2013. Epifauna dynamics at an offshore foundation – Implications of future wind power farming in the North Sea. *Mar. Environ. Res.* 85, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.12.004>
- Krüger, L., Ramos, J.A., Xavier, J.C., Grémillet, D., González-Solís, J., Petry, M.V., Phillips, R.A., Wanless, R.M., Paiva, V.H., 2018. Projected distributions of Southern Ocean albatrosses, petrels and fisheries as a consequence of climatic change. *Ecography* 41, 195–208. <https://doi.org/10.1111/ecog.02590>
- Kwiatkowski, L., Aumont, O., Bopp, L., 2019. Consistent trophic amplification of marine biomass declines under climate change. *Glob. Change Biol.* 25, 218–229. <https://doi.org/10.1111/gcb.14468>

- Labry, C., Herbland, A., Delmas, D., Laborde, P., Lazure, P., Froidefond, J., Jegou, A., Sautour, B., 2001. Initiation of winter phytoplankton blooms within the Gironde plume waters in the Bay of Biscay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 212, 117–130. <https://doi.org/10.3354/meps212117>
- Lacroix, D., Laurent, L., de Menthière, N., Schmitt, B., Béthinger, A., David, B., Didier, C., Parent du Châtelet, J., 2019. Multiple visions of the future and major environmental scenarios. *Technol. Forecast. Soc. Change* 144, 93–102. <https://doi.org/10.1016/j.techfore.2019.03.017>
- Lambert, C., Pettex, E., Dorémus, G., Laran, S., Stéphan, E., Canneyt, O.V., Ridoux, V., 2017. How does ocean seasonality drive habitat preferences of highly mobile top predators? Part II: The eastern North-Atlantic. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 141, 133–154. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.06.011>
- Langhamer, O., Wilhelmsson, D., Engström, J., 2009. Artificial reef effect and fouling impacts on offshore wave power foundations and buoys – a pilot study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 82, 426–432. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.009>
- Lassalle, G., Lobry, J., Le Loc’h, F., Bustamante, P., Certain, G., Delmas, D., Dupuy, C., Hily, C., Labry, C., Le Pape, O., Marquis, E., Petitgas, P., Pusineri, C., Ridoux, V., Spitz, J., Niquil, N., 2011. Lower trophic levels and detrital biomass control the Bay of Biscay continental shelf food web: Implications for ecosystem management. *Prog. Oceanogr.* 91, 561–575. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.09.002>
- Lauria, V., Attrill, M.J., Pinnegar, J.K., Brown, A., Edwards, M., Votier, S.C., 2012. Influence of Climate Change and Trophic Coupling across Four Trophic Levels in the Celtic Sea. *PLoS ONE* 7, e47408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047408>
- Le Marchand, M., Hattab, T., Niquil, N., Albouy, C., Le Loc’h, F., Ben Rais Lasram, F., 2020. Climate change in the Bay of Biscay: changes in spatial biodiversity patterns could be driven by the arrivals of southern species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* <https://doi.org/10.3354/meps13401>
- Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienne, J., Grenouillet, G., 2020. Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nat. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1198-2>
- Lenoir, J., Svenning, J.-C., 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38, 15–28. <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>
- Lercari, D., Defeo, O., Ortega, L., Orlando, L., Gianelli, I., Celentano, E., 2018. Long-term structural and functional changes driven by climate variability and fishery regimes in a sandy beach ecosystem. *Ecol. Model.* 368, 41–51. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.11.007>
- Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Locarnini, R.A., Garcia, H.E., Mishonov, A.V., 2009. Global ocean heat content 1955-2008 in light of recently revealed instrumentation problems: Global ocean heat content. *Geophys. Res. Lett.* 36, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2008GL037155>

- Libralato, S., Caccin, A., Pranovi, F., 2015. Modeling species invasions using thermal and trophic niche dynamics under climate change. *Front. Mar. Sci.* 2. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00029>
- Lindeboom, H.J., Kouwenhoven, H.J., Bergman, M.J.N., Bouma, S., Brasseur, S., Daan, R., Fijn, R.C., de Haan, D., Dirksen, S., van Hal, R., Hille Ris Lambers, R., ter Hofstede, R., Krijgsveld, K.L., Leopold, M., Scheidat, M., 2011. Short-term ecological effects of an offshore wind farm in the Dutch coastal zone; a compilation. *Environ. Res. Lett.* 6, 035101. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/3/035101>
- Link, J.S., 2010. Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: A plea for PREBAL. *Ecol. Model.* 221, 1580–1591. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.03.012>
- Lippert, S., Lippert, T., Heitmann, K., Von Estorff, O., 2013. Prediction of underwater noise and far field propagation due to pile driving for offshore wind farms. Presented at the ICA 2013 Montreal, Montreal, Canada, pp. 070036–070036. <https://doi.org/10.1121/1.4800517>
- Lopez y Royo, C., Silvestri, C., Pergent, G., Casazza, G., 2009. Assessing human-induced pressures on coastal areas with publicly available data. *J. Environ. Manage.* 90, 1494–1501. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.10.007>
- Lord, J.P., 2017. Temperature, space availability, and species assemblages impact competition in global fouling communities. *Biol. Invasions* 19, 43–55. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1262-7>
- Lotze, H.K., Tittensor, D.P., Bryndum-Buchholz, A., Eddy, T.D., Cheung, W.W., Galbraith, E.D., Barange, M., Barrier, N., Bianchi, D., Blanchard, J.L., 2019. Global ensemble projections reveal trophic amplification of ocean biomass declines with climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 12907–12912.
- Ludford, A., Cole, V.J., Porri, F., McQuaid, C.D., Nakin, M.D.V., Erlandsson, J., 2012. Testing source-sink theory: the spill-over of mussel recruits beyond marine protected areas. *Landsc. Ecol.* 27, 859–868. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9739-y>
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710.
- Mann, J., Teilmann, J., 2013. Environmental impact of wind energy. *Environ. Res. Lett.* 8, 035001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035001>
- Mavraki, N., Degraer, S., Moens, T., Vanaverbeke, J., 2020. Functional differences in trophic structure of offshore wind farm communities: A stable isotope study. *Mar. Environ. Res.* 157, 104868. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104868>
- Michel, S., Vandermeirsch, F., Lorance, P., 2009. Evolution of upper layer temperature in the Bay of Biscay during the last 40 years. *Aquat. Living Resour.* 22, 447–461. <https://doi.org/10.1051/alr/2009054>

- Middel, H., Verones, F., 2017. Making Marine Noise Pollution Impacts Heard: The Case of Cetaceans in the North Sea within Life Cycle Impact Assessment. *Sustainability* 9, 1138. <https://doi.org/10.3390/su9071138>
- Miehls, A.L.J., Mason, D.M., Frank, K.A., Krause, A.E., Peacor, S.D., Taylor, W.W., 2009. Invasive species impacts on ecosystem structure and function: A comparison of Oneida Lake, New York, USA, before and after zebra mussel invasion. *Ecol. Model.* 220, 3194–3209. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.020>
- Miller, J.H., Potty, G.R., Kim, H.-K., 2016. Pile-Driving Pressure and Particle Velocity at the Seabed: Quantifying Effects on Crustaceans and Groundfish, in: Popper, A.N., Hawkins, A. (Eds.), *The Effects of Noise on Aquatic Life II*. Springer New York, New York, NY, pp. 719–728. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2981-8\\_87](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2981-8_87)
- Miller, R.G., Hutchison, Z.L., Macleod, A.K., Burrows, M.T., Cook, E.J., Last, K.S., Wilson, B., 2013. Marine renewable energy development: assessing the Benthic Footprint at multiple scales. *Front. Ecol. Environ.* 11, 433–440. <https://doi.org/10.1890/120089>
- Montero-Serra, I., Edwards, M., Genner, M.J., 2015. Warming shelf seas drive the subtropicalization of European pelagic fish communities. *Glob. Change Biol.* 21, 144–153. <https://doi.org/10.1111/gcb.12747>
- Montoya, J.M., Pimm, S.L., Solé, R.V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442, 259–264. <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Moore, J.K., Fu, W., Primeau, F., Britten, G.L., Lindsay, K., Long, M., Doney, S.C., Mahowald, N., Hoffman, F., Randerson, J.T., 2018. Sustained climate warming drives declining marine biological productivity. *Science* 359, 1139–1143. <https://doi.org/10.1126/science.aao6379>
- Morley, J.W., Selden, R.L., Latour, R.J., Frölicher, T.L., Seagraves, R.J., Pinsky, M.L., 2018. Projecting shifts in thermal habitat for 686 species on the North American continental shelf. *PLOS ONE* 13, e0196127. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196127>
- Moullec, F., Gascuel, D., Bentorcha, K., Guénette, S., Robert, M., 2017. Trophic models: What do we learn about Celtic Sea and Bay of Biscay ecosystems? *J. Mar. Syst.* 172, 104–117. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.03.008>
- Nehls, G., Diederich, S., Thielges, D.W., Strasser, M., 2006. Wadden Sea mussel beds invaded by oysters and slipper limpets: competition or climate control? *Helgol. Mar. Res.* 60, 135–143. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0032-9>
- Nicholson, E., Fulton, E.A., Brooks, T.M., Blanchard, R., Leadley, P., Metzger, J.P., Mokany, K., Stevenson, S., Wintle, B.A., Woolley, S.N.C., Barnes, M., Watson, J.E.M., Ferrier, S., 2019. Scenarios and Models to Support Global Conservation Targets. *Trends Ecol. Evol.* 34, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.006>

- Niquil, N., Arias-González, J.E., Delesalle, B., Ulanowicz, R.E., 1999. Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. *Oecologia* 118, 232–241. <https://doi.org/10.1007/s004420050723>
- Niquil, N., Chaumillon, E., Johnson, G.A., Bertin, X., Grami, B., David, V., Bacher, C., Asmus, H., Baird, D., Asmus, R., 2012. The effect of physical drivers on ecosystem indices derived from ecological network analysis: Comparison across estuarine ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 108, 132–143. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.12.031>
- Noguès, Q, Raoux, A, Araignous, E, Chaalali, A, Hattab, T, Leroy, B, Ben Rais Lasram, F, David, V, Le Loc'h, F, Dauvin, J-C, Niquil, N (submitted) Cumulative Effects of Marine Renewable Energy and Climate Change on Ecosystem Properties: Sensitivity of Ecological Network Analysis
- Oiry, A., 2015. Conflits et stratégies d'acceptabilité sociale autour des énergies marines renouvelables sur le littoral français. *Vertigo*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.16724>
- Paar, M., de la Vega, C., Horn, S., Asmus, R., Asmus, H., 2019. Kelp belt ecosystem response to a changing environment in Kongsfjorden (Spitsbergen). *Ocean Coast. Manag.* 167, 60–77. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.09.003>
- Palter, J.B., 2015. The Role of the Gulf Stream in European Climate. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 7, 113–137. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015656>
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pauly, D., 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science* 279, 860–863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T.D., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchell, N.J., Mustonen, T., Pandolfi, J.M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S.A., Scheffers, B.R., Shaw, J.D., Sorte, C.J.B., Strugnell, J.M., Sunday, J.M., Tuanmu, M.-N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E., Williams, S.E., 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
- Perry, A.L., 2005. Climate Change and Distribution Shifts in Marine Fishes. *Science* 308, 1912–1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Pikitch, E.K., 2004. Ecology: Ecosystem-Based Fishery Management. *Science* 305, 346–347. <https://doi.org/10.1126/science.1098222>



- Pingree, R.D., Garcia-Soto, C., 2014. Plankton blooms, ocean circulation and the European slope current: Response to weather and climate in the Bay of Biscay and W English Channel (NE Atlantic). *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 106, 5–22. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.07.008>
- Pinsky, M.L., Worm, B., Fogarty, M.J., Sarmiento, J.L., Levin, S.A., 2013. Marine Taxa Track Local Climate Velocities. *Science* 341, 1239–1242. <https://doi.org/10.1126/science.1239352>
- Pınarbaşı, K., Galparsoro, I., Alloncle, N., Quemmerais, F., Borja, Á., 2020. Key issues for a transboundary and ecosystem-based maritime spatial planning in the Bay of Biscay. *Mar. Policy* 120, 104131. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.104131>
- Plagányi, É.E., Punt, A.E., Hillary, R., Morello, E.B., Thébaud, O., Hutton, T., Pillans, R.D., Thorson, J.T., Fulton, E.A., Smith, A.D.M., Smith, F., Bayliss, P., Haywood, M., Lyne, V., Rothlisberg, P.C., 2014. Multispecies fisheries management and conservation: tactical applications using models of intermediate complexity. *Fish Fish.* 15, 1–22. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2012.00488.x>
- Planes, S., Galzin, R., Rubies, A.G., Goñi, R., Harmelin, J.-G., Le Diréach, L., Lenfant, P., Quetglas, A., 2000. Effects of marine protected areas on recruitment processes with special reference to Mediterranean littoral ecosystems. *Environ. Conserv.* 27, 126–143. <https://doi.org/10.1017/S0376892900000175>
- Planque, B., Bellier, E., Lazure, P., 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fish. Oceanogr.* 16, 16–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2006.00411.x>
- Poloczanska, E.S., Brown, C.J., Sydeman, W.J., Kiessling, W., Schoeman, D.S., Moore, P.J., Brander, K., Bruno, J.F., Buckley, L.B., Burrows, M.T., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Holding, J., Kappel, C.V., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, S.A., Richardson, A.J., 2013. Global imprint of climate change on marine life. *Nat. Clim. Change* 3, 919–925. <https://doi.org/10.1038/nclimate1958>
- Potts, W., Bealey, R., Childs, A.-R., 2016. Assessing trophic adaptability is critical for understanding the response of predatory fishes to climate change: a case study of *Pomatomus saltatrix* in a global hotspot. *Afr. J. Mar. Sci.* 38, 539–547. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2016.1249027>
- Poulard, J., Blanchard, F., 2005. The impact of climate change on the fish community structure of the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 1436–1443. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.017>
- Punzón, A., Serrano, A., Sánchez, F., Velasco, F., Preciado, I., González-Irusta, J.M., López-López, L., 2016. Response of a temperate demersal fish community to global warming. *J. Mar. Syst.* 161, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.05.001>
- Quentin Grafton, R., 2010. Adaptation to climate change in marine capture fisheries. *Mar. Policy* 34, 606–615. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2009.11.011>

Quero, J., 1998. Changes in the Euro-Atlantic fish species composition resulting from fishing and ocean warming. *Ital. J. Zool.* 65, 493–499. <https://doi.org/10.1080/11250009809386873>

Raoux, A., Lassalle, G., Pezy, J.-P., Tecchio, S., Safi, G., Ernande, B., Mazé, C., Le Loc'h, F., Lequesne, J., Girardin, V., Dauvin, J.-C., Niquil, N., 2018. Measuring sensitivity of two OSPAR indicators for a coastal food web model under offshore wind farm construction. *Ecol. Indic.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.014>

Raoux, A., Tecchio, S., Pezy, J.-P., Lassalle, G., Degraer, S., Wilhelmsson, D., Cachera, M., Ernande, B., Le Guen, C., Haraldsson, M., Grangeré, K., Le Loc'h, F., Dauvin, J.-C., Niquil, N., 2017. Benthic and fish aggregation inside an offshore wind farm: Which effects on the trophic web functioning? *Ecol. Indic.* 72, 33–46. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.07.037>

Reubens, J.T., Degraer, S., Vincx, M., 2011. Aggregation and feeding behaviour of pouting (*Trisopterus luscus*) at wind turbines in the Belgian part of the North Sea. *Fish. Res.* 108, 223–227. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.11.025>

Reubens, J.T., Vandendriessche, S., Zenner, A.N., Degraer, S., Vincx, M., 2013. Offshore wind farms as productive sites or ecological traps for gadoid fishes? – Impact on growth, condition index and diet composition. *Mar. Environ. Res.* 90, 66–74. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.05.013>

Riera, R., Menci, C., Sanabria-Fernández, J.A., Becerro, M.A., 2016. Do recreational activities affect coastal biodiversity? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 178, 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.05.022>

Rioja-Nieto, R., Sheppard, C., 2008. Effects of management strategies on the landscape ecology of a Marine Protected Area. *Ocean Coast. Manag.* 51, 397–404. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2008.01.009>

Robinson, N.M., Nelson, W.A., Costello, M.J., Sutherland, J.E., Lundquist, C.J., 2017. A Systematic Review of Marine-Based Species Distribution Models (SDMs) with Recommendations for Best Practice. *Front. Mar. Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00421>

Rogelj, J., den Elzen, M., Höhne, N., Fransen, T., Fekete, H., Winkler, H., Schaeffer, R., Sha, F., Riahi, K., Meinshausen, M., 2016. Paris Agreement climate proposals need a boost to keep warming well below 2 °C. *Nature* 534, 631–639. <https://doi.org/10.1038/nature18307>

Romagnoni, G., Kvile, K.Ø., Dagestad, K., Eikeset, A.M., Kristiansen, T., Stenseth, N.C., Langangen, Ø., 2020. Influence of larval transport and temperature on recruitment dynamics of North Sea cod (*Gadus morhua*) across spatial scales of observation. *Fish. Oceanogr.* 29, 324–339. <https://doi.org/10.1111/fog.12474>

Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.-C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine

- ecosystem health: Case studies of indicators using direct observations and modelling methods. *Ecol. Indic.* 24, 353–365. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.001>
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, A.J., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 54–57.
- Rowley, R.J., 1994. Marine reserves in fisheries management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 4, 233–254. <https://doi.org/10.1002/aqc.3270040305>
- Ruddiman, W.F., 2003. The Anthropogenic Greenhouse Era Began Thousands of Years Ago. *Clim. Change* 61, 261–293. <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000004577.17928.fa>
- Rummer, J.L., Munday, P.L., 2017. Climate change and the evolution of reef fishes: past and future. *Fish Fish.* 18, 22–39. <https://doi.org/10.1111/faf.12164>
- Ruzicka, J.J., Brink, K.H., Gifford, D.J., Bahr, F., 2016. A physically coupled end-to-end model platform for coastal ecosystems: Simulating the effects of climate change and changing upwelling characteristics on the Northern California Current ecosystem. *Ecol. Model.* 331, 86–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.01.018>
- Sabine, C.L., 2004. The Oceanic Sink for Anthropogenic CO<sub>2</sub>. *Science* 305, 367–371. <https://doi.org/10.1126/science.1097403>
- Safi, G., Giebels, D., Arroyo, N.L., Heymans, J.J., Preciado, I., Raoux, A., Schückel, U., Tecchio, S., de Jonge, V.N., Niquil, N., 2019. Vitamine ENA: A framework for the development of ecosystem-based indicators for decision makers. *Ocean Coast. Manag.* 174, 116–130. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.005>
- Sagarminaga, Y., Arrizabalaga, H., 2010. Spatio-temporal distribution of albacore (*Thunnus alalunga*) catches in the northeastern Atlantic: relationship with the thermal environment. *Fish. Oceanogr.* 19, 121–134. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2010.00532.x>
- Saint-Béat, B., Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Bacher, C., Pacella, S.R., Johnson, G.A., David, V., Vézina, A.F., Niquil, N., 2015. Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecol. Indic.* 52, 458–471. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.017>
- Sánchez, F., Olaso, I., 2004. Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecol. Model.* 172, 151–174. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.005>
- Saoudi, M., Abdelmouleh, A., Kammoun, W., Ellouze, F., Jamoussi, K., El Feki, A., 2008. Toxicity assessment of the puffer fish *Lagocephalus lagocephalus* from the Tunisian coast. *C. R. Biol.* 331, 611–616. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.05.005>
- Sarmiento, J.L., Slater, R., Barber, R., Bopp, L., Doney, S.C., Hirst, A.C., Kleypas, J., Matear, R., Mikolajewicz, U., Monfray, P., Soldatov, V., Spall, S.A., Stouffer, R., 2004. Response of ocean

ecosystems to climate warming. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18, n/a-n/a.  
<https://doi.org/10.1029/2003GB002134>

Saygu, İ., Heymans, J.J., Fox, C.J., Özbilgin, H., Eryaşar, A.R., Gökçe, G., 2020. The importance of alien species to the food web and bottom trawl fisheries of the Northeastern Mediterranean, a modelling approach. *J. Mar. Syst.* 202, 103253. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.103253>

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>

Schickele, A., Leroy, B., Beaugrand, G., Goberville, E., Hattab, T., Francour, P., Raybaud, V., 2020. Modelling European small pelagic fish distribution: Methodological insights. *Ecol. Model.* 416, 108902. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108902>

Schmidtko, S., Stramma, L., Visbeck, M., 2017. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* 542, 335–339. <https://doi.org/10.1038/nature21399>

Schückel, U., Kröncke, I., Baird, D., 2015. Linking long-term changes in trophic structure and function of an intertidal macrobenthic system to eutrophication and climate change using ecological network analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 536, 25–38. <https://doi.org/10.3354/meps11391>

Shannon, L., Coll, M., Bundy, A., Gascuel, D., Heymans, J., Kleisner, K., Lynam, C., Piroddi, C., Tam, J., Travers-Trolet, M., Shin, Y., 2014. Trophic level-based indicators to track fishing impacts across marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 512, 115–140. <https://doi.org/10.3354/meps10821>

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>

Sorte, C.J., Williams, S.L., Zerebecki, R.A., 2010. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* 91, 2198–2204.

Spiers, E.K.A., Stafford, R., Ramirez, M., Vera Izurieta, D.F., Cornejo, M., Chavarria, J., 2016. Potential role of predators on carbon dynamics of marine ecosystems as assessed by a Bayesian belief network. *Ecol. Inform.* 36, 77–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.10.003>

Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., McNeill, J., 2011. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 369, 842–867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>

Steinberg, D.K., Landry, M.R., 2017. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 9, 413–444. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015924>

- Stock, C.A., John, J.G., Rykaczewski, R.R., Asch, R.G., Cheung, W.W.L., Dunne, J.P., Friedland, K.D., Lam, V.W.Y., Sarmiento, J.L., Watson, R.A., 2017. Reconciling fisheries catch and ocean productivity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, E1441–E1449. <https://doi.org/10.1073/pnas.1610238114>
- Supraba, V., Dineshbabu, A.P., Thomas, S., Rohit, P., Rajesh, K.M., Zacharia, P.U., 2016. Shift in diet composition of Indian mackerel *Rastrelliger kanagurta* – an analysis in relation to climate change. *Indian J. Fish.* 63. <https://doi.org/10.21077/ijf.2016.63.2.53246-06>
- Tam, J.C., Fay, G., Link, J.S., 2019. Better Together: The Uses of Ecological and Socio-Economic Indicators With End-to-End Models in Marine Ecosystem Based Management. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00560>
- Taucher, J., Oschlies, A., 2011. Can we predict the direction of marine primary production change under global warming?: marine NPP under global warming. *Geophys. Res. Lett.* 38, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2010GL045934>
- Tecchio, S., Chaalali, A., Raoux, A., Tous Rius, A., Lequesne, J., Girardin, V., Lassalle, G., Cachera, M., Riou, P., Lobry, J., Dauvin, J.-C., Niquil, N., 2016. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecol. Indic.* 61, 833–845. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.036>
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Timmerman, C.-A., Marchal, P., Denamiel, M., Couvreur, C., Cresson, P., 2020. Seasonal and ontogenetic variation of whiting diet in the Eastern English Channel and the Southern North Sea. *PLOS ONE* 15, e0239436. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239436>
- Tissière, L., Mahévas, S., Trouillet, B., 2020. Findings from an exploratory study on the governance of a French fishery. *Mar. Policy* 117. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.01.028>
- Travers, M., Shin, Y.-J., Jennings, S., Cury, P., 2007. Towards end-to-end models for investigating the effects of climate and fishing in marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 75, 751–770. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.001>
- Trenberth, K., 2011. Changes in precipitation with climate change. *Clim. Res.* 47, 123–138. <https://doi.org/10.3354/cr00953>
- Ulanowicz, R.E., 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Comput. Biol. Chem.* 28, 321–339. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2004.09.001>
- Ulanowicz, R.E., 1986. *Growth and Development*. Springer New York, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4916-0>

- Urban, M.C., 2020. Climate-tracking species are not invasive. *Nat. Clim. Change* 10, 382–384. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0770-8>
- van Damme, C.J.G., Couperus, A.S. (Bram), 2008. Mass occurrence of snake pipefish in the Northeast Atlantic: Result of a change in climate? *J. Sea Res.* 60, 117–125. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.02.009>
- Vargas, C.A., Lagos, N.A., Lardies, M.A., Duarte, C., Manríquez, P.H., Aguilera, V.M., Broitman, B., Widdicombe, S., Dupont, S., 2017. Species-specific responses to ocean acidification should account for local adaptation and adaptive plasticity. *Nat. Ecol. Evol.* 1. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0084>
- Vasilakopoulos, P., Raitzos, D.E., Tzanatos, E., Maravelias, C.D., 2017. Resilience and regime shifts in a marine biodiversity hotspot. *Sci. Rep.* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13852-9>
- Vellinga, M., Wood, R.A., 2002. Global climatic impacts of a collapse of the Atlantic thermohaline circulation. *Clim. Change* 54, 251–267.
- Vergés, A., Steinberg, P.D., Hay, M.E., Poore, A.G.B., Campbell, A.H., Ballesteros, E., Heck, K.L., Booth, D.J., Coleman, M.A., Feary, D.A., Figueira, W., Langlois, T., Marzinelli, E.M., Mizerek, T., Mumby, P.J., Nakamura, Y., Roughan, M., van Sebille, E., Gupta, A.S., Smale, D.A., Tomas, F., Wernberg, T., Wilson, S.K., 2014. The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20140846. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0846>
- Vestbo, S., Obst, M., Quevedo Fernandez, F.J., Intanai, I., Funch, P., 2018. Present and Potential Future Distributions of Asian Horseshoe Crabs Determine Areas for Conservation. *Front. Mar. Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00164>
- Wabnitz, C.C.C., Lam, V.W.Y., Reygondeau, G., Teh, L.C.L., Al-Abdulrazzak, D., Khalfallah, M., Pauly, D., Palomares, M.L.D., Zeller, D., Cheung, W.W.L., 2018. Climate change impacts on marine biodiversity, fisheries and society in the Arabian Gulf. *PLOS ONE* 13, e0194537. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194537>
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>
- Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686–693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>
- Wawrzyczek, J., Lindsay, R., Metzger, M.J., Quétier, F., 2018. The ecosystem approach in ecological impact assessment: Lessons learned from windfarm developments on peatlands in Scotland. *Environ. Impact Assess. Rev.* 72, 157–165. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2018.05.011>

- Weatherdon, L.V., Ota, Y., Jones, M.C., Close, D.A., Cheung, W.W.L., 2016. Projected Scenarios for Coastal First Nations' Fisheries Catch Potential under Climate Change: Management Challenges and Opportunities. *PLOS ONE* 11, e0145285. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145285>
- Wilhelmsson, D., Malm, T., 2008. Fouling assemblages on offshore wind power plants and adjacent substrata. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 79, 459–466. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.04.020>
- Wilhelmsson, D., Malm, T., Öhman, M.C., 2006. The influence of offshore windpower on demersal fish. *ICES J. Mar. Sci.* 63, 775–784. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.02.001>
- Wilson, J.C., Elliott, M., 2009. The habitat-creation potential of offshore wind farms. *Wind Energy* 12, 203–212. <https://doi.org/10.1002/we.324>
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.* 88, 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Wong (Ed.), 2014. Coastal Systems and Low-Lying Areas, in: *Climate Change 2014 Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 361–410. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415379.010>
- Worm, B., Lotze, H.K., 2016. Marine Biodiversity and Climate Change, in: *Climate Change*. Elsevier, pp. 195–212. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63524-2.00013-0>
- Wright, A.J., Araújo-Wang, C., Wang, J.Y., Ross, P.S., Tougaard, J., Winkler, R., Márquez, M.C., Robertson, F.C., Williams, K.F., Reeves, R.R., 2020. How 'Blue' Is 'Green' Energy? *Trends Ecol. Evol.* 35, 235–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.11.002>
- Yalcin, S., Leroux, S.J., 2017. Diversity and suitability of existing methods and metrics for quantifying species range shifts: Yalcin and Leroux. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 609–624. <https://doi.org/10.1111/geb.12579>
- Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M., Dirzo, R., 2016. Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 47, 333–358. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>

---

## *Annexes*

---



## Annexe 1

Liste des 210 espèces de poissons et de céphalopodes modélisées, avec leur habitat vertical et leur localisation actuelle (Golfe de Gascogne ou subtropicale)

<b>Espèces</b>	<b>Habitat</b>	<b>Localisation</b>
<i>Acantholabrus palloni</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Alosa alosa</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Alosa fallax</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Ammodytes marinus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Ammodytes tobianus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Anguilla anguilla</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Aphia minuta</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Argentina sphyraena</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Argyropelecus olfersii</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Argyrosomus regius</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Arnoglossus imperialis</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Arnoglossus laterna</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Atherina presbyter</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Aulopus filamentosus</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Auxis rochei</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Auxis thazard</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Balistes capriscus</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Benthoosema glaciale</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Benthoosema suborbitale</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Blennius ocellaris</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Boops boops</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Buenia jeffreysii</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Buglossidium luteum</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Callionymus lyra</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Callionymus reticulatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Capros aper</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Cepola macrophthalma</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Chauliodus sloani</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Chelidonichthys cuculus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Chelidonichthys obscurus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Citharus linguatula</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Clupea harengus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Conger conger</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Coris julis</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Ctenolabrus rupestris</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Cynoponticus ferox</i>	Démersale	Subtropicale

<i>Dasyatis pastinaca</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Dicentrarchus punctatus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Dicologlossa cuneata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Diplodus cervinus</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Diplodus puntazzo</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Diplodus sargus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Dipturus batis</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Echiichthys vipera</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Eledone cirrhosa</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Entelurus aequoreus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Epinephelus marginatus</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Euthynnus alletteratus</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Eutrigla gurnardus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Gadiculus argenteus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Gadus morhua</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Gaidropsarus biscayensis</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Gaidropsarus vulgaris</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Galeoides decadactylus</i>	Benthopélagique	Subtropicale
<i>Galeorhinus galeus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Galeus melastomus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Gobius niger</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Gymnammodytes semisquamatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Halobatrachus didactylus</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Hexanchus griseus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Hippocampus hippocampus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Hygophum hygomii</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Hyperoplus immaculatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Hyporthodus haifensis</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Illex coindetii</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Labrus bergylta</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Labrus mixtus</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Lagocephalus lagocephalus</i>	Benthopélagique	Subtropicale
<i>Lampadena chavesi</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Lampanyctus pusillus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne

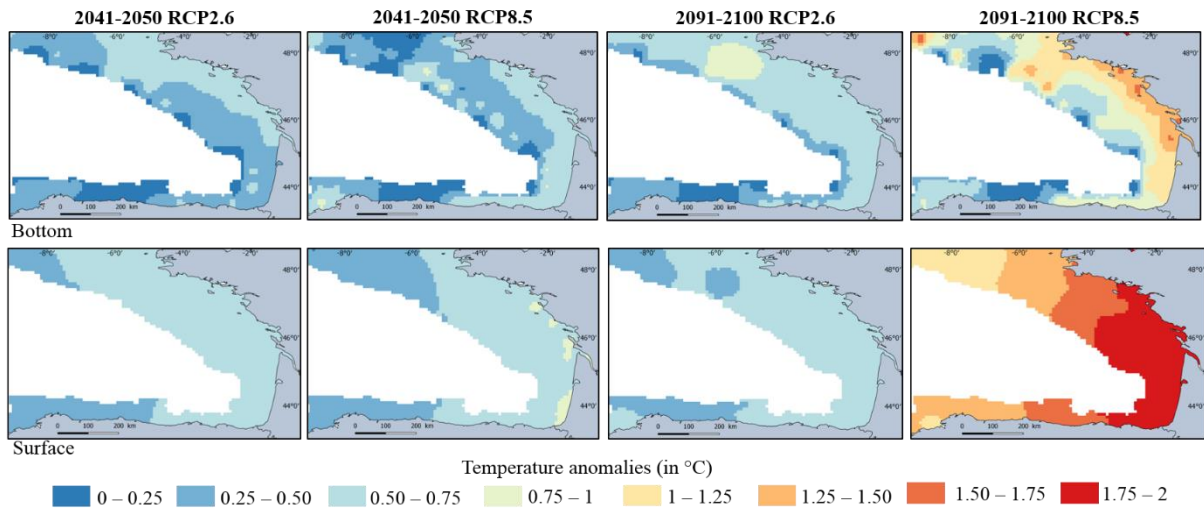
<i>Lampris guttatus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Lepidopus caudatus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Lepidorhombus boscii</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Lesueurigobius friesii</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Leucoraja circularis</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Leucoraja naevus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Limanda limanda</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Liparis montagui</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Lithognathus mormyrus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Liza aurata</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Liza ramada</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Lobianchia dofleini</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Loligo vulgaris</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Lophius budegassa</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Lophius piscatorius</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Macroramphosus scolopax</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Macrourus berglax</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Maurolicus muelleri</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Melanocetus johnsonii</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Melanolagus bericoides</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Merlangius merlangus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Merluccius merluccius</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Merluccius polli</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Merluccius senegalensis</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Microchirus boscanion</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Microchirus ocellatus</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Micromesistius poutassou</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Microstomus kitt</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Mola mola</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Molva dypterygia</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Mullus barbatus</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Mullus surmuletus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Muraena helena</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Mustelus asterias</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Mustelus mustelus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Mycteroperca rubra</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Myctophum punctatum</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Myliobatis aquila</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne

<i>Oblada melanura</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Octopus vulgaris</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Oedalechilus labeo</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Ophidion barbatum</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Pagellus acarne</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Pagellus bellottii</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Pagellus bogaraveo</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Pagellus erythrinus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Pagrus pagrus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Parablennius gattorugine</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Parablennius sanguinolentus</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Pegusa lascaris</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Phrynorhombus norvegicus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Phycis blennoides</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Platichthys flesus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Pleuronectes platessa</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Pollachius pollachius</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Pontinus kuhlii</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Prionace glauca</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Pteroplatytrygon violacea</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Raja brachyura</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Raja clavata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Raja microocellata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Raja montagui</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Raja undulata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Raniceps raninus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Rossia macrosoma</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sarda sarda</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sardina pilchardus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sardinella aurita</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Sardinella maderensis</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Sarpa salpa</i>	Benthopélagique	Subtropicale
<i>Sciaena umbra</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Scomber scombrus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Scomberesox saurus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Scomberomorus tritor</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Scophthalmus maximus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Scophthalmus rhombus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Scorpaena loppei</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Scorpaena notata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Scorpaena scrofa</i>	Démersale	Golfe de Gascogne

<i>Scyliorhinus canicula</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Sepia elegans</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sepia officinalis</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sepia orbignyana</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Seriola dumerili</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Serranus cabrilla</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Serranus hepatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Sigmops elongatus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Solea solea</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Sparus aurata</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Sprattus sprattus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Squalus acanthias</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Squatina oculata</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Stomias boa</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Symphodus melops</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Symphodus roissali</i>	Benthique	Subtropicale
<i>Symphurus nigrescens</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Synapturichthys kleinii</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Syngnathus acus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Taurulus bubalis</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Tetrapturus pfluegeri</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Thunnus alalunga</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Thunnus albacares</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Thunnus obesus</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Todarodes sagittatus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Todaropsis eblanae</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Torpedo marmorata</i>	Benthique	Golfe de Gascogne
<i>Torpedo nobiliana</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Torpedo torpedo</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Trachurus mediterraneus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Trachurus picturatus</i>	Benthopélagique	Subtropicale
<i>Trachurus trachurus</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Trachurus trecae</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Trigla lyra</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Trigloporus lastoviza</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Tripterygion delaisi</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Trisopterus luscus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Trisopterus minutus</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne
<i>Umbrina canariensis</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Umbrina ronchus</i>	Démersale	Subtropicale

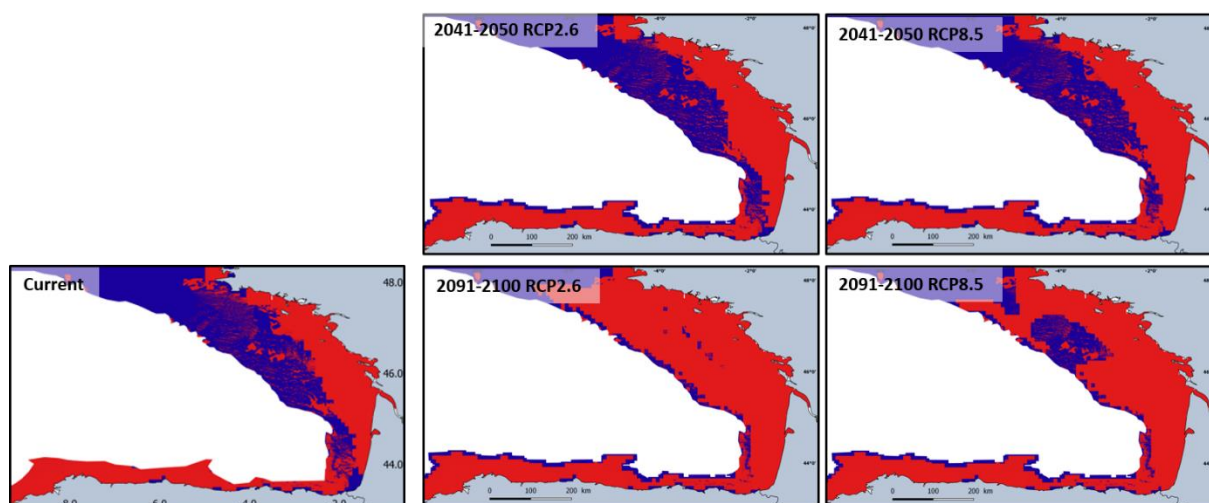
<i>Uranoscopus scaber</i>	Démersale	Subtropicale
<i>Vinciguerria attenuata</i>	Pélagique	Subtropicale
<i>Xenodermichthys copei</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Xiphias gladius</i>	Pélagique	Golfe de Gascogne
<i>Zeugopterus punctatus</i>	Démersale	Golfe de Gascogne
<i>Zeus faber</i>	Benthopélagique	Golfe de Gascogne

## Annexe 2

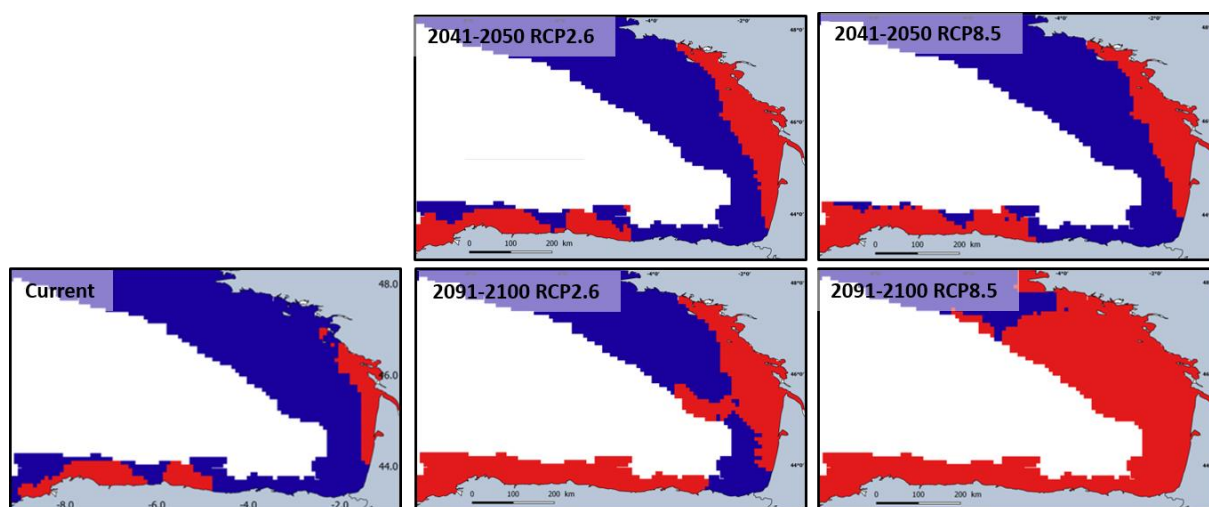


Projections des anomalies de la température annuelle du fond et de la surface pour les deux projections (2041-2050 et 2091-2100) et les deux scenarii (RCP2.6 et RCP8.5).

### Annexe 3

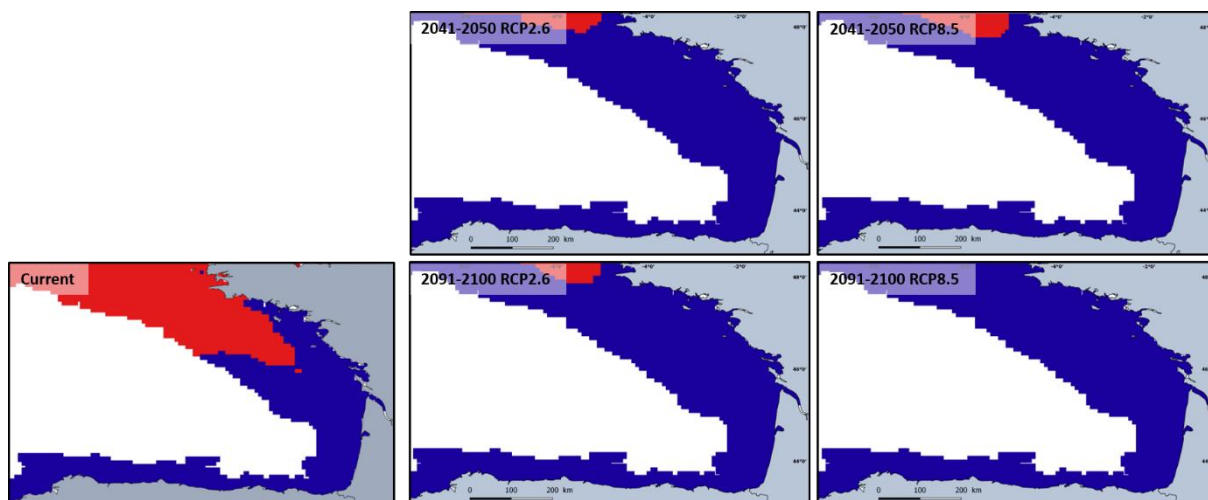


Niche écologique potentielle actuelle et niches écologiques potentielles projetées de *Entulus aequoreus* pour les deux périodes (2041-2050 et 2091-2100) et les deux scénarii (RCP2.6 et RCP8.5), avec, en rouge : absence potentielle projetée, et en bleu : présence potentielle projetée.



Niche écologique potentielle actuelle et niches écologiques potentielles projetées de *Merlangius merlangus* pour les deux périodes (2041-2050 et 2091-2100) et les deux scénarii (RCP2.6 et RCP8.5), avec, en rouge : absence potentielle projetée, et en bleu : présence potentielle projetée.





Niche écologique potentielle actuelle et niches écologiques potentielles projetées de *Lagocephalus lagocephalus* pour les deux périodes (2041-2050 et 2091-2100) et les deux scénarii (RCP2.6 et RCP8.5), avec, en rouge : absence potentielle projetée, et en bleu : présence potentielle projetée.

## Annexe 4

Sorties du modèle Ecopath Current représentant le Golfe de Gascogne pour la période 2010 – 2016. Les chiffres en gras ont été estimés par Ecopath. Les lignes bleues correspondent aux espèces non indigènes.

Trophic Group	TL	B (t.km <sup>-2</sup> )	P/B (year <sup>-1</sup> )	Q/B (year <sup>-1</sup> )	EE	P/Q (year <sup>-1</sup> )
Plunge and pursuit divers seabirds	4.17	0.0045	0.0900	57.6600	<b>0.00</b>	<b>0.0016</b>
Surface feeders seabirds	3.42	0.0016	0.0900	69.9600	<b>0.00</b>	<b>0.0013</b>
Baleen whales	3.74	0.1302	0.0350	4.7750	<b>0.00</b>	<b>0.0073</b>
Toothed whales	4.20	0.0680	0.1350	12.0000	<b>0.00</b>	<b>0.0113</b>
Sharks L	4.49	<b>0.1088</b>	0.1900	2.3200	0.60	<b>0.0819</b>
Sharks/Rays	3.84	<b>0.3489</b>	0.1770	4.5550	0.80	<b>0.0389</b>
Anglerfish	3.98	0.1460	0.6820	2.4720	<b>0.95</b>	<b>0.2759</b>
Sea bass	4.01	0.0770	0.4200	3.5830	<b>0.95</b>	<b>0.1172</b>
Blue whitting	3.46	0.3870	0.6760	5.0410	<b>0.86</b>	<b>0.1341</b>
Hake	4.00	0.3985	0.6290	3.3690	<b>0.94</b>	<b>0.1867</b>
<i>Hake - Southern</i>	<i>4.00</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.4980</i>	<i>3.3180</i>	<i>0.88</i>	<i>0.1501</i>
Whitting	3.68	0.8560	0.3420	4.0400	<b>0.90</b>	<b>0.0847</b>
Megrim	3.72	0.0940	0.6970	4.0620	<b>0.87</b>	<b>0.1716</b>
Sole	3.16	0.1850	0.7490	4.0620	<b>0.84</b>	<b>0.1844</b>
Plaice	3.09	0.0500	0.3010	3.5230	<b>0.86</b>	<b>0.0854</b>
Horse mackerel	3.32	2.4970	0.3180	4.3490	<b>0.88</b>	<b>0.0731</b>
<i>Horse mackerel - Southern</i>	<i>3.32</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.4790</i>	<i>4.8250</i>	<i>0.95</i>	<i>0.0993</i>
Mackerel	3.44	0.9550	0.5360	4.4290	<b>0.95</b>	<b>0.1210</b>
Anchovy	3.31	0.8750	1.4510	11.9530	<b>0.90</b>	<b>0.1214</b>
Sardine	3.22	2.6940	0.5390	10.3670	<b>0.92</b>	<b>0.0520</b>
<i>Sardinella - Southern</i>	<i>2.50</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.6380</i>	<i>6.9450</i>	<i>0.95</i>	<i>0.0919</i>
Pout	3.53	1.2180	0.6900	3.6730	<b>0.87</b>	<b>0.1879</b>
Flatfishes - Benthos feeders	3.40	<b>1.0671</b>	0.7230	1.6950	0.95	<b>0.4265</b>
<i>Flatfishes - Benthos feeders - Southern</i>	<i>3.40</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.5320</i>	<i>2.1280</i>	<i>0.94</i>	<i>0.2500</i>
Demersal - Benthos feeders	3.27	<b>5.1833</b>	0.3950	4.4930	0.95	<b>0.0879</b>
<i>Demersal - Benthos feeders - Southern</i>	<i>3.25</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.3520</i>	<i>1.4080</i>	<i>0.93</i>	<i>0.2500</i>
Demersal - Piscivorous	3.78	<b>1.5156</b>	0.4050	3.0690	0.95	<b>0.1320</b>
<i>Demersal - Piscivorous - Southern</i>	<i>3.84</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.2683</i>	<i>1.0732</i>	<i>0.89</i>	<i>0.2500</i>
Demersal - Planctinivorous	3.34	<b>0.2239</b>	2.1500	<b>8.6000</b>	0.95	0.2500
Pelagic - Piscivorous	4.21	<b>0.1439</b>	0.4900	3.3640	0.80	<b>0.1457</b>
<i>Pelagic - Piscivorous - Southern</i>	<i>4.21</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.5511</i>	<i>3.1420</i>	<i>0.82</i>	<i>0.1754</i>
Pelagic - Planctonivorous	3.21	<b>1.1079</b>	0.8830	3.0700	0.95	<b>0.2876</b>

<i>Pelagic - Planctonivorous - Southern</i>	3.21	0.0001	1.2400	4.9600	0.97	0.2500
Cephalopods - benthic	3.36	<b>0.5648</b>	2.7500	7.0000	0.95	<b>0.3929</b>
Cephalopods - pelagic	3.88	<b>0.2448</b>	2.9900	7.5000	0.95	<b>0.3987</b>
Norway lobster	3.05	0.1700	0.7030	3.4000	<b>0.86</b>	<b>0.2068</b>
Lobsters/Crabs	3.18	0.4390	1.2000	8.0000	<b>0.90</b>	<b>0.1500</b>
Shrimps	2.85	1.3870	3.0000	20.0000	<b>0.97</b>	<b>0.1500</b>
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	2.58	<b>7.7836</b>	1.8850	12.5670	0.95	<b>0.1500</b>
Subsurface deposit feeders invertebrates	2.34	<b>17.3555</b>	1.6000	8.0000	0.95	<b>0.2000</b>
Surface suspension and deposit feeders	2.00	<b>14.8784</b>	2.8000	14.0000	0.95	<b>0.2000</b>
Benthic meiofauna	2.00	<b>6.6602</b>	10.0000	50.0000	0.95	<b>0.2000</b>
Suprabenthic invertebrates	2.12	<b>0.1978</b>	20.0000	100.0000	0.95	<b>0.2000</b>
Macrozooplankton	2.25	2.2180	10.5000	38.0000	<b>0.93</b>	<b>0.2763</b>
Mesozooplankton	2.40	4.4110	16.4500	80.0000	<b>0.86</b>	<b>0.2056</b>
Microzooplankton	2.09	4.7710	45.0500	316.0000	<b>0.84</b>	<b>0.1426</b>
Bacteria	2.00	0.6820	115.0000	<b>328.5714</b>	<b>0.96</b>	0.3500
Phytoplankton L	1.00	7.5600	119.0000		<b>0.96</b>	
Phytoplankton S	1.00	5.2640	151.0000		<b>0.49</b>	
Benthic primary producers	1.00	0.1630	4.5000		<b>0.19</b>	
Discards	1.00	0.4070			<b>0.71</b>	
Detritus	1.00	130.0000			<b>0.81</b>	
		0				

## Annexe 5

Biomasses des différents groupes trophiques pour les 6 modèles (le modèle Current et les 5 projections à 2050). Les chiffres en gras sont des estimations d'Ecopath. Les lignes en bleu correspondent aux espèces non indigènes.

	Current	ClimOnly	NISPel	NISFew	NISEqual	NIS++
Plunge and pursuit divers seabirds	0.0045	0.0045	0.0045	0.0045	0.0045	0.0045
Surface feeders seabirds	0.0016	0.0016	0.0016	0.0016	0.0016	0.0016
Baleen whales	0.1302	0.1302	0.1302	0.1302	0.1302	0.1302
Toothed whales	0.068	0.068	0.068	0.068	0.068	0.068
Sharks L	<b>0.108</b>	0.109	0.109	0.109	0.109	0.109
Sharks/Rays	<b>0.348</b>	0.349	0.349	0.349	0.349	0.349
Anglerfish	0.146	0.141	0.141	0.141	0.141	0.141
Sea bass	0.077	0.077	0.077	0.077	0.077	0.077
Blue whiting	0.387	0.387	0.387	0.387	0.387	0.387
Hake	0.3985	0.394	0.394	0.394	0.394	0.394
<i>Hake - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.098</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.490</i>
Whiting	0.856	0.709	0.709	0.709	0.709	0.709
Megrim	0.094	0.09	0.09	0.09	0.09	0.09
Sole	0.185	0.185	0.185	0.185	0.185	0.185
Plaice	0.05	0.045	0.045	0.045	0.045	0.045
Horse mackerel	2.497	2.497	2.497	2.497	2.497	2.497
<i>Horse mackerel - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>1.058</i>	<i>0.332</i>	<i>0.0001</i>	<i>1.660</i>
Mackerel	0.955	0.955	0.955	0.955	0.955	0.955
Anchovy	0.875	0.875	0.875	0.875	0.875	0.875
Sardine	2.694	2.694	2.694	2.694	2.694	2.694
<i>Sardinella - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>1.308</i>	<i>0.464</i>	<i>0.0001</i>	<i>2.324</i>
Pout	1.218	1.218	1.218	1.218	1.218	1.218
Flatfishes - Benthos feeders	<b>1.067</b>	1.017	1.017	1.017	1.017	1.017
<i>Flatfishes - Benthos feeders - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.259</i>	<i>0.259</i>	<i>1.295</i>
Demersal - Benthos feeders	<b>5.183</b>	4.217	4.217	4.217	4.217	4.217
<i>Demersal - Benthos feeders - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.914</i>	<i>1.379</i>	<i>4.569</i>
Demersal - Piscivorous	<b>1.515</b>	1.234	1.234	1.234	1.234	1.234
<i>Demersal - Piscivorous - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.605</i>	<i>1.197</i>	<i>3.025</i>
Demersal - Planctinovorous	<b>0.223</b>	0.221	0.221	0.321	0.251	0.221
Pelagic - Piscivorous	<b>0.143</b>	0.144	0.144	0.144	0.144	0.144
<i>Pelagic - Piscivorous - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.103</i>	<i>0.022</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.111</i>
Pelagic - Planctonivorous	<b>1.107</b>	1.108	1.108	1.136	1.108	1.108
<i>Pelagic - Planctonivorous - Southern</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.0001</i>	<i>0.4934807</i>	<i>0.136</i>	<i>0.024</i>	<i>0.680</i>
Cephalopods - benthic	<b>0.564</b>	0.565	0.565	0.565	0.565	0.565
Cephalopods - pelagic	<b>0.244</b>	0.245	0.245	0.245	0.245	0.245

Norway lobster	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170	0.170
Lobsters/Crabs	0.439	0.439	0.439	0.439	0.439	0.439
Shrimps	1.387	1.387	1.387	1.387	1.387	1.387
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	<b>7.783</b>	7.784	7.784	7.784	7.784	7.784
Subsurface deposit feeders invertebrates	<b>17.355</b>	17.355	17.355	17.355	17.355	17.355
Surface suspension and deposit feeders	<b>14.878</b>	14.878	14.878	14.878	14.878	14.878
Benthic meiofauna	<b>6.660</b>	6.660	6.660	6.660	6.660	6.660
Suprabenthic invertebrates	<b>0.197</b>	0.198	0.198	0.198	0.198	0.208
Macrozooplankton	2.218	2.218	2.218	2.218	2.218	2.218
Mesozooplankton	4.411	4.411	4.411	4.511	4.411	4.411
Microzooplankton	4.771	4.771	4.771	5.271	4.771	4.771
Bacteria	0.682	0.682	0.682	0.682	0.682	0.682
Phytoplankton L	7.560	7.560	7.560	7.560	7.560	7.560
Phytoplankton S	5.264	5.264	5.264	5.264	5.264	5.264
Benthic primary producers	0.163	0.163	0.163	0.163	0.163	0.163
Discards	0.407	0.031	0.031	0.031	0.031	0.031
Detritus	130	130	130	130	130	130

## Annexe 6

Valeurs de P/B et Q/B du modèle Current et des projections futures. Les lignes bleues concernent les espèces non indigènes.

	P/B (year <sup>-1</sup> )		Q/B (year <sup>-1</sup> )	
	Current	Futures	Current	Futures
Plunge and pursuit divers seabirds	0.090	0.090	57.660	57.660
Surface feeders seabirds	0.090	0.090	69.960	69.960
Baleen whales	0.035	0.035	4.775	4.775
Toothed whales	0.135	0.135	12.000	12.000
Sharks L	0.19	0.192	2.320	2.402
Sharks/Rays	0.177	0.182	4.555	4.603
Anglerfish	0.682	0.686	2.472	2.498
Sea bass	0.420	0.428	3.583	3.697
Blue whiting	0.676	0.695	5.041	5.094
Hake	0.629	0.631	3.369	4.082
<i>Hake - Southern</i>	<i>0.498</i>	<i>0.512</i>	<i>3.318</i>	<i>3.708</i>
Whiting	0.342	0.349	4.040	4.082
Megrim	0.697	0.706	4.062	4.105
Sole	0.749	0.762	4.062	4.105
Plaice	0.301	0.306	3.523	3.560
Horse mackerel	0.318	0.326	4.349	4.394
<i>Horse mackerel - Southern</i>	<i>0.479</i>	<i>0.492</i>	<i>4.825</i>	<i>4.995</i>
Mackerel	0.536	0.546	4.429	4.569
Anchovy	1.451	1.59	11.953	12.332
Sardine	0.539	0.582	10.367	10.696
<i>Sardinella - Southern</i>	<i>0.638</i>	<i>0.726</i>	<i>6.945</i>	<i>7.189</i>
Pout	0.690	0.708	3.673	4.031
Flatfishes - Benthos feeders	0.723	0.843	1.695	1.713
<i>Flatfishes - Benthos feeders - Southern</i>	<i>0.532</i>	<i>0.637</i>	<i>2.128</i>	<i>4.937</i>
Demersal - Benthos feeders	0.395	0.485	4.493	4.539
<i>Demersal - Benthos feeders - Southern</i>	<i>0.352</i>	<i>0.421</i>	<i>1.408</i>	<i>4.127</i>
Demersal - Piscivorous	0.405	0.416	3.069	3.101
<i>Demersal - Piscivorous - Southern</i>	<i>0.268</i>	<i>0.305</i>	<i>1.073</i>	<i>2.461</i>
Demersal - Planctinovorous	2.150	2.415	8.600	14.659
Pelagic - Piscivorous	0.490	0.514	3.364	3.482
<i>Pelagic - Piscivorous - Southern</i>	<i>0.551</i>	<i>0.576</i>	<i>3.142</i>	<i>3.241</i>
Pelagic - Planctonivorous	0.883	0.908	3.070	8.503
<i>Pelagic - Planctonivorous - Southern</i>	<i>1.240</i>	<i>1.372</i>	<i>4.960</i>	<i>5.364</i>
Cephalopods - benthic	2.750	2.805	7.000	7.778
Cephalopods - pelagic	2.990	3.049	7.500	8.333

Norway lobster	0.703	0.717	3.400	3.778
Lobsters/Crabs	1.200	1.224	8.000	8.889
Shrimps	3.000	3.060	20.000	22.220
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	1.885	1.922	12.567	13.963
Subsurface deposit feeders invertebrates	1.600	1.632	8.000	8.889
Surface suspension and deposit feeders	2.800	2.856	14.000	15.556
Benthic meiofauna	10.000	12.2	50.000	55.556
Suprabenthic invertebrates	20.000	22.4	100.000	111.111
Macrozooplankton	10.500	11.220	38.000	42.220
Mesozooplankton	16.450	20.830	80.000	88.880
Microzooplankton	45.050	52.410	316.000	351.110
Bacteria	115.000	122.300	328.571	349.428
Phytoplankton L	119.000	141.380		
Phytoplankton S	151.000	154.020		
Benthic primary producers	4.500	4.590		

## Annexe 7

Valeurs de pedigree issues des modèles Ecopath et utilisées pour calibrer la routine ENATools

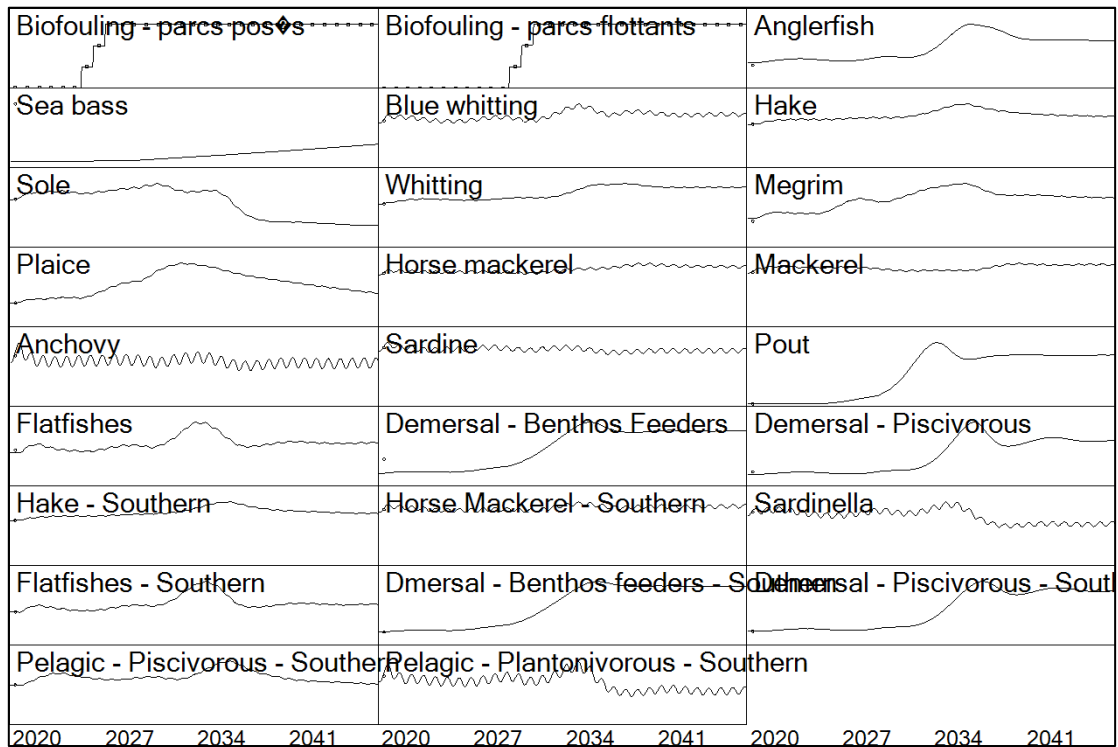
Groupe Trophique	Biomasse	P/B	Q/B	Régime alimentaire
1	0,1	0,2	0,2	0,3
2	0,1	0,2	0,2	0,3
3	0,1	0,2	0,2	0,3
4	0,1	0,2	0,2	0,3
5	0,1	0,2	0,2	0,3
6	0,1	0,2	0,2	0,3
7	0,1	0,2	0,2	0,3
8	0,1	0,2	0,2	0,3
9	0,1	0,2	0,2	0,3
10	0,1	0,2	0,2	0,3
11	0,3	0,2	0,2	0,3
12	0,1	0,2	0,2	0,3
13	0,1	0,2	0,2	0,3
14	0,1	0,2	0,2	0,3
15	0,1	0,2	0,2	0,3
16	0,1	0,2	0,2	0,3
17	0,3	0,2	0,2	0,3
18	0,1	0,2	0,2	0,3
19	0,1	0,2	0,2	0,3
20	0,1	0,2	0,2	0,3
21	0,3	0,2	0,2	0,3
22	0,1	0,2	0,2	0,3
23	0,3	0,2	0,2	0,3
24	0,3	0,2	0,2	0,3
25	0,3	0,2	0,2	0,3
26	0,3	0,2	0,2	0,3
27	0,3	0,2	0,2	0,3
28	0,3	0,2	0,2	0,3
29	0,3	0,2	0,2	0,3
30	0,3	0,2	0,2	0,3
31	0,3	0,2	0,2	0,3
32	0,3	0,2	0,2	0,3
33	0,3	0,2	0,2	0,3
34	0,1	0,2	0,2	0,3
35	0,1	0,2	0,2	0,3
36	0,1	0,2	0,2	0,3
37	0,1	0,2	0,2	0,3
38	0,1	0,2	0,2	0,3
39	0,1	0,2	0,2	0,3



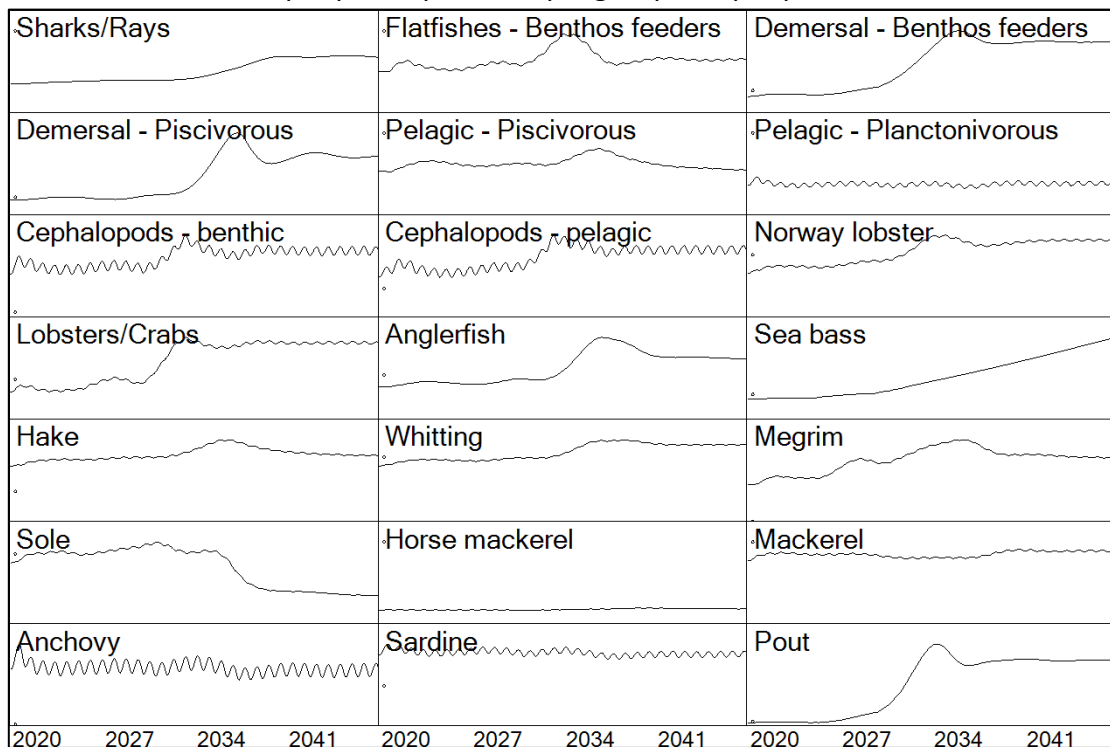
40	0,1	0,2	0,2	0,3
41	0,1	0,2	0,2	0,3
42	0,1	0,2	0,2	0,3
43	0,1	0,2	0,2	0,3
44	0,1	0,2	0,2	0,3
45	0,1	0,2	0,2	0,3
46	0,1	0,2	0,2	0,3
47	0,1	0,2	0,2	0,3
48	0,1	0,2	0,2	0,3
49	0,1	0,2	0,2	0,3
50	0,1	0,2	0,2	0,3
51	0,1	0,2	0,2	0,3
52	0,1	0,2	0,2	0,3

## Annexe 8

Evolution de la biomasse des différents groupes trophiques suite à l'Ecosim



Evolution de la mortalité par pêche pour chaque groupe trophique suite à l'Ecosim



## Annexe 9

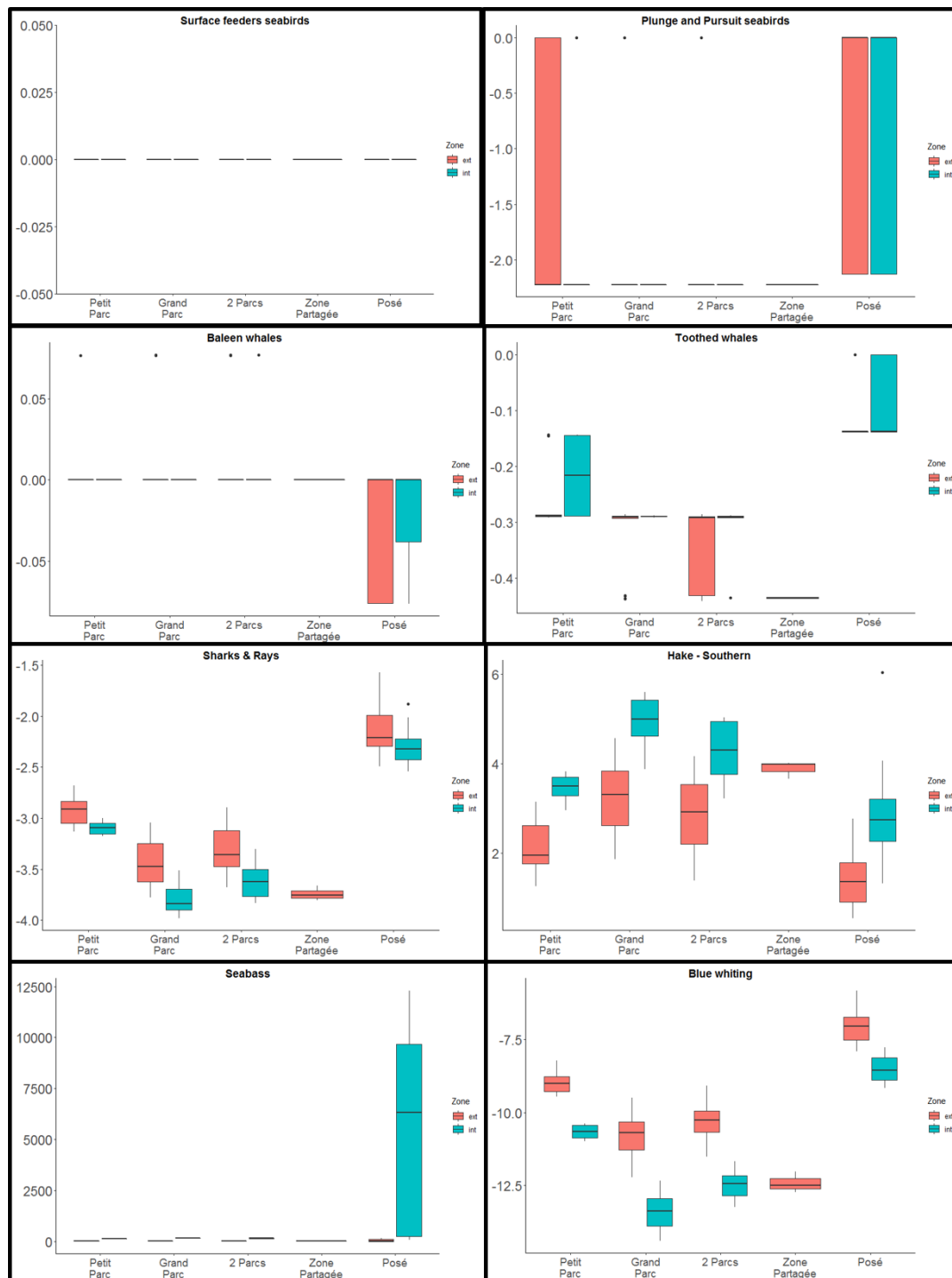
Taux de dispersion appliqués à chaque groupe dans l'Ecospace

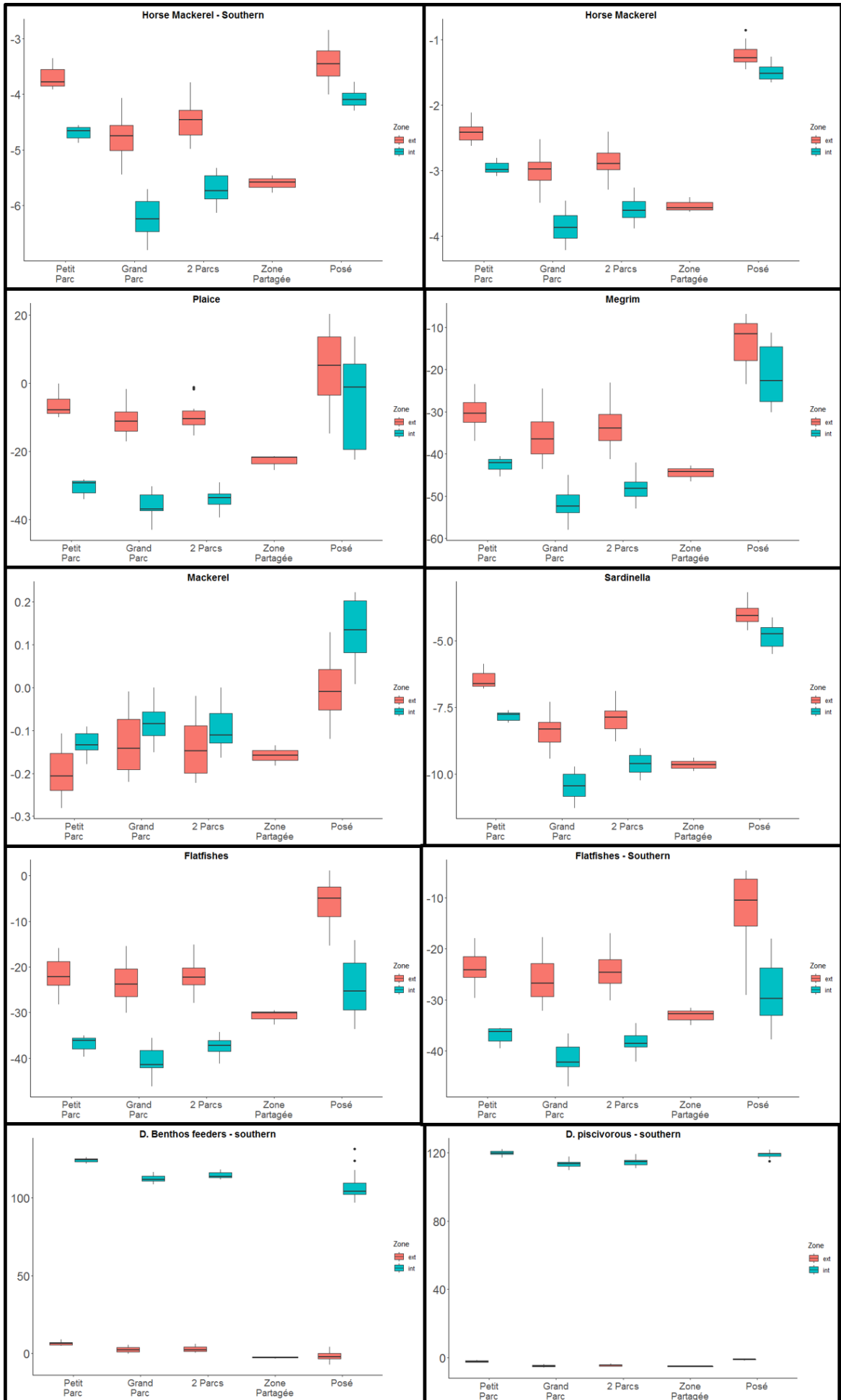
Group name	Base dispersal rate	Relative dispersal in bad habitat (proportion)	Relative vulnerability to predation in bad habitat
Plunge and pursuit divers seabirds	500	3	1,5
Surface feeders seabirds	500	3	1,5
Baleen whales	500	3	1,5
Toothed whales	500	3	1,5
Sharks - Piscivorous	300	3	1,5
Sharks / Rays	300	2	1,5
Anglerfish	100	2	2
Sea bass	300	2	2
Blue whiting	300	2	2
Hake	300	2	2
Hake - Southern	300	2	2
Whiting	300	2	2
Megrim	30	2	2
Sole	30	2	2
Plaice	30	2	2
Horse mackerel	300	3	2
Horse mackerel - Southern	300	3	2
Mackerel	300	2	1,5
Anchovy	300	2	2
Sardine	300	2	2
Sardinella - Southern	300	2	2
Pout	100	2	2
Flatfishes	30	2	2
Flatfishes - Southern	30	2	2
Demersal - Benthos feeders	100	2	2
Demersal - Benthos feeders - Southern	100	2	2
Demersal - Piscivorous	300	2	2
Demersal - Piscivorous - Southern	300	2	2
Demersal - Planctinovorous	300	2	2
Pelagic - Piscivorous	300	2	2
Pelagic - Piscivorous - Southern	300	2	2
Pelagic - Planctinovorous	300	2	2
Pelagic - Planctinovorous - Southern	300	2	2
Cephalopods benthic	30	2	1,5
Cephalopods pelagic	300	3	2
Norway lobsters	3	1,1	3
Lobsters / Crabs	30	1,1	3

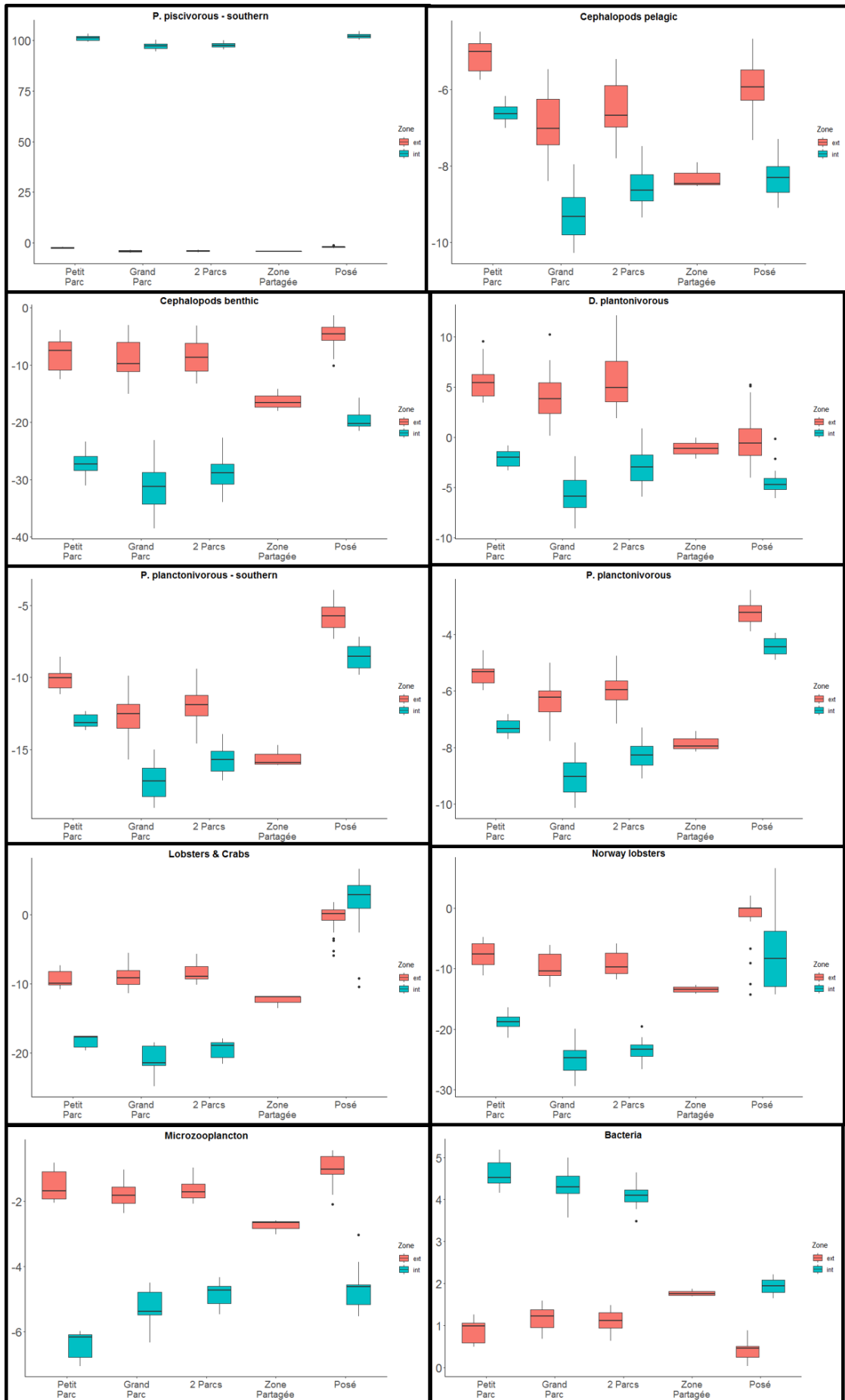
Shrimps	30	1,1	3
Carnivorous and necrophagous benthic invertebrates	3	1,1	3
Subsurface deposit feeders invertebrates	3	1,1	3
Surface suspension and deposit feeders	3	1,1	3
Benthic meiofauna	3	1,1	3
Suprabenthic invertebrates	30	1,1	3
Biofouling - Flottant	1	2	2
Biofouling - Posé	1	2	2
Macrozooplankton	300	1	2
Mesozooplankton	300	1	2
Microzooplankton	300	1	2
Bacteria	300	1	2
Phytoplankton L	300	1	2
Phytoplankton S	300	1	2
Benthic primary producers	3	1	2
Discards	3	1	2
Detritus	10	1	2

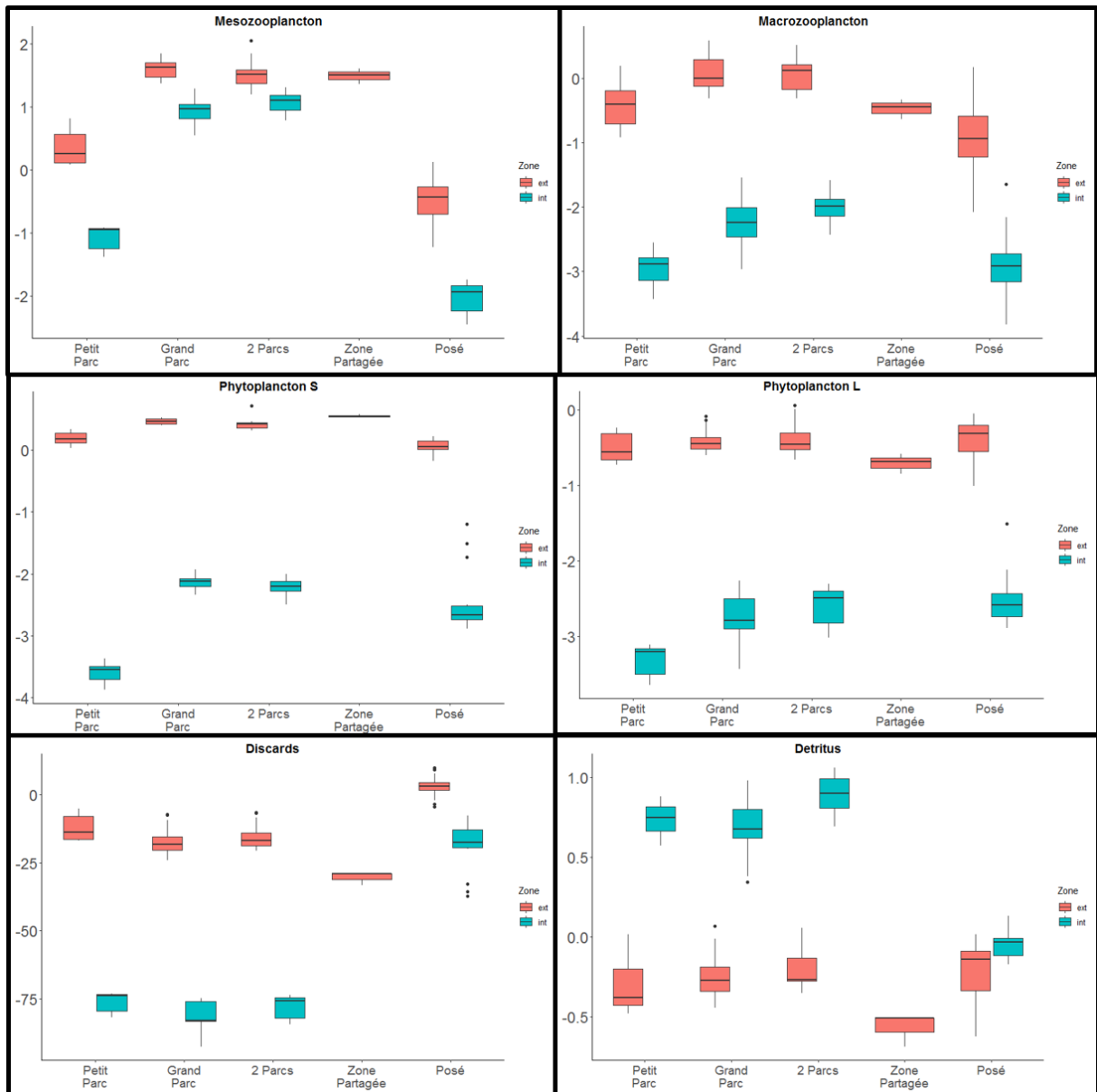
## Annexe 10

Anomalies de biomasse (en %) de tous les groupes de poissons par rapport au scénario de référence (i.e. la même zone sans parc), avec en rose l'intérieur même du parc et en bleu le voisinage de la zone.











**Titre :** Modélisation écosystémique des effets combinés du changement climatique et d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne.

**Mots clés :** Approche écosystémique, changement climatique, modèle de niche, modèle trophique, parc éolien flottant, Golfe de Gascogne.

**Résumé :** Les effets actuels du changement climatique dû aux émissions de gaz à effets de serre, sur les écosystèmes et les sociétés sont indéniables. La France dispose de nombreux gisements lui permettant de développer les Energies Marines Renouvelables, et notamment les parcs éoliens, afin d'opérer une transition énergétique. L'objectif de cette thèse est de mettre en place une approche écosystémique estimant les effets combinés de l'implantation d'un parc éolien flottant dans le Golfe de Gascogne et du changement climatique. Premièrement, un modèle de distribution spatiale des espèces a servi à projeter la niche écologique potentielle des espèces de poissons et de céphalopodes du Golfe de

Gascogne, ainsi que des espèces subtropicales non indigènes, indiquant une modification des communautés marines. Puis, plusieurs modèles Ecopath ont été mis en place pour projeter les conséquences de ces arrivées sur le réseau trophique actuel, illustrant de nombreux impacts. Enfin, une spatialisation de ces deux premières parties a été réalisée grâce au module Ecospace, pour simuler l'implantation d'un parc éolien flottant, avec ses effets sur la faune marine (i.e. effet récif, effet DCP et effet réserve), dans un écosystème déjà soumis au changement climatique. Les résultats indiquent des effets positifs sur la faune marine à l'intérieur du parc.

---

**Title:** Ecosystem modeling of combined effects of climate change and a floating wind turbine in the Bay of Biscay.

**Keywords:** Ecosystem approach, climate change, niche models, trophic models, floating wind turbine, Bay of Biscay

**Abstract:** The current effects of climate change due to greenhouse gas emissions on ecosystems and societies are undeniable. France has many deposits which permit to develop Renewable Marine Energies, and in particular wind farms, in order to proceed an energy transition. The objective of this thesis is to set up an ecosystem-based approach estimating the combined effects of two pressures: the installation of a floating wind farm in the Bay of Biscay and the climate change. First, a species distribution model was used to project the potential ecological niche of fish and cephalopod species in the Bay of Biscay, as well as non indigenous subtropical species, showing

A modification of marine communities. Then, several Ecopath models were set up to project the consequences of these arrivals on the current trophic network, illustrating the deep modifications. Finally, a spatialization of these first two parts was carried out using the Ecospace module, to simulate the installation of a floating wind farm, with its effects on marine fauna (i.e. reef effect, FAD effect and reserve effect), in an ecosystem already submitted to climate change. The results indicate positive effects on marine fauna within the park.