

Les systèmes écologiques face au changement climatique

En tous milieux, terrestres, marins et d'eau douce, les systèmes écologiques sont engagés dans des réorganisations qu'il est possible d'attribuer au changement climatique. Encore modeste, l'élévation de la température a pourtant déjà nettement marqué la vie sur la planète cette dernière trentaine d'années, provoquant des réponses d'envergure. Et les scénarios de réchauffement envisagés pour les prochaines décennies portent la promesse de réponses plus considérables encore, écologiques mais aussi sociales et économiques. Soulignant l'urgente nécessité d'agir pour ralentir les tendances actuelles.

par Henri DÉCAMPS, *Laboratoire d'écologie fonctionnelle, UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT), Toulouse*

Divers phénomènes physiques attestent la réalité du changement climatique, à commencer par la fonte des glaciers en montagne et dans les régions polaires. Au palmarès des anomalies, on peut encore citer l'intensification des écoulements dans les grands bassins fluviaux arctiques d'Europe et d'Asie, l'aggravation des sécheresses dans les zones arides, le réchauffement des eaux des lacs et des rivières, l'augmentation du niveau des mers, l'intensité des événements climatiques extrêmes.

Comment ces phénomènes affectent-ils les systèmes écologiques ? Des analyses de plus en plus nombreuses, menées en tous milieux – terrestres, marins et d'eau douce –, répondent à cette question : les aires de distribution des espèces se déplacent vers les pôles et les zones d'altitude ; les floraisons, les débourrements et les nidifications sont plus précoces ; les périodes de croissance s'allongent ; certaines populations s'amenuisent ou disparaissent, tandis que d'autres pullulent.

L'élévation des températures est la première cause de ces modifications, notamment par ses effets sur la physiologie des végétaux et des animaux. Cette élévation est, à côté des modifications observées dans les cycles saisonniers [1], le signal le plus clair du changement climatique en cours. D'autres facteurs interviennent, comme l'augmentation de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère et la diminution de l'irradiation solaire, la première favorisant et la seconde défavorisant la croissance végétale.

Les réponses des systèmes écologiques au changement climatique se déclinent ici en cinq parties, successivement, 1) la phénologie, 2) les aires de distribution, 3) les communautés écologiques, 4) les dynamiques complexes et 5) les événements extrêmes. Les réponses individuelles des populations (1 et 2) s'enchevêtrent en effet au sein des communautés (3), provoquant des dynamiques complexes (4), elles-mêmes perturbées par des événements extrêmes d'intensités croissantes (5).

Phénologie

Les études de phénologie – c'est-à-dire des phénomènes périodiques de la vie végétale et animale – ont livré de nombreux exemples de réponses au changement climatique. Pour les végétaux, il s'agit de débourrements, de floraisons et de fructifications plus précoces au printemps et en été, de colorations et de chutes des feuilles plus tardives en automne. Pour les animaux, les observations portent sur la précocité des retours d'oiseaux migrateurs, des coassements de batraciens, des apparitions de papillons. Les vingt à cinquante dernières années ont vu les saisons de croissance commencer plus tôt et se terminer plus tard dans la plupart des régions tempérées et boréales de l'hémisphère nord.

Deux méta-analyses révèlent que les phénomènes printaniers gagnent en précocité, de 2,3 jours quand toutes les espèces observées sont prises en compte [2] et de 5,1 jours par décennie quand sont considérées les seules espèces ayant changé [3]. Les mesures globales vont dans le même sens, qu'il s'agisse d'indices de végétation par télédétection ou de teneurs de CO₂ atmosphérique. Pour sa part, l'étude de 125 000 séries d'observations, impliquant 542 espèces végétales et animales en 21 pays européens, révèle, entre autres changements, que les dates de floraison et de fructification des végétaux ont été avancées de 2,5 jours par décennie entre 1971 et 2000, en corrélation avec l'élévation des températures [4].

Dans l'ensemble, les périodes de croissance ont été allongées de plus de deux semaines au cours de la seconde moitié du vingtième siècle, aux latitudes moyennes et élevées de l'hémisphère nord. Variable selon les régions, cet allongement a atteint 32 jours en Espagne entre les années 1952 et 2000 [5]. Les débourrements et les floraisons ont avancé en moyenne de 1 à 3 jours par décennie en Europe, en Amérique du Nord et au Japon, et les fruits ont mûri plus tôt. Concernant les oiseaux migrateurs, on

retiendra de l'analyse d'une série de 983 données, des retours avancés pour 39 % d'entre eux [6], et des dates de ponte elles aussi plus précoces sur de vastes échelles géographiques [7]. Encore au nombre des observations, des changements dans la phénologie des marmottes et des rennes, respectivement en altitude et en latitude élevées, ainsi que, un peu partout, des changements de la phénologie des batraciens, papillons et autres invertébrés.

Dans le détail, des différences existent selon les espèces et les régions considérées [8, 9, 10, 11]. Selon les espèces, les oiseaux migrateurs qui parcourent de courtes distances, tôt dans la saison, reviennent souvent de façon plus précoce, tandis que ceux qui parcourent de longues distances plus tardivement présentent des réponses plus

Nord-Atlantique, responsable des conditions climatiques hivernales. Quant aux retours des oiseaux migrateurs, ils sont fonction des températures, notamment celles rencontrées sur les voies de migration, mais aussi de facteurs liés à des conditions de photopériode, de génétique, de taille des populations. Dans l'ensemble, les changements observés ne sont pas toujours synchrones : ils varient d'une espèce à l'autre ou d'un groupe d'espèces à l'autre, ce qui n'est pas sans conséquences écologiques.

Aires de distribution

Les aires de distribution des végétaux et des animaux dépendent des limites de tolérance des espèces aux condi-



© Denise Swanson SPL/COSMOS

Parmi les réponses au changement climatique, celle des oiseaux migrateurs : ceux qui parcourent de courtes distances, tôt dans la saison, et reviennent souvent de façon plus précoce, ceux qui couvrent de longues distances plus tardivement et présentent des réponses plus variées.

variées. Pour les plantes, les annuelles répondent plus fortement que les pérennes, celles dont la pollinisation est assurée par des insectes davantage que celles dont la pollinisation est assurée par le vent, et les herbacées plus que les ligneuses. Selon les régions, les avancées sont plus prononcées à l'ouest qu'à l'est de l'Europe, et paraissent plus marquées en altitude.

Les phénomènes printaniers sont presque tous déterminés par les températures des mois précédents [12]. Les périodes de végétation et les pontes des oiseaux du nord et du centre de l'Europe dépendent ainsi de l'oscillation

climatiques. On peut donc s'attendre globalement à de vastes déplacements des aires de distribution géographique sous l'influence du changement climatique, particulièrement à des glissements d'aires vers les pôles et, en montagne, vers les altitudes élevées.

De nombreuses observations montrent que de tels déplacements se sont produits au cours du XX^e siècle, pour de nombreux groupes taxonomiques, en de nombreuses régions. Les exemples abondent depuis le début des années 1990 : élévation de la limite des arbres dans les montagnes de Nouvelle-Zélande [13] et de celle des

plantes alpines (1 à 4 mètres chaque décennie) [14], expansion des arbustes en Alaska [15], déplacement de 39 espèces européennes et américaines de papillons vers le nord (200 km en 27 ans) [16], déplacement de 12 espèces d'oiseaux des Iles Britanniques vers le nord (18,9 km en moyenne en 20 ans) [17]. Dans l'Atlantique Nord, le déplacement du plancton et des poissons vers le nord de 10 degrés de latitude est directement lié aux anomalies des températures de l'hémisphère Nord en fin des années 1970 [18].

De leur côté, Perry *et al.* [19] ont suivi la distribution de 36 espèces de poissons en mer du Nord, entre 1977 et 2001, soit pendant près d'un quart de siècle au cours duquel la température moyenne de l'eau a augmenté de 1,05°C. Pour les deux tiers environ de ces espèces, les centres des aires de distribution se sont déplacés vers le nord sur des distances variant de 48 à 403 km, et les limites des aires en mer du Nord ont évolué au rythme de 2,2 km par an, suggérant une forte réactivité au réchauffement de l'eau, particulièrement des espèces les plus petites, au cycle vital plus rapide.

Les déplacements d'aires se produisent souvent par épisodes avec, par exemple, dans les régions soumises à des oscillations climatiques de type El Niño, des avancées rapides en période chaude, suivies de retraits en période froide. Les événements climatiques extrêmes ont eux-mêmes des conséquences à long terme susceptibles d'affecter les distributions géographiques de nombreuses espèces [20]. Enfin, les taux de déplacement d'aires varient fortement d'une espèce à l'autre, les papillons montrant une aptitude remarquable à suivre la variation des isothermes de température en latitude et en altitude [16].

De tout temps, des espèces végétales et animales ont envahi des espaces plus ou moins éloignés de leurs aires d'origine, sous l'effet de variations des conditions climatiques. De nos jours, cette tendance est accentuée par les activités humaines. Certaines plantes exotiques cultivées ont pu ainsi se répandre à partir de jardins [21]. Les déplacements plus fréquents ont étendu des maladies portées par les moustiques à diverses régions d'Asie de l'Est et d'Amérique latine [22]. Chaque année apporte son lot d'exemples d'espèces introduites, volontairement ou non, se répandant à la faveur de nouvelles conditions climatiques.

Composition des communautés

Les communautés écologiques correspondent à des assemblages d'espèces en interaction les unes avec les autres et avec leur environnement. Toute variation climatique est susceptible de modifier ces interactions et, par suite, la composition des communautés.

Les exemples les plus édifiants de l'influence des variations climatiques sur les communautés ont trait aux rapports trophiques. Ainsi, la réduction des surfaces gelées autour de la péninsule antarctique affecte sévèrement la reproduction de krill – crustacés pélagiques pouvant

atteindre des densités de 10 000 à 30 000 individus par m³, et formant le socle de la vie d'une vaste communauté d'espèces, poissons, oiseaux de mer, phoques et baleines compris [23].

Ces modifications varient d'une région à l'autre, le long de gradients dont les extrêmes sont les pôles et les tropiques. Dans les régions polaires, les communautés, relativement simples et pauvres en espèces, tendent à s'enrichir, le réchauffement amenant des mousses et des invertébrés à coloniser les sols nouvellement exposés, tandis que les plantes supérieures étendent leurs répartitions. Dans les régions tropicales, les communautés sont relativement complexes et riches en espèces et le réchauffement s'y traduit par des diminutions de richesse spécifique, à l'exemple des récifs coralliens frappés de blanchiment sur de vastes échelles [24].

Dans le premier cas, l'augmentation des températures diminue le risque de températures trop basses pour la plupart des espèces, même si quelques unes s'en trouvent livrées à des températures dépassant leurs limites supérieures acceptables [25]. Dans le deuxième cas, des anomalies approchant 1°C peuvent provoquer des mortalités importantes. En s'éloignant des mers tropicales, les espèces ont à faire face à de plus grandes variabilités environnementales. Il leur faut intégrer des amplitudes climatiques plus vastes, moins prévisibles : elles occupent des niches physiques plus larges. Cette différence s'avère particulièrement importante pour expliquer la réponse des communautés au changement climatique en cours [26].

D'autres différences entrent aussi en ligne de compte pour expliquer la vulnérabilité des populations de certaines espèces au sein des communautés, celles des amphibiens et des reptiles, par exemple. Les conditions de température et de précipitation affectent en effet directement la physiologie de leur reproduction en régions tempérées où l'ovogenèse et la spermatogenèse dépendent des régimes saisonniers de température. Le sexe des reptiles est ainsi déterminé par la température et la production de mâles de la tortue *Chrysemys picta*, par exemple, pourrait être compromise par une augmentation de 2 à 4°C des températures moyennes du mois de juillet [27].

Dynamiques complexes

En affectant certaines espèces plus que d'autres, les variations climatiques perturbent des dynamiques complexes au sein des réseaux trophiques. Les perturbations de ces dynamiques fascinent par ce qu'elles révèlent d'ajustements minutieux et de fragilités des équilibres en place. Les exemples concernent tant les écosystèmes marins que continentaux.

Ecosystèmes marins

Une dynamique complexe caractérise les écosystèmes de la mer du Nord, notamment sous l'effet de l'oscillation Nord-Atlantique qui, selon un cycle décennal, fait alterner des années de vents faibles (anomalies négatives) avec

des années de vents forts (anomalies positives). Ces dernières correspondent à des années pluvieuses et chaudes [28] et à un zooplancton peu abondant, synonyme, pour les pêcheurs de morue, d'années de disette dont témoignent des rapports remontant au X^e siècle [29].

Après le début des années 1980, la prédominance d'années chaudes a été accompagnée du déclin des populations de *Calanus finmarchicus* et, au contraire, d'un essor de celles de *Calanus helgolandicus* – deux crustacés copépodes majeurs du zooplancton [30]. En fait, dès ces années, l'augmentation des températures des eaux de surface a modifié la structure de l'ensemble du zooplancton de la mer du Nord, au point d'affaiblir la survie de la morue selon un processus complexe [31]. D'une part, la taille des copépodes – essentiel de l'alimentation des larves et jeunes morues jusqu'aux mois de juillet et d'août – a été réduite de moitié ; d'autre part, le remplacement de *C. finmarchicus* par *C. helgolandicus*, au cycle plus tardif, a retardé l'arrivée des copépodes en fin de l'été. Ces modifications ont contribué à réduire la base alimentaire des jeunes morues à une période clé de leur développement, une réduction d'autant plus néfaste que la surexploitation a rendu l'espèce plus vulnérable [32].

Des diminutions comparables de populations de poissons existent le long des côtes nord américaines du Pacifique, en liaison avec l'oscillation climatique sud, et de ses deux phases El Niño et La Niña [33].

Ecosystèmes continentaux

De nettes disparités affectent les réponses des espèces au changement climatique, modifiant profondément les dynamiques au sein des écosystèmes continentaux, en milieux terrestre et lacustre.

En milieu terrestre, le débourrement des bouleaux déclenche la ponte des mésanges charbonnières, tandis que celui des chênes entraîne le pic d'abondance des che-

nilles dont les mésanges nourrissent leurs oisillons. Or, ces deux signaux ne répondent pas de la même façon au réchauffement climatique, ce qui s'est traduit, sur une population étudiée aux Pays-Bas, par la conservation des dates de ponte des mésanges tandis que le pic d'abondance des chenilles des feuilles de chênes était avancé d'une dizaine de jours [34]. Ce décalage s'est avéré suffisant pour entraîner une sous-alimentation des jeunes et un déclin de la population de mésanges. Mais ce décalage n'a pas été observé près d'Oxford, en Angleterre [35] : aux Pays-Bas, les températures ont augmenté en fin de printemps mais non en période de ponte, avançant les pics d'abondance des chenilles mais non les pontes des

mésanges ; en Angleterre, les températures ont augmenté pendant toute la durée du printemps, déclenchant des avancements synchrones des pics d'abondance des chenilles et des pontes des mésanges [35]. Plus que les augmentations elles-mêmes, les modalités d'avancement des températures, modifient les interactions au sein des réseaux trophiques [36].

En milieu lacustre, les eaux superficielles se réchauffent au printemps et, plus légères, resteront séparées des eaux profondes plus

froides et plus denses jusqu'à l'hiver suivant. En trente ans, le début de cette stratification thermique a été avancé d'environ un mois dans le lac Léman dont les eaux du fond se sont elles-mêmes réchauffées d'environ 1°C. Un mois en trente ans, c'est aussi l'avance prise par le développement du phytoplancton et du zooplancton dans les eaux superficielles du lac. Ces modifications affectent l'ensemble du réseau trophique, poissons compris [37]. Le gardon, cyprinidé d'eau chaude vivant près de la surface, se reproduit en mai, un mois plus tôt qu'auparavant, peu de temps après la perche qui, vivant à 15 mètres de profondeur, n'a pas changé sa date de reproduction. Ce nouveau calendrier ne permet plus aux alevins de perche de se nourrir des larves de gardon, changeant les rapports entre les deux espèces. Quant aux



© L. Everson/STILL PICTURES/BIOS

La réduction des surfaces gelées autour de la péninsule antarctique a sévèrement affecté la reproduction de krill – crustacés pélagiques pouvant atteindre des densités de 10 000 à 30 000 individus par m³, et formant le socle de la vie d'une vaste communauté d'espèces, poissons, oiseaux de mer, phoques et baleines compris.

corégones – poissons des profondeurs des lacs périalpins – ils se reproduisent en hiver quand la température des eaux s'abaisse. Le réchauffement de 1°C des eaux profondes a retardé cette reproduction, mais accéléré le développement embryonnaire et, en définitive, avancé les éclosions des larves d'un mois. Ces dernières, dans des eaux plus chaudes, bénéficient de ressources nutritives également plus précoces et sont, pour l'instant, favorisées par le réchauffement des eaux. Les captures annuelles de corégones sont ainsi passées de moins de 50 tonnes dans les années 1970 à plus de 300 depuis 1997. Mais cette embellie n'est pas appelée à durer. Le réchauffement se poursuivant, des disparitions sont déjà prévues – celle de l'omble chevalier par exemple, autre espèce des profondeurs des lacs alpins.

Ces exemples illustrent la nécessité de dispositifs d'observation sur de vastes échelles pour déceler les variations des réponses dans l'espace et dans le temps. Dans l'espace, les populations de mésanges ont réagi différemment au réchauffement selon un gradient nord-sud à travers l'Europe [34]. Dans le temps, une communauté de la prairie californienne s'est enrichie avant de s'appauvrir, en cinq années de changement expérimental des conditions de précipitation [38].

Événements extrêmes

Une des grandes questions posées par le changement climatique est celle des événements extrêmes et de leurs impacts. Ces événements – vagues de chaleur, incendies, tempêtes, inondations – sont susceptibles de bouleverser la structure des écosystèmes, d'autant plus que leurs intensités risquent d'augmenter dans les années à venir.

Plusieurs changements écologiques de ces dernières années sont liés à des événements climatiques ou météorologiques extrêmes. *Euphydryas editha*, papillon de l'ouest des Etats-Unis a déplacé son aire de distribution de 92 km en latitude vers le nord et de 124 m en altitude pendant le XX^e siècle [39], en réponse à des taux d'extinctions plus élevés au Sud (Mexique) qu'au Nord (Canada). Dans les régions tropicales d'Amérique, 67 % des 110 espèces endémiques de grenouilles du genre *Atelopus* – les grenouilles arlequins – ont disparu au cours des vingt dernières années, pour la plupart sous l'effet d'années inhabituellement chaudes, assorties de proliférations d'un champignon pathogène [40]. Dans les Iles Britanniques, les années les plus chaudes de l'oscillation Nord-Atlantique paraissent responsables de l'avancée des périodes de reproduction, ces 25 dernières années, tant chez les oiseaux [41] que chez les amphibiens [42].

Sur l'ensemble de l'Europe, la vague de chaleur de l'été 2003 a eu des effets à court et à long termes sur la végétation, particulièrement quand elle a été accompagnée de sécheresse [43]. Les conditions de sécheresse semblent, en effet, avoir accentué les effets de la chaleur [44]. Ces effets ont provoqué des réductions allant jusqu'à 30 % de la production primaire brute et des transferts de carbone vers l'atmosphère [45]. Ils sont aussi susceptibles d'accen-

tuer les pertes de richesse spécifique observées sur le continent européen [46].

L'urgente nécessité d'agir

En une trentaine d'années, l'élévation de la température a déjà nettement marqué la vie sur la planète, et transformé de manière visible la phénologie de la flore et de la faune, leurs aires de distribution, la composition et la dynamique de leurs communautés. Si les mécanismes de ces réponses au changement climatique sont compris au niveau des individus, voire des populations, il est toujours difficile d'étendre cette compréhension aux niveaux supérieurs des communautés et des écosystèmes. Nous nous heurtons d'abord à la complexité des phénomènes écologiques, notamment des interactions entre les processus propres aux populations et leurs effets sur la dynamique des communautés. Nous nous heurtons ensuite à une différence d'échelle entre, d'une part, des processus écologiques connus localement et à court terme, et d'autre part, des processus climatiques, atmosphériques et océaniques, connus à des échelles beaucoup plus vastes dans l'espace et dans le temps. Nous nous heurtons enfin à ce que le changement climatique porte sur des systèmes déjà profondément modifiés par les activités humaines : des habitats naturels supprimés ou fragmentés en milieu terrestre, des populations surexploitées en milieu marin. Ces modifications créent des fragilités qui se répercutent sur les capacités d'adaptation des systèmes écologiques au changement climatique.

Les exemples évoqués ici, parmi beaucoup d'autres, le confirment : les systèmes écologiques sont engagés dans des réorganisations qu'il est possible d'attribuer au changement climatique. Ce dernier, encore modeste depuis une trentaine d'années, a néanmoins impliqué des réponses d'envergure. Les scénarios de réchauffement envisagés pour les prochaines décennies portent la promesse de réponses encore plus considérables, écologiques mais aussi sociales et économiques [12]. Et soulignent l'urgente nécessité d'agir pour ralentir les tendances actuelles.

Bibliographie

- [1] IPCC : *Climate change 2001 : impacts, adaptations and vulnerability*. Cambridge, 2001.
- [2] Parmesan C. & G. Yohe : A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421 : 37-42, 2003.
- [3] Root T.L. *et al.* : Human-modified temperatures induce species changes : joint attribution. *PNAS* 102 : 7465-7469, 2005.
- [4] Menzel A. *et al.* : European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12 : 1969-1976, 2006.
- [5] Penuelas J. *et al.* : Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8 : 531, 2002.
- [6] Lehikoinen E. *et al.* : Arrival and departure dates. In Møller A.P. *et al.* (éd) : *Birds and Climate Change* 35 : 1-31, 2004.
- [7] Booth C. *et al.* : Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc. Roy. Soc. London B* 271 : 1657-1662, 2004.

- [8] Defila C. & B. Clot : Phytophenological trends in Switzerland. *Internat. J. Biometeorology* 45 : 203-207, 2001.
- [9] Sparks T.H. & A. Menzel : Observed changes in seasons: an overview. *Internat. J. Climatology* 22 : 1715-1725, 2002.
- [10] Fitter A.H. & R.S.R. Fitter : Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296 : 1689-1691, 2002.
- [11] Menzel A. *et al.* : Altered geographic and temporal variability in phenology in response to global change. *Global Ecol. Biogeography* 15 : 498-504, 2006.
- [12] Walther G.R. *et al.* : Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416 : 389-395, 2002.
- [13] Wardle P. & M.C. Coleman : Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. *NZ J. Botany* 30 : 303-314, 1992.
- [14] Grabherr G. *et al.* : Climate effects on mountain plants. *Nature* 369 : 448, 1994.
- [15] Sturm M. *et al.* : Increasing shrub abundance in the arctic. *Nature* 411 : 546-547, 2001.
- [16] Parmesan C. *et al.* : Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399 : 579-583, 1999.
- [17] Thomas C.D. & J.J. Lennon : Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399 : 213, 1999.
- [18] Beaugrand G. & P.C. Reid : Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* 9 : 801-817, 2003.
- [19] Perry A.L. *et al.* : Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308 : 2171-2173, 2005.
- [20] Easterling D.R. *et al.* : Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289 : 2068-2074, 2000.
- [21] Walther G.R. : Climate forcing on the dispersal of exotic species. *Phytocænologia* 30 : 409-430, 2000.
- [22] Epstein P.R. *et al.* : Biological and physical signs of climate change : focus on mosquito-borne diseases. *Bull. Am. Meteorological Soc.* 79 : 409-417, 1998.
- [23] Loeb V. *et al.* : Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387 : 897-900, 1997.
- [24] Bellwood D.R. *et al.* : Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429 : 827-833, 2004.
- [25] Barbraud C. & H. Weimerskirch : Emperor penguins and climate change. *Nature* 411 : 183-186, 2001.
- [26] Chown S.L. & K.J. Gaston : Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory mechanisms in insects. *Biological Reviews* 74 : 87-120, 1999.
- [27] Janzen F.J. : Climate-change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *PNAS* 91 : 7484-7490, 1994.
- [28] Ottersen G. *et al.* : Ecological effects of the North Atlantic oscillation. *Oecologia* 128 : 1-14, 2001.
- [29] Georges J.Y. & Y. Le Maho : Réponses des écosystèmes marins et insulaires aux changements climatiques. *C.R. Géosciences* 335 : 551-560, 2003.
- [30] Fromentin J.M. & B. Planque : Calanus and environment in the eastern North Atlantic. 2. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134 : 111-118, 1996.
- [31] Beaugrand G. *et al.* : Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426 : 661-664, 2003.
- [32] Planque B. & T. Frédou : Temperature and the recruitment of the Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sciences*. 56 : 2069-2077, 1999.
- [33] McGowan J.A. *et al.* : Climate ocean variability and ecosystem response in Northeast Pacific. *Science* 281 : 210-217, 1998.
- [34] Visser M.E. *et al.* : Variable responses to large-scale climate change in European Parus populations. *Proc. Roy. Soc. London B* 270 : 367-372, 2002.
- [35] McCleery R.H. & C.M. Perrin : ...temperature and egg-laying trends. *Nature* 391 : 30-31, 1998.
- [36] Stevenson I.R. & D.M. Bryant : Climate change and constraints on breeding. *Nature* 406 : 366-367, 2000.
- [37] Harrington R. *et al.* : Climate change and trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 14 : 146-150, 1999.
- [38] Gerdeaux D. : The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva : roles of stocking, reoligotrophisation, and climate change. *Ann. Zool. Fennici* 41 : 181-189, 2004.
- [39] Suttle K.B. *et al.* : Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315 : 640-642, 2007.
- [40] Parmesan C. : Climate change and species' range. *Nature* 382 : 765-766, 1996.
- [41] Pounds J.A. *et al.* : Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439 : 161-167, 2006.
- [42] Crick H.Q.P. & T.H. Sparks : Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399 : 423-424, 1999.
- [43] Beebe T.J.C. : Amphibian breeding and climate. *Nature* 374 : 219-220, 1995.
- [44] Schär C. *et al.* : The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427 : 332-336, 2004.
- [45] Gobron N. *et al.* : The state of vegetation in Europe following the 2003 drought. *Int. J. remote sensing* 26 : 2013-2020, 2005.
- [46] Ciais P. *et al.* : Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437 : 529-533, 2005.
- [47] Thuiller W. *et al.* : Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102 : 8245-8250, 2005.