

Mémoire

Auteur : Basso, Lucile

Promoteur(s) : Goffart, Anne; 16437

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/16506>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



Mémoire de fin d'étude
Master en Océanographie

**Le phytoplancton méditerranéen : un outil de mesure du
bon état écologique du milieu marin sensible au forçage
climatique**

Lucile BASSO

Promoteurs :

Dr Anne GOFFART

Dr Dorothee VINCENT

Université de Liège
Département de Biologie, Ecologie et
Evolution
Freshwater and Oceanic science Unit
of reSearch (FOCUS)

Office Français de la Biodiversité
Direction Surveillance Evaluation
et Données

Nombre de pages : 63

Année de soutenance : 2022

Remerciements

Je tiens à remercier le Dr Anne Goffart pour m'avoir accueillie dans son laboratoire et permis de réaliser ce mémoire. Je lui suis reconnaissante de sa disponibilité, ses conseils, ainsi que des nombreuses relectures et corrections qui ont permis de pousser ma réflexion dans ce projet.

Ce travail a été réalisé en collaboration avec le service ECUMM de l'Office Française de la Biodiversité. Je remercie également le Dr Dorothée Vincent pour ses suggestions et ses relectures.

Un grand merci au Dr Eric Goberville qui a su m'aiguiller ou confirmer ma vision quant aux traitements statistiques de mes données.

Merci également au Dr Sylvain Coudray (IFREMER de Toulon) qui a mis à disposition les données satellitaires utilisées dans cette étude, dans le cadre des collaborations qu'il développe avec le Dr Anne Goffart.

Nous remercions aussi l'équipe STARESO pour l'aide apportée lors des prélèvements *in situ*, dans le cadre du projet STARECAMED financé par la Collectivité territoriale de Corse et l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse.

Résumé

Les conditions environnementales entraînent de nombreuses variations dans les communautés phytoplanctoniques. Ce travail vise à identifier les caractéristiques principales des communautés phytoplanctoniques et leurs variations, en lien avec les variations environnementales au large de la baie de Calvi (Ouest-Corse, Méditerranée Occidentale). Pour répondre à cet objectif, des données satellitaires sur une série temporelle de 10 ans (2012-2021) et des données *in situ* en 2014 et 2015 ont été utilisées pour détecter des tendances et caractériser les groupes fonctionnels du phytoplancton et leurs variations sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau, dans les eaux côtières corses au point Tête de Canyon.

Nos résultats ont mis en évidence les variations saisonnières et interannuelles de la biomasse phytoplanctonique, en lien avec les variations des conditions environnementales (irradiance, température, vents). Plus particulièrement, une diminution significative de 60 ng.L⁻¹ de la biomasse phytoplanctonique a été mise en évidence à l'échelle décennale, avec des décroissances marquées en surface en mars et avril, en lien avec une augmentation de la température de l'eau. Cette étude a également permis de souligner l'importance du maximum profond de chlorophylle, qui est présent 8 mois par an, et une communauté phytoplanctonique dominée par des groupes fonctionnels de petites classes de tailles (nano- et picophytoplancton), en réponse au caractère oligotrophe de l'écosystème méditerranéen. Ces groupes correspondent aux prymnésiophytes, aux cyanobactéries. Les diatomées sont présentes qu'en période de bloom, sur toute la colonne, par contre les dinoflagellés sont quasi absents des assemblages.

Les informations obtenues suite à cette étude permettront de développer des réflexions sur la création ou l'adaptation d'indicateur de qualité du milieu marin en Méditerranée pour le programme thématique Habitats pélagique de la DCSMM.

Mots clés : Méditerranée, Mer Ligure, Ouest-Corse, phytoplancton, groupes fonctionnels, saisonnalité, variabilité interannuelle, distribution verticale

Abstract

Environmental conditions lead to many variations in phytoplankton communities. This work aims to identify the main characteristics of phytoplankton communities and their variations, in relation to environmental variations off Calvi Bay (West Corsica, Western Mediterranean). To address this objective, satellite data over a 10-year time series (2012-2021) and *in situ* data in

2014 and 2015 were used to detect trends and characterize phytoplankton functional groups and their variations over the first 100 meters of the water column, in Corsican coastal waters at the Tête de Canyon point.

Our results highlighted seasonal and interannual variations in phytoplankton biomass, in relation to variations in environmental conditions (irradiance, temperature, winds). In particular, a significant decrease of 60 ng.L^{-1} in phytoplankton biomass was demonstrated on a decadal scale, with marked decreases at the surface in March and April, in relation to an increase in water temperature. This study also highlighted the importance of the deep chlorophyll maximum, which is present 8 months per year, and a phytoplankton community dominated by functional groups of small size classes (nano- and picophytoplankton), in response to the oligotrophic character of the Mediterranean ecosystem. These groups correspond to prymnesiophyceae and cyanobacteria. Diatoms are present only during the bloom period, on the whole column, while dinoflagellates are almost absent from the assemblages.

The information obtained from this study will allow us to develop reflections on the creation or adaptation of indicators of quality of the marine environment in the Mediterranean for the pelagic habitats thematic program of the DCSMM.

Keywords: Mediterranean Sea, Ligurian Sea, West Corsica, phytoplankton, functional groups, seasonality, interannual variability, vertical distribution

Table des matières

Remerciements	i
Résumé	ii
Abstract	ii
Table des matières	iv
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	ix
1. Introduction	1
2. Etat de l'art	2
2.1. Les principales caractéristiques de la Mer Ligure	2
Situation géographique.....	2
Circulation de surface.....	4
2.2. Les forçages environnementaux en Mer Ligure	4
Vents dominants.....	4
Température de l'eau.....	5
Disponibilité en nutriments	6
2.3. Le phytoplancton en Méditerranée occidentale.....	7
2.3.1. Biomasse phytoplanctonique totale : variabilité saisonnière et spatiale	7
En surface.....	7
Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique	9
2.3.2. Composition phytoplanctonique	10
En surface.....	10
Distribution verticale des communautés phytoplanctoniques	11
2.4. Phytoplancton et directives européennes.....	12
3. Objectifs	13
4. Matériels et méthodes.....	14
4.1. Données <i>in situ</i>	14

Zone d'étude.....	14
Prélèvements <i>in situ</i>	14
Analyses en laboratoire	15
4.2. Données satellitaires	15
4.3. Traitements des données.....	16
4.3.1. Traitements statistiques des données satellitaires	16
4.3.2. Traitement des données collectées <i>in situ</i>	17
Cartographie des paramètres physico-chimiques et biologiques	17
Calcul des classes de tailles du phytoplancton.....	17
5. Résultats	20
5.1. Données satellitaires	20
5.1.1. Conditions environnementales	20
5.1.2. Biomasse phytoplanctonique totale.....	23
5.1.3. Comparaison des conditions environnementales en 2014 et 2015.....	26
5.2. Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique au point Tête de Canyon : mesure <i>in-situ</i>	27
5.2.1. Mesures de surface	27
5.2.2. Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique	28
5.3. Evolution saisonnière de la distribution verticale des classes de tailles.....	30
5.4. Evolution saisonnière de la distribution verticale des pigments phytoplanctoniques diagnostiques.....	33
6. Discussion	40
6.1. Aspects méthodologiques.....	40
Jeux de données mobilisés et comparabilité	40
Analyse des tendances et intérêt de l'approche saisonnière.....	40
6.2. Diminution de la biomasse phytoplanctonique en lien avec l'augmentation de la température au large de la baie de Calvi	41

6.3. Mise en évidence de l'importance du maximum de chlorophylle profond dans les eaux côtières corses	41
6.4. Caractérisation de la distribution verticale des classes de tailles et des groupes fonctionnels	42
6.5. Recommandations dans une optique d'adaptation d'indicateur pour la Méditerranée	44
7. Conclusion.....	46
8. Bibliographie.....	48
Annexes	53
Annexe I : Script du test a posteriori des PERMANOVA	53

Liste des figures

Figure 1 : Localisation des deux bassins principaux en Méditerranée et de la Mer Ligure D'après (Dubois-Dauphin 2016).....	3
Figure 2 : Carte bathymétrique de la Mer Ligure. Bassin profond en bleu, pentes continentales en jaune et vert, plateau continental en rouge. (Source : Migon et al. 2021).....	3
Figure 3 : Courants principaux dans la Mer Ligure. NC : Courant Ligure, ECC : Courant Est Corse, WCC : Courant Ouest Corse. D'après Goffart et al. 2015.....	4
Figure 4 : Vents dominant dans la Mer Ligure (Rouge : Libeccio, Jaune : Sirroco, Bleu : Grégale) (Adapté de Portail du Réseau d'Observation du Littoral de Corse).....	5
Figure 5 : Distribution spatiale de la température de surface de l'eau en Mer Ligure, en moyenne sur 30 ans (1986 - 2015) sur des données satellitaires (Sakalli 2017)	6
Figure 6 : Moyennes mensuelles de la concentration en chlorophylle a en surface ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) en 1999, par imagerie satellite. (Bosc et al. 2004).....	8
Figure 7 : Profils verticaux de la température, la chlorophylle a et les nitrates, par prélèvement dans la Mer des Baléares en juin 1986 (Estrada et al. 1993)	9
Figure 8 : Evolution saisonnière de la composition phytoplanctonique en surface, en Méditerranée Occidentale. La largeur de la barre reflète l'abondance approximative du groupe. (Negulescu 2020)	10
Figure 9 : Contribution relative à la biomasse phytoplanctonique totale de chaque groupe, en surface (0 à 5 m de profondeur) et au DCM (maximum de chlorophylle profond), pendant les périodes de bloom, post-bloom et de stratification. (Latasa et al. 2010)	11
Figure 10 : Localisation de la zone d'étude (Adaptée de Jousseau et al. 2014)	14
Figure 11 : Boxplots des moyennes mensuelles de l'éclairement (A), la température de surface (B), la force du vent (C) et du nombre de jours de vents forts (>5m/s) (D), de 2012 à 2021 (Vents : MétéoFrance, SST et SSI : imagerie satellitaire). La médiane de chaque mois est représentée par la barre au centre de la boîte. Les extrémités des boîtes correspondent au 1 ^{er} et 3 ^{ème} quartile, c'est-à-dire que 50% des observations se trouvent dans cette boîte. L'extrémité des moustaches correspond à 1,5 fois l'espace interquartile, et les points correspondent aux valeurs anormales.....	20
Figure 12 : Evolution temporelle des moyennes sur périodes de 7 jours de la température de surface (Droite bleue = régression linéaire, zone grise = intervalle de confiance à 95%), l'éclairement (SSI), et force du vent (FF), de 2012 à 2021. (Données : FF = MétéoFrance, SST et SSI = cf Sylvain Coudray).....	21

Figure 13 : Nombre de jours par mois où la force du vent est supérieure à 5 m/s de 2012 à 2021. (Données : MétéoFrance, Site : Aéroport de Calvi, station 2005001)	22
Figure 14 : Boxplots des moyennes mensuelles de la chlorophylle <i>a</i> en surface de 2012 à 2021. (Données : Imagerie satellitaire) La médiane de chaque groupe est représentée par la barre au centre de la boîte. Les extrémités des boîtes correspondent au 1 ^{er} et 3 ^{ème} quartile, c'est-à-dire que 50% des observations se trouvent dans cette boîte. L'extrémité des moustaches correspond à 1,5 fois l'espace interquartile, et les points correspondent aux outliers.....	24
Figure 15 : Evolution temporelle des moyennes sur période de 7 jours de chlorophylle <i>a</i> totale en surface de 2012 à 2021. Droite bleue = régression linéaire, zone grise = intervalle de confiance à 95%. (Données : Imagerie satellitaire).....	24
Figure 16 : Résultats du test de corrélation entre les données mensuelles des variables en surface de 2012 à 2021 (sst = Température de surface, chl = chlorophylle <i>a</i> totale, ssi = éclairement, FF = force du vent, VF = nombre de jours où le vent moyen est >5m/s). Les coefficients de corrélations entre les variables sont présentés au-dessus de la diagonale, avec leur niveau de significativité : p-value = (0, 0.001, 0.01, 0.05, 0.1, 1) <=> (« *** », « ** », « * », «. », « »). La distribution des données de chaque variable est présentée sur la diagonale, et les graphiques de corrélation des variables deux à deux sont présentés sous la diagonale.	25
Figure 17 : ACP sur les moyennes hebdomadaires de paramètres mesurés en surface (Température = sst_deg, Force du vent =FF, Eclairement = ssiW.m2, Chlorophylle a = CHL_ug.l) par imagerie satellitaire en 2014 et 2015. Ellipses de concentration à 95%	27
Figure 18 : Concentration en Tchl <i>a</i> mesurée à 1 mètre de profondeur au point Tête de Canyon en 2014 et 2015 (Mesures HPLC, données : Anne Goffart)	28
Figure 19 : Comparaison des données mesurées par imagerie satellitaire et <i>in situ</i> : concentration en chlorophylle <i>a</i> en 2014 et 2015 mesurée par les deux techniques (A), et régression linéaire entre les mesures des deux techniques d'échantillonnage (B, Zone grise = intervalle de confiance à 95%).	28
Figure 20 : Distribution spatio-temporelle de la chlorophylle <i>a</i> totale en 2014 et 2015, au point Tête de Canyon (Calvi), par mesure HPLC (Données : Anne Goffart).	29
Figure 21 : Concentration en Tchl <i>a</i> intégrée de 0 à 100 m de profondeur en 2014 et 2015... 30	
Figure 22 : Distribution spatio-temporelle de la chlorophylle <i>a</i> totale et de la chlorophylle <i>a</i> associée à chaque classe de taille du phytoplancton (micro : >20 µm ; nano : 2 – 20 µm ; pico : < 2 µm) sur la Tête de Canyon en 2014 et 2015.	31

Figure 23 : Concentrations intégrées sur 0-100 m de la chlorophylle <i>a</i> associées à chaque classe de taille du phytoplancton : microphytoplancton (<20 µm), nanophytoplancton (entre 2 et 20 µm) et picophytoplancton (< 2 µm)	32
Figure 24 : Distribution spatio-temporelle des caroténoïdes mesurés in situ à la Tête de Canyon (Calvi) en 2014 (gauche) et 2015 (droite) par HPLC. Les prélèvements sont représentés par les points, et interpolés par krigeage.....	35
Figure 25 : Distribution spatio-temporelle des chlorophylles mesurées par HPLC à le Tête de Canyon en 2014 et 2015.....	36
Figure 26 : Concentration intégrée entre 0 et 100 m de profondeur des principaux caroténoïdes en 2014 et en 2015, sur les mesures in situ au point Tête de Canyon.....	37
Figure 27 : Proportion des caroténoïdes à chaque saison en 2014 et 2015, intégrés entre 0 et 40 m et entre 40 et 100 m de profondeur	38

Liste des tableaux

Tableau 1 : Pigments diagnostiques et classes de tailles associées en Méditerranée. Le microphytoplancton correspond à des organismes > 20 µm, le nanophytoplancton entre 2 et 20 µm, et le picophytoplancton < 2 µm (Jeffrey, Wright, et Zapata 2011; Goffart 2019; Roy et al. 2011).....	18
Tableau 2 : Tendence annuelle de l'évolution des paramètres environnementaux (SST, SSI, FF) et de la chlorophylle <i>a</i> en surface au cours de la période 2012-2021, ainsi que la significativité du résultat associé (Test de Mann Kendall saisonnier, significatif si p-value < 0,05).....	22
Tableau 3 : Tendence de l'évolution des paramètres environnementaux et de la chlorophylle <i>a</i> pour chaque mois entre 2012 et 2021, et leur significativité (résultats du test de Mann Kendall, significatif si p-value < 0,05)	23
Tableau 4 : Tableau de synthèse des groupes fonctionnels majoritaires présents en surface et le long de la colonne d'eau à différentes périodes du cycle annuel	43

1. Introduction

Le phytoplancton, composé de micro-organismes autotrophes, consomme du CO₂, des sels nutritifs et utilise de l'énergie lumineuse pour produire sa matière organique par la photosynthèse. Il est un acteur majeur de la pompe de carbone des océans, séquestrant plus de 100 millions de tonnes de CO₂ par jour, et participe ainsi à la régulation du climat (Behrenfeld et al. 2006; Riebesell et al. 2007). Le phytoplancton est la base des réseaux trophiques marins. Son abondance et sa composition déterminent la nature des aliments disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs (Fenchel 1988; Field et al. 1998). La biomasse et la composition phytoplanctoniques sont contrôlées par les variables physico-chimiques de l'environnement (« bottom-up control »), et par la prédation (« top-down control »), principalement par le zooplancton (Lehman 1991; D'Elbée 2016).

Le phytoplancton réagit rapidement aux changements des conditions environnementales, dont les concentrations en nutriments. Si les conditions du milieu sont très favorables, une cellule phytoplanctonique peut se diviser 1 à 3 fois par jour (Graham et al. 2008; Goffart 2010). Ce couplage étroit entre la dynamique des populations phytoplanctoniques et les variations physico-chimiques du milieu font que le phytoplancton est souvent considéré comme la première sentinelle de l'état du milieu marin (D'Elbée 2016). Les variations environnementales sont d'origine naturelle, comme les variations saisonnières (vents, température, éclairage), ou d'origine anthropique. Les perturbations liées à l'activité humaine se marquent à grande échelle (changement climatique, acidification des océans, augmentation de la température), et/ou à des échelles spatiales plus réduites (rejets de polluants par exemple).

Les politiques d'évaluation de plusieurs instances internationales utilisent entre autres le phytoplancton comme indicateur clé en raison de sa sensibilité aux apports anthropiques de sels nutritifs. Le phytoplancton est utilisé en tant qu'indicateur d'état par la Directive-Cadre sur l'Eau (DCE) et la Directive-Cadre « Stratégie pour le Milieu Marin » (DCSMM). La DCE et la DCSMM sont des directives de l'Union Européenne qui imposent à chaque Etat Membre de caractériser l'état du milieu marin et son évolution, dans le but d'assurer sa protection et/ou sa restauration.

La Méditerranée est qualifiée de hotspot de biodiversité (Myers et al. 2000; Giorgi 2006), mais elle est cependant très sensible à l'activité anthropique et aux variations climatiques (Cuttelod et al. 2008).

Ce travail vise à améliorer la connaissance de la réponse du phytoplancton des eaux côtières corses au forçage climatique et à caractériser les variations temporelles des principaux groupes fonctionnels phytoplanctoniques d'une zone peu impactée par l'activité anthropique. Il est réalisé dans le but d'apporter des informations utiles pour la surveillance et l'évaluation des communautés phytoplanctoniques de la DCSMM (programme thématique Habitats pélagiques).

2. Etat de l'art

2.1. Les principales caractéristiques de la Mer Ligure

Situation géographique

La Mer Méditerranée est divisée en deux bassins principaux : la Méditerranée Occidentale et la Méditerranée Orientale, séparées par le détroit de Sicile (ou Sicilo-Tunisie sur la Figure 1). Ces bassins sont eux-mêmes divisés en plusieurs régions, séparées par des détroits et des limites administratives. La Mer Ligure est un bassin de la Méditerranée Occidentale, située entre le nord de la Corse et les côtes françaises et italiennes. La limite occidentale de ce bassin suit une ligne joignant le Cap Ferrat, près de Nice à la Pointe de la Revellata, près de Calvi en Corse. La limite orientale relie le Cap Corse au promontoire de Piombino, en Italie (Institut hydrologique de la Marine militaire italienne) (Figure 1).

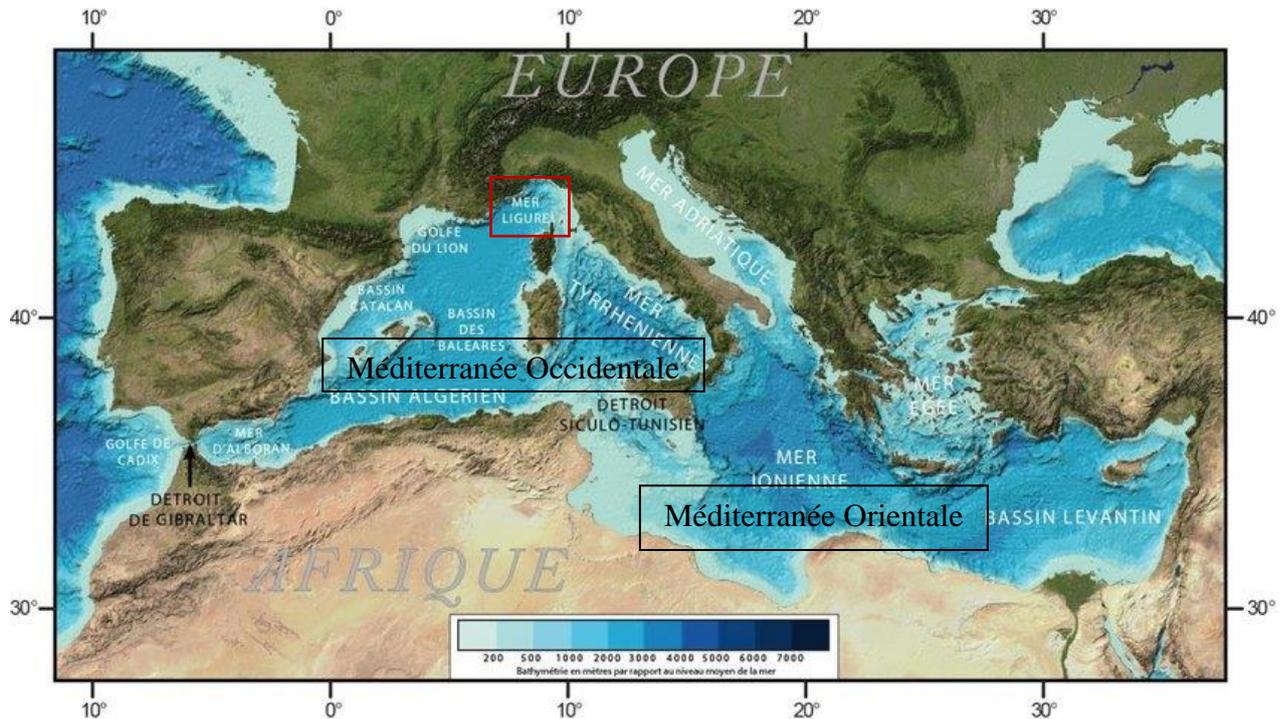


Figure 1 : Localisation des deux bassins principaux en Méditerranée et de la Mer Ligure D'après (Dubois-Dauphin 2016)

La Mer Ligure est un bassin bordé d'un plateau continental le plus souvent étroit, donnant rapidement accès à un bassin profond allant de 2200 à 2400 m de profondeur. Les pentes continentales du Bassin Ligure présentent de nombreux canyons sous-marins (Migon et al. 2021).

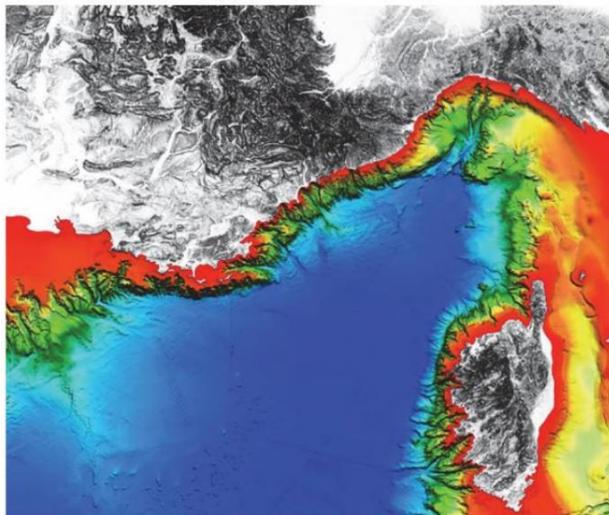


Figure 2 : Carte bathymétrique de la Mer Ligure. Bassin profond en bleu, pentes continentales en jaune et vert, plateau continental en rouge. (Source : Migon et al. 2021)

De par sa topographie, elle est considérée comme un modèle réduit de l'océan mondial, avec un temps de résidence des eaux court comparé aux océans, où de nombreux phénomènes, notamment liés au climat, se produisent en accéléré (Bethoux et al. 1999).

Circulation de surface

Dans le bassin méditerranéen, l'eau perdue par évaporation n'est pas compensée par les apports fluviaux. La source principale d'eau en Méditerranée provient de l'Océan Atlantique par le détroit de Gibraltar (Milot 1989; Pairaud et al. 2012; Migon et al. 2021). Etant donné que l'eau de l'Atlantique a une salinité plus faible, et donc une densité moins importante qu'en Méditerranée, cette entrée d'eau Atlantique avançant vers l'est contrôle la circulation des couches de surface, et provoque une circulation cyclonique dans le bassin occidental.

En Mer Ligure, le courant Ligure longe la côte du continent d'est en ouest, passant de la côte italienne à la Côte d'Azur et au Golfe du Lion. Il résulte de la rencontre entre le Courant Ouest Corse (WCC sur la Figure 3), qui longe les côtes ouest de la Corse et remonte vers le nord, et le Courant Est Corse (ECC sur la Figure 3), qui remonte de la Mer Tyrrhénienne vers la pointe nord de l'île (Milot 1989; Pairaud et al. 2012; Migon et al. 2021).

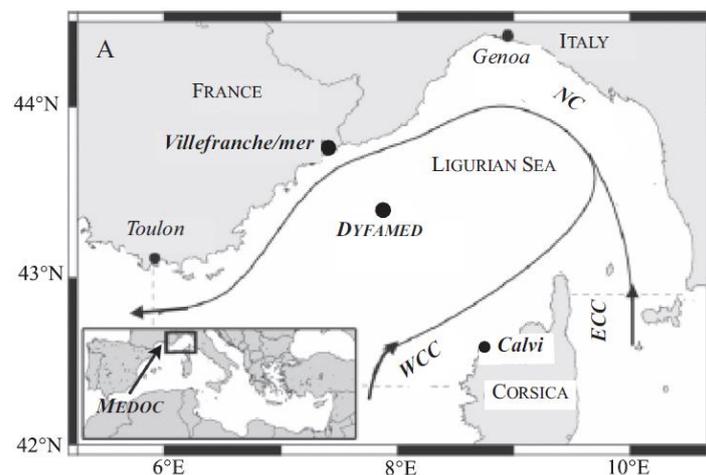


Figure 3 : Courants principaux dans la Mer Ligure. NC : Courant Ligure, ECC : Courant Est Corse, WCC : Courant Ouest Corse. D'après Goffart et al. 2015.

Le courant Ligure est permanent et se situe à une profondeur de 200 m environ en été. Il atteint une profondeur de 400 m en hiver (Pairaud et al. 2012). La marée en Méditerranée est faible et ne dépasse jamais 40 cm en moyenne près des côtes. Les courants liés à la marée sont donc négligeables par rapport aux courants cités précédemment (Pairaud et al. 2012).

2.2. Les forçages environnementaux en Mer Ligure

Vents dominants

Les Alpes, les Apennins, ainsi que les hauts reliefs corses bordent la Mer Ligure, entraînant des vents locaux dans cette région (Figure 4).

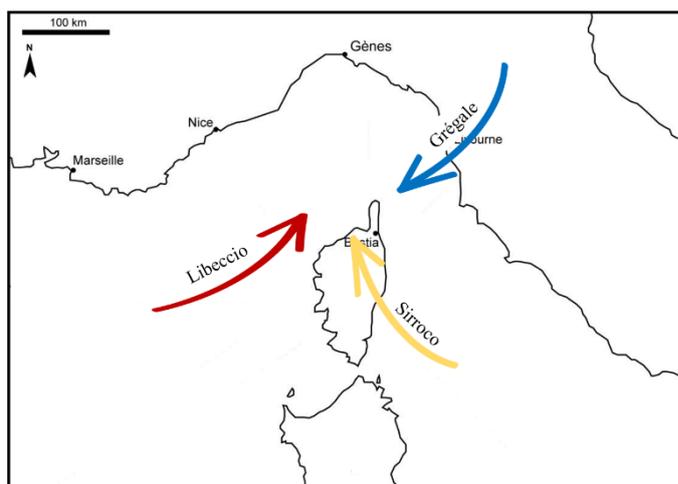


Figure 4 : Vents dominant dans la Mer Ligure (Rouge : Libeccio, Jaune : Sirroco, Bleu : Grégale) (Adapté de Portail du Réseau d'Observation du Littoral de Corse)

Le *Libeccio* est un vent d'ouest à sud-ouest, généralement sec en été mais assez humide en hiver, apportant des pluies voire des orages sur la Corse et la Côte d'Azur. Sur la Corse, il est de direction Ouest et du fait du relief, il entraîne un vent de sud-ouest qui remonte sur Calvi et le Cap Corse. C'est un vent violent qui peut atteindre des valeurs de l'ordre de 170 km.h^{-1} lors de tempêtes.

En automne et au printemps, le *Grégale* est fréquent en Corse. Il se forme au sud de la Méditerranée Occidentale où il se charge d'humidité, amenant de fortes pluies et orages sur la façade orientale de l'île.

Au contraire, le *Sirocco* est un vent sec et chaud en été qui provient du Sahara et qui apporte des températures caniculaires sur les côtes de la Mer Ligure. Il est cependant plus rare et ses épisodes observés en France sont assez courts (quelques heures) (« Les vents régionaux méditerranéens - Tempêtes en France métropolitaine » s. d.).

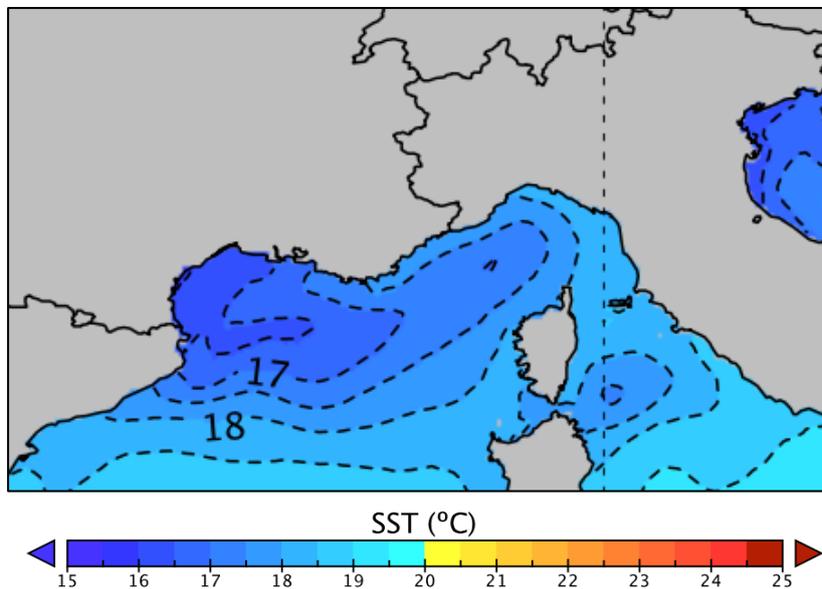
Ces vents constituent un forçage prépondérant dans la dynamique des masses d'eau dans la région. Parfois très violents, ils peuvent induire des courants locaux ainsi que des échanges verticaux sur la colonne d'eau (Pairaud et al. 2012).

Température de l'eau

En Mer Ligure, la colonne d'eau est soumise à une saisonnalité importante, caractérisée par l'alternance de mélange hivernal et de stratification thermique estivale (Marty et al. 2002; Macias et al. 2018). La température des masses d'eau supérieures dépend des échanges à l'interface air-mer. Les températures sont donc soumises au réchauffement et refroidissement saisonnier de l'atmosphère. De début décembre à fin mars, le gradient de température est très

faible sur les 200 premiers mètres. Au contraire, à partir d'avril, les températures se réchauffent graduellement jusqu'à atteindre 25°C en surface en juillet-août. Le réchauffement des masses d'eau superficielles par le soleil en été va induire une forte stratification en surface de juillet à octobre, principalement sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau (Marty et al. 2002; Macias et al. 2018).

En moyenne les températures de surface descendent entre 13 et 15°C en hiver (sur la période de décembre à février), et atteignent entre 22 et 24°C en été (entre juin et septembre). La moyenne annuelle de la température de surface de l'eau en Mer Ligure est entre 17 et 18,5°C. Les températures varient en surface selon un gradient ouest-est, elles sont généralement plus élevées à l'est de la Mer Ligure (Sakalli 2017).



En profondeur, la température est stable au cours de l'année car elle est déterminée par les courants d'eau profonde. Elle est d'environ 12,4-13°C en profondeur (Migon et al. 2021).

En Mer Ligure, la thermocline s'installe au printemps avec le réchauffement des eaux de surface. Elle se maintient jusqu'en octobre. A l'automne, le gradient de température de la colonne d'eau diminue, jusqu'à ce que la thermocline disparaisse. En moyenne, la thermocline est à 40 m de profondeur en été (Marty et al. 2002).

Disponibilité en nutriments

La saisonnalité de la stratification thermique et la force des vents sont les facteurs principaux qui définissent la quantité de nutriments disponibles dans la colonne d'eau au fil de l'année (Macias et al. 2018).

En Méditerranée occidentale, et donc en Mer Ligure, la remontée d'eau profonde, chargée en nutriments, est principalement contrôlée par les vents (Goffart et al. 2002; Macias et al. 2018; Goffart et al. 2022). Or, le cycle thermique annuel régit le régime hydrologique dans cette région. Ainsi, en hiver, les vents mélangent la colonne d'eau profondément, et favorisent alors la remontée en surface de nutriments d'origine profonde. Au contraire, en été, la thermocline bien marquée de juillet à octobre sépare les eaux par leur différence de densité. Les vents mélangent principalement que la couche supérieure de la colonne d'eau, chaude et épuisée en nutriments. Les nutriments d'origine profonde ne sont plus apportés en surface.

Ces périodes successives de stratification et de remontées d'eaux profondes par l'action des vents permettent le développement du phytoplancton, dont l'intensité dépend entre autres, de l'intensité et de la durée des épisodes de vents, variables d'une année à l'autre.

2.3. Le phytoplancton en Méditerranée occidentale

Le développement du phytoplancton dépend de nombreux facteurs dont la disponibilité en nutriments, les conditions physiques du milieu (e.g. température, turbulence, mélange vertical, advection horizontale, turbidité, éclaircissement) sous dépendance des forçages climatiques (e.g. vent, précipitations, ...). Il est aussi contrôlé par la pression de prédation du zooplancton.

2.3.1. Biomasse phytoplanctonique totale : variabilité saisonnière et spatiale

En surface

Comme le développement du phytoplancton dépend des paramètres physico-chimiques de son environnement, sa distribution n'est pas homogène en Méditerranée (Figure 6).

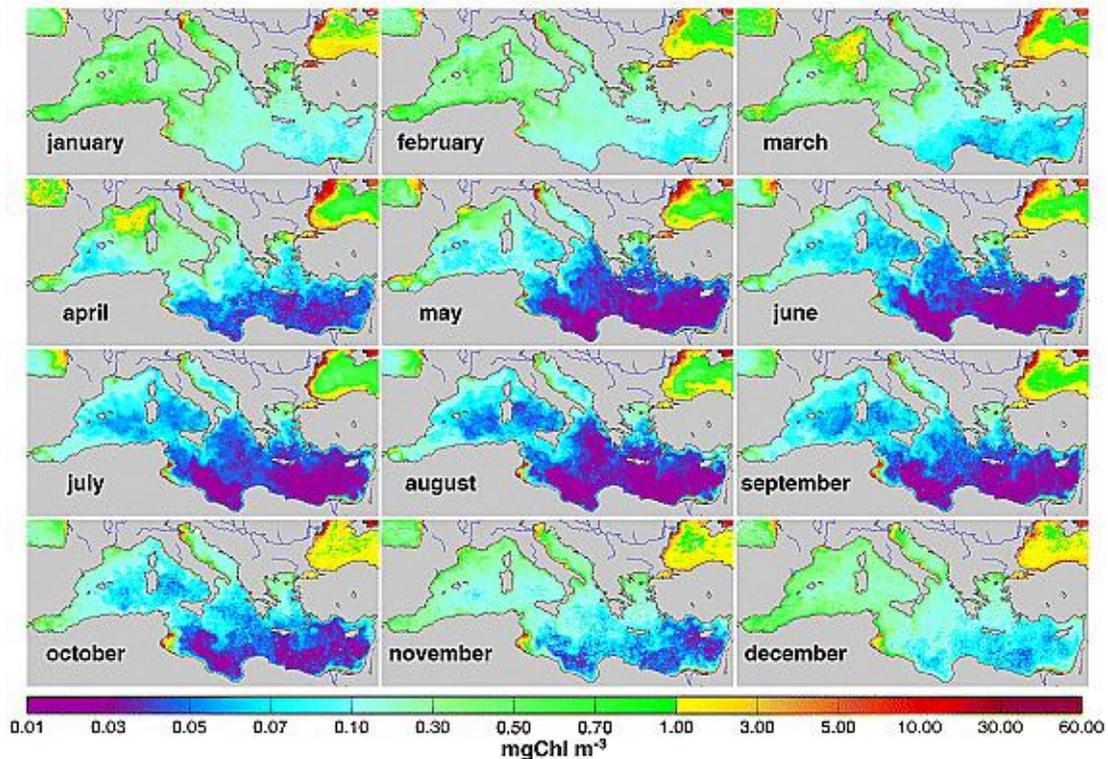


Figure 6 : Moyennes mensuelles de la concentration en chlorophylle *a* en surface ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) en 1999, par imagerie satellite. (Bosc et al. 2004)

Deux gradients de concentration de la chlorophylle *a*, est-ouest et nord-sud sont observables à l'échelle de la Méditerranée (Figure 6). La biomasse phytoplanctonique est plus faible en Méditerranée orientale, en lien avec une oligotrophie plus marquée qu'en Méditerranée occidentale, et également plus faible dans les régions sud de la Méditerranée qu'au nord.

La biomasse phytoplanctonique évolue également au cours de l'année. Dans le nord de la Méditerranée occidentale, elle présente un cycle saisonnier bien marqué, typique des zones tempérées, avec notamment la présence d'un bloom qui se produit vers la fin de l'hiver et le début du printemps.

En Mer Ligurie, elle est maximale en surface en mars et avril (Goffart et al. 2002; Marty et al. 2002; Bosc et al. 2004; Macias et al. 2018). Dans les eaux côtières corses, l'intensité du bloom en fin d'hiver est contrôlée par l'intensité du mélange vertical hivernal qui enrichit les eaux de surface en nutriments. En baie de Calvi, le bloom peut atteindre une concentration en chlorophylle *a* de $1,8 \mu\text{g chl } a\cdot\text{L}^{-1}$ (Goffart et al. 2002). La fin de cette efflorescence est liée à l'augmentation de la température de surface au-delà de $13,5^{\circ}\text{C}$, isolant les masses d'eau de surface et limitant les remontées de nutriments (Goffart et al. 2015). Un second bloom moins important a lieu occasionnellement en automne, si les vents deviennent plus forts (Garrido et al. 2014).

Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique

Le phytoplancton ayant besoin de nutriments et de lumière pour se développer, ce n'est pas en surface qu'il est le plus abondant, car en dehors de la période de mélange, il manque de nutriments la plupart du temps. Dans les couches plus profondes, les nutriments sont plus abondants mais l'irradiance est plus faible, ce qui limite la photosynthèse et donc son développement. La biomasse phytoplanctonique est donc la plus importante à une profondeur où il y a un compromis entre ces deux ressources, nutriments nécessaires au développement du phytoplancton et irradiance encore suffisante pour permettre la photosynthèse. Cette région se situe à la base de la couche euphotique, qui coïncide souvent avec la nitracline (Figure 7) (Estrada et al. 1993; Marañón et al. 2021).

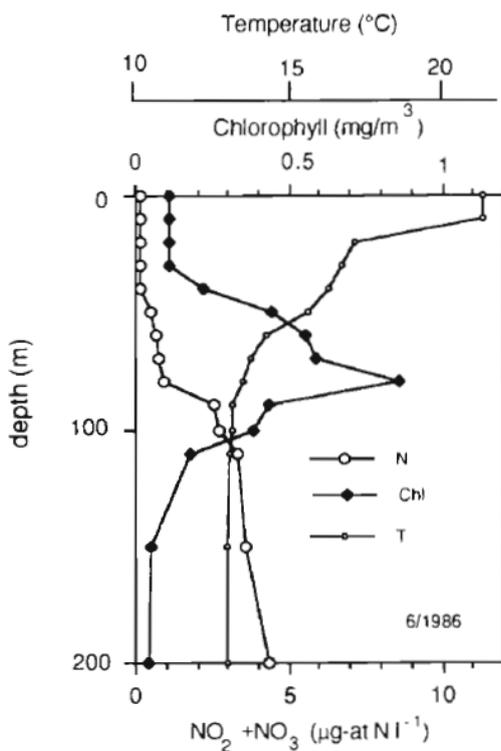


Figure 7 : Profils verticaux de la température, la chlorophylle a et les nitrates, par prélèvement dans la Mer des Baléares en juin 1986 (Estrada et al. 1993)

Cette profondeur où le développement du phytoplancton est le plus fort est appelée maximum de chlorophylle profond, ou *Deep Chlorophyll Maximum* (DCM). Le DCM est une caractéristique du phytoplancton en Méditerranée. Il est présent du printemps à l'automne et sa profondeur varie en fonction des paramètres abiotiques de la colonne d'eau (Siokou-Frangou et al. 2010; Lavigne et al. 2015; Goffart et al. 2022). Il disparaît généralement en hiver lorsque la couche de mélange est profonde et que la biomasse phytoplanctonique est distribuée de la surface au bas de la couche de mélange (Marty et al. 2002; Lavigne et al. 2015). La concentration en chlorophylle *a* au niveau du DCM varie autour de 200 ng.L⁻¹ en moyenne sur la période stratifiée d'août à novembre (Marty et al. 2002).

2.3.2. Composition phytoplanctonique

En surface

Un groupe fonctionnel regroupe des espèces ayant en commun des caractères morphologiques, écologiques et physiologiques, indépendamment de leur origine taxonomique (Colin et al. 2002). En Méditerranée occidentale, différents groupes fonctionnels sont présents : les prymnésiofycées, les *Synechococcus*, les diatomées, les cryptophycées, les dinoflagellés, les prasinophytes et les prochlorophytes (Latasa et al. 2010; Marty et al. 2002; Nunes et al. 2018). Les groupes fonctionnels phytoplanctoniques n'ont pas tous la même saisonnalité (Figure 8)

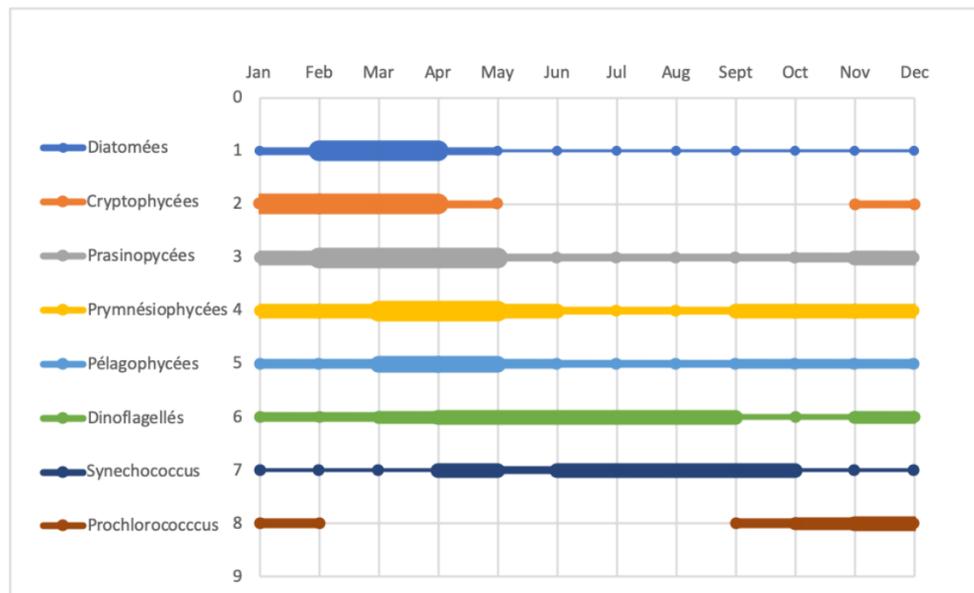


Figure 8 : Evolution saisonnière de la composition phytoplanctonique en surface, en Méditerranée Occidentale. La largeur de la barre reflète l'abondance approximative du groupe. (Negulescu 2020)

La Figure 8 représente une succession saisonnière typique des groupes fonctionnels phytoplanctoniques en zone côtière de Méditerranée Occidentale en surface. Les diatomées, les prasinophycées, et les prymnésiofycées sont les groupes les plus abondants en février-mars, lors du bloom. Les *Synechococcus* sont eux plus présents lorsque la colonne d'eau est stratifiée, d'avril à début novembre (Navarro et al. 2017; Nunes et al. 2018).

Quelle que soit la saison, les prymnésiofycées constituent le groupe fonctionnel prédominant en zone côtière de la Méditerranée occidentale, avec une concentration maximale au printemps et minimale en été (Gasol et al. 2016; Marty et al. 2002; Navarro et al. 2017; Nunes et al. 2018). Les diatomées sont également très abondantes lors du bloom annuel et peuvent devenir dominantes à cette période. Ce groupe se développe lors du bloom de janvier à avril, un à deux mois avant le pic de prymnésiofycées. Au cours de l'année, l'abondance des diatomées varie beaucoup suivant la saisonnalité des efflorescences phytoplanctoniques. Elles sont nettement

moins abondantes le reste de l'année (Marty et al. 2002; Siokou-Frangou et al. 2010). Les cryptophycées se développent parfois en même temps que les diatomées (Marty et al. 2002).

Les *Prochlorococcus* se développent à la fin de l'été, et sont présents tout au long de l'hiver. Ils deviennent quasi absents dès que le bloom annuel de février-mars en surface prend de l'ampleur (Nunes et al. 2018). Au contraire, les *Synechococcus* se développent davantage avec l'augmentation de la stratification de la colonne d'eau, et contribuent fortement à la biomasse totale phytoplanctonique d'avril à octobre (Navarro et al. 2017; Nunes et al. 2018).

Les dinoflagellés sont présents toute l'année mais sont minoritaires en Méditerranée occidentale. Leur concentration est minimale de septembre à novembre (Nunes et al. 2018).

Distribution verticale des communautés phytoplanctoniques

La composition des communautés phytoplanctoniques varie également sur la profondeur, avec une saisonnalité marquée. Les conditions environnementales, notamment la lumière et la concentration en nutriments, varient le long de la colonne d'eau et favorisent ou non le développement de certains taxons, suivant leurs affinités et adaptations.

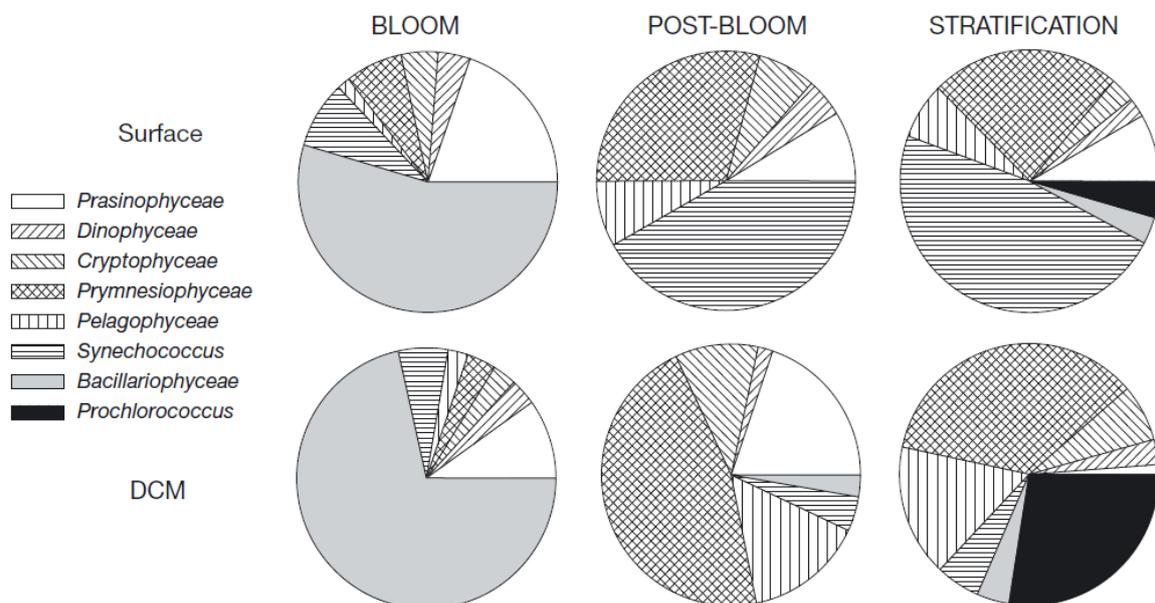


Figure 9 : Contribution relative à la biomasse phytoplanctonique totale de chaque groupe, en surface (0 à 5 m de profondeur) et au DCM (maximum de chlorophylle profond), pendant les périodes de bloom, post-bloom et de stratification. (Latasa et al. 2010)

Dans le nord de la Méditerranée occidentale, pendant la période de bloom en mars, Latasa et al. (2010) ont montré une prépondérance de diatomées (*Bacillariophyceae* sur la Figure 9), avec une forte contribution également des prasinophycées, de 0 à 100m, sur toute la colonne d'eau (Figure 9). De façon générale et y compris pendant le bloom, les diatomées contribuent plus à

la biomasse totale en dessous de 40-50 m de profondeur (Marañón et al. 2021). En effet, leur développement est lié à des quantités de silice plus importantes à ces profondeurs (Crombet et al. 2011), ainsi qu'à leur bonne efficacité photosynthétique même lorsque la luminosité est faible (Marañón et al. 2021). Pendant le bloom, la forte dominance des diatomées entraîne une faible diversité au sein des communautés phytoplanctoniques (Latasa et al. 2010). Les diatomées, disparaissent quasiment ensuite. Pendant la période de post-bloom et de stratification, elles sont remplacées par des organismes plus petits, principalement des prymnésiofycés et des *Synechococcus*.

Pendant les périodes de stratification durant l'été, des études ont montré une claire ségrégation verticale au sein des communautés phytoplanctoniques dans le nord de la Méditerranée occidentale. La colonne d'eau est alors séparée en deux communautés significativement distinctes : une au-dessus de la thermocline, dominée par des *Synechococcus* (40%) et des prymésiophycées, et une en dessous de la thermocline, dominée à 45% par des prymnesiophycés, suivie de *Prochlorococcus* et de pélagophycées (Latasa et al. 2010; Mena et al. 2019) (Figure 9). Les *Prochlorococcus* alors absents pendant les périodes de bloom et post-bloom, se développent lorsque la colonne d'eau est stratifiée, et surtout en profondeur (Latasa et al. 2010).

Lors du bloom printanier, alors que la biomasse phytoplanctonique est importante, la diversité des communautés phytoplanctoniques est faible, liée à la forte dominance des diatomées. Au contraire, en été, lorsque la biomasse phytoplanctonique est faible, on observe une diversité élevée dans les communautés phytoplanctoniques (Bosc et al. 2004; Goffart et al. 2015; Latasa et al. 2010).

2.4. Phytoplancton et directives européennes

Sur base de la sensibilité du phytoplancton aux apports anthropiques de sels nutritifs, la Directive-Cadre 2000/60/CE sur l'Eau (DCE) a retenu un indicateur « Phytoplancton » pour contribuer à caractériser l'état écologique des masses d'eau côtières européennes. Il est composé de trois indices : la biomasse, l'abondance et la composition.

La Directive-Cadre « Stratégie pour le Milieu Marin » (DCSMM) établit un cadre d'action communautaire dans le domaine de la politique pour le milieu marin qui vise à maintenir ou restaurer un bon fonctionnement des écosystèmes marins dans le but d'atteindre le bon état écologique (BEE). Le BEE est caractérisé par 11 descripteurs, dont des descripteurs d'état et

des descripteurs de pressions. Le premier descripteur, D1-Biodiversité, se décline en 3 thèmes qui couvrent (i) les habitats pélagiques, (ii) les habitats benthiques et (iii) les espèces capables de déplacements autonomes (poissons, céphalopodes, tortues, mammifères marins et oiseaux). Au sein de la composante « Habitats pélagiques » de la DCSMM révisée (décision 2017/848/UE), l'évaluation de l'atteinte du BEE repose sur le seul critère D1C6. L'évaluation du D1C6 repose sur 3 indicateurs qui ciblent les caractéristiques des communautés phyto- et zoo-planctoniques (PH1 : changements des rapports entre groupes fonctionnels, PH2 : changements d'abondance ou de biomasse, PH3 : changements de diversité). Ces 3 indicateurs ont été développés par OSPAR pour l'Atlantique Nord-Est et doivent être adaptés aux spécificités de l'écosystème phytoplanctonique méditerranéen. Dans ce sens, le phytoplancton fait l'objet d'un sous-programme de surveillance de la DCSMM pour les programmes thématiques « Habitats pélagiques » et « Eutrophisation », respectivement.

3. Objectifs

La création ou l'adaptation d'indicateurs d'état dans le cadre des directives européennes sur le milieu marin méditerranéen nécessite d'abord de connaître l'évolution du système phytoplanctonique dans la zone d'étude.

Cette étude vise à caractériser l'évolution temporelle et les variations interannuelles des communautés phytoplanctoniques d'un milieu de référence peu affecté par les pressions anthropiques locales, situé au large de Calvi (Ouest Corse). Les objectifs spécifiques sont :

- (1) détecter d'éventuels tendances ou changements en surface sur une série temporelle de 10 ans pour mieux connaître la réponse du phytoplancton aux forçages climatiques en Méditerranée,
- (2) caractériser les groupes fonctionnels du phytoplancton et leurs variations dans les 100 premiers mètres de la colonne d'eau afin de contribuer à adapter ou développer des indicateurs de qualité du milieu marin méditerranéen.

4. Matériels et méthodes

4.1. Données *in situ*

Zone d'étude

Les données ont été acquises à la Tête de Canyon situé au large de la Baie de Calvi (42°35.79'N, 08°44.770'E), sur la façade Nord-Ouest de la Corse (Figure 10).

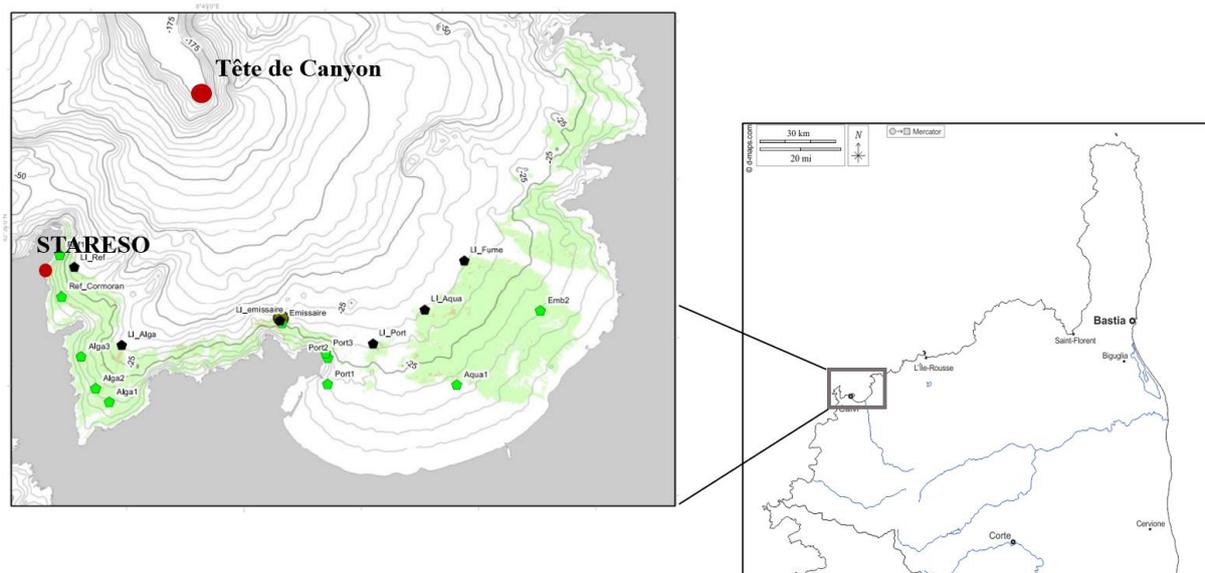


Figure 10 : Localisation de la zone d'étude (Adaptée de Jousseume et al. 2014)

La Baie de Calvi est une baie typique des eaux côtières méditerranéennes. Elle a la particularité de se prolonger par un canyon sous-marin, avec un plateau continental restreint, donnant rapidement accès à des grands fonds. La baie de Calvi a été caractérisée comme une zone de référence pour le suivi à long terme du phytoplancton (Belin et al. 2014).

La station « Tête de Canyon » est soumise aux pressions globales liées à l'évolution du climat actuel, mais elle est relativement bien préservée des pressions anthropiques, rendant ce site pertinent pour le suivi à long terme du phytoplancton. Ce site est donc approprié pour observer la réponse du phytoplancton à des forçages climatiques, alors principales causes de variations environnementales à cet endroit (Jousseume et al. 2014).

Prélèvements *in situ*

Les prélèvements destinés à l'analyse du phytoplancton ont été réalisés en 2014 et 2015 par l'équipe de STARESO dans le cadre du projet STARECAMED financé par la Collectivité territoriale de Corse et l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse (AE RMC). Pour chacune de ces deux années, un échantillon d'un litre d'eau a été prélevé tous les dix mètres, de 1 à 100 m de profondeur, et ce une fois par mois. Afin d'analyser la biomasse phytoplanctonique et les

principaux groupes pigmentaires, ces échantillons ont été préfiltrés à l'aide d'un filet-écran de 200 μm , puis filtrer sur des filtres en fibre de verre (Whatman GF/F de 25 mm). En attendant d'être analysés en laboratoire, ces filtres contenant le phytoplancton ont été congelés.

Analyses en laboratoire

A partir de chaque filtre congelé, des dosages pigmentaires ont été effectués. Le principe de la chémotaxonomie est d'utiliser la signature pigmentaire du phytoplancton comme traceur des groupes phytoplanctoniques, en associant un pigment caractéristique à un groupe fonctionnel. Ainsi, la quantification des pigments diagnostiques permet de déterminer l'assemblage phytoplanctonique d'un échantillon (Jeffrey et al. 2011; Roy et al. 2011).

La mesure des concentrations pigmentaires de chaque échantillon a été faite par chromatographie liquide sous haute pression (HPLC). Cette technique sépare les pigments en fonction des propriétés physiques (Zapata et al. 2000). Ces analyses HPLC ont été réalisées par le Dr Anne Goffart dans le cadre des projets d'études à long terme du phytoplancton des eaux côtières corses, en suivant la technique décrite par Zapata et al. (2000). La limite de quantification des pigments est $\leq 1\text{ng.L}^{-1}$.

4.2. Données satellitaires

La température de l'eau ($^{\circ}\text{C}$), la concentration en chlorophylle ($\mu\text{g.L}^{-1}$) et l'éclairement (W.m^{-2}) ont été mesurés en surface du 1^{er} janvier 2012 au 31 décembre 2021 dans une zone centrée sur la station Tête de Canyon. Les données journalières de ces paramètres ont été fournies par le Dr Sylvain Coudray (IFREMER de Toulon), dans le cadre des collaborations qu'il développe avec le Dr Anne Goffart.

La vitesse du vent (m.s^{-1}) a été mesurée par Météo-France à l'aéroport de Calvi (Station 20050001). Les données trihoraires (paramètre FF de Météo-France) ont été mises à disposition du premier janvier 2012 au 31 décembre 2021.

Sur toutes ces données journalières, des moyennes par périodes de 7 jours, et des moyennes mensuelles ont été calculées.

On considère qu'à partir de 5 m.s^{-1} , le vent est assez fort pour avoir un impact sur la colonne d'eau et mélanger les masses d'eau en hiver, lorsque la colonne d'eau n'est pas stratifiée et que la température de surface est $\leq 13,5^{\circ}\text{C}$ (Goffart et al. 2015). Le nombre de jours où la moyenne de la vitesse du vent est $\geq 5\text{ m.s}^{-1}$ a également été calculé ; ces jours ont été notés « vents forts » dans le reste de ce travail.

4.3. Traitements des données

4.3.1. Traitements statistiques des données satellitaires

- Le test de MK saisonnier a été proposé par (Hirsch et al. 1982) et permet d'estimer des tendances à partir de séries cycliques saisonnières. Son principe est le même qu'un test de Mann Kendall classique, mais il prend en compte le caractère saisonnier de la série temporelle. En d'autres termes, pour une série temporelle donnée, il ne va pas s'agir de vérifier s'il y a une tendance significative sur l'ensemble de la série, mais simplement, de vérifier si, d'un mois de janvier à l'autre, d'un mois de février à l'autre, et ainsi de suite, il y a une tendance significative. Il a donc été utilisé ici pour percevoir les tendances mensuelles à la baisse ou à la hausse des paramètres (températures, éclairement, force du vent, nombre de jour de vent > 5m/s, et chlorophylle *a*) sur les 10 ans étudiés. Ce test fournit également une tendance globale sur toute la période donnée, issu d'un test de Mann Kendall classique, et permet d'avoir une information sur la tendance globale au cours des 10 ans de ces paramètres. Il a été effectué grâce à la fonction `mk.test()` du package Kendall de R (McLeod 2022).

- Afin d'identifier si la concentration en chlorophylle *a* mesurée en surface est liée à certaines variables environnementales, des tests de corrélation ont été effectués entre les différents paramètres (température, éclairement, vitesse du vent et nombre de jours de vent fort) et la concentration en chlorophylle *a* en surface. La fonction `rcorr` du package Hmisc (Harrell Jr 2022) a permis cette étude de corrélation.

Elle permet d'évaluer la dépendance de plusieurs variables en même temps. La fonction `rcorr()` avec comme argument `type=c(« spearman »)` est utilisée pour calculer le niveau de significativité pour les corrélation de Spearman, ainsi que le coefficient de corrélation rho de Spearman, pour toutes les paires de variables.

Ce test permet de calculer une matrice de coefficient de corrélation et une matrice des p-values associées en une seule étape. Il exécute un test de Spearman, basé sur les rangs et utilise une méthode de rangs intermédiaires en cas d'égalité.

La visualisation de ce test est faite avec un scatter plots, en utilisant la fonction `chart.Correlation()` du package PerformanceAnalytics (Peterson et Carl 2020), en spécifiant `method= 'spearman'`.

- Des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont également été réalisées sur les paramètres mesurés en surface (température, éclairement, vitesse du vent et nombre de vents forts) les deux années 2014 et 2015 afin d'analyser les corrélations entre les paramètres et de

visualiser, de manière directe, des différences notables entre ces deux années. Comme ces paramètres n'ont pas la même unité et le même ordre de grandeur, les données ont été centrées réduites. Cette analyse a été réalisée grâce à la fonction PCA du package FactoMineR (Husson, Josse, et Lê 2008).

- Afin de confirmer les observations de l'ACP et déterminer si, au niveau des conditions environnementales et de la concentration en chlorophylle *a* en surface, les années 2014 et 2015 étaient des années particulières ou non par rapport aux 10 années étudiés et si elles étaient différentes entre elles, une PERMANOVA (analyse multivariée des variances par permutations) a été appliquée. Pour cela j'ai utilisé la fonction `adonis2` du package `vegan` (Oksanen et al. 2019). La PERMANOVA est un test non-paramétrique multivarié utilisé pour comparer des groupes et tester l'hypothèse nulle que les centroïdes et la dispersion des groupes tels que définis par l'espace de mesure sont équivalentes pour tous les groupes. La PERMANOVA dessine des tests de significativité en comparant le résultat de la valeur de F obtenu avec l'estimation des données réelles à celui obtenu par les permutations aléatoires des objets entre les groupes. En cas de significativité observée pour un facteur ou une interaction de facteurs, la fonction `pairwise.adonis` a été construite, servant de post-hoc (Annexe I).

4.3.2. Traitement des données collectées *in situ*

Cartographie des paramètres physico-chimiques et biologiques

Les profils verticaux de 2014 et 2015 ont principalement été traités grâce au logiciel Surfer (version 23.3.202), qui permet d'avoir une analyse visuelle des données par cartographie. Une interpolation des données est faite par krigeage. Cette méthode de maillage permet de produire des cartes à partir de données espacées de manière irrégulière.

Calcul des classes de tailles du phytoplancton

Afin d'avoir davantage d'informations sur la structure des communautés phytoplanctoniques présentes sur les profils verticaux de 2014 et 2015, les classes de tailles du phytoplancton ont été calculées à partir des concentrations des pigments mesurés. Chaque pigment diagnostique est marqueur de taxons phytoplanctoniques majeurs et est donc associé à une classe de taille en fonction de la taille typique des cellules des organismes au sein de chaque taxon (Tableau 1).

Tableau 1 : Pigments diagnostiques et classes de tailles associées en Méditerranée. Le microphytoplancton correspond à des organismes > 20 µm, le nanophytoplancton entre 2 et 20 µm, et le picophytoplancton < 2 µm (Jeffrey, Wright, et Zapata 2011; Goffart 2019; Roy et al. 2011).

Pigments	Abréviation	Groupe fonctionnel correspondant	Taille µm	Classe de taille
Fucoxanthine	Fuco	Diatomées	> 20	Micro-
Péridinine	Peri	Dinoflagellés	> 20	Micro-
Alloxanthine	Allo	Cryptophycées	2 – 20	Nano-
Butanoyloxyfucoxanthine	Buta	Pélagophycées	< 3	Nano-
19'-Hexanoyloxyfucoxanthine	19'HF	Prymnesiophycées	< 20	Nano-
Chlorophylle b totale	TChlb	Prochlorophytes	< 2	Pico-
Zéaxanthine	Zea	Cyanobactéries (<i>Synechococcus</i> et <i>Prochlorophytes</i>)	< 2	Pico-

Les classes de tailles sont calculées selon les formules suivantes (Claustre 1994; Vidussi et al. 2001; Uitz et al. 2006) :

- Tout d'abord il faut calculer la contribution relative à la biomasse phytoplanctonique totale de chacune des trois classes de tailles :

$$f_{micro} = \frac{1,41 [Fuco] + 1,41 [Peri]}{\sum DPW}, \text{ la contribution relative du microphytoplancton ;}$$

$f_{nano} = \frac{1,27 [19'HF] + 0,35 [Buta] + 0,60 [Allo]}{\sum DPW}$, la contribution relative du nanophytoplancton ;

$$f_{pico} = \frac{1,01 [TChlb] + 0,86 [Zea]}{\sum DPW}, \text{ la contribution relative du picophytoplancton ;}$$

avec $\sum DPW = 1,41 [Fuco] + 1,41 [Peri] + 1,27 [19'HF] + 0,35 [Buta] + 0,60 [Allo] + 1,01 [TChlb] + 0,86 [Zea]$, la somme pondérée des concentrations des sept pigments diagnostiques.

Afin d'obtenir les concentrations en chlorophylle *a* associées aux trois classes de tailles pour chaque profondeur (*z*), ces trois fonctions sont utilisées :

$$[Chla]_{micro}(z) = [TChla](z) \times f_{micro}(z)$$

$$[Chla]_{nano}(z) = [TChla](z) \times f_{nano}(z)$$

$$[Chla]_{pico}(z) = [TChla](z) \times f_{pico}(z)$$

Cette approche permet d'obtenir des informations quantitatives sur la taille des communautés phytoplanctoniques et d'avoir une idée des taxons présents. Cependant, cette approche basée sur les pigments pour déterminer les classes de tailles a certaines limites. En effet, certains taxons couvrent une large gamme de tailles, et certains de ces pigments sont présents dans des taxons phytoplanctoniques différents.

5. Résultats

5.1. Données satellitaires

Dans un premier temps, nous avons analysé les séries temporelles de 2012 à 2021 des paramètres température, éclairement, vitesse du vent et chlorophylle *a* autour du point Tête de Canyon. L'objectif est de fixer les limites de la variabilité de ces paramètres et identifier d'éventuelles tendances.

5.1.1. Conditions environnementales

Pour mieux connaître la réponse du phytoplancton aux forçages climatiques, l'objectif est dans un premier temps d'étudier les variations saisonnières et interannuelles de la température, des vents, et de l'éclairement.

Sur la période d'étude 2012-2021, les médianes mensuelles de la température de l'eau et de l'éclairement présentent un patron de distribution saisonnier marqué (Figure 11).

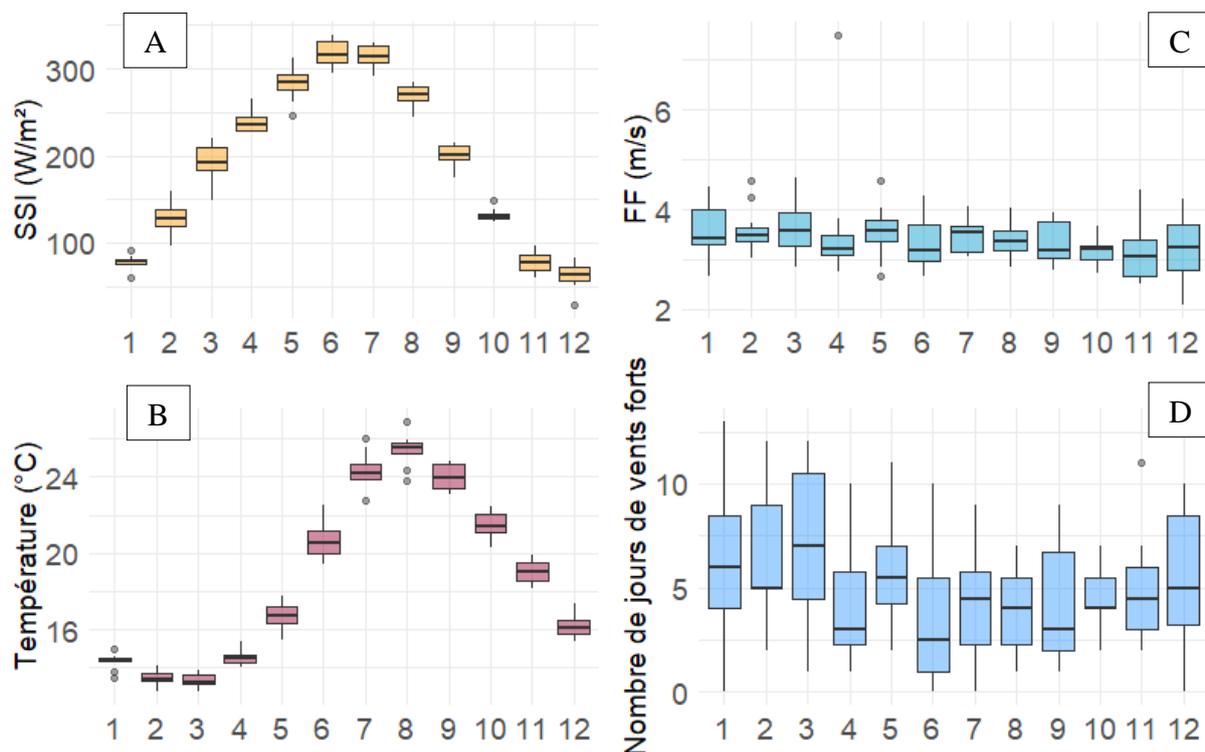


Figure 11 : Boxplots des moyennes mensuelles de l'éclairement (A), la température de surface (B), la force du vent (C) et du nombre de jours de vents forts ($>5m/s$) (D), de 2012 à 2021 (Vents : MétéoFrance, SST et SSI : imagerie satellitaire). La médiane de chaque mois est représentée par la barre au centre de la boîte. Les extrémités des boîtes correspondent au 1^{er} et 3^{ème} quartile, c'est-à-dire que 50% des observations se trouvent dans cette boîte. L'extrémité des moustaches correspond à 1,5 fois l'espace interquartile, et les points correspondent aux valeurs anormales.

Les médianes ont été représentées dans ces graphiques plutôt que les moyennes car les moyennes sont influencées par les valeurs extrêmes, et l'objectif ici était d'avoir une idée des valeurs de ces paramètres lors d'une année typique entre 2012 et 2021.

Les maxima de température et d'éclairement sont observés en été, et les minima en hiver. Un décalage de deux mois est observé entre ces deux paramètres : l'éclairement maximal apparaît en juin, alors que la température maximale de surface est observable en août ; l'éclairement minimal est en décembre alors que la température minimale est en février/mars.

Contrairement à la température et à l'éclairement, la force du vent ne présente pas de cyclicité particulière au cours de l'année (Figure 11 C). La variabilité mensuelle du nombre de jours par mois où le vent est fort est importante d'une année à l'autre (Figure 11 D). Il est donc difficile d'identifier des périodes où le vent serait plus ou moins fort. Cependant, la médiane des nombres de jours de vents forts est plus élevée les trois premiers mois de l'année (Figure 11 D).

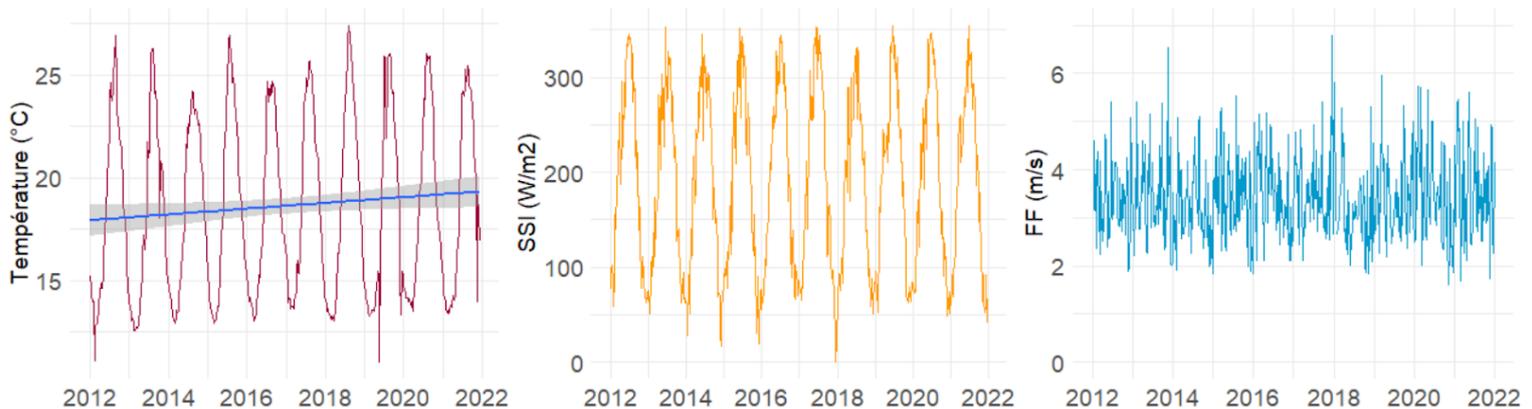


Figure 12 : Evolution temporelle des moyennes sur périodes de 7 jours de la température de surface (Droite bleue = régression linéaire, zone grise = intervalle de confiance à 95%), l'éclairement (SSI), et force du vent (FF), de 2012 à 2021. (Données : FF = MétéoFrance, SST et SSI = cf Sylvain Coudray)

Entre 2012 et 2021, aucune tendance significative n'est observée pour l'éclairement et la force des vents (Figure 12, Tableau 2). Les tests de Mann Kendall saisonnier (Tableau 2) confirment les observations présentées ci-dessus. L'éclairement et la force du vent n'ont pas de tendance significative sur la période 2012-2021.

L'éclairement présente un cycle stable au cours de ces 10 ans, et la force du vent présente une variabilité marquée sans tendance nette sur l'ensemble de la période. Par contre, la température a globalement augmenté de 0,6°C de façon significative sur toute la période (Tableau 2).

Tableau 2 : Tendence annuelle de l'évolution des paramètres environnementaux (SST, SSI, FF) et de la chlorophylle a en surface au cours de la période 2012-2021, ainsi que la significativité du résultat associé (Test de Mann Kendall saisonnier, significatif si p-value < 0,05)

	Tendance sur 10 ans	p-value
Température de surface	+ 0.6 °C	0.01
Eclairement	- 1 W.m⁻²	0.29
Force du vent	- 2 m.s⁻¹	0.95
Nombre de jour de vent fort (> 5 m/s)	- 4 jour	0.72
Chlorophylle a	- 60 ng.L⁻¹	3.81E-6

De même, aucune tendance significative n'a été révélée sur l'évolution du nombre de jours de vent fort au fil de ces 10 années étudiées (Figure 13).

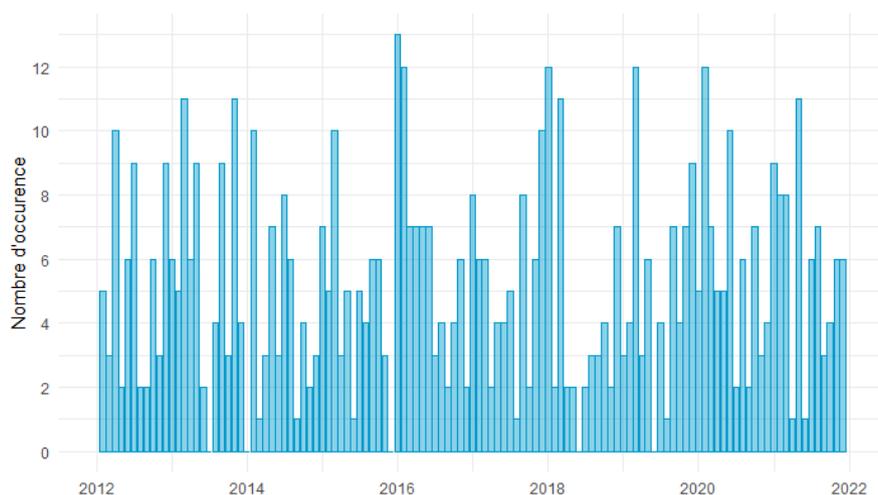


Figure 13 : Nombre de jours par mois où la force du vent est supérieure à 5 m/s de 2012 à 2021. (Données : MétéoFrance, Site : Aéroport de Calvi, station 2005001)

Etant donnée la forte saisonnalité de certains paramètres environnementaux, il est intéressant de savoir si les tendances interannuelles trouvées ci-dessus se retrouvent tout au long de l'année, ou bien seulement sur certains mois d'une année à l'autre. Le test de Mann Kendall permet aussi d'obtenir des résultats sur l'évolution des paramètres par mois. Il permet ici d'avoir une vision plus fine de l'évolution des conditions environnementales entre 2012 et 2021 (Tableau 3).

Tableau 3 : Tendance de l'évolution des paramètres environnementaux et de la chlorophylle *a* pour chaque mois entre 2012 et 2021, et leur significativité (résultats du test de Mann Kendall, significatif si p-value < 0,05)

Mois	Tendance SST °C/an	p-value SST	Tendance SSI W.m ⁻² /an	p-value SSI	Tendance FF m.s ⁻¹ /an	p-value FF	Tendance Chl <i>a</i> ng/L/an	p-value Chl <i>a</i>
1	0,01	1	0,6	0,47	-0,5	1	12	0,12
2	0,09	0,02	2,2	0,59	0,5	1	5	0,59
3	0,09	0,15	4,7	0,07	-1,3	1	-55	0,03
4	0,01	0,86	0,8	0,59	-5,3	0,28	-26	0,02
5	-0,01	1	-2,0	0,28	3,3	0,37	-8	0,21
6	0,07	0,59	1,8	0,59	-4,0	0,47	-4	0,02
7	0,05	0,47	0,6	0,86	-4,3	0,37	-5	0,01
8	0,03	0,86	-0,5	0,86	3,0	0,72	-5	0,01
9	0,17	0,01	0,4	0,72	-2,0	0,59	-3	0,01
10	0,09	0,47	0,3	0,72	1,0	0,86	-7	0,11
11	0,03	0,72	-0,8	0,86	0,5	1	-9	0,07
12	0,03	0,86	-0,4	0,86	2,2	0,72	11	0,11

Etant donné qu'aucune tendance générale n'a été relevée entre 2012 et 2021 pour l'éclairement et la force du vent, aucune évolution saisonnière interannuelle n'est alors révélée ici. L'augmentation de la température est significative sur les mois de février et septembre, avec une augmentation chaque année de 0,09 °C en février, et 0,17 °C en septembre, de 2012 à 2021.

5.1.2. Biomasse phytoplanctonique totale

L'objectif dans ce second temps est d'identifier les variations saisonnières et interannuelles de la chlorophylle en surface, et de vérifier si elles sont en lien avec les variations observées précédemment sur les paramètres environnementaux.

La chlorophylle *a* totale en surface présente une forte saisonnalité (Figure 14).

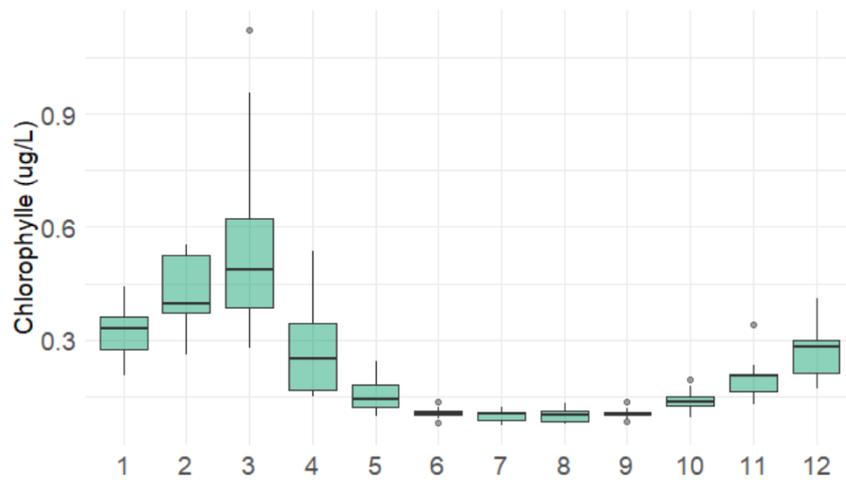


Figure 14 : Boxplots des moyennes mensuelles de la chlorophylle *a* en surface de 2012 à 2021. (Données : Imagerie satellitaire) La médiane de chaque groupe est représentée par la barre au centre de la boîte. Les extrémités des boîtes correspondent au 1^{er} et 3^{ème} quartile, c'est-à-dire que 50% des observations se trouvent dans cette boîte. L'extrémité des moustaches correspond à 1,5 fois l'espace interquartile, et les points correspondent aux outliers.

En sortie de baie de Calvi, le bloom annuel commence en décembre et culmine en mars, avant que la concentration en chlorophylle *a* totale ne diminue. Les boxplots montrent que les données de février, mars et avril sont beaucoup plus dispersées que pour les autres mois. L'intensité du bloom est donc irrégulière d'une année à l'autre.

Cette observation peut aussi être faite sur la Figure 15.

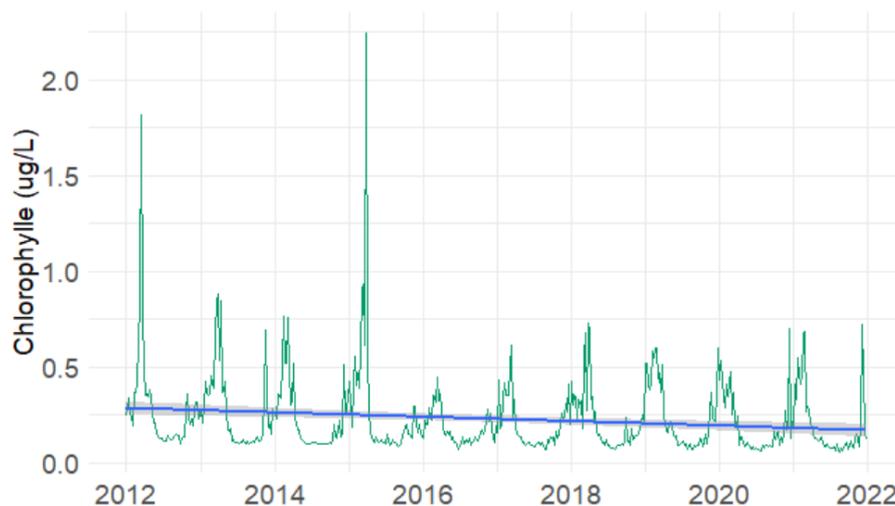


Figure 15 : Evolution temporelle des moyennes sur période de 7 jours de chlorophylle *a* totale en surface de 2012 à 2021. Droite bleue = régression linéaire, zone grise = intervalle de confiance à 95%. (Données : Imagerie satellitaire)

Entre 2012 et 2021, la Figure 15 montre une baisse globale de la concentration en chlorophylle *a* totale dans les eaux de surface. Cette tendance est confirmée par le test de Mann Kendall qui

indique une baisse significative de 60 ng chl a .L $^{-1}$ entre le début et la fin de la période (p-value = 3.81E-6, Tableau 2).

Cette tendance générale sur toute la série temporelle ne prend cependant pas en compte la dynamique mensuelle de l'évolution de la chlorophylle.

De même que pour les paramètres environnementaux, le test de Mann Kendall nous indique si cette diminution en chlorophylle a a lieu plus particulièrement certains mois ou bien de façon globale tout au long de l'année (Tableau 3). La baisse interannuelle de la concentration en chlorophylle a totale observée précédemment a lieu de manière significative à la fin du bloom, c'est à dire en mars et avril, ainsi que durant l'été, de juin à septembre (Tableau 3).

Les tendances mensuelles et la tendance générale ne se ressemblent pas car la tendance générale englobe toutes les dynamiques mensuelles et ne prend pas en compte les variations qu'il peut y avoir entre les différents mois.

Les tests de corrélations entre les variables mesurées en surface permettent d'identifier les relations entre elles et d'expliquer les évolutions de la chlorophylle a trouvées sur cette série temporelle de 10 ans.

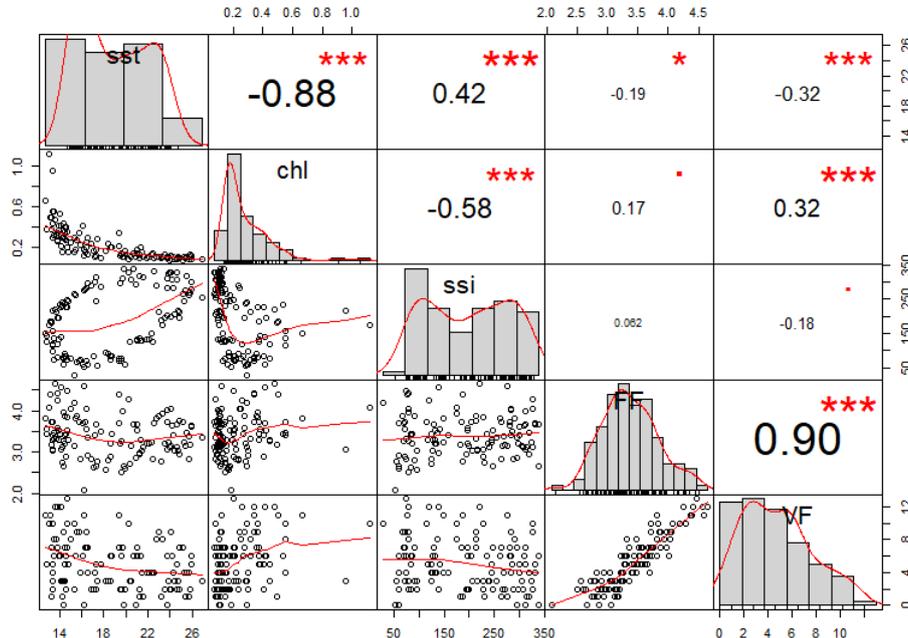


Figure 16 : Résultats du test de corrélation entre les données mensuelles des variables en surface de 2012 à 2021 (sst = Température de surface, chl = chlorophylle a totale, ssi = éclaircissement, FF = force du vent, VF = nombre de jours où le vent moyen est >5m/s). Les coefficients de corrélations entre les variables sont présentés au-dessus de la diagonale, avec leur niveau de significativité : p-value = (0, 0.001, 0.01, 0.05, 0.1, 1) <=> (« *** », « ** », « * », « . », « »). La distribution des données de chaque variable est présentée sur la diagonale, et les graphiques de corrélation des variables deux à deux sont présentés sous la diagonale.

Le test de corrélation entre les différentes variables en surface a révélé une bonne corrélation entre la température de l'eau et la chlorophylle *a* sur les 10 ans étudiés ($R^2 = -0,88$). En effet la colinéarité entre des deux paramètres est proche de 90% ($p\text{-value} < 2,2 \text{ E}^{-16}$). Des corrélations significatives sont aussi trouvées entre la chlorophylle et le nombre de jours de vent supérieur à 5m.s^{-1} ($R^2 = 0,32$), et entre la température et le nombre de jours de vent supérieur à 5m.s^{-1} ($R^2 = -0,32$), mais avec des coefficients plus faibles (Figure 16).

5.1.3. Comparaison des conditions environnementales en 2014 et 2015

Plus loin dans ce travail, les caractéristiques des communautés phytoplanctoniques mesurées en 2014 et 2015 au point Tête de Canyon seront étudiées en détail. Afin de mieux caractériser les conditions environnementales sur les deux années, des analyses plus approfondies ont été réalisées sur ces années 2014 et 2015.

Une PERMANOVA a été appliquée à tous les paramètres environnementaux sur les 10 ans (2012-2021), puis plus spécifiquement en 2014 et 2015. Elle a permis d'évaluer dans un premier temps si les années 2014 et 2015 ont des conditions environnementales différentes ou non par rapport à toute la série temporelle étudiée (2012-2021), puis si les années 2014 et 2015 avaient des conditions environnementales différentes ou non entre elles. Si des différences sont observées, elle identifie quels paramètres sont responsables de cette différence.

La PERMANOVA appliquée sur tous les paramètres en surface sur la période de 2012 à 2021 n'a pas révélé d'année significativement différente dans les conditions environnementales. Aucune différence n'a été révélée dans les conditions environnementales en surface entre 2014 et 2015 par la PERMANOVA appliquée à ces deux années. Ce résultat est également visible sur l'ACP entre ces deux années en Figure 17.

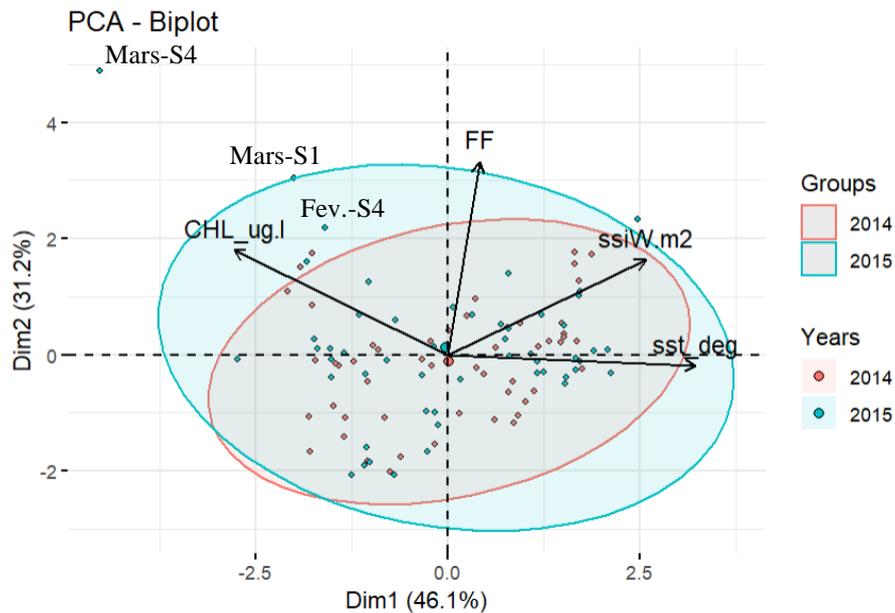


Figure 17 : ACP sur les moyennes hebdomadaires de paramètres mesurés en surface (Température = sst_deg, Force du vent =FF, Eclaircement = ssiW.m2, Chlorophylle a = CHL_ug.l) par imagerie satellitaire en 2014 et 2015. Ellipses de concentration à 95%

En effet, on remarque que les barycentres des deux années sont très proches et que les ellipses de concentrations des paramètres mesurés en surface en 2014 et en 2015 se chevauchent (Figure 17). Les points les plus écartés de l'ellipse de 2014 correspondent aux données de la dernière semaine de février, et de la première et dernière semaine de mars. Ces points sont placés dans ce plan plus près de la représentation de la chlorophylle sur le graphique. En effet, une forte hausse de la concentration en chlorophylle *a* est visible sur la Figure 15 en mars 2015.

5.2. Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique au point Tête de Canyon : mesure *in-situ*

5.2.1. Mesures de surface

En 2014 et 2015 sur ce site, le maximum de chlorophylle *a* totale à 1 m de profondeur est mesuré fin février. Il atteint 563 ng.L^{-1} en 2014 et 844 ng.L^{-1} en 2015. La concentration diminue ensuite jusque mi-mai où elle se stabilise aux alentours de 60 ng.L^{-1} , jusqu'en novembre où la concentration augmente de nouveau (Figure 18).

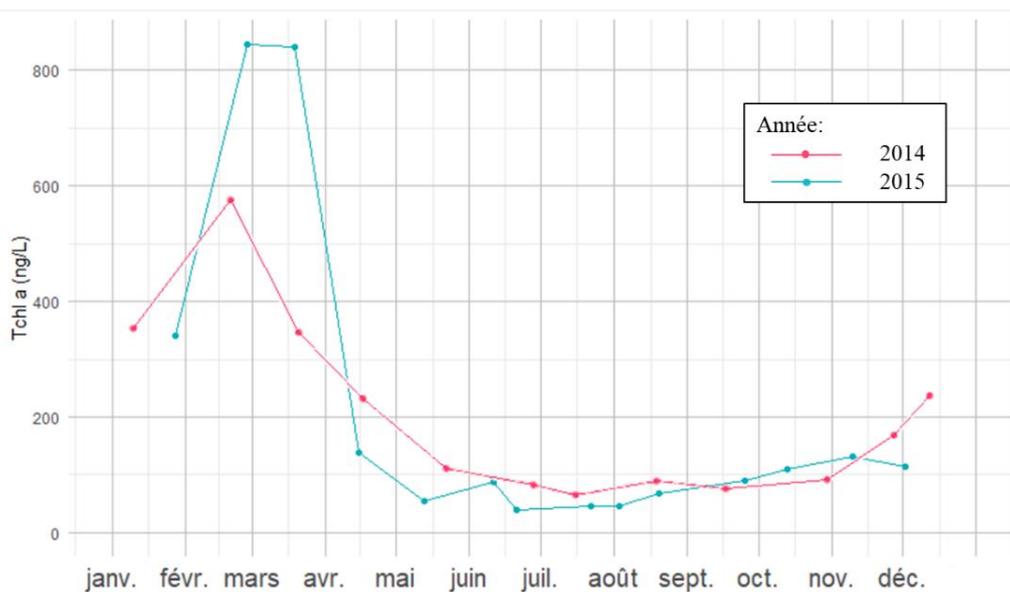


Figure 18 : Concentration en Tchl a mesurée à 1 mètre de profondeur au point Tête de Canyon en 2014 et 2015 (Mesures HPLC, données : Anne Goffart)

Les mesures *in situ* de la chlorophylle a présentent les mêmes variations que les données satellitaires utilisées précédemment au cours de 2014 et 2015 (Figure 19 A). Le coefficient directeur de 0,89 et le coefficient de corrélation de 0,79 montrent un petit écart entre les deux méthodes (Figure 19 B), mais il y a tout de même une bonne reproduction du signal saisonnier par le satellite et une bonne reproduction de l'amplitude du signal.

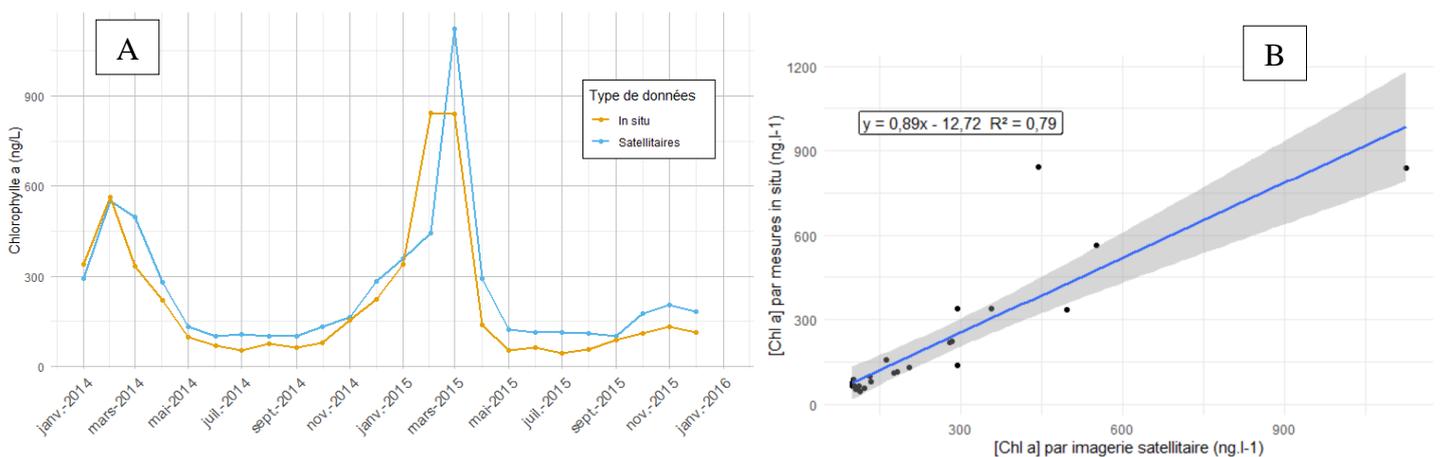


Figure 19 : Comparaison des données mesurées par imagerie satellitaire et *in situ* : concentration en chlorophylle a en 2014 et 2015 mesurée par les deux techniques (A), et régression linéaire entre les mesures des deux techniques d'échantillonnage (B, Zone grise = intervalle de confiance à 95%).

5.2.2. Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique

L'objectif est maintenant de caractériser la distribution verticale des communautés phytoplanctoniques, grâce à des données *in situ*.

La Figure 20 met en évidence la distribution chlorophyllienne de 0 à 100 m, au cours des années 2014 et 2015.

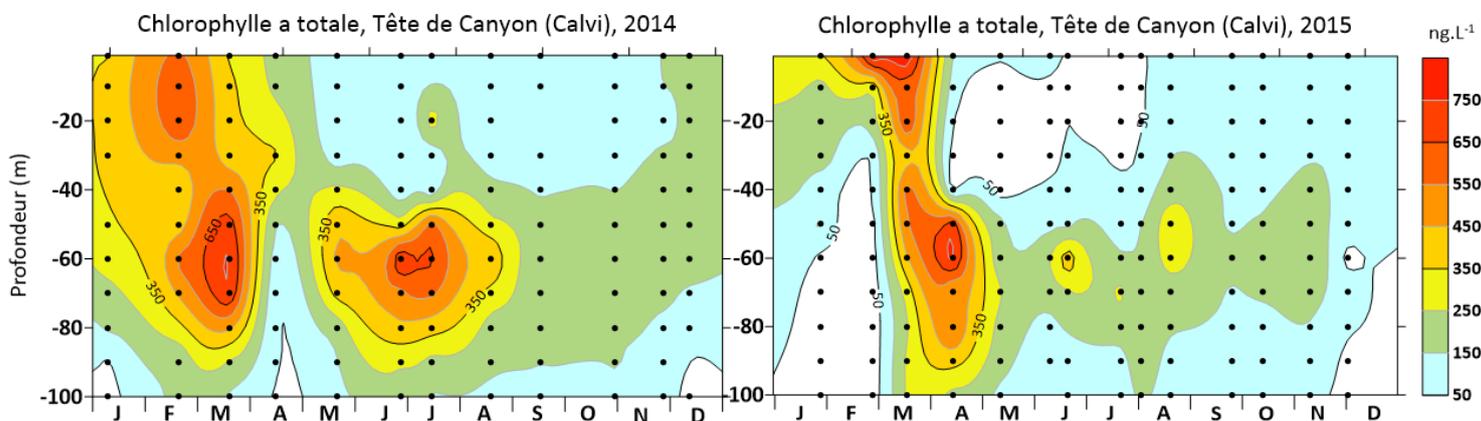


Figure 20 : Distribution spatio-temporelle de la chlorophylle *a* totale en 2014 et 2015, au point Tête de Canyon (Calvi), par mesure HPLC (Données : Anne Goffart).

En janvier 2014, la concentration en chlorophylle *a* est maximale de 0 à 40 m et atteint une concentration supérieure à 350 ng.L⁻¹. Cette concentration augmente et descend progressivement jusqu'à 80 m de profondeur en mars. En avril, la concentration en chlorophylle *a* chute partout entre 0 et 100 m, pour reprendre à un niveau élevé de mai à août entre 50 et 80 m de profondeur. Elle devient plus faible ensuite mais reste localisée entre 40 et 90m. En décembre, la biomasse phytoplanctonique remonte dans la colonne d'eau et devient plus importante entre 0 et 65 m.

Par rapport à 2014, la concentration en Tchl *a* en 2015 se développe de façon rapide en profondeur début mars, pour atteindre une concentration supérieure à 350 ng.L⁻¹ de 0 à 90 m de profondeur. Aussi, les concentrations élevées de mai à août entre 50 et 90 m en 2014 ne sont pas présentes en 2015.

La Figure 20 fait apparaître pour les deux années échantillonnées, des zones pauvres en chlorophylle *a* de mai à novembre sur les 40 premiers mètres. Le maximum de chlorophylle profond est bien visible, centré sur 60 m de profondeur. La concentration au niveau du DCM est plus élevée en 2014 qu'en 2015, en mars et de mai à septembre.

Sur la Figure 21, les concentrations en chlorophylle *a* ont été intégrées entre chaque profondeur d'échantillonnages mensuellement. Cela nous permet d'avoir une approximation de la concentration en chlorophylle *a* totale entre 0 et 100 m. Sur ce graphique, les concentrations

entre 0 et 40 m et entre 40 et 100 m ont été identifiées. La limite de 40 m de profondeur correspond à la profondeur moyenne de la thermocline en été, lorsque la colonne d'eau est stratifiée (Marty et al. 2002; Raybaud 2009).

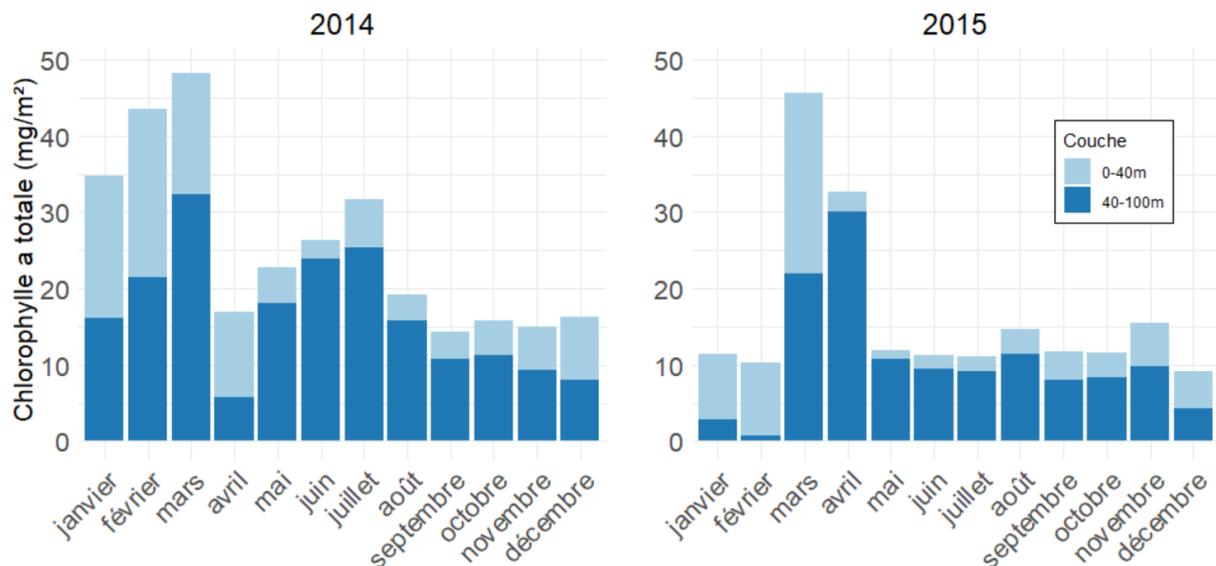


Figure 21 : Concentration en Tchl *a* intégrée de 0 à 100 m de profondeur en 2014 et 2015.

Les deux premiers mois de l'année, la concentration sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau est moins importante en 2015 qu'en 2014 (respectivement de 12 mg.m⁻² et de 40 mg.m⁻² en moyenne). La concentration en chlorophylle *a* totale est la plus élevée en janvier, février et mars en 2014, et en mars et avril en 2015 (Figure 21).

Ces données intégrées jusque 100 m mettent en évidence que le bloom de 2015 est limité dans le temps par rapport à celui de 2014. Ce constat n'est pas visible sur les résultats en surface, où il n'y avait pas de différence significative entre les deux années (notamment l'ACP, Figure 17). Cela pointe l'importance de s'intéresser à la distribution verticale du phytoplancton et pas uniquement à sa concentration en surface.

5.3. Evolution saisonnière de la distribution verticale des classes de tailles

L'étude de la répartition des classes de tailles du phytoplancton permet de nous renseigner sur la structure des communautés phytoplanctoniques présentes.

Les cartes en Figure 22 sont obtenues à partir des calculs de classes de tailles selon les formules de Uitz et al. 2006.

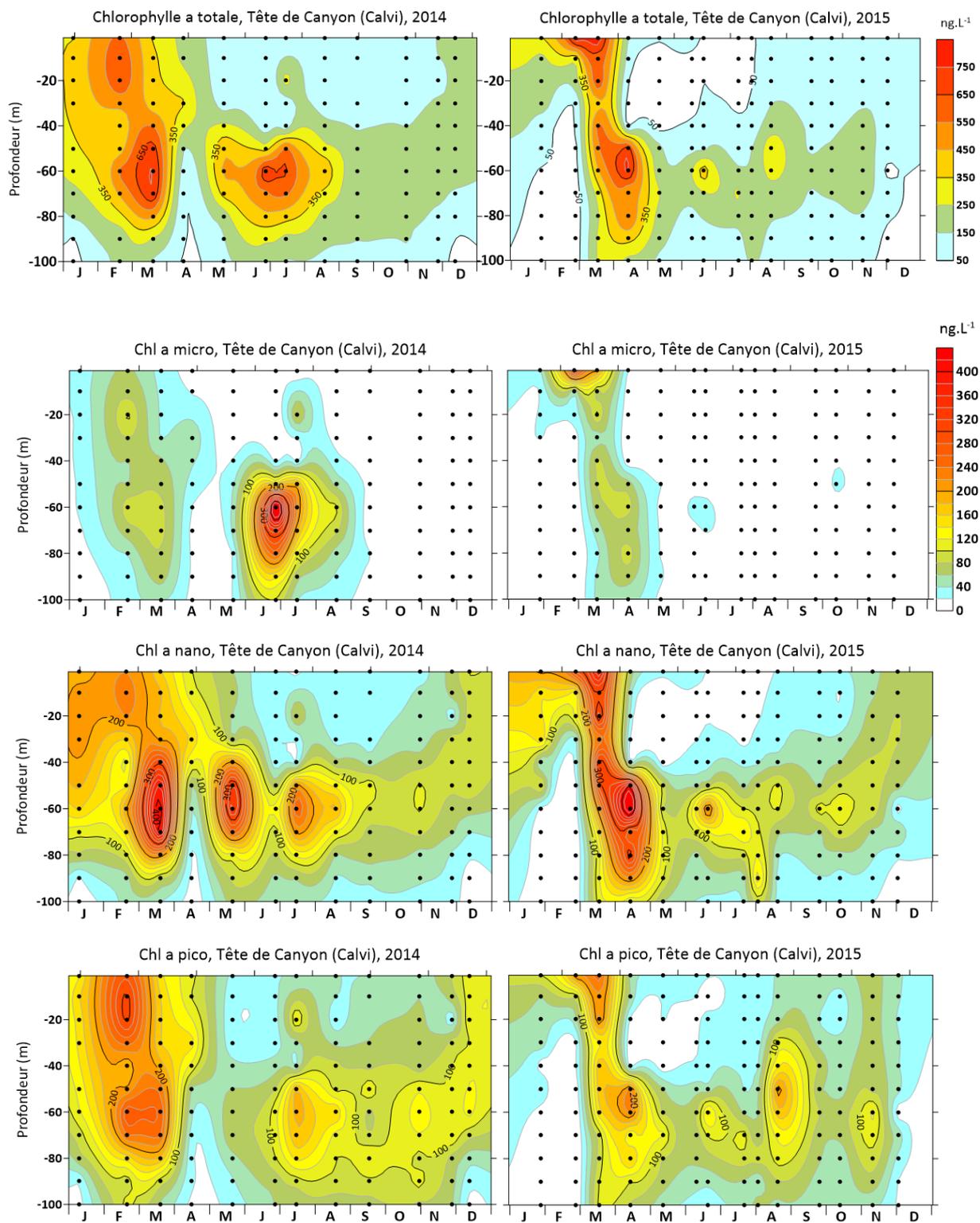


Figure 22 : Distribution spatio-temporelle de la chlorophylle a totale et de la chlorophylle a associée à chaque classe de taille du phytoplancton (micro : $>20 \mu\text{m}$; nano : $2 - 20 \mu\text{m}$; pico : $< 2 \mu\text{m}$) sur la Tête de Canyon en 2014 et 2015.

La chlorophylle *a* associée au microphytoplancton est présente sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau lors du bloom annuel de janvier à avril, en suivant la distribution de la

chlorophylle *a* totale à ce moment de l'année. Le microphytoplancton est aussi présent au niveau du DCM de mai à août en 2014.

La chlorophylle *a* associée au nanophytoplancton suit la distribution de la Tchl *a*, avec un bloom entre 0 et 100 m de janvier à fin mars en 2014, et plus en mars et avril en 2015. Le reste de l'année, sa concentration est plus importante au niveau du DCM. La concentration suit la concentration en Tchl *a*.

Le picophytoplancton suit également la distribution verticale de la Tchl *a* lors du bloom de janvier à avril pour 2014 et 2015. Le reste de l'année, il tend à être présent dans toute la colonne d'eau, avec des concentrations maximales au niveau du DCM.

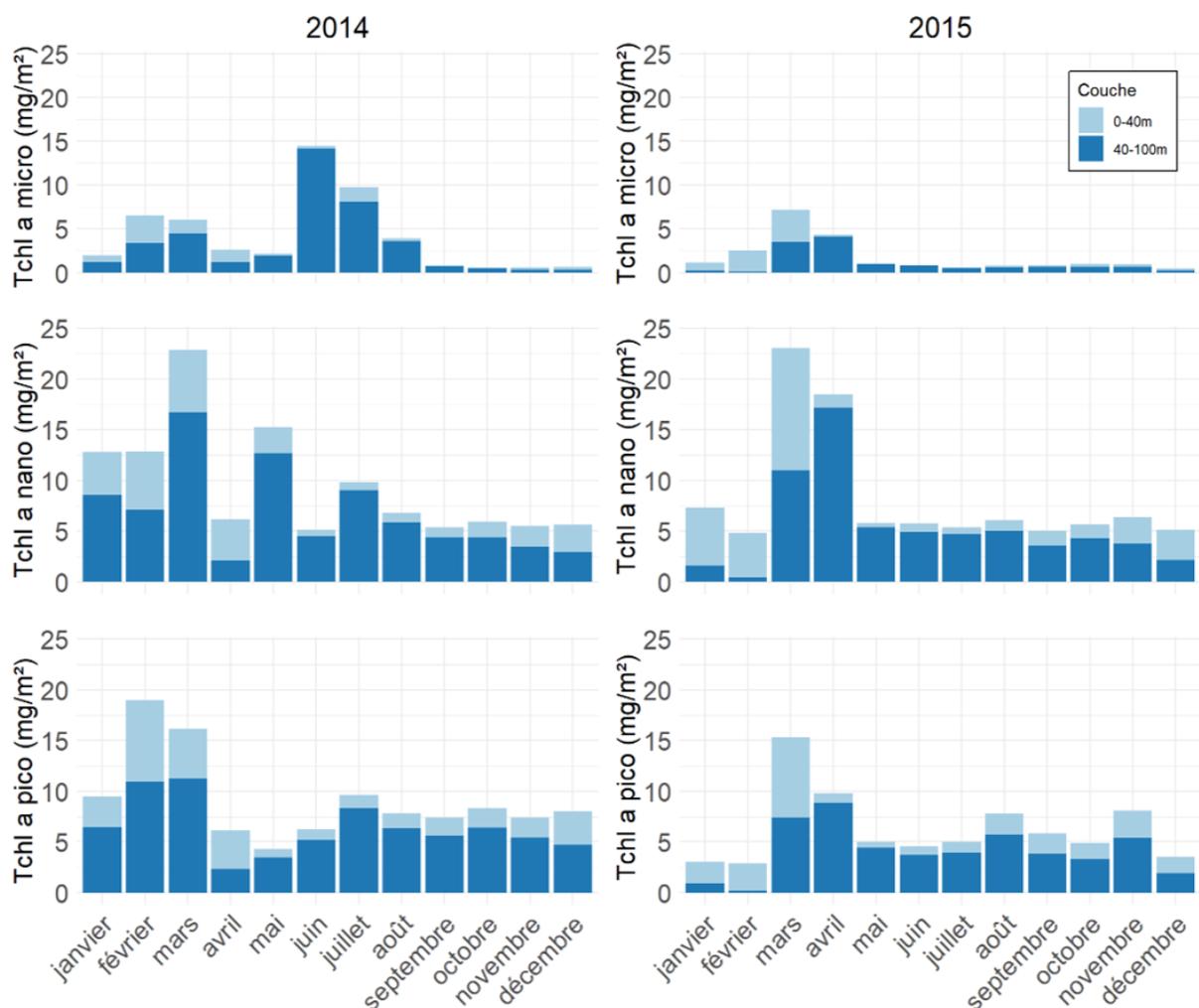


Figure 23 : Concentrations intégrées sur 0-100 m de la chlorophylle *a* associées à chaque classe de taille du phytoplancton : microphytoplancton (<20 µm), nanophytoplancton (entre 2 et 20 µm) et picophytoplancton (< 2 µm)

D'après les concentrations en chlorophylle *a* associée à chaque classe de taille intégrées entre 0 et 100 m de profondeur (Figure 23), le nanophytoplancton est la classe de taille dominante en

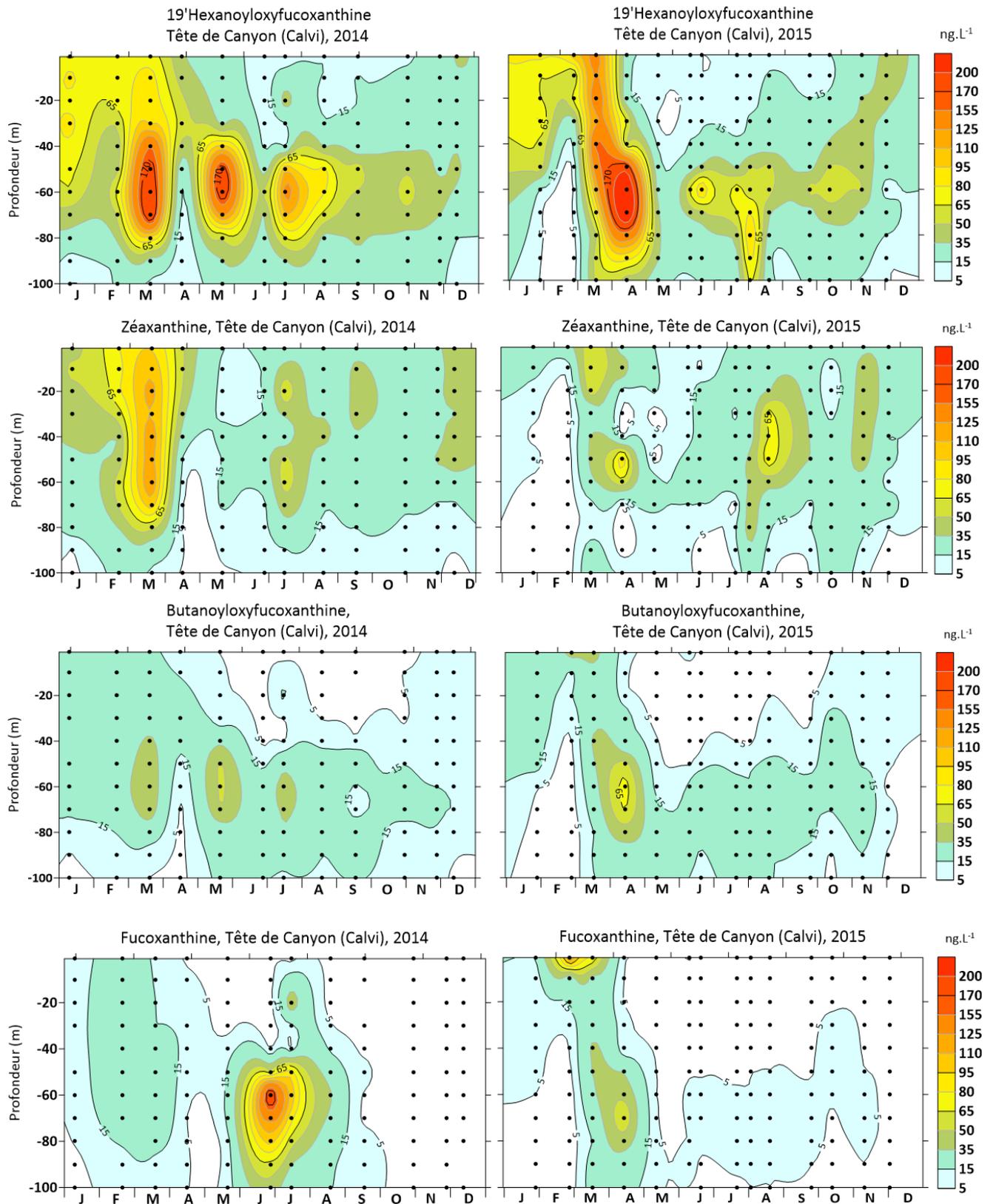
terme de biomasse au point Tête de Canyon. La concentration en chlorophylle *a* du picophytoplancton est légèrement moins importante mais a des concentrations similaires au nanophytoplancton. Le microphytoplancton est nettement moins présent sur ce site, sauf en juin 2014 où sa concentration en chlorophylle *a* associée est la plus importante.

5.4. Evolution saisonnière de la distribution verticale des pigments phytoplanctoniques diagnostiques

Afin de savoir comment adapter ou développer des indicateurs de qualité du milieu marin méditerranéen à partir du phytoplancton, l'objectif maintenant est d'établir un bilan annuel de la structure verticale des communautés phytoplanctoniques et de caractériser des changements éventuels dans les groupes fonctionnels phytoplanctoniques. Les groupes fonctionnels sont approchés par leur signature pigmentaire. L'étude de la distribution verticale des groupes fonctionnels passe donc ici par l'étude de la distribution des pigments diagnostiques.

Sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau au point Tête de Canyon, les principaux caroténoïdes présents sont la fucoxanthine, associée au microphytoplancton, l'hexanoyloxyfucoxanthine, la butanoyloxyfucoxanthine, l'alloxanthine et la prasinoxanthine, associées au nanophytoplancton, et la zéaxanthine, associée au picophytoplancton. Parmi les chlorophylles mesurées, et à l'exclusion de la chlorophylle *a*, la chlorophylle *b* totale et la divinyl-chlorophylle *a* sont les plus importants.

Les concentrations des pigments varient au fil des mois et sur la profondeur. Les cartes en Figure 24 présentent les variations de concentration des différents pigments diagnostiques de 0 à 100 m.



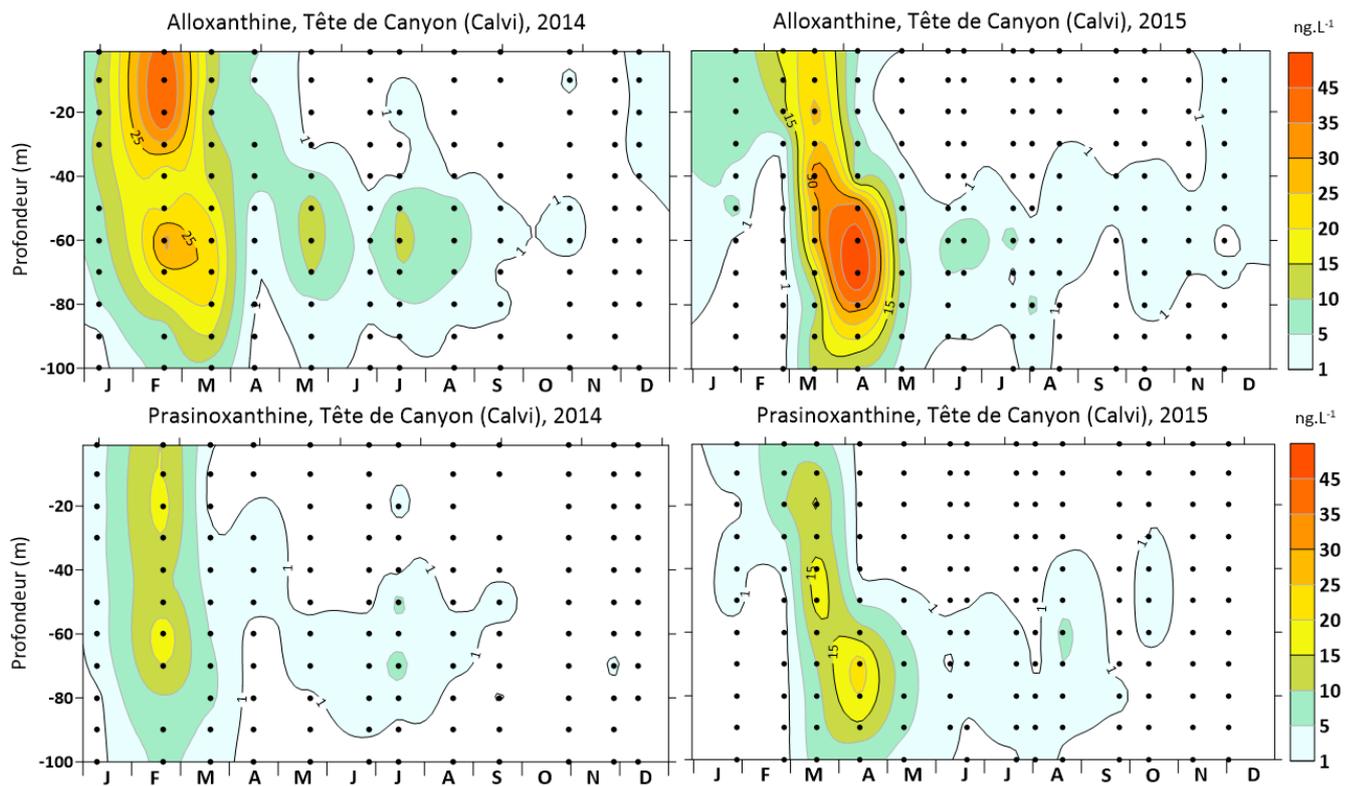


Figure 24 : Distribution spatio-temporelle des caroténoïdes mesurés in situ à la Tête de Canyon (Calvi) en 2014 (gauche) et 2015 (droite) par HPLC. Les prélèvements sont représentés par les points, et interpolés par krigeage.

La distribution de l'hexanoyloxyfucoxanthine suit le profil de la chlorophylle *a* totale. En effet, ce pigment est le plus abondant et est majoritaire dans la composition phytoplanctonique, hormis en juillet-août-septembre en surface (Figure 24, Figure 27). Il en est de même pour la butanoyloxyfucoxanthine. On retrouve le bloom en surface qui débute en novembre et atteint son maximum en février-mars. Le reste de l'année, la concentration est assez faible en surface pour ces deux pigments. Le maximum de concentration de ces pigments se trouve autour de 60 m de profondeur, la majorité de l'année.

La zéaxanthine n'a pas un profil similaire. Elle est plus abondante dans le haut de la colonne d'eau, contrairement aux autres pigments qui ont tendance à avoir une concentration plus importante à la profondeur du DCM hors période de bloom (Figure 24).

La concentration de la fucoxanthine augmente en surface en février et sur toute la colonne d'eau en février-mars lors du bloom en 2014 et en 2015. Cependant un maximum apparaît en profondeur en juin 2014 (Figure 24).

L'alloxanthine et la prasinoxanthine sont des pigments nettement moins abondants. Ils sont tous les deux présents tout le long de la colonne d'eau de janvier à mars en 2014, et de mars à début

mai en 2015. L'augmentation de leur concentration est décalée entre les deux années de la même façon que l'augmentation de la chlorophylle *a* totale lors du bloom. Le reste de l'année, ces deux pigments sont à peine présents, y compris au niveau du DCM (Figure 24).

Au niveau des chlorophylles, la chlorophylle *b* totale et la divinyl-chlorophylle *a* sont bien présentes sur ce site en 2014 et 2015.

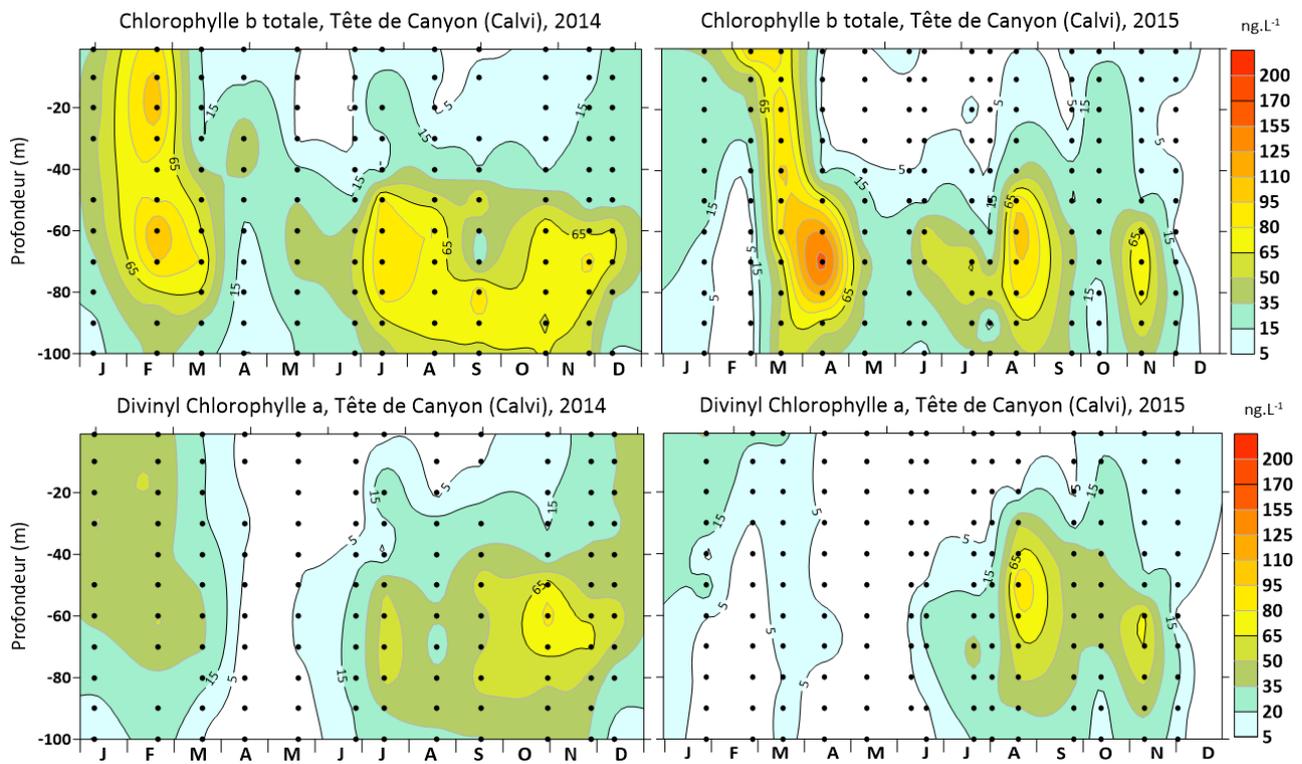


Figure 25 : Distribution spatio-temporelle des chlorophylles mesurées par HPLC à le Tête de Canyon en 2014 et 2015.

La chlorophylle *b* totale suit globalement le même profil que celui de la chlorophylle *a* totale (Figure 25). Le profil de la chlorophylle *b* totale est particulièrement similaire à celui de la chlorophylle *a* totale en 2015. En 2014, la répartition de ce pigment est un peu différente de la Tchl *a* au niveau du DCM : la concentration en Tchl *b* est plus importante de juillet à décembre, tandis que celle de la Tchl *a* est plus importante de mai à août à cette profondeur. Ce décalage n'est pas retrouvé en 2015.

La divinyl-chlorophylle *a* a une distribution verticale fort différente de la chlorophylle *a* totale. Ce pigment est absent en avril et mai sur toute la colonne d'eau. Il est le plus abondant la deuxième partie de l'année de juillet à début décembre sous les 40 m de profondeur. La divinyl-chlorophylle *a* est peu présente dans les premiers mètres de la colonne d'eau. Elle est mesurée en janvier et février, et dans une moindre mesure de septembre à décembre.

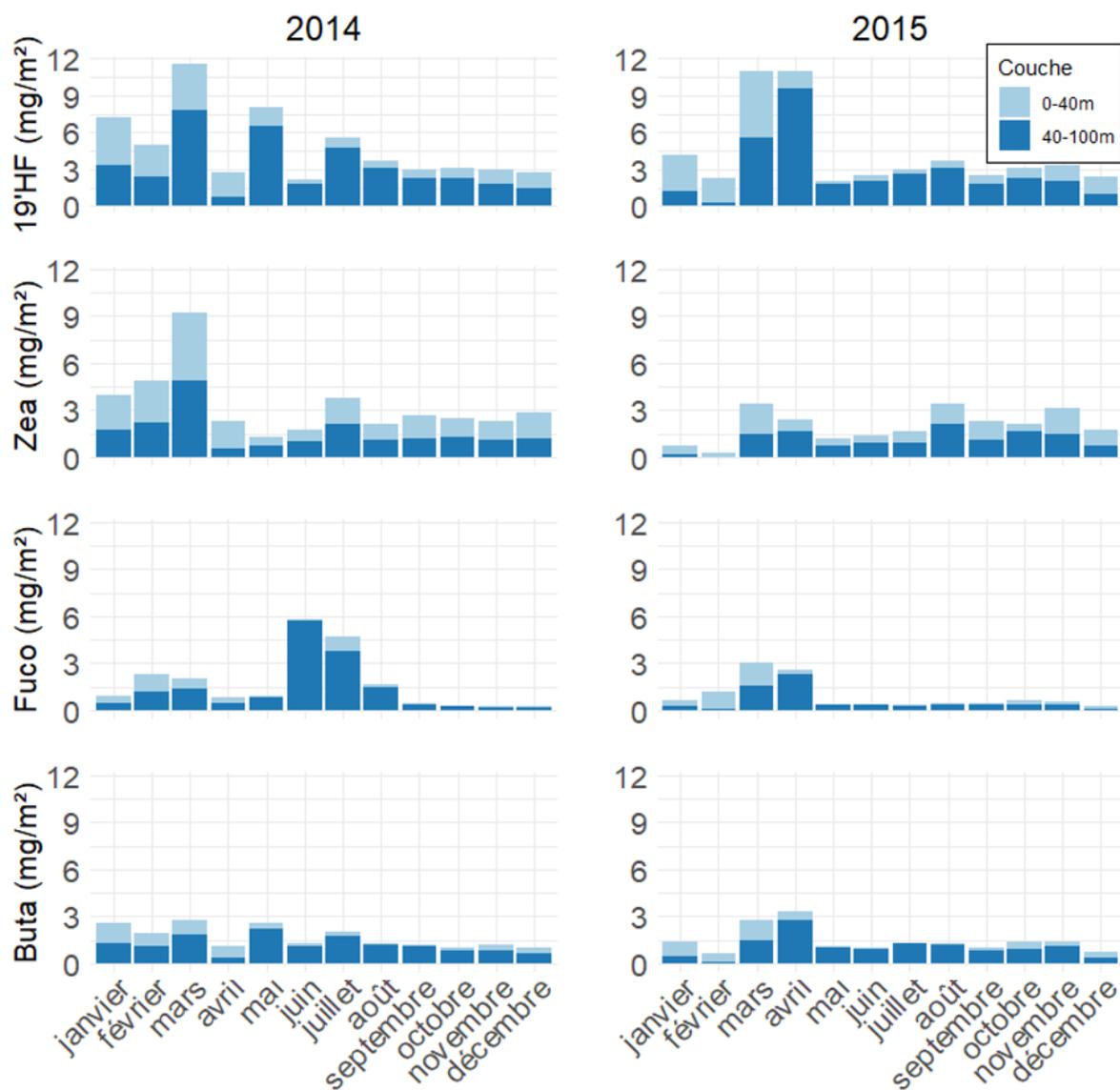


Figure 26 : Concentration intégrée entre 0 et 100 m de profondeur des principaux caroténoïdes en 2014 et en 2015, sur les mesures in situ au point Tête de Canyon.

Les caroténoïdes majoritaires à l'échelle annuelle entre 0 et 100 m de profondeur sont l'hexanoyloxyfucoxanthine, la zéaxanthine et la fucoxanthine (Figure 26). Leurs concentrations sont plus importantes au début de l'année, et sont maximales en mars. La fucoxanthine fait exception en 2014 avec des concentrations plus élevées en juin et juillet.

La distribution verticale des pigments montre des variations, plus ou moins marquées selon les pigments, au cours de l'année. L'hexanoyloxyfucoxanthine, la fucoxanthine, l'alloxanthine et la prasinoxanthine sont des pigments avec une forte variation saisonnière. Au contraire, la zéaxanthine et la butanoyloxyfucoxanthine ont des variations saisonnières moins marquées.

La Figure 27 montre des changements dans les proportions de la composition pigmentaire, entre 0 et 40 m et entre 40 et 100 m. La péridinine a été ajoutée sur ce graphique afin de visualiser sa

part dans la composition pigmentaire sur ce site, étant donné qu'il s'agit d'un pigment utilisé dans certains indicateurs de qualité du milieu marin déjà existants.

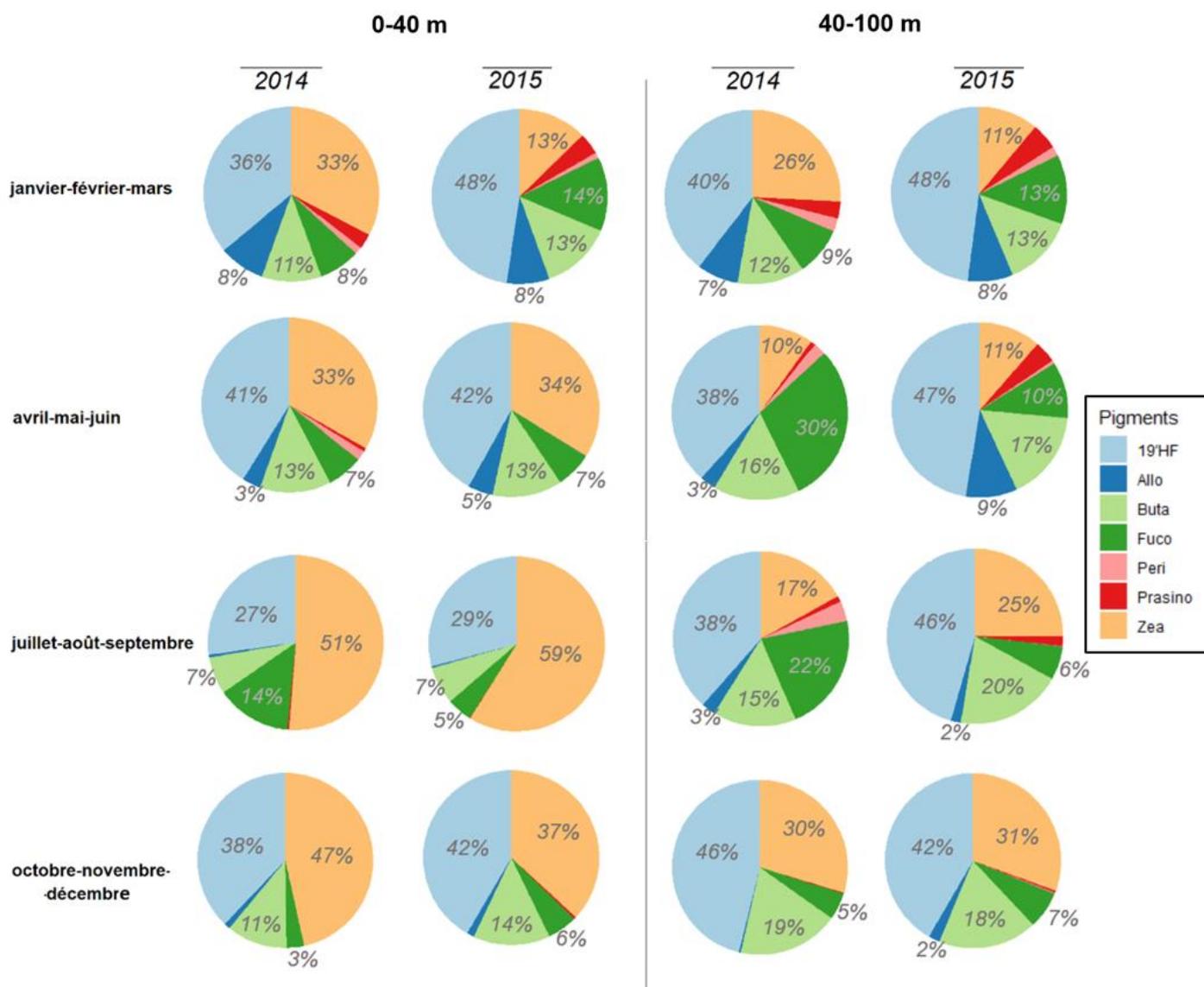


Figure 27 : Proportion des caroténoïdes à chaque saison en 2014 et 2015, intégrés entre 0 et 40 m et entre 40 et 100 m de profondeur

Comme mis en évidence sur les cartes de distribution spatio-temporelle, la composition pigmentaire est dominée en hiver par l'hexanoyloxyfucoxanthine, de 0 à 100 m, représentant entre 40 et 50% de la concentration totale des caroténoïdes. L'autre moitié est composée de zéaxanthine, fucoxanthine, butanoyloxyfucoxanthine et alloxanthine. Il est intéressant de noter que la prasinoxanthine est présente quasi uniquement à cette période.

En été, la composition pigmentaire est très différente entre la couche 0-40 m et 40-100 m. La couche supérieure très nettement dominée par la zéaxanthine, suivie par

l'hexanoyloxyfucoxanthine. La couche plus profonde a une composition pigmentaire plus diversifiée, et la zéaxanthine n'est pas le pigment majoritaire.

En fin d'année, la composition est plus homogène entre les deux couches. Elle est dominée par l'hexanoyloxyfucoxanthine et la zéaxanthine.

Les différents pigments ont donc des profils différents le long de la colonne d'eau, et présentent une variabilité interannuelle. Il est important de noter aussi que la distribution des pigments en surface n'est pas révélatrice de leur distribution en profondeur. En effet, certains peuvent être absents en surface mais atteindre leur concentration maximale en profondeur au même moment.

La péridinine contribue très peu à la composition pigmentaire sur le point Tête de Canyon, quelle que soit la profondeur et le moment dans l'année.

6. Discussion

6.1. Aspects méthodologiques

Jeux de données mobilisés et comparabilité

En surface, les données *in situ* et les données satellitaires sont bien corrélées malgré un petit écart entre les données issues de ces deux méthodes. Les données satellitaires sont prises sur une surface centrée sur le point Tête de Canyon, tandis que les mesures *in situ* sont spécifiques au point Tête de Canyon. De plus, les données satellitaires sont des moyennes mensuelles des données prises chaque jour à 12h, alors que les données *in situ* proviennent d'un seul prélèvement ponctuel par mois. Ces différences de méthodes de relevés peuvent expliquer cet écart.

Analyse des tendances et intérêt de l'approche saisonnière

Les tendances globales étudiées sur toute la période de la série temporelle (2012-2021) donnent une information générale sur l'évolution des paramètres sur toute la période. Cependant, cette tendance passe sous silence les informations liées au cycle saisonnier. Les évolutions mois par mois de 2012 à 2021 ont donc été calculées pour avoir une vision plus précise des tendances, de manière à pouvoir quantifier comment ces paramètres (température et chlorophylle *a*) réagissent de façon saisonnière au cours de la période des 10 ans (Tableau 3). La tendance globale et les tendances mensuelles apportent donc des informations complémentaires, et peuvent être différentes.

Plus précisément, les tendances sur la chlorophylle obtenues pour les mois de mars et d'avril vont dans le même sens que la tendance globale mais sont plus fortes, et montrent une baisse importante de la chlorophylle pour ces mois (Tableau 2, Tableau 3). Cependant, en 2012 et en 2015, les concentrations en chlorophylle mesurées sont bien supérieures en mars et avril comparé aux mêmes mois des autres années (Figure 15). Or ces deux années sont au début de la série temporelle étudiée (2012-2021). Partant d'une concentration en chlorophylle élevée, en comparaison les mois de mars et avril des années suivantes ont des concentrations en chlorophylle *a* bien plus faibles ; d'où une tendance à la baisse bien marquée pour mars et avril sur toute la période d'étude. Les tendances mensuelles sont donc facilement influencées par des valeurs de certains mois, étant donné qu'elles sont calculées à partir de 10 données.

6.2. Diminution de la biomasse phytoplanctonique en lien avec l'augmentation de la température au large de la baie de Calvi

De manière globale, une diminution assez faible de la chlorophylle *a* a lieu en surface. Elle est en parallèle de l'augmentation de la température. De façon plus précise, cette variabilité est limitée à certains mois de l'année, principalement en mars et avril (Tableau 3). Cette diminution de la chlorophylle *a* à la fin de l'hiver – début du printemps a également été retrouvée par (Feuilleley et al. 2020) dans le Golfe du Lion. Là aussi, cette variabilité peut être mise en parallèle de l'augmentation de la température en février. Comme l'eau devient plus chaude en février, l'effet du vent est moindre sur le mélange vertical. Les vents vont mélanger les masses d'eau moins profondément dans la colonne d'eau. Comme le mélange sera moins profond, moins de sels nutritifs seront remontés et disponibles dans les couches de surface (Goffart et al. 2002; Macias et al. 2018; Goffart et al. 2015).

Ces variations ont lieu pendant les mois cruciaux pour le développement du phytoplancton car il s'agit de la période du bloom annuel en Méditerranée, qui pourrait alors être plus limitée. Ces variations peuvent avoir des conséquences sur toute la chaîne trophique, puisque l'abondance et la composition du phytoplancton déterminent les ressources alimentaires des niveaux trophiques supérieurs (Lehman 1991; Fenchel 1988; Field et al. 1998).

Une diminution significative au cours des années de la chlorophylle *a* a également été mise en évidence de juin à septembre. Cependant, cette diminution en été ne va pas avoir beaucoup d'impact sur l'écosystème, puisque cette période n'est déjà peu propice au développement du phytoplancton du fait du manque de nutriments en surface.

6.3. Mise en évidence de l'importance du maximum de chlorophylle profond dans les eaux côtières corses

Les profils verticaux réalisés chaque mois en 2014 et en 2015 ont montré une concentration plus élevée en chlorophylle autour de 60 m de profondeur (Figure 20). L'essentiel de la biomasse phytoplanctonique se retrouve en profondeur de mars à novembre. Ces données mettent donc en évidence la présence d'un maximum de chlorophylle profond (DCM) au point Tête de Canyon. Le DCM est une caractéristique des régions à forte stratification thermique (Weston et al. 2005). Cette caractéristique est retrouvée dans d'autres études en Méditerranée

Occidentale et en Mer Ligure (Lavigne et al. 2015; Siokou-Frangou et al. 2010; Goffart et al. 2022).

Une dynamique saisonnière conforme à ce qui est connue de l'écosystème méditerranéen est donc retrouvée le long de la colonne d'eau au point Tête de Canyon.

De décembre à février, le maximum de chlorophylle est en surface. Des études ont montré que cette répartition phytoplanctonique était liée à la quantité de sels nutritifs et de lumière présents le long de la colonne d'eau (Estrada et al. 1993; Marty et al. 2002; Lavigne et al. 2015; Marañón et al. 2021). En hiver, la couche de mélange est profonde et des nutriments sont disponibles sur toute la colonne d'eau. Le phytoplancton va alors se développer en surface, là où l'éclairement est le plus important. La lumière descendant peu dans la colonne d'eau à cette période, étant donné que l'éclairement est faible à ce moment (Figure 11 A) le développement du phytoplancton en profondeur est limité.

Dès mars, l'éclairement est plus important et les nutriments sont encore présents sur toute la colonne d'eau (Figure 11 A). On observe alors un développement du phytoplancton sur la totalité de la colonne d'eau. Le bloom est alors maximal en surface en février-mars.

En avril, les températures se réchauffent en surface, limitant la profondeur de la couche de mélange. Les nutriments s'amenuisent dans la couche de mélange, limitant le développement du phytoplancton en surface. Un maximum de concentration en chlorophylle *a* totale apparaît en profondeur, suite à l'augmentation de l'éclairement et à une concentration en nutriments plus élevée qu'en surface (Estrada et al. 1993; Marty et al. 2002; Lavigne et al. 2015; Marañón et al. 2021). Ce maximum se maintient jusqu'en novembre.

Ce DCM n'avait pas encore été mis en évidence dans les eaux côtières corses. La mise en évidence de la présence de ce DCM ici, montre l'importance de le prendre en compte pour avoir une approche pertinente du fonctionnement de l'écosystème méditerranéen, le phytoplancton apportant des ressources nécessaires aux premiers maillons de la chaîne trophique.

6.4. Caractérisation de la distribution verticale des classes de tailles et des groupes fonctionnels

La classe de taille la plus abondante au point Tête de Canyon est donc le nanophytoplancton, puis le picophytoplancton. Le microphytoplancton, présent uniquement pendant la période du bloom, est la classe de taille minoritaire. La dominance des classes de tailles nano et picophytoplanctonique sur ce site est une caractéristique majeure de la Méditerranée (Dolan et

al. 1999). Ce résultat est lié au caractère oligotrophe de la Méditerranée, car, dans des conditions limitées en nutriments, les petites cellules ont un avantage pour l'absorption des nutriments par rapport aux grandes cellules (Marañón et al. 2021). Ce résultat est particulier par rapport à d'autres régions, comme dans l'Atlantique Nord-Est, où le microphytoplancton est largement dominant (Lambert 2018).

Les classes de tailles sont conditionnées par la succession des principaux groupes fonctionnels phytoplanctoniques identifiés ici par HPLC (Figure 24, Tableau 4).

Tableau 4 : Tableau de synthèse des groupes fonctionnels majoritaires présents en surface et le long de la colonne d'eau à différentes périodes du cycle annuel

	<i>Bloom</i>	<i>Post-bloom</i>	<i>Période stratifiée</i>
<i>Surface</i>	Diatomées (Micro) (40%) Prymnésiophycées (Nano) (30%)	Prymnésiophycées (Nano) (35%) Cyanobactéries (Pico) (35%)	Cyanobactéries (Pico) (62%) Prymnésiophycées (Nano) (25%)
<i>Colonne d'eau</i>	Prymnésiophycées (Nano) (40%) Diatomées (Micro) (15%)	Prymnésiophycées (Nano) (55%) Pélagophycées (Nano-Pico) (20%) Cyanobactéries (Pico) (20%)	Prymnésiophycées (Nano) (45%) Cyanobactéries (Micro) (35%)

Sur le site de la Tête de Canyon, les prymnésiofycées constituent le groupe dominant (hexanoxyfucoxanthine), qui a une taille inférieure à 20 µm (Jeffrey, Wright, et Zapata 2011; Roy et al. 2011; Goffart 2019). Les autres pigments traçant des groupes fonctionnels qui appartiennent au nanophytoplancton sont la butanoxyfucoxanthine, caractéristique des pélagophycées, et l'alloxanthine, caractéristique des cryptophycées. Cependant, la concentration de ces pigments est faible dans les résultats de cette étude. Le nanophytoplancton est donc essentiellement composé des prymnésiofycées.

Dans notre zone d'intérêt, la zéaxanthine est le seul biomarqueur d'un groupe de taille inférieur à 2 µm. Ce pigment est caractéristique des cyanobactéries, composées principalement des *Synechococcus* et *Prochlorococcus*. Les cyanobactéries sont présentes tout au long de l'année et sur toute la colonne. Elles deviennent même le groupe fonctionnel principal en période stratifiée en surface. En effet, il a été montré par Marty et Chiavérini (2002) que *Synechococcus*

est dominant en Mer Ligure dans les couches supérieures pendant les périodes de stratification où malgré la forte oligotrophie, l'espèce se développe, grâce à leurs bonnes capacités d'absorption de nutriments.

Le microphytoplancton (> 20 µm) correspond en Méditerranée aux diatomées et aux dinoflagellés. Or, la péridinine, pigment diagnostique des dinoflagellés est quasi absente ici (Figure 27). On peut donc considérer que la biomasse de microphytoplancton calculée ici correspond à la biomasse de diatomées. Par contre, la distribution verticale de la fucoxanthine, pigment diagnostique des diatomées, ne ressemble pas exactement à celle de la chlorophylle *a* microphytoplanctonique (Figure 22, Figure 24). La fucoxanthine est un pigment diagnostique des diatomées, mais également des pélagophycées, qui n'appartiennent pas au microphytoplancton. Ceci peut expliquer les différences entre ces deux profils verticaux.

Le microphytoplancton est donc composé quasi exclusivement de diatomées ici. Les organismes de plus grandes tailles sont désavantagés par rapport aux organismes de plus petite taille pour l'absorption de nutriments lorsque ceux-ci sont limitants (C. S. Reynolds 2006; Marañón 2015). Les diatomées, avec une taille de cellule relativement grande sont plus abondantes entre 0 et 100 m de janvier à avril en raison de la disponibilité en nutriments plus élevée (Ward et al. 2012; Barton et al. 2013).

Les prymnésiofycées, les cyanobactéries (*Synechococcus* et *Prochlorococcus*) et les diatomées sont les trois groupes fonctionnels les plus abondants dans cette étude. D'autres études réalisées dans le Nord Est de la Méditerranée Occidentale et en Mer Ligure confirment ce résultat (Latasa et al. 2010; Mena et al. 2019).

6.5. Recommandations dans une optique d'adaptation d'indicateur pour la Méditerranée

Les conditions environnementales entraînent de nombreuses variations dans les communautés phytoplanctoniques. Les indicateurs de qualité du milieu doivent donc être adaptés en fonction des caractéristiques de chaque masse d'eau.

Partant de la caractérisation de la distribution verticale des communautés phytoplanctoniques en Mer Ligure, des caractéristiques peuvent être retenues pour adapter les indicateurs de qualité existant pour d'autres régions dans le cadre de la DCE à la Méditerranée.

- Cette étude a montré l'importance du DCM dans les eaux côtières corses à travers des évolutions différentes dans le développement du phytoplancton entre la surface et la colonne

d'eau. Le DCM représente la majorité de la biomasse phytoplanctonique pendant 8 mois de l'année. Il paraît donc important de prendre en compte la colonne d'eau afin de déterminer l'état écologique du milieu méditerranéen.

- Ici, les groupes fonctionnels principaux sont les prymnésiofycées, les cyanobactéries les diatomées et les pélagophycées. Les indicateurs pour la Méditerranée peuvent donc se baser sur ces groupes, et contrairement à ce qui est fait dans d'autres régions (OSPAR 2005; Tett et al. 2008), les dinoflagellés ne sont pas pertinents.

- Cette étude a permis de caractériser l'évolution des communautés phytoplanctoniques, en surface comme en profondeur, dans un site préservé des activités humaines. Il faudrait maintenant compléter cette étude par des données dans des sites perturbés par des activités anthropiques. Cela permettrait de choisir les pigments et les rapports de groupes fonctionnels les plus adéquats pour la construction d'un indicateur de qualité du milieu méditerranéen.

7. Conclusion

Cette étude a permis de faire un état des lieux de la distribution spatio-temporelle de la biomasse phytoplanctonique, des groupes fonctionnels et des classes de taille du phytoplancton, en considérant des périodes longues et ciblées pour avoir une vision plus fine de la variabilité saisonnière en Méditerranée.

Elle a permis de faire ressortir le fonctionnement de l'écosystème phytoplanctonique dans les eaux côtières corses, conforme à ce qu'on retrouve en Méditerranée. Il a été mis en évidence la nécessité, d'un point de vue analytique, de prendre en considération, non seulement des approches globales, mais également saisonnières pour rendre compte de tendances, et en particulier, démontrer que la décroissance de la chlorophylle a en surface était essentiellement associée à une diminution de l'amplitude des efflorescences en mars et avril.

L'étude des classes de tailles et des groupes fonctionnels présents va alimenter les réflexions sur l'adaptation des indicateurs de bon état écologique en Méditerranée. Notamment, cette étude a mis en évidence l'importance du maximum profond de chlorophylle dans le système phytoplanctonique, où la majorité de la biomasse phytoplanctonique s'y retrouve pendant 8 mois de l'année. Il est donc important d'intégrer la dimension verticale de la colonne d'eau pour avoir une approche fiable et réaliste de la dynamique phytoplanctonique et du fonctionnement de l'écosystème planctonique.

Il a aussi été mis en avant la dominance des petites classes de tailles dans les communautés phytoplanctoniques, en lien avec l'oligotrophie de la Méditerranée, ainsi que les variations saisonnières plus ou moins fortes des groupes fonctionnels principaux en Méditerranée. Ces conclusions vont permettre d'alimenter les réflexions sur les travaux d'adaptations des indicateurs de bon état écologique en Méditerranée.

Afin de déterminer précisément les groupes fonctionnels à utiliser dans la construction d'un indicateur de qualité du milieu méditerranéen, il serait intéressant de compléter cette étude par un suivi pigmentaire dans un site impacté par des activités anthropiques. Cela permettrait d'identifier les groupes fonctionnels répondant bien aux pressions anthropiques, et donc à utiliser pour suivre le bon état écologique des milieux en Méditerranée.

La diminution de la biomasse phytoplanctonique en mars-avril observée au cours des années soulève des interrogations quant à l'évolution des communautés phytoplanctoniques, tant en abondance que dans leur composition, et *in fine*, se pose la question de l'évolution de tout

l'écosystème. Ce constat souligne l'impact possible des variations environnementales à long terme, mais il faudrait étendre l'étude à des périodes plus longues.

8. Bibliographie

- Barton, Andrew D., Andrew J. Pershing, Elena Litchman, Nicholas R. Record, Kyle F. Edwards, Zoe V. Finkel, Thomas Kiørboe, et Ben A. Ward. 2013. « The Biogeography of Marine Plankton Traits ». *Ecology Letters* 16 (4): 522-34. <https://doi.org/10.1111/ele.12063>.
- Behrenfeld, Michael J., Robert T. O'Malley, David A. Siegel, Charles R. McClain, Jorge L. Sarmiento, Gene C. Feldman, Allen J. Milligan, Paul G. Falkowski, Ricardo M. Letelier, et Emmanuel S. Boss. 2006. « Climate-Driven Trends in Contemporary Ocean Productivity ». *Nature* 444 (7120): 752-55. <https://doi.org/10.1038/nature05317>.
- Belin, Catherine, Alice Lamoureux, et Dominique Soudant. 2014. « Evaluation de la qualité des eaux littorales de la France métropolitaine pour l'élément de qualité Phytoplancton dans le cadre de la DCE. Etat des lieux des règles d'évaluation, et résultats pour la période 2007-2012 », 159.
- Bethoux, J. P, B Gentili, P Morin, E Nicolas, C Pierre, et D Ruiz-Pino. 1999. « The Mediterranean Sea: A Miniature Ocean for Climatic and Environmental Studies and a Key for the Climatic Functioning of the North Atlantic ». *Progress in Oceanography* 44 (1): 131-46. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(99)00023-3).
- Bosc, E., A. Bricaud, et D. Antoine. 2004. « Seasonal and Interannual Variability in Algal Biomass and Primary Production in the Mediterranean Sea, as Derived from 4 Years of SeaWiFS Observations ». *Global Biogeochemical Cycles* 18 (1). <https://doi.org/10.1029/2003GB002034>.
- Claustre, Hervé. 1994. « The Trophic Status of Various Oceanic Provinces as Revealed by Phytoplankton Pigment Signatures ». *Limnology and Oceanography* 39 (5): 1206-10. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1206>.
- Crombet, Y., K. Leblanc, B. Quéguiner, T. Moutin, P. Rimmelin, J. Ras, H. Claustre, N. Leblond, L. Oriol, et M. Pujo-Pay. 2011. « Deep Silicon Maxima in the Stratified Oligotrophic Mediterranean Sea ». *Biogeosciences* 8 (2): 459-75. <https://doi.org/10.5194/bg-8-459-2011>.
- Cuttelod, Annabelle, V. García, Dania Abdul Malak, Helen Temple, et Vineet Katariya. 2008. « The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat ». *Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species*, janvier, 89-101.
- D'Elbée, Jean. 2016. *Mémento de planctonologie marine*. Editions Quae.
- Dolan, J. R., F. Vidussi, et H. Claustre. 1999. « Planktonic Ciliates in the Mediterranean Sea: Longitudinal Trends ». *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 46 (12): 2025-39. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00043-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00043-6).
- Dubois-Dauphin, Quentin. 2016. « Restitution de l'hydrologie de l'Atlantique Nord-Est et de la Méditerranée occidentale depuis la dernière période glaciaire à partir de la composition isotopique du néodyme mesurée dans l'eau de mer et les coraux d'eau froide ».
- Estrada, Marta, Celia Marrasé, Mikel Latasa, Elisa Berdalet, Maximino Delgado, et Tecla Riera. 1993. « Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean ». *Marine Ecology Progress Series* 92 (3): 289-300.
- Fenchel, Tom. 1988. « Marine Plankton Food Chains ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 19-38.
- Feuilloley, Guillaume, Jean-Marc Fromentin, Lars Stemmann, Hervé Demarcq, Claude Estournel, et Claire Saraux. 2020. « Concomitant Changes in the Environment and

- Small Pelagic Fish Community of the Gulf of Lions ». *Progress in Oceanography* 186 (juillet): 102375. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102375>.
- Field, Christopher B., Michael J. Behrenfeld, James T. Randerson, et Paul Falkowski. 1998. « Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components ». *Science* 281 (5374): 237-40. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>.
- Garrido, Marie, Barbara Koeck, Anne Goffart, Amandine Collignon, Jean-Henri Hecq, Sylvia Agostini, Bernard Marchand, Pierre Lejeune, et Vanina Pasqualini. 2014. « Contrasting Patterns of Phytoplankton Assemblages in Two Coastal Ecosystems in Relation to Environmental Factors (Corsica, NW Mediterranean Sea) ». *Diversity* 6 (2): 296-322. <https://doi.org/10.3390/d6020296>.
- Gasol, Josep M., Clara Cardelús, Xosé Anxelu G. Morán, Vanessa Balagué, Irene Forn, Cèlia Marrasé, Ramon Massana, et al. 2016. « Seasonal Patterns in Phytoplankton Photosynthetic Parameters and Primary Production at a Coastal NW Mediterranean Site ». *Scientia Marina* 80 (S1): 63-77. <https://doi.org/10.3989/scimar.04480.06E>.
- Giorgi, F. 2006. « Climate Change Hot-Spots ». *Geophysical Research Letters* 33 (8). <https://doi.org/10.1029/2006GL025734>.
- Goffart, Anne. 2010. « Convention Onema-Ifremer: Mise Au Point de l'indice Composition Dans Le Cadre de l'indicateur Phytoplancton, Les Indices de Composition Phytoplanctonique En Eaux Cotières. »
- Goffart, Anne. 2019. « Consolidation de l'indice de composition phytoplanctonique ICPP Médit pour les eaux côtières méditerranéennes ». Rapport final de l'action 1 du projet « Indicateur de composition phytoplanctonique », Convention de subvention ONEMA – Université de Liège. Agence Française pour la Biodiversité. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/235028>.
- Goffart, Anne, Jean-Henri Hecq, et Louis Legendre. 2002. « Changes in the Development of the Winter-Spring Phytoplankton Bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the Last Two Decades: A Response to Changing Climate? » *Marine Ecology Progress Series* 236 (juillet): 45-60. <https://doi.org/10.3354/meps236045>.
- Goffart, Anne, Jean-Henri Hecq, et Louis Legendre. 2015. « Drivers of the Winter–Spring Phytoplankton Bloom in a Pristine NW Mediterranean Site, the Bay of Calvi (Corsica): A Long-Term Study (1979–2011) ». *Progress in Oceanography* 137 (septembre): 121-39. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.05.027>.
- Goffart, Anne, Dorothée Vincent, Marion Vilain, et Eric Goberville. 2022. « Adaptation méthodologique de l'indicateur PH2 - Phytoplancton en Méditerranée : 1ère partie; Synthèse des spécificités de la Méditerranée : paramètres abiotiques et biomasse phytoplanctonique totale (chl a) ».
- Graham, James E., Lee W. Wilcox, et Linda E. Graham. 2008. *Algae*. 2nd edition. San Francisco, Calif. Munich: Benjamin Cummings.
- Harrell Jr, Frank E. 2022. « Harrell Miscellaneous ». 19 avril 2022. <https://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/Hmisc.pdf>.
- Hirsch, R. M., J. R. Slack, et R. A. Smith. 1982. « Techniques of trend analysis for monthly water quality data ». *Water Resources Research* 18 (1): 107-21.
- Husson, Francois, Julie Josse, et Sébastien Lê. 2008. « FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis ». *Journal of Statistical Software* 25 (mars). <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Jeffrey, S. W., Simon W. Wright, et Manuel Zapata. 2011. « Microalgal classes and their signature pigments ». In *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*, édité par Carole A. Llewellyn, Einar Skarstad Egeland, Geir Johnsen, et Suzanne Roy, 3-77. Cambridge Environmental Chemistry

- Series. Cambridge: Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511732263.004>.
- Jousseaume, Matthieu, Arnaud Abadie, Marc Binard, Renzo Biondo, Alberto Borges, Amandine Collignon, W. Champenois, et al. 2014. *STARE-CAPMED (STAtion of Reference and rEsearch on Change of local and global Anthropogenic Pressures on Mediterranean Ecosystems Drifts) : Rapport d'activité – Année 2013*.
- Lambert, Luis. 2018. « Distribution des pigments phytoplanctoniques sur les eaux côtières de Bretagne ». <https://archimer.ifremer.fr/doc/00436/54806/56287.pdf>.
- Latasa, Mikel, Renate Scharek, Montserrat Vidal, Gemma Vila-Reixach, Andrés Gutiérrez-Rodríguez, Mikhail Emelianov, et Josep M. Gasol. 2010. « Preferences of Phytoplankton Groups for Waters of Different Trophic Status in the Northwestern Mediterranean Sea ». *Marine Ecology Progress Series* 407 (mai): 27-42. <https://doi.org/10.3354/meps08559>.
- Lavigne, H., F. D'Ortenzio, M. Ribera D'Alcalà, H. Claustre, R. Sauzède, et M. Gacic. 2015. « On the Vertical Distribution of the Chlorophyll *a* Concentration in the Mediterranean Sea: A Basin-Scale and Seasonal Approach ». *Biogeosciences* 12 (16): 5021-39. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5021-2015>.
- Lehman, John T. 1991. « Interacting Growth and Loss Rates: The Balance of Top-down and Bottom-up Controls in Plankton Communities ». *Limnology and Oceanography* 36 (8): 1546-54. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.8.1546>.
- « Les vents régionaux méditerranéens - Tempêtes en France métropolitaine ». s. d. Consulté le 19 avril 2022. <http://tempetes.meteo.fr/spip.php?article220>.
- Macias, Diego, Elisa Garcia-Gorriz, et Adolf Stips. 2018. « Deep Winter Convection and Phytoplankton Dynamics in the NW Mediterranean Sea under Present Climate and Future (Horizon 2030) Scenarios ». *Scientific Reports* 8 (1): 6626. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24965-0>.
- Marañón, Emilio. 2015. « Cell Size as a Key Determinant of Phytoplankton Metabolism and Community Structure ». *Annual Review of Marine Science* 7 (1): 241-64. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955>.
- Marañón, Emilio, France Van Wambeke, Julia Uitz, Emmanuel S. Boss, Céline Dimier, Julie Dinasquet, Anja Engel, et al. 2021. « Deep Maxima of Phytoplankton Biomass, Primary Production and Bacterial Production in the Mediterranean Sea ». *Biogeosciences* 18 (5): 1749-67. <https://doi.org/10.5194/bg-18-1749-2021>.
- Marty, Jean-Claude, et Jacques Chiavérini. 2002. « Seasonal and Interannual Variations in Phytoplankton Production at DYFAMED Time-Series Station, Northwestern Mediterranean Sea ». *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Studies at the DYFAMED (France JGOFS) Time-Series Station, N.W. Mediterranean Sea*, 49 (11): 2017-30. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00025-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00025-5).
- Marty, Jean-Claude, Jacques Chiavérini, Marie-Dominique Pizay, et Bernard Avril. 2002. « Seasonal and Interannual Dynamics of Nutrients and Phytoplankton Pigments in the Western Mediterranean Sea at the DYFAMED Time-Series Station (1991–1999) ». *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Studies at the DYFAMED (France JGOFS) Time-Series Station, N.W. Mediterranean Sea*, 49 (11): 1965-85. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00022-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00022-X).
- McLeod, A. I. 2022. « Kendall: Kendall Rank Correlation and Mann-Kendall Trend Test ». <https://CRAN.R-project.org/package=Kendall>.
- Mena, Catalina, Patricia Reglero, Manuel Hidalgo, Eva Sintés, Rocío Santiago, Melissa Martín, Gabriel Moyà, et Rosa Balbín. 2019. « Phytoplankton Community Structure Is Driven by Stratification in the Oligotrophic Mediterranean Sea ». *Frontiers in Microbiology* 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2019.01698>.

- Migon, Christophe, Paul Nival, et Antoine Sciandra. 2021. *La mer Méditerranée face au changement global 1: Conditions de la production phytoplanctonique en mer Ligure*. ISTE Group.
- Millot, C. 1989. « La circulation générale en Méditerranée occidentale : Aperçu de nos connaissances et projets d'études ». *Annales de géographie* 98 (549): 497-515. <https://doi.org/10.3406/geo.1989.20925>.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. da Fonseca, et J. Kent. 2000. « Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities ». *Nature* 403 (6772): 853-58. <https://doi.org/10.1038/35002501>.
- Navarro, Gabriel, Pablo Almaraz, Isabel Caballero, Águeda Vázquez, et Isabel E. Huertas. 2017. « Reproduction of Spatio-Temporal Patterns of Major Mediterranean Phytoplankton Groups from Remote Sensing OC-CCI Data ». *Frontiers in Marine Science* 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2017.00246>.
- Negulescu, Maria-Anna. 2020. « Impact de l'activité touristique sur la biodiversité des communautés phytoplanctoniques méditerranéennes ». <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/9147>.
- Nunes, Sdena, Mikel Latasa, Josep M. Gasol, et Marta Estrada. 2018. « Seasonal and Interannual Variability of Phytoplankton Community Structure in a Mediterranean Coastal Site ». *Marine Ecology Progress Series* 592 (mars): 57-75. <https://doi.org/10.3354/meps12493>.
- Oksanen, Jari, F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P.R. Minchin, et al. 2019. « Package "vegan" ». 1 septembre 2019. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>.
- OSPAR. 2005. « Common Procedure for Identification of the Eutrophication Status of the OSPAR Marine Area ». 2005-3.
- Pairaud, Ivane, Stéphanie Desmare, Julie Gatti, et Isabelle Taupier-Letage. 2012. « Méditerranée occidentale : Etat physique et chimique, Caractéristiques physiques, Courantologie », Caractéristiques et état écologique, , juin. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00330/44111/43682.pdf>.
- Peterson, Brian G, et Peter Carl. 2020. « Econometric Tools for Performance and Risk Analysis ». 6 février 2020. <https://cran.r-project.org/web/packages/PerformanceAnalytics/PerformanceAnalytics.pdf>.
- Raybaud, Virginie. 2009. « Modélisation de l'écosystème pélagique en mer Ligure. Application à la campagne DYNAPROC 2 (Sep-Oct 2004). », août, 391.
- Reynolds, C. S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, Colin S., Vera Huszar, Carla Kruk, Luigi Naselli-Flores, et Sergio Melo. 2002. « Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton ». *Journal of Plankton Research* 24 (5): 417-28. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>.
- Richir, Jonathan, Arnaud Abadie, Marc Binard, Renzo Biondo, Pierre Boissery, Alberto Borges, Nicolas Cimiterra, et al. 2015. *STARECAPMED (STAtion of Reference and rEsearch on Change of local and global Anthropogenic Pressures on Mediterranean Ecosystems Drifts) - Année 2014. Rapport de recherches*.
- Riebesell, U., K. G. Schulz, R. G. J. Bellerby, M. Botros, P. Fritsche, M. Meyerhöfer, C. Neill, et al. 2007. « Enhanced Biological Carbon Consumption in a High CO₂ Ocean ». *Nature* 450 (7169): 545-48. <https://doi.org/10.1038/nature06267>.
- Roy, Suzanne, Carole A. Llewellyn, Einar Skarstad Egeland, et Geir Johnsen. 2011. *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*. Cambridge University Press.

- Sakallı, Abdulla. 2017. « Sea Surface Temperature Change in the Mediterranean Sea under Climate Change: A Linear Model for Simulation of the Sea Surface Temperature up to 2100 ». https://doi.org/10.15666/aeer/1501_707716.
- Siokou-Frangou, I., U. Christaki, M. G. Mazzocchi, M. Montresor, MRibera d'Alcala, D. Vaque, et A. Zingone. 2010. « Plankton in the Open Mediterranean Sea: A Review ». *Biogeosciences* 7 (5): 1543-86.
- Tett, P., C. Carreira, D. K. Mills, S. van Leeuwen, J. Foden, E. Bresnan, et R. J. Gowen. 2008. « Use of a Phytoplankton Community Index to assess the health of coastal waters ». *ICES Journal of Marine Science* 65 (8): 1475-82. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn161>.
- Uitz, Julia, Hervé Claustre, André Morel, et Stanford B. Hooker. 2006. « Vertical Distribution of Phytoplankton Communities in Open Ocean: An Assessment Based on Surface Chlorophyll ». *Journal of Geophysical Research: Oceans* 111 (C8). <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>.
- Vidussi, F., H. Claustre, B.B. Manca, A. Luchetta, et J.-C. Marty. 2001. « Phytoplankton Pigment Distribution in Relation to Upper Thermocline Circulation in the Eastern Mediterranean Sea during Winter ». *Journal of Geophysical Research: Oceans* 106 (C9): 19939-56. <https://doi.org/10.1029/1999jc000308>.
- Ward, B. A., S. Dutkiewicz, O. Jahn, et M. J. Follows. 2012. « A Size-Structured Food-Web Model for the Global Ocean ». *Limnology and Oceanography* 57 (6): 1877-91. <https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.6.1877>.
- Weston, K., L. Fernand, D. K. Mills, R. Delahunty, et J. Brown. 2005. « Primary production in the deep chlorophyll maximum of the central North Sea ». *Journal of Plankton Research* 27 (9): 909-22. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi064>.
- Zapata, Manuel, Francisco Rodríguez, et José L. Garrido. 2000. « Separation of Chlorophylls and Carotenoids from Marine Phytoplankton: A New HPLC Method Using a Reversed Phase C8 Column and Pyridine-Containing Mobile Phases ». *Marine Ecology Progress Series* 195 (mars): 29-45. <https://doi.org/10.3354/meps195029>.

Annexes

Annexe I : Script du test a posteriori des PERMANOVA

```
pairwise.adonis <- function(x,factors, sim.function = 'vegdist', sim.method = 'bray', p.adjust.m
='bonferroni')
{
  library(vegan)

  co = combn(unique(as.character(factors)),2)
  pairs = c()
  F.Model =c()
  R2 = c()
  p.value = c()

  for(elem in 1:ncol(co)){
    if(sim.function == 'daisy'){
      library(cluster); x1 = daisy(x[factors %in%
c(co[1,elem],co[2,elem]),],metric=sim.method)
    } else {x1 = vegdist(x[factors %in%
c(co[1,elem],co[2,elem]),],method=sim.method)}

    ad = adonis(x1 ~ factors[factors %in% c(co[1,elem],co[2,elem])]);
    pairs = c(pairs,paste(co[1,elem],'vs',co[2,elem]));
    F.Model =c(F.Model,ad$aov.tab[1,4]);
    R2 = c(R2,ad$aov.tab[1,5]);
    p.value = c(p.value,ad$aov.tab[1,6])
  }

  p.adjusted = p.adjust(p.value,method=p.adjust.m)
  sig = c(rep("",length(p.adjusted)))
  sig[p.adjusted <= 0.05] <- '.'
  sig[p.adjusted <= 0.01] <- '*'
  sig[p.adjusted <= 0.001] <- '**'
  sig[p.adjusted <= 0.0001] <- '***'

  pairw.res = data.frame(pairs,F.Model,R2,p.value,p.adjusted,sig)
  return(pairw.res)
}
```