



OFB
OFFICE FRANÇAIS
DE LA BIODIVERSITÉ



Adaptation méthodologique de l'indicateur PH2 - Phytoplancton en Méditerranée :
1^{ère} partie

**Synthèse des spécificités de la Méditerranée : paramètres abiotiques et biomasse
phytoplanctonique totale (chl α)**

Mai 22

Anne GOFFART, Dorothée VINCENT, Marion VILAIN, Eric GOBERVILLE

A.Goffart@uliege.be

TABLE DES MATIERES

<i>Résumé</i>	2
<i>Introduction</i>	4
1. Principales caractéristiques abiotiques de la Méditerranée	4
1.1 Géographie, bathymétrie, vents dominants et apports fluviaux	4
1.2 Bilan hydrique et circulation de surface à l'échelle de la Méditerranée	7
1.3 Cas particulier de la circulation en Mer Ligure	9
1.4 Cas particulier de la circulation en Mer Tyrrhénienne.....	10
1.5 Cas particulier de la circulation dans le Golfe du Lion	11
1.6 Température de l'eau	13
1.7 Salinité	15
1.8 Profondeur de la couche de mélange	16
1.9 Sels nutritifs	17
2. Principales caractéristiques de la distribution de la biomasse phytoplanctonique en Méditerranée	20
2.1 Distribution de surface de la biomasse phytoplanctonique (chl <i>a</i>)	20
2.2 Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique (chl <i>a</i>)	23
3. Conclusions et perspectives	26
4. Liste des tableaux et figures	26
5. Références	27

RESUME

L'évaluation DCSMM de l'état écologique des Habitats pélagiques repose sur le seul critère D1C6 dans les 4 sous-régions marines françaises (Manche - Mer du Nord, Mers Celtiques, Golfe de Gascogne et Méditerranée Occidentale). Les 3 indicateurs utilisés (PH1, PH2 et PH3) ont été développés par OSPAR pour l'Atlantique Nord-Est. Ils ciblent les caractéristiques des communautés phyto- et zooplanctoniques dont l'organisation est contrôlée par les facteurs abiotiques et biotiques propres à chaque sous-région marine. Les fortes spécificités du milieu pélagique méditerranéen n'ont pas été prises en compte lors de l'évaluation 2018. Cette note synthétise les principales caractéristiques abiotiques de la Méditerranée et leurs impacts sur le développement de la biomasse phytoplanctonique totale (chl *a*). Il est rappelé en particulier que :

- La Méditerranée est un bassin d'évaporation, où les apports d'eau douce ne compensent pas les pertes dues à l'évaporation. Le déficit en eau (≈ 1 m par an) est comblé par une entrée d'Eau Atlantique qui pénètre en surface en Méditerranée par le détroit de Gibraltar. Le flux entrant d'Eau Atlantique, le stress lié aux vents et la bathymétrie contrôlent la circulation de surface de toute la Méditerranée.
- Les forçages hydrodynamiques contraignent les distributions horizontale et verticale de la biomasse phytoplanctonique. La distribution horizontale du phytoplancton est caractérisée par une hétérogénéité spatiale importante.
- L'oligotrophie de la Méditerranée augmente d'Ouest en Est. En Méditerranée Occidentale, elle est modulée par une série de processus physiques (gyres, systèmes frontaux, ondes internes, ...) qui agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et enrichissent la couche de surface en nutriments.
- Dans la ZEE française, et à l'exception de la région du delta du Rhône, les eaux du large sont plus riches en nutriments et en phytoplancton que les eaux côtières.
- Du printemps à la fin de l'automne, une thermocline saisonnière isole les eaux chaudes de surface des eaux froides présentes en profondeur. Durant cette période, les eaux situées au-dessus de la thermocline sont épuisées en nutriments et en phytoplancton dans toutes les zones du large.
- Une caractéristique majeure du phytoplancton méditerranéen est la présence d'un maximum profond de chlorophylle (« Deep Chlorophyll Maximum », DCM) pendant toute la période stratifiée. Le DCM est observé dans toute la Méditerranée. Il est situé sous la thermocline et n'est pas détecté par les satellites. Le DCM est une entité dynamique dont les caractéristiques sont contrôlées par les variables abiotiques du milieu. Il constitue la source de nourriture principale pour le zooplancton 6 à 8 mois par an, et attire une partie de l'ichtyoplancton qui s'y rassemble pour profiter de l'agrégation de nourriture. Le DCM a donc un rôle essentiel dans le fonctionnement du milieu pélagique méditerranéen.

Les éléments présentés dans ce travail montrent la nécessité :

- (i) d'intégrer la dimension verticale de la colonne d'eau dans l'évaluation DCSMM de l'état écologique des Habitats pélagiques méditerranéens,
- (ii) d'adapter l'indicateur PH2-Phytoplancton en intégrant la dimension verticale afin de tendre vers une évaluation réaliste de l'état des Habitats pélagiques méditerranéens.

INTRODUCTION

L'évaluation DCSMM de l'atteinte du bon état écologique des Habitats pélagiques repose sur le seul critère D1C6 dans les 4 sous-régions marines françaises (Manche - Mer du Nord, Mers Celtiques, Golfe de Gascogne et Méditerranée Occidentale). Les 3 indicateurs utilisés pour décrire l'état écologique des Habitats pélagiques (PH1, PH2 et PH3) sont des indicateurs de surveillance développés par OSPAR pour l'Atlantique Nord-Est. Ces indicateurs ciblent les caractéristiques des communautés phyto- et zooplanctoniques dont l'organisation est contrôlée par les facteurs abiotiques et biotiques propres à chaque sous-région marine. A ce jour, les fortes spécificités des communautés planctoniques de la Méditerranée n'ont pas été prises en compte lors du développement et des calculs des indicateurs. Ceux-ci doivent être adaptés afin de rendre compte des spécificités de l'écosystème méditerranéen et de fait, tendre vers une évaluation réaliste de l'état des Habitats pélagiques méditerranéens.

Cette note vise à synthétiser (i) les principales caractéristiques physiques, climatologiques et chimiques de la Méditerranée, et de la partie française en particulier, et (ii) l'impact de ces contraintes abiotiques sur les variations horizontales, verticales et temporelles du développement de la biomasse phytoplanctonique.

1. PRINCIPALES CARACTERISTIQUES ABIOTIQUES DE LA MEDITERRANEE

1.1 Géographie, bathymétrie, vents dominants et apports fluviaux

La Méditerranée est une mer semi-fermée qui s'étend d'Ouest en Est sur environ 4 000 km. Elle se divise en deux régions bien individualisées, la Méditerranée Occidentale et la Méditerranée Orientale séparées par le canal de Sicile (**Figure 1**) dont la topographie complexe est caractérisée par une alternance de seuils, de hauts fonds, de pentes abruptes et de canyons. Le littoral méditerranéen se déroule sur 46 000 km. La Méditerranée Occidentale et la Méditerranée Orientale sont elles-mêmes nettement compartimentés et se divisent en de nombreux bassins. En Méditerranée Occidentale, l'axe Corse - Sardaigne isole la mer Tyrrhénienne des autres zones. La zone économique exclusive (ZEE) méditerranéenne française couvre partiellement le Golfe du Lion, la Mer Ligure et la Mer Tyrrhénienne (**Figure 1**).

La Méditerranée est une mer profonde de 1 500 m de profondeur moyenne. La profondeur maximale, située en Mer Ionienne au large du Péloponnèse, est de 5 121 m. La morphologie bathymétrique de la ZEE française se caractérise globalement par un plateau continental très étroit plongeant rapidement, par un talus abrupt, vers des fonds supérieurs à 2 000 m^a (**Figure 2**). Seul le Golfe du Lion, limité par le Cap de Creus en Catalogne à l'Ouest et le Cap Sicié dans le Var à l'Est, présente un talus continental plus large (**Figure 2**).

^a La profondeur maximale de la Mer Ligure est de 2 600 m.

Figure 1. Principaux bassins de la Méditerranée (d'après Ayache 2016), zoom sur le Nord-Ouest du bassin méditerranéen (d'après Prieur et al. 2021) et limites de la zone économique exclusive française (ZEE) en Méditerranée (pointillés noirs, source : SHOM 2018).

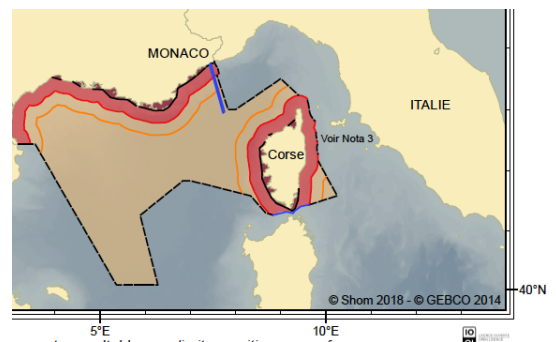
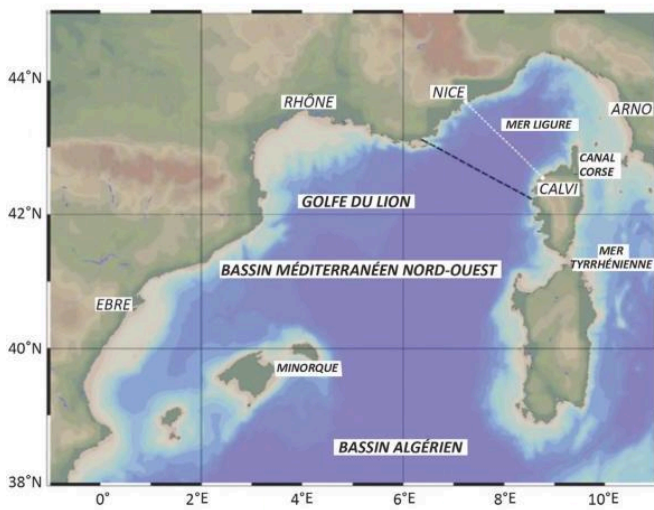
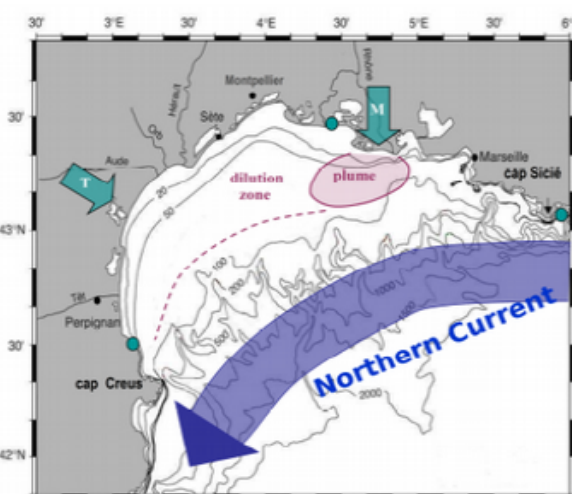
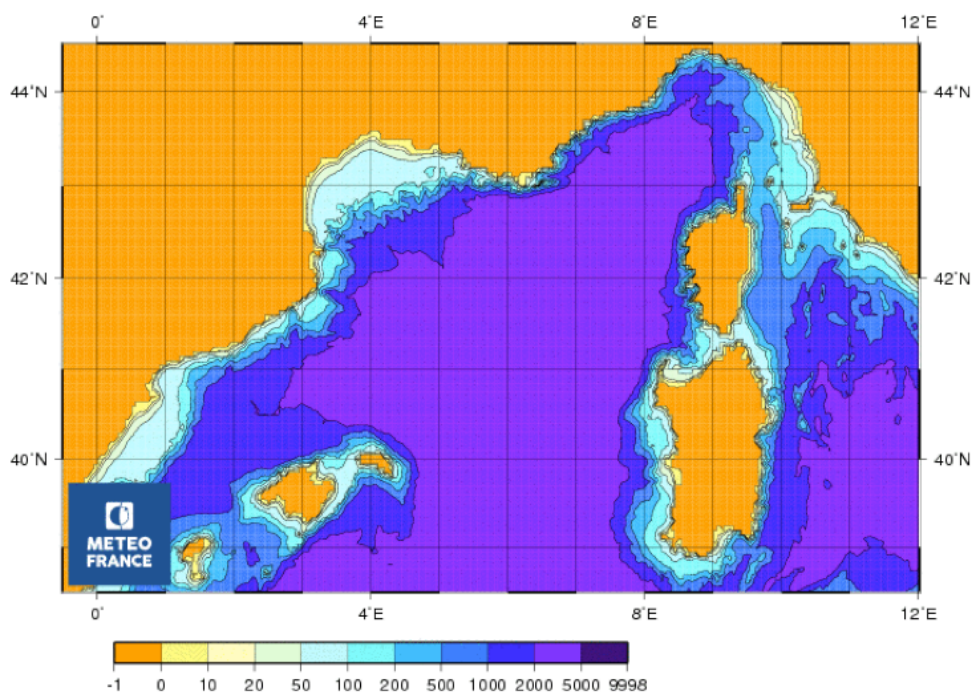
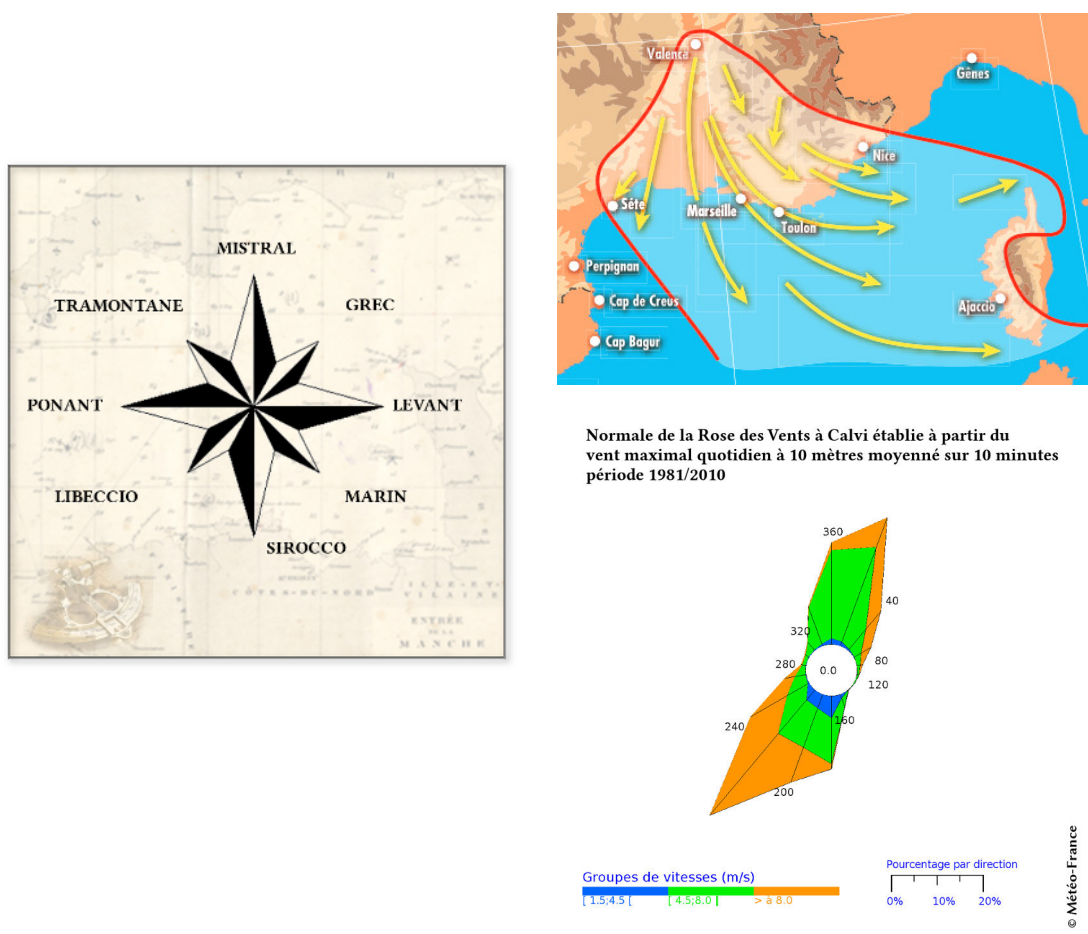


Figure 2. Bathymétrie (en mètres) de la Méditerranée française (source : Météo France) et zoom sur la bathymétrie du Golfe du Lion (d'après Doglioli 2020).



Les frontières côtières sont pour la plupart montagneuses. Le relief et un système dépressionnaire fréquent sur le Golfe de Gênes canalisent les principaux régimes de vent (*Mistral* et *Tramontane* respectivement dans les régions de Marseille et Carcassonne ; *Marin* dans la région de Montpellier et Banuyls ; *Grégale* (ou *Grec*) sur la Côte d'Azur, le Languedoc-Roussillon et la Corse ; *Libeccio* sur la Côte d'Azur et la Corse et *Sirocco* en Corse) (Figure 3). Ces vents, parfois très violents, contrôlent fortement la dynamique de toutes les masses d'eau de la ZEE française.

Figure 3. Principaux vents rencontrés en région méditerranéenne, zone d'influence du Mistral et rose des vents à Calvi sur la période 1981-2010 (Ouest Corse) (source : Météo France).



Le Rhône, principal fleuve de Méditerranée Occidentale, se déverse dans le Golfe du Lion. Il est soumis (i) à des crues d'origine océanique provoquées par les pluies et les vents d'Ouest à Sud - Ouest qui affectent essentiellement les affluents du Rhône supérieur, et (ii) à des crues d'origine méditerranéenne provoquées par les pluies et les vents marins de Sud à Sud - Est qui touchent les affluents méridionaux du fleuve (épisodes cévenols). Le débit du Rhône a un caractère saisonnier marqué, avec de forts débits en automne, associés aux crues méditerranéennes, et au printemps, pendant la fonte des neiges (Bourrin et al. 2009). De petits fleuves côtiers à caractère torrentiel sont présents le long de toute la façade méditerranéenne. Ils ont un régime hydrologique similaire à ceux des oueds africains.

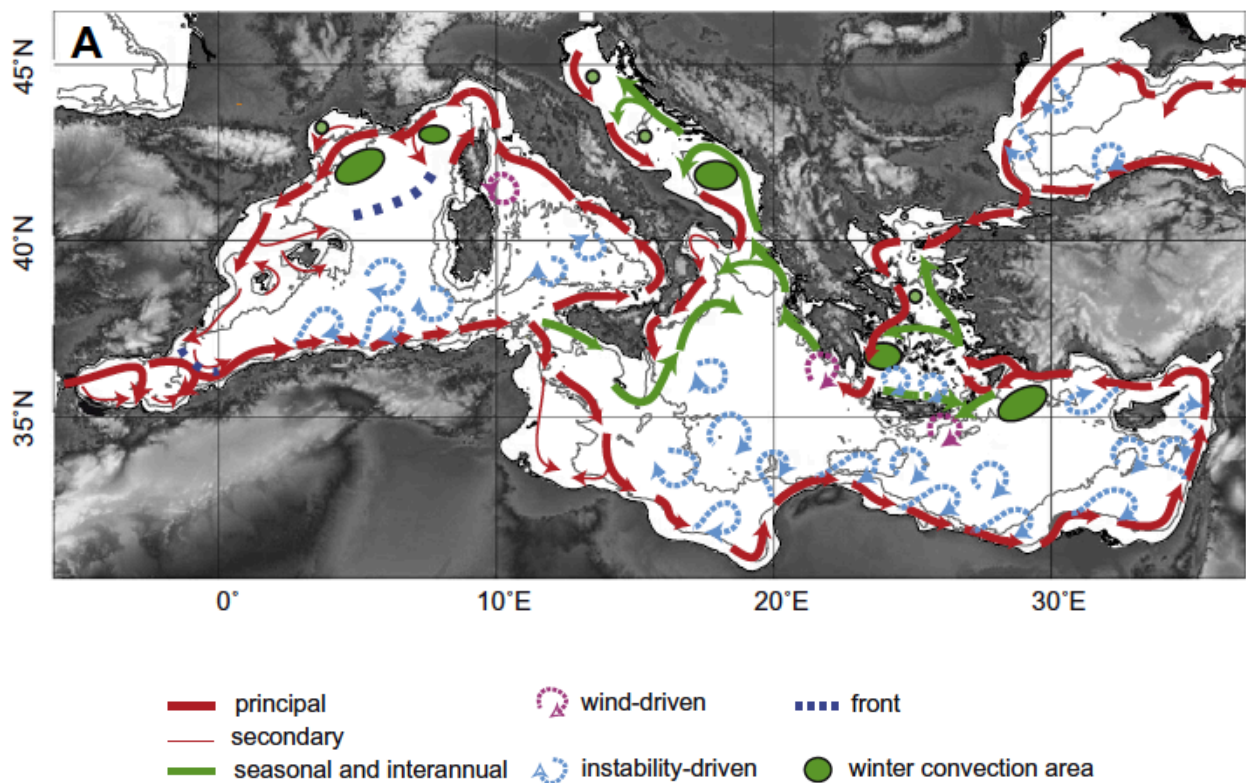
1.2 Bilan hydrique et circulation de surface à l'échelle de la Méditerranée

La Méditerranée est un bassin d'évaporation, où les apports d'eau douce (apports fluviaux, précipitations, ruissellement) ne compensent pas les pertes dues à l'évaporation. Béthoux (1984) estimait le déficit à environ 80 cm par an dans le bassin occidental et à 1 m dans le bassin oriental. Plus récemment, Matsoukas et al. (2005) avancent des valeurs d'évaporation de 1.0 à 1.5 m par an pour l'ensemble de la Méditerranée. L'évaporation maximale a lieu en hiver, quand l'eau se refroidit. Elle transfère l'énergie accumulée à l'atmosphère. L'augmentation à long terme de l'évaporation, associée à la diminution des apports d'eau

douce par les précipitations et les fleuves, conduit à une augmentation progressive de la salinité (« salinification » ; Skliris et al. 2018).

Les pertes dues à l'évaporation sont équilibrées par un apport d'eau d'origine Atlantique relativement peu salée (≈ 36.2 , Béthoux & Prieur 1983) via le détroit de Gibraltar. Les estimations du flux entrant à Gibraltar varient de $800\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ (Sanchez-Roman et al. 2018) à $2\,000\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ (Millot 1999^b) et le courant associé atteint des vitesses maximales de l'ordre de 1 m s^{-1} (Hopkins 1985). Ce flux entrant progresse vers l'Est et contrôle la circulation des couches de surface de toute la Méditerranée (Figure 4).

Figure 4. Circulation de surface en Méditerranée (d'après Mermex Group 2011).



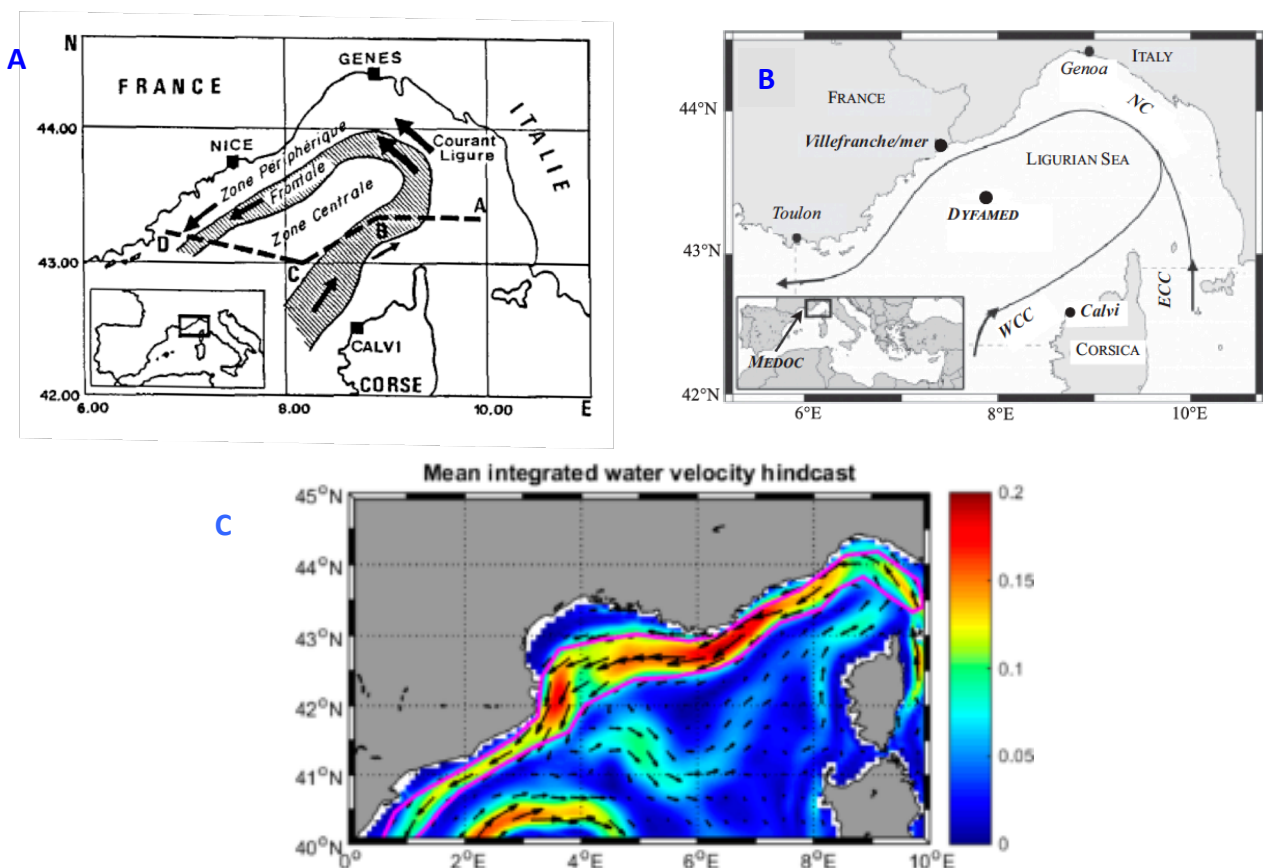
Lors de son avancée en Méditerranée, l'Eau Atlantique entrée en surface devient plus salée et plus chaude. L'Eau Atlantique modifiée (« Modified Atlantic Water ») s'enfonce progressivement dans la colonne d'eau pour former l'Eau Intermédiaire ou l'Eau Profonde (circulation thermohaline). Après environ 70 ans, les eaux méditerranéennes, plus denses, sortent dans l'Atlantique par le fond du détroit de Gibraltar en formant une veine d'eau méditerranéenne à la signature spécifique (« Mediterranean Outflow Water »). Le renouvellement de la totalité de l'eau méditerranéenne est rapide, de l'ordre de 70 ans (Jacques & Tréguer 1986). Ce temps de résidence est très court comparativement à ce qui est observé dans les autres océans où il varie de 200 à 1 000 ans. Cela implique que toutes les eaux méditerranéennes sont, ou ont été, en contact avec les pressions anthropogéniques majeures liées à l'ère industrielle, initiée vers 1850.

^b $1\,000\,000\text{ m}^3\text{ s}^{-1} = 1\text{ Sverdrup}$.

1.3 Cas particulier de la circulation en Mer Ligure

Dans la Mer Ligure, le flux entrant d'Eau Atlantique génère une circulation cyclonique permanente (D'Ortenzio & Prieur 2012). Les eaux d'origine Atlantique, présentes en périphérie du bassin, sont séparées de celles de la zone centrale par le front Liguro-Provençal, caractérisé par de forts gradients horizontaux et verticaux de densité (Sournia et al. 1990; Goffart 1992) (Figure 5). Le Courant Ligure (ou Courant Liguro-Provençal ou « Northern Current ») est la résultante de la rencontre du Courant Ouest Corse (ou « Western Corsican Current »), qui s'écoule globalement vers le Nord et est relativement stable (Béthoux & Prieur 1983) et du Courant Est Corse (ou « Eastern Corsican Current » ou Courant Tyrrhénien), plus variable en intensité (Millot 1999).

Figure 5. Cartes de la Mer Ligure montrant schématiquement (A) la position des zones périphérique, frontale et centrale (d'après Sournia et al. 1990); (B) les principaux courants (WCC : Western Corsican Current, Courant Ouest Corse; ECC : Eastern Corsican Current, Courant Est Corse; NC : Northern Current, Courant Ligure (d'après Goffart et al. 2015); (C) la circulation moyenne de surface ($m s^{-1}$) simulée pour la période 2010 - 2015 (d'après Macias et al. 2018).



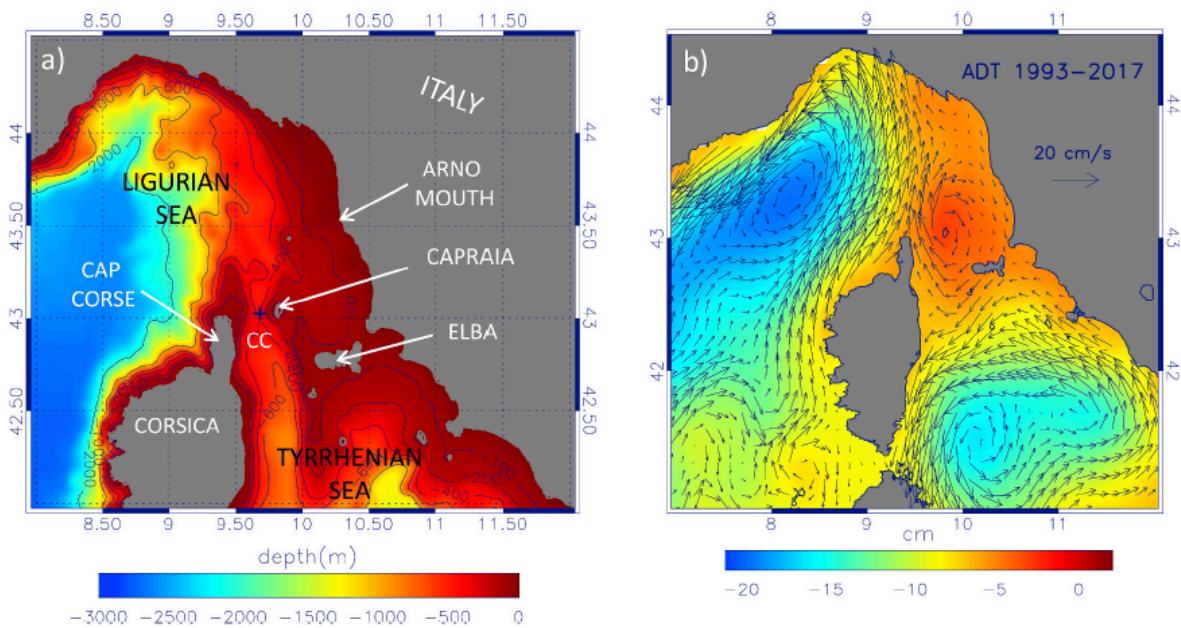
Le Front Liguro-Provençal est une zone de transition rapide entre la zone périphérique et la zone centrale. En forme de fer à cheval, il est le siège de divergences qui assurent de façon permanente la fertilisation de

la couche euphotique en y amenant des veines d’Eau Intermédiaire, située normalement à plus de 300 m de profondeur (Prieur & Tiberti 1985; Goffart et al. 1995).

1.4 Cas particulier de la circulation en Mer Tyrrhénienne

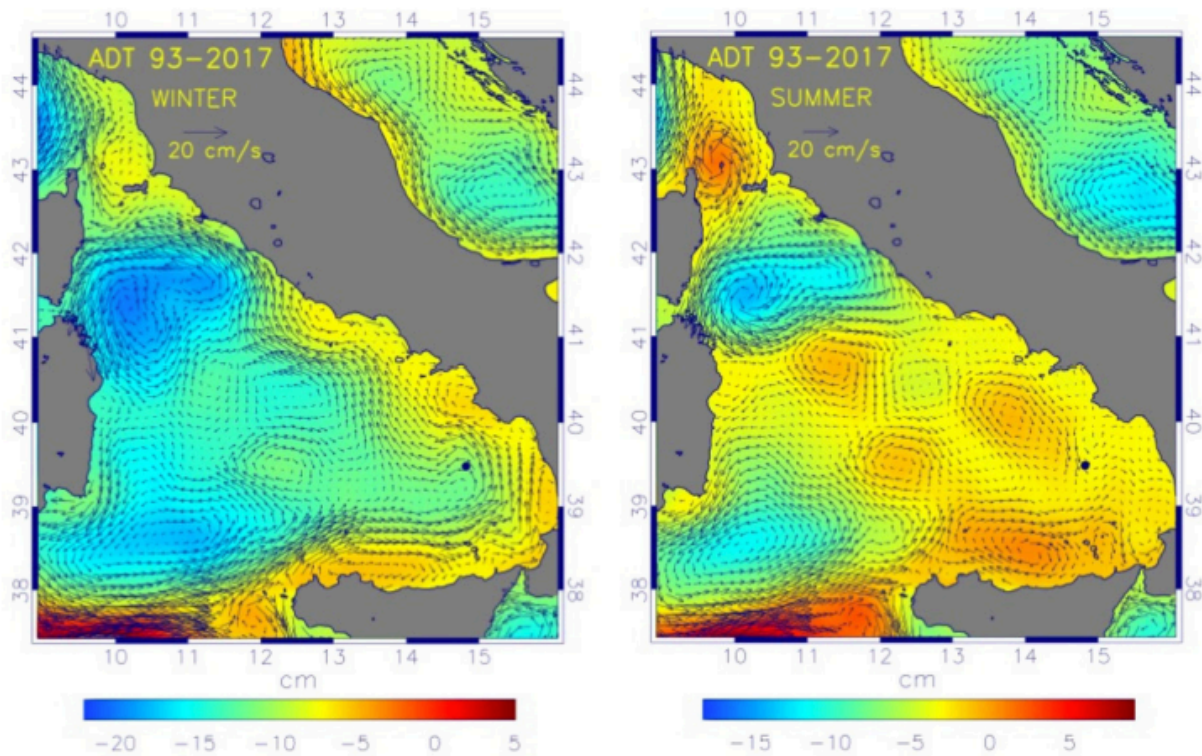
En surface, le Courant Est Corse se caractérise en général par un transport dominant du Sud vers le Nord. Cette caractéristique est cependant modulée par une intense activité à méso-échelle liée entre autres aux variations de la topographie et des champs de pression atmosphérique (Fossi et al. 2017). Les vents d’Ouest, qui soufflent toute l’année dans le détroit de Bonifacio, entre la Corse et la Sardaigne, alimentent la formation d’un grand tourbillon cyclonique^c au large du Sud - Est de la Corse, le gyre de Bonifacio. En hiver, les eaux de ce tourbillon sont reprises par la circulation générale et renforcent le courant Est Corse. En été, le développement d’un gyre anticyclonique entre l’extrémité Nord de la Corse et les îles de l’archipel Toscan (Elbe et Capraia) limite les échanges entre la Mer Tyrrhénienne et la Mer Ligure (Iacono et al. 2021 ; de la Vara et al. 2022) (Figure 6A).

Figure 6A. Bathymétrie et courants annuels moyens (cm s^{-1}) autour de la Corse pendant la période 1993 - 2017 (d’après Iacono & Napolitano 2020).



^c Rotation cyclonique : dans l’hémisphère Nord, rotation contraire à celle des aiguilles d’une montre.

Figure 6B. Hauteurs de la surface de la Mer Tyrrhénienne (« Absolute Dynamic Topography », cm) et courants moyens (cm s^{-1}) au cours de la période 1993 - 2017 en hiver et en été (d'après Iacono et al. 2021).

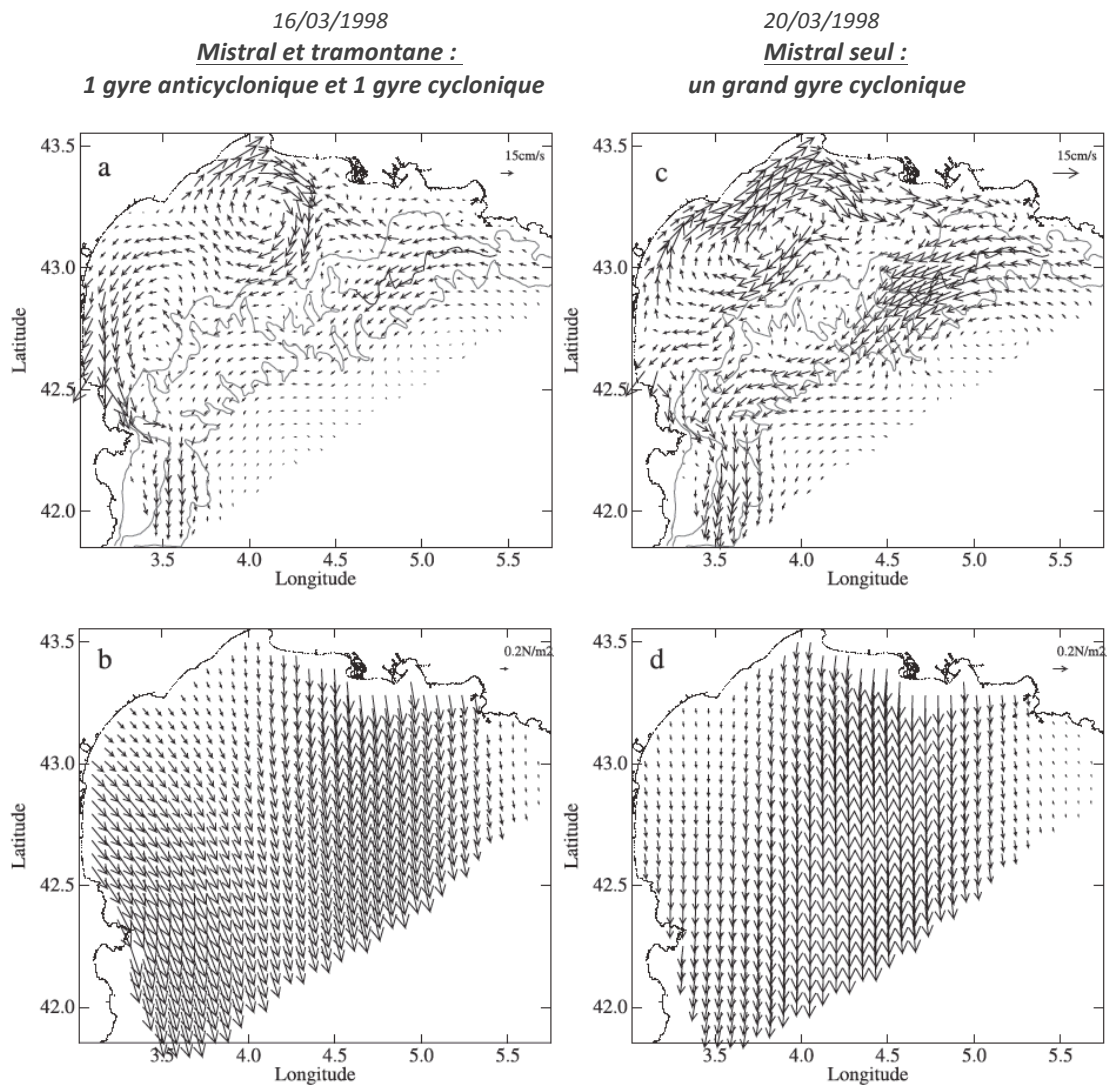


1.5 Cas particulier de la circulation dans le Golfe du Lion

La circulation des masses d'eau dans le Golfe du Lion est complexe. Globalement, la veine principale du Courant Ligure, dirigé vers le Sud-Ouest, longe la partie supérieure du talus (Millot 1990 ; Millot & Taupier-Lepage 2005; Petrenko et al. 2008).

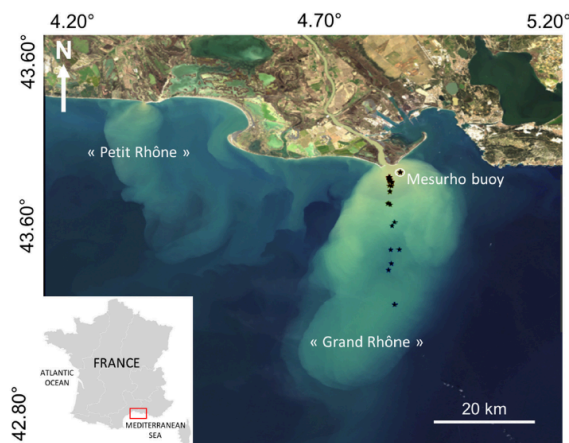
Sur le plateau, la circulation est contrôlée par le vent, le forçage par le Courant Ligure et les apports du Rhône (Estournel et al. 2003 ; Pujo-Pay et al. 2006 ; Ody et al. 2016). Schématiquement, quand le Mistral et la Tramontane ne soufflent pas, une branche secondaire du Courant Ligure et les eaux du Rhône s'écoulent d'Est en Ouest sur tout le plateau en étant déviées vers la droite sous l'effet de la force de Coriolis (Millot & Taupier-Lepage 2005). En sortie de golfe, à l'Ouest, les 2 branches du Courant Ligure se rejoignent. Quand le Mistral et/ou la Tramontane soufflent (Figure 7), les eaux du Rhône sont exportées au large où elles se mélangent avec les eaux du large. Sur le plateau, de grands tourbillons temporaires, cycloniques ou anticycloniques, se développent en réponse au forçage du vent.

Figure 7. Courants du Golfe du Lion intégrés sur la profondeur en cas de Mistral et de Tramontane (16 mars 1998) et de Mistral seul (20 mars 1998) (d'après Estournel et al. 2003).



L'interface Rhône - Méditerranée présente elle aussi une forte variabilité dans l'espace et dans le temps : l'extension de la plume de dilution du Rhône est généralement orientée vers le large quand les vents dominants viennent de la terre alors que les vents venant du large la déplacent vers la côte (Pujo-Pay et al. 2006). Elle dépend aussi du débit du fleuve (Figure 8).

Figure 8. Extension de la distribution de la matière particulaire apportée par la plume du Rhône après la crue historique du 23 février 2014 (d'après Ody et al. 2016).



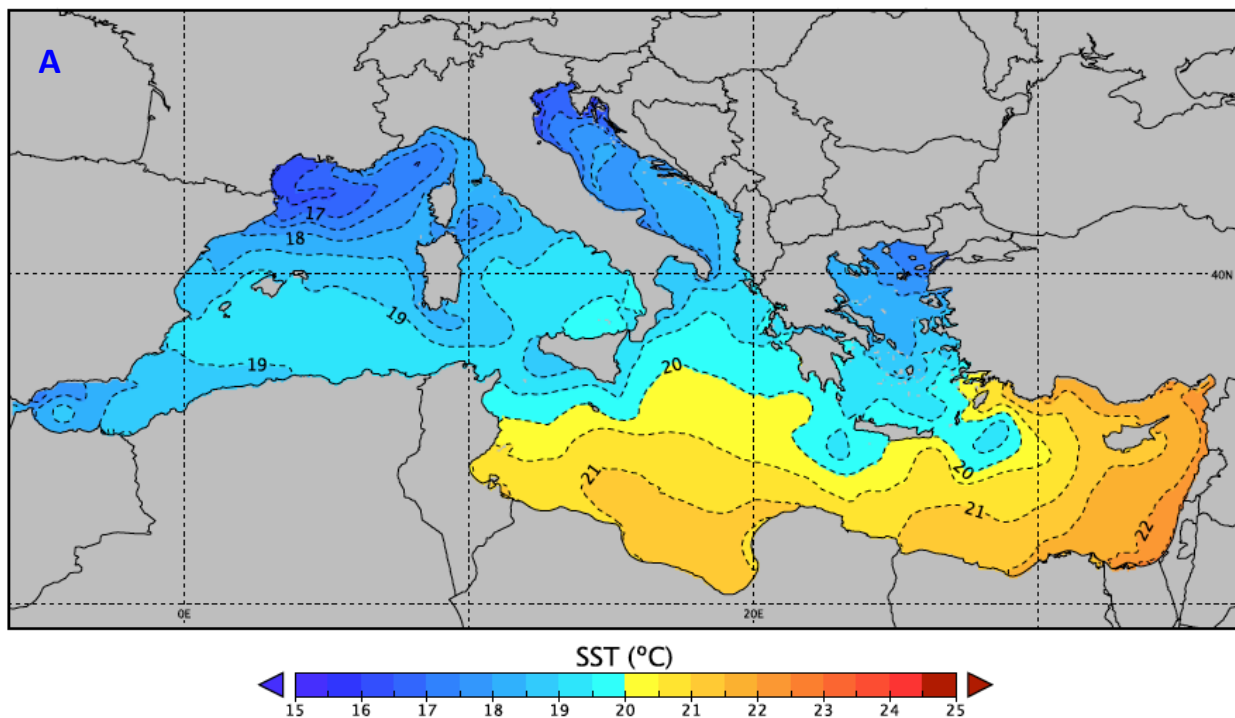
1.6 Température de l'eau

La structure thermique de la partie supérieure de la colonne d'eau résulte essentiellement des flux existants à l'interface air - mer. Ceux-ci déterminent le cycle annuel de réchauffement et de refroidissement lié aux saisons. En profondeur, la signature thermique est essentiellement déterminée par la circulation des masses d'eau (Flos 1985).

A l'échelle annuelle, la température moyenne de surface en Méditerranée augmente d'Ouest en Est et du Nord au Sud (Figure 9A). Les variations des températures saisonnières sont présentées en Figure 9B.

Au printemps, lorsque les eaux de surface se réchauffent, une thermocline saisonnière se met en place (Figure 10). Elle isole les eaux chaudes de surface des eaux froides présentes en profondeur. La thermocline s'enfonce progressivement dans la colonne d'eau jusqu'à la fin de l'été. Sous l'effet des premiers coups de vent d'automne et du refroidissement des couches de surface, elle s'érode progressivement avant de disparaître. La thermocline saisonnière est une barrière de densité interdisant pratiquement tout échange entre la surface et les couches profondes. Dans les eaux côtières corses, la différence de température entre le haut et le bas de la thermocline atteint 10 - 12° sur une hauteur de 1 à 2 m.

Figure 9. Températures moyennes de surface en Méditerranée au cours de la période 1986 - 2015. A : moyennes annuelles (échelle de 15 à 25°C) ; B : moyennes saisonnières (de gauche à droite et de haut en bas : décembre - février, mars - mai, juin - août; septembre - novembre; échelle de 8 à 28°C) (d'après Sakalli 2017).



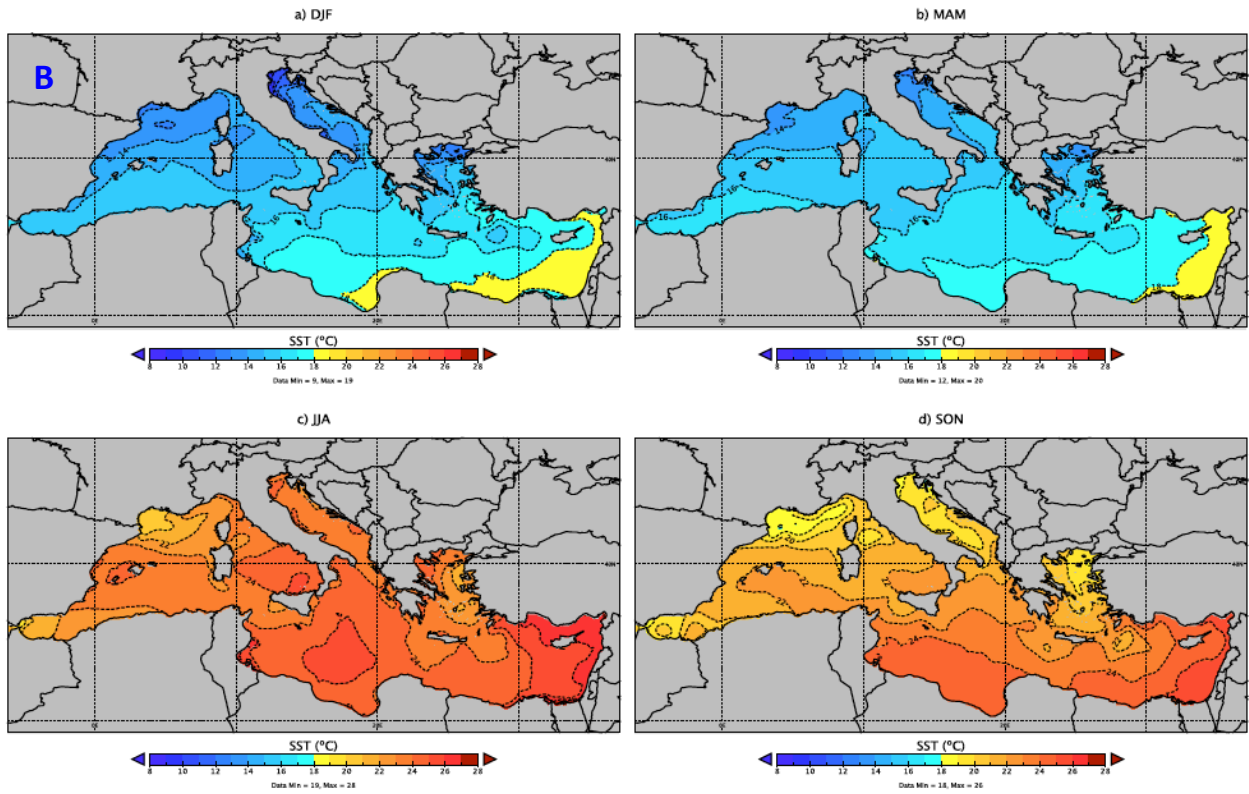
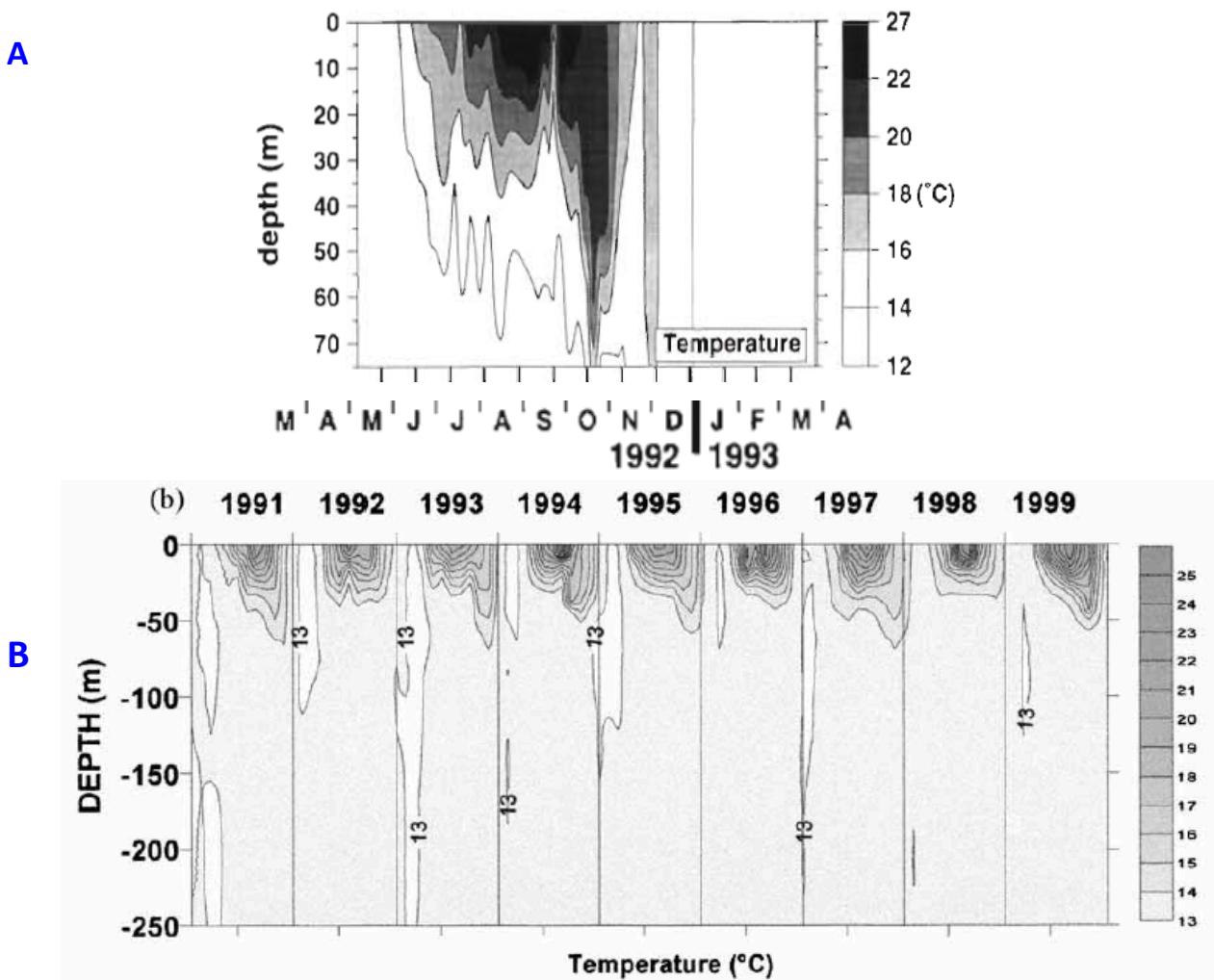


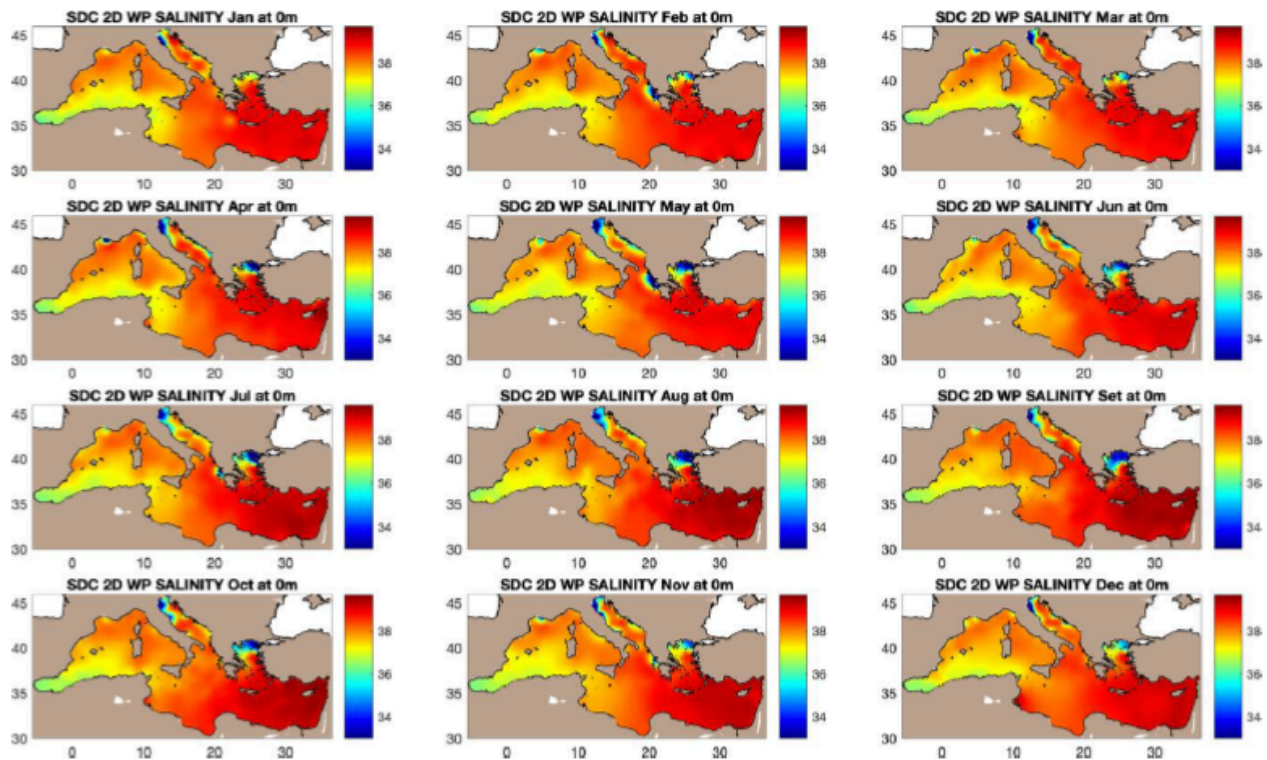
Figure 10. Distribution verticale de la température (A) au point B de Villefranche-sur-Mer (point SOMLIT) de mars 1992 à avril 1993 (d'après Bustillos-Guzmán et al. 1995) et (B) à la station DYFAMED de 1991 à 1999 (d'après Marty et al. 2002).



1.7 Salinité

A l'échelle du bassin méditerranéen, la salinité de surface se caractérise par d'importants gradients Ouest - Est et Nord - Sud. Dans le bassin occidental, les salinités les plus basses (≈ 36.2), associées au flux entrant d'Eau Atlantique, sont observées dans le Sud - Ouest du bassin (Figure 11).

Figure 11. Salinités moyennes de surface en Méditerranée au cours de la période 1955 - 2017 (d'après Simoncelli et al. 2019).



En Méditerranée française, et en raison des faibles apports d'eau douce par les bassins versants et des précipitations peu abondantes, la salinité de surface est pratiquement toujours >37.5 (Figure 12), sauf au niveau de la plume du Rhône dont l'extension vers le Sud-Ouest est maximale en hiver et au printemps (Figure 13).

Figure 12. Distribution de la salinité de surface en Méditerranée occidentale à 4 périodes clé (janvier, mars, juillet, octobre) (d'après Barral et al. 2021).

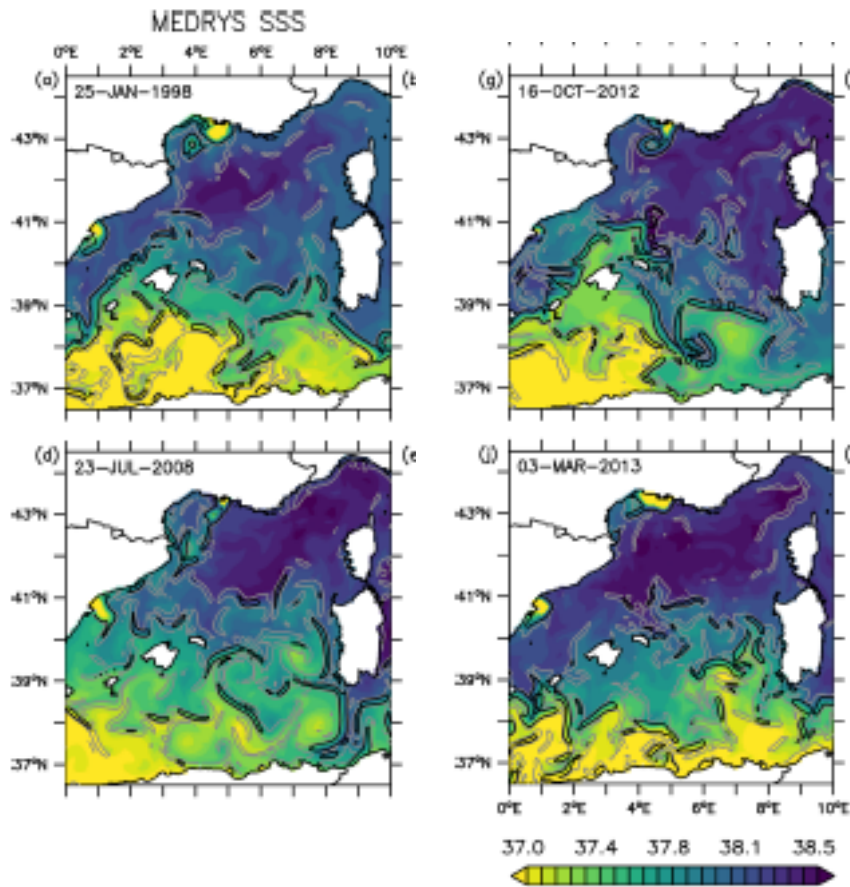
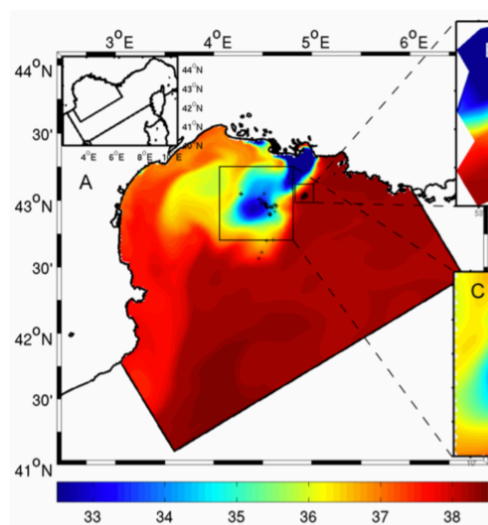


Figure 13. Distribution de la salinité de surface associée au panache du Rhône le 21 mai 2006 (d'après Auger et al. 2011).

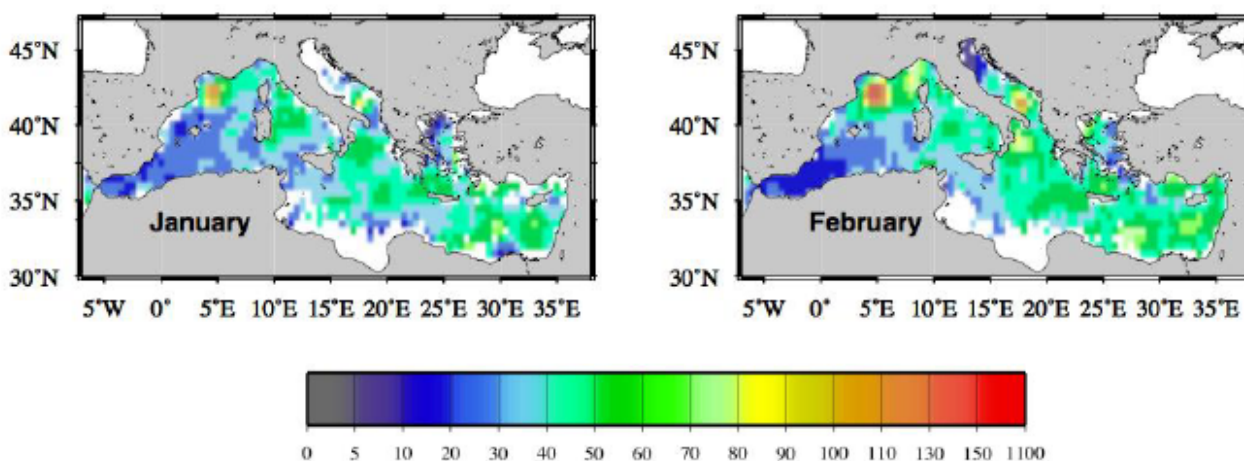


1.8 Profondeur de la couche de mélange

En Méditerranée, le cycle saisonnier de la profondeur de la couche de mélange est essentiellement contrôlé par le forçage atmosphérique (échanges de chaleur et wind-stress) et la topographie des sous-

bassins. De novembre à février-mars, la couche de mélange s'enfonce dans la colonne d'eau et se refroidit progressivement et relativement lentement. En avril, sous l'effet du réchauffement, la stratification est rapide. Elle persiste tout l'été jusqu'au début de l'automne (D'Ortenzio et al. 2005). Les variations spatiales de la profondeur de la couche de mélange (« Mixed Layer Depth », MLD) sont prononcées, particulièrement pendant les mois d'hiver (Figure 14), où elle peut atteindre 1 000 m dans les zones de convection profonde (Figure 4 ; D'Ortenzio & Prieur 2012). Les mouvements verticaux associés à la dynamique de la couche de mélange ont un rôle essentiel dans le contrôle des flux de nutriments amenés dans la couche euphotique (Mermex group 2011).

Figure 14. Distribution de la profondeur de la couche de mélange (en m) en Méditerranée, calculée à partir des mesures de température acquises entre 1940 et 2004 (d'après D'Ortenzio et al. 2005).



1.9 Sels nutritifs

Les principales caractéristiques de la distribution des sels nutritifs en Méditerranée sont bien connues : pauvreté générale par rapport aux grands océans (Tableau 1), diminution des concentrations dans les différents bassins en fonction de leur éloignement du détroit de Gibraltar, et déficit modéré mais généralisé en phosphates (Coste et al. 1988 ; Goffart 1992 ; Raimbault et al. 2009).

Tableau 1. Concentrations en nutriments (μM) de l'Eau Profonde Méditerranéenne^d et des eaux profondes de l'Atlantique Nord et du Pacifique Nord-Ouest (d'après Powley et al. 2017).

Nutrient	Eastern Mediterranean Sea	Western Mediterranean Sea	North Atlantic Ocean	North-West Pacific Ocean
	$\mu\text{mol l}^{-1}$			
Nitrate	6	9	16	50
Phosphate	0.25	0.4	1	3
Silicic acid	6–12	10–32	20	160

^d Eau méditerranéenne la plus riche en nutriments.

Plusieurs paradoxes sont cependant à souligner :

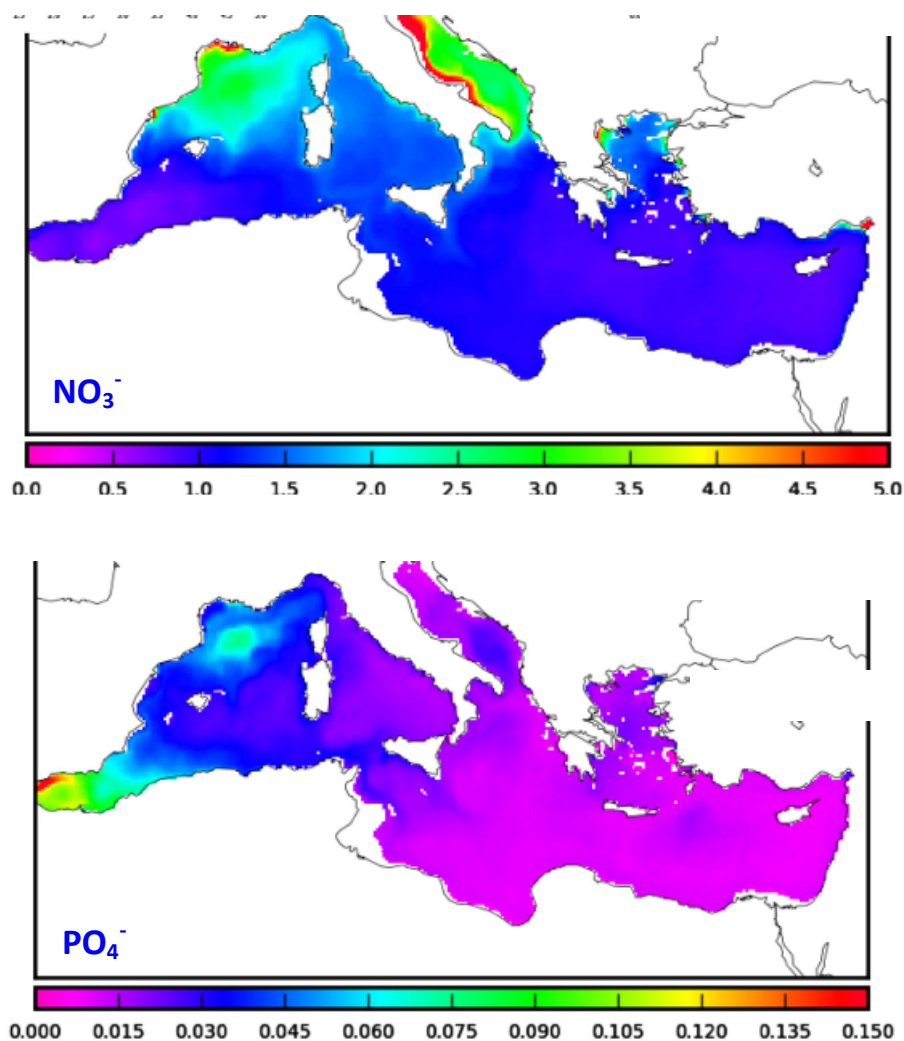
1. La Méditerranée Occidentale est généralement considérée comme oligotrophe alors que la Méditerranée Orientale, encore plus pauvre en nutriments que la Méditerranée Occidentale, est ultra-oligotrophe. En Méditerranée Occidentale toutefois, des mécanismes physiques très diversifiés (systèmes frontaux, courants verticaux, ondes internes, déplacement de l'interface Atlantique-Méditerranée, ...) agissent à différentes échelles spatio-temporelles et injectent des nutriments dans la couche euphotique. Il en découle une variabilité spatiale de l'oligotrophie : à l'exception de la plume du Rhône, dont l'extension dépend du débit du fleuve et des conditions météorologiques, les concentrations en nitrates et phosphates augmentent de la côte vers le large en Méditerranée française (**Figure 15**). Les gradients de silicates sont moins marqués que ceux des nitrates et des phosphates.
2. Le bilan des échanges de nutriments calculé dans le détroit de Gibraltar n'est pas équilibré : l'Eau Méditerranéenne qui sort en profondeur à Gibraltar est plus riche en nutriments que l'Eau Atlantique qui entre en surface (voir § 1.2) : la Méditerranée exporte donc des nutriments vers l'Atlantique. Il en résulte un déficit apparent d'environ 10 % pour l'azote (Coste et al. 1988). Si l'on se place dans l'hypothèse d'un état d'équilibre, ce déficit doit être compensé par des apports externes aux masses d'eau. Les apports externes les plus fréquemment cités sont les apports issus des bassins versants, les dépôts atmosphériques secs et humides et la fixation biologique d'azote atmosphérique (diazotrophie) (*e.g.* Goffart 1992 ; Béthoux et al. 1998), même si la quantification de ces apports fait débat (*e.g.* Guieu et al. 2002 ; Volpe et al. 2012 ; Goffart et al. 2015).
3. Récemment, Rodellas et al. (2015) ont montré l'importance des résurgences sous-marines d'eau souterraine (« Submarine groundwater discharge », SGD) dans les zones côtières de toute la Méditerranée. Le débit annuel de ces résurgences est plus important que l'apport fluvial total. Les apports de nutriments biodisponibles par les résurgences sont du même ordre de grandeur que les apports par les fleuves et l'atmosphère.

La distribution verticale des concentrations de nutriments présente un schéma saisonnier typique lié aux processus physiques et à l'alternance de périodes de mélange et de stratification de la colonne d'eau. L'intensité du mélange vertical hivernal et la profondeur de la couche de mélange sont les éléments-clés du contrôle du retour en surface des nutriments (*e.g.* D'Ortenzio & Prieur 2012 ; Goffart et al. 2015 ; Macias et al. 2018). Au début de la phase de réchauffement des eaux, la production phytoplanctonique consomme les nutriments présents en surface. La couche réchauffée s'épuise rapidement en sels nutritifs et les nutriclines^e s'enfoncent progressivement dans la colonne d'eau. En octobre - novembre, en raison des

^e Nutricline : couche où le gradient vertical de la concentration d'un sel nutritif est important.

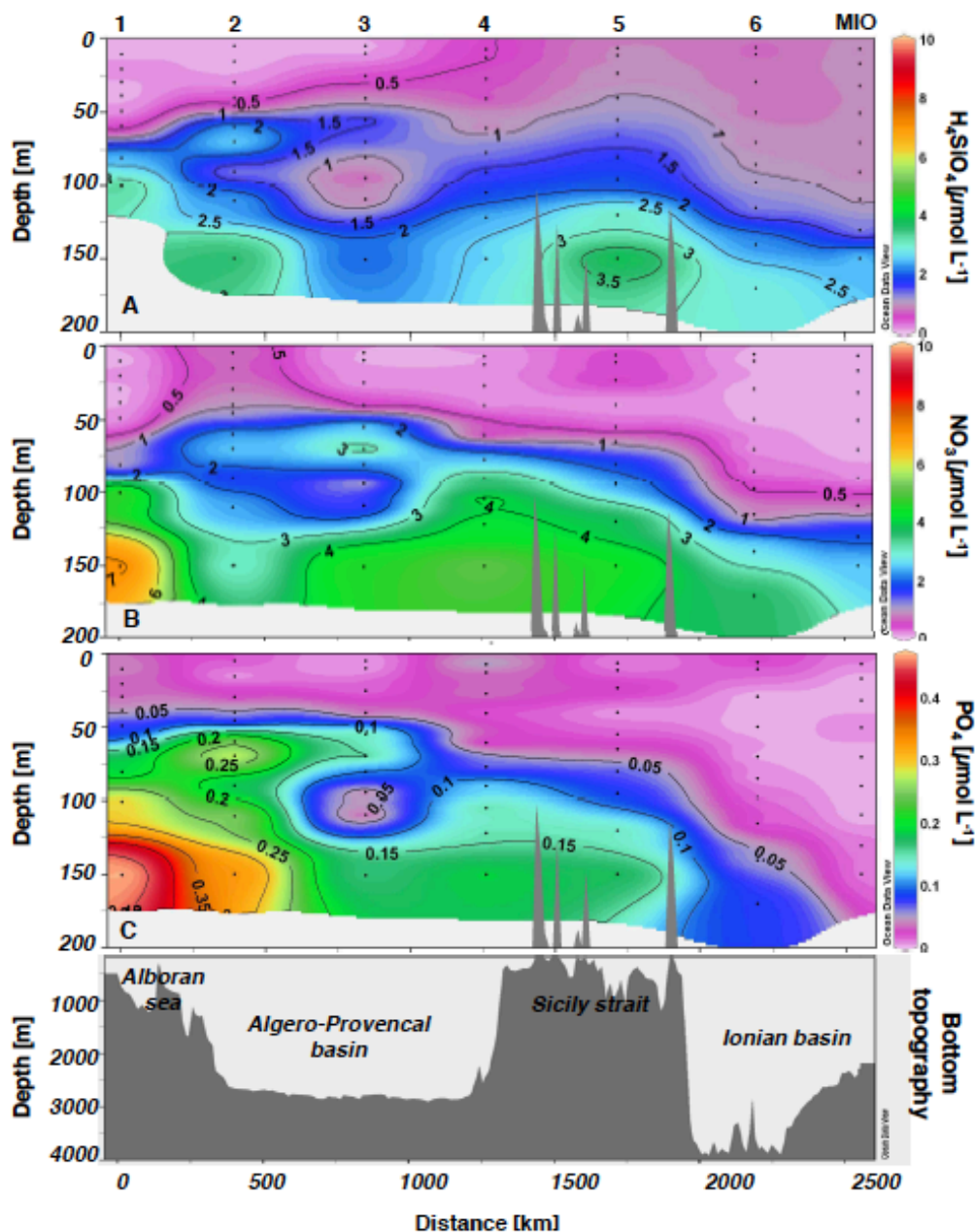
conditions météorologiques automnales, des ruptures épisodiques de la stratification de la colonne d'eau surviennent. La couche de mélange s'enfonce à nouveau en réponse aux forçages externes, et le cycle saisonnier recommence.

Figure 15. Distribution moyenne des concentrations (μM) en nitrates (NO_3^-) et en phosphates (PO_4^-) dans la couche de surface (0 - 50 m) au cours de la période 1999 - 2004 (d'après Lazzari et al. 2016).



La nitracline et la phosphacline sont souvent matérialisées par les isoclines de $1.0 \mu\text{M}$ pour les nitrates (e.g. Goffart 1992 ; Lavigne et al. 2013) et de $0.05 \mu\text{M}$ pour les phosphates (Van Wambeke et al. 2009), mais d'autres définitions ou seuils sont présents dans la littérature. Généralement, la nitracline est moins profonde que la phosphacline et la différence de profondeur entre les deux augmente d'Ouest en Est, la phosphacline s'enfonçant plus rapidement que la nitracline (Migon et al. 2021). La distribution des silicates suit celle des nitrates, mais les gradients verticaux sont moins prononcés (Figure 16). En été, l'épaisseur de la couche appauvrie, d'environ 10 m dans le Golfe du Lion, atteint plus de 100 m dans le Bassin Levantin, en Méditerranée Orientale (Pujo-Pay et al. 2011). A la station DYFAMED, dans le centre de la Mer Ligure, la nitracline et la phosphacline se situent respectivement à $50 \pm 8 \text{ m}$ et $69 \pm 12 \text{ m}$ à la fin de l'été (Van Wambeke et al. 2009).

Figure 16. Distribution verticale (0 - 200 m) des concentrations (μM) en silicates ($\text{Si}(\text{OH})_4$), en nitrates (NO_3^-) et en phosphates (PO_4^{3-}) le long d'un transect Ouest - Est en Méditerranée à la fin de l'été 1999 (d'après Crombet et al. 2011).



2. PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DE LA DISTRIBUTION DE LA BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE EN MEDITERRANEE

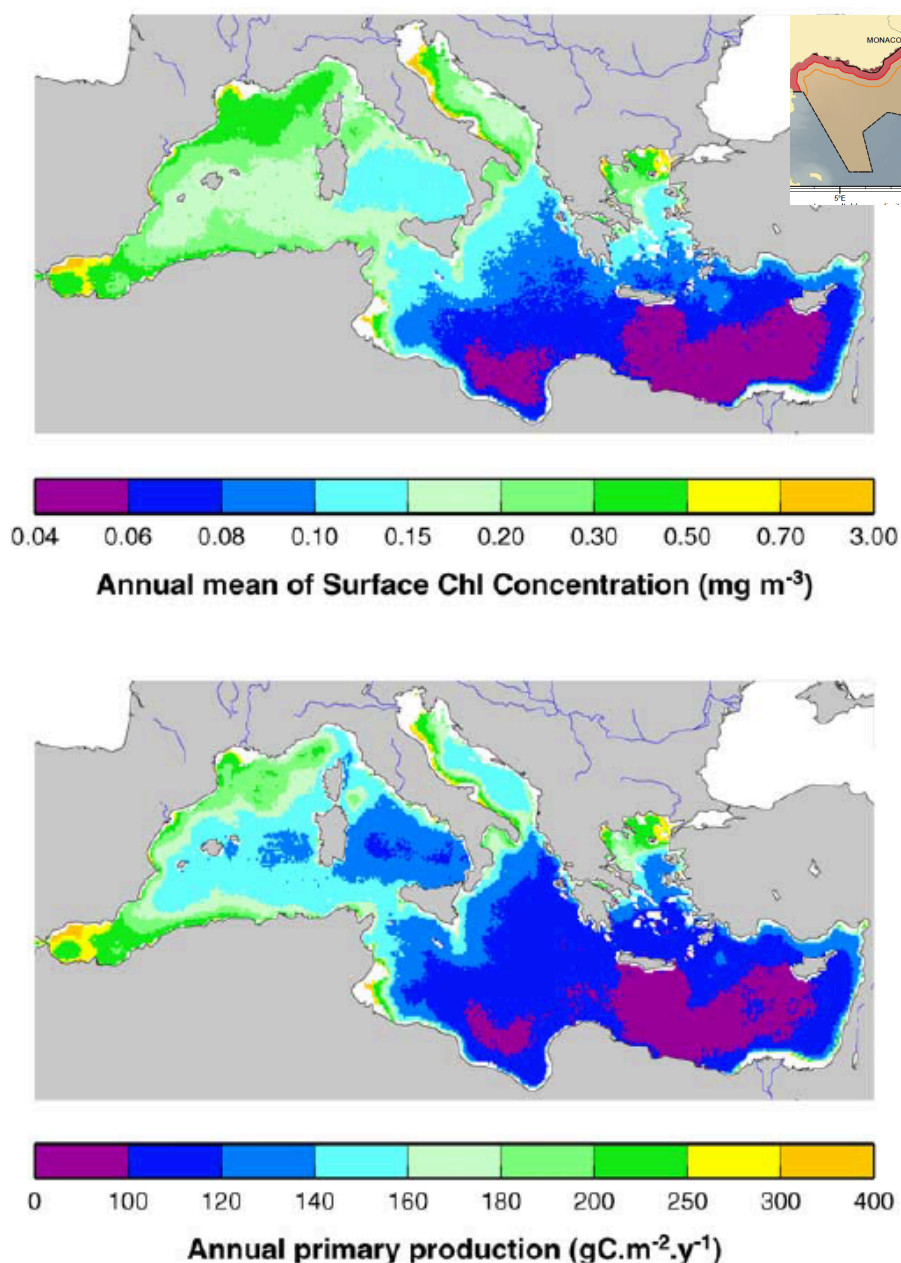
2.1 Distribution de surface de la biomasse phytoplanctonique (chl α)

En surface, la distribution spatiale et l'évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle α , chl α) sont bien connues. A la fin de l'hiver, le développement des communautés phytoplanctoniques dépend avant tout de la disponibilité en nutriments, dont le retour en surface est contrôlé par le vent (e.g. Mann & Lazier 1996 ; Goffart et al. 2002) et par la circulation verticale associée aux gyres cycloniques et aux upwellings (e.g. Estrada 1996 ; Siokou Frangou et al. 2010).

A l'échelle de la Méditerranée, les mesures *in situ* et les données issues de l'imagerie satellitaire montrent une diminution d'Ouest en Est de la chl *a* et de la production primaire, les biomasses moyennes mesurées à l'Ouest étant environ 10 fois supérieures à celles mesurées à l'Est (Bosc et al. 2004) (Figure 17). L'ultra-oligotrophie du Bassin Oriental (Figure 15) se traduit par des biomasses phytoplanctoniques extrêmement basses.

Dans la ZEE française, les concentrations en chl *a* les plus élevées sont localisées au niveau du delta du Rhône et au large, au centre de la région Liguro-Provençale (Figure 17). La localisation, l'étendue et le timing de ces maxima de biomasses sont caractérisés par une variabilité interannuelle prononcée.

Figure 17. Concentration en chlorophyll *a* (mg m^{-3}) et production primaire ($\text{gC m}^{-2} \text{an}^{-1}$) moyennes de surface. Mesures de surface réalisées entre septembre 1997 et décembre 2001 (d'après Bosc et al. 2004).



Sur base de l'analyse des cycles saisonniers de la chl *a* issus de l'imagerie satellitaire, D'Ortenzio & Ribeira d'Alcalà (2009) ont distingué 7 « bioprovinces phytoplanctoniques » (Figure 18) dont les principales sont caractérisées par la présence de blooms récurrents (*e.g.* centre du Bassin Liguro-Provençal), la présence de blooms intermittents (*e.g.* Courant Liguro-Provençal) et l'absence de blooms (*e.g.* une partie de la Mer Tyrrhénienne). Certaines zones à très fortes concentrations en phytoplancton sont détectées sur le plateau continental de l'Adriatique et à proximité de l'embouchure du Pô. Dans le centre du Bassin Liguro-Provençal, les concentrations mensuelle moyennes en chl *a* dépassent rarement $3 \mu\text{g chl } a \text{ L}^{-1}$ en période de bloom. En Méditerranée Orientale, les biomasses mensuelles moyennes ne dépassent pas $0.2 \mu\text{g chl } a \text{ L}^{-1}$ sur de très larges zones (Figure 19).

Figure 18. Distribution spatiale des « bioprovinces phytoplanctoniques » issues de l'analyse du jeu de données SeaWifs (d'après D'Ortenzio & Ribeira d'Alcalà 2009).

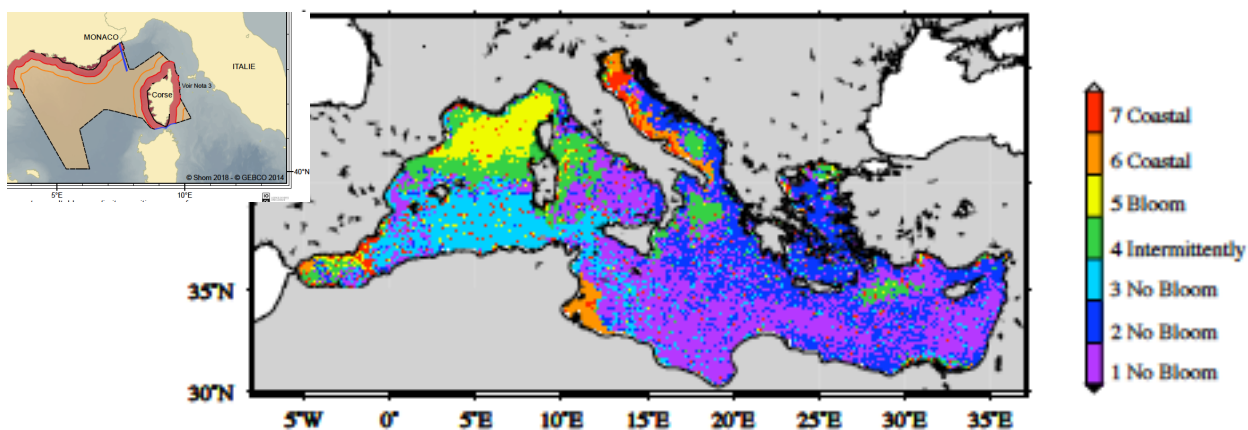
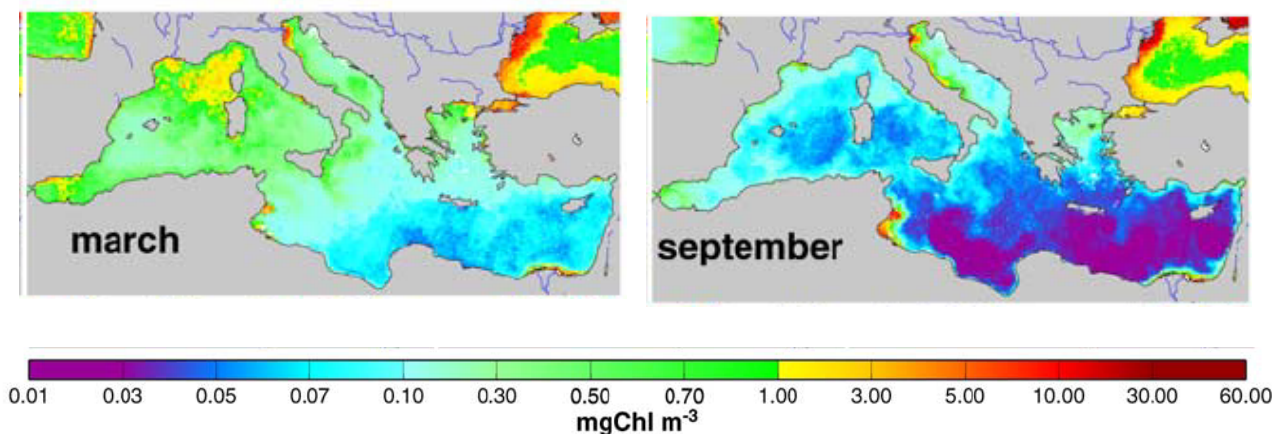


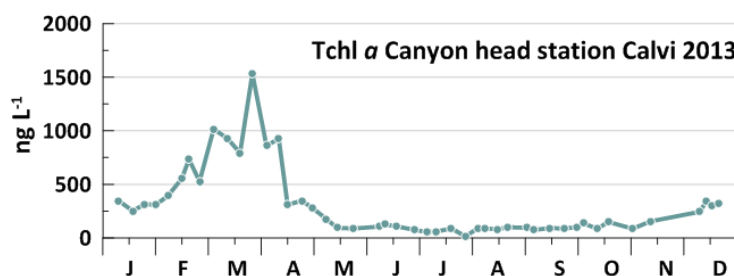
Figure 19. Distribution de la chlorophylle *a* de surface (mg m^{-3}) en période de bloom (mars 1999) et en période de stratification maximale (septembre 1999) (d'après Bosc et al. 2004).



Là et/ou quand les blooms ont lieu, l'évolution saisonnière de la chl *a* de surface est typique des régions tempérées (Figure 20). On observe successivement (i) une augmentation progressive de la biomasse à la fin de l'hiver et au début du printemps, (ii) une diminution rapide des concentrations en chl *a* dès que les

couches de surface se réchauffent, (iii) des biomasses estivales très basses dans la couche réchauffée et, (iv) parfois, une augmentation modérée de la biomasse en automne (Siokou-Frangou et al. 2010 ; Sammartino et al. 2015 ; Salgado-Hernanz et al. 2019).

Figure 20. Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique totale de surface (ng L^{-1}) dans le courant Ouest Corse en 2013 (prélèvements hebdomadaires, mesures HPLC, station Tête de canyon, Calvi). Données Anne Goffart.



2.2 Distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique (chl a)

Dans les zones peu ou non impactées par l'activité humaine locale, le phytoplancton est absent des couches de surface pendant toute la période stratifiée. Durant cette période, un maximum profond de chlorophylle (« Deep Chlorophyll Maximum », DCM) se développe. Ce maximum profond, non détectable par les techniques d'imagerie satellitaire, est observé dans toute la Méditerranée. Sa présence est une caractéristique majeure du phytoplancton méditerranéen (Siokou Frangou et al. 2010).

Le DCM est situé au niveau de la nitracline, là où les nutriments nécessaires à la croissance sont présents et où la lumière, de l'ordre de 1 % de l'irradiance mesurée en surface, est encore suffisante pour permettre la photosynthèse (Estrada et al. 1985 ; Goffart et al. 1995 ; Estrada 1996) (Figure 21). Pendant toute la période de stratification thermique, la position du DCM dans la colonne d'eau est déterminée par l'opposition entre les gradients de lumière, indispensable à l'activité photosynthétique, et de nutriments, présents uniquement en profondeur.

En Méditerranée, le DCM s'enfonce progressivement d'Ouest en Est, passant en moyenne de 30 m en Mer d'Alboran à 100 - 120 m en Méditerranée Orientale (Siokou Frangou et al. 2010 et références citées dans le papier ; Lavigne et al. 2015) (Figure 22). Des variations régionales de la profondeur du DCM sont cependant observées en relation avec les contraintes hydrodynamiques typiques des différents bassins (e.g. structures cycloniques ou anticycloniques) (Crise et al. 1999).

Le DCM est le résultat d'une accumulation de biomasse active (« Deep Biomass Maximum », DBM) et/ou de la conséquence de mécanismes de photoacclimation (« Deep photoAcclimation Maximum », DAM) qui entraînent une augmentation du rapport chl a / carbone (Cornec et al. 2021). En Méditerranée, les deux processus coexistent (Estrada 1985) (Tableau 2).

Figure 21. Profils verticaux de la température (°C), des nitrates + nitrites (μM) et en chl a (mg m^{-3}) réalisés *in situ* en Mer des Baléares en juin 1986 (d'après Estrada et al. 1993).

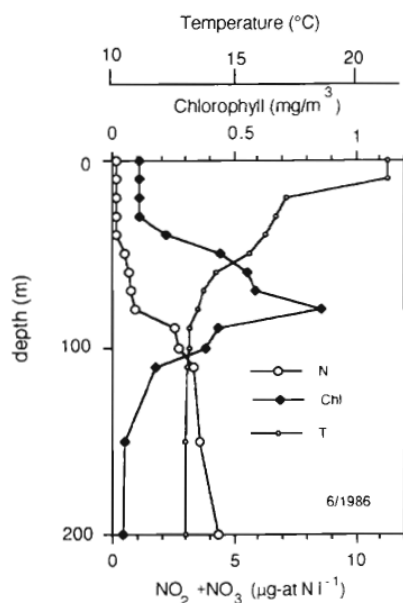


Figure 22. Profondeur moyenne du DCM en Méditerranée obtenue à partir de profils de fluorescence mesurés entre 1998 et 2014. La pente est de 1.6 m par degré de longitude (d'après Lavigne et al. 2015).

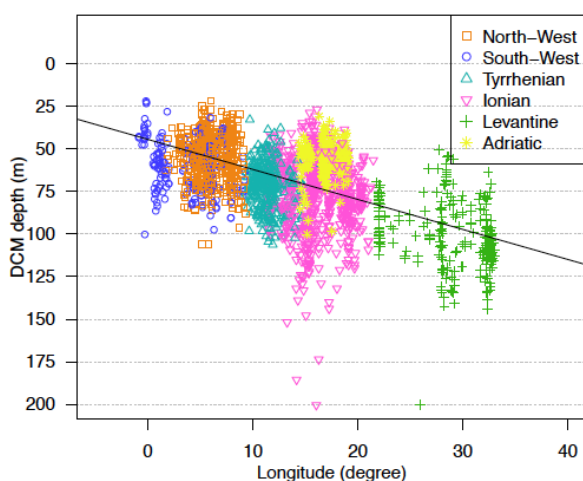


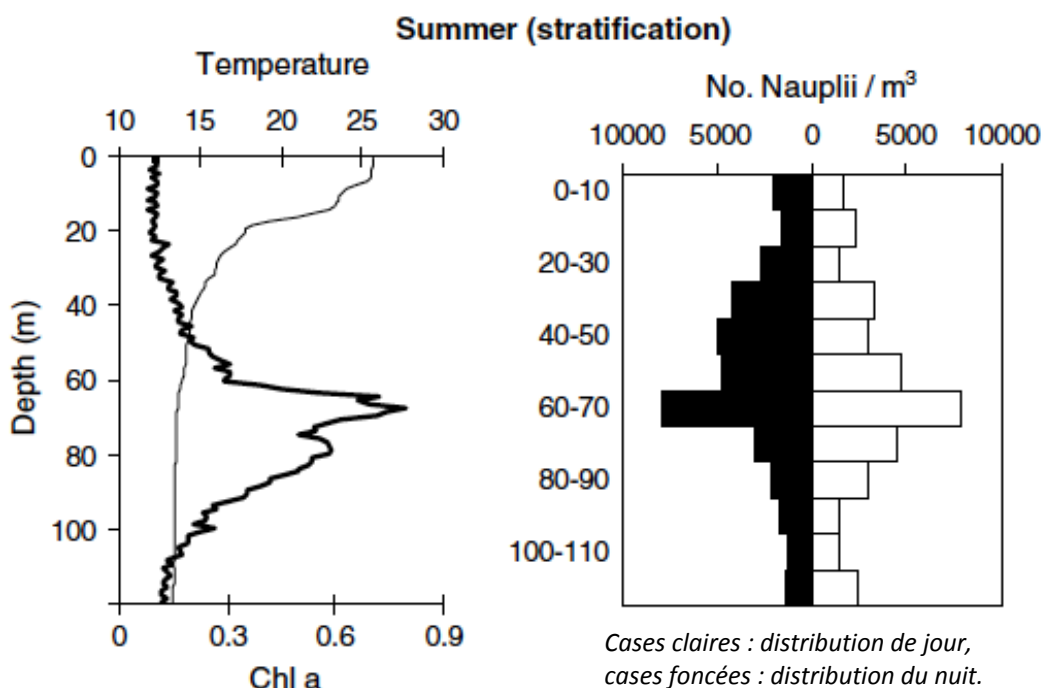
Tableau 2. Abondance du microphytoplancton (cellules ml^{-1}) et variation verticale du rapport chl a / abondance cellulaire au large de Barcelone en juillet 1982 (moyennes, écart-types et nombre d'observations). D'après Estrada 1985 dans Goffart 1992.

Profondeur	Chl a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Abondance du microphytoplancton (Cellules ml^{-1})	Chl a / abondance cellulaire du microphytoplancton ($\mu\text{g chl } a \text{ L}^{-1} / 10^6 \text{ cellules}$)
Au-dessus du DCM	0.12 ± 0.01 (64)	47 ± 3 (66)	3.1 ± 0.4 (64)
Au niveau du DCM	0.90 ± 0.21 (8)	213 ± 102 (8)	9.1 ± 2.7 (8)
Sous le DCM	0.18 ± 0.03 (42)	27 ± 5 (44)	8.2 ± 0.9 (42)

Les concentrations en chl *a* au niveau du DCM sont généralement $< 1.5 \mu\text{g chl } a \text{ L}^{-1}$ (Siokou Frangou et al. 2010) et les niveaux de production primaire γ sont faibles ($\approx 0.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) à cause du rôle limitant de la lumière (Estrada & Margalef 1988).

Le DCM constitue une strate privilégiée où la nourriture est disponible pour les consommateurs pendant toute la période stratifiée : le zooplancton se nourrit du phytoplancton concentré au niveau du DCM (Saiz & Alcaraz 1990) et un maximum profond de zooplancton (« Deep Zooplankton Maximum », DZM) est associé au DCM (Alcaraz 1988). D'autres travaux montrent que (i) la distribution verticale des nauplii de Copépodes et des copépodites coïncide avec celle de la chl *a* (Sabatès et al. 2007) (Figure 23) et que (ii) des larves d'anchois se rassemblent au niveau du DCM pour profiter de l'agrégation de nourriture qui s'y trouve (Sabatès et al. 2007 et références citées dans le papier).

Figure 23. Distribution verticale (0 - 120 m) de la température (°C), de la chl *a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) et de l'abondance des nauplii de Copépodes (individus m^{-3}) pendant l'été méditerranéen (d'après Sabatès et al. 2007).



Malgré l'importance écologique du DCM, les études de terrain récentes sont très peu nombreuses et ses caractéristiques sont moins bien connues que celles des communautés phytoplanctoniques de surface. Ce manquement est dû à l'importance des moyens à la mer à mobiliser : l'étude *in situ* nécessite la réalisation de profils verticaux à fine échelle et la mise à disposition de bateaux bien équipés. Il serait donc essentiel d'affiner notre connaissance de la dynamique du DCM en Méditerranée afin d'identifier d'éventuels changements liés aux modifications du forçage climatique.

3. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Une caractéristique majeure du phytoplancton méditerranéen est la présence d'un maximum profond de chlorophylle (DCM), non détectable par les satellites. Le DCM est observé dans toute la Méditerranée pendant la période stratifiée et ses caractéristiques sont contrôlées par les variables abiotiques du milieu. Le DCM est une entité dynamique qui joue un rôle essentiel dans le fonctionnement du milieu pélagique méditerranéen. De 6 à 8 mois par an, il constitue la source de nourriture principale pour le zooplancton et une partie de l'ichtyoplancton. Il nous paraît dès lors nécessaire d'intégrer la dimension verticale de la colonne d'eau dans l'évaluation DCSMM de l'état écologique des Habitats pélagiques méditerranéens et d'adapter l'indicateur PH2-Phytoplancton afin de tendre vers une évaluation réaliste de l'état des Habitats pélagiques.

4. LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES

Tableau 1. Concentrations en nutriments (μM) de l'Eau Profonde Méditerranéenne et des eaux profondes de l'Atlantique Nord et du Pacifique Nord-Ouest (d'après Powley et al. 2017).....	17
Tableau 2. Abondance du microphytoplancton et variation verticale du rapport chl <i>a</i> / abondance cellulaire au large de Barcelone en juillet 1982 (moyennes, écart-types et nombre d'observations). D'après Estrada 1985 dans Goffart 1992.....	24
Figure 1. Principaux bassins de la Méditerranée (d'après Ayache 2016), zoom sur le Nord-Ouest du bassin méditerranéen (d'après Prieur et al. 2021) et limites de la zone économique exclusive française (ZEE) en Méditerranée (pointillés noirs, source : SHOM 2018).	5
Figure 2. Bathymétrie (en mètres) de la Méditerranée française (source : Météo France) et zoom sur la bathymétrie du Golfe du Lion (d'après Doglioli 2020).	6
Figure 3. Principaux vents rencontrés en région méditerranéenne, zone d'influence du Mistral et rose des vents à Calvi sur la période 1981-2010 (Ouest Corse) (source : Météo France).	7
Figure 4. Circulation de surface en Méditerranée (d'après Mermex Group 2011).....	8
Figure 5. Cartes de la Mer Ligure montrant schématiquement (A) la position des zones périphérique, frontale et centrale (d'après Sournia et al. 1990); (B) les principaux courants (WCC : Western Corsican Current, Courant Ouest Corse; ECC : Eastern Corsican Current, Courant Est Corse; NC : Northern Current, Courant Ligure (d'après Goffart et al. 2015); (C) la circulation moyenne de surface (m s^{-1}) simulée pour la période 2010 - 2015 (d'après Macias et al. 2018).....	9
Figure 6A. Bathymétrie et courants annuels moyens (cm s^{-1}) autour de la Corse pendant la période 1993 - 2017 (d'après Iacono & Napolitano 2020).....	10
Figure 6B. Hauteurs de la surface de la Mer Tyrrhénienne (« Absolute Dynamic Topography », cm) et courants moyens (cm s^{-1}) au cours de la période 1993 - 2017 en hiver et en été (d'après Iacono et al. 2021).	11
Figure 7. Courants du Golfe du Lion intégrés sur la profondeur en cas de Mistral et de Tramontane (16 mars 1998) et de Mistral seul (20 mars 1998) (d'après Estournel et al. 2003).	12
Figure 8. Extension de la distribution de la matière particulaire apportée par la plume du Rhône après la crue historique du 23 février 2014 (d'après Ody et al. 2016).	12

Figure 9. Températures moyennes de surface en Méditerranée au cours de la période 1986 - 2015. A : moyennes annuelles (échelle de 15 à 25°C) ; B : moyennes saisonnières (de gauche à droite et de haut en bas : décembre - février, mars - mai, juin - août; septembre - novembre; échelle de 8 à 28°C) (d'après Sakalli 2017).....	13
Figure 10. Distribution verticale de la température (A) au point B de Villefranche-sur-Mer (point SOMLIT) de mars 1992 à avril 1993 (d'après Bustillos-Guzmán et al. 1995) et (B) à la station DYFAMED de 1991 à 1999 (d'après Marty et al. 2002).....	14
Figure 11. Salinités moyennes de surface en Méditerranée au cours de la période 1955 - 2017 (d'après Simoncelli et al. 2019).	15
Figure 12. Distribution de la salinité de surface en Méditerranée occidentale à 4 périodes clé (janvier, mars, juillet, octobre) (d'après Barral et al. 2021).	16
Figure 13. Distribution de la salinité de surface associée au panache du Rhône le 21 mai 2006 (d'après Auger et al. 2011).	16
Figure 14. Distribution de la profondeur de la couche de mélange (en m) en Méditerranée, calculée à partir des mesures de température acquises entre 1940 et 2004 (d'après D'Ortenzio et al. 2005).	17
Figure 15. Distribution moyenne des concentrations (mM) en nitrates (NO ₃ ⁻) et en phosphates (PO ₄ ⁻) dans la couche de surface (0 - 50 m) au cours de la période 1999 - 2004 (d'après Lazzari et al. 2016).....	19
Figure 16. Distribution verticale (0 - 200 m) des concentrations (mM) en silicates (Si(OH) ₄ , en nitrates (NO ₃ ⁻) et en phosphates (PO ₄ ⁻) le long d'un transect Ouest - Est en Méditerranée à la fin de l'été 1999 (d'après Crombet et al. 2011).	20
Figure 17. Concentration en chlorophyll a (mg m ⁻³) et production primaire (gC m ⁻² an ⁻¹) moyennes de surface. Mesures de surface réalisées entre septembre 1997 et décembre 2001 (d'après Bosc et al. 2004).	21
Figure 18. Distribution spatiale des « bioprovinces phytoplanctoniques » issues de l'analyse du jeu de données SeaWifs (d'après D'Ortenzio & Ribeira d'Alcalà 2009).	22
Figure 19. Distribution de la chlorophylle a de surface (mg m ⁻³) en période de bloom (mars 1999) et en période de stratification maximale (septembre 1999) (d'après Bosc et al. 2004).	22
Figure 20. Evolution temporelle de la biomasse phytoplanctonique totale de surface (ng L ⁻¹) dans le courant Ouest Corse en 2013 (prélèvements hebdomadaires, mesures HPLC, station Tête de canyon, Calvi). Données Anne Goffart.....	23
Figure 21. Profils verticaux de la température (°C), des nitrates + nitrites (mM) et en chl a (mg m ⁻³) réalisés in situ en Mer des Baléares en juin 1986 (d'après Estrada et al. 1993).	24
Figure 22. Profondeur moyenne du DCM en Méditerranée obtenue à partir de profils de fluorescence mesurés entre 1998 et 2014. La pente est de 1.6 m par degré de longitude (d'après Lavigne et al. 2015).	24
Figure 23. Distribution verticale (0 - 120 m) de la température (°C), de la chl a (mg L ⁻¹) et de l'abondance des nauplii de Copépodes (individus m ⁻³) pendant l'été méditerranéen (d'après Sabatès et al. 2007)... ..	25

5. REFERENCES

- Alcaraz M (1988) Summer zooplankton metabolism and its relations to primary production in the Western Mediterranean. *Oceanologica Acta* n° spécial : 185-191
- Auger PA, Diaz F, Ulses C, Estournel C, Neveux J, Joux F, Pujo-Pay M, Naudin JJ (2011) Functioning of the planktonic ecosystem on the Gulf of Lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact

on the carbon deposition : a field data and 3-D modelling combined approach. *Biogeosciences Discussions* 8 : 3231–3261

- Ayache M (2016) Modélisation d'éléments traces (^3H , He, Nd, ^{14}C) en mer Méditerranée pour l'étude des cycles biogéochimiques et de la circulation océanique. Thèse de doctorat de l'Université Paris-Saclay : 163pp
- Barral QB, Zakardjian B, Dumas F, Garreau P, Testor P, Beuvier J (2021) Characterization of fronts in the Western Mediterranean with a special focus on the North Balearic Front. *Progress in Oceanography* 197 : 102636
- Béthoux JP (1984) Paléo-hydrologie de la Méditerranée au cours des derniers 20 000 ans. *Oceanologica Acta* 7 : 43-48
- Béthoux JP, Prieur L (1983) Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. *Pétrole et Techniques* 299 : 25-34
- Béthoux JP, Morin P, Chaumery C, Connan O, Gentili B, Ruiz-Pino D (1998) Nutrients in the Mediterranean Sea, mass balance and statistical analysis of concentrations with respect to environmental change. *Marine Chemistry* 63 : 155-169
- Bosc E, Bricaud A, Antoine D (2004) Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18
- Bourrin F, Durrieu de Madron X, Aloïsi J-C, Monaco A, Jeanty G (2009) Les évènements hydroclimatiques dans le golfe du Lion. Variabilité des échanges terre-mer. Dans « Le golfe du Lion », A Monaco, W Ludwig, M Provansal, B Picon coordinateurs; Quae Editions : 31-42
- Bustillos-Guzmán J, Claustre H, Marty J-C (1995) Specific phytoplankton signatures and their relationships to hydrographic conditions in the coastal northwestern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 124 : 247-258
- Cornec M, Claustre H, Mignot A, Guidi L, Lacour L, Poteau A, D'Ortenzio F, Gentili B, Schmechtig C (2021) Deep Chlorophyll Maxima in the Global Ocean: Occurrences, Drivers and Characteristics. *Global Biogeochemical Cycles* 35
- Coste B, Le Corre P, Minas HJ, Morin P (1988) Les éléments nutritifs dans le bassin occidental de la Méditerranée. Bilan des échanges avec l'Océan Atlantique à Gibraltar. *Oceanologica Acta* n° spécial : 87-94
- Crise A, Allen J I, Baretta J, Crispi G, Mosetti R, Solidoro C (1999) The Mediterranean pelagic ecosystem response to physical forcing. *Progress in Oceanography* 44 : 219-243
- Crombet Y, Leblanc K, Quéguiner B, Moutin T, Rimmelin P, Ras J, Claustre H, Leblond N, Oriol L, Pujo-Pay M (2011) Deep silicon maxima in the stratified oligotrophic Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8 : 459-475
- D'Ortenzio F, Ribera d'Alcalà M (2009) On the trophic regimes of the Mediterranean Sea: a satellite analysis. *Biogeosciences* 6 : 139-148
- D'Ortenzio F, Prieur L (2012) The upper mixed layer. In « Life in the Mediterranean Sea : A look at habitat changes », Stambler N (Ed), Nova Science Publisher : 127-156
- D'Ortenzio F, Iudicone D, de Boyer Montegut C, Testor P, Antoine D, Marullo S, Santoleri R, Madec G (2005) Seasonal variability of the mixed layer depth in the Mediterranean Sea as derived from in situ profiles. *Geophysical Research Letters* 32
- de la Vara A, Parras-Berrocal IM, Izquierdo A, Sein DV, Cabos W (2022) Climate change signal in the ocean circulation of the Tyrrhenian Sea. *Earth System Dynamics* 13 : 303-319
- Doglioli A (2020) Notes sur la circulation générale en Méditerranée pour le cours d'Océanographie Générale,

Université d'Aix-Marseille, Marseille, France : 70pp

- Estournel C, Durrieu de Madron X, Marsaleix P, Auclair F, Julliand C, Vehil R (2003) Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment). *Journal of Geophysical Research* 108 : 19
- Estrada M (1985) Deep phytoplankton and chlorophyll maxima in the western Mediterranean. In « Mediterranean Marine Ecosystems », Plenum Press, New York, M Moraitou-Apostolopoulou and V Kiortsis Eds 247-277
- Estrada M (1996) Primary production in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina* 60 : 55-64
- Estrada M, Margalef R (1988). Supply of nutrients to the Mediterranean photic zone along a persistent front. *Oceanologica Acta n° spec* : 133-142
- Estrada M, Vives F, Alcaraz M (1985) Life and the productivity of the open ocean. In « Western Mediterranean », Pergamon Press, R Margalef Ed 148-197
- Estrada M, Marras C, Latasa M, Berdalet E, Delgado M, Riera T (1993) Variability of deep chlorophyll maximum characteristics in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 92 : 89-300
- Flos J (1985) The driving machine. In « Western Mediterranean », Pergamon Press, R Margalef Ed : 61-99
- Fossi MC, Romeo T, Baini M, Panti C, Marsili L, Campani T, Canese S, Galgani F, Druon J-N, Airoidi S, Taddei S, Fattorini M, Brandini C, Lapucci C (2017) Plastic Debris Occurrence, Convergence Areas and Fin Whales Feeding Ground in the Mediterranean Marine Protected Area Pelagos Sanctuary : A Modeling Approach. *Frontiers in Marine Science* 4
- Goffart A (1992) Influence des contraintes hydrodynamiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques du bassin Liguro-Provençal (secteur Corse). PhD Thesis, University of Liège, Belgium : 163pp
- Goffart A, Hecq JH, Legendre L (2002) Changes in the development of the winter–spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades : a response to changing climate? *Marine Ecology Progress Series* 236 : 45-60
- Goffart A, Hecq JH, Legendre L (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 : 121-139
- Guieu C, Loÿe-Pilot M-D, Ridame C, Thomas C (2002) Chemical characterization of the Saharan dust end-member : Some biogeochemical implications for the western Mediterranean Sea. *Journal of Geophysical Research* 107
- Hopkins T (1985) Physics of the Sea. In « Western Mediterranean », Pergamon Press, R Margalef Ed : 100-125
- Iacono R, Napolitano E (2020) Aspects of the summer circulation in the eastern Ligurian Sea. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 166
- Iacono R, Napolitano E, Palma M, Sannino G (2021) The Tyrrhenian Sea Circulation: A Review of Recent Work. *Sustainability* 13
- Jacques G, Tréguer P (1986) Ecosystèmes pélagiques marins. Collection d'Ecologie, Masson : 243pp
- Lavigne H, D'Ortenzio F, Migon C, Claustre H, Testor P, d'Alcalà MR, Lavezza R, Houpert L, Prieur L (2013) Enhancing the comprehension of mixed layer depth control on the Mediterranean phytoplankton phenology. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118 : 3416-3430

- Lavigne H, D'Ortenzio F, Ribera D'Alcalà M, Claustre H, Sauzède R, Gacic M (2015) On the vertical distribution of the chlorophyll *a* concentration in the Mediterranean Sea: a basin-scale and seasonal approach. *Biogeosciences* 12 : 5021-5039
- Lazzari P, Solidoro C, Salon S, Bolzon G (2016) Spatial variability of phosphate and nitrate in the Mediterranean Sea : A modeling approach. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers* 108 : 39-52
- Macias D, Garcia-Gorriz E, Stips A (2018) Deep winter convection and phytoplankton dynamics in the NW Mediterranean Sea under present climate and future (horizon 2030) scenarios. *Sci Rep* 8 : 6626
- Mann KH, Lazier JRN (1996) *Dynamics of Marine Ecosystems : Biological - Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Publishing, New York, 496pp
- Marty J-C, Chiavérini J, Pizay M-D, Avril B (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* 49 : 1965-1985
- Matsoukas C, Banks AC, Hatzianastassiou N, Pavlakis KG, Hatzidimitriou D, Drakakis E, Stackhouse PW, Vardavas I (2005) Seasonal heat budget of the Mediterranean Sea. *Journal of Geophysical Research* 110
- Mermex Group : Durrieu de Madron X, Guieu C, Sempéré R, Conan P, Cossa D, D'Ortenzio F, Estournel C, Gazeau F, Rabouille C, Stemmann L, Bonnet S, Diaz F, Koubbi P, Radakovitch O, Babin M, Baklouti M, Bancon-Montigny C, Belviso S, Bensoussan N, Bonsang B, Bouloubassi I, Brunet C, Cadiou JF, Carlotti F, Chami M, Charmasson S, Charrière B, Dachs J, Doxaran D, Dutay JC, Elbaz-Poulichet F, Eléaume M, Eyrolles F, Fernandez C, Fowler S, Francour P, Gaertner JC, Galzin R, Gasparini S, Ghiglione JF, Gonzalez JL, Goyet C, Guidi L, Guizien K, Heimbürger LE, Jacquet SHM, Jeffrey WH, Joux F, Le Hir P, Leblanc K, Lefèvre D, Lejeusne C, Lemé R, Loÿe-Pilot MD, Mallet M, Méjanelle L, Mélin F, Mellon C, Mérigot B, Merle PL, Migon C, Miller WL, Mortier L, Mostajir B, Mousseau L, Moutin T, Para J, Pérez T, Petrenko A, Poggiale JC, Prieur L, Pujo-Pay M, Pulido V, Raimbault P, Rees AP, Ridame C, Rontani JF, Ruiz Pino D, Sicre MA, Taillandier V, Tamburini C, Tanaka T, Taupier-Letage I, Tedetti M, Testor P, Thébaud H, Thouvenin B, Touratier F, Tronczynski J, Ulses C, Van Wambeke F, Vantrepotte V, Vaz S, Verney R (2011) Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91 : 97-166
- Migon C, Pasqueron de Fommervault O, Kessourori F (2021) Sources d'émission, flux et distribution spatiotemporelle des ressources nutritives. Dans « La mer Méditerranée face au changement global 1 - Conditions de la production phytoplanktonique en mer Ligure », édité sous la direction de C Migon, P Nival & A Sciandra, Collection Écologie - Environnement, ISTE Editions : 115-139
- Millot C (1999) Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Systems* 20 : 423-442
- Millot C, Taupier-Letage I (2005) Circulation in the Mediterranean Sea. *Hdb Env Chem Vol. 5, Part K* : 29-66
- Ody A, Doxaran D, Vanhellefont Q, Nechad B, Novoa S, Many G, Bourrin F, Verney R, Pairaud I, Gentili B (2016) Potential of High Spatial and Temporal Ocean Color Satellite Data to Study the Dynamics of Suspended Particles in a Micro-Tidal River Plume. *Remote Sensing* 8
- Petrenko A, Dufau C, Estournel C (2008) Barotropic eastward currents in the western Gulf of Lion, north-western Mediterranean Sea, during stratified conditions. *Journal of Marine Systems* 74 : 406-428
- Powley HR, Van Cappellen P, Krom MD (2017) Nutrient Cycling in the Mediterranean Sea : The Key to Understanding How the Unique Marine Ecosystem Functions and Responds to Anthropogenic Pressures. *Mediterranean Identities - Environment, Society, Culture*
- Prieur L, Tiberty M (1985) Identification et échelles des processus physiques et biologiques responsables de l'hétérogénéité spatiale près du front de Mer Ligure. *Rapp Comm int Mer Médit* 29 : 35-36
- Prieur L, D'Ortenzio F, Taillandier V, Testor P (2021) Océanographie physique de la mer Ligure. Dans « La mer

Méditerranée face au changement global 1 - Conditions de la production phytoplanctonique en mer Ligure », édité sous la direction de C Migon, P Nival & A Sciandra, Collection Écologie - Environnement, ISTE Editions : 55-87

- Pujo-Pay M, Conan P, Joux F, Oriol L, Naudin JJ, Cauwet G (2006) Impact of phytoplankton and bacterial production on nutrient and DOM uptake in the Rhône River plume (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 315 : 43-54
- Pujo-Pay M, Conan P, Oriol L, Cornet-Barthaux V, Falco C, Ghiglione JF, Goyet C, Moutin T, Prieur L (2011) Integrated survey of elemental stoichiometry (C, N, P) from the western to eastern Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 8 : 883-899
- Raimbault P, Garcia N, Fournier M, Lafont M (2009) Évolution des apports en nutriments du Rhône à la Méditerranée. Dans « Le golfe du Lion : Un observatoire de l'environnement en Méditerranée », A Monaco, W Ludwig, M Provansal, B Picon, coordinateurs Editions Quae : 91-104
- Rodellas V, Garcia-Orellana J, Masque P, Feldman M, Weinstein Y (2015) Submarine groundwater discharge as a major source of nutrients to the Mediterranean Sea. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112 : 3926-3930
- Sabatès A, Olivar MP, Salat J, Palomera I, Alemany F (2007) Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74 : 355-376
- Saiz E, Alcaraz M (1990) Pigment gut contents of copepods and deep phytoplankton maximum in the Western Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 12 : 665-672
- Sakalli A (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. *Applied Ecology and Environmental Research* 15 : 707-716
- Salgado-Hernanz PM, Racault MF, Font-Muñoz JS, Basterretxea G (2019) Trends in phytoplankton phenology in the Mediterranean Sea based on ocean-colour remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 221 : 50-64
- Sammartino M, Di Cicco A, Marullo S, Santoleri R (2015) Spatio-temporal variability of micro-, nano- and pico-phytoplankton in the Mediterranean Sea from satellite ocean colour data of SeaWiFS. *Ocean Science* 11 : 759-778
- Sanchez-Roman A, Jorda G, Sannino G, Gomis D (2018) Modelling study of transformations of the exchange flows along the Strait of Gibraltar. *Ocean Science* 14 : 1547-1566
- Simoncelli S, Oliveri P, Mattia G (2019) SeaDataCloud Temperature and Salinity Climatologies for the Mediterranean Sea (Version 1).
- Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera d'Alcalà M, Vaqué D, Zingone A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea : a review. *Biogeosciences* 7 : 1543-1586
- Skliris N, Zika JD, Herold L, Josey SA, Marsh R (2018) Mediterranean sea water budget long-term trend inferred from salinity observations. *Climate Dynamics* 51 : 2857-2876
- Sournia A, Brylinski J-M, Dallot S, Le Corre P, Leveau M, Prieur L, Froget C (1990) Fronts hydrologiques au large des côtes françaises : les sites-ateliers du programme Frontal. *Oceanologica Acta* 13 : 413-437
- Van Wambeke F, Ghiglione J-F, Nedoma J, Mével G, Raimbault P (2009) Bottom up effects on bacterioplankton growth and composition during summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea. *Biogeosciences* 6 : 705-720
- Volpe G, Banzon VF, Evans RH, Santoleri R, Mariano AJ, Sciarra R (2009) Satellite observations of the impact of dust in a low-nutrient, low-chlorophyll region : Fertilization or artifact ? *Global Biogeochemical Cycles* 23.