

Environnement thermique du benthos côtier de l'île de Port-Cros (parc national, France, Méditerranée nord-occidentale) et implications biogéographiques

Jean-Georges HARMELIN *

Résumé : L'environnement thermique des communautés benthiques des fonds rocheux côtiers de l'île de Port-Cros a été défini par des enregistrements de la température avec un pas de temps de 2 h à 12m, 24m, 34m et 41m dans trois sites durant 2 années consécutives (2002-2003), ainsi que dans deux sites à 12m et 24m en 1999. Les moyennes annuelles de température étaient d'environ 17°C à 12m, 16°C à 24m et 15°C à 41m sans variabilité interannuelle notable. L'amplitude des températures instantanées à 12m en 2003 (13,9-14,5°C) était toutefois supérieure de 3°C à celle notée en 2002. Les températures les plus basses enregistrées à 12m et 24m étaient proches de 13°C et supérieures d'environ 1°C à celles observées en 1979 aux mêmes profondeurs. La période de stratification thermique, de mi-avril à début novembre, se caractérise par des fluctuations fortes et rapides de température, particulièrement en juillet et août à 12m et 1-2 mois plus tard à 24-41m. Ces refroidissements brutaux représentent à la fois des stress thermiques auxquels les organismes benthiques doivent s'adapter et des interruptions du réchauffement estival excessif nécessaire pour les espèces psychrophiles habitant à faible profondeur. L'été 1999 s'est distingué par des fortes températures et une grande stabilité thermique. L'exposition continue du benthos à de fortes températures (21 août - 28 septembre : >23°C pendant 96% du temps à 12m, 72% à 24m) a été associée à une mortalité catastrophique d'invertébrés. Le réchauffement de la colonne d'eau au cours de la canicule de 2003 a été limité à la couche supérieure où des températures très élevées (> 27°C) ont été atteintes mais avec des fluctuations fortes. La comparaison du régime thermique estival à 24m en 2003 à Port-Cros, Carry-le-Rouet et Monaco met en évidence un net gradient géographique ouest-est, qui se traduit par une diminution du temps d'exposition du benthos à des températures inférieures à 15°C et une augmentation de ce temps à des températures supérieures à 22°C. La distribution géographique de plusieurs invertébrés et poissons d'affinité méridionale ou septentrionale atteste que ces différences climatiques sont associées à des différences biogéographiques.

Abstract: The thermal environment of benthic communities of rocky coastal bottoms of Port-Cros Island was described from temperature recordings with a sampling interval of 2h at 12m, 24m, 34m and 41m depth in three sites during two years (2002-2003) and at 12m and 24m depth in two sites in 1999. The temperature annual means were about 17°C at 12m, 16°C at 24m and 15°C at 41m with only slight between-year variation. However, the range of instantaneous temperatures at 12m in 2003 was 3°C wider than in 2002. The lowest temperatures recorded at 12m and 24m were close to 13°C and were about 1°C

* Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France. Courel : jharmel@com.univ-mrs.fr

higher than those observed in 1979 at the same depths. The period of thermal stratification, from mid-April to early November, is characterised by strong and rapid temperature fluctuations, particularly in July and August at 12m and 1-2 months later at 24-41m. These brutal cooling events represent both a thermal stress to which benthic organisms have to be adapted and necessary interruptions of excessive summer warming that allow cold-water species to dwell at shallow depths. Summer 1999 was characterised by an exceptional thermal anomaly with high summer temperatures and a great thermal stability. The continuous exposure of benthic organisms to high temperatures during a long period (from August 21th to September 28th: >23°C during 96% of the time at 12m, 72% at 24m) was associated to a mass mortality of invertebrates. Another strong thermal anomaly was observed in summer 2003 but was relatively short and restricted to the upper layer where exceptional temperature values (>27°C) were recorded. The comparison of the summer thermal regimes at 24m depth at Carry-le-Rouet (W Provence), Port-Cros and Monaco indicated a clear west-east geographic gradient with a decrease of the benthos exposure time at temperature <15°C and an increase of this time at temperature >22°C. The distribution along the sampled coast of several southern and northern species of invertebrates and fishes attests that these climatic differences are associated to a biogeographic differentiation of sites.

INTRODUCTION

Le rôle de la température de la mer comme facteur majeur du métabolisme et du cycle de vie des organismes marins et, en conséquence, de leur distribution à différentes échelles spatiales et temporelles est un des thèmes centraux de l'écologie marine et de la biogéographie (e.g. Briggs, 1974 ; Coma *et al.*, 2000 ; Moore, 1958 ; Pérès et Picard, 1964 ; Valentine & Jablonski, 1982). L'accélération de la modification du climat qui est observée actuellement et ses conséquences sur la biodiversité et les changements de répartition de certaines espèces (e.g. Harvell *et al.*, 2002 ; Markham, 1996) ont donné un regain d'intérêt à la connaissance du régime thermique des régions et au suivi à long terme des températures au sein même des communautés. L'intérêt de ce type de monitoring est particulièrement évident dans les secteurs bénéficiant de mesures de gestion accompagnées de suivis de l'évolution des populations d'espèces vulnérables.

La région méditerranéenne, partie de la province atlanto-méditerranéenne (Fredj, 1974), est un ensemble complexe de situations climatiques avec des tendances biogéographiques contrastées, qui différencient les bassins oriental et occidental, les côtes nord et sud. Pérès et Picard (1964) reconnaissent pour le benthos en Méditerranée occidentale trois ensembles distincts en plus de la mer d'Alboran : les côtes d'Afrique Mineure, le secteur Central, qui comprend les Baléares, la Corse, la Sardaigne et la Sicile, et le secteur Septentrional, depuis la Catalogne jusqu'en Ligurie. Ces auteurs estiment que le secteur Septentrional, dans lequel se situe la côte française de Méditerranée, se distingue du secteur Central par une présence plus marquée d'espèces typiques des zones tempérées froides et au contraire par la rareté d'espèces ayant un caractère subtropical. Le golfe du Lion, soumis à l'action du mistral et du Rhône, est le secteur le plus froid du bassin

occidental et l'un des plus productif de Méditerranée, comme le montrent bien les vues satellites (Barale, 1999). Ces caractères impliquent un gradient climatique ouest-est évident pour le domaine terrestre, dont les répercussions sur le domaine marin en zone néritique sont renforcées par la dynamique des échanges hydrologiques verticaux induite par le mistral (Millot, 1979). Les conditions climatiques reçues par le benthos de la partie la plus occidentale de la côte rocheuse de Provence doivent donc différer de celles rencontrées plus à l'est, notamment aux abords de la mer Ligure. Pérès et Picard (1964) considèrent en effet que la zone de Menton constitue pour le benthos une enclave géographique ayant des caractères proches du secteur Central. La distribution de certaines espèces benthiques de fonds durs à une échelle microgéographique le long de cette côte suggère que le gradient climatique ouest-est se traduit aussi par un gradient biogéographique (Harmelin, 1987, 1999).

Par ailleurs, depuis une vingtaine d'années, les communautés benthiques du nord du bassin occidental de la Méditerranée sont soumises à des modifications qui sont considérées comme des effets directs ou indirects du changement climatique global, attesté en Méditerranée par une augmentation de la température des eaux profondes (Bethoux *et al.*, 1990) et côtières (Salat & Pascual, 2002). Ces modifications se manifestent par des cas de colonisation ou de changement de dynamique d'espèces méridionales considérées comme thermophiles (Bianchi & Morri, 1993, 1994 ; Francour *et al.*, 1994 ; Harmelin et Robert, 2001), de remplacement d'espèces (Chevaldonné & Lejeusne, 2003), mais aussi par des événements de mortalité catastrophique associés à des anomalies thermiques positives (Romano *et al.*, 2000) qui touchent certaines espèces établies au-dessus de la thermocline de fin d'été (Cerrano *et al.*, 2000 ; Garrabou *et al.*, 2001 ; Perez *et al.*, 2000). Ces phénomènes se sont manifestés durant les étés 1999 et 2003 avec des ampleurs différentes.

L'île de Port-Cros, parc national, est dotée d'un climat doux grâce à une localisation longitudinale intermédiaire sur le gradient géographique golfe du Lion-Riviera et une position très méridionale (latitude du cap Corse) au large du cap Bénat, qui lui donne aussi une hydrologie très dynamique (Augier & Boudouresque, 1973). Cette situation méridionale entre le canyon des Stoechades au NE et le rebord continental relativement proche au sud l'expose aussi particulièrement aux eaux du large et à la circulation générale du courant Nord. La traduction de ces caractères en termes de régime thermique au niveau des communautés benthiques est un élément majeur pour l'interprétation de l'évolution du patrimoine naturel du parc national.

Une première approche du régime thermique des eaux du parc avait été faite au niveau de l'herbier à posidonie à différentes profondeurs dans la baie de Port-Cros (Augier *et al.*, 1980). Depuis, l'accentuation des modifications biologiques apparemment liées au

changement climatique global a souligné l'urgence d'une nouvelle évaluation du bilan thermique des eaux du parc qui prenne en compte les habitats rocheux depuis les petits fonds jusqu'au coralligène. Un tel bilan est maintenant facilité par la banalisation de petites sondes thermiques autonomes relativement bon marché qui fournissent une acquisition en continu des données thermiques.

La présente étude fait partie d'un programme de suivi de la température qui avait été mis en place avec le même protocole dans divers sites rocheux côtiers de la région marseillaise, à Carry-le-Rouet (12m et 24m) et à l'île Riou (11m, 24m et 41m) depuis plusieurs années, ainsi qu'à Monaco (24m) pendant l'été 2003. Le choix des profondeurs d'enregistrement a été guidé par l'étagement et le changement de dynamique des communautés d'organismes fixés et de poissons dans cette partie de la Méditerranée (Garrabou *et al.*, 2002 ; Harmelin, 1987, 1990 ; Pérès, 1967 ; Pérès et Picard, 1964; Gili & Ros, 1985) et par l'observation à Port-Cros et à Marseille des premiers signes de mortalité présentant un gradient vertical (Harmelin et Marinopoulos, 1994 ; Harmelin *et al.*, 1999).

MATERIEL ET METHODES

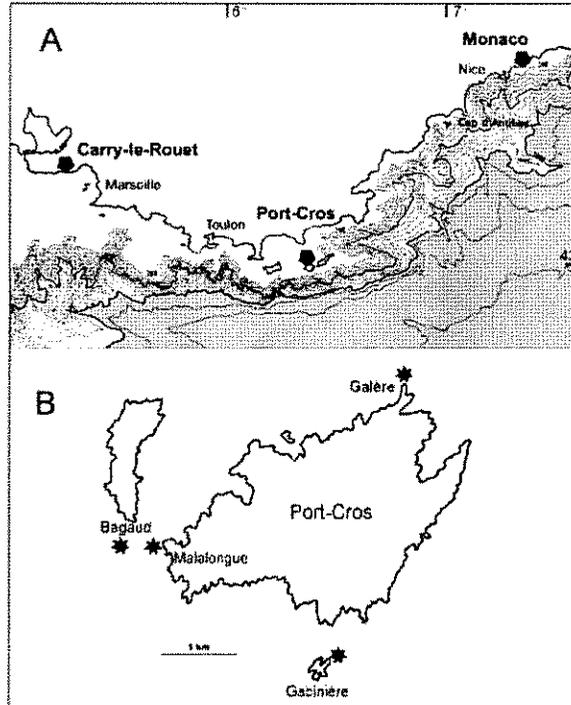


Figure 1. Localisation de trois localités d'enregistrement de la température à 24m en 2003 (A) et des quatre sites de suivi de la température à Port-Cros (B).

Les enregistrements de température à Port-Cros ont débuté en juin 1999 et ont été poursuivis jusqu'en novembre 2003 avec des sondes de température autonomes programmables placées dans divers sites (**Fig. 1**). Dans une première phase, de la mi-juin 1999 au début de février 2002, deux sites localisés sur la face ouest de Port-Cros, à Malalongue (12m), et au sud de Bagaud (24m) ont été équipés avec des thermographes Seamon Hungrun ayant une précision de 0,05°C. Au cours d'une seconde phase, sept thermographes Onset Stowaway Tidbit 32k d'une précision de 0,2°C ont été mis en place dans trois sites : à l'ouest, à Malalongue (12m), au nord, à la pointe de la Galère (12m, 24m, 34m) et au sud, à l'îlot Gabinière (12m, 24m, 41m). Ces thermographes de petite taille étaient fixés dans des supports banalisés, qui étaient placés en plongée dans une faille ou sous un bloc de roche offrant de bons échanges hydrologiques. Le niveau 12m correspond à la profondeur moyenne où les assemblages de végétaux sur substrat rocheux sont dominés par des algues photophiles et l'herbier à posidonies et présentent de fortes fluctuations saisonnières et une forte dynamique (e.g. Coma *et al.*, 2000 ; Duarte *et al.*, 1999 ; Garrabou *et al.*, 2002). La profondeur de 24m a été choisie pour caractériser un niveau intermédiaire où, selon la topographie et l'exposition du site, les végétaux photophiles peuvent se mêler avec des éléments du précoraligène et du coralligène. La zone 34-42m correspond à un état moyen de développement du complexe biocénotique coralligène, avec prédominance des algues Lithothamniées et des invertébrés filtreurs (Laborel, 1960). Les enregistrements de la période estivale 2003 à 24m à Port-Cros (Gabinière et Galère) ont été comparés à ceux obtenus dans le même temps (juin-octobre) à la même profondeur et selon le même protocole à Carry-le-Rouet et Monaco.

Dans tous les cas, l'enregistrement des températures était programmé avec un pas de temps de 2h. Cette périodicité combinait une bonne adéquation avec la variabilité de la température aux moments de fortes fluctuations et la capacité d'enregistrement des thermographes. Le nombre de données disponibles par mois était ainsi de 336 à 372. Ce pas de temps a paru suffisamment court pour pouvoir faire des extrapolations en classant les données des séries temporelles en fonction de seuils significatifs de température tels que 15°C, 22°C ou 23°C. Le calcul pour une période définie du pourcentage de données enregistrées au dessous ou au-dessus d'un certain seuil a pu ainsi donner une approximation raisonnable du temps d'exposition du benthos aux conditions de températures définies par ce seuil. Ainsi, par exemple, quand une série mensuelle de 372 mesures comprend 186 mesures supérieures à 23°C, on admet que la communauté où était installé le thermographe a été exposée pendant la moitié du mois à des températures supérieures à 23°C. Ce mode de traitement des données avait pour objectif de mieux caractériser les conditions thermiques supportées par le benthos dans les différentes localités et durant certaines périodes critiques, comme

l'été 1999. Un autre paramètre important de la caractérisation du régime thermique des sites et des périodes était le taux de fluctuations, qui a été évalué par le coefficient de variation (CV) de la moyenne de la série de mesures considérée. L'échange des thermographes a été fait après des immersions de 6 mois à 1 an. Après transfert dans un ordinateur, les données ont été traitées avec les logiciels © Excel et © Statistica.

RESULTATS

Tendances générales au cours des années 2002-2003

L'amplitude annuelle des températures instantanées enregistrées à 12m était variable selon les années : elle était de 10,8 à 11,5°C en 2002 et de 13,9 à 14,5°C en 2003. A 24m, au cours de ces deux années, l'amplitude annuelle est restée du même ordre (10,1 à 10,4°C) et était stable à 41m (9,5°C). Les amplitudes annuelles basées sur les moyennes mensuelles étaient comprises entre 8,6 et 10,7°C à 12m, 7,3 et 7,9°C à 24m et 4,1 et 4,4°C à 34-41m (**Tab. 2**). Les deux séries de moyennes annuelles qui ont été calculées pour deux périodes de 12 mois couvrant les étés 2002 et 2003 dans cinq sites montrent peu de différence entre elles (**Tab. 2**). La température moyenne annuelle dans les sites les moins profonds (12m) n'est supérieure que d'environ 2°C à celle du site le plus profond (41m).

Février et mars sont les mois les plus froids et présentent des températures moyennes qui sont très homogènes quels que soient les sites, les profondeurs et les années (**Tab. 1**) et sont comprises entre 13,1 et 13,6°C ($\bar{X} = 13,3 \pm 0,14^\circ\text{C}$, $n = 26$). Cette homogénéité thermique hivernale se traduit aussi par de très faibles fluctuations à court terme : le coefficient de variation des moyennes mensuelles hivernales présente les valeurs les plus faibles, comprises entre 0,9 et 1,8% ($\bar{X} = 1,30 \pm 0,24\%$, $n = 26$). Les températures instantanées les plus basses ont été enregistrées en février à 12m dans le site de Malalongue : 12,8°C en 2002 et 12,7°C en 2003. Au cours de ce mois dans ce site les températures ont été inférieures à 13°C durant 4% du temps en 2002 et durant 21% en 2003. Par ailleurs, aucune température inférieure à 13°C n'a été enregistrée à la Gabinière en 2002 et 2003 aux trois profondeurs étudiées. Au cours de ces deux années, une nette homothermie était établie pendant environ cinq mois, de novembre à fin mars sur tout l'espace vertical échantillonné (**Fig. 2**). Durant cette période, les températures moyennes mensuelles à trois profondeurs dans deux sites (Galère, 12m, 24m; Gabinière, 12m, 24m, 41m) ne présentaient aucune différence significative et étaient comprises entre 14,7 et 14,8°C. A l'inverse, une nette stratification de la température en fonction de la profondeur était observée depuis fin avril et jusqu'en octobre (**Fig. 2**). La température moyenne de cette période à 12m était supérieure d'environ 4°C à celle observée à 41m (**Tab. 2**).

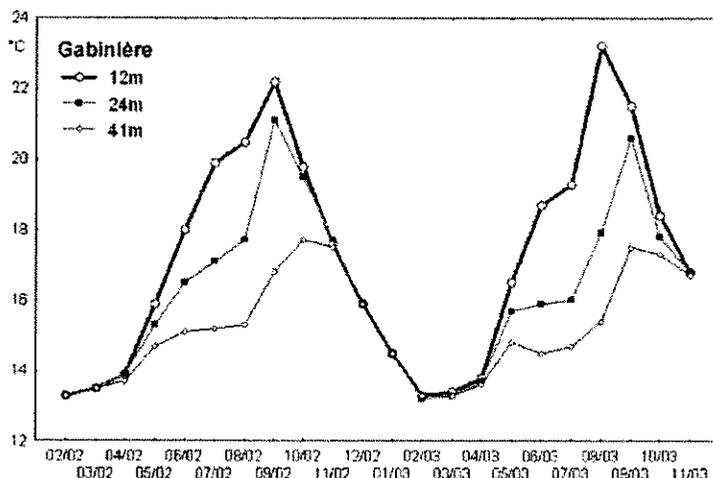


Figure 2. Températures moyennes mensuelles (1 mesure/2h) enregistrées à 12m, 24m et 41m à Port-Cros, Gabinière, entre février 2002 et novembre 2003.

Les moyennes mensuelles les plus élevées ont été observées à 12m en septembre 2002 (22,0-22,3°C) et en août 2003 (23,2-23,8°C). Ce décalage temporel entre les deux années successives (Tab. 1, fig. 2) s'est répercuté en profondeur : à 41m (Gabinière), en 2002, les moyennes mensuelles les plus fortes ont été observées en octobre et novembre (17,7 et 17,5°C) tandis qu'en 2003, elles se manifestaient en septembre et octobre (17,5 et 17,3°C). A 24m, le mois le plus chaud a toujours été septembre avec des moyennes comprises entre 20,5 et 21,1°C.

L'enregistrement de la température avec un pas de temps relativement court (2h) donne une bonne image des fluctuations rapides de ce paramètre, qui témoignent de la dynamique des masses d'eau autour de Port-Cros. A 12m, c'est en plein été (juillet-août) que la variabilité de la température est la plus forte (Fig. 3), avec des chutes ou des remontées de température pouvant dépasser 7,5°C dans l'espace de 2 heures et un coefficient de variation des séries mensuelles dépassant souvent 10% (Tab. 1). Plus profondément, ces phases de fortes fluctuations de température sont décalées dans le temps d'un à deux mois. Ainsi, dans la station la plus profonde (Gabinière, 41m) en 2003, c'est en septembre et octobre qu'elles ont été observées. D'une manière générale, au cours d'une même année, la température des stations situées à même profondeur présentent la même variabilité mensuelle exprimée par le coefficient de variation. Inversement, pour un même mois, on note des différences de variabilité parfois nettes entre 2002 et 2003, spécialement pendant l'été, qui reflètent des différences dans le régime des vents.

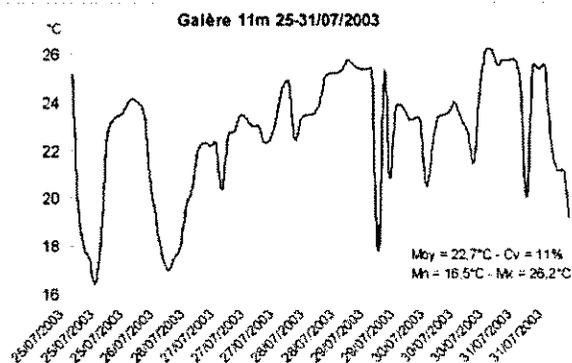


Figure 3. Variabilité à court terme de la température en été à faible profondeur. La Galère, 12m, semaine du 25 au 31 juillet 2003, 1 mesure/2h. Moyenne (Moy), coefficient de variation (Cv), minimum (Mn) et maximum (Max) de température.

La température moyenne de la période de stratification thermique de mai à octobre à 12m (**Tab. 2**) est légèrement inférieure sur la face sud (Gabinière) que sur la face nord (Galère) en 2002 comme en 2003. Cette différence N-S se manifeste particulièrement en juillet et en août, l'écart le plus grand pour les moyennes mensuelles étant en juillet : 0,9°C en 2002, 1,2°C en 2003. Pour chacune de ces deux années, une analyse de variance faite sur les données brutes de juillet indique une différence hautement significative ($p < 0,000$) entre les deux sites (2002 : $F_{1,742} = 47,67$; 2003 : $F_{1,742} = 33,49$). Cette tendance pour une certaine différenciation des faces nord et sud de Port-Cros durant l'été s'atténue fortement à 24m de profondeur, même si elle reste significative statistiquement (juillet 2002 et 2003 : $F_{1,742} = 4,04$ et 7,60).

Les anomalies thermiques de 1999 et 2003

Les périodes estivales des années 1999 et 2003, au cours desquelles des anomalies thermiques positives ont été associées à des mortalités d'invertébrés, présentent des particularités différentes.

En 1999 à faible profondeur (Malalongue, 12m), la période couvrant les mois de juillet à octobre se caractérisait par une température moyenne qui dépassait 22°C (**Tab. 3**) avec un coefficient de variation modéré (8,9%). Pendant cette période de 4 mois, le benthos a été exposé à des températures supérieures à 23°C pendant près de 46% du temps. La température instantanée maximale a été observée en août et atteignait 25,5°C. Toutefois, cette période chaude n'était pas homogène et présentait deux phases. Dans un premier temps, jusqu'à la mi-août, les fluctuations de température ont été relativement fortes (**Fig. 4**), avec un écart entre les températures maximale et minimale supérieur à 10°C pour une température moyenne de 21,9°C. Ensuite, il y a eu une phase de grande stabilité, du 21 août au 28 septembre 1999. Les températures

se sont alors maintenues à un niveau particulièrement élevé avec très peu de fluctuations : la température moyenne de cette phase était de 24,0°C, avec un coefficient de variation de 2,4% et le seuil de 23°C a été dépassé durant 96,2% du temps. Les dépassements de ce seuil étaient de 91,3% en septembre, de 67,4% en août et de 25,2% en juillet 1999 (Fig. 5). A 24m de profondeur en 1999 (site de Bagaud), la température moyenne de la période juillet-octobre était inférieure de 2°C à celle observée dans le même temps à 12m, mais les températures maximales aux deux profondeurs étaient très proches (Tab. 3). Le seuil de 23°C a été dépassé pendant près de 23% du temps au cours de cette période de 4 mois et pendant 72 % du temps entre 21 août et le 28 septembre 1999 avec une température moyenne de $23.4 \pm 0.9^\circ\text{C}$. En 2003 à la même profondeur (site de la Gabinière), les températures moyenne et maximale de la période de juillet à octobre étaient inférieures de 2,3 et 2,2°C à celles de 1999 et aucune température supérieure à 23°C n'a été enregistrée.

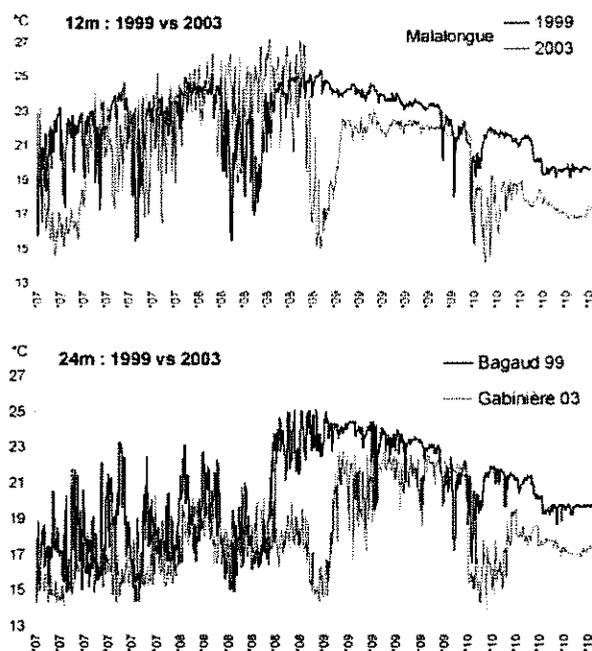


Figure 4. Fluctuations de température de juillet à octobre en 1999 et 2003 à 12m (Malalongue) et 24m (Bagaud : 1999, Gabinière : 2003).

En 2003, à 12m à Malalongue, le seuil de 23°C n'a été dépassé de manière massive qu'en août (71,0% des mesures), avec une température instantanée maximale d'un niveau exceptionnel (27,2°C). Le dépassement du seuil 23°C a été plus modéré en juillet (15,2%) et quasiment nul en septembre (0,3%) (Fig. 5). Si l'on considère la période

de juillet à octobre, la température moyenne était nettement plus faible (20,7°C) et son coefficient de variation plus fort (Tab. 3) qu'en 1999. Un plateau thermique chaud s'est aussi manifesté au cours de 2003, mais plus tardivement, du 6 septembre au 4 octobre, avec une température moyenne de 22,0°C (CV = 1,6%). Alors qu'en 1999, le plateau thermique était à un niveau proche de la température maximale observée durant l'été, en 2003, il était nettement en dessous du maximum thermique observé en août et même de la température moyenne de ce mois (23,7 ± 2,1°C). Cette situation de stabilité thermique à la fin de l'été a aussi été observée en septembre 2002 ($\bar{X} = 22,0 \pm 0,6^\circ\text{C}$, CV = 2,9%) et en octobre 2001 ($\bar{X} = 20,6 \pm 0,3^\circ\text{C}$, CV = 1,4%). Les moyennes mensuelles de température à la Gabinière en 2003 n'ont été notablement supérieures à celles de 2002 qu'à 12m en août (+ 2,7°C) et en juin (+ 0,7°C) et à 41m en septembre (+ 0,7°C). Par ailleurs, cet écart 2003-2002 a été négatif et supérieur à 1°C en juillet à 24m et en octobre à 12m et 24m (Tab. 4). Les mêmes tendances ont été relevées à la Galère (Tab. 1).

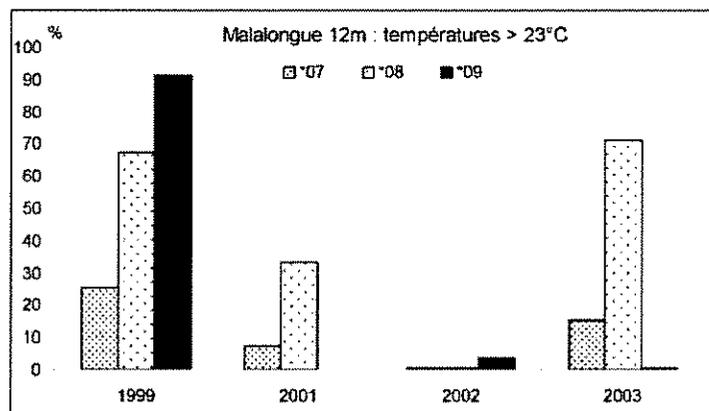


Figure 5. Temps d'exposition (%) du benthos à 12m à Port-Cros, site de Malalongue, à des températures supérieures à 23°C au cours des mois de juillet, août et septembre en 1999, 2001, 2002 et 2003. Pas de temps des mesures : 1 par 2h.

Situation de Port-Cros dans le gradient climatique ouest-est

Les enregistrements faits simultanément et avec le même pas de temps de juin à octobre à 24m à Carry-le-Rouet, Port-Cros (Gabinière et Galère) et Monaco indiquent un net gradient thermique entre l'ouest et l'est de la côte rocheuse qui s'étend du golfe de Fos à la frontière italienne. Toutefois, les différences climatiques entre les trois localités ne sont que partiellement traduites par les températures moyennes de cette période, qui sont très proches à Carry-le-Rouet et dans les deux sites de Port-Cros et inférieures de 1,3 à 1,5°C à celle enregistrée dans le site de Monaco. On note aussi que les températures minimales diffèrent peu

entre les sites, mais que Monaco se distingue par une température maximale nettement plus élevée (Tab. 5). L'examen des seuils de températures fournit des réponses plus contrastées. Ainsi, au cours de cette période de 5 mois (soit environ 1800 mesures par site) couvrant la période chaude, le pourcentage de mesures inférieures à 15°C diminuait nettement d'ouest en est tandis que le pourcentage de mesures supérieures au seuil de 22°C augmentait fortement (Fig. 6). Les deux sites de Port-Cros différaient peu d'après les données fournies par ces deux indices thermiques. Ainsi, entre juin et octobre 2003, à Port-Cros, les niveaux supérieurs du coralligène ont été exposés à plus de 22°C pendant 5,6 à 6,3% du temps, alors qu'aux deux extrêmes du gradient géographique considéré, ce pourcentage n'était que de 0,7% à Carry-le-Rouet et atteignait 20,7% à Monaco. Ce dernier site a été le seul à être exposé en 2003 à des températures supérieures au seuil de 23°C (9,1% du temps).

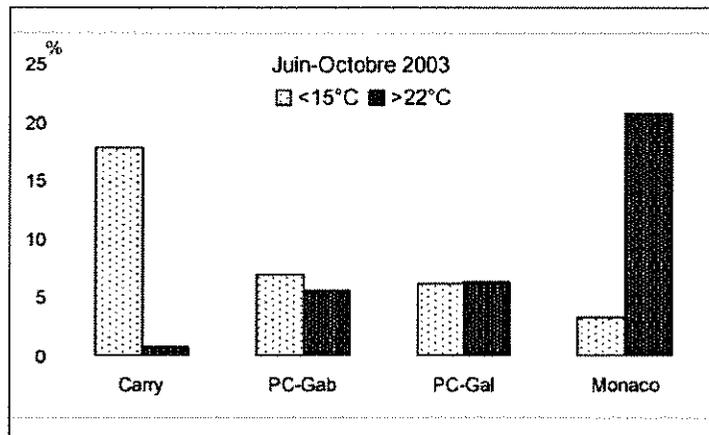


Figure 6. Temps d'exposition (%) du benthos de fond rocheux à 24m de profondeur à des températures inférieures à 15°C et supérieures à 22°C à Carry-le-Rouet, Port-Cros, face sud (l. Gabinière : PC-Gab) et face nord (pointe de la Gaière : PC-Gal), et Monaco entre début juin et fin octobre 2003 (1 mesure/2h).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les thermographes enregistreurs utilisés à Port-Cros et dans d'autres localités suivant le même protocole ont des performances inférieures aux spécifications souhaitées en océanographie physique pour la perception des tendances hydrologiques fines en Méditerranée (Millot, 2002). Toutefois, la précision de ces sondes paraît suffisante pour caractériser le régime thermique auquel sont soumis les organismes benthiques des sites côtiers.

Les moyennes annuelles aux trois profondeurs d'enregistrement choisies pour leur signification écologique ne présentent que de faibles différences, de l'ordre de 2°C entre 12m et 41m. Le cycle annuel intègre en effet une période d'homothermie verticale qui dure près de 6 mois. Au cours de la période de stratification, de la mi-avril à début novembre en 2002 et 2003, la température moyenne à 12m était d'environ 4°C supérieure à celle enregistrée à 41m. Cette période de stratification semble plus courte d'environ un mois à Port-Cros qu'à L'Estartit (Catalogne, Espagne) d'après le graphique donné par Salat et Pascual (2002, **Fig. 2**), qui est basé sur des cycles annuels moyens de 1974 à 2001 à huit profondeurs. Les mesures faites par Augier *et al.* (1980) dans des stations d'herbier de la baie de Port-Cros à 10 et 22m en 1979 montraient des périodes d'homothermie et de stratification présentant les mêmes tendances temporelles que celles des stations étudiées en 2002-2003. Les moyennes annuelles en 1979 calculées par Augier *et al.* (1980) étaient de 16,65°C à 10m et de 15,5°C à 22m. Elles étaient donc inférieures de 0,5 à 0,8°C à celles calculées en 2002-2003 à des profondeurs similaires (**Tab. 2**). Les différences de méthodologie et d'appareillage, ainsi que la localisation enclavée dans la baie de la station 10m, peuvent être en partie responsables de cet écart. Toutefois, les températures minimales instantanées notées en 1979 n'étaient que de 12,0°C à 10m comme à 22m, donc nettement plus basses qu'en 2002-2003 (12,7 et 12,8°C en 2002 et 2003 à 12m, Malaloune, >13°C dans les autres sites). Cette indication est renforcée par les moyennes mensuelles des minima relevés chaque semaine en 1979, qui étaient inférieures à 13°C pendant 3 mois à 22m (février-avril) et pendant 4 mois à 10m (janvier-avril). Les températures hivernales en 2002 et 2003 semblent donc bien avoir été plus élevées qu'en 1979. La température instantanée maximale relevée en 1979 à 10m (31/07-9/08) était de 24.5°C, donc du même ordre que celle relevée en 2002 à cette profondeur (**Tab. 4**).

Les températures moyennes mensuelles de juin et septembre (**Tab. 1**) toujours plus élevées à 12m sur la face nord (Galère) que sur la face sud (Gabinère) avec un écart maximum en juillet, traduisent vraisemblablement l'influence du continent proche dans le réchauffement estival plus rapide des couches d'eau supérieures de la face de Port-Cros qui lui fait face. Il est possible que les masses d'eau provenant de la rade d'Hyères aient aussi une part de responsabilité, mais les données courantologiques manquent.

La forte variabilité à court terme de la température qui est observée particulièrement à faible profondeur en période de stratification est typique des zones soumises des upwellings sous l'action du mistral (Millot, 1979), mais certaines fluctuations rapides observées à 41m suggèrent l'intervention de méandres de courants de fond. Cette variabilité à petite échelle temporelle de la température en été souligne la faible signification des données ponctuelles et la nécessité d'enregis-

tements avec un pas de temps court pour définir un régime thermique en situation côtière. Les variations brutales et rapides de température sont des stress thermiques auxquels les organismes benthiques doivent être adaptés et qui ont un caractère sélectif pour leur distribution verticale. Les différences de distribution verticale selon les régions que l'on observe chez certains invertébrés fixés suggèrent que leur cantonnement en profondeur en Provence pourrait être la conséquence d'une faible tolérance aux fluctuations rapides de température qui se manifestent en été au-dessus d'une quarantaine de mètres de profondeur (Harmelin, 1988). Mais les chutes répétées de température en été sont aussi des interruptions bénéfiques aux périodes de chaleur qui engendreraient chez beaucoup d'organismes filtreurs de Méditerranée selon Coma *et al.* (2000) une dormance estivale ("aestivation"). Ce régime thermique instable durant l'été autorise l'installation à faible profondeur d'organismes benthiques peu tolérants aux fortes températures, comme les gorgones. En 1999, l'absence pendant une longue période de cette instabilité thermique estivale par défaut de mistral associée à un été particulièrement chaud s'est traduite par une vague de mortalité massive d'invertébrés benthiques, avec une gravité particulière pour les gorgones, spécialement à Port-Cros et sur la Côte d'Azur (Perez *et al.*, 2000). Les enregistrements faits à Port-Cros confirment les particularités de cette anomalie thermique observées par ailleurs (Romano *et al.*, 2000). Les enregistrements faits à Port-Cros montrent qu'à la fin de l'été (21/08-28/09) le benthos a été soumis pendant plus d'un mois à un régime thermique anormalement élevé et exceptionnellement stable, qui s'est traduit par un dépassement du seuil 23°C pendant des temps très longs (96% à 12m, 72% à 24m). La mortalité jusqu'à plus de 30m de profondeur à Port-Cros pendant cette période de nombreux invertébrés, dont les gorgones (Perez *et al.*, 2000) a donc une relation évidente avec la température, même si l'intervention indirecte de pathogènes favorisés par cette situation est une hypothèse probable. En 2003, la canicule estivale qui a été particulièrement forte dans le domaine terrestre s'est traduite en mer par une anomalie thermique qui a été caractérisée par son cantonnement à faible profondeur (perçue seulement à 12m), sa forte intensité (températures instantanées dépassant parfois 27°C), mais aussi par sa brièveté (quelques jours en août, sans plateau thermique). Les suivis en cours sur les éponges (T. Perez, comm. pers.) montrent que l'anomalie thermique de 2003 a eu des conséquences notables à faible profondeur.

Les enregistrements de températures effectués en 2003 à 24m en période de stratification thermique à Carry-le-Rouet, Port-Cros et Monaco signalent des différences géographiques nettes de régime thermique. Ces localités se classent clairement sur un gradient climatique ouest-est, avec un bilan thermique qui augmente quand on s'éloigne du golfe du Lion et de la zone principale d'action du mistral. Un tel gradient géographique du régime thermique avait été signalé par

Augier *et al.* (1980) à partir de mesures faites à Port-Cros et de données bibliographiques : "A -20m, les eaux à Port-Cros sont plus chaudes qu'à Marseille et plus froides qu'à Monaco...". Ces résultats préliminaires indiquent que les différences géographiques de température observées en mer dans les couches supérieures de la zone néritique vont dans le même sens que les différences climatiques observées entre la Côte d'Azur et la Provence occidentale. Ces différences géographiques de régime thermique sont cohérentes avec ce que l'on connaît de la distribution des certaines espèces benthiques qui peuvent être considérées comme de bons indicateurs climatiques.

Une bonne appréciation d'un gradient de distribution des espèces de substrats durs entre le golfe du Lion et la mer Ligure qui pourrait être lié aux conditions climatiques des habitats demanderait un échantillonnage quantitatif étendu à faible profondeur, équitable entre les différents secteurs. Il est évident que d'autres paramètres, tels que la qualité environnementale, peuvent être plus déterminants que le régime thermique des sites. On doit aussi considérer que pour les invertébrés fixés particulièrement, l'absence locale d'une espèce peut aussi découler du manque historique d'événements de colonisation par défaut d'apport de larves compétentes.

Deux espèces de cnidaires illustrent les biais pouvant donner une fausse image de gradient de distribution lié au climat. Le sclérectiniaire colonial pourvu de zooxanthelles *Cladocora caespitosa* Linnaeus est relativement fréquent dans les petits fonds à Port-Cros avec des colonies de taille petite à moyenne (Augier, 1985 ; Laborel et Laborel-Deguen, 1978). Il peut abonder avec de grandes colonies dans certaines régions méridionales comme la Tunisie, mais il est actuellement rare à Marseille (Zibrowius, 1980). Toutefois, ce gradient de fréquence a sans doute été accentué ou même créé par la dégradation des fonds. En effet, cette espèce avait été signalée au 19^{ème} siècle comme abondante à Marseille, donc à une époque où les peuplements devaient être moins altérés par la pollution (Zibrowius, 1980). Le corail rouge (*Corallium rubrum*) est absent à Port-Cros, à l'exception d'un petit site profond (>60m) isolé dans le sud-ouest du parc, alors qu'il est très abondant à Marseille, même dans les petits fonds ombragés et en condition environnementale altérée. Cette lacune a parfois été imputée à un environnement thermique défavorable (J. Laborel, comm. pers.), ce qui n'est confirmé ni par les présents enregistrements de température au niveau du coralligène, ni par la présence de corail rouge à faible profondeur dans les Alpes-Maritimes (e.g. grotte de Villefranche sur Mer) et à Monaco, au moins avant les dernières anomalies thermiques. Il pourrait s'agir plutôt d'un défaut de recrutement résultant de la situation insulaire très méridionale de Port-Cros. Cette situation pourrait avoir deux conséquences : (1) mise à l'écart des courants côtiers qui balayaient les habitats riches en corail rouge le long de la côte continentale et sont des vecteurs de dispersion larvaire, et (2) au contraire, exposition

particulière à la circulation générale du grand courant Nord qui ne serait pas porteur de larves de corail rouge à cause du trop grand éloignement en amont des sites de géniteurs et de la faible capacité de dispersion de ces larves.

De bonnes indications biogéographiques apparaissent néanmoins. Chez les éponges, le signe le plus net est donné par *Eurylus deficiens*, inconnu dans la région marseillaise, mais bien présent à Port-Cros et à Monaco (J. Vacelet, comm. pers.). Les bryozoaires, bien que plutôt eurythermes selon Gautier (1962), comprennent des espèces qui montrent des préférences nettes pour les zones chaudes ou froides dans une même grande unité biogéographique (e.g. bassin occidental vs. bassin oriental de la Méditerranée). Les différences de peuplement bryozoologique que l'on peut observer entre Marseille et Port-Cros paraissent concerner surtout l'abondance relative et l'habitat de certaines espèces. L'indicateur le plus évident est le chéilostome encroûtant noir *Reptadeonella violacea* (Johnston) dont la grande fréquence à Port-Cros à petite profondeur (< 15m) sur les roches bien éclairées et dans d'autres habitats contraste avec sa distribution beaucoup plus restreinte à Marseille, où il n'est présent que sporadiquement dans des milieux marginaux tels que certaines grottes obscures et dessous de blocs en milieu perturbé (Harmelin et Capo, 2002). Cette espèce est largement répandue dans les parties chaudes de Méditerranée occidentale (Boudouresque *et al.*, 1986) et en Méditerranée orientale, où elle montre une abondance spectaculaire sur les roches peu profondes. Le bryzoaire cyclostome Tubuliporidae *Platonea stoechas* Harmelin pourrait présenter un cas similaire. Il est fréquent en Grèce et à Port-Cros, notamment sur les rhizomes des posidonies, mais rare à Marseille où il est cantonné sur des fonds détritiques profonds (Harmelin, 1976) et dans quelques enclaves à faible profondeur. Toutefois, comme pour le *Cladocora*, le facteur qualité de l'environnement peut avoir une part de responsabilité dans cette distribution. La faune d'échinodermes présente à Port-Cros dans les fonds rocheux comprend deux représentants des faunes méridionales. L'holothurie *Holothuria sanctori* Delle Chiaje paraît être un indicateur biogéographique fiable et une bonne espèce cible pour la veille écologique des modifications éventuelles en relation avec le climat. Cette espèce a un caractère méridional marqué. Elle est fréquente en Tunisie, à Zembra (Boudouresque *et al.*, 1986), en Algérie, en Sicile, en Corse, au Liban, à Madère (observations personnelles non publiées), mais elle n'a jamais été rencontrée dans la région de Marseille (Harmelin *et al.* 1981 et observations non publiées). Elle est présente à Port-Cros, sur les fonds rocheux à faible profondeur où elle se tient dans les failles et sous les blocs pendant la journée (Harmelin *et al.*, 1980, Harmelin, 1993). Sa fréquence actuelle semble plus grande qu'au début des années 80, comme le suggèrent les recensements d'échinodermes effectués à Port-Cros depuis 1993 (M. Zabala, comm. pers.). L'oursin

diadème *Centrostephanus longispinus* (Philippi) est aussi considéré comme une espèce méridionale (Francour, 1991). Il paraît notablement moins fréquent à Marseille qu'à Port-Cros (Francour, 1986) ou à Monaco (Francour *et al.*, 1999 ; Harmelin, 2003). Il ne serait présent dans l'herbier peu profond à Port-Cros que pendant l'hiver en raison d'une sténothermie prononcée (Francour, 1986).

On trouve chez les poissons côtiers des indicateurs pertinents tant pour la caractérisation des secteurs biogéographiques que pour les modifications de fréquence et de dynamique en relation avec le changement climatique global.

Les rapports de densité observés au cours des années 80 pour *Serranus scriba* (Linnaeus) (serran écriture) et *S. cabrilla* (Linnaeus) (serran petite chèvre), deux serrans pouvant cohabiter dans les petits fonds mixtes d'herbier et de roches, présentaient des différences nettes entre Port-Cros et la région marseillaise (Harmelin, 1987). Le serran écriture, espèce à tendance méridionale très fréquente en Corse, était aussi abondante que *S. cabrilla* à Port-Cros alors qu'elle était rare à Marseille. A la même époque (1981-89), des chalutages dans l'herbier à posidonies montraient une nette dominance de *S. scriba* sur *S. cabrilla* à Port-Cros, Scandola (Corse) et Ischia (Italie), tandis que seul *S. cabrilla* était présent dans les chalutages effectués en 1980 dans l'herbier à posidonies à Carry-le-Rouet et sur le Plateau des Chèvres (Marseille) (Harmelin-Vivien *et al.*, 2000). Sur ce dernier site, la répétition des chalutages en 1999 a révélé une forte présence de *S. scriba* et un rapport de densité entre *S. scriba* et *S. cabrilla* qui était devenu similaire à celui observé à Port-Cros en 1981 (Harmelin-Vivien *et al.*, 2000).

Une autre couple d'espèces congénériques, *Gobius auratus* Risso et *G. xanthocephalus* Heymer & Zander, caractérise bien le gradient biogéographique ouest-est de la côte méditerranéenne française. *Gobius auratus* n'a jamais été vu à Marseille et dans sa région, mais est fréquent en Corse et sur certains sites de Port-Cros, comme La Galère (Harmelin, 1987, 1990 : sous le nom de *G. luteus*), ainsi que dans le même secteur géographique (Fourmigue du Lavandou) et à Nice (Heymer & Zander, 1994). Inversement, *G. xanthocephalus* n'a jamais été vu à Port-Cros, mais est fréquent à Marseille et Carry le Rouet (Harmelin, 1987 : sous le nom de *G. auratus*), dans le golfe de Fos (données non publiées) et à Port-Vendres et Banyuls (Heymer & Zander, 1994).

La girelle paon, *Thalassoma pavo* (Linnaeus), petit labre très commun dans les parties chaudes de la Méditerranée, est souvent cité comme exemple typique de la vague de colonisation d'espèces méridionales en Méditerranée nord-occidentale (Bianchi & Morri, 1993, 1994 ; Francour *et al.*, 1994 ; Vacchi *et al.*, 1999). Cette espèce était absente des inventaires effectués à Port-Cros au cours des années 80 (Harmelin, 1987) et n'y était alors signalée qu'exceptionnellement

(Francour & Harmelin, 1988) ; elle était également absente de Marseille. La présence de cette espèce à Port-Cros s'est affirmée après 1988, avec un recrutement notable observé dès 1992 (Francour *et al.*, 1994) et une population viable de densité relativement forte (environ 3-4 individus par 100 m) près de 10 ans après (Louisy, 2003). A Marseille et Carry-le-Rouet, la même tendance est observée, mais avec une intensité nettement plus faible. Ainsi, en avril 2004, un seul individu (livrée intermédiaire) a été observé au cours de 17 parcours de 10 mn effectué à 0-3m dans sept sites différents (secteurs de Riou, Maire, Marseille-Veyre, Goudes ; données personnelles non publiées). A l'inverse, un autre labre, *Ctenolabrus rupestris* (Linnaeus), dont la distribution géographique s'étend vers le nord jusqu'en Norvège, est bien présente à Carry-le-Rouet et à Marseille (Harmelin & Bachet, 1994 ; Letourneur *et al.*, 2003 ; Ruitton, 1999), mais son signalement à Port-Cros ne tient qu'à un seul individu noté à 30m (Francour & Harmelin, 1984) et n'a pas été revu ensuite sur le même site de récif artificiel (Charbonnel *et al.*, 2001). Cette espèce n'a jamais été répertoriée sur les fonds durs de Monaco (Francour, 1998), ni au cours des suivis à long terme des récifs artificiels des Alpes-Maritimes (Charbonnel & Serre, 1999 ; Charbonnel *et al.*, 2001). D'autres exemples chez les poissons de Port-Cros, tels que l'établissement d'une grosse population de barracudas (*Sphyraena viridensis* Cuvier), la découverte de *Scorpaena maderensis* Valenciennes (Louisy, 2003), ou l'expansion particulièrement forte des populations du mérrou brun, *Epinephelus marginatus* (Lowe) (Harmelin & Robert, 2001) et du denti, *Dentex dentex* (Linnaeus), témoignent de la combinaison entre les effets à long terme de la protection donnée par le parc national, le régime thermique des eaux de Port-Cros, et la modification globale du climat.

REMERCIEMENTS

Je remercie le parc national de Port-Cros pour l'aide financière (compte 628-8 Nat 2000/423) et logistique qu'il a accordé à cette étude, ainsi que les agents du parc qui m'ont accompagné en plongée.

BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER H., 1985. – Etude biocénologique et cartographique de l'anse de la plage du Sud (parc national de Port-Cros, Méditerranée, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park, Fr.*, 11 : 23-38.
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F., 1973. - Dix ans de recherches dans la zone marine du parc national de Port-Cros (France). Première partie. *Ann. S.S.N.A.T.V.*, 25 : 3-22.
- AUGIER H., ROBERT P., MAFFRE R., 1980. – Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de phanérogames marines de la baie de Port-Cros (Iles d'Hyères, Méditerranée, France). *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros, Fr.*, 6 : 69-131.

- BARALE V., 1999. – Mediterranean coastal features from satellite observations. *Medcoast 99 – EMECS 99 Joint Conference, Land Ocean Interactions : Managing coastal Ecosystems, 9-13 November 1999, Antalya, Turkey*. E. ÖZHAN ed., : 1899-1908.
- BETHOUX J.P., GENTILI B., RAUNET J., TAILLIEZ D., 1990. – Warming trend in the western Mediterranean deep water. *Nature*, 347 : 660-662.
- BIANCHI C. N., MORRI C., 1993. Range extensions of warm-water species in the northern Mediterranean: evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newsletter*, 5 (7) : 156-159.
- BIANCHI C. N., MORRI C., 1994. - Southern species in the Ligurian Sea (northern Mediterranean): new records and a review. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 58-59 : 181-197.
- BOUDOURESQUE C.F., HARMELIN J.G., JEUDY de GRISSAC A., 1986. – Le benthos marin de l'île de Zembra (Parc National, Tunisie). UNEP-IUCN-RAC/SPA, GIS Posidonie publ., Marseille, FR. 199 pp.
- BRIGGS J.C., 1974. – *Marine zoogeography*, McGraw-Hill, New York, xiv, 476 pp.
- CERRANO C., BAVESTRELLO G., BIANCHI N., CATTANEO-VIETTI R., BAVA S., MORGANTI C., MORRI C., PICCO P., SARA G., SCHIAPARELLI S., SICCARDI A., SPONGA F., 2000. - A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-Western Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters*, 3 : 284-293.
- CHARBONNEL E., SERRE C., 1999. – Suivi des peuplements ichtyologiques des récifs artificiels de la zone marine protégée de Vallauris-Golfe-Juan (Alpes-Maritimes). Comparaison entre les périodes 1987/89 et 1997/98. Rapp. Contrat Conseil Général Alpes-Maritimes & GIS Posidonie publ., Fr. : 1-97.
- CHARBONNEL E., ODY D., LE DREACH L., 2001. – Effet de la complexification de l'architecture des récifs artificiels du Parc national de Port-Cros (Méditerranée, France) sur les peuplements ichtyologiques. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 18 : 163-217.
- CHARBONNEL E., SERRE C., RUITTON S., 2001. – Les peuplements de poissons des récifs artificiels des Zones Marines Protégées de Beaulieu-sur-Mer et Roquebrune – Cap-Martin (Alpes-Maritimes). Suivi 2000 et évolution à long terme. Rapp. Contrat Conseil Général Alpes-Maritimes & GIS Posidonie publ., Fr. : 1-109.
- CHEVALDONNE P., LEJEUSNE C., 2003. Regional warming-induced species shift in north-west Mediterranean marine caves. *Ecology Letters*, 6 : 371-379.
- COMA R., RIBES M., GILI J.M., ZABALA M., 2000. - Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Tree*, 15, 11 : 448-453.
- DUARTE C.M., AGUSTI S., KENNEDY H., VAQUÉ D., 1999. – The Mediterranean climate as a template for Mediterranean marine ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. *Progress in Oceanography*, 44 : 245-270.
- FRANCOUR P., 1986. – L'oursin *Centrostephanus longispinus* (Phillipi, 1845) (Diademataidae) à Port-Cros (Méditerranée, France). Répartition et écologie. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr., 12 : 45-53.
- FRANCOUR P., 1991. – Statut de *Centrostephanus longispinus* en Méditerranée. *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*, C.F. BOUDOURESQUE, M. AVON et V. VINCENT ed., GIS Posidonie publ. Fr. : 187-202.
- FRANCOUR P., 1998. - Inventaire de la faune ichtyologique de la Principauté de Monaco. Rapport Service Environnement. Ministère d'Etat de la Principauté de Monaco. Gis Posidonie, 25 pp. + annexes.
- FRANCOUR P., HARMELIN J.G., 1988. - Inventaire de la faune ichtyologique marine de Port-Cros (Méditerranée occidentale). *Trav. scient. Parc natn. Port-Cros*, 14 : 65-79.
- FRANCOUR P., BOUDOURESQUE CH.-F., HARMELIN-VIVIEN M., HARMELIN J.G., QUIGNARD J.P., 1994. - Are the Mediterranean waters becoming warmer ? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin*, 28 (9): 523-526.
- FRANCOUR P., SARTORETTO S., VEILLARD N., STADELMANN B., 1999. – Inventaire de la faune marine de la Principauté de Monaco (Cnidaires et Echinodermes) et mise en place de critères d'évaluation et de suivi de la valeur patrimoniale. Rap. Ministère d'Etat Principauté de Monaco, Service Environnement, 46 pp.

- FREDJ G., 1974. – Stockage et exploitation des données en écologie marine. C – Considérations biogéographiques sur le peuplement benthique de la Méditerranée. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 7 : 1-88.
- GARRABOU J., PEREZ T., SARTORETTO S., HARMELIN J.G., 2001. Mass mortality event in red coral (*Corallium rubrum*, Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 217 : 263-272.
- GARRABOU J., BALLESTEROS E., ZABALA M., 2002. – Structure and dynamics of north-western Mediterranean rocky benthic communities along a depth gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55 : 493-508.
- GAUTIER Y.V., 1962. – Recherches écologiques sur les Bryozoaires chilostomes en Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 38 (24) : 1-434.
- GILI J.M., ROS J.D., 1985. – Study and cartography of benthic communities of Medes islands (NE Spain). *PSZN I: Mar. Ecol.*, 6 : 219-238.
- HARMELIN J.G., 1976. Le sous-ordre des Tubuliporina (Bryozoaires Cyclostomes) en Méditerranée. Ecologie et systématique. *Mém. Inst. océanogr. Monaco*, 10, 1-326.
- HARMELIN J.G., 1987. - Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc national de Port-Cros, France). *P.S.Z.N.I: Marine Ecology*, 8 (3) :263-284.
- HARMELIN J.G., 1988. – Les Bryozoaires, de bons indicateurs bathymétriques en paléocéologie ? *Géol. Médit. Fr.*, 15, 1 : 49-63.
- HARMELIN J.G., 1990 (1991). - ichtyofaune des fonds rocheux de Méditerranée : structure du peuplement du coralligène de l'île de Port-Cros (parc national, France). *Mésogée*, 50 : 23-30.
- HARMELIN J.G., 1993. – Invitation sous l'écume. Faune marine de Port-Cros. Cahier de Découverte n° 10. Parc national de Port-Cros Publ., 83 pp.
- HARMELIN J.G., 1999. - Visual assessment of indicator fish species in Mediterranean marine protected areas. // *Naturalista Siciliano*, 23 (Suppl.) : 83-104.
- HARMELIN J.G., 2003. – Etude de faisabilité : Réhabilitation du tombant coralligène des Spélugues et colonisation des nouveaux ouvrages maritimes. I – Peuplements du tombant coralligène et des nouvelles structures immergées : situation en 2003. Rap. Départ. Trav. Publ. Aff. Soc., DEUC & AMPN, 69 pp.
- HARMELIN J.G., BOUCHON C., DUVAL C., HONG J.S., 1980. - Les échinodermes des substrats durs de l'île de Port-Cros, Parc National (Méditerranée Nord-Occidentale). Eléments pour un inventaire quantitatif. *Trav. sci. Parc nat. Port-Cros*, 6 : 25-38.
- HARMELIN J.G., BOUCHON C., HONG J.S., 1981. - Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée Nord-Orientale). *Téthys*, 10 (1) :13-36.
- HARMELIN J.G., BACHET F., 1994. - Icthyofaune des fonds rocheux de Carry-le-Rouet : Impact de la protection. Suivi des assemblages de poissons dans la réserve et à l'extérieur de celle-ci (printemps 1990-printemps 1993). Rapport COM-PRMCB (CR PACA), 32 pp.
- HARMELIN J.G., MARINOPOULOS J., 1994. - Population structure and partial mortality of the gorgonian *Paramuricea clavata* (Risso) in the north-western Mediterranean (France, Port-Cros Island). *Marine Life*, 4 (1): 5-13.
- HARMELIN J.G., SARTORETTO S., FRANCOUR P., 1999. - Mise en place d'une stratégie de suivi de l'ichtyofaune et des peuplements de gorgonaires de l'archipel de Riou. Rapport Ville de Marseille, Direction de l'Environnement et des Déchets, 110 pp.
- HARMELIN J.G., CAPO S., 2002. - Effects of sewage on bryozoan diversity in Mediterranean rocky bottoms. *Bryozoan Studies 2001: Proceedings of the 12th International Bryozoology Association Conference*, P. WYSE JACKSON, C. BUTTLER & M. SPENCER JONES ed. Swets & Zeitlinger Publishers, Sassenheim : 151-158.
- HARMELIN J.G., ROBERT P., 2001. - Evolution récente de la population du mérrou brun (*Epinephelus marginatus*) dans le parc national de Port-Cros (France, Méditerranée). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park Fr.*, 18 : 149-161.

- HARMELIN-VIVIEN M., HARMELIN J.G., LETOURNEUR Y., 2000. – Structure du peuplement de poissons de l'herbier de posidonies du Plateau des Chèvres avant et après la mise en service de la station d'épuration de Marseille. Rapp. D.E.D. Ville de Marseille & UMR 6540 Dimar, 52 pp.
- HARVELL C.D., MITCHELL C.E., WARD J.R., ALTIZER S., DOBSON A.P., OTSFELD R.S., SAMUEL M.D. 2002. - Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296 : 2158-2162.
- HEYMER A., ZANDER C.D., 1994. – La discrimination phénotypique, méristique et éco-éthologique entre *Gobius auratus* Risso, 1810 et *Gobius xanthocephalus* Heymer et Zander, 1992 (Teleostei, Gobiidae). *Revue fr. Aquariol.*, 20, 3 : 81-92.
- LABOREL J., 1960. – Contribution à l'étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrats rocheux en Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 33 (20) : 117-173.
- LABOREL J., LABOREL-DEGUEN F., 1978. – Abondance du Madrépore *Cladocora caespitosa* (Linné, 1767) dans les herbiers de posidonies de la baie de Port-Cros. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros, Fr.*, 4 : 273-274.
- LETOURNEUR Y., RUITTON S., SARTORETTO S., 2003. – Environmental and benthic habitat factors structuring the spatial distribution of a summer intralittoral fish assemblage in the north-western Mediterranean Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 83 : 193-204.
- LOUISY P., 2003. - Inventaire et évolution des espèces méridionales (poissons et grande cigale) à Port-Cros. Rapport PNPC – APEM, 50 pp.
- MARKHAM A., 1996. – Potential impacts of climate change on ecosystems: a review of implications for policymakers and conservation biologists. *Clim. Res.*, 6 : 179-191.
- MILLOT C., 1979. - Wind induced upwellings in the Gulf of Lions. *Oceanologica Acta*, 2, 3 : 261-274.
- MILLOT C., 2002. – A proposal for monitoring hydrological trends in the Mediterranean Sea. *Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea*, F. BRIAND ed., CIESM Workshop Series n° 16 : 105-107.
- MOORE H.B., 1958. – *Marine Ecology*. Wiley Pub., New-York.
- PERES J.M., 1967. – The Mediterranean benthos. *Oceanogr. Mar. Biol. Rev.*, 5 : 449-533.
- PERES J.M., PICARD J., 1964. – Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 47 (31) : 1-137.
- PEREZ T., GARRABOU J., SARTORETTO S., HARMELIN J.G., FRANCOUR P., VACELET J., 2000. - Mortalité massive d'invertébrés marins : un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie*, 323 : 853-865.
- ROMANO J.C., BENSOUSSAN N., YOUNES W.A.N., ARLHAC D., 2000. - Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'organismes benthiques filtreurs? *C. R. Acad. Sci., Paris, Ser. III* 323 : 415-427.
- RUITTON S., 1999. – Les communautés benthiques et nectobenthiques associées aux aménagements littoraux en Méditerranée nord-occidentale. Structure et fonctionnement. *Thèse de doctorat, Océanologie. Univ. Aix-Marseille II*, 263 pp.
- SALAT J., PASCUAL J., 2002. – The oceanographic and meteorological station at l'Estartit (NW Mediterranean). *Tracking long-term hydrological change in the Mediterranean Sea*, F. BRIAND ed., CIESM Workshop Series n° 16 : 29-32.
- VACCHI M., SARA G., MORRI C., MODENA M., LA MESA G., GUIDETTI P., BIANCHI C.N., 1999. Dynamics of marine populations and climate change: lessons from a Mediterranean fish. *Porcupine Mar. nat. Hist. Soc. Newsletter*, 3 : 13-17.
- VALENTINE J.W., JABLONSKI D., 1982. Major determinants of the biogeographic pattern of the shallow-sea fauna. *Bull. Soc. Géol. France*, (7) 24 , 5-6 : 893-899.
- ZIBROWIUS H., 1980. – Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, 11, vol. 1 : 1-284.

Tableau 1. Moyennes mensuelles des températures en 2002 et 2003 dans 7 sites de Port-Cros entre 12 m et 41 m de profondeur. Moyenne \pm écart-type (coefficient de variation). MAL : Malalongue, GAL : Galère, GAB : Gabinière. Thermographes enregistrateurs Tidbit placés contre le substrat, une mesure toutes les 2 heures.

	MAL 12m	GAL 12m	GAB 12m	GAL 24m	GAB 24m	GAL 34m	GAB 41m
2002-2003							
Février 02	13.4 \pm 0.2 (1.7)	13.3 \pm 0.2 (1.2)	13.3 \pm 0.1 (1.0)	13.2 \pm 0.1 (1.0)	13.3 \pm 0.1 (0.8)	-	13.3 \pm 0.1 (1.0)
Mars 02	13.6 \pm 0.2 (1.6)	13.5 \pm 0.2 (1.8)	13.5 \pm 0.2 (1.4)	13.4 \pm 0.2 (1.6)	13.5 \pm 0.2 (1.3)	-	13.5 \pm 0.2 (1.2)
Avril 02	14.0 \pm 0.4 (2.7)	14.1 \pm 0.5 (3.6)	13.9 \pm 0.4 (2.5)	13.8 \pm 0.3 (2.4)	13.9 \pm 0.3 (1.9)	-	13.7 \pm 0.2 (1.2)
Mai 02	15.9 \pm 1.0 (6.1)	16.1 \pm 1.2 (7.2)	15.9 \pm 1.0 (6.2)	15.4 \pm 0.8 (5.2)	15.3 \pm 0.8 (5.3)	-	14.7 \pm 0.6 (4.2)
Juin 02	17.8 \pm 1.0 (5.3)	18.5 \pm 1.2 (6.2)	18.0 \pm 1.0 (5.5)	16.5 \pm 0.8 (4.6)	16.5 \pm 0.9 (5.6)	-	15.1 \pm 0.5 (3.4)
Juillet 02	19.8 \pm 1.5 (7.8)	20.8 \pm 1.7 (8.3)	19.9 \pm 1.6 (8.0)	17.2 \pm 1.0 (5.9)	17.1 \pm 1.1 (6.4)	-	15.2 \pm 0.5 (3.0)
Août 02	20.4 \pm 1.8 (9.0)	21.2 \pm 1.8 (8.4)	20.5 \pm 2.1 (10.4)	17.7 \pm 1.6 (9.2)	17.7 \pm 1.8 (10.4)	-	15.3 \pm 0.7 (4.6)
Septembre 02	22.0 \pm 0.6 (2.9)	22.3 \pm 1.6 (3.5)	22.2 \pm 0.8 (3.5)	21.1 \pm 0.9 (4.5)	21.1 \pm 1.3 (6.3)	-	16.8 \pm 1.1 (6.3)
Octobre 02	19.8 \pm 1.1 (5.6)	19.8 \pm 1.2 (5.9)	19.8 \pm 1.3 (6.5)	19.5 \pm 1.5 (7.8)	19.5 \pm 1.5 (7.9)	-	17.7 \pm 1.8 (9.9)
Novembre 02	17.8 \pm 0.5 (2.6)	17.7 \pm 0.5 (2.9)	17.6 \pm 0.5 (2.9)	17.6 \pm 0.5 (2.8)	17.7 \pm 0.5 (2.8)	-	17.5 \pm 0.5 (2.9)
Décembre 02	15.7 \pm 0.6 (3.7)	15.8 \pm 0.6 (3.8)	15.9 \pm 0.6 (3.9)	15.9 \pm 0.6 (3.9)	15.9 \pm 0.6 (3.9)	15.8 \pm 0.6 (3.9)	15.9 \pm 0.6 (3.9)
Janvier 03	14.3 \pm 0.5 (3.7)	14.4 \pm 0.5 (3.4)	14.5 \pm 0.5 (3.5)	14.4 \pm 0.5 (3.3)	14.5 \pm 0.5 (3.5)	14.4 \pm 0.5 (3.2)	14.5 \pm 0.5 (3.5)
Février 03	13.1 \pm 0.2 (1.6)	13.1 \pm 0.2 (1.4)	13.3 \pm 0.2 (1.2)	13.2 \pm 0.2 (1.3)	13.2 \pm 0.2 (1.3)	13.2 \pm 0.2 (1.3)	13.3 \pm 0.2 (1.3)
Mars 03	13.3 \pm 0.2 (1.5)	13.2 \pm 0.2 (1.2)	13.4 \pm 0.2 (1.4)	13.2 \pm 0.1 (1.0)	13.3 \pm 0.2 (1.4)	13.1 \pm 0.1 (0.9)	13.3 \pm 0.2 (1.3)
Avril 03	13.7 \pm 0.4 (2.7)	13.7 \pm 0.4 (2.5)	13.8 \pm 0.4 (2.8)	13.6 \pm 0.3 (1.8)	13.7 \pm 0.4 (2.6)	13.5 \pm 0.2 (1.3)	13.6 \pm 0.3 (2.0)
Mai 03	16.4 \pm 1.0 (6.2)	16.6 \pm 0.9 (5.6)	16.5 \pm 0.9 (5.4)	15.9 \pm 0.9 (5.9)	15.7 \pm 1.0 (6.1)	15.0 \pm 0.8 (5.1)	14.8 \pm 0.9 (5.8)
Juin 03	19.0 \pm 1.3 (6.8)	18.6 \pm 1.1 (5.9)	18.7 \pm 1.1 (5.8)	16.0 \pm 0.6 (4.0)	15.9 \pm 0.7 (4.7)	14.7 \pm 0.3 (2.0)	14.5 \pm 0.3 (1.8)
Juillet 03	19.9 \pm 2.8 (13.9)	20.5 \pm 3.1 (15.0)	19.3 \pm 2.5 (12.7)	16.3 \pm 1.2 (7.2)	16.0 \pm 1.1 (6.8)	14.8 \pm 0.5 (3.3)	14.7 \pm 0.4 (2.7)
Août 03	23.7 \pm 2.1 (8.9)	23.8 \pm 2.1 (8.9)	23.2 \pm 2.1 (9.1)	18.0 \pm 0.9 (5.3)	17.9 \pm 1.2 (6.4)	15.8 \pm 0.5 (2.9)	15.4 \pm 0.5 (3.1)
Septembre 03	21.3 \pm 1.8 (8.6)	21.3 \pm 2.1 (9.8)	21.5 \pm 1.9 (8.7)	20.5 \pm 2.4 (11.5)	20.6 \pm 2.3 (11.1)	18.3 \pm 2.4 (12.9)	17.5 \pm 2.3 (13.4)
Octobre 03	18.1 \pm 1.7 (9.2)	18.3 \pm 1.6 (8.7)	18.4 \pm 1.6 (8.8)	17.8 \pm 1.8 (10.2)	17.8 \pm 1.9 (10.6)	17.2 \pm 1.9 (11.0)	17.3 \pm 1.9 (11.2)
Novembre 03	16.6 \pm 0.3 (1.5)	16.7 \pm 0.2 (1.4)	16.8 \pm 0.2 (1.4)	16.7 \pm 0.2 (1.2)	16.8 \pm 0.3 (1.6)	16.6 \pm 0.2 (1.1)	16.7 \pm 0.2 (1.5)

Tableau 2. Températures moyennes (\bar{X} : moyenne des moyennes mensuelles, SD : écart-type, °C) en 2002 et 2003 dans deux sites de Port-Cros (Galère, Gabinière) à 12m, 24m et 41m : moyennes annuelles (03/02-02/03 et 11/02-10/03) et amplitude annuelle des moyennes mensuelles (Δt) ; moyennes de deux périodes semestrielles de stratification hydrologique (05/02-10/02 et 05/03-10/03).

	03/02 – 02/03			11/02 – 10/03			05/02 – 10/02		05/03 – 10/03	
	\bar{X}	SD	Δt	\bar{X}	SD	Δt	\bar{X}	SD	\bar{X}	SD
Galère 12m	17,3	3,2	9,2	17,3	3,4	10,7	19,8	2,2	19,9	2,6
Gabinière 12m	17,1	3,0	8,9	17,2	3,2	9,9	19,4	2,2	19,6	2,4
Galère 24m	16,3	2,5	7,9	16,0	2,2	7,3	17,9	2,1	17,4	1,8
Gabinière 24m	16,3	2,4	7,9	16,0	2,2	7,4	17,9	2,1	17,3	1,9
Gabinière 41m	15,3	1,5	4,4	15,2	1,6	4,2	15,8	1,2	15,7	1,4

Tableau 3. Caractéristiques thermiques de la période de juillet à octobre en 1999 et 2003, à 12m (site de Malalongue) et 24m (Bagaud en 1999 et Gabinière en 2003). Température moyenne (\bar{X} , °C), écart-type (SD), coefficient de variation (CV, %), températures maximale (Max.) et minimale (Min.), et pourcentage de données supérieures à 23°C ; N = 1230.

Juillet-Octobre	\bar{X}	SD	CV	Max.	Min.	% > 23°C
12m						
Malalongue 99	22,2	2,0	8,9	25,5	15,4	45,6
Malalongue 03	20,7	3,0	14,4	27,2	14,1	21,8
24m						
Bagaud 99	20,3	2,7	13,2	25,1	14,2	22,9
Gabinière 03	18,0	2,3	12,8	22,9	13,8	0

Tableau 4. Différences entre les périodes estivales 2002 et 2003 (juin-octobre) à la Gabinière à trois profondeurs (12m, 24m, 41m). Températures mensuelles minimales (Min.) et maximales (Max.), et différence entre les moyennes mensuelles 2003/2002.

Gabinière		Min. 02 / 03	Max. 02 / 03	\bar{X} 03- \bar{X} 02
Juin :	12m	15,0 / 15,9	20,5 / 23,4	+ 0,7
	24m	14,3 / 14,6	19,1 / 18,2	- 0,6
	41m	14,3 / 14,5	17,1 / 15,4	- 0,6
Juillet :	12m	16,1 / 14,6	23,1 / 24,1	- 0,6
	24m	14,9 / 13,9	20,7 / 20,3	- 1,1
	41m	14,3 / 14,7	16,6 / 16,0	- 0,5
Août :	12m	15,3 / 16,1	23,8 / 27,0	+ 2,7
	24m	14,8 / 14,7	23,4 / 22,3	+ 0,2
	41m	14,1 / 14,1	18,1 / 17,3	+ 0,1
Septembre :	12m	19,8 / 15,3	23,8 / 23,0	- 0,7
	24m	17,0 / 14,3	23,5 / 22,9	- 0,6
	41m	15,1 / 14,1	22,5 / 22,7	+ 0,7
Octobre :	12m	16,1 / 14,6	21,3 / 22,0	- 1,4
	24m	15,4 / 13,8	21,4 / 22,0	- 1,7
	41m	14,3 / 13,8	20,6 / 22,0	- 0,4

Tableau 5. Moyenne (\bar{X}) et écart-type (SD) des températures (°C) enregistrées à 24m de juin à fin octobre 2003 à Carry-le-Rouet, Port-Cros (Gabinière, Galère) et Monaco et températures instantanées minimales (Min) et maximales (Max) correspondantes.

Juin-octobre 03 24m	Carry	Gabinière	Galère	Monaco
\bar{X} (SD)	17,4 (2,3)	17,6 (2,3)	17,4 (2,2)	18,9 (2,7)
Min	13,9	13,8	14,0	14,2
Max	24,3	23,0	22,7	26,2